

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

---

ACADEMIA SCIENTIARUM ROSSICA  
INSTITUTUM BOTANICUM NOMINE V. L. KOMAROVII

НОВОСТИ СИСТЕМАТИКИ  
НИЗШИХ РАСТЕНИЙ

Том 28

NOVITATES SYSTEMATICAЕ  
PLANTARUM NON VASCULARIUM

Tomus XXVIII



САНКТ-ПЕТЕРБУРГ (PETROPOLIS)  
„НАУКА“  
С.-ПЕТЕРБУРГСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ  
1992

## Литература

Enderle M. Beitrag zur Kentniss der Ulmer Pilzflora: Die Gattung Hypoxylon Bull. ex Fr. im Ulmer Raum // Ztschr. Mycol. 1982. Bd 48, H. 1. – Greenhalgh G. N., Evans L. V. The structure of ascus apex in Hypoxylon fragiforme with reference to ascospore release in this and related species // Trans. Brit. Mycol. Soc. 1967. Vol. 50, N 2. – Greenhalgh G. N., Whalley A. G. S. Stromal pigments of some species of Hypoxylon // Trans. Brit. Mycol. Soc. 1970. Vol. 55, N 1. – Martin P. Studies in the Xylariaceae. III, IV // J. South African Bot. 1968. Vol. 34, N 3, 5. – Miller J. H. A monograph of the world species of Hypoxylon. Athens: Univ. Georgia Press, 1961. – Rogers J. D. Hypoxylon pruinatum: the chromosome number // Mycologia. 1964. Vol. 56, N 3. – Rogers J. D. Cytological aspect of the ascospores of Hypoxylon grena-dense var. macrospora // Can. J. Bot. 1967a. Vol. 45, N 7. – Rogers J. D. Hypoxylon multiforme: cytology of the ascus // Mycologia. 1967b. Vol. 59, N 2. – Rogers J. D. Nuclear phenomena in the ascospores of Hypoxylon punctulatum // Can. J. Bot. 1968. Vol. 46, N 6. – Rogers J. D. Hypoxylon serpens: cytology and taxonomic considerati-ons // Can. J. Bot. 1975a. Vol. 53, N 1. – Rogers J. D. The ascospore of Hypoxylon glycyrrhiza // Mycologia. 1975b. Vol. 67, N 3. – Rogers J. D. A large-spored variety of Hypoxylon uniaciculatum // Mycologia. 1975c. Vol. 67, N 5. – Rogers J. D. A new Hypoxylon species with appendaged, ornamented ascospores // Can. J. Bot. 1977a. Vol. 55, N 3. – Rogers J. D. Surface features of the light-colored ascospores of some appla-nate Hypoxylon species // Can. J. Bot. 1977b. Vol. 55, N 18. – Rogers J. D. The Xyla-riaceae: systematic, biological and evolutionary aspects // Mycologia. 1979. Vol. 71, N 1. – Rogers J. D., Candoussau F. Hypoxylon gilessi, a new species with ornamented ascospores from Madagascar // Mycotaxon. 1982. Vol. 15. – Whalley A. I. S. Notes on the conidial state of Hypoxylon udum // Trans. Brit. Mycol. Soc. 1976. Vol. 67, N 3. – Whalley A. I. S., Greenhalgh G. N. Chemical rases of Hypoxylon rubigino-sum // Trans. Brit. Mycol. Soc. 1971. Vol. 57, N 1. – Whalley A. I. S., Green-halgh G. N. Numerical taxonomy of Hypoxylon. 1. Comparison of classifications of the cultural and the perfect states // Trans. Brit. Mycol. Soc. 1973. Vol. 61, N 3.

П. С. Черепанов

P. S. Cherepanov

### ВОЗМОЖНЫЕ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ СВЯЗИ РОДА HYPOXYLON BULL. С БЛИЗКИМИ РОДАМИ СЕМ. XYLARIACEAE

### DE POSSIBILITATE NEXUS PHYLOGENETICI HYPOXYLI BULL. CUM GENERIBUS AFFINIBUS XYLARIACEARUM

Род *Hypoxylon* – очень сложный род с недостаточно четко очер-ченными границами. Поэтому о наиболее вероятных направлениях эволюции и филогенетических связях в пределах рода *Hypoxylon* и с близкими ему родами приходится судить на основании всесторонне-го изучения современных видов, и прежде всего на основании комп-лекса морфологических признаков.

Первые подразделения рода *Hypoxylon* на видовые группы были почти полностью основаны на форме стромы. Нитшке (Nitschke, 1867), Саккардо (Saccardo, 1882) полагались главным образом на форму,

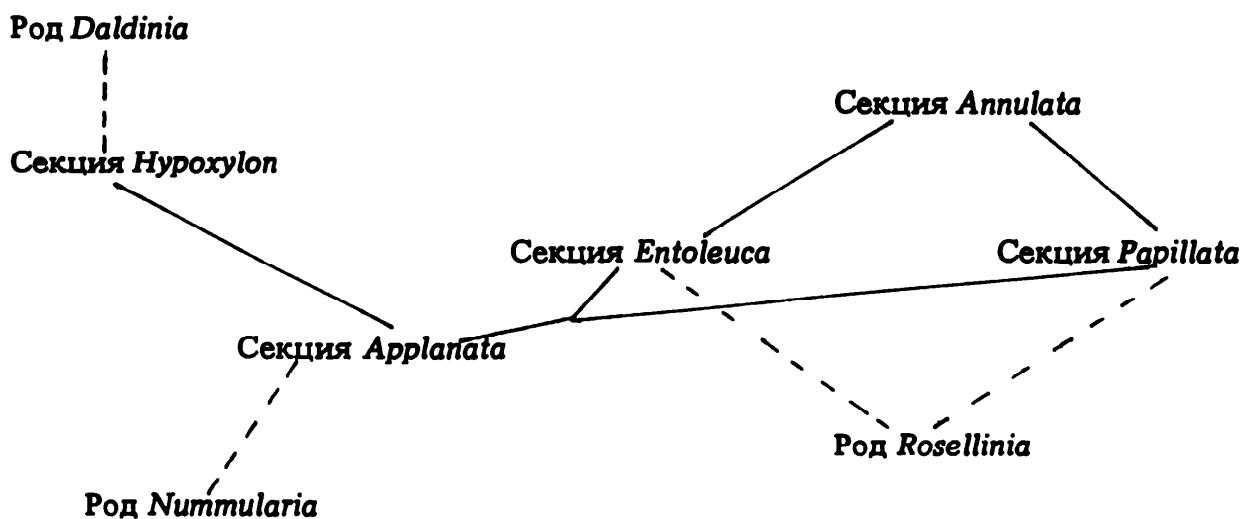
размер и степень погружения стромы в субстрат. Миллер (Miller, 1928, 1961) разделил этот род согласно внутренним признакам стромы. Они включали величину стромы, глубину погружения ее в субстрат, окраску поверхности стромы и эндостромы, тип устьиц. Он выделил 4 секции рода: *Huroxylon*, *Papillata* (с подсекциями *Papillata* и *Primo-cinerea*), *Annulata* и *Applanata*. Мартин (Martin, 1968) на основании такого признака, как наличие или отсутствие пигмента в эктостроме, выделил неокрашенные виды (подсекция *Primo-cinerea* секции *Papillata*) в отдельную секцию *Entoleuca*.

Нами здесь будут рассмотрены возможные родственные отношения следующих секций рода *Huroxylon*: *Applanata*, *Annulata*, *Papillata*, *Huroxylon* и *Entoleuca*. Для решения вопроса филогенетических отношений в пределах рода использована совокупность различных морфологических признаков, а именно: характер развития стромы, ее цвет, форма перитециев, их количество в строме, форма сумок, наличие и форма апикального аппарата (амилоидного диска) сумок, характер оболочки, форма и цвет аскоспор, наличие бесцветных придатков у аскоспор, наличие и тип проростковой щели. Мы предполагаем, что процесс эволюционного развития в пределах данного рода, вероятно, осуществлялся от видов, имеющих уплощенную строму с небольшим количеством крупных перитециев, к видам с подушковидными и шаровидными стромами, несущими большое количество перитециев.

По мнению Наннфельдта (Nannfeldt, 1976), прогрессивной является отрицательная реакция вершин сумок на иод. Что касается аскоспор, то, по-видимому, следует считать наличие у них бесцветных придатков и их двуядерность атавизмом, а одноядерность аскоспор от образования до зрелости эволюционно продвинутым признаком. Наличие у аскоспор хорошо развитой во всю длину споры проростковой щели также является прогрессивным признаком, так как облегчает процесс прорастания аскоспоры. Кроме того, вероятно, эволюция шла от широкоспециализированных форм к видам, обладающим узкой специализацией, т. е. имеющим ограниченный круг растений-хозяев.

На основании этих предположений мы попытались показать филогенетические связи и наиболее вероятные пути эволюционного развития внутри рода *Huroxylon* (см. схему).

Наиболее примитивной группой видов, которую можно принять за исходную, является секция *Applanata*. Она характеризуется наличием распространенной стромы, развивающейся под корой растения-хозяина, форма которой сохраняется независимо от субстрата. Аскоспоры видов этой секции имеют как окружную форму, так и эллиптическую. Важный признак, который указывает на примитивность этой секции, – наличие придатков у зрелых аскоспор и отсутствие у аскоспор большинства видов секции проростковой щели. Большинство видов имеет сосочковидные устьица перитециев, хотя у отдельных видов имеются и пупковидные (*H. tinctor*, *H. punctulatum*).



Сумки, как правило, цилиндрической формы, с косооднорядным расположением аскоспор и широким, хорошо заметным апикальным амилоидным диском. По морфологии эта секция очень близка к роду *Numtularia* (= *Numtulariola* House emend. Martin). Характер стромы, развитие ее под корой растения-хозяина, форма аскоспор и устьиц перитециев указывают на эту связь.

Непосредственно с этой секцией связана секция *Entoleuca*, виды которой, как правило, обладают поверхностной распространенной стромой и сосочковидными перитециальными устьицами. У некоторых видов строма погружена в субстрат (*H. undum*, *H. mammatum*). На непосредственное родство с секцией *Applanata* указывает наличие у незрелых аскоспор бесцветных прилатков, которые у видов секции *Applanata* сохраняются и в зрелом состоянии. Форма аскоспор, как правило, эллиптическая, хотя встречаются виды и с ладьевидной формой аскоспор. Что касается окраски аскоспор, то, как и в секции *Applanata*, виды секции *Entoleuca* чаще имеют светлоокрашенные аскоспоры. Сумки также обладают хорошо заметным на вершине амилоидным диском, но уже прямоугольной формы.

Секция *Papillata* имеет очень много общих черт с секцией *Entoleuca*, и, по-видимому, они имели общих предков. Однако виды секции *Papillata* имеют хорошо развитую строму преимущественно подушковидной формы. С секциями *Entoleuca* и *Applanata* их сближают двудерность незрелых аскоспор, наличие хорошо различимого амилоидного диска у сумок и наличие в основном эллиптических светлоокрашенных аскоспор, но в отличие от секции *Applanata* аскоспоры обладают хорошо развитой проростковой щелью.

Секции *Papillata* и *Entoleuca* имеют много общего с родом *Rosellinia* (струмы с одиночными перитециями, форма и окраска аскоспор, форма сумок, наличие апикального аппарата). Мартин (Martin, 1968) включает в секцию *Entoleuca* ряд видов рода *Rosellinia*, но, по мнению Роджерса (Rogers, 1979), несмотря на сходство секции *Entoleuca* с родом *Rosellinia*, преждевременно объединять его с родом *Huroxylon*.

В отношении секции *Annulata* можно предположить, что ее виды могли возникнуть или от каких-то общих представителей, близких к секции *Entoleuca*, или от форм, сходных с видами секции *Papillata*, наконец, не исключена возможность, что имело место и то, и другое. На это указывают хорошо развитая строма подушковидной или полушиаровидной формы, сосочковидная форма устьиц перитециев, эллипсоидальная или ладьевидная форма аскоспор и цилиндрическая форма сумок.

Другая линия развития ведет от секции *Appianata* к секции *Huroxylon*, имеющей виды с хорошо развитыми стромами, мелкими перитециями, расположенными по периферии мощной эндостромы. В качестве важных признаков, свидетельствующих о более продвинутом положении этой секции, можно отметить шаровидные стромы, ладьевидную форму и темно-коричневую окраску аскоспор, наличие хорошо различимой проростковой щели во всю длину аскоспоры, отсутствие придатков и двуядерности у аскоспор большинства видов даже в зрелом состоянии. Прогрессивной является и отрицательная реакция на иод вершин сумок. Надо отметить также в качестве прогрессивного признака приуроченность некоторых видов (*H. fragiforme*, *H. fraxinophilum* и др.) к определенному субстрату.

Переход от секции *Appianata*, по-видимому, осуществлялся через возникновение переходных форм. К числу таких форм можно отнести *H. howeianum* и *H. rubiginosum*, которые в зависимости от субстрата имеют стромы распростертые, подушковидные, шаровидные, а незрелые аскоспоры *H. rubiginosum*, кроме того, обладают двумя ядрами. Несомненная связь секции *Huroxylon* с родом *Daldinia*, виды которого имеют (как и некоторые виды секции *Huroxylon*) массивные сидячие шаровидные стромы и перитеции с пупковидными устьицами, что, по-видимому, является адаптацией к предотвращению высыхания перитециев. На это родство указывает и зональность эндостром некоторых видов секции *Huroxylon*, обладающих шаровидной стромой.

Итак, мы попытались представить на основе морфологических признаков возможные филогенетические связи в пределах рода *Huroxylon* и его связи с близкими родами сем. *Xylariaceae*: *Rosellinia*, *Nutularia*, *Daldinia*. Родство этих родов подкрепляется еще и тем, что у многих видов этих родов обнаружены близкородственные конидиальные стадии. Однако следует отметить, что указанные отношения нельзя считать окончательно установленными. Возможно, более детальное изучение видов, которые здесь не рассматривались, а также более полное знание генетических связей видов рода *Huroxylon* позволят уточнить и, может быть, изменить предложенную здесь схему.

#### Литература

Васильева Лар. Н. К систематике рода *Huroxylon* Fr. 1 // Микол. и фитопатол. 1983. Т. 17, вып. 1. — Fries E. M. Summa vegetabilium Scandinaviae // Vi- al. Upsaliae. 1849. Sect. 2. — Matrin P. Studies in the Xylariaceae. III, IV // J. South

African Bot. 1968. Vol. 34, N 3, 5. – Miller J. H. Biologic studies in the Sphaeriales. I // Mycologia. 1928. Vol. 20, N 2. – Miller J. H. A monograph of the world species of Hypoxylon // Athens: Univ. Georgia Press, 1961. – Nannfeldt J. A. Jodine reactions in ascus plugs and their taxonomic significance // Trans. Brit. Mycol. Soc. 1976. Vol. 67, N 2. – Nitschke T. Pyrenomycetes Germanici. Xylariaceae. Breslau, 1867. – Rogers J. D. The Xylariaceae: systematic, biological and evolutionary aspects // Mycologia. 1979. Vol. 71, N 1. – Saccardo P. A. Sylloge fungorum omnium hucusque cognitorum. Patavii, 1982. Vol. 1.

Л. И. Бредкина,  
А. А. Добрыш,  
И. И. Макарова,  
А. Н. Титов

L. I. Bredkina,  
A. A. Dobrysh,  
I. I. Makarova,  
A. N. Titov

## К ФЛОРЕ ЛИШАЙНИКОВ ОСТРОВА КУНАШИР (КУРИЛЬСКИЕ ОСТРОВА)

### AD LICHENOFLORAM INSULAE KUNASHIR (INSULAE KURILENSES) NOTULA

Остров Кунашир является самым южным из островов Большой Курильской гряды. Он вытянут с юго-запада на северо-восток на 123 км. История образования острова тесно связана с вулканической деятельностью. На нем имеется четыре вулкана, самый большой из них вулкан Тяля (1819 м). Остров сложен вулканическими породами (андезитами, базальтами), вулканическими пеплами, а также осадочными породами (сланцами, песками, галечниками и т. д.). Большое распространение имеют вулканические туфы (дацитовые, пемзовые, риодазиты и др.).

Климат острова морской с холодной затяжной весной, влажным прохладным летом, теплой осенью и мягкой снежной зимой. Характерны большая сумма годовых осадков (1040 мм) и продолжительные туманы, которые приходятся на конец весны и начало лета. Самые низкие температуры в феврале. В зимний период часты оттепели. Лето прохладное, средняя температура августа +16 °C.

Растительность острова весьма богата и разнообразна, значительная часть покрыта широколиственными и темнохвойными лесами. Л. М. Алексеева (1983) приводит для о-ва Кунашир 690 видов сосудистых растений. Исходя из флористико-географических связей растительности, А. Л. Тахтаджян (1978) относит остров к Сахалино-Хоккайдской флористической провинции Восточноазиатской области.

Нами в течение полевого сезона 1989 г. (сентябрь) были обследованы два района о-ва Кунашир: северный (на Тихоокеанском побережье), примыкающий с юга к вулкану Тяля и охватывающий районы