РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ им. В. Л. КОМАРОВА

ACADEMIA SCIENTIARUM ROSSICA

INSTITUTUM BOTANICUM NOMINE V. L. KOMAROVII

НОВОСТИ СИСТЕМАТИКИ НИЗШИХ РАСТЕНИЙ

Том 29

NOVITATES SYSTEMATICAE PLANTARUM NON VASCULARIUM

Tomus XXIX

Санкт-Петербург (Petropolis)
„Наука"
1993

Н. С. Голубкова N. S. Golubkova

К ВОПРОСУ О ПРОИСХОЖДЕНИИ И ПУТЯХ ЭВОЛЮЦИИ ЛИШАЙНИКОВОГО СИМБИОЗА

AD COGNITIONEM ORIGINIS ET EVOLUTIONIS SYMBIOSIS LICHENICAE

Лишайниковый симбиоз – симбиотическая ассоциация гетеротрофного грибного организма и автотрофных прокариотических (цианобактерий) или эукариотических (водорослей) организмов – всегда привлекал к себе внимание ученых при обсуждении такой сложной и интересной общебиологической проблемы, как симбиоз, при этом он обычно служил некой моделью дружественного и взаимовыгодного сожительства двух организмов.

Исключительно важными достижениями эволюционной биологии, как отмечал А. Л. Тахтаджян в статье „Макроэволюционные процессы в истории растительного мира" (1983), явились отход от классической модели дарвинского градуализма и признание того факта, что наряду с обычными процессами микроэволюции время от времени происходят также более быстрые и иногда скачкообразные микроэволюционные процессы, своего рода генетические эволюции. В связи с этим особое место в проблеме прогрессивной эволюции занял вопрос об усложнении организации; обсуждение факторов и причин, ее вызывающих, занимает значительное место в истории эволюционной биологии после Дарвина. В связи с признанием многими биологами эволюционной роли симбиоза лишайниковая ассоциация – это уникальное явление природы снова нередко находится в центре научных дискуссий.

Линн Маргелис в своей известной книге „Роль симбиоза в эволюции клетки" (1983), подчеркивая исключительную распространенность в природе явлений симбиоза и то глубокое влияние, которое оказал симбиоз на ход эволюции, отмечала, что лишайники служат поразительным примером возникновения новых качеств в результате симбиоза.

Известный отечественный исследователь А. Н. Данилов (1921) писал, что при обсуждении идеи о положительной роли симбиоза в эволюции растений на первом месте кроме микоризы должен быть поставлен лишайниковый симбиоз, насколько очевидный, настолько все еще загадочный. А. С. Фаминцин (1907) считал происхождение лишайников наиболее ясным и бесспорным примером эволюции путем симбиоза. Б. М. Козо-Полянский (1921), разрабатывая теоретические аспекты концепции симбиогенезиса, в качестве примера существования в природе комплексных „суммарных" организмов также приводил прежде всего лишайники. Такое широкое использование

симбиогенетиками лишайников как иллюстрацию создания в природе нового комплексного организма путем симбиоза не случайно.

Маргелис (1983), отмечая универсальность и широкое распространение симбиозного сочетания организмов в природе, подчеркивала, что нередко определение происхождения партнеров симбиоза является очень трудным. В одних случаях это бывает связано с тем, что в ходе эволюции происходило много модификаций в морфологии и физиологии симбионтов, в других – потому, что симбиоз бывает множественным. Она указывала, что существуют два класса хорошо изученных симбиотических ассоциаций – лишайники и симбиоз бактерий с инфузорией Paramecium, в которых идентификация партнеров не вызывает сомнения. Действительно, в лишайниковом симбиозе идентификация партнеров симбиоза достаточно легка, поскольку гриб, водоросль и цианобактерии как организмы хорошо сохраняют в симбиозе свои индивидуальные, специфические для них организменные черты.

В то же время такие характерные особенности лишайникового симбиоза, как многочисленные разнообразные формы роста таллома лишайников, специфические для лишайников биохимические вещества, появление у некоторых высокоорганизованных форм (приблизительно у 30 % видов) способности к вегетативному размножению – соредиями, скоплениями гиф гриба и клеток водорослей, безусловно могут служить прекрасной иллюстрацией к вопросу об усложнении организации путем симбиоза.

Вместе с тем необходимо подчеркнуть, что мнение о достаточно хорошей изученности лишайникового симбиоза ошибочно. Наоборот, он относится к числу довольно слабо исследованных явлений природы. История развития исследований в области лихенологии демонстрирует нам тот случай в науке, когда теоретические разработки оставили далеко позади себя имеющиеся в руках ученых эмпирические данные. Современная лихенология, не располагая достаточной суммой проверенных и экспериментально доказанных данных об особенностях физиологических процессов лишайников, их экологических, биологических, цитологических и других свойствах, имеет за плечами достаточное число теоретических гипотез, с позиций которых была сделана попытка объяснить сущность лишайникового симбиоза. Не менее широко он использовался в качестве примера при разработке тех или иных теоретических концепций. И сейчас ученые, особенно лихенологи, нередко остаются в плену этих гипотез. Они, на мой взгляд, мешают нам трезво и реалистически сделать оценку вновь полученных научных фактов и переосмыслить всю сумму уже существующих данных.

Почти сразу же после открытия в 1867 г. двойственной природы лишайников известным ботаником Швенденером (Schwendener, 1867a, 1867b) были предложены 3 основные концепции сущности лишайникового симбиоза, существующие и до наших дней. В двух из них лишайниковый симбиоз рассматривался как один из типов

биотических отношений организмов, т. е. как ассоциация двух организмов, в основе которой лежат трофические связи: в понимании одной группы исследователей лишайниковая ассоциация паразитическая, в которой гриб паразитирует на водорослях, другой – взаимовыгодная, мутуалистическая. По третьей концепции, так называемого консорция Рейнке, лишайник рассматривался как единый самостоятельный организм.

Основоположником первой концепции был сам Швенденер (Schwendener, 1867a, 1867b, 1868). Он был первым, кто высказал мысль не только о дуалистической природе лишайников, но и о том, что гриб в талломе лишайника паразитирует на водорослях. При этом он показал некоторые особенности этого паразитизма, при котором водоросль используется грибом обычно не сразу, а очень медленно, постепенно уничтожается; при этом многие клетки водорослей остаются нетронутыми и дают ряд поколений здоровых клеток.

Концепция Швенденера вскоре получила фактические подтверждения в исследованиях Борне (Bornet, 1873), который открыл факты проникновения гаусториев гриба в клетки водорослей и продемонстрировал картины морфологии паразитизма гриба в лишайниковом талломе. Впоследствии эти данные подтвердились работами многих исследователей, в том числе и при изучении лишайников на ультраструктурном уровне. Блестящие страницы в историю изучения взаимоотношений компонентов лишайников были вписаны нашими отечественными учеными А. А. Еленкиным и А. Н. Даниловым (Еленкин, 1902а, 1902б, 1904; Данилов, 1920, 1933). На основе углубленных морфологических и цитологических исследований Еленкиным была разработана широко известная теория эндопаразитосапрофитизма, по которой взаимоотношения компонентов лишайников истолковывались как антагонистические. Он писал, что с точки зрения теории эндопаразитосапрофитизма лишайниковый симбиоз является типичным проявлением паразитического сожительства. А. Н. Данилов разделял его взгляды. В статье, посвященной лишайниковому симбиозу (Данилов, 1933 : 38), он писал: „Успешное сожитие гриба и водоросли в основном базируется на взаимном приспособлении к выполнению функции питания. Водоросль для гриба является питательным субстратом, и гриб в свою очередь выполняет роль субстрата, из которого или вернее через посредство которого водоросль получает воду, соли, свет". Основа взаимоотношений между компонентами – паразитизм, отмечает он. При этом Данилов (1933 34) подчеркивал: „Лишайник не организм, но сожительство двух организмов, обнаруживающих высокую степень взаимного приспособления; лишайник и не растение, а ценоз двух подобранных в пару растений". Исследователь соглашается с А. А. Еленкиным, что можно проводить аналогии между организмом и комплексом симбионтов, но нельзя отождествлять эти явления.

Как паразитическую в своей основе ассоциацию гриба и водоросли в лишайниковом симбиозе рассматривал крупнейший советский

лихенолог А. Н. Окснер, который много занимался изучением вопросов взаимоотношений компонентов лишайникового симбиоза, а также исследованием проблемы их эволюции, филогении и происхождения (Окснер, 1956а, 1956б, 1974). Он рассматривал лишайники как биологическую группу грибов и давал им такое определение: „Лишайники представляют довольно большую (около 26 000 видов, свыше 400 родов), очень своеобразную группу бесхлорофилльных низших долголетних растений – грибов, находящихся в постоянном симбиозе с водорослями" (Окснер, 1974 4). Взгляд на лишайники как на биологическую группу грибов разделяет и большинство зарубежных лихенологов, обычно классифицирующих лишайники вместе со свободноживущими грибами в одной филогенетической системе (Nannfeldt, 1932; Santesson, 1950, 1952; Hale, 1967, 1974; Henssen, Jahns, 1974; Poelt, Vězda, 1981; Dick, Hawksworth, 1985; Hawksworth, 1985, 1988, и мн. др.). Этому способствовали многочисленные морфологические, цитологические, цитохимические, физиологические и другие экспериментальные данные, о чем будет сказано ниже. Так, английские ученые Хоуксворт и Хилл (Hawksworth, Hill, 1984) писали, что лишайники – одна из больших трофических групп грибов, которая может быть сравнима с сапрофитами и паразитами, а отнюдь не таксономическая группа, разбросанная по 37 порядкам грибов, многие из которых имеют только очень отдаленное отношение друг к другу.

Вопреки этим взглядам в 1879 г. известный ботаник де Бари (De-Bary, 1879) выдвигает идеи о симбиотических явлениях и вводит понятие симбиоз, которое он определяет как явление совместной жизни неодноименных организмов. Хотя специфика лишайникового симбиоза была затронута де Бари очень поверхностно, он отнес лишайниковый симбиоз к числу мутуалистических. Следует подчеркнуть, что если сторонники взглядов на паразитическую сущность лишайникового симбиоза, как уже отмечалось, исходили в своих воззрениях из научных, экспериментальных данных, то концепция мутуалистического, горманического симбиоза с самого начала не имела под собой фактической основы. Наоборот, она противоречила уже имеющимся фактическим данным, в частности игнорировала сведения, уже имеющиеся в научной литературе, о наличии гаусториев гриба в клетках водорослей в талломе лишайников. Эта концепция подвергалась критике еще со стороны А. Н. Данилова (1933 : 42): „Распространенная идеалистическая точка зрения на симбиоз-мутуализм совершенно извращает естественные отношения симбионтов лишайникового симбиоза. В учении о мутуализме (или мутуалистическом симбиозе) не объективные факты, а телеология и идеалистические измышления служат для объяснения симбиоза. Взаимопомощь выставляется как цель, для осуществления которой создался симбиоз. Только идеалисты, явные и скрытые антидарвинисты, могут принять мутуализм с его телеологией и взаимопомощью".

В 1873 г. ботаник Рейнке (Reinke, 1873) выступает с теорией „консорция", при этом рисуя идеалистическую картину полного морфоло-

гического и физиологического единства в лишайнике. Он развивает мысль, что лишайник представляет собой такое своеобразное сожительство – консорций, в котором гриб и водоросль составляют уже неделимое целое, т. е. один самостоятельный организм, соответствующий целостному растению. Усматривая между индивидуальным организмом и лишайником полную гомологию, Рейнке делает вывод, что лишайники представляют собой самостоятельный класс в мире растений.

Б. М. Козо-Полянский (1921) в известной статье „Симбиогенезис в эволюции растительного мира" назвал Рейнке родоначальником идеи симбиогенезиса, полностью разделяя его взгляды. При обосновании теории происхождения организмов путем образования в результате симбиоза Козо-Полянский, знакомя читателя с фактами „формативного" симбиоза, начинает с учения о „лихенизме" – симбиозе бесцветного и зеленого существа. Он пишет: „Лишаи – результат временного и непрочного сожития этих слагаемых, но чаще в сумме имеем единые, морфологически, физиологически и географически определенные организмы – консорций. Консорций жизненно более стойкий и совершенный организм, чем каждый компонент сам по себе. Оба компонента имеют выгоду от сожития" (Козо-Полянский, 1921 : 7). Он отмечает также, что на примере лишайников мы имеем „опытно проверимый пример эволюции". Этот пример свидетельствует о том, что „организм более совершенный может произойти в результате синтеза разных менее совершенных организмов. Эволюция здесь осуществляется совсем не тем путем, как принято верить. Крупные изменения в структуре объяснимы как следствия симбиогенезиса" (там же). Подчеркивая специфические особенности лишайников, такие как своеобразие слоевищ лишайников, „специальные вещества лишаев", размножение „отводками обоих слагаемых", Козо-Полянский фактически не придает значения такому важному признаку лишайникового симбиоза, как взаимоотношение компонентов. Так, он пишет: „Какова бы ни была связь слагаемых, факт существования суммарных организмов в лишае – налицо" (там же : 6).

А. А. Еленкин (1936, 1975) протестует против излишнего догматизма теории симбиогенеза, построенной, по его мнению, Козо-Полянским (1921, 1924) в значительной степени на основе концепции суммации. Критикуя концепцию „консорция" Рейнке–Козо-Полянского, по которой гриб и водоросль в лишайниковом симбиозе составляют уже неделимое целое, т. е. один самостоятельный организм, он подчеркивает, что отсюда уже следует: лишайники не являются грибами, а представляют особый класс в мире растений. Таким образом, совершенно справедливо подчеркивает Еленкин, происходит до некоторой степени возвращение к вальротовскому взгляду на лишайники как на особый класс зеленых растений, но на другой исторической основе – основе теории симбиогенеза.

В книге, содержащей историко-критический очерк проблемы

симбиогенеза, Л. Н. Хахина (1979) отмечала, что результаты исследований большого таксона растений – лишайников относятся к числу безупречных свидетельств эволюции путем симбиоза. Основываясь на данных по изучению путей эволюции слизистых лишайников (Еленкин, 1912, 1922а, 1922б; Голлербах, 1928, 1930; Данилов, 1929; Голлербах, Седова, 1974), она сделала попытку показать, как путем сравнительно-морфологического анализа преобразования внешнего облика слоевища слизистых лишайников и характера взаимоотношений между компонентами был выявлен последовательный ряд ступеней интеграции синезеленых водорослей из рода носток с гифами гриба. Как она отмечала, изучение определенного ряда форм показало, что эволюционный переход от взаимоотношений гриба и водоросли как компонентов биоценоза в качественно отличное состояние – организм лишайника определяется последовательным возрастанием и совершенствованием связи между этими формами. При этом, по ее мнению, наиболее совершенными взаимоотношениями компонентов является эндопаразитосапрофитизм. Подобный ряд различных взаимоотношений симбионтов в группе слизистых лишайников был представлен в публикации М. М. Голлербаха и Т. В. Седовой (1974), строящих свои материалы в значительной степени на данных А. А. Еленкина. Этот ряд представлен от стадии эндофитирующего в слизи ностока гриба, не причиняющего ей видимого вреда, через эндосапрофитизм, когда разрастание грибного компонента обычно приводит к гибели фотобионта, к состоянию паразитизма, когда гаустории проникают в протопласт симбиотической водоросли и начинают потреблять ее содержимое. Авторы демонстрируют постепенную стабилизацию не симбиотических, а паразитических отношений между фото- и микобионтом. Они отмечают, что отношения между симбионтами, которые обеспечивают определенно долгое существование лишайникового симбиоза, „можно назвать состоянием длительного паразитизма грибного компонента на водорослях" (Голлербах, Седова, 1974 1367). Таким образом, симбиогенетики, рассматривающие лишайник как целостный самостоятельный организм, приходят к выводу, что это ассоциация, основанная на паразитических отношениях его компонентов.

Возникает вопрос, могут ли паразитические отношения между организмами привести к созданию нового, самостоятельного организма? По мнению А. А. Еленкина, любой паразитический симбиоз, каким бы тесным и взаимосвязанным ни был, никогда и никем не рассматривался как путь, ведущий к образованию самостоятельной морфологической единицы, как организм и не выделялся в отдельную систематическую группу растений.

Биотрофическая сущность лишайникового симбиоза подтверждается современными исследованиями. Как отмечала А. П. Равинская (1975), главная особенность симбиоза у лишайников – это использование грибом фотосинтетических продуктов фотобионта, передвижение фотосинтетически фиксируемого углерода от фото- к микобионту.

Рядом исследователей (Drew, Smith, 1966, 1967; Richardson, Smith, 1966, 1968; Вайнштейн, Тахтаджян, 1981, и др.) было показано, что это передвижение весьма значительно и составляет 40 % и более от всего углерода, фиксированного водорослью в процессе фотосинтеза. Дрью и Смит (Drew, Smith, 1966, 1967) на примере лишайника *Peltigera polydactyla* с синезеленым фотобионтом носток с помощью атома меченого углерода (C^{14}) показали, что активность первоначально появляется в водорослевом слое и образующаяся при фотосинтезе C^{14}-глюкоза затем передвигается из водорослевого слоя в грибную часть лишайника. Через 45 мин инкубационного периода на свету 60 % фиксируемого углерода было обнаружено в грибной части в форме манита. Е. А. Вайнштейн и Е. А. Тахтаджян (1981) отмечали, что включение C^{14} можно разделить на 2 стадии: в первую $C^{14}O_2$ фиксируется водорослями лишайников в процессе фотосинтеза, во вторую, бо́льшая часть этих продуктов выходит из клеток водорослей и, попадая в грибные гифы, включается в метаболизм гриба.

Аналогичная картина наблюдается с фиксируемым цианобактериями азотом, который в лишайниковых талломах поглощается в основном грибным компонентом. Использование ^{15}N позволило установить (Rai et al., 1981), что фиксированный в цефалодиях *P. aphthosa* азот очень быстро передается в таллом лишайника. Английскими учеными (Kershaw, Millbank, 1970) на примере изучения азотного метаболизма *P. aphthosa* было показано, что продукты связанного цианобактериями носток азота фактически все выделяются в лишайниковое слоевище со скоростью, почти равной скорости связывания азота. Как отмечали авторы, можно было ожидать, что фиксируемый азот далее мог поглощаться как микобионтом слоевища, так и фотобионтом лишайника – водорослью *Coccomyxa*. Однако это было не так, фиксируемый азот немедленно поглощался грибным компонентом, а фотобионт получал только $^1/_{20}$ часть (3 %) от поглощенного слоевищем азота. При этом азотистые продукты получали лишь те клетки *Coccomyxa*, которые непосредственно примыкали к цефалодиям и поэтому имели прямой доступ к небольшим количествам метаболитов, выщелоченных из цефалодиев. Исследователи высказали мысль, что гриб в этом лишайнике паразитирует сразу на двух автотрофных организмах – на зеленой водоросли и цианобактерии (Kershaw, Millbank, 1969). Эту тройную ассоциацию они назвали ассоциацией контролируемого паразитизма, в которой процессы метаболизма находятся под контролем микобионта.

Современные цитологические исследования также демонстрируют картины паразитизма гриба на водорослях и цианобактериях в лишайниковых талломах. Методами световой и электронной микроскопии установлено много различных форм абсорбционных гиф, которые проникают в клетку фотобионта непосредственно к протопласту либо внедряются или прижимаются к ее оболочке и служат, как полагают, для передачи питательных веществ от фотобионта к грибу. Гейтлер (Geitler, 1963) писал, что если раньше наличие

гаусториев, внедренных в клетки водорослей, рассматривалось как исключительный случай, то в настоящее время внутриклеточные и внутриоболочковые гаустории обнаружены в талломах такого большого числа видов лишайников, что их отсутствие у некоторых видов рассматривается как исключение.

Исследование под электронным микроскопом таллома *P. canina* (Boissière, 1982) позволило высказать мнение, что цитологическая характеристика гиф гриба в водорослевой зоне сходна с наблюдаемой у фитопатогенных грибов. Об активном процессе метаболизма, протекающем в них, можно судить на основании наличия в этих грифах многочисленных рибосом, митохондрий, мезосомоподобных тел, жировых включений; гифы других слоев таллома не имеют таких характеристик. Цитохимические тексты, как указывал исследователь, позволили обнаружить наличие в мезосомоподобных телах полиглюкозитов клеток водорослей, на основании чего было сделано предположение, что в грибных гифах действует „центростремительный", т. е. всасывающий механизм. Полученные цитохимические характеристики показали также, что лихенизированный носток имеет более высокую способность к синтезу углеводов и органических азотных соединений. Однако запасные продукты редко наблюдаются в клетке фотобионта, так как метаболиты, по-видимому, активно перемещаются к микобионту. Таким образом, на современном уровне исследований биотрофизм грибного компонента в лишайниковой ассоциации уже не вызывает сомнения.

Сторонники взгляда на лишайниковый симбиоз как на взаимовыгодную ассоциацию мико- и фотобионтов считают, что гриб в свою очередь снабжает водоросль минеральными солями и водой. А. Н. Данилов (1933) и А. Окснер (1956б, 1974) также полагали, что водоросль, окруженная со всех сторон гифами гриба, неизбежно должна вести себя как паразит и брать от грибного компонента минеральные соли, воду. Однако это пока что не подтвердилось современными исследованиями. Как отмечал английский ученый Смит (Smith, 1976), до сих пор мы не имеем данных, демонстрирующих, что водоросль получает минеральные соли и воду из грибных гиф интерцеллюлярно. Кершау и Миллбанк (Kershaw, Millbank, 1970 : 78) писали, что „в большинстве случаев лишайниковых симбиозов, если не во всех, представляется весьма вероятным, что имеется один путь движения метаболитов от водорослей к грибу, а первая получает пользу лишь в смысле расширения ее экологического диапазона". Можно полагать, что водоросль абсорбирует минеральные вещества вместе с капельно-жидкой водой, которая обычно имеется во влажном талломе между грибными гифами (Jahns, 1984).

Таким образом, на основании вышеизложенного можно сделать вывод, что в случае лишайникового симбиоза мы имеем биотрофическую ассоциацию грибных организмов на автотрофных – водорослях или цианобактериях. Эту биотрофическую ассоциацию можно охарактеризовать как паразитическую, поскольку гриб использует клетки

водорослей и цианобактерий как место своего обитания, а содержимое живых клеток автотрофных организмов для целей питания, что в конечном итоге вызывает их гибель.

В решении проблемы происхождения лишайникового симбиоза кардинальным является вопрос о таксономической принадлежности мико- и фотобионта. Онтогенетические исследования, проведенные в последние десятилетия, показали, что характер полового процесса, онтогенез плодовых тел, чередование ядерных фаз протекают у лишайника в пределах типов, известных у свободноживущих грибов. Это позволило не только установить таксономическую принадлежность микобионта лишайников, но и выявить неразрывные связи лишайников со свободноживущими грибами.

Микобионт лишайников по систематическому положению принадлежит к грибам 4 подотделов: *Ascomycotina, Basidiomycotina, Deutromycotina* и, возможно, *Mastigomycotina*. Из всех групп грибов именно аскомицеты наиболее охотно и часто вступают в симбиоз с автотрофными организмами. 98 % лишайников принадлежат к аскомицетам, при этом интересно отметить, что половина аскомицетов и одна пятая из всех известных видов грибов – лишайники (Hawksworth, Hill, 1984). Тенденция к симбиотической жизни с водорослями проявляется независимо во многих порядках этой группы грибов: среди пиреномицетов, дискомицетов и асколокулярных грибов. В некоторых из них лихенизация явилась одним из важных факторов эволюции, что способствовало развитию самостоятельных филогенетических линий эволюции лишайников, например, таких порядков, как *Arthoniales, Graphidales, Lecanorales, Opegraphales, Verrucariales, Gyalectales, Peltigerales*. Однако в некоторых группах, как например порядок *Caliciales*, наблюдаются последовательные и постепенные переходы от свободноживущих грибов к лишайникам, иногда с возвратом от лихенизированных форм вновь к свободноживущим. В составе 6 порядков *Ascomycotina: Ostropales, Sphaeriales, Pyrenurales, Dothedeales, Helotiales, Lecanidiales* – встречаются как свободноживущие, так и лихенизированные формы грибов.

Среди грибов *Basidiomycotina* процесс лихенизации не был столь сильно развит. В классе *Hymenomycetes* в симбиоз с водорослями вступили некоторые афиллофоровые грибы – представители семейств *Corticiaceae* (*Dictyonema* и др.) и *Clavariaceae* (*Multiclavaria*), в порядке *Agaricales* – сем. *Tricholomataceae*. К *Deutromycotina* отнесены 8 родов лишайников. Из грибов подотдела *Mastigomycotina* известен лишь единственный лихенизированный представитель – „загадочный" *Geosiphon pyriforme*, растущий в Средней Европе на мхах. Здесь мы наблюдаем случай эндосимбиоза, клетки ностока обитают внутри гиф гриба.

Фотобионт лишайников также неоднороден по своему систематическому положению. В составе лишайниковой ассоциации участвуют как прокариотические автотрофные организмы – цианобактерии, так и эукариотические – водоросли различной таксономической

принадлежности. Из прокариотических организмов в качестве фотобионта в талломах лишайников встречаются представители 8 родов: *Nostoc, Gleocapsa, Scytonema, Stigonema, Chrococcus, Hyella, Calothrix, Dichotrix.* Из водорослей фотобионтом в лишайниковой ассоциации могут быть представители 3 отделов: *Chlorophyta, Xanthophyta, Phaephyta.* Из *Chlorophyta* 7 родов являются представителями класса *Protococcales* и 10 родов – класса *Chlorococcales,* порядка *Ulotrichales.* Из отдела *Xanthophyta* в талломе некоторых лишайников встречаются виды рода *Heterococcus,* из отдела *Phaephyta* – рода *Petroderma.*

Таким образом, и грибной, и водорослевый компоненты, объединенные в лишайниковой ассоциации, представляют таксоны различных групп грибов и автотрофных прокариотических и эукариотических организмов. Это свидетельствует о том, что в таксономическом отношении группа лишайников является сборной, полифилетического происхождения. Когда была открыта дуалистическая природа лишайников, предполагалось, что в талломе лишайника каждый вид гриба соотносится с определенным видом водоросли. Однако в настоящее время широко известны случаи парасимбиоза, когда два вида гриба паразитируют на одном виде водоросли. И наоборот, имеются случаи паразитизма одного вида гриба на двух автотрофных организмах. Появились данные (James, Henssen, 1976), что один и тот же вид гриба может устанавливать то взаимосвязи с цианобактерией, то с зеленой водорослью, образуя различные морфотипы. Существуют двух-, трех- и четырехбиотные водорослево-грибные симбиозы (Hawksworth, 1988, 1989), что свидетельствует о множестве разнообразных сочетаний грибных и автотрофных организмов, существующих в природе в лишайниках. К этому следует добавить непостоянство водорослевого компонента, наблюдаемое во многих группах лишайников. Исследования показали, что, например, такой сравнительно небольшой по объему род, как *Chaenotheca,* имеет в талломах фотобионты, принадлежащие к 4 различным родам водорослей, два из них относятся к *Chlorococcales* (*Trebouxia, Dictyochloropsis*), два других – к *Ulotrichales* (*Stichococcus, Trentepohlia*) (Tibell, 1980). Известны случаи, когда вид лишайника может иметь в качестве фотобионта водоросли 3 различных родов. Более того, американский ученый Ахмаджян (Ahmadjian, 1960a) показал экспериментально, что гифы микобионта вообще не проявляют избирательной способности по отношению к клеткам водорослей на первых стадиях образования талломов. Весь вопрос состоит в том, способна ли существовать и при этот фотосинтезировать водоросль в окружении грибной плектенхимы. Только наиболее приспособленные, экологически пластичные представители водорослей, по-видимому, оказались способными к существованию в затемненных условиях, окруженные грибными гифами, в близком контакте с ними. Однако в ходе эволюции, вероятно, произошла некоторая специализация лихенизированных грибов в отношении их автотрофного партнера. Так, есть данные, что около 8 тысяч видов лишайников из числа порядков дискокарповых

в качестве фотобионта имеют различные физиологические штаммы водоросли рода *Thebouxia*. Наиболее обычным фотобионтом пиренокарповых лишайников являются виды рода *Trentepohlia*.

Необходимо подчеркнуть, что в лишайниковой ассоциации и гриб, и водоросль, и цианобактерия являются генетически обособленными организмами (Ahmadjian, 1960b). При этом водоросль и цианобактерия, высвободившиеся из таллома лишайника, способны далее существовать и развиваться как самостоятельные организмы, для грибного компонента эта ассоциация является облигатной.

Трудно датировать время происхождения первых лишайниковых ассоциаций. Палеоботанические данные о находках лишайников в ископаемом состоянии весьма скудны. Наиболее достоверные из них известны из мезозоя (мел), намного больше их из кайнозоя (Окснер, 1974; Трасс, 1977). Эти находки свидетельствуют, что уже более 200 млн. лет назад лишайники были высокоразвитыми листоватыми и кустистыми формами. Как отмечал Вандерпланк (1981), лишайниковые симбиозы известны с докембрийских времен.

Можно полагать, что процесс лихенизации, вероятно, возникал независимо и многократно в самых разных порядках грибов в течение их длительного эволюционного развития, что обусловило филогенетическую независимость и разобщенность основных групп лишайников. Движущей силой в процессе перехода грибов к биотрофному питанию и обитанию на колониях одноклеточных автотрофных организмов, возможно, явился уход некоторых из них в результате конкуренции в новую экологическую нишу. В дальнейшем в эволюции уже возникшего лишайникового симбиоза движущими силами, по-видимому, могли быть метаболические (пищевые) потребности грибного компонента и его экологическая адаптация.

Адаптация фотобионта в лишайниковой ассоциации состоит, вероятно, в приспособлении к условиям жизни в окружении грибной плектенхимы с целью сохранения своей жизнеспособности и в преодолении губительного для водорослей воздействия гриба, ведущего себя в лишайниковой ассоциации как паразитный организм. Как известно, существуют довольно многочисленные данные об отличии морфологических и физиологических характеристик фотобионтов от свободноживущих водорослей. Однако все те изменения в морфологии и физиологии фотобионтов, которые возникают в симбиозе, в культуре после выхода их из симбиотического состояния обычно исчезают. Следовательно, эти изменения в морфологических и физиологических характеристиках водорослей не закреплены генетически (Henssen, Jahns, 1974) и поэтому не могут рассматриваться в эволюционном аспекте.

Нам представляется, что эволюция лишайникового симбиоза проходила в следующих основных направлениях: 1) по пути стабилизации взаимоотношений между компонентами; 2) по пути развития процесса морфогенеза; 3) по пути адаптации к биотическим и абиотическим факторам среды. Остановимся более подробно на каждом из них.

I. Эволюция лишайникового симбиоза прежде всего должна была пойти по пути стабилизации взаимоотношений между компонентами ассоциации с целью удовлетворения пищевых потребностей грибного организма. Стабилизация взаимоотношений симбионтов, вероятно, в первую очередь должна была идти по пути преодоления сопротивления одноклеточной водоросли, представляющей собой автономный, генетически обособленный организм, агрессивному поведению гриба. Поэтому основным направлением эволюции взаимоотношений между компонентами лишайниковой ассоциации является выработка микобионтом определенного механизма воздействия на фотобионт с целью изменения его метаболических особенностей в симбиозе для удовлетворения своих пищевых потребностей. Проведенные исследования (Вайнштейн, Тахтаджян, 1981; Вайнштейн, 1988, и др.) показали, что в лишайниковом симбиозе водоросли и цианобактерии подвергаются значительному воздействию грибного компонента и их метаболизм перестраивается.

1. Под воздействием микобионта усиливается метаболическая активность клеток водорослей и цианобактерий, о чем свидетельствуют современные как физиологические, так и цитологические исследования. Так, например, наблюдалось усиление фотосинтеза клеток водорослей – лишайниковых симбионтов под воздействием усниновой кислоты и других лишайниковых веществ, продуцируемых грибным компонентом, в 1.5–2 раза (Вайнштейн, Тахтаджян, 1981; Вайнштейн, 1988). В результате цитохимического изучения фотобионта ностока из *Peltigera canina* и его сравнения с клетками свободноживущего ностока (Boissière, 1982) удалось установить, что клетки лихенизированного ностока были значительно крупнее и их фотосинтезирующие ламелларные системы сложнее, причем они наблюдались как на периферии клетки, так и в центроплазме. В клетках фотобионта тилакоиды были многочисленны и формировали пачки ламелл, содержание фикобилисом и пластоглобул было более высоким по сравнению с клетками свободноживущего ностока. Как отмечал Буассье, полученные цитохимические характеристики показывают, что лихенизированный носток имеет более высокую способность к синтезу углеводов и органических азотных соединений по сравнению со свободноживущим.

2. При такой высокой фотосинтетической способности у фотобионта появляется способность выделять ассимилированные им вещества в среду, что нехарактерно для клеток свободноживущих водорослей. Как уже указывалось (Вайнштейн, Тахтаджян, 1981), передвижение фотосинтетически фиксируемого углерода от фото- к микобионту весьма значительно и составляет 40 % и более от всего углерода, фиксированного в процессе фотосинтеза. Лишайниковые вещества оказывали на водоросли действие, аналогичное действию грибного партнера в симбиозе: они резко, в 2–3 раза, увеличивали отток меченых ассимилятов из клеток водорослей в среду (Вайнштейн, 1986). На основании цитохимических данных (Boissière, 1982) было

сделано заключение, что в результате активного перемещения метаболитов от фото- к микобионту в клетках водорослей и цианобактерий редко наблюдаются запасные продукты.

3. Под воздействием микобионта увеличивается проницаемость оболочек клеток водорослей. Так, английские ученые (Richardson, Smith, 1966, 1968; Drew, Smith, 1967) экспериментально на примере фотобионта ностока с помощью меченого атома углерода ^{14}C показали, что наружная клеточная оболочка клеток водорослей увеличивает свою проницаемость в симбиозе и продукты фотосинтеза после выхода из хлоропласта могут относительно легко переноситься из фотобионта к грибному компоненту. Ими был сделан вывод, что микобионт практически получает почти прямой контакт с хлоропластом водорослей. На основе исследований Е. А. Вайнштейн (1985) было установлено, что лишайниковые вещества влияют на проницаемость клеточных мембран избирательно, резко стимулируя выход из фотобионта органических веществ, необходимых грибу-симбионту.

4. Грибной компонент ингибирует связывание в клетках фотобионта растворимых продуктов и среди них продуктов фотосинтеза. Например, Е. А. Вайнштейн (1988) отмечалось, что лишайниковые вещества, продуцируемые фотобионтом, стимулируя фотосинтез, изменяют при этом соотношение растворимой и нерастворимой фракции клетки, в основном углеводной. Как показал Смит (Smith, 1978) на примере лишайника *Peltigera polydactyla,* в результате фиксации азота фотобионтом настока азот в форме аммония интенсивно транспортируется из клеток водорослей. Этот процесс связан с тем, что микобионт ингибирует связывание аммония в глютамин.

5. Наряду со стимуляцией фотосинтеза лишайниковые кислоты вызывают сдвиги в составе фотосинтетических продуктов, увеличивая включение метки в спирторастворимую фракцию, что было установлено на примере симбиотической водоросли *Trebouxia,* выделенной из лишайника *Hypogymnia physodes* (Вайнштейн, Тахтаджян, 1981). Удалось также показать, что основная часть поступивших в микобионт органических продуктов превращается в запасной грибной углевод – манит (Вайнштейн, 1988). Таким образом, происходит конверсия грибным компонентом углеводов фотобионта, например глюкозы и др.

Подводя итоги вышесказанному, можно отметить, что основное направление в эволюции взаимоотношений компонентов лишайниковой ассоциации – это интенсификация обмена автотрофного партнера для обеспечения микобионта продуктами питания. При этом следует подчеркнуть, что пути, с помощью которых грибной компонент лишайников изменяет метаболизм фотобионта в сторону, благоприятную для удовлетворения своих пищевых потребностей, совпадают с теми, которые наблюдаются при биотрофном питании свободноживущих грибов (Дьяков, 1981). Как указывалось, ферментативный аппарат преобладающего большинства видов грибов, причем не только паразитных, приспособлен к расщеплению углеводов расти-

тельного происхождения. Этим, по всей видимости, и объясняется тот факт, что в лишайниковой ассоциации наблюдается усиленный отток из клеток автотрофного партнера одного углевода. Однако своеобразие этого партнера как одноклеточного автономного организма (клетка водоросли) явилось, по-видимому, причиной того, что этот процесс должен был сопровождаться изменениями в метаболизме самого гриба. Этим, вероятно, в значительной степени и объясняются те специфические биохимические особенности, которые характеризуют лишайники.

В стабилизации взаимоотношений симбионтов в лишайниковой ассоциации одна из основных ролей должна быть, вероятно, отведена лишайниковым кислотам, этим специфичным для лишайников веществам. На основании экспериментальных данных все более ярко вырисовывается регуляторная роль этих веществ в процессе стабилизации взаимоотношений компонентов (Вайнштейн, 1988). С их помощью, видимо, грибной организм и воздействует на процессы метаболизма водорослевого компонента лишайниковой ассоциации.

Существует мнение, что за создание этих соединений ответственны оба партнера лишайникового симбиоза. Однако эти вещества являются продуктами биосинтеза грибного организма. До сих пор не известно ни одного случая образования типичных лишайниковых кислот водорослевыми симбионтами, в то же время их удалось выделить из микобионтов ряда лишайников, многие из них найдены в свободноживущих грибах (Равинская, 1984). Хотя изолированные микобионты в культуре не синтезируют типичные депсиды и депсидоны, но они синтезируют моноциклические соединения – основу этих структур, которые, как полагает Гесс (Hess, 1959), являются предшественниками депсидов и депсидонов, образующихся в талломе лишайника с помощью ферментов водорослевого партнера. Как показали более поздние исследования (Culberson, Ahmadjian, 1980; Вайнштейн, 1988), роль фотобионта при образовании этих веществ состоит в том, чтобы поставлять ингибитор грибных декарбоксилазных ферментов, тем самым препятствовать накоплению в талломе лишайников типичных грибных продуктов: хинонов и фенолов и способствовать процессам биосинтеза лишайниковых веществ. Таким образом, водорослевый компонент, поставляя ингибитор, тем самым проявляет защитную реакцию по отношению к воздействию грибного организма, подавляя его. В ответ на защитную реакцию водорослей грибной организм, видимо, усиливает воздействие на них с помощью образуемых лишайниковых кислот. Микобионт благодаря этим веществам не только интенсифицирует процессы метаболизма в клетках водорослей и способствует оттоку из клеток ассимилированных ими веществ, что было показано выше, но держит под контролем и другие процессы жизнедеятельности фотобионта, например процесс размножения, нередко подавляя его. Экспериментально было показано (Равинская, Вайнштейн, 1976; Вайнштейн, Тахтаджян, 1981; Вайнштейн, 1988), что некоторые кислоты, например усниновая, физодовая и др.,

тормозили рост симбиотических водорослей *Trebouxia*. Это торможение сопровождалось появлением в культуре большого числа крупных клеток, что в свою очередь сопровождалось торможением или прекращением клеточного деления. Другие кислоты, например лихестериновая и фумарпроцетраровая, повышают как абсолютную скорость роста клеток водорослей, так и относительный, или процентный, рост (Вайнштейн, 1988). Таким образом, среди лишайниковых веществ имеются как ингибиторы, так и стимуляторы ростовых процессов водорослевых клеток (Huneck, Schreiber, 1972; Вайнштейн, 1988). Этим подтверждается, что с помощью лишайниковых веществ микобионт регулирует численность водорослей в талломе. На основании всего вышесказанного можно сделать вывод, что стабилизация взаимоотношений между компонентами в ходе эволюции лишайникового симбиоза потребовала перестройки метаболизма не только фотобионта, но и грибного организма, что проявилось в процессе биосинтеза разнообразных по своему составу вторичных метаболитов – типичных лишайниковых веществ. Разнообразие этих веществ, по-видимому, обусловлено разнообразием их функциональной роли в этой симбиотической ассоциации.

Пути стабилизации взаимоотношений между симбионтами, вероятно, проявились и на уровне физических контактов между компонентами лишайников. На основе цитологического изучения обширного материала из различных таксономических групп лишайников (Plessl, 1949, 1963; Galun et al.,1970, 1971а, 1971б) было установлено, что существует определенная зависимость между высотой организации лишайников и формой физических контактов между клетками мико- и фотобионтов. Эти исследования показали широкий ряд контактов между симбионтами от интрацеллюлярных гаусториев в примитивно организованных талломах до контакта „стенка к стенке" (без образования гаусториев) в более дифференцированных и высокоорганизованных талломах. Демонстрировалось также, что микобионтом обычно поражались клетки фотобионта, достигшие определенной стадии их жизненного цикла. Высказано предположение, что резкие формы паразитизма встречаются только у наиболее примитивных представителей лишайников, когда можно наблюдать интрацеллюларные гаустории гриба в водорослевой клетке, что приводит к ее быстрой гибели. Существует мнение, что в процессе эволюции произошли определенные изменения и в форме физических контактов между симбионтами и в поведении самого грибного организма по отношению к фотобионтам: от формы резкого паразитизма – к умеренному паразитизму и, возможно, к симбиотрофии. По всей видимости, с целью получения постоянного источника питания для существования самого микобионта необходимо было сохранение жизнеспособных клеток водорослей. Поэтому, как показали наблюдения (Ahmadjian, 1967), в лишайниковом симбиозе паразитизм настолько постепенный, что несколько поколений водорослей успевает вырасти, прежде чем гриб убьет какую-то часть водорослей.

Однако, как нам кажется, на основании наблюдаемых физических контактов не всегда можно судить о форме взаимоотношений мико- и фотобионтов в талломе лишайника. Как уже отмечалось, у наиболее высокоорганизованных представителей лишайников нередко наблюдается форма контакта между симбионтами „стенка к стенке", что дает основание некоторым исследователям предполагать в данном случае существование симбиотрофных отношений между компонентами лишайниковой ассоциации. Следует подчеркнуть, что у подобных высокоорганизованных форм лишайников обычно наблюдается и другая особенность – богатый и разнообразный состав вторичных метаболитов в талломе. Это дает основание предполагать, что в таком случае можно подозревать существование не прямого физического воздействия микобионта на фотобионт, а биохимического, с помощью продуктов своего биосинтеза – лишайниковых веществ. Весьма вероятно, что в ходе эволюции лишайникового симбиоза грибной организм перешел от физического воздействия на водорослевую клетку к биохимическому.

Поэтому, на наш взгляд, эволюция взаимоотношений компонентов лишайниковой ассоциации шла не по пути от паразитизма к симбиотрофии, как предполагают некоторые ученые, а по пути выработки определенного механизма воздействия грибного организма на клетки фотобионта с целью обеспечения своих пищевых потребностей, который предполагает переход от прямого физического проникновения в клетки водорослей к биохимическому воздействию на них с помощью химических веществ. Это потребовало в ходе эволюции перестройки процессов метаболизма самого грибного организма.

II. Одно из направлений эволюции лишайникового симбиоза связано с развитием мицелиальных талломов, процессом морфогенеза. Этот процесс формообразования в значительной степени является особенностью лишайникового симбиоза и отличает его от других многочисленных случаев симбиотических ассоциаций.

Лишайники произошли от форм свободноживущих грибных организмов, характеризующихся, как правило, мицелием, гифы которого развиваются внутри того или иного субстрата. Переход грибного организма к биотрофному питанию и обитанию на наземных колониях фототрофных организмов способствовало, по-видимому, выходу грибницы из субстрата и образованию на его поверхности вокруг популяций водорослей и цианобактерий мицелиальных плектенхим. Как и в других группах растений и грибов главное назначение спорофита – каким является гаплоидный мицелий микобионта – производство достаточного количества спор для своего воспроизводства. Массовое количество спор требует накопления значительного количества органических веществ, что в связи с биотрофным питанием гриба должно было привести к увеличению числа клеток водорослей и цианобактерий внутри грибных плектенхим, т. е. увеличению размеров и расширению фотосинтезирующей поверхности, обеспечивающей пищевые потребности гриба. Это в свою очередь

повлекло разрастание и увеличение мицелиальных талломов с заключенными внутри них колониями водорослей, что должно было сопровождаться его внутренним и внешним расчленением, его дифференциацией. Путем изменения формы таллома достигаются как увеличение поверхности, занимаемой клетками водорослей, так и лучшие условия их освещенности для осуществления процесса фотосинтеза. С этим, видимо, связан переход среди лишайников в процессе эволюции от плагиотропных (горизонтально) растущих форм талломов к ортотропным (вертикально направленным) формам. В различных филогенетических рядах лихенизированных грибов можно наблюдать конвергентное развитие форм роста талломов, от корковых через листоватые к кустистым. Это свидетельствует о том, что в разных группах лихенизированных грибов пути и направления адаптивной эволюции были во многом очень сходны, что определяется сходством основных типов среды обитания.

III. Образование на поверхности субстрата мицелиальных талломов должно было повлечь за собой неизбежную адаптацию микобионта к воздействию биотических и абиотических факторов среды обитания. Благодаря переходу к обитанию на колониях наземных автотрофных организмов грибные организмы завоевывают новые экологические ниши, в частности становятся компонентами растительных фитоценозов. В приспособительной эволюции лихенизированных грибов из всех абиотических факторов среды наибольшую роль играет световой фактор, в то время как для большинства свободноживущих грибов к числу одних из основных факторов, определяющих их адаптивную эволюцию, относится субстрат, или „хозяин". Биотрофное питание лихенизированных грибов за счет фототрофных организмов приводит к тому, что приспособления к оптимальному использованию солнечного света фотобионтов должны были проявляться особенно сильно и оказывать решающее влияние на формирование жизненных форм лихенизированных грибов.

Е. М. Лавренко (1982) подчеркивал, что процесс формирования жизненных форм в растительных сообществах теснейшим образом связан со световыми условиями; в условиях современного обитания растений в фитоценозах у лишайников, как и у цветковых растений, наблюдается приспособление к наиболее полному использованию солнечного света. Эти приспособления проявляются как в изменении форм роста мицелиальных слоевищ, так и в перестройках метаболических процессов. В частности, здесь вновь проявляется роль лишайниковых кислот, но уже как регулятора взаимоотношений микобионта не с фотобионтом, а с окружающей средой. Известно, что многие из лишайниковых веществ выполняют роль пигментов, регулируя условия освещенности автотрофных водорослей в талломе. Например, выявлена такая зависимость: хорошее освещение таллома – усиленный фотосинтез фотобионта – усиленный приток углеводов к микобионту – усиленное образование пигментов – уменьшение количества света (Santesson, 1974).

Лишайниковые кислоты выступают как один из регуляторов взаимоотношений лишайников с компонентами фитоценозов, в частности играя немаловажную роль в их борьбе за существование. В настоящее время известно ингибирующее влияние этих веществ на мхи, проростки цветковых растений, свободноживущих водорослей и грибов и т. д. (Huneck, Schreiber, 1972; Вайнштейн, Толпышева, 1975; Толпышева, 1980; Паринкина, Пийн, 1984, и др.).

Как показали американские ученые В. и Ч. Кальберсон (Culberson, Culberson, 1970), усложнение морфологического строения таллома лишайников обычно совпадает с усложнением химического состава. Это свидетельствует об общем прогрессивном характере эволюции лихенизированных грибов, когда общий прогресс тесно связан с прогрессивным изменением обмена веществ. Таким образом, симбиоз грибов с одноклеточными автотрофными организмами явился мощным фактором эволюции грибов, особенно подотдела *Ascomycotina*.

Подводя итог всему вышесказанному, можно сделать следующие выводы.

1. В случае лишайникового симбиоза мы имеем биологическую (биотрофическую) ассоциацию грибного организма с автотрофными, в основе которой лежат антагонистические отношения. По отношению к лишайникам понятие „симбиоз" применимо только в широком смысле, как трактовал его, например, В. М. Шимкевич (1900 : 908): „...как всякое сожительство двух или большего количества организмов, причем принципы, на которых построено сожительство, могут быть различны".

2. Генетическая обособленность компонентов лишайниковой ассоциации и паразитическая сущность их взаимоотношений не позволяют рассматривать лишайниковый симбиоз как самостоятельный организм. С биологической точки зрения лишайники – это симбиоз (сожительство) двух генетически обособленных организмов, основанный на метаболических потребностях одного из них.

3. Полифилетическое происхождение лишайников и многообразие сочетаний представителей различных групп грибов с представителями различных групп автотрофных организмов – прокариотических и эукариотических – не дает основания выделять лишайники в самостоятельную таксономическую группу царства растений. С систематической точки зрения лишайники следует рассматривать как биологическую группу грибов, поскольку при классификации лишайников в таксономическом отношении ведущими признаками, используемыми систематиками, являются признаки полового спороношения микобионта.

4. При оценке эволюционной роли лишайникового симбиоза можно говорить о формативной роли симбиоза в эволюции царства грибов. Симбиоз аскомицетных грибов с одноклеточными автотрофными организмами явился мощным фактором эволюции в этой группе грибов.

5. Лишайники демонстрируют удивительную приспособляемость грибных организмов и их удивительную адаптационную способность к завоеванию и освоению различных экологических ниш в природных экосистемах. С другой стороны, водоросли и цианобактерии на примере лишайникового симбиоза показывают их удивительную устойчивость к воздействию различных факторов среды обитания.

Литература

Вайнштейн Е. А. Лишайниковые кислоты и проницаемость клеток водоросли Trebouxia // Физиол. раст. 1985. Т. 32, № 6. – (Вайнштейн Е. А.) Vainstein E. A. Effect of lichen acids on photosynthesis of Trebouxia from the lichen Cetraria islandica (L.) Ach. // Lichen Physiol. Biochem. 1986. Vol. 1, N 2. – Вайнштейн Е. А. Лишайниковый симбиоз и физиолого-биохимическая регуляция взаимоотношений грибного и водорослевого компонентов: Дис. ... докт. биол. наук. Л., 1988. – Вайнштейн Е. А., Тахтаджян Е. А. Физиологические изменения у лишайниковой водоросли Trebouxia при культивировании // Физиол. раст. 1981. Т. 28, № 5. – Вайнштейн Е. А., Толпышева Т. Ю. О влиянии экстрактов на высшие растения // Ботан. журн. 1975. Т. 60, № 7. – Вандерпланк Я. Генетические и молекулярные основы патогенеза у растений. М., 1981. – Голлербах М. М. Некоторые дополнения к анатомии подводного лишайника Collema ramenskii Elenk. // Изв. Гл. ботан. сада СССР. 1928. Т. 27, вып. 3. – Голлербах М. М. К морфологии и биологии Leptogium Issatschenkoi Elenk. в естественных условиях обитания // Изв. Гл. ботан. сада СССР. 1930. Т. 29, вып. 3–4. – Голлербах М. М., Седова Т. В. Симбиоз у водорослей // Ботан. журн. 1974. Т. 59, № 9. – Данилов А. Н. О взаимоотношениях между гонидиями и грибным компонентом лишайникового симбиоза // Изв. СПб. ботан. сада. 1920. Т. 10, вып. 2. – Данилов А. Н. Симбиоз как фактор эволюции // Изв. Гл. ботан. сада РСФСР. 1921. Т. 20, вып. 2. – Данилов А. Н. Введение в синтез лишайника Leptogium Issatschenkoi Elenk. // Изв. Гл. ботан. сада СССР. 1929. Т. 28, вып. 3–4. – Данилов А. Н. Лишайниковый симбиоз // Природа. 1933. № 11. – Дьяков Ю. Т. Физиология и генетика грибов – паразитов растений // Успехи микробиол. М., 1981. Вып. 16. – Еленкин А. А. К вопросу о „внутреннем сапрофитизме (эндосапрофитизме)" у лишайников // Изв. СПб. ботан. сада. 1902а. Т. 2, вып. 3. – Еленкин А. А. К вопросу об эндосапрофитизме у лишайников // Тр. Петерб. о-ва естествоисп. Протоколы. 1902б. Т. 33, вып. 4–5. – Еленкин А. А. Новые наблюдения над явлением эндосапрофитизма у лишайников // Изв. СПб. ботан. сада. 1904. Т. 4, вып. 2. – Еленкин А. А. О лишайнике Saccomorpha arenicola mihi, образующем новый род (Saccomorpha mihi) и новое семейство (Sacomorphaceae mihi). – Тр. Пресноводн. биол. ст. Петерб. о-ва естествоисп. 1912. Т. 3. – Еленкин А. А. О связи между синезеленой водорослью Nostoc zetterstedtii Aresch. и глубоководным лишайником Collema (?) ramenskii mihi nov. sp. // Ботан. материалы Ин-та спор. раст. Гл. ботан. сада РСФСР. 1922а. Т. 1, вып. 3. – Еленкин А. А. О новом лишайнике Pseudoperitheca murmanica mihi (nov. gen. et sp.) и о своеобразных органах питания у лишайников Saccomorpha Elenk. и Pseudoperitheca Elenk. // Ботан. материалы Ин-та спор. раст. Гл. ботан. сада РСФСР. 1922б. Т. 1, № 4. – Еленкин А. А. Синезеленые водоросли СССР. Общая часть. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1936. – Еленкин А. А. Понятия „лишайник" и „лишайниковый симбиоз" // Новости систематики низших растений. Л., 1975. Т. 12. – Козо-Полянский Б. М. Симбиогенезис в эволюции растительного мира // Вестн. опыт. дела Средне-Черноземной обл. Воронеж, 1921. № 4. – Козо-Полянский Б. М. Новый принцип биологии. Очерк теории симбиогенеза. М., 1924. – Лавренко Е. М. Растительные сообщества и их классификация // Ботан. журн. 1982. Т. 67, № 5. – Маргелис Л. Роль

симбиоза в эволюции клетки. М., 1983. – Окснер А. М. Систематично положения лишайників та основні філогенетичні лінії їх розвитку // Укр. ботан. журн. Київ, 1956а. Т. 13, № 1. – Окснер А. М. Флора лишайників України. Київ, 1956б. Т. 1. – Окснер А. Н. Определитель лишайников СССР. Морфология, систематика и географическое распространение. Л., 1974. Вып. 2. – Паринкина О. М., Пийн Т. Х. Особенности микробиоценозов под покровом почвенных лишайников // Флора и группировки низших растений в природных и антропогенных экстремальных условиях среды. Таллинн, 1984. – Равинская А. П. Включение C^{14} в лишайниковые кислоты при фотосинтезе // Физиол. раст. 1975. Т. 22, № 2. – Равинская А. П. Лишайниковые кислоты и их биологическая роль // Новости систематики низших растений. Л., 1984. Т. 21. – Равинская А. П., Вайнштейн Е. А. Влияние экстрактов из лишайников и лишайниковых кислот на водоросли // Ботан. журн. 1976. Т. 61, № 10. – Тахтаджян А. Л. Макроэволюционные процессы в истории растительного мира // Ботан. журн. 1983. Т. 68, № 12. – Толпышева Т. Ю. Влияние лишайников на микофлору почв боров беломошников (на примере Кандалакшского заповедника): Дис.... канд. биол. наук. М., 1980. – Трасс Х. Х. Происхождение лишайников и их место в системе растительного мира // Жизнь растений. М., 1977. – Фаминцин А. С. О роли симбиоза в эволюции организмов // Зап. Акад. наук. СПб., 1907. – Хахина Л. Н. Проблема симбиогенеза : Историко-критический очерк. Л., 1979. – Шимкевич Ф. М. Симбиоз // Энциклопедич. словарь Брокгауза и Ефрона. 1900. Т. 58. Ahmadjian V The lichen association // Bryologist. 1960a. Vol. 63, N 4. – Ahmadjian V. Some new and interesting species of Trebouxia, a genus of lichenized algae // Amer. J. Bot. 1960b. Vol. 47, N 8. – Ahmadjian V. The lichen symbiosis. Blaisdell; Waltham, 1967. – Answorth G. C., Bisby E. A. Dictionary of the Fungi (including the Lichens). Kew; Surrey, 1983. – Boissière M.-C. Cytochemical ultrastructure of Peltigera canina : some feature related to its symbiosis // Lichenologist. 1982. Vol. 14, pt 1. – Bornet E. Recherches sur les gonidies des Lichens // Ann. Sci. Nat. Sér. 5. 1873. Vol. 17. – Culberson Ch. F., Ahmadjian V. Artifical re-establishment of lichens. II. Secondary protacts of resynthesized Cladonia cristatella and Lecanora chrysoleuca // Mycologia. 1980. Vol. 72, N 1. – Culberson W. L., Culberson Ch. F. A phylogenetic view of chemical evolution in the lichens // Bryologist. 1970. Vol. 73, N 1. – De-Bary A. Die Erscheinung der Symbiose. Strassburg, 1879. – Dick M. W., Hawksworth D. L. A synopsis of the biology of the Ascomycotina // Bot. J. Linn. Soc. 1985. Vol. 91. – Drew E. A., Smith D. C. The physiology of the symbiosis in Peltigera polydactyla (Neck.) Hoffm. // Lichenologist. 1966. Vol. 3, pt 2. – Drew E. A., Smith D. C. Studies in the physiology of lichens VIII. Movement of glucose from alga to fungus during photosynthesis in the thallus of Peltigera polydactyla // New Phytol. 1967. Vol. 66, N 3. – Eriksson O. E., Hawksworth D. L. Outline of the Ascomycetes // Systema Ascomycetum. 1988. Vol. 7, pt 2. – Galun M., Ben-Shaul Y., Paran N. The fungus-alga association in the Lecideaceae: an ultrastructual study // New Phytol. 1971a. Vol. 70, N 3. – Galun M., Ben-Shaul Y., Paran N. The fungus-alga association in lichens of Teloschistaceae: an ultrastructural study // New Phytol. 1971b. Vol. 70, N 5. – Galun M., Paran N., Ben-Shaul Y. The fungus-alga association in the Lecanoraceae: an ultrastructural study// New Phytol. 1970. Vol. 69, N 3. – Geitler L. Über Haustorien bei Flechten und über Myrmecia Biatorellae in Psora globifera // Öster. Bot. Z. 1963. Bd 110, H. 2/3. – Hale M. E. The biology of Lichens. London, 1967; ed.2, 1974. – Hawksworth D. L. Co-evolution and the detection of ancestary in lichens // J. Hattori Bot. Lab. 1982. Vol. 52. – Hawksworth D. L. Problems and prospects in the systematics the Ascomycotina // Proc. Indian Acad. Sci. (Plant Sci.).1985. Vol. 94, N 2 et 3. – Hawksworth D. L. The variety of fungal-algal symbiosis, their evolutionary significance, and the nature of lichens // Bot. J. Linn. Soc. 1988. Vol. 96. – Hawksworth D. L. Interacciones hungo-alga en simbiosis liquénicas y liquenoides // Anales Jard. Botan. Madrid. 1989. T. 46, N 1. – Hawksworth D. L., Hill D. J. The lichen-forming fungi. Blackie; Glasgow; London, 1984. – Henssen A., Jahns H. M. Lichenes. Eine Einführung in die Flechtenkunde. Stuttgart, 1974. – Hess D. Unter-

suchungen über die Bildung von Phenolkörpern durch isolierte Flechtenpilze // Z. Naturforsch. 1959. Bd 14b, N 5. – Huneck S., Schreiber K. Wachstumregulatorische Eigenschaften von Flecten- und Mossinhaltsstoffen // Phytochemistry. 1972. Vol. 2, N 8. – Jahns H. M. Morphology, reproduction and water relations – a system of morphogenetic Interactions in Parmelia saxatilis // Beih. Nova Hedwigia. 1984. Bd 79. – James P. W., Henssen A. The morphological and taxonomic significance of cephalodia // Lichenology : progress and problems. London; New York; San Francisco, 1976. – Kershaw K. A., Millbank J. W. A controlled environment lichen growth chamber // Lichenologist. 1969. Vol. 4, pt 1. – Kershaw K. A., Millbank J. W. Nitrogen metabolism of lichens II. The partition of cephalodia fixed nitrogen between the mycobiont and phycobiont of Peltigera aphthosa // New Phytol. 1970. Vol. 69, N 1. – Nannfeldt J. A. Studien über die Morphologie und Systematik der nichtlichenisierten, inperculaten Discomyceten // Nova Acta Soc. Sci. Ups. Ser. IV. 1932. Bd 8. – Plessl A. Beziehungen von Organisationshöhe und Haustorientypus bei Lecanora und anderen Krustenflechten // Öster. Bot. Z. 1949. Bd 46, H. 2. – Plessel A. Über die Beziehungen von Haustorientypus and Organisationshöhe bei Flechten // Öster. Bot. Z. 1963. Bd 110, H. 2/3. – Poelt J., Vězda A. Bestimmungsschlussel europaischer Flechten / Ed. by J. Cramer. Vaduz, 1981. Ergänzung. 2. – Rai A. N., Rowell P., Stewort W. D. P. $^{15}N_2$ – Incorporation and metabolism in the lichen Peltigera aphthosa Willd. // Planta. 1981. Vol. 152, N 46. – Reinke J. Morphologische Abhandlungen. Untersuchungen über die Morphologie der Vegetationsorgane von Gunnera. Leipzig, 1873. – Richardson D. H. S., Smith D. C. The physiology of the symbiosis in Xanthoria aureola (Ach.) Erichs. // Lichenologist. 1966. Vol. 3, pt 2. – Richardson D. H. S., Smith D. C. Lichen physiology IX. Carbohydrate movement from Trebouxia symbiont of Xanthoria aureola to the fungus // New Phytol. 1968. Vol. 67, N 1. – Santesson J. Chemie der Flechten // The Lichenes. Stuttgart, 1974. – Santesson R. The new systematics of lichenized Fungi // Proc. Seventh Intern. Bot. Congr. Stockholm, 1950. – Santesson R. Foliicolous lichens. I // Symb. Bot. Upsal. 1952. Vol. 12, N 1. – Schwendener S. Ueber den Bau des Flechtenthallus // Verh. Schweiz. Naturf. Ges. Aarau. 1867a. – Schwendener S. Ueber die wahre Natur der Flechtenthallus // Verh. Schweiz. Naturf. Ges. Rheinfelden. 1867b. Bd 51. – Schwendener S. Ueber die Beziehung zwischen Algen und Flechtengonidien // Bot. Zeit. 1868. Bd 26. – Smith D. C. A comparison between the Lichen symbiosis and other symbiosis // Lichenology: progress and problems. New York; San Francisco, 1976. – Smith D. C. What can lichens tell us about real fungi? // Mycologia. 1978. Vol. 70, N 5. – Tibell L. The lichen genus Chaenotheca in the Northern Hemisphere // Symb. Bot. Upsal. 1980. Vol. 23, N 1.

А. А. Добрыш **A. A. Dobrysch**

К ИЗУЧЕНИЮ ЛИШАЙНИКОВ ЮЖНОЙ КАМЧАТКИ

AD EXAMINATIONEM LICHENUM PARTIS AUSRALIS PAENINS KAMTSCHATKA

Настоящая работа сделана на основе обработки коллекции лишайников, собранной автором и геоботаником В. Ю. Нешатаевой на территории южного лесничества Кроноцкого заповедника в июле–августе 1990 г. в экспедиции БИНа АН СССР. Интерес к изучению южного лесничества связан, во-первых, с отсутствием данных по флоре лишайников и, во-вторых, с тем, что в районе вулкана