

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

ACADEMIA SCIENTIARUM ROSSICA
INSTITUTUM BOTANICUM NOMINE V. L. KOMAROVII

НОВОСТИ СИСТЕМАТИКИ НИЗШИХ РАСТЕНИЙ

Том 29

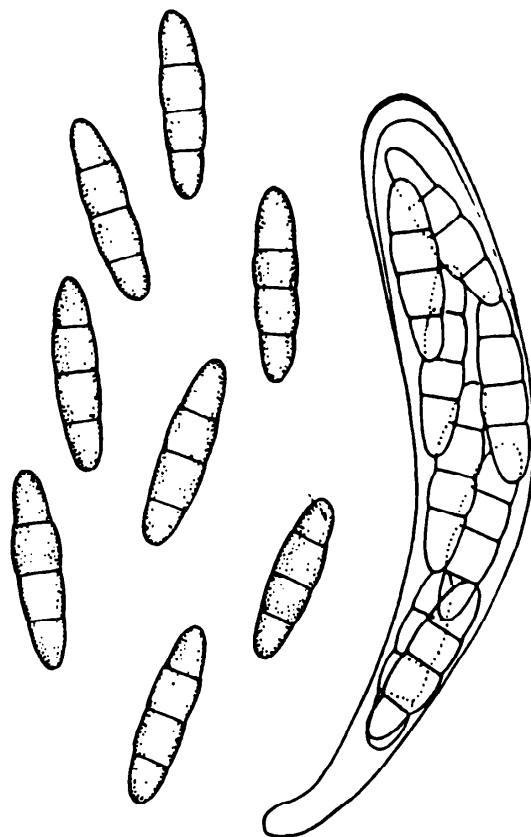
NOVITATES SYSTEMATICAE PLANTARUM NON VASCULARIUM

Tomus XXIX

Санкт-Петербург (Petropolis)
„Наука”

1993

Рис. 3. *Phaeosphaeria laxitunicata* Tomil., сумка со спорами и споры ($\times 1000$).



2–3 мкм в диам. Сумки многочисленные, булавовидные, 60–80 \times 12–16 мкм, прямые или согнутые, на верхнем конце округлые, с оболочкой, утолщенной до 1–1.5 мкм. Псевдопарафизы многочисленные, нитевидные, бесцветные, септированные. Споры, расположенные в 2 ряда, почти цилиндрические, (16)19–24 \times 6–7 мкм, как правило прямые, реже слегка согнутые или уплощенные с одной стороны, на обоих концах округлые, светло-оливковые, с 3 поперечными перегородками, в месте средней (первичной) перегородки слегка перешнурованные, вторая клетка сверху нередко немного вздутая; эписпорий тонкий, гладкий. (Рис. 3).

Голотип. СССР: РСФСР, Ленинградская обл., Лодейнопольский р-н, Нижне-Свирский заповедник, на отмерших стеблях *Deschampsia caespitosa* (L.) Beauv., 24 VII 1989, В. А. Мельник. Хранится в микол. герб. Бот. ин-та АН СССР в Ленинграде (LE, N 198310).

От ранее описанных представителей рода *Phaeosphaeria* данный вид отличается слабо сформированным рыхлым просвечивающим перидием псевдотециев и наличием щетинкоподобных гиф, окружающих и прикрывающих порус плодовых тел.

Литература

Leuchtman A. Über *Phaeosphaeria* Miyake und andere bitunicate Ascomyceten mit mehrfach querseptierten Ascosporen // *Sydowia*. 1984. Vol. 37.

Е. А. Вайнштейн

Е. А. Vainschtein

О ЛИШАЙНИКОВЫХ УГЛЕВОДАХ CARBOHYDRATA LICHENUM

Углеводы лишайников представляют интерес во многих отношениях, и прежде всего с точки зрения их практического значения. Некоторые лишайники с давних пор использовались на корм скоту

и в пищу человека. Так, пресловутая библейская „манна” представляет собой таллом лишайника *Lecanora esculenta*, и даже теперь ее иногда применяют в пищу под названием „земляной хлеб”. В Исландии, Норвегии и Швеции „исландский мох” (*Cetraria islandica*) издавна употребляли в качестве примесей к зерну и картофелю. Подобные примеры легко умножить, не говоря уже о том, что „ягель” (различные виды *Cladonia*) является основным кормом северных оленей. Ценность лишайников в этом отношении связана с наличием в них значительных количеств особых, легко гидролизуемых углеводов с общей формулой ($C_6H_{10}O_5$), главным образом лихенана и изолихенана. Гессе (Hesse, 1916) провел определение сравнительной питательной ценности картофеля, исландского мха и ягеля и нашел, что в сыром виде они соотносятся как 1 : 3.3 : 2.5 соответственно. При этом горькие вещества лишайников, оказывающие вредное действие на пищеварительный тракт, можно удалить вымачиванием лишайников в течение 24 ч в растворе соды и промыванием. Валлерштейн (Wallerstein, 1925) проводил исследования на белых мышах и нашел, что лишайниковый углевод лихенан этими животными утилизируется на 53–64 %. Полисахариды, подобные инулину и лихенану, как показал Шимицу (Shimizu, 1921), предварительно расщепляются в пищеварительном тракте бактериями на простые сахара и лишь затем адсорбируются. Интересно, что в *Bacterioides succinogenes*, клонированном в *Escherichia coli*, была обнаружена лихеназа – специфический фермент, гидролизующий лихенан (Ertle et al., 1988). Лихеназа также была найдена в бактериях, грибах и семенах многих растений (Karrer et al., 1924; Cunningham, Manners, 1964; Suzuki, Kaneko, 1976; Shepherd et al., 1981; Ertle et al., 1988), и это наводит на мысль о том, что лихенан распространен в природе более широко, чем обычно думают. Выделение лихенана из семян овса (Morris, 1942) подтверждает это предположение.

Углеводный состав лишайников

Изучение углеводного состава лишайников началось с работ химиков и ботаников, еще в прошлом веке впервые установивших наличие тех или иных углеводов в этих растениях: Берцелиуса, Лилиенталя, Цопфа, а уже в нашем столетии – Гессе, Нолана, Кина, Клаймы, Азахины и мн. др. Над выяснением структуры лишайниковых углеводов работали Каррер, Принсгейм, Драке, Миттал, Сешадри, группа японских ученых: Нишикава, Шибата, Такеда и др. Экспериментальное направление представлено главным образом в физиологических исследованиях Смита с соавторами, Фейге, в работах А. А. Курсанова и Н. Н. Дьячкова (1945 и др.) и в целой серии обстоятельных биохимических исследований японских ученых: Нишикавы, Фукуоки, Шибаты и др. При этом наряду с классическими аналитическими методами использовались самые разные виды хроматографии, от бумажной до газожидкостной (Pueyo, 1963; Solberg, 1970a,

1970b; Gordy et al., 1978; Cooper, Carrol, 1978), различные спектроскопические методы (Зейдака, Басс-Шадхан, 1977; Cooper, Carrol, 1978), а также специфические цитохимические (Peveling, 1970; Baker et al., 1979; Modenesi, 1987) и радиохимические (Smith, 1980) методы. В 50–70-е годы детальным изучением углеводного состава лишайников занимались Линдберг с соавторами, Пьюйо и Сольберг.

Простых редуцирующих сахаров в лишайниках очень немного, в среднем от 0.3 до 1.9 % на сухую массу. Отмечено наличие следующих моно- и дисахаров: глюкозы, галактозы, маннозы, фруктозы, арабинозы, ксилозы, рибозы, сахарозы и трегалозы (Pueyo, 1960a, 1962, 1963, 1967(1968); Lestang Laisné, 1966; Richardson et al., 1968; Solberg, 1969; Esslinger et al., 1971; Holligan, Drew, 1971). Основную часть растворимых углеводов в лишайниках составляют многоатомные спирты или сахароспирты. Чаще всего встречаются маннит, арабит и рибит. Найдены также волемит, эритрит и сорбит. В настоящее время собрано много фактов, указывающих на то, что сахароспирты могут играть важную роль в лишайниках. Эти доказательства состоят в следующем.

Сахароспирты, в частности маннит, чрезвычайно широко распространены в лишайниках и, по-видимому, могут служить запасными углеводами. На это указывают сезонные колебания содержания сахароспиртов. По данным Лестан Лэсне (Lestang Laisné, 1966), количество маннита в лишайнике *Lichina pygmaea* достигает в конце лета 3.5 % на сухую массу и резко уменьшается зимой – до 0.6 %. Как показал Пьюйо (Pueyo, 1977), в сухих условиях при повышенной температуре у лишайников *Lichina pygmaea* и *Verrucaria taura* снижалось содержание и сахаров, и сахароспиртов, а во влажных условиях оба лишайника обогащались этими соединениями.

При изолировании в чистую культуру лишайниковые грибы обнаруживали одинаково хороший рост при использовании в качестве источника углерода как глюкозы, так и маннита (Quispel, 1943), а в некоторых случаях рост на манните был даже лучше, чем на глюкозе. Лишайниковые водоросли также могут утилизировать маннит (Quispel, 1943; Вайнштейн, 1979).

При изучении процесса фотосинтеза у лишайников было установлено, что 25–40%, а иногда и до 90% всего фотосинтетически фиксированного водородом углерода перетекает к грибу, в котором накапливается в виде маннита или арабита (Smith, 1980). При этом химическая форма транспортного углерода зависит от филогенетического положения водоросли-симбионта: у всех лишайников с синезеленым фотобионтом (*Nostoc*, *Scytonema*) от фотобионта к грибу передвигалась глюкоза, а у лишайников с зелеными водорослями перенос углерода происходил в виде сахароспирта: рибита, эритрита или сорбита (см. таблицу).

Рибит, выделяемый фотобионтами *Trebouxia* и *Coccomyxa*, превращается, как уже было сказано, в микобионте в маннит, и при этом в качестве интермедиата часто образуется арабит (Richardson et al., 1968; Feige, 1978). Эритрит, выделяемый *Trentepohlia*, частично

Симбионт	Род фотобионта	Число изученных лишайников		Подвижный углевод
		родов	видов	
Зеленые водоросли	<i>Trentepohlia</i>	4	6	Эритрит (C ₄)
	<i>Trebouxia</i>	10	13	Рибит (C ₅)
	<i>Myrmecia</i>	2	4	"
	<i>Coccomyxa</i>	3	3	"
	<i>Hyalococcus</i>	1	2	Сорбит (C ₆)
	<i>Stichococcus</i>	2	2	"
Цианобактерии	<i>Nostoc</i>	5	10	Глюкоза (C ₆)
	<i>Calothrix</i>	1	1	"
	<i>Scytonema</i>	1	1	"

накапливается в виде эритрита, а сорбит, выделяемый *Hyalococcus*, накапливается как сорбит или волемит.

Превращение в маннит—однонаправленный процесс: накопленный в грибе маннит труднодоступен для водоросли, и, возможно, это в какой-то мере способствует оттоку углеводов из фотобионта, хотя подтверждения этому пока не получено. Однако не весь этот углевод в грибном компоненте используется на питание или синтез структурных компонентов, и отсюда возможна еще одна функция сахароспиртов. Интегральной частью жизни лишайников является периодическое высушивание и увлажнение, и для выживания в условиях переменной влажности весьма существен избыток углеводов, образуемых фотобионтом и перенесенных к грибу. Высокие концентрации сахароспирта в цитоплазме микобионта, по мнению некоторых исследователей, действуют как физиологический буфер, замещая воду, удаляемую из гидратированных слоев белка (Smith, 1979; Cowan et al., 1979). По-видимому, маннит не метаболизируется свободноживущими грибами, но является специфическим метаболитом лихенизированных грибов. Галун с сотрудниками (Galun et al., 1976) показали, что культивируемые микобионты, изолированные из *Xanthoria parietina*, *Tornabenia intricata* и *Sarcogyne* sp., включают ³H-маннит, ³H-маннозу и ³H-рибит (последний был испытан только на микобионте из *Xanthoria parietina*), в то время как свободноживущие грибы (*Trichoderma viride* и *Phytophthora citrophthora*) не включают эти соединения. Как обнаружили Купер и Кэррол (Cooper, Carroll, 1978), сахароспирт рибит в значительных количествах вымывается из лишайника *Lobaria oregana*, поэтому является важным поставщиком углеводов в комплексе веществ, вымываемых из полога древесных растений, играя существенную роль в питании гетеротрофных микроорганизмов.

В природных условиях при увлажнении субарктических оленьих лишайников теряется лишь около 10% пула сахароспиртов, но, учитывая медленный рост лишайников, вымывание полиолов, вероятно, составляет заметный компонент в углеродном балансе их и важно в экологическом отношении (Dudley, Lechowicz, 1987).

Широко распространены в лишайниках также гликозиды, состоящие из молекулы гексозы и молекулы сахароспирта. Так, из лишайника *Peltigera horizontalis* Пьюйо (Pueyo, 1960a) экстрагировал пельтигерозид (галактозо-маннитогликозид); гликозид, возможно тождественный пельтигерозиду, был также выделен из *P. polydactyla*, где он был найден в гонидиальном и сердцевинном слоях таллома (Smith, 1963). Смит отметил, что, в то время как при снабжении глюкозой оба слоя образуют обильные количества маннита, заметное количество гликозида обнаружено лишь в гонидиальном слое, так что, возможно, образование этого гликозида присуще лишь фотобионту, от которого он может затем перемещаться в сердцевину. Гликозид умбилицин (галактозо-арбитогликозид) был выделен из 4 видов лишайников (Lindberg et al., 1952; Holligan, Drew, 1971). Различные гликозиды были обнаружены также у *P. apthosa* и *Xanthoria parietina* (Lindberg et al., 1963, 1964; Garegg et al., 1973). Метаболическая роль гликозидов неясна, но есть косвенное доказательство, что, возможно, гликозид у *Peltigera polydactyla* является транспортным углеводом подобно дисахаридам высших растений (Smith, 1963). С другой стороны, показано, что морской лишайник *Lichina pygmaea* реагирует на высокое содержание солей в своем местообитании увеличением синтеза маннозо-маннитогликозида, что свидетельствует о возможной осморегуляторной роли этого соединения (Feige, 1975).

О полисахаридах лишайников известно намного меньше. Изученные к настоящему времени полисахариды можно разделить на 2 группы: а) состоящие главным образом из глюкозы (лихенан, изолихенан, пустулан и др.) и б) состоящие из галактозы, маннозы и глюкозы, в основном не имеющие названия полисахариды типа гемицеллюлоз. Обычно водорастворимые полисахариды составляют 10% и более от массы лишайникового таллома и химически их можно разделить на гомоглюканы, гетероглюканы и гликопептиды. Из всех полисахаридов наиболее детально изучены лихенан, изолихенан и пустулан.

Лихенан представляет собой линейный глюкан со связями $\beta(1 \rightarrow 3)(1 \rightarrow 4)$ в соотношении 3:7. Последовательность связей в лихенане определена энзиматически как следующая (Shibata, 1974):

Глк $\beta(1 \rightarrow 3)$ Глк $\beta(1 \rightarrow 4)$ Глк $\beta(1 \rightarrow 4)$ (основная единица),

Глк $\beta(1 \rightarrow 3)$ Глк $\beta(1 \rightarrow 4)$ Глк $\beta(1 \rightarrow 4)$ Глк $\beta(1 \rightarrow 4)$ (субъединица).

Лихенан обнаруживает сильную тенденцию к образованию гелей, он очень легко поглощает влагу и сравнительно медленно отдает ее. Это, по-видимому, и обуславливает главную функцию лихенана в лишайниках, которые являются пойкилогидрильными организмами, крайне зависимыми от влажности окружающей среды.

Гораздо меньше работ посвящено изучению изолихенана, который представляет собой линейный глюкан с $\alpha(1 \rightarrow 3)(1 \rightarrow 4)$ связями

в соотношении 3 : 2. Основная часть изолихенана Глк $\alpha(1 \rightarrow 3)$ Глк $\alpha(1 \rightarrow 3)$ Глк $\alpha(1 \rightarrow 4)$ Глк связи (Shibata, 1974).

Пустулан, полисахарид, сходный с лихенаном и изолихенаном, впервые был выделен из *Umbilicaria pustulata* Драке (Drake, 1943), который показал, что полученный им полисахарид не идентичен лихенану, и установил его химическое строение. Этот полисахарид, так же как и лихенан, состоит из остатков глюкозы, но отличается от него наличием $\beta(1 \rightarrow 6)$ связей.

Почти все лишайники имеют в своем составе большое количество веществ гемицеллюлозного характера, но в отличие от водорастворимых полисахаридов, которые у многих лишайников изучены достаточно подробно, по щелочерастворимым полисахаридам, т. е. по гемицеллюлозам, данных относительно немного. Состав гемицеллюлоз у разных видов лишайников (*Cladonia implexa*, *Umbilicaria pustulata*, *Cornicularia aculeata*, *Peltigera canina*) оказался очень сходным (Boissière, 1968). Гидролиз гемицеллюлоз освобождает гексозы, главным образом глюкозу, маннозу, галактозу и фруктозу, и некоторые пентозы – ксилозу и арабинозу. Гемицеллюлозы накапливаются снаружи клеток гиф, большей частью в коре. В составе сахаров слизи клеточных оболочек лишайника *P. canina* преобладают главным образом манноза, глюкоза и галактоза, но они связаны с ацетилглюкозамином и глюкуроновой кислотой, присутствующими в незначительных количествах, что свидетельствует о наличии в слизи пектина и хитина (Boissière, Boissière, 1968, 1970). Роль гемицеллюлоз в лишайниках связана, по-видимому, с сохранением их структуры. Как показали Буассье, на срезах лишайника *P. canina* после удаления слизей и гемицеллюлоз сохраняется его структура, хотя гифы и имеют утонченные стенки. Таким образом, щелочеустойчивая фракция составляет основу арматуры гиф, как это наблюдается у аскомицетов, а щелочерастворимая фракция скрепляет гифы между собой главным образом в коре и отчасти в медулле. При этом слизи заполняют промежутки, а гемицеллюлозы, вероятно, сильнее всего пропитывают наружную часть стенки. Гидролиз щелочеустойчивой фракции дает ацетилглюкозамин и глюкозу, на основании чего авторы пришли к выводу, что она состоит из хитина и глюкана, отличающегося от целлюлозы, который они считают каллозой. Позже Галун и соавторы (Galun et al., 1976) обнаружили, что N- 3 H-ацетилглюкозамин включается в гифы культивируемых микобионтов, и заключили, что хитин является важным компонентом гифальных стенок микобионта и что при этом пространственное распределение и апикальный синтез хитина в микобионтных гифах похожи на распределение и синтез хитина у свободноживущих грибов, имеющих хитин-глюкановые гифальные стенки. Исследователи изучили микобионты из таксономически очень отдаленных видов лишайников и пришли к выводу, что хитин является основным компонентом многих, если не всех, культивируемых микобионтов.

Использование в медицине

Полисахаридные фракции из целого ряда лишайников (*Gyrophora esculenta*, *Cetraria islandica* var. *orientalis*, *Lasallia papulosa*, *Alectoria sulcata*, *A. sarmentosa*, *Evernia prunastri*, *Umbilicaria* spp.) были проверены на антиопухолевую активность против привитой саркомы-180 у мышей, и многие оказались очень активны. Так, очень высокую активность (ингибирование на 100 и на 99.6 %) обнаружили лихенановая и изолихенановая фракции, выделенные из *Cetraria islandica*, а также глюкан, близкий к пустулану, полученный из *Gyrophora esculenta* (Fukuoka et al., 1968; Shibata et al., 1968). Глюкан из *G. esculenta* был выделен в чистом виде, и доказано, что он представляет собой частично ацетилированный $\beta(1 \rightarrow 6)$ -глюкан. Почти идентичные глюканы пустуланового типа, также обладающие противоопухолевой активностью, были получены из *Lasallia pustulosa* и ряда видов *Umbilicaria*, и показано, что эта активность связана, вероятнее всего, с ацетильными группами (Shibata et al., 1968; Nishikawa et al., 1969, 1970). Изменение антиопухолевой активности глюканов пустуланового и лихенанового типа из лишайников *Gyrophora esculenta* и *Usnea rubescens* достигалось путем О-карбоксиметилирования. Активность, по-видимому, несколько снижается при ацетилировании и резко уменьшается, если все ОН-группы блокированы ацетилом, метилом или карбаматными группами.

Хемотаксономическая значимость полисахаридов

Попытки применить данные по полисахаридному составу лишайников для целей систематики сделали еще Уландер и Толленс (Ulander, Tollens, 1906), которые разделили лишайники по содержанию веществ, растворимых в кипящей воде, на две группы. Одна, для которой характерен тип „ягеля”, т. е. *Cladina rangiferina*, *C. arbuscula*, не дает почти ничего при кипячении, в то время как другая, к которой относится, например, *Cetraria islandica*, при этой обработке дает богатый выход слизистых, застывающих продуктов, осаждаемых таннином. Эту далеко не полную схему расширил на основании своих данных Драйк (Drake, 1943), который разбил лишайники на 4 группы в соответствии со следующей схемой:



О переходах между этими группами автор ничего не сообщает. Так, например, *C. stellaris* занимает промежуточное положение между IV и другими группами. Данный пример показывает также, что эти группы вряд ли могут служить для целей систематики. Но тот факт, что оба гомфовидных лишайника из сем. *Umbilicariaceae* содержат пустулан, указывает на определенный параллелизм между этими таксонами. Уместно вспомнить, что в систематике водорослей одним из важных признаков служит наличие или отсутствие ламинарина и альгиновой кислоты – веществ близкого химического строения.

В последнее время ряд авторов пришел к выводу, что лишайниковые полисахариды все же могут в какой-то мере быть использованы как референтные соединения для хемотаксономической классификации, и наиболее яркий пример такого использования – характерное наличие пустулана, частично ацетилированного (1 → 6)-глюкана, в умбиликариевых лишайниках (Nishikawa et al., 1970). В этом отношении были изучены также полисахариды стереокауловых лишайников, которые можно разделить на 2 группы согласно их водорастворимым полисахаридным компонентам. Одна группа, включающая *Stereocaulon japonicum*, *S. exutum*, содержит α(1 → 3) (1 → 4)-глюкан (3 : 1), другая – *S. vesuvianum*, *S. tomentosum*, *S. intermediatum* характеризуется наличием β-доминантного гетероглюкана, содержащего D-маннозу, D-глюкозу и D-галактозу (Yokota, Shibata, 1978; Yokota et al., 1979; Takanashi et al., 1981). Исследуя полисахариды некоторых лишайников рода *Parmelia* и родственных видов, Шибата (Shibata, 1974) нашел, что их можно разделить на 3 группы: 1) α-глюкановый тип, 2) α-глюкановый доминантный + β-глюкановый дополнительный тип и 3) β-глюкановый доминантный + α-глюкановый дополнительный тип. В лишайниках сем. *Stictaceae*, у представителей родов *Lobaria* и *Sticta*, найдены гликопептиды без простых глюканов, а во многих лишайниках *Cladoniaceae* они сопровождаются глюканами типа PC-3 (Shibata, 1974).

Таким образом, в отличие от низкомолекулярных лишайниковых метаболитов, так называемых лишайниковых веществ, распространение которых в основном видоспецифично, лишайниковые полисахариды скорее характерны для более широких таксономических групп. Так, например, как показал Моденези (Modenesi, 1987), полисахаридное строение апикального аморфного слоя (синкоры) дает возможность отличить род *Punctelia* от рода *Parmelia*.

Изучение углеводного обмена лишайников интересно не только с точки зрения их использования, но и для понимания физиологических процессов, протекающих в этих симбиотических организмах и обеспечивающих их жизнедеятельность как целостной системы. Отметим несколько направлений, в которых возможно развитие исследований в этой области.

Известно, что лишайники характеризуются относительно низкими темпами ассимиляции CO₂ на свету. Некоторые исследователи на этом основании пришли к выводу, что именно недостаток ассимилятов

является причиной присущего лишайникам медленного роста (Tobler, 1925), в то время как другие (Smith, 1961) отрицали это. Изучение форм и количеств углеводов, содержащихся в талломе, их усвояемости, превращений могло бы внести ясность в решение этого вопроса и показать, действительно ли ткани лишайников испытывают недостаток углеводов и в какой мере это может быть связано с замедлением их роста.

С другой стороны, именно фотосинтез, осуществляемый водорослевым компонентом, является основным источником углерода для лишайников. Для выяснения вопроса о том, каким образом два столь различных организма, как водоросли и грибы, могут развивать общие пути углеводного обмена вследствие их тесной ассоциации, необходимо изучение как процесса фиксации углерода в фотосинтезе, так и способов и форм транспорта этого углерода от фотобионта к микобионту и путей превращений углеводов в ходе этого процесса.

Совершенно не исследован вопрос о том, какова степень автотрофности лишайника. Поскольку было показано, что оба симбионта в изолированной культуре могут утилизировать целый ряд органических соединений, напрашивается предположение, что лишайники способны и в природе поглощать и использовать некоторые простые органические соединения. Степень сапрофитизма может зависеть от условий местообитания: так, у некоторых наземных видов, при рытых опавшими листьями, такие ежегодные периоды сапрофитизма могут быть нормальной чертой их существования (Smith, 1961). Изучение перемещения соединений, синтезируемых в процессе фотосинтеза, могло бы показать зависимость этого процесса от сезона и степень сапрофитизма у разных видов.

Это лишь некоторые проблемы, которые возникают при изучении углеводного обмена таких симбиотических организмов, как лишайники. Несомненно, углубление и расширение исследований в этой области даст возможность полнее понять природу лишайникового симбиоза.

Литература

- Вайнштейн Е. А. Особенности дыхания лишайниковой водоросли *Trebouxia* в культуре // Физиол. раст. 1979. Т. 26, № 1. — Зейдака А. А., Басс-Шадхан Х. Ф. Выделение полисахаридных фракций из лишайника *Cetraria islandica* и изучение их химической структуры // Прикл. биохимия и микробиол. 1977. Т. 13, № 3. — Курсанов А. А., Дьячков Н. Н. Лишайники и их практическое значение. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1945. — Baker K. K., Malachowski J. A., Hooper G. R. Ultrastructural localization of polysaccharides in *Usnea cavernosa* // Bryologist. 1979. Vol. 82, N 4. — Boissière M.-C. Les hémicelluloses chez quelques lichens: composition, localisation // Mém. Soc. bot. France. 1968. — Boissière M.-C., Boissière J.-C. Composition de la fraction alcalino-résistante des hyphes de *Peltigera canina* (L.) Willd. // Rev. gén. Bot. 1968. Т. 75. — Boissière M.-C., Boissière J.-C. Les mucilages du *Peltigera canina* (L.) Willd., étude qualitative et quantitative. Bilan analytique des parois de ce lichen // Rev. gén.

Bot. 1970. T. 77. – Cooper G., Carroll G. C. Ribitol as a major component of water-soluble leachates from *Lobaria oregana* // *Bryologist*. 1978. Vol. 81, N 4. – Cowan D. A., Green T. D. A., Wilson A. T. Lichen metabolism. I. The use of tritium labelled water in studies of anhydrobiotic metabolism in *Ramalina celastri* and *Peltigera polydactyla* // *New Phytol.* 1979. Vol. 82, N 2. – Cunningham W. L., Manners D. J. Studies on carbohydrate metabolizing enzymes. II. The hydrolysis of lichenin by enzyme preparations from malted barley and *Rhizopus archizus* // *Biochem. J.* 1964. Vol. 90, N 1. – Drake B. Untersuchungen über einige Polysaccharide der Flechten vornehmlich des Lichenin und des neuentdeckte Pustulin // *Biochem. Ztschr.* 1943. Bd 313, H. 5–6. – Dudley S., Lechowicz M. J. Losses of polyol through leaching is subarctic lichens // *Plant Physiol.* 1987. Vol. 83, N 4. – Ertle J. D., Teather R. M., Wood P. J., Irvin J. E. Purification and properties of a 1,3-1,4- β -D-glucanase (lichenase, 1,3-1,4- β -D-glucan-4-glucanohydrolase EC 3.2.1.73) from *Bacteroides succinogenes* cloned in *Escherichia coli* // *Biochem. J.*, 1988. Vol. 255, N 3. – Esslinger T. L., Romeo J. T., Le Tourneau D. Polyols and sugars of *Letharis vulpina* and *L. columbiana* // *Bryologist*. 1971. Vol. 74, N 3. – Feige G. B. Untersuchungen zur Ökologie und Physiologie der marinen Blaualgenflechte *Lichina pygmaea* Ag. III. Einige Aspekte der photosynthetischen C-Fixierung unter osmoregulatorischen Bedingungen // *Z. Pflanzenphysiol.* 1975. Bd 77, N 1. – Feige G. B. Probleme der Flechtenphysiologie // *Nova Hedwigia*. 1978. Bd 30. – Fukuoka F., Nakanishi M., Shibata S., Nishikawa Y., Takeda T., Tanaka M. Polysaccharides in lichens and fungi. II. Anti-tumor activities on sarcoma-180 of the polysaccharide preparations from *Gyrophora esculenta* Miyoshi, *Cetraria islandica* (L.) Ach., var. *orientalis* Asahina and some other lichens // *Gann*. 1968. Vol. 59, N 5. – Galun M., Braun A., Frensdorff A., Galun E. Hyphal walls of isolated lichen fungi. Autoradiographic localization of precursor incorporation and binding of fluorescein-conjugated lectins // *Arch. Microbiol.* 1976. Vol. 108, N 1. – Garegg P. J., Lindberg B., Nilsson K., Swahn C.-G. 1-0- β -D-Galactopyranosyl-D-ribitol from *Xanthoria parietina* // *Acta Chem. Scand.* 1973. Vol. 27. – Gordy V., Bausst J. G., Hendrix D. L. A high-pressure liquid chromatographic method for analysis of carbohydrates and polyols from lichens // *Bryologist*. 1978. Vol. 81, N 4. – Hesse O. Beitrag zur Kenntnis der Flechten und ihrer charakteristischen Bestandteile // *J. Prakt. Chem.* 1916. Bd 93, H. 7–8. – Holligan P. M., Drew E. A. Routine analysis by gas-liquid chromatography of soluble carbohydrates in extracts of plant tissues. II. Quantitative analysis of standard carbohydrates and the separation and estimation of soluble sugars and polyols from a variety of plant tissues // *New Phytol.*, 1971. Vol. 70, N 2. – Karrer P., Staub M., Weinhagen A., Joos B. Polysaccharide, XXII. Zur Kenntnis der Lichenase und Reservecellulose (Lichenin) // *Helv. Chim. Acta*. 1924. Vol. 7. – Lestang Laisné G. Sur l'interférence du métabolisme glucidique d'un champignon ascomycète et du métabolisme glucidique d'une algue bleue un lichen marin *Lichina pygmaea* Agardhi // *Rev. Bryol. Lichénol.* 1966. T. 34, N 1–2. – Lindberg B., Silvander B.-G., Wachtmeister C. A. Studies on the chemistry of lichens. 18. 3-0- β - α -glucopyranosyl-d-mannitol from *Peltigera aphthosa* (L.) Willd. // *Acta Chem. Scand.* 1963. Vol. 17. – Lindberg B., Silvander B.-G., Wachtmeister S. A. Studies on the chemistry of lichens. 19. Mannitol glycosides in *Peltigera* species // *Acta Chem. Scand.* 1964. Vol. 18. – Lindberg B., Wickberg B., Wachtmeister C. A. Studies on the chemistry of lichens. II // *Acta Chem. Scand.* 1952. Vol. 6. – Modenesi P. Histochemistry and generic delimitation in *Parmelia* and *Punctelia* // *Nova Hedwigia*. 1987. Bd 45, H. 3–4. – Morris D. Z. Lichenin and araban in oats (*Avena sativa*) // *J. Biol. Chem.* 1942. Vol. 142. – Nishikawa Y., Takeda T., Shibata S., Fukuoka F. Polysaccharides in lichens and fungi. III. Further investigations on the structures and the antitumor activity of the polysaccharides from *Gyrophora esculenta* Miyoshi and *Lasallia papulosa* Llano // *Chem. Pharm. Bull.* 1969. Vol. 17, N 9. – Nishikawa Y., Tanaka M., Shibata S. Polysaccharides of lichens and fungi. II. Antitumor active 0-actylated pustulan-type glucans from the lichens of *Umbilicaria* species // *Chem. Pharm. Bull.* 1970. Vol. 18, N 7. – Nishikawa Y., Yoshimoto K., Hiuchi R., Michistnita K., Okabe M., Fukuoka F. Studies on the water-soluble

constituents of lichens: 3. Changes in antitumor effect caused by modifications of pustulan-type and lichenan-type glucans // *Chem. Pharm. Bull.* 1979. Vol. 27, N 9. – Peveling E. Das Vorkommen von Stärke in Chlorophyceen-Phycobionten // *Planta.* 1970. Bd 93, N 1. – Pueyo G. Recherche sur la nature et l'évolution des glucides solubles chez quelques lichens du bassin Parisien // *Ann. biol.* 1960a. T. 36, N 3. – Pueyo G. Présence de mannitol et d'arabitol dans de nouvelles espèces de lichens. Un hétéroside nouveau (peltigeroside) dans *Peltigera horizontalis* Hoffm. // *Rev. Bryol. Lichénol.* 1960b. T. 29, N 1–2. – Pueyo G. Composition glucidique de *Cladonia* et d'*Umbilicaria* et fonction de l'hydratation ou de la deshydratation // *Rev. Bryol. Lichénol.* 1962. T. 31, N 1–2. – Pueyo G. Identification par chromatographie sur papier des glucides solubles des lichens. I. Sucres // *Rev. Bryol. Lichénol.* 1963. T. 32, N 5. – Pueyo G. Présence d'un polyalcool chez *Cladonia furcata* Schrad. // *Rev. Bryol. Lichénol.*, 1967 (1968). T. 35, F. 1–4. – Pueyo G. Aspects métaboliques des hydrates de carbone à faible poids moléculaire en fonction des principales conditions extérieures chez deux lichens: *Lichena confinis* Ag., *Verrucaria maura* Wahl. // *Bull. Soc. bot. France.* 1977. T. 124, N 7. – Quispel A. The mutual relations between algae and fungi in lichens // *Rec. Trav. bot. néerl.* 1943. Vol. 40. – Richardson D. H. S., Jackson Hill D., Smith D. C. Lichen physiology. XI. The role of the alga in determining the pattern of carbohydrate movement between lichen symbionts // *New Phytol.* 1968. Vol. 67, N 3. – Shepherd M. G., Chow-Ching Tong, Cole A. L. Substrat specificity and mode of action of the cellulases from the thermophilic fungus *Thermoascus aurantiacus* // *Biochem. J.* 1981. Vol. 193, N 1. – Shibata S. Some aspects of lichen chemotaxonomy // *Chem. Bot. Cl. Stockholm et al.*, 1974. – Shibata S., Nishikawa Y., Takeda T., Tanaka M. Polysaccharides in lichens and fungi. I. Antitumour active polysaccharides of *Gyrophora esculenta* Miyoshi and *Lasallia papulosa* (Ach.) Llano // *Chem. Pharm. Bull.* 1968. Vol. 16, N 12. – Shimozu T. Über das Schicksal einiger Polysaccharid im Verdauungskanal bei Säugetieren // *Biochem. J.* 1921. Vol. 117, N 1. – Smith D. C. The physiology of *Peltigera polydactyla* // *Lichenologist.* 1961. Vol. 1, pt 5. – Smith D. C. Studies in the physiology of lichens. IV. Carbohydrates in *Peltigera polydactyla* and the utilization of absorbed glucose // *New Phytol.* 1963. Vol. 62, N 2. – Smith D. C. Is a lichen a good model for biological interactions in nutritional limited environments? // *Strategies of microbial life in extreme environments.* Dahlem Konferenzen, Berlin, 1979. – Smith D. C. Mechanisms of nutrient movement between the lichen symbionts // *Cellular interactions in symbiosis and parasitism.* Ohio State University, Columbia, 1980. – Solberg Y. J. Studies on the chemistry of lichens. VII. Chemical investigations of the lichen species *Lecanora (Aspicilia) Myrinii* (Fr.) Nyl. // *Z. Naturforsch.* 1969. Bd 24b, N 4. – Solberg Y. J. Studies on the chemistry of lichens. VIII. An examination of the free sugars and ninhydrin-positive compounds of several norwegian lichen species // *Lichenologist.* 1970a. Vol. 4, pt 4. – Solberg Y. J. Studies on the chemistry of lichens. IX. Quantitative determination of monosaccharides and amino acids in hydrolysates of several norwegian lichen species // *Lichenologist.* 1970b. Vol. 4, N 4. – Suzuki H., Kaneko T. Degradation of barley glucan and lichenan by a *Bacillus pumilis* enzyme // *Agr. Biol. Chem.* 1976. Vol. 40. – Takanashi K., Kon T., Yokota I., Shibata S. Chemotaxonomic studies on the polysaccharides of lichens. Polysaccharides of stereocaulaceous lichens // *Carbohydrate Res.* 1981. Vol. 89. – Tobler F. *Biologie der Flechten. Entwicklung und Begriff der Symbiose.* Berlin, 1925. – Ulander A., Tollens B. Untersuchungen über die Kohlenhydrate der Flechten // *Chem. Ber.* 1906. Bd 1, N 39. – Wallerstein A. Untersuchungen über die Verdaulichkeit von Lichenin // *Biochem. Ztschr.* 1925. Bd 166, H 1–3. – Yokota J., Shibata S. A polysaccharide of the lichen *Stereocaulon japonicum* // *Chem. Pharm. Bull.* 1978. Vol. 26, N 9. – Yokota I., Shibata S., Saito H. A ¹³C-n. m. r. analysis of linkages in lichen polysaccharides: an approach to chemical taxonomy of lichens // *Carbohydrate Res.* 1979. Vol. 69.