

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
БОТАНИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ им. В. Л. КОМАРОВА

ACADEMIA SCIENTIARUM URSS
INSTITUTUM BOTANICUM NOMINE V. L. KOMAROVII

НОВОСТИ СИСТЕМАТИКИ
НИЗШИХ РАСТЕНИЙ

1975

Том 12

NOVITATES SYSTEMATICAE
PLANTARUM NON VASCULARIUM
MCMLXXV

Tomus XII



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
ЛЕНИНГРАД (LENINGRAD) · 1975

ХЕМОТАКСОНОМИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ ИЗМЕНЕНИЙ СОДЕРЖАНИЯ ЛИШАЙНИКОВЫХ КИСЛОТ

DE MUTABILITATE CONTENTI ACIDORUM LICHENICORUM ET VALORE EIUS CHEMOTAXONOMIC

Для систематики лишайников изучение химического состава имеет чрезвычайно важное значение, большее, чем для любой другой группы растений. Это связано с наличием в них так называемых «лишайниковых кислот», общим числом более 300, из которых примерно 75 встречается исключительно в лишайниках. Большая часть последних представляет собой эфиры или продукты окисления простых фенолкарбоновых кислот орцинолового или β -орцинолового типа. Типичные лишайниковые кислоты накаливаются на наружной стенке гиф в виде микроскопических водонерастворимых кристаллов, составляя обычно до 1%, редко выше, от сухого веса лишайника.

Как правило, достаточно устойчивые в морфологическом отношении виды обладают постоянным химическим составом, например *Cladonia rangiferina* (L.) G. Web. содержит фумарпротопетраговую кислоту и атранорин, *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl. — физодовую и физодаловую кислоты, атранорин и хлоратранорин, *Alectoria sarmentosa* (Ach.) Ach. — алектороновую, (—)-усниновую кислоты и т. д.

Наряду с этим у лишайников наблюдается также дифференциация на химические расы, очень слабо или вовсе не отличающиеся по морфологическим признакам. Химические расы выделяют на основании изменений в наборе характерных лишайниковых кислот, которые могут выражаться либо в замещении одного вещества другим, либо в появлении (исчезновении) одного или нескольких добавочных веществ. Примером первого случая является выделение в объеме вида *Pseudevernia furfuracea* (L.) Zopf химических рас, содержащих или оливеторовую, или физодовую кислоту (Culberson, 1965; Hawksworth, Chapman, 1971), примером второго — выделение из вида *Cetraria ciliaris* Ach., образующего оливеторовую и физодовую кислоты, нового вида *C. halei* W. Culb. et C. Culb., морфологически идентичного *C. ciliaris*, но содержащего алектороновую кислоту и в качестве дополнительного вещества — α -коллатоловую кислоту (Culberson, Culberson, 1967).

В вопросе о значимости химических признаков для таксономии лишайников мнения исследователей расходятся. Решение проблемы связи химической и морфологической вариабельности видов, с нашей точки зрения, возможно лишь на основе исследования

природы изменений в составе лишайниковых веществ. Только после этого можно дать правильную оценку их относительного значения для систематики при выделении таксонов разного ранга.

Решающей предпосылкой для использования химических характеристик в таксономических целях должна быть независимость состава характерных лишайниковых кислот от внешних условий. Уже давно ряд авторов, изучавших лишайники, пришли к заключению, что набор кислот у того или иного вида является постоянным и не зависит от местообитания. Еще Тоблер (Tobler, 1925) указывал, что во всех экземплярах *Xanthoria parietina* (L.) Th. Fr., собранных с разных субстратов в России, Швеции и в Альпах, обнаружен париегин, а в сборах *Squamaria crassa* (Huds.) Poelt с доломитов и известняков в Сицилии, Альпах и территории ГДР — усниновая и псоромовая кислоты. Современные данные подтверждают эти наблюдения. Так, Нильсон (1970) не обнаружила корреляции между субстратом и составом лишайниковых кислот у *Pseudevernia*, собранной с шести пород деревьев. Обширное и тщательное исследование, проведенное Хейлом (Hale, 1963) в полевых условиях по изучению комплекса *Cetraria ciliaris* в Америке, показало, что микроклиматические условия окружающей среды не влияют на качественный состав лишайниковых веществ у отдельных растений. Следует, однако, иметь в виду, что немаловажное значение при этом имеет сам метод обнаружения лишайниковых веществ. Хотя в хемотаксономических исследованиях учитывают, как правило, в основном качественный состав, в отдельных случаях невозможность обнаружения того или иного вещества может зависеть не от действительного его отсутствия, а лишь от малого количества, которое не удается обнаружить применяемым методом.

До последнего времени в хемотаксономии лишайников наиболее распространен был метод микрокристаллизации веществ из экстрактов, разработанный японским ученым Азахиной (Asahina, Shibata, 1954), метод высокочувствительный и удобный, недостатки его заключаются в трудоемкости и невозможности обнаруживать совместное присутствие некоторых веществ. Использование бумажной хроматографии, а затем и тонкослойной, исключительно удобной для изучения лишайниковых веществ, значительно расширило объем исследований и позволило накопить многочисленные данные. С другой стороны, во многих видах лишайников, уже исследованных методом микрокристаллизации, с помощью тонкослойной хроматографии удалось найти ранее не обнаруженные вещества. Так, например, В. Кальберсон (Culbertson, 1969), применив указанный метод, обнаружил в обработанных им 162 образцах лишайника *Cladonia polycarpha* Merr. атранорин, норстиктовую и стиктовую кислоты. В то время как Иванс (Evans, 1944, 1952) считал, что в этом лишайнике только атранорин является постоянным, а стиктовая и норстиктовая кислоты — непостоянные добавочные вещества, Кальберсон нашел

обе последние кислоты во всех образцах Иванса, даже в тех, где тот отмечал лишь одну из них, и пришел к выводу, что ошибка Иванса была связана с порогом чувствительности используемого им метода микрокристаллизации. Применяв спектрофотометрический метод, Кальберсон показал, что соотношение трех постоянных компонентов *C. polycarpia* изменяется весьма значительно, но обычно атранорина бывает несколько больше, чем стиктовой и норстиктовой кислот. Успешность применения данных о качественном составе лишайниковых кислот в таксономических целях зависит также и от того, все ли особи данного вида или штамма содержат одинаковый набор этих веществ и не изменяется ли он с возрастом. В. и Ч. Кальберсон (Culberson, Culberson, 1958), используя хроматографию на бумаге, показали, что талломы листоватого лишайника *Lasallia papulosa* (Ach.) Llano разного возраста (условное разделение на 10 классов проводилось по весу) содержат одни и те же лишайниковые кислоты. Содержание тридепсида гирофоровой кислоты, по мнению авторов, было примерно одинаковым у всех исследованных растений, хотя специальных количественных измерений ими не проводилось. С другой стороны, наиболее молодая, растущая часть таллома ряда лишайников отличается наиболее высокой концентрацией лишайниковых кислот (Моисеева, 1959; Федосеев, Якимов, 1960). По-видимому, образование характерных лишайниковых веществ сосредоточено в местах активного роста гиф. Интересно, что в этих же частях слоевища обнаружены и наибольшая активность ферментов (Моисеева, 1959; Hitch, Stewart, 1973) и самая высокая активность метаболизма вторичных продуктов фотосинтеза (Taguchi et al., 1969).

В задачу настоящей работы входило изучение изменчивости содержания усниновой кислоты в популяциях лишайника *Cladonia alpestris* (L.) Rabenh., собранных в разных географических зонах страны, а также характера распределения усниновой кислоты и атранорина в разновозрастных частях слоевища у некоторых кустистых и листоватых лишайников.

МЕТОДИКА

В работе использовали образцы лишайников следующих видов: *Cladonia alpestris* (L.) Rabenh., *C. mitis* Sandst., *C. deformis* (L.) Hoffm., *C. rangiferina* (L.) G. Web., *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl., *Pseudevernia furfuracea* (L.) Zopf.

Количественное определение содержания усниновой кислоты и атранорина проводилось в хлороформных экстрактах измельченного таллома лишайников. Навеску воздушно-сухого лишайника (1 г) экстрагировали в аппарате Сокслета в течение 2 час. 100 мл хлороформа на водяной бане. Полученный экстракт упаривали до 10 мл и предварительное разделение лишайниковых кислот проводили методом тонкослойной хроматографии на силикагеле, как описано ранее для атранорина (Вайнштейн, Равинская, 1974). На хроматограмму наносили 0.05—0.1 мл хлороформного экстракта и проявляли в системе циклогексан—хлороформ—метилэтилкетон (30 : 15 : 2). После элюирования лишайниковых кислот из хроматограммы дальнейшее

определение проводилось более чувствительным спектрофотометрическим методом на основе модифицированного нами метода определения усниновой кислоты Рамо с сотрудниками (Ramaud et al., 1966) и Рандела (Rundel, 1969). Был снят УФ-спектр чистых образцов усниновой кислоты и атранорина, выделенных из *Cladonia alpestris* и *Pseudevernia furfuracea* соответственно. Затем построен калибровочный график зависимости величины поглощения

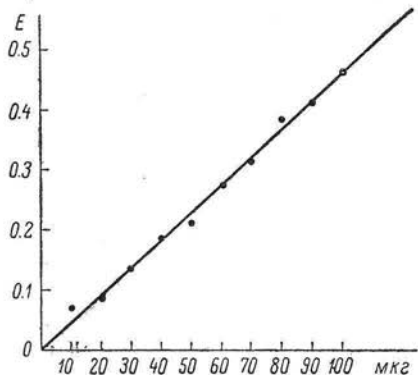


Рис. 1. Калибровочный график для определения содержания усниновой кислоты.

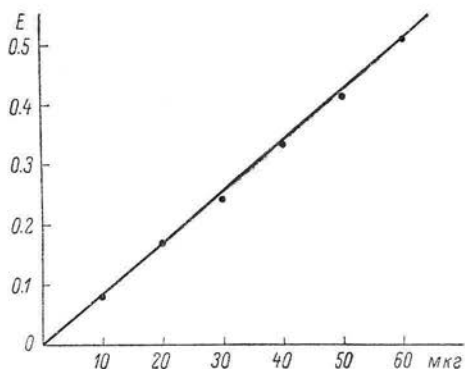


Рис. 2. Калибровочный график для определения содержания атранорина.

от концентрации вещества в растворе при длине волны 285 нм для атранорина и 280 нм — для усниновой кислоты (рис. 1, 2). Элюат из хроматограмм спектрофотометрировали и расчеты проводили по соответствующим калибровочным графикам.

Для определения содержания кислот в разных частях слоевища кустистых лишайников последнее разделяли на три равные части: верхнюю, самую молодую, среднюю и нижнюю. У лишайника *Hypogymnia physodes* разделяли наружную, среднюю и внутреннюю зоны.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Образцы лишайника *Cladonia alpestris*, собранные в разных зонах Советского Союза, анализировали на содержание усниновой кислоты, как описано выше. Полученные данные представлены в табл. 1.

Как видно из табл. 1, содержание усниновой кислоты изменяется в зависимости от места и времени сбора. Амплитуда колебаний довольно значительна, от 0.37 до 2.17%, но величины выше 1% встречаются редко. Тем не менее содержание усниновой кислоты во всех исследованных образцах вполне достаточно для обнаружения ее даже менее чувствительными методами. Наши результаты согласуются с данными Рамо и сотрудников (Ramaud et al., 1966), которые, проанализировав большое число образцов трех видов *Cladonia* (*C. tenuis* (Flörke) Harm., *C. leucophaea* des Abb., *C. impexa* Harm.), из французских и бельгийских коллекций, нашли, что все образцы содержали усниновую кислоту,

хотя отмечалась большая вариабельность в ее количестве. Максимальное содержание достигало 2.3%.

Интересно отметить, что, по нашим данным, заметные колебания содержания усниновой кислоты наблюдаются в сборах из одного места (Ленинградская обл., Карельская АССР), но в разные сроки (табл. 1). Это может свидетельствовать о существовании

Т а б л и ц а 1

Содержание усниновой кислоты в популяциях *Cladonia alpestris* из разных географических зон (в % на воздушно-сухой вес)

Место сбора	Время сбора	Содержание усниновой кислоты
Ленинградская обл.	VIII 1967	0.37
	IX 1968	0.66
	VI 1971	0.86
	IX 1971	2.17
Карельская АССР (Лахденпохья)	X 1968	0.63
	X 1971	0.75
Мурманская обл.: гора Воронья	VIII 1971	1.25
	VIII 1971	0.96
	Кировск	VIII 1966
Новгородская обл.	VIII 1966	0.37
Литовская ССР: Зарасай	VI 1968	0.53
	Игналина	VII 1969
Ханты-Мансийский нац. окр.	VIII 1964	0.76
Бурят-Монгольская АССР (Баргузинский заповедник)	VIII 1968	0.66
Красноярский край	VIII 1968	0.42
Магаданская обл. (Чукотский п-ов, бухта Провидения)	VIII 1968	1.05
Камчатская обл.	VIII 1970	1.35

сезонной динамики метаболизма усниновой кислоты, однако этот вопрос требует дальнейшего изучения. В литературе имеются сведения о том, что биосинтез лишайниковых кислот подвержен сезонным изменениям (Taguchi et al., 1969), и есть основания полагать, что именно этим объясняется наблюдаемая вариабельность их содержания.

Вполне очевидно, что для хемотаксономии эта проблема имеет первостепенное значение, так как прежде всего встает вопрос о необходимости учитывать сезонность при сборе материала. Если, как показали наши измерения, количество усниновой кислоты всегда достаточно для обнаружения ее обычными качественными методами, то для других лишайниковых кислот, более важных с точки зрения систематики, почти полностью отсутствуют количественные данные о возможных колебаниях их содержания.

При анализе распределения усниновой кислоты в разных частях таллома трех видов кустистых лишайников (*C. alpestris*, *C. mitis*, *C. deformis*) четко прослеживается снижение ее содержания по направлению к нижней части (табл. 2).

В самых верхних, растущих частях таллома содержание усниновой кислоты в среднем в 4—5 раз выше, чем в нижних, более старых. Причинами резкого снижения концентрации лишайни-

Таблица 2

Распределение усниновой кислоты в слоевище лишайников
(в мг на 1 г воздушно-сухого веса и в % к сумме)

Часть слоевища	<i>Cladonia alpestris</i>		<i>Cladonia mitis</i>		<i>Cladonia deformis</i>	
	мг	%	мг	%	мг	%
Верхняя	16.8	56	33.4	66	73.0	68
Средняя	9.2	30	11.0	22	19.2	18
Нижняя	4.1	14	5.9	12	14.4	14
Целый лишайник	12.7	100	12.8	100	52.0	100

ковых кислот в более старых частях слоевища могут быть, по мнению Ч. Кальберсон (Culberson, Culberson, 1958), увеличение веса тканей в этих частях (путем накопления других продуктов или расширения клеток) или отшелушивание внешних слоев тканей, наиболее богатых этими веществами. По нашему мнению, активные биосинтетические процессы, протекающие в растущих, молодых тканях лишайника, могут сменяться преобладающими процессами распада в более старых, закончивших рост частях. О возможности такого явления косвенно свидетельствует большая изменчивость содержания усниновой кислоты даже в одних и тех же сборах, как показали исследования Рамо с сотрудниками (Ramaut et al., 1966), с одной стороны, и с другой — заметные сезонные колебания, что говорит о чередовании периодов активного синтеза и распада. Экспериментальных данных пока еще явно недостаточно для построения той или иной гипотезы, однако становится все более очевидным, что прежнее мнение о том, что лишайниковые кислоты являются отбросами и, раз образовавшись, уже не участвуют в дальнейшем обмене веществ, требует пересмотра в свете современных данных.

Распределение атранорина у кустистого лишайника *C. rangiferina* носит аналогичный характер (табл. 3).

Таблица 3

Распределение атранорина в слоевище лишайников
(в мг на 1 г воздушно-сухого веса и в % к сумме)

Часть слоевища	<i>Cladonia rangiferina</i>		<i>Hypogymnia physodes</i>		<i>Pseudevernia furfuracea</i>	
	мг	%	мг	%	мг	%
Верхняя (наружная)	7.9	62	6.4	32	42.9	39
Средняя	3.4	26	6.6	33	38.0	36
Нижняя (внутренняя)	1.6	12	7.2	35	27.0	25
Целый лишайник	4.1	100	4.5	100	40.0	100

У двух эпифитных лишайников *Hypogymnia physodes* и *Pseudevernia furfuracea*, растущих на коре деревьев, распределение атранорина более или менее равномерное и различия между растущими, наружными частями таллома, и внутренними, закончившими свой рост, не так велика (табл. 3). Подобные результаты были получены Е. Н. Моисеевой (1961) для листоватого лишайника *Umbilicaria pustulata* (L.) Hoffm., в котором гирофоровая кислота распределялась между частями слоевища следующим образом: 0.57, 0.40 и 0.39% в верхней, средней и нижней частях соответственно. Отсюда становится понятным, что выводы В. Кальберсона и Ч. Кальберсон (Culberson, Culberson, 1958) об отсутствии возрастных различий в содержании лишайниковых кислот, полученные на этом виде лишайника, нельзя безоговорочно переносить и на другие виды, в частности на кустистые, где распределение кислот носит ярко выраженный градиентный характер.

Возможность неравномерного распределения лишайниковых кислот нужно учитывать в хемотаксономических исследованиях. Проводя анализ химического состава гербарных образцов, обязательно следует обращать внимание на то, какая часть слоевища используется при определении.

Таким образом, только на основе детального изучения количественных характеристик важнейших лишайниковых кислот можно оценить их хемотаксономическое значение и избежать путаницы и разногласий при выделении таксонов тех или иных рангов.

Л и т е р а т у р а

- Вайнштейн Е. А., Равинская А. П. Количественное определение атранорина в лишайниках. Растит. ресурсы, 7, 1971. — Моисеева Е. Н. К вопросу о локализации лишайниковых кислот в слоевище лишайников. Бот. журн., 44, 8, 1959. — Моисеева Е. Н. Биохимические свойства лишайников и их практическое значение. М.—Л., 1961. — Нильсон Э. М. Некоторые замечания о *Pseudevernia*. Уч. зап. Тартуск. унив., 268, 1970. — Федосеев К. Г., Якимов П. А. Получение усниновой кислоты из лишайников. Тр. Ленингр. хим.-фарм. инст., 9, 1960. — Asahina Y., Shibata S. Chemistry of lichen substances. Tokyo, 1954. — Culberson Ch. A note on the chemical strains of *Parmelia furfuracea*. Bryologist, 68, 4, 1965. — Culberson Ch., Culberson W. Age and chemical constituents of individuals of the lichen *Lasallia papulosa*. Lloydia, 21, 3, 1958. — Culberson W. The chemistry and systematics of some species of the *Cladonia cariosa* group in North America. Bryologist, 72, 3, 1969. — Culberson W., Culberson Ch. A new taxonomy for the *Cetraria ciliaris* group. Bryologist, 70, 2, 1967. — Evans A. W. On *Cladonia polycarpia* Merrill. Bryologist, 47, 2, 1944. — Evans A. W. The *Cladonia* of Florida. Trans. Conn. Acad. Arts Sci., 38, 3, 1952. — Hale M. Populations of chemical strains in the lichen *Cetraria ciliaris*. Brittonia, 15, 2, 1963. — Hawksworth D., Chapman D. *Pseudevernia furfuracea* (L.) Zopf and its chemical races in British Isles. Lichenologist, 5, 1—2, 1971. — Hitch C., Stewart W. Nitrogen fixation by lichens in Scotland. New Phytologist, 72, 3, 1973. — Ramaut J., Schumacker R., Labinon J., Baucluin C. Dosage spectrophotométrique et signification chimiotaxonomique de l'acide usnique chez *Cladonia tenuis* (Floerke) Harm.,

C. leucophaea des Abb. et *C. impexa* Harm. Bull. Jard. Bot. Etat (Bruxelles), 36, 4, 1966. — R u n d e l P. Clinal variation in the production of usnic acid in *Cladonia subtenuis* along light gradients. Bryologist, 72, 1, 1969. — T a g u c h i H., S a n k a w a U., S h i b a t a S. Biosynthesis of natural products. VII. Biosynthesis of usnic acid in lichens. Seasonal variation observed in usnic acid biosynthesis. Chem. Pharm. Bull., 17, 1969. — T o b l e r F. Biologie der Flechten. Berlin, 1925.

И. И. Абрамов, А. Л. Абрамова, I. I. Abramov, A. L. Abramova,
О. М. Афонина, O. M. Afonina,
Л. С. Благодатских L. S. Blagodatskich

АРКТИЧЕСКАЯ ФЛОРА МХОВ СССР И ЕЕ ОСОБЕННОСТИ

DE BRYOFLORA ARCTICA URSS ET PROPRIETATIBUS EIUS NOTULA

За прошедшие годы опубликовано несколько сводных работ, в которых подводится итог многолетнему изучению мхов Арктики. К числу их относятся статьи и книги советских и зарубежных исследователей (Steere, 1947, 1954; Абрамова, Савич-Любицкая, Смирнова, 1961; Rastorfer, 1972, и др.).

Несмотря на очевидные успехи в познании бриофлоры высоких широт, отдельные районы севера по-прежнему бриологически изучены в разной степени.

Высказывалось мнение, что гербарные материалы, хранящиеся в Ботаническом институте АН СССР, дают возможность определить общий состав мхов, населяющих арктическую область СССР с достаточной полнотой, но охарактеризовать их внутризональное распространение только в первом приближении (Кильдешевский, 1957).

С целью уточнения такой оценки следует сослаться на богатейшие сборы мхов из некоторых районов тундры и смежной с ней северной тайги. Это новоземельские, мурманские и карельские коллекции Л. И. Савич-Любицкой, сборы с Новосибирских островов В. Д. Александровой, с Северной Земли Е. С. Короткевича и еще многих других сборщиков из европейской и сибирской Арктики. Часть этих сборов еще не обработана, некоторые же обрабатываются, и результаты их изучения увеличат нашу осведомленность об арктической бриофлоре.

Однако нельзя считать законченными определения тех коллекций, при видовой идентификации мхов которых допущены многочисленные неточности. К сожалению, даже в опубликованных материалах встречаются досадные ошибки, создающие значи-