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

ACADEMIA SCIENTIARUM URSS
INSTITUTUM BOTANICUM NOMINE V. L. KOMAROVII

НОВОСТИ СИСТЕМАТИКИ НИЗШИХ РАСТЕНИЙ

1980

Том 17

NOVITATES SYSTEMATICAE PLANTARUM NON VASCULARIUM

MCMLXXX

Tomus XVII

ЛЕНИНГРАД (LENINGRAD)
«НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1980

лота, содержащаяся в сердцевине *A. chrysantha*, сильно флюоресцирует в ультрафиолетовом свете. Сердцевина *Cetrelia alaskana* содержит имбрикаровую кислоту, которая не флюоресцирует.

4. **Pertusaria protuberans** (Sommerf.) Th. Fr. — Центральная часть Чукотского п-ова, горячие ключи на р. Гильмимлиеем, в 15 км к востоку от оз. Иони, ивняк разнотравно-моховой, на коре ивы, 18 VII 1977.

В СССР: Мурманская обл., Карельск. АССР, Ленинградская обл., ЭССР. — Вне СССР: Фенноскандия, атлантическая Европа, побережье Берингова моря, Сев. Америка.

5. **P. sommerfeltii** Flk. — Центральная часть Чукотского п-ова, горячие ключи на р. Гильмимлиеем, в 15 км к востоку от оз. Иони, ивняк, на коре ивы, 28 VII 1977.

В СССР: Карельск. АССР, Башкирск. АССР, УССР, Челябинская обл., Зап. Сибирь. — Вне СССР: Сев., Средн., атлантическая Европа, побережье Берингова пролива, Гренландия.

Литература

Culberson W., Culberson C. The lichen genera Cetrelia and Platismatia (Parmeliaceae). Bull. United States Nat. Museum, 34, 7, Washington, 1968. — Magnusson A. H. Neue Flechten aus dem Jenisei-Gebiet. Svensk Bot. Tidskr., 30, 3, 1936. — Thomson J. M. Distribution patterns of American arctic lichens. Canad. J. Bot., 50, 5, 1972.

И. А. Шапиро **I. A. Schapiro**

ОБЗОР СОВРЕМЕННОГО СОСТОЯНИЯ ХЕМОСИСТЕМАТИКИ ЛИШАЙНИКОВ

CONSPECTUS CHEMOTAXONOMIAE LICHENUM IN STATU PRAESENTI

Стремление систематиков к наиболее полному выявлению родственных связей между растениями давно привело их к мысли об использовании химических признаков в таксономии. Однако для выделения и идентификации таксономически ценных метаболитов высших растений требуются сложные методы и большое количество растительного материала, что является серьезным препятствием для ученого-систематика, работающего с гербарием. Лихенологи находятся в значительно более выгодном положении, поскольку лишайники содержат особые вещества, так называемые лишайниковые кислоты, которые могут быть обнаружены в небольших кусочках слоевища с помощью несложной техники и, как оказалось, имеют важное значение в систематике.

Впервые химические признаки в таксономии лишайников стали применяться более ста лет назад (Hawksworth, 1976), с тех пор как Нюландер обнаружил, что растворы иода, белильной извести и едкого калия дают цветные реакции со слоевищем ряда лишайников, и связал эти реакции с присутствием особых веществ. Однако изучение природы самих лишайниковых веществ началось лишь в конце прошлого столетия работами Цопфа и Хессе. Цопф (Zopf, 1907) выпустил первое руководство по лишайниковым веществам.

Интенсивный толчок к развитию хемотаксономии лишайников дали работы японского исследователя Азахины, который, во-первых, предложил новый чувствительный реактив парафенилендиамин, дающий цветные реакции со многими лишайниковыми веществами, а во-вторых, разработал технику микрокристаллических реакций, позволяющую определять лишайниковые кислоты по форме образуемых ими кристаллов. Большая сводка Азахины и Шибаты (Asahina, Shibata, 1954) содержала подробные сведения о всех известных к тому времени лишайниковых веществах, их строении, способах выделения и распространении в лишайниках. Эта работа заметно повысила интерес лихенологов к химическим исследованиям.

В 50-х годах для идентификации и разделения лишайниковых веществ начали применять метод хроматографии на бумаге, который вскоре был заменен более удобной для этих соединений тонкослойной хроматографией. После того как Ч. Кальберсон стандартизовала системы растворителей, размеры пластинок и метод экстракции материала (Culberson, Kristinsson, 1970; Culberson, 1972a), тонкослойная хроматография стала широко использоваться для массовых анализов. Как подчеркнул Хунек на XII Международном ботаническом конгрессе (Huneck, 1975), современная химия лишайников обязана своим прогрессом главным образом таким аналитическим методам, как спектрометрия ядерного магнитного резонанса, масс-спектрометрия, рентгеновский анализ, циркулярный дихроизм, дисперсия оптического вращения, тонкослойная, газожидкостная хроматография и хроматография высокого давления.

Наиболее полные сведения о химическом составе лишайников и строении лишайниковых веществ приведены в замечательной книге Ч. Кальберсон и двух дополнениях к ней (Culberson, 1969, 1970; Culberson, Culberson, Johnson, 1977).

Лишайниковые вещества и пути их биосинтеза. В настоящее время известно около 300 лишайниковых соединений, из которых 75 характерны исключительно для этих растений, а остальные встречаются и у представителей других групп растительного мира, особенно у грибов.

Лишайниковые вещества аккумулируются на стенках гиф в виде водонерастворимых кристаллов. Немногие соединения, в том числе наиболее широко распространенные усниновая кислота

и атранорин, располагаются в коровом слое лишайникового таллома, остальные концентрируются в сердцевине. В ряде исследований показано, что лишайниковые вещества неравномерно распределяются в слоевище кустистых лишайников. Так, у трех видов кладоний наибольшее количество усниновой кислоты и атранорина было обнаружено в верхней, растущей части таллома, наименьшее — в его нижней части. У листоватого лишайника *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl. атранорин распределялся равномерно по всему слоевищу (Равинская, 1977).

В решении вопросов биосинтеза лишайниковых веществ важную роль сыграли работы Нилакантана, Франка и др. (Frank, Clark, Coker, 1950; Frank, Cohen, Coker, 1950; Neelakantan et al., 1956, 1961, 1962), которым удалось синтезировать часть соединений in vitro. Мосбах, Блюмер и др. (Mosbach, 1973) проследили процесс биосинтеза нескольких лишайниковых веществ непосредственно в слоевище лишайников, воспользовавшись методом меченых атомов. Эти опыты дают основание предполагать, что лишайниковые вещества могут синтезироваться в лишайниках тремя путями. Один из них — путь мевалоновой кислоты. Таким способом образуются тритерпеноиды типа цеорина. По шикиматному пути возникают пульвиновая кислота и ее производные. Однако наибольшее количество типичных лишайниковых веществ образуется по ацетатно-малонатному пути. При этом из ацетата и малоната с участием ацетил-коэнзима А образуются сначала фенольные предшественники. Далее из метилфлороацетофенона возникают усниновая кислота и ее производные, а из β-орсинола и орсинола — типичные для лишайников пара-, мета-депсиды, тридепсиды и депсидоны (рис. 1). По ацетатно-малонатному пути идет образование и таких соединений, как ксантоны, хромоны, антрахиноны, а также алифатические кислоты. Каждый этап биосинтеза регулируется специфическими ферментами. Большинство исследователей придерживается мнения, что ферменты, катализирующие образование фенольных предшественников, локализованы в микобионте, в то время как образование полифенолов орсинольного и β-орсинольного типа происходит под влиянием энзимов водорослевого компонента. Правда, в ряде работ, главным образом японских ученых, обнаружена способность грибного симбионта вырабатывать в культуре соединения, свойственные интактным лишайникам. Так, из микобионта *Xanthoria fallax* (Hepp.) Arnold выделены париетин, эритроглауцин, эмодин и другие антрахиноны, из микобионта *Acroscyphus sphaerophoroides* Lev. — калицин и скирин (Shibata, 1976). Однако, за исключением Комийи и Шибаты (Komiya, Shibata, 1969), которые выделили из микобионта *Ramalina crassa* (Del.) Mor. усниновую и салациновую кислоты, ни одному исследователю не удалось добиться, чтобы изолированный лишайниковый гриб синтезировал типичные для лишайников депсиды и депсидоны. Это дает основание полагать, что

за создание таких соединений ответственны оба партнера лишайникового симбиоза.

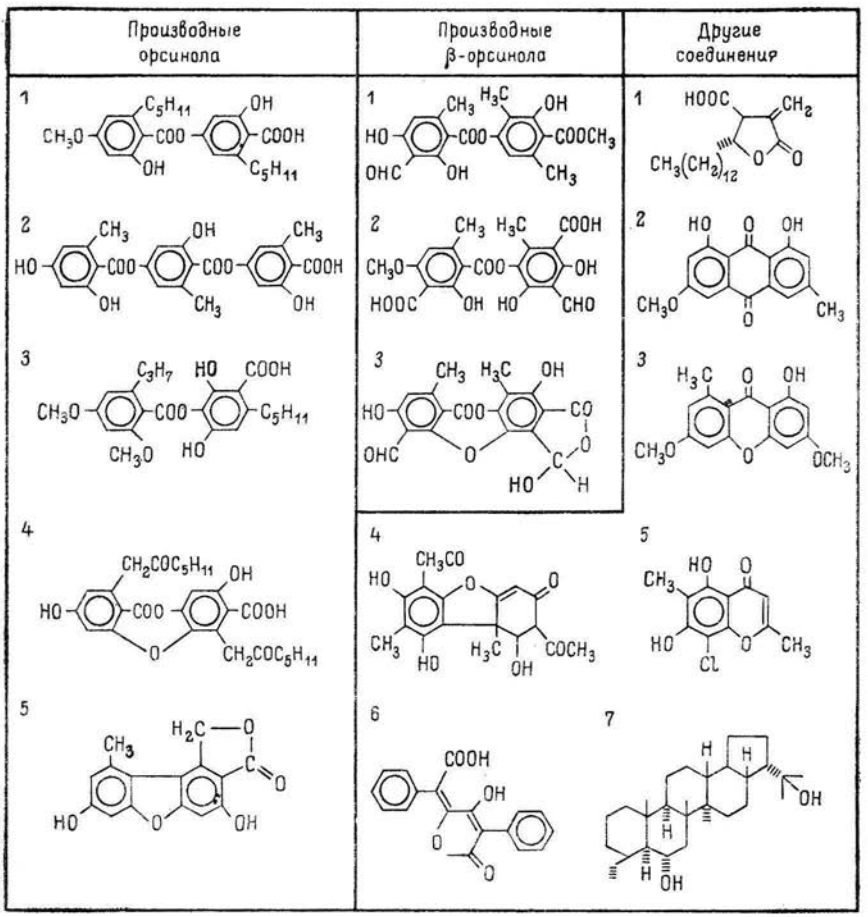


Рис. 1. Примеры основных лишайниковых соединений (по: Culberson, Culberson, 1970). Производные орсинола: *1* — пара-депсид перлатоловая к-та, *2* — тридепсид гирофоровая к-та, *3* — мета-депсид мерохлорофаевая к-та, *4* — депсидон алекторороновая к-та, *5* — дибензофуран стрепситрин; производные β-орсинола: *1* — пара-депсид атранорин, *2* — мета-депсид тамноловая к-та, *3* — депсидон норстиктовая к-та; другие соединения: *1* — жирная к-та (+)-протолихестериновая к-та, *2* — антрахинон парietин, *3* — ксантон лихексантон, *4* — усниновая к-та, *5* — хромон сордидон, *6* — пульвиновая к-та, *7* — тритерпен цеорин.

Тщательное изучение структуры и путей биосинтеза лишайниковых веществ в последнее время привело ряд лихенологов к мысли о возможности филогенетического подхода к проблемам хемотаксономии. В первую очередь такой подход был применен к изучению систематики некоторых семейств и родов.

Хемосистематическое изучение лишайников на уровне семейств и родов. Американским ученым Кальберсонам (Culberson, Culberson, 1970) удалось на таксонах высшего ранга продемонстрировать, что усложнение морфологического строения лишайников в ряде случаев поразительно совпадает с усложнением их химического состава. Например, представители семейств *Lichinaceae* и *Collemataceae* большинством лихенологов признаются довольно примитивными, так как имеют гомеомерное слоевище с сине-зеленым фикобионтом. В химическом отношении они также очень просты, поскольку до сих пор ни у одного из представителей этих семейств не обнаружены типичные лишайниковые вещества.

Семейства *Lecanoraceae*, *Parmeliaceae* и *Usneaceae* входят в состав порядка *Lecanorales* (Оксиер, 1956, 1974). Как видно из таблицы, эволюция строения слоевища от лекапор к уснеям идет параллельно с увеличением набора орсинольных и β-орсинольных соединений у представителей этих семейств.

Корреляция морфологического строения и химического состава у представителей порядка *Lecanorales*

Семейство	Характер слоевища	Количество соединений	
		орсинольного типа	β-орсинольного типа
Lecanoraceae	Накипное	8	13
Parmeliaceae	Листоватое, переходящее в кустистое	18	15
Usneaceae	Кустистое	7	22

Сем. *Parmeliaceae* является одним из наиболее хорошо изученных семейств лишайников. На примере рода *Parmelia* Ach. Хейл (Hale, 1966) попытался показать, что эволюция морфологических признаков сопровождается усложнением структуры химических компонентов у лишайников. Изучив корреляцию между шириной лопастей, характером ризин и ресничек, с одной стороны, и наличием лишайниковых кислот — с другой, он пришел к выводу, что метоксилированные соединения свойственны морфологически более сложным видам, особенно секции *Hypotrachyna*, а отсутствие этих веществ характерно для морфологически слабо развитых секций — *Parmelia*, *Simplices* и *Imbricaria*.

Иногда изучение химического состава помогает более правильно установить положение родов в семействах. Например, род *Anzia* Stiz., относившийся к сем. *Parmeliaceae*, сейчас выделяется в отдельное семейство на основании не только морфологических, но и химических признаков. Дело в том, что представители этого рода синтезируют орсинольные пара-депсиды анциа-

евую и дивариката вую кислоты и метадепсид секикаевую кислоту, очень редкие в сем. *Parmeliaceae*.

Подобным образом химический состав рода *Ramalina* Ach. дает основание для выделения его из сем. *Usneaceae* в самостоятельное семейство. Этот род отличается от усней не только своими двуклеточными спорами и экзобазидиальными конидиеносцами, но и наличием орсинольных мета-депсидов. Наоборот, метадепсиды β-орсильного типа, хорошо представленные в сем. *Usneaceae*, неизвестны у *Ramalina*.

Род *Candelariella* Massal. обычно относится к сем. *Lecanoraceae*, а род *Candelaria* Massal. — к сем. *Parmeliaceae*, так как лишайники первого рода накипные, а второго — листоватые. Однако оба эти рода образуют производные пульвиновой кислоты, что нехарактерно ни для леканоровых, ни для пармелиевых. Поэтому логичным кажется объединение этих двух родов в особое семейство *Candelariaceae*.

На основе морфологических и химических признаков из рода *Cetraria* Ach. выделены роды *Cetrelia* C. Culb. et W. Culb. и *Platismatia* C. Culb. et W. Culb. (Culberson, 1969). Все десять видов *Platismatia* очень однообразны по составу лишайниковых кислот, образуя только атранорин и алифатическую каператовую кислоту (с одним исключением). Виды рода *Cetrelia* химически более вариабельны, так как содержат ряд биогенетически родственных орсинольных депсидов и депсидонов, однако никогда не содержат жирных кислот.

Тщательное исследование состава лишайниковых веществ способствовало таксономическому изучению таких сложных родов, как *Heterodermia* Trevis. и *Anaptychia* Koerb. (Culberson, 1966), *Diploschistes* Norm. (Culberson, Culberson, 1971), *Lecanactis* Eschw. (Culberson, 1972b). Подробные сведения о лишайниковых кислотах приводятся в современных монографиях родов *Lobaria* Schreb. (Yoshimura, 1971), *Pseudoparmelia* Lynge, *Parmelina* Hale и *Bulbothrix* Hale (Hale, 1976a, 1976b, 1976c), *Ramalina* (Krog, Swinscow, 1976) и многих других.

Видовая и внутривидовая изменчивость химического состава. Наиболее общим случаем видовой химической изменчивости является такой, когда каждый вид, достаточно постоянный морфологически, имеет определенный химический состав. Примером могут служить следующие широко распространенные виды: *Alectoria sarmentosa* Ach. всегда содержит алекторовую и (—)-усниновую кислоту, *Cladina rangiferina* (L.) Web. — фумарпротоцетраровую кислоту и атранорин, *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl. — физодовую, физодаловую кислоты, атранорин и хлоратранорин, *Parmelia reticulata* Tayl. — салациновую кислоту и атранорин (Culberson, 1970).

Однако в большинстве родов химическая изменчивость менее выражена, чем структурная, и разные виды имеют одинаковый химический состав. Так, многие виды *Cladonia* образуют

фумарпротоцетраровую кислоту, многие виды *Parmelia* — салациновую кислоту.

Наконец, в ряде случаев морфологически идентичные образцы содержат разные лишайниковые вещества, и их выделяют в так называемые «хемотипы», «химические штаммы», «химические расы» и т. д.

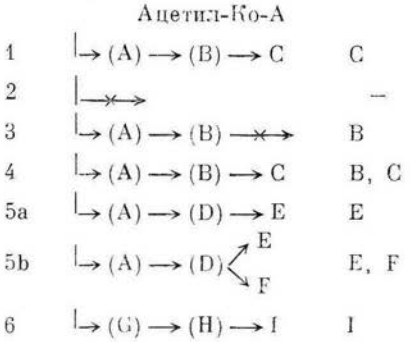
Вариации химического состава выражаются либо в замещении одного вещества другим, либо в появлении или исчезновении каких-то добавочных веществ. При замещении одного вещества другим парные расы морфологически единого типа характеризуются различными сердцевинными (реже коровыми) веществами. Число известных в настоящее время рас такого типа очень велико, однако пока невозможны какие-либо обобщения относительно того, какие категории веществ чаще всего замещаются и под воздействием каких условий это происходит. Явление замещения можно проиллюстрировать на примере *Pseudevernia*. В Европе широко распространены две химические расы *P. furfuracea* (L.) Zopf.: одна содержит депсид оливеторовую кислоту, другая — соответствующий депсидон физодовую кислоту (Hale, 1956; Culberson, 1965; Moruzi, Cucu, 1968; Hawksworth, Chapman, 1971; Маслова, 1971). Применение более чувствительных методов (Culberson et al., 1977b) позволило обнаружить у этих лишайников еще несколько веществ, родственных с оливеторовой и физодовой кислотами, и выделить два вида: *P. furfuracea* с физодовой, оксифизодовой, алекторовой и иногда 2-0-метилфизодовой кислотами и *P. olivetorina* (Zopf) Zopf с оливеторовой и 4-0-диметилмикрофиллиновой кислотами. Выделение *P. furfuracea* и *P. olivetorina* в два самостоятельные вида отчасти подтверждается их географическим распространением. В Северной Европе преобладает лишайник с оливеторовой кислотой, в то время как в Южной Европе, наоборот, гораздо чаще встречается вид с физодовой кислотой, хотя нередко как на юге, так и на севере оба лишайника растут вместе. Замещению могут подвергаться не только родственные, но и химически далекие друг от друга вещества. Например, в Северной Америке популяция *Pseudevernia*, морфологически идентичная с европейскими, продуцирует леканоровую кислоту, не имеющую близкого сходства с оливеторовой и физодовой кислотами.

Вообще если химические различия, выражающиеся в замещении одного вещества другим, подкрепляются географическими и экологическими различиями, многие лихенологи возводят такие разновидности в ранг видов (Трасс, 1968; Hawksworth, 1976).

Вариации, связанные с появлением или исчезновением добавочных веществ, также часто встречаются внутри морфологически однородных видов. Некоторые из таких сопутствующих веществ появляются спорадически и в случае отсутствия ничем не замещаются, другие присутствуют постоянно, но варьируют количественно. В последнем случае их кажущееся

отсутствие отражает просто несовершенство методов определения. Так, у *Cladonia polycarpia* Merr. стиктовая и норстиктовая кислоты долгое время считались дополнительными, но с введением тонкослойной хроматографии стало ясно, что обе кислоты — постоянные вещества, сильно изменяющиеся количественно (Culberson, 1969). Однако многие вещества действительно являются добавочными. Их отсутствие, по-видимому, имеет случайный характер, и они редко обнаруживают корреляцию с географическим расселением, которая наблюдается в вариациях первого типа. Из сотен примеров можно привести лобаровую кислоту как дополнительное вещество у *Parmelia saxatilis* (L.) Ach., а также дидимовую кислоту у многих видов *Cladonia*. Очевидно, что таксономическая значимость вариаций с добавочными веществами очень мала.

Сантессон (Santesson, 1974) суммировал в общем виде биогенетические пути, которыми могут возникать хемотипы, и свел их в следующую схему:



В хемотипе 1 присутствует определенное вещество С, хотя его биогенетические предшественники А и В не накапливаются. Хемотип 2 отличается тем, что синтез вещества С чем-то ингибирован и оно не образуется. В хемотипе 3 накапливается предшественник В, а в хемотипе 4 — и предшественник В, и самое вещество С. Однако из первого предшественника А могут образоваться совсем другие соединения, чем С, если синтез пойдет иным путем. Тогда возникнут хемотипы 5а и 5b с веществами Е и F. Наконец, даже самый первый предшественник в биосинтезе лишайниковых веществ может оказаться иным: не А, а G; он даст начало хемотипу 6 с веществом I. Очевидно, степень химического сходства между этими хемотипами различна. Наиболее родственны между собой хемотипы 1, 2, 3 и 4, наименее сходны типы 1 и 6.

Прекрасной иллюстрацией теоретических положений Сантессона о возникновении хемотипов может служить род *Cetrelia* Culb. et Culb. В каждом из 15 видов этого рода с помощью высокочувствительного метода двумерной тонкослойной хроматографии обнаружен определенный набор медуллярных веществ — деп-

сидов и депсидонов орсинольного типа (Culberson, Culberson, 1976). Происхождение этих веществ из фенольных предшественников показано на рис. 2. Благодаря тому что реакции образо-

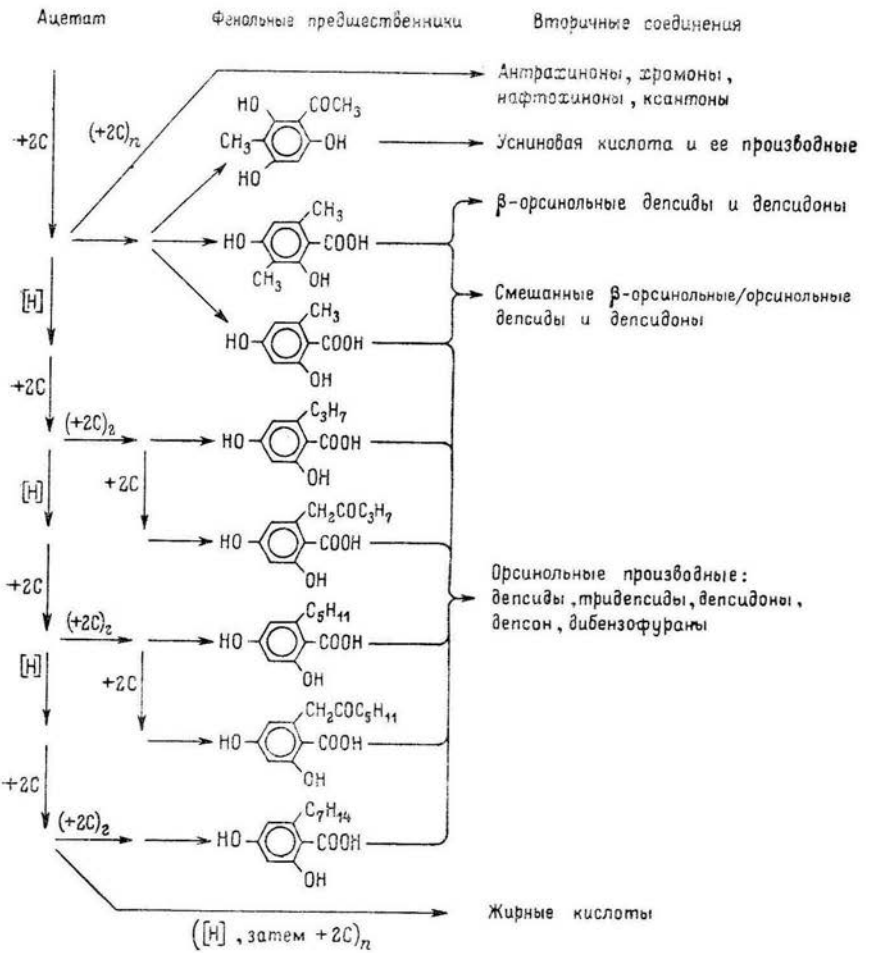


Рис. 2. Схема биосинтеза лишайниковых веществ в роде *Cetrelia* C. Culb. et W. Culb. (по: Culberson, Culberson, 1976).

вания полифенолов могут протекать в разных комбинациях и с разной интенсивностью (по причине различной субстратной специфичности ферментов, катализирующих эти реакции), из общего орсинольного предшественника в каждом виде *Cetrelia* может образоваться свой набор родственных соединений, так называемый «хемосиндром», в котором одно соединение, как правило, накапливается в большем количестве (главный компонент), а дру-

гие — в меньшем (сопутствующие компоненты). При этом были отмечены следующие особенности.

1. Главные соединения одних видов могут оказаться второстепенными у других. Например, оливеторовая кислота является главным компонентом у *C. pseudolivetorum* (Asah.) Culb. et Culb., *C. daviana* Culb. et Culb. и *C. olivetorum* (Nyl.) Culb. et Culb., а у *C. cetrarioides* (Del. ex Duby) Culb. et Culb. и *C. isidiata* (Asah.) Culb. et Culb. содержится в небольших количествах.

2. Главные соединения в *Cetrelia* неизменно сопровождаются биогенетически тесно с ними связанными второстепенными веществами. Например, все лишайниковые кислоты с метоксильной группой ассоциированы с аналогичными, но неметоксилированными соединениями.

3. По мере того как увеличивается длина боковых углеводородных цепочек в соединениях, уменьшается количество самих соединений в хемосиндроме вида. Так, *C. monochorum* (Zahlbr.) Culb. et Culb. содержит 7 орсинольных парадепсидов, каждый из которых имеет по 2 боковые цепи с 3 или 5 атомами углерода. У *C. japonica* (Zahlbr.) Culb. et Culb. обнаружено всего 3 депсида, но зато все они имеют длинные боковые цепи, до 7 углеродных атомов.

Морфологически род *Cetrelia* делится на 6 хорошо различных групп, внутри которых имеются химические различия. В группе *C. sinensis* Culb. et Culb. лишайники *C. sinensis* и *C. japonica* морфологически идентичны, но по своим хемосиндромам составляют наиболее несходную пару среди всех *Cetrelia*. То же можно сказать о морфологически неразличимых *C. collata* (Nyl.) Culb. et Culb., обычной в Китае, и *C. nuda* (Hue) Culb. et Culb., распространенной в Японии и редкой в Китае. Главные соединения хемосиндромов у этих лишайников настолько биогенетически далеки друг от друга, что Кальберсоны сочли возможным возвести химические различия в ранг видовых.

Хемосиндромная изменчивость обнаружена также в группе *Parmelia pulla* Ach. (Culberson, Culberson, Esslinger, 1977).

Однако самые сложные таксономические проблемы удается разрешить лишь в том случае, когда анатомо-морфологические исследования сочетаются не только с глубоким биогенетическим анализом химического состава, но и с изучением эколого-географических особенностей расселения вида. Именно такой подход был применен к изучению группы *Ramalina siliquosa* (Huds.) A. L. Sm. (Culberson, Culberson, 1967a; Culberson, 1967, 1969c; Culberson et al., 1977a).

R. siliquosa в широком смысле — это исключительно европейские лишайники, распространенные от Португалии на север до Норвегии и на восток до Финляндии и СССР. Это приморские растения, занимающие обычно литоральную зону. Их морфологическая пластичность и химическое многообразие давно вызывают

большой интерес лихенологов (Hovda et al., 1975; Søchting, 1976; Sheard, James, 1976; Sheard, 1978a, 1978b).

R. siliquosa включает 6 химических типов. 5 из них содержат взаимозаменяемые родственные депсидоны: норстиктовую, стиктовую, протоцетраровую, гипопротоцетраровую и салациновую кислоты. Шестой тип не имеет в сердцевине никаких лишайниковых веществ. Лишайники, содержащие салациновую и стиктовую кислоты, часто растут рядом, однако растения с салациновой кислотой больше приспособлены к суровым условиям, сильным ветрам и низкой температуре. Если в Португалии в составе популяции *Ramalina* было обнаружено 44% лишайников со стиктовой кислотой и 1% — с салациновой, то в Шотландии растения с салациновой кислотой составляли 71%, а со стиктовой совсем не были обнаружены. По той же причине на открытых, обдуваемых ветрами скалах преобладали растения с салациновой кислотой, а на защищенных местах — со стиктовой. Вообще же тип салациновой кислоты наиболее широко распространен из всех 6 химических типов. В арктической зоне Норвегии и на восточном побережье Балтийского моря он один представляет всю группу *R. siliquosa*. Остальные хемотипы более малочисленны, и их экологическая приуроченность менее выражена. Несмотря на это В. Кальберсон считает каждый из этих химических типов видом на том основании, что их представители составляют одну популяцию и никогда не скрещиваются, хотя имеют органы полового размножения.

Следует, однако, признать, что большинство лихенологов не склонно выделять виды по химическому признаку, даже если он сочетается с экологическим. Именно так обстоит дело с таксономией другой сложной группы из рода *Ramalina* Ach. — *R. farinacea*. Обнаружив в Северной Америке 7 химических типов этого лишайника, Боулер и Рундель (Bowler, Rundel, 1978) рассмотрели их приуроченность к субстрату и географическое распространение и не сочли эти признаки достаточными для выделения самостоятельных видов.

Чаще всего химический признак используется лихенологами для того, чтобы уяснить таксономию видов, у которых анатомо-морфологические признаки оказываются не совсем отчетливыми. Так было, например, при уточнении положения ряда видов *Cetraria* (Нильсон, 1970) и при изучении группы *Parmelia conspersa* (Ehrh.) Ach. s. l., в которой по сочетанию анатомо-морфологического, химического и географического признаков были выделены 3 вида: *P. conspersa*, *P. tinctina* Mah. et Gill. и *P. subramigera* Giell. (Рассадина и др., 1971).

Причины возникновения химической изменчивости. Поскольку происхождение лишайников продолжает оставаться во многих отношениях неясным, неудивительно, что и вопросы возникновения химической изменчивости этих растений являются пока лишь предметом гипотез.

Одна из таких гипотез состоит в том, что химические расы могли возникнуть в результате параллельной эволюции. По предположению Пельта (Poelt, 1972), многие половые формы лишайников, так называемые «первичные таксоны», дали начало соответствующим бесполым формам, которые автор называет вторичными. Обычно такая «пара таксонов» имеет одинаковый химический состав и развивается параллельно с другой «парой», с иными лишайниковыми веществами. Такое происхождение химической изменчивости предполагается в группе *Parmelia perforata* (Jacq.) Ach. (Culberson, 1973). Как видно из схемы, от общего предка, по-видимому, произошли «первичные» виды с апотециями и пикнидами (верхний ряд), а каждый из них в свою очередь дал начало «вторичным» видам, с теми же лишайниковыми кислотами, но с бесполым размножением (краевые соредии).

На схеме показано, что *P. perforata* произошла от *P. preperforata* W. Culb. Такое предположение возникло при изучении ареалов этих лишайников. Поскольку *P. preperforata* распространена и в Европе, и в Америке, а *P. perforata* — только в Америке, логично думать, что первый вид расселился по Земле еще до разделения материков, а второй возник позже, после отделения Америки от Европы.

Происхождение химической изменчивости путем параллельной эволюции легко себе представить в группе американского лишайника *P. bolliana* Müll. Arg. и более широко распространенного

лишайника *P. borreri* (Sm.) Turn. (Culberson, 1962), а также в группе *P. prolixa* (Ach.) Röhl. (Leuckert et al., 1974).

Вторая гипотеза — возникновение химических рас путем гибридизации. К такому допущению приходится прибегать в тех случаях, когда лишайник синтезирует химические вещества, далекие друг от друга по своей природе. Примером может служить чилийский лишайник *Ramalina chilensis* Bert., имеющий крайне необычный химический состав: орсинольный мета-депсид секикаевую кислоту и β-орсинольный депсидон норстиктовую кислоту. Происхождение такого набора кислот проще всего объяснить скрещиванием, происшедшим в древности между представителями двух химических типов: с орсинольными и β-орсинольными соединениями (Rundel, 1978).

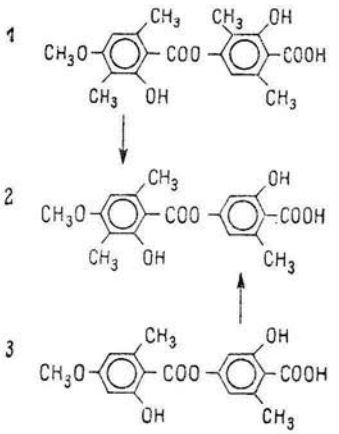


Рис. 3. Схема происхождения химических типов в секции *Hypotrachyna* рода *Parmelia* Ach. (по: Culberson, Hale, 1973): *1* — барбатовая к-та, *2* — обтузатовая к-та, *3* — эверновая к-та.

Подобным образом можно объяснить и происхождение двух химических типов в секции *Hypotrachyna* (подрод *Parmelia* — Culberson, Hale, 1973). В одном из этих хемотипов содержатся обтузатовая и барбатовая кислоты, а во втором — обтузатовая и эверновая кислоты. Поскольку обтузатовую кислоту можно рассматривать как смешанный депсид, состоящий из первого фенольного кольца барбатовой кислоты и второго фенольного кольца эверновой кислоты (рис. 3), логично предположить возникновение этих хемотипов путем скрещивания лишайников, содержавших барбатовую кислоту, с лишайниками, содержавшими эверновую кислоту.

Нет сомнения, что накопление лишайниковых кислот зависит от экологических условий. А. Равинская и Е. Вайнштейн (1975) показали, что содержание усниновой кислоты и атранорина у трех видов *Cladonia* и у *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl. менялось под влиянием температуры, а также имело сезонные колебания. О влиянии климатических условий на состав кислот у лишайников говорит и ясно выраженная географическая приуроченность многих химических типов. Например, евразиатские виды *Rhizoplaca chrysoleuca* (Smith) Zopf и *R. melanophtalma* (Ram.) Leuckert et Poelt имеют на севере всего 4 химические расы, в то время как на юге образуют 11 различных рас. Мало того, на севере часто встречаются образцы, совсем лишенные диагностических веществ (Leuckert et al., 1976).

Несомненная зависимость химического состава лишайников от занимаемого ими ареала обнаружена в группе *Cladonia chloro-*

phaea (Flk.) Spreng. в штате Северная Каролина (Culberson, Culberson, Arwood, 1977). Из 6 видов этого комплекса для 5 характерна фумарпротоцетраровая кислота, причем в горном районе штата это соединение содержало 90% всех обследованных образцов, в предгорьях — 25%, а на прибрежной равнине — всего 4%.

Однако в большинстве случаев невозможно установить прямую зависимость между качественным составом медуллярных веществ и условиями окружающей среды. Это было отчетливо продемонстрировано при изучении группы *Cetraria ciliaris* Ach. в Северной Америке (Culberson, Culberson, 1967b). Так же, как у *Ramalina siliquosa*, химические расы этого лишайника растут рядом, на одних субстратах, в одинаковых условиях среды, и их возникновение вызвано скорее генетически контролируемой ферментной системой, чем непосредственным воздействием окружающих условий.

Выяснению конкретных причин возникновения химической изменчивости могли бы способствовать физиологические эксперименты, в ходе которых хеморасы одного вида подвергались бы различным экологическим воздействиям. Необходимо также биохимическое исследование ферментов, участвующих в образовании лишайниковых кислот.

Рассматривая проблемы хемосистематики, Хейл (Hale, 1967) подчеркивал, что ни одна другая область лихенологии не обещает таких больших и важных открытий. За последнее десятилетие хемотаксономия лишайников перешла на качественно новую ступень, что стало возможно благодаря внедрению более совершенных методов исследования. Пришло время глубокого анализа химического состава лишайников на всех таксономических уровнях и биогенетического подхода к природе и происхождению химической изменчивости. Как и во всякой развивающейся области науки, многие вопросы хемосистематики лишайников ждут своего решения.

Литература

Маслова В. Р. Поширення хімічних рас лишайника Pseudevernia furfuracea (L.) Zopf на Україні. Укр. бот. журн., 28, 3, 1971. — Нильсон Э. М. О хемотаксономии некоторых видов рода Cetraria. Учен. зап. Тартуск. ун-та, 268, 1970. — Окснер А. М. Систематичне положення лишайників та основні філогенетичні лінії їх розвитку. Укр. бот. журн., 13, 1, 1956. — Окснер А. Н. Определитель лишайников СССР. 2. Морфология, систематика и географическое распространение. Л., 1974. — Равинская А. П. Изменчивость содержания лишайниковых кислот и вопросы хематоксономии лишайников. Автореф. канд. дис. Л., 1977. — Равинская А. П., Вайнштейн Е. А. Влияние некоторых экологических факторов на содержание лишайниковых веществ. Экология, 3, 1975. — Рассадина К. А., Шапиро И. А., Макарова И. И. К хемотаксономии Parmelia conspersa s. l. Новости сист. низш. раст., 8, 1971. — Трасс Х. Х. Химическая таксономия лишайников. Матер. III Закавказ. конф. по спор. раст., Тбилиси, 1968. — Asahina Y., Shibata S. Chemistry of lichen substances. Tokyo, 1954. — Bowler P. A., Rundel P. W. The Ramalina farinacea complex in North America: chemical, ecological and morphological variation. Bryologist, 81, 3, 1978. — Culberson C. F. A note on the chemical strains of Parmelia furfuracea. Bryo-

logist, 68, 4, 1965. — Culberson C. F. Chemical and botanical guide to lichen products. Chapell Hill, 1969. — Culberson C. F. Supplement to «Chemical and botanical guide to lichen products». Bryologist, 73, 2, 1970. — Culberson C. F. Improved conditions and new data for the identification of lichen products by a standardized thinlayer chromatographic method. J. Chromatogr., 72, 1972a. — Culberson C. F. Additions to the phytochemistry of the lichen genus Lecanactis. Bryologist, 75, 1, 1972b. — Culberson C. F., Culberson W. L. The chemistry of some species of the lichen genus Diploschistes. Mycologia, 63, 2, 1971. — Culberson C. F., Culberson W. L. Chemosyndromic variation in lichens. Syst. Bot., 1, 1976. — Culberson C. F., Culberson W. L., Arwood D. A. Physiography and fumarprotocetraric acid production in the Cladonia chlorophaea group in North Carolina. Bryologist, 80, 1, 1977. — Culberson C. F., Culberson W. L., Esslinger T. L. Chemosyndromic variation in the Parmelia pulla group. Bryologist, 80, 1, 1977. — Culberson C. F., Culberson W. L., Johnson A. Second Supplement to «Chemical and botanical guide to lichen products». St. Louis, 1977. — Culberson C. F., Hale M. E. Jr. Chemical and morphological evolution in Parmelia sect. Hypotrachyna: product of ancient hybridization. Brittonia, 25, 2, 1973. — Culberson C. F., Kristinsson H. A standardized method for the identification of lichen products. J. Chromatogr., 46, 1970. — Culberson W. L. Some Pseudocyphellate Parmeliae. Nova Hedwigia, 4, 3—4, 1962. — Culberson W. L. Chemistry and taxonomy of the lichen genera Heterodermia and Anaptychia in the Carolinas. Bryologist, 69, 4, 1966. — Culberson W. L. Analisis of chemical and morphological variation in the Ramalina siliquosa species complex. Brittonia, 19, 4, 1967. — Culberson W. L. The use of chemistry in the systematics of the lichens. Taxon, 18, 2, 1969a. — Culberson W. L. The chemistry and systematics of some species of the Cladonia cariosa in the North America. Bryologist, 72, 3, 1969b. — Culberson W. L. The behavior of the species of the Ramalina siliquosa group in Portugal. Österr. Bot. Z., 116, 1—5, 1969c. — Culberson W. L. Chemosystematics and ecology of lichen-forming fungi. Annual Rev. Ecol. a. Systematics, 1, 1970. — Culberson W. L. The Parmelia perforata group: niche characteristics of chemical races, speciation by parallel evolution, and a new taxonomy. Bryologist, 76, 1, 1973. — Culberson W. L., Culberson C. F. Habitat selection by chemically differentiated races of lichens. Science, 158, 3805, 1967a. — Culberson W. L., Culberson C. F. A new taxonomy for the Cetraria ciliaris group. Bryologist, 70, 2, 1967b. — Culberson W. L., Culberson C. F. A phylogenetic view of chemical evolution in the lichens. Bryologist, 73, 1, 1970. — Culberson W. L., Culberson C. F., Johnson A. Correlations between secondary-product chemistry and ecogeography in the Ramalina siliquosa group (lichens). Plant. Syst. a. Ecol., 127, 2—3, 1977a. — Culberson W. L., Culberson C. F., Johnson A. Pseudevernia furfuracea-olivetorina relationships: chemistry and ecology. Mycologia, 69, 3, 1977b. — Frank R. L. Clark G. R., Coker J. N. The synthesis of vulpinic acid from polyporic acid. J. Amer. Chem. Soc., 72, 1950. — Frank R. L., Cohen J. M., Coker J. N. The structures and synthesis of rhizocarpic acid and epanorin. J. Amer. Chem. Soc., 72, 1950. — Hale M. E. Jr. Chemical strains of the lichen Parmelia furfuracea. Amer. J. Bot., 43, 7, 1956. — Hale M. E. Jr. Chemistry and evolution in lichens. Israel J. Bot., 15, 3—4, 1966. — Hale M. E. Jr. The biology of lichens. London, 1967. — Hale M. E. Jr. A monograph of the lichen genus Pseudoparmelia Lynge (Parmeliaceae). Smiths. Contribs. Bot., 31, 1976a. — Hale M. E. Jr. A monograph of the lichen genus Bulbothrix Hale (Parmeliaceae). Smiths. Contribs. Bot., 32, 1976b. — Hale M. E. Jr. A monograph of the lichen genus Parmelina Hale (Parmeliaceae). Smiths. Contribs. Bot., 33, 1976c. — Hawksworth D. L. Lichen chemotaxonomy. In: Lichenology: progress and problems. London, 1976. — Hawksworth D. L., Chapman D. S. Pseudevernia furfuracea (L.) Zopf and its chemical races in the British Isles. Lichenologist, 5, 1—2,

1971. — Hovda H., Østhagen J. T., Viereck L. A. Ramalina siliquosakomplekset i Norge. Blyttia, 33, 1, 1975. — Huneck S. Advances in lichen chemistry and analytical methods. Abstr. 12 Intern. Bot. Congress, Leningrad, 1975. — Komiya T., Shibata S. Formation of lichen substances by mycobionts of lichens. Isolation of (+) usnic acid and salazinic acid from mycobionts of Ramalina spp. Chem. Pharm. Bull. Tokyo, 17, 6, 1969. — Krog H., Swinscow T. D. V. The genus Ramalina in East Africa. Norw. J. Bot., 23, 3, 1976. — Leuckert C., Poelt J., Schultz J., Schwarz B. Chemotaxonomie und stammesgeschichtliche Differenzierung des Formenkreises von Parmelia prolixa in Europa (Lichenes, Parmeliaceae). Decheniana, 127, 1974. — Leuckert C., Poelt J., Hähnel G. Zur Chemotaxonomie der eurasischen Arten der Flechtengattung Rhizoplaca. Nova Hedwigia, 28, 1, 1976. — Moruzi C., Cucu V. La répartition en Roumanie des «Taxons chimiques» de Parmelia furfuracea (L.) Ach. Rev. Bryol. et Lichénol., n. s., 36, 1—2, 1968. — Mosbach K. Biosynthesis of lichen substances. In: The lichens. New York, 1973. — Neelakantan S., Padmasani R., Seshadri T. R. A new simplified method of synthesis of depsides. J. Sci. Industr. Res., 20B, 10, 1961. — Neelakantan S., Padmasani R., Seshadri T. R. Synthesis of atranorin. Tetrahedron letters, 7, 1962. — Neelakantan S., Seshadri T. R., Subramanian S. S. Chemical investigation of Indian lichens. Part XX. A new synthesis of teloschistin. Proc. Indian Acad. Sci., 44, A, 1956. — Poelt J. Die taxonomische Behandlung von Artenpaaren bei den Flechten. Bot. Not., 125, 1, 1972. — Rundel P. W. Evolutionary relationships in the Ramalina usnea complex. Lichenologist, 10, 2, 1978. — Santesson J. Chemie der Flechten. In: Lichens. Eine Einführung in die Flechtenkunde. Stuttgart, 1974. — Sheard J. W. The taxonomy of the Ramalina siliquosa species aggregate (lichenized Ascomycetes). Canad. J. Bot., 56, 8, 1978a. — Sheard J. W. The comparative ecology and distribution and within-species variation of the lichenized Ascomicetes Ramalina cuspidata and R. siliquosa in the British Isles. Canad. J. Bot., 56, 8, 1978b. — Sheard J. W., James P. W. Typification of the taxa belonging to the Ramalina siliquosa species aggregate. Lichenologist, 8, 1, 1976. — Shibata S. Lichen substances as the metabolites of lichen mycobionts. Nova Acta Leopold., 7, 1976. — Søchting U. The Ramalina siliquosa aggregate on the Danish island of Bornholm. Bot. Tidsskr., 71, 1—2, 1976. — Yoshimura I. The genus Lobaria of Eastern Asia. J. Hattori Bot. Lab., 34, 1971. — Zopf F. W. Die Flechtenstoffe in chemischer, pharmakologischer und technischer Beziehung. Jena, 1907.

И. И. Абрамов,
А. Л. Абрамова

I. I. Abramov,
A. L. Abramova

К ИСТОРИИ ИЗУЧЕНИЯ БРИОФЛОРЫ СССР

AD HISTORIAM EXAMINATIONIS BRYOFLORAE URSS NOTULA

Своеобразие мхов, представляющих древнюю обособленную ветвь в развитии растительного мира, проявляется в их внешнем облике и строении и находит свое выражение в эколого-биологи-