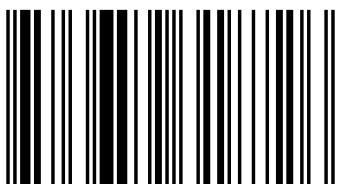


Данная работа представляет собой обзор, посвящённый проблемам изучения водорослей-фотобионтов, входящих в состав лишайников. В книге приведены новейшие сведения о разнообразии и эколого-географическом распространении фотобионтов, рассмотрены вопросы облигатности и факультативности фотобионтов, а также пути циркуляции водоростей в различных сообществах лишайников. Работа содержит графические ключи для определения фотобионтов и может представлять интерес как для исследователей в области биологии, так и для широкого круга читателей, не являющихся специалистами в данной области.



**Анна Войцехович**

Автор книги - кандидат биологических наук по специальности ботаника. С 2002 г. работает в отделе лихенологии и бриологии Института ботаники им. Холодного НАН Украины в г. Киеве. Занимается изучением проблем таксономии, экологии и разнообразия фотобионтов лишайников.



978-3-659-31872-6

**Фотобионты лишайников**



Анна Войцехович

**Фотобионты  
лишайников**

разнообразие, экология и взаимоотношения  
с микобионтом

Войцехович

LAP LAMBERT  
Academic Publishing

**Анна Войцехович**

**Фотобионты лишайников**



**Анна Войцехович**

# **Фотобионты лишайников**

**разнообразие, экология и  
взаимоотношения с микобионтом**

**LAP LAMBERT Academic Publishing**

## **Impressum / Выходные данные**

Bibliografische Information der Deutschen Nationalbibliothek: Die Deutsche Nationalbibliothek verzeichnet diese Publikation in der Deutschen Nationalbibliografie; detaillierte bibliografische Daten sind im Internet über <http://dnb.d-nb.de> abrufbar.

Alle in diesem Buch genannten Marken und Produktnamen unterliegen warenzeichen-, marken- oder patentrechtlichem Schutz bzw. sind Warenzeichen oder eingetragene Warenzeichen der jeweiligen Inhaber. Die Wiedergabe von Marken, Produktnamen, Gebrauchsnamen, Handelsnamen, Warenbezeichnungen u.s.w. in diesem Werk berechtigt auch ohne besondere Kennzeichnung nicht zu der Annahme, dass solche Namen im Sinne der Warenzeichen- und Markenschutzgesetzgebung als frei zu betrachten wären und daher von jedermann benutzt werden dürften.

Библиографическая информация, изданная Немецкой Национальной Библиотекой. Немецкая Национальная Библиотека включает данную публикацию в Немецкий Книжный Каталог; с подробными библиографическими данными можно ознакомиться в Интернете по адресу <http://dnb.d-nb.de>.

Любые названия марок и брендов, упомянутые в этой книге, принадлежат торговой марке, бренду или запатентованы и являются брендами соответствующих правообладателей. Использование названий брендов, названий товаров, торговых марок, описаний товаров, общих имён, и т.д. даже без точного упоминания в этой работе не является основанием того, что данные названия можно считать незарегистрированными под каким-либо брендом и не защищены законом о брэндах и их можно использовать всем без ограничений.

Coverbild / Изображение на обложке предоставлено: [www.ingimage.com](http://www.ingimage.com)

Verlag / Издатель:

LAP LAMBERT Academic Publishing

ist ein Imprint der / является торговой маркой

AV Akademikerverlag GmbH & Co. KG

Heinrich-Böcking-Str. 6-8, 66121 Saarbrücken, Deutschland / Германия

Email / электронная почта: [info@lap-publishing.com](mailto:info@lap-publishing.com)

Herstellung: siehe letzte Seite /

Напечатано: см. последнюю страницу

ISBN: 978-3-659-31872-6

Copyright / АВТОРСКОЕ ПРАВО © 2013 AV Akademikerverlag GmbH & Co. KG

Alle Rechte vorbehalten. / Все права защищены. Saarbrücken 2013

## **Оглавление**

Введение .....	6
1. Разнообразие и эколого-географические особенности фотобионтов .....	9
2. Вопросы облигатности и факультативности фотобионтов .....	16
3. Исследования фотобионтов в лихенизированном состоянии и условиях культуры .....	22
4. Идентификация фотобионтов .....	30
5. Контакты между бионтами и транспорт веществ в лишайнике .....	40
6. Корреляция между таксономической принадлежностью мико- и фотобиона . . . . .	47
7. Основные, дополнительные и «потенциальные» фотобионты .....	55
8. Пути попадения автотрофных компонентов в различные сообщества лишайников и связанные с этим взаимоотношения бионтов .....	64
8.1. Взаимоотношения компонентов лишайниковых сообществ с облигатным фотобионтом .....	65
8.2. Взаимоотношения компонентов лишайниковых сообществ с факультативным фотобионтом .....	70
8.3. Взаимоотношения компонентов лишайниковых сообществ с облигатным и факультативным фотобионтами .....	77
8.4. Пути циркуляции фотобиона и жизненные стратегии лишайникообразующих грибов .....	80
Заключение .....	82
Список литературы .....	85

## **Введение**

Одним из наиболее интересных и, возможно, наиболее изученных на сегодняшний день примеров симбиотической ассоциации являются лишайники, состоящие из грибного (микобионта) и водорослевого (фотобионта) компонентов. Согласно определению, лишайник – это устойчивая, саморегулирующаяся ассоциация гриба, являющегося внешним обитателем (экзохабитантом), и одной или более водорослей и / или цианопрокариот внутренних обитателей (эндохабитантов) (Ainsworth and Bisby's ..., 2008)<sup>1</sup>. Именно благодаря тесному взаимодействию этих двух составляющих, лишайникам удалось освоить разнообразные местообитания, зачастую характеризующиеся экстремальными условиями, неблагоприятными для других организмов. Сегодня данная группа насчитывает от 17 500 до 20 000 видов, распространённых по всему земному шару от пустынь до тропических лесов (Ainsworth and Bisby's ..., 2008). Основой лишайника является грибной компонент, который зачастую определяет его морфологический облик, в то время как фотобионт, как правило, представляет собой слой водорослевых клеток в слоевище лишайника. Однако, свои уникальные свойства (габитус, синтез лишайниковых кислот и способность существовать в экстремальных условиях) лишайниковая ассоциация приобретает только благодаря симбиозу с водорослью. Присутствие фотосинтезирующего компонента превращает грибной гетеротрофный организм в автотрофную ассоциацию, для существования которой необходимы лишь вода, воздух, минеральные соли и субстрат для прикрепления. Вероятно, именно этот факт позволил лишайникам освоить такие неблагоприятные местообитания как голые скалы или пустыни и превратиться в процветающую группу с высоким таксономическим разнообразием.

---

<sup>1</sup> Существует несколько вариантов ассоциации водоросли и гриба. Лишайником называется вариант экстрацеллюлярной локализации эндосимбионта, суть которого состоит в частичном проникновении гаустрорий гриба в клетку водоросли, а не полном включении клетки одного биона в другой (Honegger, 1991).

Хотя разнообразие лишайников на сегодняшний день можно считать относительно изученным, водоросли, входящие в их состав, остаются недостаточно исследованными. Например, по данным Р. Хонеггер (Honegger, 2008) до видового уровня фотобионт определён менее чем у 2 % всех известных лишайников. В настоящее время точное определение большинства фотобионтов требует морфологических исследований культурального материала, сравнений с аутентичными штаммами, подтверждения результатов идентификации молекулярно-филогенетическими методами. Однако, в определителях как лишайников (например, *The Lichen Flora ...*, 1992; Окснер, 1993), так и водорослей (например, Мошкова, 1979; Андреева, 1998; Ettl, Gärtner, 1995) для большинства фотобионтов приведены описания и иллюстрации, составленные на основании исследований природного, либо гербарного материала.

Как следствие, даже в узкоспециализированных обзорных работах, посвящённых фотобионтам (Zeitler, 1954; Tschermak-Woess, 1988; Ahmadjian, 1993; Friedl, Büdel, 2008), сведения об их разнообразии, приуроченности к конкретным микобионтам, наиболее часто встречающихся родах и видах остаются весьма неполными, а по некоторым позициям – противоречивыми и неточными. Кроме того, недостаточно обобщены данные о физиологобиохимических особенностях водорослевого компонента, оказывающих существенное влияние на взаимоотношения бионтов ассоциации, не разработаны вопросы облигатности/факультативности водорослевого компонента, нечётко определена корреляция видов фотобионтов и лишайникообразующих грибов, не выявлены пути получения микобионтом фотобиона и др. В то же время, в последнее десятилетие широкое использование молекулярно-филогенетических методов способствовало заметному прогрессу в исследованиях фотобионтов лишайников и привело к накоплению значительного количества новых данных, которые нуждаются в анализе и обобщении.

Таким образом, целью данной работы является рассмотрение, анализ и обобщение имеющихся данных о фотобионтах лишайников, касающихся

разнообразия, экологических и физиолого-биохимических особенностей водорослевого компонента, проблем его культивирования, а также особенностей взаимоотношений бионтов и их совместной эволюции.

## **1. Разнообразие и эколого-географические особенности фотобионтов**

В последних обобщающих работах (Войцехович и др., 2011 а, б)<sup>2</sup> приводится 148 видов лишайниковых фотобионтов из 50 родов. Однако, в связи с интенсивным развитием направления исследования фотобионтов, уже сегодня эту цифру можно считать несколько устаревшей. Так, согласно нашим подсчётом, число водорослей, известных сегодня в качестве фотобиона фотобионтов лишайников составляет 157 видов из 56 родов, которые относятся к 5 отделам: *Chlorophyta* – 116 видов (73,9 % от общего разнообразия фотобионтов), *Cyanoprokaryota* – 35 (22,3 %), *Streptophyta* – 3 (1,9 %), *Xanthophyta* – 2 (1,3 %), *Phaeophyta* – 1 (0,6 %) (табл. 1).

Большинство зелёных фотобионтов относится к классу *Trebouxiophyceae*, среди которых наиболее часто представлены в лишайниках следующие рода: *Trebouxia* Puym., *Asterochloris* Tscherm.-Woess, *Myrmecia* Printz, *Dictyochloropsis* Geitler em. Tscherm.-Woess, *Diplosphaera* Bial., *Stichococcus* Nägeli, *Pseudococcomyxa* Korschikov, *Coccomyxa* Schmidle, *Elliptochloris* Tscherm.-Woess, *Gloeocystis* Nägeli. Наиболее распространёнными видами в лишайниках являются *Trebouxia jamesii* (Hildreth et Ahmadjian) Gärtner, *T. simplex* Tscherm.-Woess, *T. arboricola* Puym., *T. gigantea* (Hildreth et Ahmadjian) Gärtner; *Asterochloris irregularis* (Hildreth et Ahmadjian) Skaloud et Peksa, *A. excentrica* (P.A. Archibald) Skaloud et Peksa; *Myrmecia biatorellae* (Tscherm.-Woess et Plessl) J.B. Petersen; *Diplosphaera chodatii* Bial. em. Vischer; *Dictyochloropsis reticulata* (Tscherm.-Woess) Tscherm.-Woess.

---

<sup>2</sup> В работах проанализировано 210 литературных источников, в которых приводятся точные данные о составе фотобионтов 670 видов лишайников, что составляет около 3 % мирового разнообразия лишайникообразующих грибов. Данные о составе фотобионтов из определителей лишайников сознательно учтены не были из-за их неточности, а порой и сомнительности.

Таблица 1. Состав фотобионтов лишайников на уровне отделов, порядков / классов и родов<sup>3</sup>

Порядок / класс <sup>4</sup>	Род (количество видов)	Общее количество видов (%)
<b>Cyanoproteobacteria</b>		
Chroococcales	<i>Aphanocapsa</i> (1), <i>Chroococcidiopsis</i> (2), <i>Chroococcus</i> (1), <i>Gloeocapsa</i> (5), <i>Gloeocapsopsis</i> (1), <i>Hormatoneema</i> (1), <i>Hyella</i> (1), <i>Microcystis</i> (1), <i>Pleurocapsa</i> (1)	<b>14</b> (8,9)
Nostocales	<i>Anabaena</i> (1), <i>Calothrix</i> (6), <i>Dichothrix</i> (1), <i>Hyphomorpha</i> (2), <i>Nostoc</i> (5), <i>Rivularia</i> (1), <i>Scytonema</i> (2), <i>Tolyphothrix</i> (1)	<b>19</b> (12,1)
Stigonematales	<i>Stigonema</i> (2)	<b>2</b> (1,3)
<b>Chlorophyta</b>		
Chlorophyceae	<i>Chlamydomonas</i> (1), <i>Chlorosarcinopsis</i> (1), <i>Neocystis</i> (1), <i>Radiococcus</i> (1), <i>Trochiscia</i> (2)	<b>6</b> (3,8)
Trebouxiophyceae	<i>Apatococcus</i> (1), <i>Asterochloris</i> (14), <i>Chlorella</i> (1), “ <i>Chlorella</i> ” (1), <i>Chlorodium</i> (2), <i>Coccobotrys</i> (2), <i>Coccomyxa</i> (13), <i>Dictyochloropsis</i> (4), <i>Diplosphaera</i> (1), <i>Elliptochloris</i> (3), <i>Gloeocystis</i> (3), <i>Heterochlorella</i> (1), <i>Leptosira</i> (3), <i>Myrmecia</i> (2), <i>Nannochloris</i> (1), <i>Palmella</i> (1), <i>Prasiola</i> (2), <i>Pseudochlorella</i> (2), <i>Pseudococcomyxa</i> (1), <i>Stichococcus</i> (5), <i>Trebouxia</i> (29)	<b>92</b> (58,6)
Ulvophyceae	<i>Blidingia</i> (1), <i>Cephaleuros</i> (1), <i>Dilabifilum</i> (3), <i>Phycopeltis</i> (1), <i>Physolinum</i> (2), <i>Printzina</i> (2), <i>Trentepohlia</i> (8)	<b>18</b> (11,5)
<b>Streptophyta</b>		
Zygnematophyceae	<i>Mesotaenium</i> (1), <i>Interfilum</i> (2)	<b>3</b> (1,9)
<b>Xanthophyta</b>		

<sup>3</sup> Названия водорослей поданы согласно системы принятой в работах И. Комарека и К. Анаэгностиса (Komárek, Anagnostidis, 1989, 2005), с некоторыми уточнениями согласно ([www.algaebase.org](http://www.algaebase.org)).

<sup>4</sup> В связи с постоянными изменениями в систематике, для разных отделов водорослей использованы наиболее устойчивые таксономические ранги.

Xanthophyceae	<i>Heterococcus</i> (1), <i>Xanthonema</i> (1)	<b>2 (1,3)</b>
<b>Phaeophyta</b>		
Phaeophyceae	<i>Petroderma</i> (1)	<b>1 (0,6)</b>
Всего		<b>157 (100)</b>

Другая широко распространённая группа зелёных фотобионтов представлена классом Ulvophyceae – *Trentepohlia* Mart., *Phycopeltis* Mill., *Cephaleuros* Kun. ex Fries, *Dilabifilum* Tscherm.-Woess, *Blidingia* Kylin и *Printzina* Thompson et Wujek. Из них, чаще всего в лишайниках встречаются виды *Trentepohlia umbrina* (Kütz.) Bornet., *T. arborum* (C. Agardh) Hariot и *Cephaleuros virescens* Kunze ex E.M. Fries. Водоросли класса Chlorophyceae среди фотобионтов представлены единичными находками двух родов – *Chlorosarcinopsis* Herndon и *Trochiscia* Kütz. Стрептофитовые водоросли сегодня также представлены всего двумя родами *Mesotaenium* Nägeli и *Interfilum* Chodat & Topali, обнаруженным в качестве дополнительных фотобионтов базидиального лишайника *Multiclavula mucida* (Pers.) R.H. Petersen. (Geitler, 1955) и нескольких видов родов *Micrea* Fr. и *Placynthiella* Elenkin (Voigtsekhovich et al., 2011).

Около четверти разнообразия фотобионтов приходится на Cyanoprokaryota, среди которых представлены хроококкальные и ностокальные виды, способные к фиксации атмосферного азота. Наиболее распространёнными цианобионтами являются: *Nostoc* Vaucher ex Bornet et Flahault, *Stigonema* C. Agardh ex Bornet et Flahault, *Scytonema* C. Agardh ex Bornet et Flahault, *Gloeocapsa* Kütz., *Calothrix* C. Agardh ex Bornet et Flahault, *Chroococcidiopsis* Geitler. Чаще всего в лишайниках представлены *Gloeocapsa sanguinea* (C. Agardh) Kütz., *Nostoc punctiforme* (Kütz.) Hariot, *N. commune* Vaucher и *N. sphaericum* Vaucher.

Среди желтозелёных фотобионтов лишайников известны всего две водоросли – *Heterococcus caespitosus* Visch. и *Xanthonema montanum* (Visch.) Silva, обе были выделены из лишайников семейства Verrucariaceae (Tschermak, 1941; Zeitler, 1954). В литературе имеются данные только о единичных случаях, когда эти виды были зарегистрированы в роли фотобионтов. Среди бурых водорослей известна только одна водоросль-фотобионт – *Petroderma maculiforme* (Wollng.)

Kuck, она образует лишайниковую ассоциацию с морским аскомицетом *Verrucaria Schrad.* (Moe, 1997).

Следует отметить, что некоторые виды родов *Asterochloris*, *Coccomyxa*, *Trebouxia* и, вероятно, *Dictyochloropsis*, пока известны исключительно как компоненты лишайников и в свободноживущем состоянии не найдены. На сегодняшний день известны лишь единичные находки определённых видов данных родов в свободноживущем состоянии (Garty, 1990; Mikhailyuk et al., 2003; Водорости ..., 2001; Дарінко та ін., 2004; Войцехович, 2008 и др.), однако их достоверность весьма сомнительна из-за определённых методических сложностей. Все другие водоросли, выступающие партнёрами лишайниковой ассоциации, являются также свободноживущими наземными видами и относятся к факультативным фотобионтам (Войцехович и др., 2011 а). Как правило, это наземные водоросли, в том числе и широко распространённые, колонизирующие различные субстраты природного и искусственного происхождения – скалы, кору деревьев, листья тропических растений, антропогенные субстраты, а также почвы (Ettl, Gärtner, 1995; Nienow, 1996; Hoffmann, 1989; Rindi, Guiry, 2004; Lopes-Bautista et al., 2008; Войцехович та ін., 2009). При этом тенденции географического распространения наземных (особенно аэрофитных) водорослей, как свободноживущих, так и в лихенизированном состоянии, зачастую совпадают. Так, например, центром разнообразия трентеполиальных водорослей являются тропические и субтропические регионы (Rindi, Guiry, 2004; Lopes-Bautista et al., 2008; Rindi et al., 2009), лишайники с трентеполиальным фотобионтом (*Arthoniaceae*, *Roccellaceae*, *Trypetheliaceae*, *Strigulaceae*, *Coenogoniaceae*, *Graphidaceae*, *Porinaceae* и др.) распространены преимущественно в тех же областях (Galloway, 2008).

Распространение лишайников с цианобионтом во многом определяется экологическими особенностями фотобионта. Поскольку цианобионт периодически нуждается в капельно-жидкой воде, содержащие его лишайники в своём распространении тяготеют к регионам с обильными сезонными дождями,

хотя некоторые из цианолишайников также произрастают в аридных областях (Lange et al., 1998; Honegger, 2006; Büdel et al., 2009). Там они встречаются в трещинах скал, на уступах, у основания камней, где возможно скопление влаги (Büdel, Lange, 1991). Некоторые цианолишайники являются жителями лесов холодных влажных областей (Vitikainen, 1994; Kondratyuk et al., 2003; Honegger, 2006).

В то же время, лишайники с зелёным фотобионтом, особенно с *Trebouxia*, менее зависимы в своём распространении от экологических особенностей водорослей. Так, зелёные водоросли слагают основу наземной альгофлоры умеренной зоны и холодных регионов, в то время как в аридных и тропических областях их доля снижается (Nienow, 1996; Broady, 1996). Лишайники же с *Trebouxia* распространены практически повсеместно, а в аридных регионах они представлены значительным количеством ксерофитных видов (Wasser et al., 1995; Honegger, 2006; Galloway, 2008; Büdel et al., 2009). В данном случае, очевидно, реализуется тенденция, когда лишайник, формируя защитные покровы для водорослей, значительно расширяет их ареал. Клетки наземных требуксиефициевых водорослей, кроме того, имеют уникальную особенность – способность использовать воду в парообразном состоянии, что также благоприятствует распространению лишайников с требуксиефициевым фотобионтом в местах с дефицитом воды. Так, например, исследования свободноживущих наземных водорослей гранитных обнажений р. Южный Буг (Mikhailyuk et al., 2003) показали, что зелёные водоросли, составляющие основу видового разнообразия, развивались преимущественно на северных склонах, в затенении или в микротрещинах скал, экспонированных на юг. В то же время, лишайники с *Trebouxia*, обильно покрывали вертикальные поверхности скал любой экспозиции, в том числе и южной.

Принимая во внимание пусть даже и условную, но всё же облигатность большинства видов рода *Trebouxia*, интересно отметить, что их экология и географическое распространение значительно зависят от микобионта, что связано с длительной коэволюцией грибного и водорослевого компонентов. Со

своей стороны значительные отличия экологических особенностей *Trebouxia* от других водорослей-фотобионтов накладывают определённый отпечаток на экологию и жизненные стратегии лишайникообразующих грибов, использующих данный фотобионт. В тропических регионах, лишайников ассоциированных с *Trebouxia*, значительно меньше, чем в зоне умеренного климата, что в целом коррелирует с оптимальными температурными условиями для роста большинства видов данного рода, которые составляют + 10-15°C. Благодаря анализу литературных данных и многочисленным наблюдениям в полевых условиях, нами было отмечено, что наивысшее разнообразие *Trebouxia* характерно для лишайников каменистых субстратов, значительно меньшее для лишайников, произрастающих на коре деревьев и древесине, а наименьшее для почвенных лишайников.

Анализ многочисленных литературных данных (Ahmadjian, 1993; Beck, 1999; Beck et al., 2002; Friedl, Gärtner, 1988; Guzow-Kzheminska, 2006; Helms, 2003; Kroken, Taylor, 2000; Nyati, 2006 и др.) позволил провести эколого-географический анализ встречаемости видов рода *Trebouxia*, результаты которого показали чёткую зависимость между географическим распространением вида и его принадлежностью к определённой морфолого-генетической группе (Войцехович, 2012). Так, было обнаружено, что большинство представителей групп «*Arboricola*» и «*Impressa*» являются настоящими убиквистами и встречаются на всех континентах Земного шара. Исключение составляют виды *T. aggregata*, *T. asymmetrica*, *T. crenulata*, *T. jamesii*, известные сегодня лишь с территории Европы (Beck et al., 2002; Nyati, 2006). Однако, мы склоняемся к тому, что данное исключение объясняется недостатком данных о местонахождении данных видов.

Интересная тенденция эколого-географического распространения была обнаружена у представителей группы «*Corticola*». Все виды данной группы можно отнести к категории редких видов, а некоторые из них к эндемичным. Например, *T. galapagensis* до сих пор известна лишь с Галапагосских островов (Ettl, Gärtner, 1995), *T. higginsiae* – с Галапагосских островов (Hildreth,

Ahmadjian, 1981) и Японии (Ohmura et al., 2006), *T. corticola* – из США (Archibald, 1975) и Японии (Ohmura et al., 2006), *T. usneae* – из США (Hildreth, Ahmadjian, 1981).

Виды группы «Simplex» входят в состав лишайников, приуроченных в основном к холодным регионам Земного шара (Альпы, Антарктический п-ов). Исключение составляют лишь *T. australis* и *T. brindabellae*, описанные из Австралии (Beck, 2002).

Небольшая группа морских лишайников (преимущественно представители рода *Verrucaria*) ассоциирована с фотобионтами, тяготеющими к произрастанию на морских побережьях – *Dilabifilum* из ульвофициевых зелёных водорослей (Tschermak-Woess, 1976), *Petroderma* – из бурых (Sanders et al., 2004). Некоторые виды морских *Verrucaria* ассоциированы с цианопрокариотамит, свободноживущие популяции которых также произрастают на побережьях, например, *Hyella* Bornet et Flahault (Tschermak-Woess, 1976). Таким образом, эти и предыдущие примеры указывают на то, что, вероятно, экологогеографические предпочтения водорослей оказывают определённое влияние на экологию и распространение всей лишайниковой ассоциации, хотя иногда наблюдается расширение распространения водоросли за счёт формирования защитных покровов грибом.

В связи с тем, что фотобионты лишайников относятся к группам водорослей, составляющим основу наземной альгофлоры, интересно отметить факт отсутствия среди фотобионтов представителей некоторых групп, широко представленных в наземных биотопах (см. табл. 1). В первую очередь это касается порядка Oscillarioles (Cyanoprokaryota), среди которого в данный момент не зарегистрировано ни одного фотобиона, но многие виды его являются типичными представителями наземных водорослей и зачастую характеризуются высоким обилием, а также частой встречаемостью в наземных альгогруппировках, особенно аридных регионов (Новичкова-Иванова, 1980; Hoffmann, 1989; Vinogradova et al., 1995; Nienow, 1996). Ничтожное количество видов фотобионтов также характерно для Chlorophyceae (Chlorophyta),

Xanthophyta и Streptophyta, среди которых известно большое количество эдафофильных и почвенно-аэрофитных представителей (Водорості ..., 2001; Ettl, Gärtner, 1995).

Причины такой тенденции на данный момент неизвестны и, вероятно, кроются, в первую очередь, в недостаточной изученности состава фотобионтов, список которых будет расширен в будущем. С другой стороны, вероятными причинами могут быть также особенности биологии этих групп водорослей, а возможно и определённые аспекты эволюции симбиотических отношений между лишайникообразующим грибом и водорослью.

## **2. Вопросы облигатности и факультативности водорослей-фотобионтов**

Как было сказано выше, большинство видов водорослей, выступающих партнёрами лишайниковой ассоциации, являются также свободноживущими наземными видами, т.е. их можно назвать факультативными фотобионтами. В то же время, ряд видов, описанных из слоевищ лишайников, до настоящего времени среди свободноживущих водорослей выявлен не был. Такие виды мы предлагаем называть облигатными фотобионтами. Однако, вопрос облигатности/факультативности среди фотобионтов не так прост, как кажется на первый взгляд.

Существует достаточно примеров водорослей, первоначально описанных из лишайника, найденных позднее в свободноживущем состоянии. Классическими примерами такой ситуации являются: зелёная водоросль *Myrmecia biatorellae*, описанная из лишайника *Biatorella simplex* (Taylor) Branth & Rostr. как *Myrmecia pyriformis* Tscherm.-Woess (Tschermak-Woess, Plessl, 1948); *Elliptochloris bilobata* – описанный из *Catolechia wahlenbergii* (Ach.) Flot. (Tschermak-Woess, 1980), а также *Diplosphaera chodatii* – из *Lecanora tartarea* (L.) Ach. (Vischer, 1960). Позднее оказалось, что данные виды также широко распространены среди свободноживущих наземных водорослей (Андреева, 1998; Водорості ..., 2001; Mikhailyuk et al., 2003; Войцехович та ін., 2009). Наблюдается и обратная

тенденция, при которой в роли фотобионтов находят уже известные наземные водоросли: например, *Nostoc punctiforme* (Linkola, 1920), *Trentepohlia umbrina* (Hérisset, 1946) и др. В связи с этим, вопрос факультативности/облигатности фотобиона зачастую является спорным.

Среди фотобионтов есть представители, которые на данный момент в свободноживущем состоянии неизвестны. В первую очередь это относится к некоторым видам родов *Coccotuxa* и *Pseudococcotuxa*. Ряд их видов был описан из слоевищ лишайников в начале прошлого века (Jaag, 1933) и достоверно находки некоторых из них как фотобионтов подтверждены в современных работах (Zoller, Lutzoni, 2003). К сожалению, самостоятельность данных видов не была признана исследователями, из-за чего они не были включены в основные мировые сводки и определители. Мелкие размеры и близость морфологических признаков этих представителей, вероятно, благоприятствовала тому, что зачастую их отождествляли с широко распространёнными видами, имеющимися в определителях (в основном с *Pseudococcotuxa simplex* или видами рода *Choricystis* (H. Skuja) B. Fott, а иногда даже с *Monodus* Chodat (Xanthophyta)), что может быть причиной отсутствия их находок в свободноживущем состоянии. К подобным, невыясненным до конца моментам, вероятно, следует также относить ряд современных наработок в области изучения цианобионтов (O'Brien et al., 2005; Högnåbba, 2006; Stenroos et al., 2006) методами молекулярной филогении. В данных работах идёт речь о молекулярных кладах (которые могут претендовать на описание как таксоны надвидового ранга), включающих только фотобионты и обособленных от клад свободноживущих видов. Небольшое число сиквенсов свободноживущих представителей (зачастую из-за неполноты базы данных), введённых в анализ, на наш взгляд, и является причиной обоснованности выше указанных клад.

К фотобионтам, облигатность которых можно считать «проверенной временем», традиционно относят виды рода *Trebouxia* (Ahmadjian, 1987). Действительно, большинство видов данного рода известно исключительно как фотобионты лишайников (Ettl, Gärtner, 1995), хотя также имеются и те, которые

неоднократно наблюдались в свободноживущем состоянии – *Trebouxia arboricola* (Bubrick et al., 1984), *T. corticola* (P. Archibald) Gärtner (Archibald, 1975). Не смотря на то, что находки облигатных фотобионтов в свободноживущем состоянии известны (Garty, 1990; Mikhailyuk et al., 2003; Водорости ..., 2001; Дарієнко та ін., 2004; Войцехович, 2008 и др.), их достоверность весьма сомнительна из-за определённых методических сложностей. Так, при использовании культуральных методов часто прорастает не свободноживущая водоросль, а изидии, соредии или частички слоевищ лишайников, несущие этот вид водоросли. Проследить в условиях культуры мельчайшие признаки лихенизации, такие как присутствие гиф, образующих разнообразные контакты с клетками фодоросли, а, следовательно, и сказать, лихенизована данная водоросль или нет, под час крайне тяжело.

Недавно на основе молекулярно-филогенетических и морфологических данных часть видов *Trebouxia* s.l. была отнесена к роду *Asterochloris* (Skaloud, Peksa, 2010), что во многом запутало представления об экологии *Trebouxia* s.str. Виды рода *Asterochloris*, хотя бы по значительно превосходящим темпам роста в культуре, отличаются от медленно растущих представителей *Trebouxia* s.str., которые зачастую вытесняются в накопительных культурах другими водорослями, растущими намного быстрее. В связи с этим, возникает сомнение в абсолютной облигатности этого представителя, ведь те единичные находки *Trebouxia* s.l. в свободноживущем состоянии, о которых говорилось выше, могут относиться именно к этому роду. Генетическая близость видов *Asterochloris* с представителями рода *Myrmecia* (Beck, 2002; Friedl, Büdel, 2008), являющихся факультативными фотобионтами, может указывать на в чём-то подобную экологию представителей этих двух родов. Однако, на данный момент находки видов *Asterochloris* в свободноживущем состоянии единичны и ограничиваются данными наших коллег (Михайлук, Дарієнко, 2011), а также нашими оригинальными данными (Войцехович, 2012).

Интересной с позиции представлений об облигатности/факультативности фотобионтов является гипотеза, недавно высказанная Т. Фридлом<sup>5</sup>. Согласно этой гипотезе, все фотобионты лишайников являются отдельными видами и в свободноживущем состоянии не встречаются, т.е. относятся к облигатным фотобионтам. В свободноживущем состоянии можно найти морфологически близкие к ним, но генетически отдалённые таксоны (их виды-двойники). Подтверждение этой гипотезы во многом перевернёт представления о водорослях-фотобионтах, которые сложились на данный момент. В то же время, существует и противоположное мнение, что генетических различий между свободноживущими и лихенизированными популяциями одного вида водоросли не существует (Hill, 2009).

Мы же, со своей стороны, считаем, что облигатность фотобионтов, в принципе является условной и объясняется она, прежде всего, соотношением невообразимо огромного количества лишайникообразующих грибов, нуждающихся в фотобионте, и крайне малым количеством необходимой им водоросли в свободноживущем состоянии в природе. Однако, кроме этого, существует ещё как минимум одно объяснение, почему свободноживущие популяции облигатных фотобионтов в природе так редки. Как показали результаты спектрофотометрического исследования пигментного состава наиболее распространённых зелёных фотобионтов лишайников (*Asterochloris*, *Myrmecia*, *Trebouxia* и *Trentepohlia*) (Войцехович, Кашеваров, 2010), соотношение пигментов у облигатных и факультативных фотобионтов имеет значительные отличия.

Так, внутри рода *Trebouxia* соотношение содержания пигментов зависело от принадлежности данного представителя к той или иной морфолого-генетической группе. Выделены группы с низким («*Corticola*» и «*Impressa*») и высокими («*Arboricola*» и «*Simplex*») содержанием каротиноидов, что, вероятно, связано с эколого-физиологическими особенностями их представителей, в

<sup>5</sup> Материалы доклада “Symbiosis in Green Algae: Origin and Diversity of a Successfull Life Style” (9-th International Phycological Congress, Tokyo, Japan, 2-8 August 2009).

частности со степенью их облигатности или факультативности как фотобионтов. Некоторые виды рода *Trebouxia*, относящиеся к облигатным фотобионтам, характеризовались очень низким содержанием каротиноидных пигментов. Вероятно, в процессе длительной совместной эволюции с лишайникообразующим грибом содержание β-каротина и ксантофиллов большинства видов *Trebouxia* могло снизиться, т.к. фотозащитную функцию в лишайнике выполняли гифы микобиона, предохраняя хлорофилл от фотодеструкции. В связи с этим частичная редукция каротиноидов может быть одной из причин редкой встречаемости видов *Trebouxia* в свободноживущем состоянии. По данным некоторых авторов (Гудвин, Мерсер, 1986; Siefemann-Harms, 1987), любая мутация, снижающая содержание каротиноидов, является летальной. В случае отсутствия каротиноидов фотодеструкция происходит даже при слабом освещении, что сопровождается выцветанием хлорофилла (Рахимбердиева и др., 1990: цит. по Біохімія ..., 2007).

Что касается группы «Simplex», то из литературы (Tschermark-Woess, 1989) известно, что *T. simplex* является очень чувствительной к высоким температурам (~30 °C) и для нормального ее развития требуется температура не выше 10 °C, в то время как к интенсивности освещения она проявляет индифферентность. Такие особенности могут быть связаны с распространением лишайникообразующих грибов, которые ассоциируются только с видами группы Simplex. Большинство из них произрастает в высокогорье Альп – *Bellemerea* spp., *Lecidea* spp. (Beck, 2002), Скандинавии и Гренландии – *Flavocetraria nivalis* (Opanowicz, Grube, 2004), где преобладают высокая инсоляция и низкие температуры. Очевидно, высокое содержание каротиноидов у видов этой группы является результатом приспособления к определённым условиям существования.

Некоторые представители группы «Arboricola» характеризуются высоким содержанием каротиноидов и являются не только фотобионтами лишайников, но и наиболее распространёнными свободноживущими представителями рода *Trebouxia*, способными к образованию небольших эфемерных колоний на

природном субстрате, что является исключением для данного рода (Mukhtar et al., 1994; Bhattacharya et al., 1996; Михайлук, 1999 и др.). Такие особенности экологии этих видов могут быть связаны с достаточно высокой концентрацией  $\beta$ -каротина и ксантофиллов в их клетках.

Виды рода *Asterochloris* по соотношению пигментов занимают промежуточное положение между *Trebouxia* и *Myrmecia*. Хотя, в отличие от *Trebouxia*, экологические особенности представителей рода *Asterochloris* пока не выяснены, однако, основываясь на полученных нами данных о содержании каротиноидов, можно предположить их относительную устойчивость исследованных к повышенной инсоляции, что теоретически обосновывает возможность их существования в свободноживущем состоянии. Данное предположение подтверждается некоторыми находками представителей этого рода как свободноживущих водорослей (Михайлук, Даріенко, 2011; Войцехович, 2012).

Показатели содержания разных групп пигментов у *Myrmecia biatorellae* и *Asterochloris* достаточно сходны. Как уже обсуждалось выше, *Myrmecia* является наиболее близким родственником родов *Trebouxia* и *Asterochloris*, однако, будучи факультативным фотобионтом, в свободноживущем состоянии *Myrmecia* встречается гораздо чаще, чем в лихенизированном. Возможно, это как-то связано с относительно высоким содержанием ксантофиллов и каротина у штаммов данной водоросли (Войцехович, Кашеваров, 2010).

Наивысшим содержанием каротиноидов отличался штамм *Trentepohlia* cf. *umbrina*, выделенный из лишайника *Roccella phycopsis* и взятый для сравнения с требуксиоидными фотобионтами лишайников. Следует отметить, что из всех исследованных водорослей-фотобионтов род *Trentepohlia* наиболее изучен в отношении пигментного состава. Известно, что наличие  $\beta$ -каротина и гематохрома (астаксантина), окрашивающих клетки водоросли в жёлтый, оранжевый или красный цвет, является одним из основных признаков порядка *Trentepohliales* (Ettl, Gärtner, 1995). Однако, мы полагаем, что повышенное содержание каротиноидов у представителей рода *Trentepohlia* может быть

связано не только с их экологическими особенностями и географическим распространением, но также и с факультативностью их как фотобионтов лишайников.

Таким образом, для фотобионтов, как, впрочем, и для любых других водорослей, высокое содержание каротинов является одним из необходимых приспособлений к существованию в условиях освещённости. Мы предполагаем, что в процессе длительной коэволюции с лишайникообразующими грибами часть видов наиболее часто лихенизуемых водорослей утратила способность к синтезу необходимого для длительного существования в свободноживущем состоянии содержания каротиноидов. Возможно, это также является одной из причин облигатности некоторых видов фотобионтов.

Принимая во внимание всё разнообразие существующих данных и мнений по этой сложной проблеме, к облигатным фотобионтам мы относим лишь тех представителей, облигатность которых сегодня вызывает наименьшие сомнения, т.е. некоторые виды родов *Trebouxia* и *Asterochloris*. Облигатность видов родов *Coccotricha* и *Pseudococcotricha*, пока не доказана и остаётся под вопросом. Виды водорослей, характеризующиеся частыми находками как в свободноживущем, так и в лихенизированном состоянии, следует относить к факультативным фотобионтам.

В целом же, исследование вопроса облигатности и факультативности фотобионтов является крайне интересным и перспективным, хотя и весьма нелёгким направлением в симбиологии.

### **3. Исследования фотобионтов в лихенизированном состоянии и в условиях культуры**

Первый фотобионт был определён в 1849 году как *Cystococcus humicola* Nägeli (Nägeli, 1849). В 1924 г. А. Пимали было доказано (Puymaly, 1924), что это отдельный род водорослей, которому было дано название *Trebouxia* (в честь О. Требукса, который к тому времени привёл наиболее полный диагноз этого

представителя (Treboux, 1912)). Таким образом, *Trebouxia* является не только самым известным и часто встречающимся фотобионтом, но и самым первым из изученных.

В целом, фотобионты лишайников являются сложным объектом для исследований вследствие многих проблем, возникающих при введении их в культуру и очень медленного роста отдельных представителей. Жизнеспособность фотобионтов варьирует в зависимости от типа лишайникового слоевища: в гомеомерных (лепрозного типа) слоевищах она ниже, чем в гетеромерных. Так, жизнеспособность фотобиона в слоевище *Lepraria* sp., хранящегося при комнатной температуре, сохраняется на протяжении 6 месяцев. В то же время, водоросли лишайников рода *Xanthoparmelia* (Vain.) Hale могут сохраняться до нескольких лет (Peksa, Škaloud, 2008).

Существует несколько методов изоляции фотобионтов в культуру, которые хорошо описаны в литературе (Bubrick, 1989; Ahmадjian, 1993; Bačkor et al., 1998; Friedl, Büdel, 2008). Для всех методов общими являются следующие этапы: разрушение слоевища лишайника (путём центрифугирования, гомогенизации и т.п.), извлечение клеток фотобиона и инокуляция их на питательную среду. На сегодняшний день широко используемым является метод “микропипетки” (Ahmadjian, 1993), позволяющий минимизировать контаминацию выделяемого в культуру биона. С помощью пипетки Пастера (с сечением 50-75  $\mu\text{m}$  в диаметре) клетки фотобиона переносятся в каплю стерильной воды на предметное стекло, где из них получают разбавленную суспензию. Затем отдельные клетки фотобиона переносятся пипеткой на питательную среду. Этот метод довольно сложен, однако является наиболее успешным в получении чистых культур. Он также может быть использован для изоляции аскоспор, конидий, соредий и т.д.

Для культивирования цианобионтов используют среду Болда (BBM – Bold's Basal Medium) (Deason, Bold, 1960) или BG-11 (Waterbury, Stanier, 1978: цит. по Büdel, Henssen, 1983), для зелёных фотобионтов – модифицированные

питательные среды на основе BBM: с утроенным содержанием азота – 3N BBM, а также с добавлением пептона и глюкозы – Trebouxia-Organic-Medium (TOM) (Ahmadjian, 1967). Оптимальные условия культивирования фотобионтов подбирают в зависимости от местообитания лишайника, из которого они изолированы. Так, оптимальная температура культивирования фотобионтов альпийских, арктических и антарктических лишайников составляет около +10°C, тогда как для фотобионтов лишайников умеренной зоны температурный оптимум лежит в пределах +18-21°C. Культуры водорослей-фотобионтов, как правило, не нуждаются в интенсивном освещении. Кроме того, многие зелёные фотобионты способны к росту на органических средах при полном отсутствии света (Ahmadjian, 1993). Колонии цианобионтов, а также большинства зелёных водорослей-фотобионтов (*Astrochloris*, *Chlorella* Beijerinck, *Pseudococcotuxa*, *Myrmecia* и др.) появляются в течение 2-3 недель после посева, тогда как *Trebouxia* требует для своего развития от 6 недель и более.

Выделенные в культуру фотобионты существенно изменяют свой метаболизм. Так, клетки *Coccotuxa* sp. (изолированной из *Peltigera* sp.), при росте на жидкой среде вскоре после изоляции резко уменьшали синтез и выделение в среду рибитола. Вместо этого, синтезировалась сахароза и намного больше нерастворимых в этаноле веществ, чем в лихенизированном состоянии (Green, Smith, 1974; цит. по: Honegger, 1991).

Морфология большинства водорослей-фотобионтов в культуре, по сравнению с лихенизованным состоянием, имеет значительные отличия. В большей степени это касается нитчатых водорослей, которые под влиянием микобионта распадаются на отдельные клетки и часто сильно деформируются (Geitler, 1933). Слизистые обвёртки, характерные для свободноживущих цианопрокариот, таких как, например *Gloeocapsa*, в слоевищах лишайников едва развиты или совсем не развиваются. Хлоропласт лихенизованных водорослей, как правило, несколько изменён, он более компактен и менее структурирован, а соотношение объёма хлоропласта и пиреноида почти вдвое больше, чем у свободноживущих водорослей (Peksa, Škaloud, 2008). В

лихенизированном состоянии у большинства представителей класса Trebouxiophyceae (*Dictyochloropsis*, *Myrmecia*, *Trebouxia*) отсутствуют жгутиковые стадии в жизненном цикле и размножение водорослей происходит за счёт автоспорообразования. Исключение может составлять *Leptosira thrombii* Tscherm.-Woess, которая способна продуцировать зооспоры даже в лихенизированном состоянии при условии длительных ливневых дождей (Schiman, 1961). Известно, что представители класса Ulvophyceae (*Cephaleuros*, *Phycopeltis* и *Trentepohlia*) также способны продуцировать зооспоры и гаметы в слоевище лишайника (Santesson, 1952; Meier, Chapman, 1983; Rands, Davis, 1993). В свободноживущем состоянии бурая водоросль-фотобионт *Petroderma maculiforme* формирует небольшой дисковидный таллом с радиально расходящимися нитями (Wilce et al., 1970: цит. по Sanders, 2004). В лихенизированном состоянии нити водоросли растут в направлении сверху вниз, внедряясь между гифами гриба. Наименее подвержены изменениям в лихенизированном состоянии виды рода *Stichococcus* (Raths, 1938), имеющие простую морфологию и жизненный цикл.

После изоляции фотобионтов и последующих нескольких недель культивирования клетки некоторых видов родов *Asterochloris*, *Trebouxia* и *Myrmecia*, утрачивают характерную для них в лихенизированном состоянии грушевидную форму и утолщение оболочки, а их хлоропласт приобретает складчатую структуру (Geitler, 1962; 1963). Определённые виды часто образуют подвижные зооспоры и гаметы в культуре, в отличие от лихенизированного состояния. Большинство морфологических признаков, такие как размеры вегетативных клеток, тип хлоропласта, наличие или отсутствие стигмы у зооспоры, форма и размер зооспорангииев или гаметангииев, могут наблюдаться только в условиях культуры.

Однако, даже после выделения в культуру структура хлоропластов многих зелёных фотобионтов сильно варьирует в зависимости от возраста и состояния культуры (Škaloud, Peksa, 2008). Так, авторы выделили несколько стадий развития хлоропласта в ходе жизненного цикла представителей рода

*Asterochloris*: осевой хлоропласт с удлинёнными Т-образными лопастями; массивный зубчатый по краю хлоропласт со многими простыми лопастями; осевой хлоропласт с уплощёнными лопастями, которые заканчиваются плоскими периферическими краями различной формы.

Для представителей рода *Trebouxia* s. str. в целом характерен центральный хлоропласт с рассечениями различной степени. Лишь *Trebouxia usneae* и некоторые виды морфолого-генетической группы «*Arboricola*» имеют хлоропласт несколько смещённый к периферии клетки, который можно считать субцентральным. У представителей данного рода Т. Фрідл (Friedl, 1989) выделял 7 типов хлоропласта *Trebouxia*, которые были названы по виду водоросли, для которой он является наиболее характерным: *gigantea*, *arboricola*, *crenulata*, *impressa*, *jamesii*, *gelatinosa* и *usneae*. Однако, нами было отмечено, что детали строения хлоропластов могут отличаться не только у разных видов, но также часто изменяться у одного и того же штамма на протяжении жизненного цикла и под воздействием внешних факторов, таких как состав питательной среды, интенсивность освещения, температура, и т.д. Именно поэтому встречаются разнообразные переходные стадии между основными вариантами строения хлоропластов. Нами были выделены 5 основных типов хлоропластов, которые являются характерными для определённых групп видов рода *Trebouxia*. Все они, с учётом модификации в культуре, поданы в таблице 2.

**1) Тонко рассечённый, мелколопастной или мелкозубчатый по краю** хлоропласт свойственен видам *T. arboricola*, *T. aggregata*, *T. crenulata* и *T. decolorans*, которые являются близкородственными видами морфолого-генетической группы «*Arboricola*». С поверхности такой хлоропласт выглядит как большое количество более-менее равномерно расположенных маленьких полигональных пятен, формирующих пятнистый рисунок.

**2) Глубоко рассеченный с прямыми широкими лопастями** хлоропласт встречается преимущественно у видов *T. asymmetrica*, *T. gigantea*, *T. incrassata* и *T. showmanii*, которые являются близкородственными видами морфолого-генетической группы «*Arboricola*» и формируют отдельную подгруппу *gigantea*.

С поверхности хлоропласт, как правило, имеет вид больших полигональных пятен.

**Таблица 2. Схематическое изображение основных и модифицированных типов хлоропластов представителей рода *Trebouxia* (вид в оптическом сечении (слева) / вид с поверхности (справа)) (по Войцехович, 2012)**

Группа / подгруппа	“Arboricola”		“Impressa”	“Corticola”	“Simplex”
	arboricola 1	gigantea 2	3	4	5
Основные типы хлоропластов					
Модифицированные хлоропласты					

**3) Массивный, неглубоко рассеченный со складками** хлоропласт является типичным для *T. anticipata*, *T. gelatinosa*, *T. flava*, *T. impressa* и *T. potteri* – видов морфолого-генетической группы „Impressa”. С поверхности хлоропласт имеет ребристый рисунок.

**4) Неглубоко рассеченный хлоропласт с равномерными притуплёнными по краю лопастями** был отмечен нами лишь у видов *T. corticola*, *T. galapagensis*, *T. higginsiae* и *T. usneae*, относящихся к группе “Corticola”. С поверхности он выглядит как несколько закруглённо-полигональных пятен.

**5) Глубоко рассечённый хлоропласт с простыми закруглёнными по краю лопастями** характерен для видов группы „*Simplex*”. Для видов *T. simplex* и *T. suecica* он является специфичным, тогда как у вида *T. jamesii* subsp. *angustilobata* такой хлоропласт встречается лишь на определённых стадиях жизненного цикла. Вид с поверхности подобен последнему из вышеописанных.

Однако как в процессе жизненного цикла, так и вследствие воздействия внешних факторов, морфология указанных типов хлоропласта может значительно изменяться. В таблице 2, наряду с основными типами хлоропластов, приведены их модификации. Так, для хлоропластов **1, 2 и 3** типа характерно более глубокое и неравномерное рассечение, в результате чего рисунок с поверхности клетки приобретает неравномерно-пятнистый или лабиринтоподобный рисунок, например, как у *T. jamesii* и *T. crenulata*. Для **2, 4** и частично для **3** типов характерно разрастание лопастей в длину с дальнейшим их заворачиванием (формированием „кучевого” хлоропласта), из-за чего рисунок поверхности становится полосато-ребристым. При развитии хлоропласта **5** типа, лопасти могут становиться неравномерно рассеченными, из-за чего поверхность клетки приобретает неравномерно-пятнистый рисунок.

Многочисленные исследования ультраструктуры как зелёных фотобионтов, так и цианобионтов (Peveling, 1973; Archibald, 1975; Hildreth, Ahmadjian, 1981; Honegger, 1984; König, Peveling, 1980, 1984; Brunner, Honegger, 1985; Gärtner, 1985; Chapman, Henk, 1986; Melconian, Peveling, 1988; Friedl, 1989; Matthews et al. 1989; Ascaso et al., 1995; Van den Hoek et al., 1995), существенных особенностей, связанных с лихенизацией, не обнаружили, т.е. особенности ультраструктуры фотобионтов соответствуют особенностям тех групп водорослей, к которым они принадлежат. Кроме того, отмечено отсутствие существенных отличий ультраструктуры лихенизованных грибов по сравнению с нелихенизованными (Honegger, 2008).

Наличие аксеничных культур фотобионтов значительно расширило возможности исследователей и позволило осуществить ряд опытов по

релихенизации (синтезу лишайников в лабораторных условиях), а также по изучению избирательности микобионта в отношении фотобиона (Ahmadjian, 1967; Ahmadjian, Heikkilä, 1970; Yoshimura, Yamamoto, 1991: цит по Ahmadjian, 1993). Для такого синтеза необходимы следующие условия: аксеничные культуры мико- и фотобиона; длительный период инкубации; отсутствие органических добавок или остатков органических веществ в среде или субстрате; высокая постоянная влажность; низкая интенсивность света – 10-30  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  PPFD (Плотность фотосинтетического фотонного потока); специфическая температура инкубации. Например, синтез антарктических лишайников проходит успешнее при температуре + 4° С, а синтез лишайников умеренной зоны – при температуре + 15-20° С (Ahmadjian, Jacobs, 1987: цит. по Ahmadjian, 1993). На сегодняшний день релихенизировано более 30 видов лишайников, среди них представители родов *Caloplaca* Th. Fr., *Cladonia* P.Browne, *Lecanora* Ach., *Peltigera* Willd., *Stereocaulon* Hoffm., *Usnea* Dill. ex Adans, *Xanthoria* (Fr.) Th. Fr. и др. (Ahmadjian, 1993; Schaper, Ott, 2003 и др.).

Таким образом, лихенизация приводит к изменениям морфологии и жизненных циклов водорослей по сравнению с их характеристиками в свободноживущем состоянии, тогда как на особенности ультраструктуры лихенизированное состояние особого влияния не оказывает. Наличие чистых культур фотобионтов является обязательным условием при исследовании их состава, таксономии, генетических особенностей и коспецифичности с лишайникообразующим грибом.

#### **4. Идентификация фотобионтов**

За последние несколько десятилетий в систематике водорослей произошли значительные изменения, были проведены многочисленные номенклатурные комбинации, описаны новые виды и рода. В связи с этими изменениями лихенологам, не специализирующимся в исследованиях водорослей, тяжело распознавать фотобионты, которые приводились под несколькими разными названиями в разное время. Так, например, под хорошо известными лихенологам, хоть и весьма устаревшими названиями *Protococcus dermatocarponis miniati* Zeitler и *Hyalococcus dermatocarponis* Waren., скрываются, соответственно, *Desmococcus olivaceus* и *Diplosphaera chodatii*, а под загадочным названием «микареонидный фотобионт» подразумеваются виды рода *Elliptochloris*. Водоросьль, известная ранее под названием *Myrmecia reticulata*, сегодня относится к роду *Dictyochloropsis* (*D. reticulata*). В связи с недавней ревизией таксономии и филогении хлореллоподобных водорослей (Darienko et al., 2008, 2010), очень запуттнной сегодня представляется ситуация с, казалось бы, такими простыми и знакомыми представителями родов *Chlorella* и *Pseudochlorella*. К примеру, ранее известная *Chlorella lichina* Chodat сегодня существует под названием *Chlorodium ellipsoideum* (Gerneck) Darienko et al.

Однако, наиболее сложной, на наш взгляд, является ситуация с представителями рода *Trebouxia* sensu lato. В самых ранних работах мы находим их под названием *Cystococcus humicola*, в более поздних – *Trebouxia* (она же *Pseudotrebouxia*) и *Asterochloris*. В лихенизированном состоянии заметить различия между представителями этих двух родов практически невозможно, т.к. различия проявляются только после нескольких недель культивирования. Таким образом, в настоящее время в лихенологии назрела острыя необходимость с большей внимательностью подходить к вопросу определения фотобионтов и, по возможности, принимать во внимание

изменения, произошедшие в систематике и таксономии водорослей за последние декады.

Чтобы хоть как-то сориентировать наших коллег лихенологов в данной ситуации, хотелось бы обратить внимание на то, что *Trebouxia* и *Asterochloris* отличаются не только по морфологическим и филогенетически-молекулярным признакам, но также имеют различную экологию и входят в состав разных групп лишайников. Так, чаще всего *Asterochloris* встречается в составе эпигейных лишайников, либо произрастающих при корневой основе деревьев *Cladonia*, *Squamaria*, *Stereocaulon* и *Lepraria*. В то время как *Trebouxia* чаще представлена в эпилитных и реже эпифитных лишайниках родов *Aspicilia*, *Caloplaca*, *Candelariella*, *Circinaria*, *Lecanora*, *Parmelia*, *Protoparmelia*, *Ramalina*, *Rhizocarpon*, *Umbilicaria*, *Xanthoparmelia*, *Xanthoria* и множества других.

К сожалению, ключи для определения фотобионтов, приведённые в как в отечественных определителях (например, Окснер, 1974), так и в зарубежной специальной литературе (например, The Lichen..., 1992), являются достаточно запутанными и в большинстве своём содержат устаревшие или непроверенные данные, что порою приводит к невозможности точного определения фотобионта хотя бы до рода. В некоторых случаях для одного лишайника приводятся несколько совершенно разных родов фотобионта, которые при тщательной проверке оказываются всего лишь синонимами. Потому, для облегчения определения фотобионтов, мы предлагаем использовать разработанные нами графические ключи, на наш взгляд, весьма удобные для определения наиболее часто встречаемых цианопрокариотических (рис. 1) и эукариотических (рис. 2) фотобионтов до родового уровня. В графических ключах содержатся оригинальные схематические изображения наиболее распространённых водорослей-фотобионтов с их новыми и старыми названиями, а также примеры лишайников, в состав которых входят указанные фотобионты.

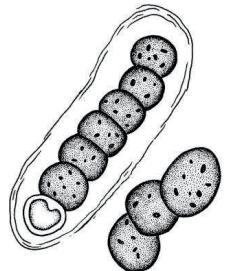
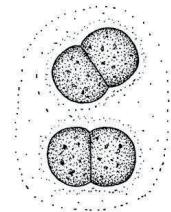
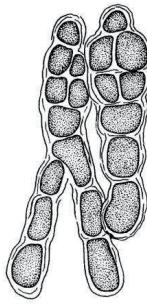
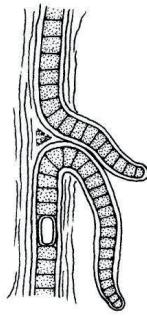
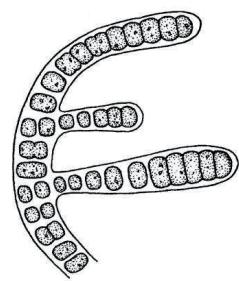
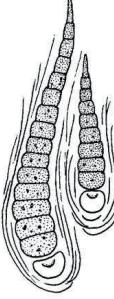
Схематическое изображение			
<b>Название</b>	<i>Nostoc</i>	<i>Gloeocapsa</i>	<i>Hyella</i>
<b>Синоним</b>	-	«Chroococcus» «Chroococcidiopsis»	-
<b>Входит в состав:</b>	<i>Collema, Leptogium, Lobaria (Dendriscocaulon), Nephroma, Pannaria, Peltigera, Stereocaulon</i>	<i>Anema, Euopsis, Heppia, Peccania, Peltula, Psorotrichia, Pyrenopsis, Synalissa, Stereocaulon</i>	<i>Arthopyrenia</i>
Схематическое изображение			
<b>Название</b>	<i>Scytonema</i>	<i>Stigonema</i>	<i>Calothrix</i>
<b>Синоним</b>	-	-	«Dichothrix»
<b>Входит в состав:</b>	<i>Coccocarpia, Heppia Dictyonema, Peltula, Pannaria, Placopsis, Stereocaulon</i>	<i>Lecidea, Placopsis, Spilonema, Stereocaulon</i>	<i>Coccotrema, Hertella, Lichina, Porocyphus, Placynthium, Stereocaulon</i>

Рис. 1. Графический ключ для определения наиболее распространённых цианопрокариотических фотобионтов

Схематическое изображение				
	<b>Trebouxia</b>	<b>Myrmecia</b>	<b>Dictyochloropsis</b>	<b>Elliptochloris</b>
Синоним	«Cystococcus»	-	«Myrmecia»	«micareoid»
Входит в состав:	<i>Aspicilia, Caloplaca, Ramalina, Usnea, Xanthoria</i>	<i>Catapyrenium, Psora</i>	<i>Lobaria</i>	<i>Micarea</i>
Схематическое изображение				
	<b>Asterochloris</b>	<b>Radiococcus</b>	<b>Stichococcus</b>	<b>Trentepohlia</b>
Синоним	«Trebouxia»	«Gloeocystis»	-	«Chroolepus»
Входит в состав:	<i>Cladonia, Squamarina, Stereocaulon</i>	<i>Placynthiella</i>	<i>Chaenotheca, Stauropthele</i>	<i>Arthonia, Dimerella, Dirina, Graphis, Opegrapha, Roccella,</i>
Схематическое изображение				
	<b>Diplosphaera</b>	<b>Desmococcus</b>	<b>Coccomyxa</b>	<b>Chlorella</b>
Синоним	«Hyalococcus»	«Protococcus»	-	«Pseudochlorella»
Входит в состав:	<i>Verrucaria</i>	<i>Dermatocarpon, Scoliciosporum</i>	<i>Omphalina, Peltigera, Solorina</i>	<i>Placynthiella</i>

Рис. 2. Графический ключ для определения эукариотических фотобионтов

В связи с тем, что виды рода *Trebouxia* являются наиболее часто встречающимися фотобионтами лишайников, мы считаем уместным уделить наше внимание проблемам их идентификации. Недавно проведенное исследование, морфолого-культуральных и экологических особенностей автентичных штаммов *Trebouxia*, а также сравнение полученных данных с результатами молекулярных исследований, позволило выделить 4 морфолого-генетических группы видов: «*Arboricola*», «*Impressa*», «*Corticola*» и «*Simplex*» (Войцехович, 2012) Для идентификации представителей рода до определённой группы был разработан графический ключ, представленный в виде таблицы 3.

1) Группа «*Arboricola*» включает виды *Trebouxia aggregata*, *T. arboricola*, *T. asymmetrica*, *T. crenulata*, *T. decolorans*, *T. gigantea*, *T. jamesii*, *T. incrassata*, *T. showmanii*, которые согласно молекулярно-филогенетическому анализу, формируют единую кладу (Friedl et al., 2008). Однако, по нашему мнению, эта группа негомогенна и представляет собою две отдельные подгруппы, каждая из которых имеет свои морфологические и эколого-физиологические отличия, что свидетельствует о возможной дальнейшей дивергенции данной группы на две. Ведь известно, что у видов, в жизненном цикле которых половое размножение не происходит или происходит крайне редко, морфологические изменения появляются быстрее, чем генетические (Hill, 2009).

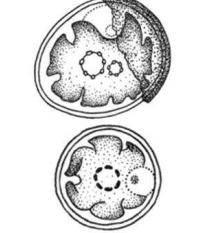
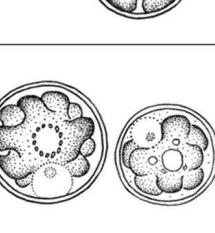
a) Подгруппа *arboricola* включает виды рода *Trebouxia* с одиночными клетками и собранными влегко распадающиеся тетрады и октады. Вегетативные клетки сферические, диаметром до 22-24 мкм. Представители подгруппы имеют центральный тонко рассечённый, мелколопастной хлоропласт, степень рассечения которого может варьировать от мелколопастного до зубчатого и неравномерно лопастного. Для видов данной подгруппы характерен пиреноид типа *arboricola* – без крахмальной обвёртки, имеющий лабиринтоподобную структуру. Количество пиреноидов варьирует от одного до нескольких. Как правило, встречается один крупный центральный пиреноид и несколько мелких сателлитных. Оболочка клетки тонкая, без локальных утолщений. На агаризованной питательной среде представители подгруппы формируют

гранулированные, легко распадающиеся на отдельные клетки колонии. Цвет культуры обычно ярко-зелёный, хотя с возрастом, благодаря накоплению вторичных каротиноидов, культуры часто приобретают оливковый оттенок. К данной подгруппе относятся виды *Trebouxia aggregata*, *T. arboricola*, *T. crenulata* и *T. decolorans*, которые отличаются друг от друга размерами, степенью рассечения хлоропласта, а также наяностью или отсутствием стигмы у зооспор. С видами данной подгруппы лихенизируются грибы преимущественно рода *Xanthoria* (Nyati, 2006). Некоторые виды встречаются в свободноживущем состоянии.

б) Виды подгруппы *gigantea* отличаются самыми крупными размерами среди всех видов рода *Trebouxia*. Их размеры иногда достигают 30-35 мкм в длину или в диаметре. Яйцевидные, эллипсоидные, реже сферические клетки формируют тетрады и октады асимметричной формы. Оболочка клеток часто имеет одностороннее утолщение в месте, совпадающем с центром клеточного комплекса. Хлоропласт, как правило, глубоко рассечённый и имеет прямые, широкие лопасти. У *T. asymmetrica* лопасти несколько завёрнутые и образуют «кучевый» хлоропласт; в культуре *T. showmanii* встречаются лопасти с рассечениями второго порядка и зубчатым краем.

Все представители подгруппы образуют вторичные автоспорангии, т.е. следующая споруляция происходит тогда, когда материнская клетка сама ещё находится в спорангии и прикреплена к сестринским клеткам остатками оболочки. Из-за этого, колонии видов данной подгруппы часто очень плотные, грозевидные, тёмно-зелёного цвета. Зооспоры имеют среднее или среднезаднее ядро. Подгруппа включает виды *Trebouxia asymmetrica*, *T. gigantea*, *T. jamesii*, *T. incrustata*, *T. showmanii*, которые отличаются деталями строения хлоропласта, размерами, а также наяностью или отсутствием стигмы у зооспор. Представители группы чаще всего входят в состав лишайников родов *Diploschistes* (Friedl, Gärtner, 1988), *Xanthoparmelia* (Guzow-Kzheminska, 2006), *Parmelia* (Hildreth, Ahmadjian, 1981), *Toninia* (Beck et al., 2002). В свободноживущем состоянии встречаются крайне редко.

Таблица 3. Графический ключ для определения видов рода *Trebouxia* до морфолого-генетической группы

Группа	«Arboricola»		«Impressa»	«Simplex»	«Corticola»
Подгруппа	arboricola	gigantea			
Размер вегет. клеток (мкм)	11-18 (24)	15-22 (30-35)	10-16 (24)	7-15 (22-25)	7-11 (18)
Клеточные комплексы	в большинстве одноклеточные	тетрады и октады	одноклеточные или в тетрадах	в большинстве одноклеточные	одноклеточные
Форма клеток	сферическая	яйцевидная, реже сферическая	яйцевидная, реже сферическая	сферическая	сферическая
Тип пиреноида (по Friedl, 1989)					
Общий вид в культуре					
Виды	<i>T. arboricola</i>	<i>T. asymmetrica</i>	<i>T. gelatinosa</i>	<i>T. simplex</i>	<i>T. higginsiae</i>
	<i>T. aggregata</i>	<i>T. gigantea</i>	<i>T. anticipata</i>	<i>T. australis</i>	<i>T. corticola</i>
	<i>T. crenulata</i>	<i>T. incrassata</i>	<i>T. impressa</i>	<i>T. brindabellae</i>	<i>T. galapagensis</i>
	<i>T. decolorans</i>	<i>T. showmanii</i>	<i>T. flava</i>	<i>T. suecica</i>	<i>T. usneae</i>
		<i>T. jamesii</i>	<i>T. potteri</i>	<i>T. jamesii</i> ssp. <i>angustilobata</i>	

2) Виды группы «Impressa» имеют следующие общие признаки: размерные характеристики вегетативных клеток (длина или диаметр у разных видов колеблются от 10 до 16 (24) мкм) и их форма (от сферической до яйцевидной). Для большинства видов группы характерен массивный, неглубоко рассечённый со складками хлоропласт, который с поверхности имеет ребристый рисунок. Большинство представителей имеет равномерное или одностороннее утолщение клеточной оболочки, особенно заметное в старой культуре. Своеобразной отличительной чертой некоторых видов данной группы является наличие «колпачков», образующихся из остатков ослизнённой материнской оболочки. Особенно хорошо данный признак просматривается в 3-4 недельных культурах видов *T. gelatinosa* и *T. impressa*, при окрашивании метиленовым синим. В культурах *T. anticipata* такие «колпачки» выражены намного слабее.

Два представителя группы «Impressa» (*T. potteri* и *T. impressa*) часто формируют вторичные автоспорангии, что указывает на их сходство с представителями подгруппы *gigantea*. Виды *T. flava*, *T. anticipata* и *T. gelatinosa* имеют жизненный цикл характерный для видов рода *Asterochloris* (Friedl, 1989), когда размножение происходит преимущественно с помощью зоо- и апланоспор, в то время как у всех других видов *Trebouxia* – это зоо- и автоспоры. Такое сочетание признаков родов *Asterochloris* и *Trebouxia*, делает эту группу достаточно гетерогенной и перспективной для дальнейших таксономических исследований. На агаризованной питательной среде колонии *T. impressa* и *T. potteri* образуют плотные гроздевидные колонии темно-зеленого или оливкового цвета, в то время как все другие представители группы формируют распластанные, растекающиеся колонии. Зооспоры с средне-передним или средне-задним ядром. Группа включает виды *T. anticipata*, *T. gelatinosa*, *T. impressa*, *T. flava*, *T. potteri*, которые отличаются особенностями жизненных циклов, способностью формирования вторичных автоспорангии, наяностью или отсутствием стигмы у зооспор и «колпачков» у зрелых вегетативных клеток, типом структуры пиреноида, деталями строения хлоропласта и

размерами. Виды данной группы чаще всего формируют ассоциации с лишайникообразующими грибами родов *Physcia* (Beck, 1999; Beck et al., 1998; Dahlkild et al., 2001), *Pertusaria* (Hildreth, Ahmadjian, 1981) и *Usnea* (Friedl et al., 2000).

3) Группа «*Corticola*» представлена наименьшими по своим размерам одноклеточными видами рода. Средний размер вегетативных клеток обычно не превышает 14-16 мкм в диаметре и лишь изредка *T. corticola* и *T. usneae* могут достигать в культуре 17-18 мкм. Все представители группы имеют центральный, неглубоко рассечённый хлоропласт с равномерными, притуплёнными по краю лопастями. Пиренод типа *corticola* окружен крахмальной обвёрткой, состоящей из нескольких массивных крахмальных гранул. Особого внимания заслуживает вид *Trebouxia usneae*, отличающийся от других видов группы тем, что имеет жизненный цикл, характерный для представителей рода *Asterochloris*. Иногда клетки данного вида имеют яйцевидную форму, что не характерно для группы в целом. Все другие виды группы имеют жизненный цикл с наличием стадии автоспорообразования и сферическую форму клеток. На агаризованной питательной среде водоросли образуют распластанные, расплывающиеся колонии, хотя у *T. corticola* иногда также встречаются рассыпчатые колонии. Зооспоры большинства видов имеют средне-заднее ядро, кроме *T. corticola*, для которой характерно чёткое переднее положение ядра. В пределах группы водоросли отличаются особенностями жизненных циклов, размерами и формой клеток, а также наличием или отсутствием стигмы у зооспор. Группу составляют виды *T. corticola*, *T. galapagensis*, *T. higginsiae* и *T. usneae*, которые формируют ассоциацию с лишайникообразующими грибами родов *Buellia* (Ettl, Gärtner, 1995; Friedl et al., 2000), *Parmotrema* (Ohmura et al., 2006) та *Ramalina* (Hildreth, Ahmadjian, 1981). В составе лишайников, как и в свободноживущем состоянии встречаются достаточно редко. Как уже упоминалось в предыдущих разделах, некоторые представители группы сегодня являются редкими и эндемичными видами.

4) Группа «Simplex» состоит из одноклеточных, всегда сферических видов рода *Trebouxia*, диаметр которых варьирует от 7 до 20 (25) мкм. Исключение составляет *Trebouxia suecica*, размеры клеток которой не превышают 15 мкм в диаметре. Клеточная оболочка тонкая, без локального утолщения, при старении, как правило, утолщается равномерно. Все виды группы имеют центральный, глубоко рассеченный хлоропласт. Для видов *T. simplex* и *T. suecica* характерны простые, закруглённые по краю лопасти, тогда как для *T. jamesii* subsp. *angustilobata* и *T. australis* более характерны зубчатые по краю лопасти. Пиреноиды относятся к типу simplex (Friedl, 1989), их количество является непостоянным и может меняться от одного до нескольких, хотя чаще всего наблюдается 1 большой центральный пиреноид, окруженный маленькими сателлитами. На агаризованной питательной среде колонии растекаются или выглядят распластанными. Цвет колоний бледно-зелёный или, даже, желтоватый, что связано с высоким содержанием каротина и ксантофиллов. Зооспоры образуются лишь при низких температурах (до +10 °C) и имеют среднее ядро. Виды в пределах группы отличаются размерами, степенью рассечения хлоропласта, а также наличием или отсутствием стигмы у зооспор. Представители группы чаще всего входят в состав лишайников родов *Umbilicaria* (Beck, 2002; Romeike et al., 2002), *Tremolecia* (Beck, Koop, 2001), *Acarospora* (Beck, 1999).

Очевидно, что в пределах данной группы в данный момент активно происходит процесс видеообразования. Так, недавно было обнаружено несколько новых таксонов (*T. "hypogymniae"*, *T. "letharii"* и *T. "vulpinae"*), которые потенциально являются новыми видами (Kroken, Taylor, 2000; Doering, Piercy-Normore, 2009). Кроме того были описаны 3 новых вида и 1 подвид данной группы – *T. australis*, *T. brindabellae*, *T. suecica* и *T. jamesii* subsp. *angustilobata* (Beck, 1999). Некоторые исследователи утверждают, что вид *T. jamesii* является очень вариабельным и имеет множество морфологических форм (Kroken, Taylor, 2000). Однако, мы считаем такое утверждение ошибочным, и связываем это с использованием в молекулярно-филогенетических исследованиях вместо

автентичного штамма *T. jamesii* – UTEX 2233, других штаммов – Z68699, Z68700, AF128270, AF128271, AJ249571, которые были ошибочно отнесены к виду *T. jamesii*, хотя на самом деле являются видами, близкими к *T. simplex*. Это объясняет почему в разных работах посвящённых молекулярно-филогенетическим исследованиям фотобионтов «*T. jamesii*» часто присутствует в молекулярной кладе «*Simplex*». При этом, автентичный штамм *T. jamesii* (UTEX 2233) всегда относится к кладе «*Arboricola*» (Hauck et al., 2007) и, соответственно, входит в морфолого-генетическую группу видов с аналогичным названием.

В целом же, очевидно, что идентификация фотобионтов является очень сложным и трудоёмким процессом, требующим выделения фотобионтов в культуру. В некоторых случаях для более точной идентификации требуется применение молекулярно-филогенетических методов исследования.

## **5. Контакты между бионтами и транспорт веществ в лишайнике**

Взаимоотношения обоих компонентов лишайниковой ассоциации на морфолого-цитологическом уровне просматриваются в виде физических контактов между гифами микобиона и клетками фотобиона. Из-за разнообразия и полифилии лишайникообразующих грибов, контакты также характеризуются черевычайным разнообразием. Так, многие лишайники используют внутриклеточные контакты, при которых гифа микобиона (гаустория), разрывая клеточную стенку фотобиона, проникает внутрь его клетки. Иногда фотобионт окутывает проникшую гифу «обвёрткой» или так называемым «воротничком», который, вероятно, представляет собой остатки клеточной оболочки водоросли (Peveling, 1973). Такого рода контакты характерны для лишайников, образующих ассоциации с трентеполиальными водорослями – *Graphis* Adans., *Pyrenula* Ach. (Brunner, 1985), некоторыми зелёными (*Pseudochlorella* Lund, *Elliptochloris*) – *Lecidea* Ach., *Micarea* Fr. (Brunner, 1985) и цианопрокариотами (*Scytonema*) – *Dictyonema* C. Agardh ex

Kunth (Oberwinkler, 1984). В случае симбиоза с нитчатыми водорослями внутриклеточные контакты становятся внутриниточными, при которых гаустории как бы «прошибают» нить водоросли насквозь (Ahmadjian, 1993). Для разнообразных групп лишайников характерны внутристеночные (интрапариетальные) контакты, при которых гифа, внедряясь в оболочку фотобионта, не проникает в протопласт. Таким образом, оболочка водоросли является лишь частично повреждённой, в то время как протопласт остаётся незатронутым, иногда лишь немногого сдавленным со стороны гаустории. Интрапариетальная гаустория является продуктом точно скоординированных ростовых процессов обоих партнёров ассоциации (Honegger, 1991). Этот тип контактов характерен для лишайников с зелёным фотобионтом, в том числе с *Trebouxia* и *Asterochloris* – *Lecanora*, *Usnea*, *Parmelia* Ach., *Cladonia*, *Gonohymenia* J. Steiner, *Endocarpon* Hedw. (Peveling, 1973; Honegger, 1984). Следует отметить, что границы между внутристеночными и внутриклеточными контактами не всегда чёткие, более того, известно, что внутристеночные контакты на определённых этапах онтогенеза могут становиться внутриклеточными (Achmadjian, 1993). В работе Р. Хонеггер (Honegger, 1984) детально рассмотрено это явление, которое возникает при образовании клеткой водоросли автоспор. При этом структура поверхности оболочки клетки, ставшей спорангием, изменяется, что, очевидно, является «сигналом» для интрапариетальной гаустории, которая врастает глубоко внутрь автоспрангия и разделяет споры. Таким путём происходит образование новых контактов с молодыми клетками фотобионта. Явление перехода внутристеночной гаустории во внутриклеточную, вероятно, связано и с другими причинами, как, например, описано для *Lecanora muralis* (Schreb.) Rabenh. (Peveling, 1973).

Своебразный тип внутристеночных контактов характерен для представителей *Verrucariaceae*. При этих контактах гифа частично внедряется в оболочку клетки фотобионта и в месте контакта растворяет собственную оболочку. В результате происходит контакт протопласта микобионта и неповреждённой клеточной оболочки фотобионта. Такой тип контактов обнаружен у *Placidium* A. Massal.,

*Verrucaria*, *Dermatocarpon* Eschw. (Galun et al., 1971). Многие лишайникообразующие грибы, вместо гаусториальных выростов, формируют контакты оболочка-к-оболочке. В этом случае гифы плотно оплетают клетки фотобионта, но не проникают в него. Контакты такого типа характерны для базидиальных лишайников, а также представителей Peltigeraceae и Lobariaceae, образующих ассоциации с *Coccotrypha*, *Pseudococcotrypha*, *Myrtmecia* и *Dictyochloropsis* (Brunner, 1985; Oberwinkler, 1984; Honegger, 1984). Кроме того, указанный тип контактов наблюдался нами у представителей родов *Micarea* и *Placynthiella* (Voigtsekhovich et al., 2011) (рис. 3). Причём данный тип контакта использовался микобионтом как для основного, так и для дополнительных фотобионтов.

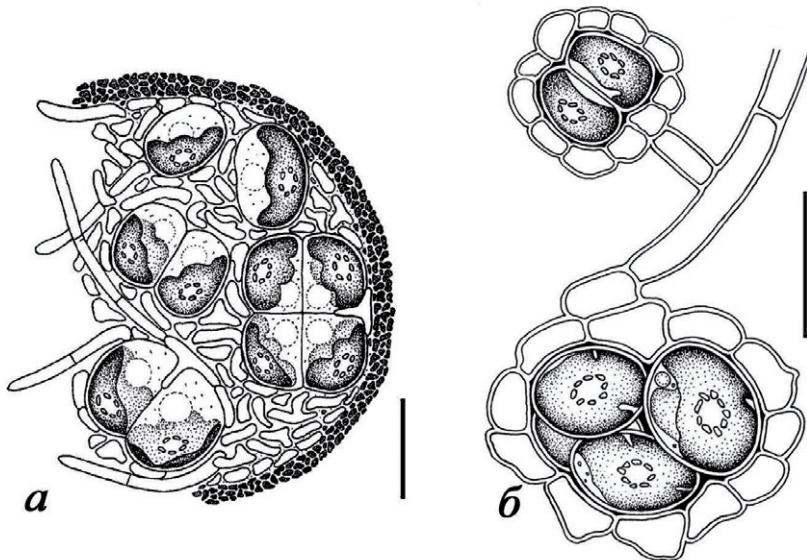


Рис. 3. Схематическое изображение срезов слоевища лишайников (а) *Micarea* и (б) *Placynthiella*, на которых видны контакты типа «оболочка-к-оболочке» между бионтами: (а) микобионтом *Micarea prasina* Fr. и дополнительным фотобионтом *Interfilum* sp.; (б) микобионтом *Placynthiella dasaea* (Stirt.) Khodosovtsev и основным фотобионтом *Pseudochlorella* sp. Масштаб 10 мкм.

Подобные контакты, хотя и с некоторыми отличиями, образуются при симбиозе с цианобионтами у представителей Peltigerales. Контакт оболочка-к-оболочке образуется за счёт гифы, проникающей в слизистые обвёртки водоросли и плотно прижимающейся к её оболочке. При изменении объёма слизистых обвёрток в результате их высыхания или обводнения, контакт осуществляется со слизью влагалищ (Honegger, 1984). Известно, что внутривлагалищные гаустории имеют клеточные оболочки, лишённые некоторых слоёв, что облегчает обмен метаболитами между бионтами (Honegger, 1991).

Таким образом, в лишайниках реализуются разнообразные контакты между мико- и фотобионтом. Кроме того, если раньше считалось, что тип контакта зависит от состава и структуры оболочки клеток водоросли, то сейчас есть сведения, что биология микобиона имеет решающее значение (Brunner, 1985; Galun et al., 1971). Так, например, у лишайников, имеющих два фотобиона – зелёную и цианопрокариотическую водоросли (Peltigeraceae), с обеими осуществляется схожий тип контактов (Honegger, 1984), в то время, как разные лишайники (*Lobaria linita* (Ach.) Rabenh. и *Catapyrenium lachneum* (Ach.) R. Sant.), имеющие один и тот же вид фотобиона – *Myrmecia biatorellae*, осуществляют с ней разные типы контактов (Brunner, 1985).

Физические контакты мико- и фотобиона обеспечивают обмен веществ между компонентами лишайниковой ассоциации – водой с растворёнными в ней минеральными веществами, синтезированными фотобионтом органическими веществами, а также различными метаболитами, произведёнными в организме лишайникообразующего гриба. Водный обмен в лишайнике, определяющий начало процесса фотосинтеза и усвоения углекислого газа, во многом зависит от особенностей фотобиона. За счёт высокой концентрации осмотически-активных веществ в клеточном соке и повышенной плотности цитоплазмы, клетки зелёных фотобионтов способны усваивать воду даже в виде водяного пара (Honegger, 1991; 2006; Nienow, 1996; Lange et al., 2006), поэтому, для возобновления фотосинтеза после полного высыхания клеткам зелёного фотобиона достаточно повышенной влажности воздуха (Büdel, Lange, 1991). В

то же время известно, что для начала процесса фотосинтеза цианолишайникам необходима капельно-жидкая вода (Büdel, Lange, 1991; Honegger, 1991; 2006; Lange et al., 1998). Такие особенности связаны с тем, что при высыхании у цианопрокариот происходит функциональное разъединение фикобилисом и блокирование передачи энергии от фикобилиновых пигментов к фотосистеме II. Для восстановления процесса фотосинтеза в этом случае необходима регидратация жидкой водой (Honegger, 1991). Причём, такие особенности характерны не только для лихенизованных, но и для свободноживущих цианопрокариот, например, для *Nostoc commune* (Honegger, 1991). Однако, этот «недостаток» физиологии цианопрокариот с успехом компенсируется другими их особенностями: способностью запасать воду во влагалищах (и, таким образом, продлевать влажный период), возможностью фотосинтезировать в условиях значительно более высокой температуры и освещённости, чем у эукариотических водорослей (Lange et al., 1998). Таким образом, в совокупности фотосинтетический потенциал цианопрокариот выше, чем у зелёных водорослей, хотя приведённые особенности накладывают определённый отпечаток на экологию цианолишайников.

Интересно отметить, что свободноживущие цианопрокариоты распространены значительно шире, чем лихенизованные и составляют основу альгофлоры аридных областей (Новичкова-Иванова, 1980; Vinogradova et al., 1995; Wanner et al., 1995; Büdel et al., 2009). Причины ограниченности цианобиоза на данный момент не выяснены, но, вероятно, они связаны с меньшей устойчивостью микобионта к длительным периодам высыхания, по сравнению с прокариотами. Уровень приспособленности многих ксерофитных лишайников с зелёным фотобионтом к постоянному чередованию влажных и засушливых периодов настолько высок, что при переувлажнении у них наблюдается угнетение процесса фотосинтеза (Lange et al., 1998), а длительный период переувлажнения может приводить к гибели лишайника (Honegger, 1991; 2006). Интересен также тот факт, что устойчивость этих лишайников к высоким и низким температурам, высокому уровню освещённости, условиям вакуума и т.д., характерна лишь для

высохших слоевищ, в то время как влажные слоевища являются более уязвимыми (Honegger, 2006).

Отток органического вещества, синтезированного в клетках фотобионта, является основой обменных процессов между компонентами ассоциации. Однако, форма передачи органических веществ весьма разнообразна у разных групп лишайников. Так, микобионт лишайников с цианобионтом получает органические вещества в виде глюкана, который под воздействием ферментов гидролизуется до глюкозы (Honegger, 1991). Лишайникообразующие грибы с зелёным фотобионтом получают сахароспирты – полиолы (Feige, Jansen, 1992), которые могут быть достаточно разнообразными. В симбиозе с *Coccotypha*, *Myrmecia* и *Trebouxia* микобионт получает рибитол, с *Trentepohlia* – эритритол, с *Hyalococcus* Warén – сорбитол (Palmqvist, 2000). Интересно отметить терморегуляционную функцию полиолов, которые, с одной стороны, понижают точку замерзания воды в клетках, что актуально при низких температурах (например, в зимний период), а с другой стороны, обладают охлаждающим эффектом (Beckett et al., 2008; Hájek et al., 2009), столь необходимым при высоких температурах. Полиолы также известны как стресс-метаболиты и являются агентами защиты энзиматической системы бионтов при высыхании (Honegger, 1991). К функциям полиолов относятся также запасание органических веществ и осморегуляция.

Из полученных микобионтом полиолов, синтезируется недоступный для водорослей маннитол, который, включаясь в метаболизм микобиона, служит энергетическим источником для роста и продуцирования вторичных метаболитов лишайника (Palmqvist, 2000). Вторичные метаболиты, как правило, откладываются на поверхности гиф микобиона. Обычно они нерастворимы в воде и могут быть экстрагированы только с помощью органических растворителей (Elix, Stocker-Wörgötter, 2008). Из 700 известных вторичных метаболитов лишайников большинство являются уникальными и только около 60 из них встречаются у других грибов и высших растений (Dembitsky, Tolsikov, 2005: цит. по Elix, Stocker-Wörgötter, 2008). Множество вторичных метаболитов

лишайников успешно применяется в медицине и косметологии, однако, их полный спектр и роль в лишайниковом симбиозе до конца не выяснены. Некоторые из вторичных метаболитов играют важную роль в защите фотобионта от интенсивного УФ-излучения, они адсорбируют короткие световые волны и трансформируют их в длинные (Honegger, 2006). Так, лишайники, произрастающие на экспонированных поверхностях, содержат в своём коровом (и иногда в сердцевинном слое) различные абсорбирующие свет компоненты, такие как  $\beta$ -орцинол пара-депсиды атранорин и хлоратранорин, усниновую кислоту, антракиноны, ксантоны, а также производные пульвиновой кислоты (Elix, Stocker-Wörgötter, 2008). Некоторые из лишайниковых кислот, например усниновая кислота, в зависимости от концентрации, могут выступать ингибиторами или стимуляторами роста фотобионта (Lawrey, 1986: цит. по Ahmajian, 1993). При воздействии усниновой кислоты, выделенной из лишайника *Cladonia boryi* Tuck., на виды родов *Trebouxia* и *Asterochloris* в концентрации 1 мг/мл, рост водорослей подавлялся, а при меньшей концентрации – 0,1 или 0,01 мг/мл, стимулировался (Kinraide, Ahmajian, 1970). Установлено, что выделяемые микробионтом фенольные вторичные метаболиты и мочевина играют важную роль в процессе развития слоевищ леканоральных лишайников путём регулирования фотосинтеза и роста фотобионтов (Honegger, 1985, 1987).

Обмен веществами между бионтами приводит к некоторому сопряжению их метаболизма и функционированию ассоциации как единого организма. Так, интересно отметить такие факты, как перемещение гифами микробионта клеток водоросли в те части слоевища, где имеется их недостаток (Greenhalgh, Anglesea, 1979), внедрение гифы в автоспорангий водоросли и раздвигание, таким образом, автоспор (Honegger, 1984), синхронизированное деление гифы (гаустории) с клеткой водоросли-фотобиона (Honegger, 2008), а также синхронизация активации жизнедеятельности бионтов при наступлении благоприятных условий и анабиоза при их ухудшении (Beckett et al., 2008) и др.

Вопрос о том, осуществляется ли обмен генами между водорослевым и грибным компонентами лишайниковой ассоциации, неоднократно возникал в виде гипотезы (Ahmadjian, 1991), однако, уловительных доказательств данного факта на данный момент не получено (DePriest, 2004).

## **6. Корреляция между таксономической принадлежностью мико- и фотобионта**

Долгое время считалось, что каждому виду лишайника соответствует отдельный вид фотобиона, однако позже было выяснено, что разнообразие водорослей-фотобионтов значительно ниже разнообразия лишайникообразующих грибов, поскольку, один и тот же вид фотобиона может встречаться в разных лишайниках (Tschermak-Woess, 1988). Более того, состав фотобионтов одного и того же вида лишайникообразующего гриба может быть непостоянным или включать несколько видов или даже родов фотобионтов одновременно (Geitler, 1955). Эти и другие вопросы, связанные со специфичностью фотобионтного состава и избирательностью микобионаста являются одними из наиболее актуальных, т.к. их решение позволит пролить свет на особенности коэволюции обоих компонентов лишайниковой ассоциации.

За последние несколько лет наметилась общая тенденция в изучении коэволюционных взаимоотношений лихенизированных грибов и их фотобионтов с помощью молекуларно-филогенетических методов. На сегодняшний день в этом отношении довольно хорошо изучены лишайниковые семейства Physciaceae (Bhattacharya et al., 1996; Friedl et al., 2000; Dahlkild et al., 2001; Helms et al., 2001), Cladoniaceae (Piercey-Normore, DePriest, 2001; Yahr et al., 2004), Teloschistaceae (Beck, 2002; Honegger et al., 2004; Nyati, 2006), Graphidaceae (Nakano, 1988), а также рода *Letharia* (Th.Fr.) Zahlbr. (Kroken, Taylor, 2000), *Lecanora* Ach. (Blaha et al., 2006), *Umbilicaria* Hoffm. (Romeike et al., 2002).

Отдельные работы посвящены исследованию разнообразия трентеполиальных фотобионтов определённых видов отдельных родов и семейств лишайников (Skuja, Ore, 1933; Meier, Chapman, 1983; Rands, Davis, 1993). Более подробные данные об основных семействах лишайников и их фотобионтах представлены работе (Войцехович и др., 2011 б). Анализ имеющихся данных, проведенный в указанной работе, показал, что около 40 % видов лихенизованных грибов ассоциируются с *Trebouxia*, 15,4 % – с *Asterochloris*, 38,7 % – с представителями Cyanoprokaryota (в основном с *Nostoc* Vauch. ex Bornet et Flahault (11,3 %), *Stigonema* C.Agardh ex Bornet et Flahault (8,5 %), *Scytonema* C.Agardh ex Bornet et Flahault (7,7 %)), 7,6 % – с видами Trentepohliales (в основном с *Trentepohlia* Mart. (4,9 %)), 20,4 % – с остальными зелёными водорослями (чаще всего с *Myrmecia* (3,5 %), *Diplosphaera* Bial. em. Vischer, *Stichococcus* Nägeli, *Dictyochloropsis* Geitler em. Tscherm.-Woess (по 2,7 %))<sup>6</sup>. Такое распределение нельзя считать окончательным, т.к. оно во многом отражает степень изученности фотобионтов, точные данные относительно которых известны только для 3 % видов лишайников. Так, по некоторым данным (Tschermark-Woess, 1988) соотношение следующее: около 90 % видов лишайников ассоциировано с зелёными водорослями и 10 % – с цианопрокариотами. Непосредственно на *Trebouxia* (вероятно *Trebouxia* s.str. + *Asterochloris*), по данным различных авторов приходится от 20 % (DePriest, 2004), до 40 % (Honegger, 1991) и 50-70 % (Ahmadjian, 1982). Таким образом, невзирая на достаточно высокое разнообразие фотобионтов, большинство лихенизованных грибов избирает виды, являющиеся облигатными фотобионтами.

Также стало очевидным, что *Trebouxia* и *Asterochloris* не являются типичными фотобионтами для большинства классов лишайников. Так, виды класса Arthoniomycetes вступают в симбиоз с трентеполиальными водорослями,

<sup>6</sup> Приведённое соотношение в сумме превышает 100 %. Это объясняется способностью некоторых лишайникообразующих грибов к формированию словесища с несколькими фотобионтами одновременно, а также непостоянством состава фотобионтов у некоторых грибов с низкой избирательностью.

Lichinomycetes – с цианопрокариотами. Виды базидиальных лишайников ассоциируются с цианопрокариотами (*Scytonema*) и зелёными водорослями (*Coccomyxa Schmidle*, *Gloeocystis Nügeli*, *Mesotaenium Nügeli* и *Pseudococcomyxa Korschikov*). Наиболее разнообразен состав фотобионтов семейства Verrucariaceae (Eurotiomycetes), среди которых отмечены зелёные (*Diplosphaera*, *Dilabifilum* Tscherm.-Woess, *Myrmecia* Printz, *Stichococcus* и др.), бурые (*Petroderma* Kuck.) и желтозелёные (*Xanthonema* P.C. Silva, *Heterococcus* Chodat) водоросли. Центральным классом, включающим наибольшее число видов лишайников, является Lecanoromycetes (Ainsworth and Bisbey's ..., 2007). Значительная часть его видов, слагающих семейства Thelotremaeae (Ostropales), Pertusariaceae (Pertusariales), Lecanoraceae и Parmeliaceae (Lecanorales), Physciaceae, Teloschistaceae и Rhizocarpaceae (Teloschistales), Candelariaceae (Candelariales), а также Umbilicariaceae (Umbilicariales), ассоциирована с *Trebouxia*. Часть видов, относящихся к семействам Cladoniaceae и Stereocaulaceae (Lecanorales) – с *Astrochloris*. Представители семейств Coenogoniaceae, Graphidaceae, Gyalectaceae и Porinaceae (Ostropales) формируют ассоциации преимущественно с трентеполиальными водорослями. Однако, есть и семейства, у представителей которых состав фотобионтов очень разнообразен и часто различные образцы одного и того же вида лишайника, содержат разные фотобионты. К таким семействам относятся Acarosporaceae (Acarosporales), Agyriaceae (Agyriales), Pilocarpaceae, Ramalinaceae и Stereocaulaceae (Lecanorales), а также Lecideaceae (Lecanoromycetidae families incertae sedis). Интересен в этом отношении порядок Peltigerales, содержащий лишайники, ассоциированные в основном с цианобионтом. В семействах Lobariaceae, Nephromataceae и Peltigeraceae цианобионт дополняется зелёным фотобионтом, роль которого выполняют *Dictyochloropsis* (Lobariaceae) или *Coccomyxa* и *Pseudococcomyxa* (Nephromataceae и Peltigeraceae). Таким образом, эта ассоциация содержит 2 фотобиона, один из которых образует фотобионтный слой лишайника, а другой находится в специализированных структурах – цефалодиях. У представителей рода *Lobaria* зелёная водоросьль

формирует фотобионтный слой, а цианобионт находится в цефалодиях, расположенных на нижней стороне слоевища. У представителей рода *Peltigera* Willd., наоборот, цианобионт, как правило, находится в слоевище, а зелёный фотобионт – в цефалодиях. Однако, в результате вегетативного размножения возможно возникновение лишайника с зелёным фотобионтом в слоевище и с цианобионтом в цефалодиях (Ahmadjian, 1993). Такие варианты одного и того же вида, называемые фотосимбиодемами, имеют различный цвет слоевища, но представляют собой один и тот же вид лишайника.

Таким образом, микобионт, как правило, проявляет избирательность по отношению к фотобионту, потому определённую корреляцию между мико- и фотобионтом можно найти уже на уровне классов, порядков и семейств лишайников. В то же время, уровни избирательности микобиона у разных групп лишайников могут быть разными. Так, в работе А. Бэка с соавторами (Beck et al., 2002) представлено 5 уровней избирательности микобиона лишайникообразующие грибы, формирующие ассоциацию с одним штаммом или с одним видом водоросли-фотобиона. К примерам лишайников с такими уровнями избирательности можно отнести *Xanthoria parietina* (L.) Th.Fr., слоевище которого формирует слоевище с *Trebouxia arboricola* Puym. или с видами подгруппы «*T. arboricola*» (Nyati, 2006); изученные виды рода *Pertusaria* DC., ассоциирующиеся с *T. potteri* Ahmadjian ex Gärtner (Ahmadjian, 1993) и *Umbilicaria* – с *T. simplex* Tscherm.-Woess (Beck, 2002; Romeike et al., 2002). К лишайникообразующим грибам III (среднего) уровня избирательности относятся те, которые формируют постоянные ассоциации с разными видами одного рода водоросли-фотобиона. Этот уровень характерен для видов *Cladonia* P. Browne (ассоциированы с *Asterochloris* (Ahmadjian, 1993; Piercey-Normore, DePriest, 2001; Yahr et al., 2004)), *Megalospora* Meyen (с *Dictyochloropsis* (Tschermak-Woess, 1984)), *Collema* F.H. Wigg. (с *Nostoc* (Degelius, 1954)) и др. Этот уровень избирательности вероятно также характерен для цефалодиальных лишайников, например, для *Peltigera aphtosa* (L.) Willd.,

который формирует ассоциацию с видами *Coccomyxa* (Jaag, 1933) и *Nostoc* (O'Brien et al., 2005).

IV (низкий) и V (очень низкий) уровни характерны для лишайников, избирающих фотобионты в пределах одного семейства или порядка (IV) или групп высшего таксономического уровня (V). Примерами низкой избирательности могут служить *Stereocaulon ramulosum* Räuschel (ассоциируется с видами родов *Gloeocapsa* Kütz., *Nostoc*, *Scytonema*, *Stigonema* (Lamb, 1951), или виды Coenogoniaceae, Graphidaceae, Rocellaceae (формируют слоевище с представителями Trentepohliaceae (Santesson, 1952; Uyenko, 1965; Meier, Chapman, 1983). Очень низкий уровень избирательности фотобиона характерен для видов *Verrucaria* Schrad., которые ассоциируются с *Dilabifilum prostratum* (Ettl, Gärtner, 1995), *Diplosphaera chodatii* (Geitler, 1960), *Heterococcus caespitosus* (Tschermak, 1941; Zeitler, 1954; Sanders, 2004), *Petroderma maculiforme* (Wynne, 1969; Moe, 1997; Sanders, 2004). Кроме того, известны лишайники, например базидиолишайник *Multiclavula mucida* (Pers.) R.H. Petersen, которые могут содержать несколько фотобионтов одновременно – виды *Mesotaenium*, *Coccomyxa*, *Gloeocystis* (Geitler, 1955).

Следует отметить, что наивысшим уровнем избирательности к фотобионту обладают преимущественно лишайникообразующие грибы, ассоциированные с облигатными фотобионтами. Само явление избирательности микобиона легче объясняется различными физиолого-биохимическими и экологическими особенностями водорослей, которые значительно отличаются у цианопрокариотических и эукариотических представителей (Войцехович и др., в печати), потому многие лишайникообразующие грибы проявляют избирательность, в первую очередь, в рамках принадлежности фотобионтов к определённой таксономической группе водорослей. Высокая степень избирательности фотобиона, вероятно, указывает на высокую специализацию симбиотических отношений у этих лишайников и является следствием достаточно продолжительной коэволюции обоих компонентов лишайниковой ассоциации.

Лишайники с разными фотобионтами в определённой степени различаются своими эколого-географическими особенностями (Войцехович и др., 2011 а), а также отчасти морфолого-анатомическим строением слоевища. Так, лишайники с цианобионтом, периодически нуждающиеся в капельно-жидкой воде (Honegger, 1991, 2006) произрастают во влажных местообитаниях, где скапливается вода – уступы, выемки скал, почва и т.д. (Lange et al., 1998). Значительная часть лишайников с цианобионтом характеризуется гомеомерным типом слоевища, в котором водоросли не образуют оформленного слоя, а беспорядочно разбросаны по слоевищу и окутаны гифами. У таких гомеомерных слоевищ коровой слой либо совсем отсутствует, либо выражен слабо. Однако у цианолишайников встречается и другой тип слоевища – гетеромерный, как, например, у *Peltigera*. Это сложно устроенное слоевище, с развитыми коровыми слоями и оформленным слоем фотобиона. Такие лишайники интересны ещё и тем, что некоторые из них имеют второй фотобионт – зелёную водоросль (Vitikainen, 1994). Учитывая, что цианопрокариоты и зелёные водоросли имеют различную стратегию получения воды (Lange et al., 1998), вероятно, эта группа лишайников проблему водного баланса «решила» вполне успешно, используя в разных условиях тот фотобионт, который наиболее подходит для успешного существования в тех или иных условиях окружающей среды. Несмотря на то, что в классических работах по лихенологии представители *Peltigerales*, наряду с остальными цианолишайниками, считаются одними из наиболее древних, есть мнение, что данная группа является достаточно молодой и прогрессивной (Goward, 2009). Очевидно, именно благодаря сложной организации слоевища, объединяющего в себе двух фотобионтов с принципиально разными свойствами и стратегиями, представители *Peltigerales* смогли приспособиться к условиям меняющейся среды обитания.

Достаточно простая организация слоевища также характерна для многих лишайников с трентеполиальным фотобионтом. Так, у некоторых родов (*Coenogonium* Ehrenb., *Racodium* Fr.) формируется лишь футляр гиф,

оплетающих нити водорослей (Honegger, 2008). Лишайники с трентеполиальными фотобионтами наиболее разнообразны в местах с влажным тропическим климатом, где также находится центр разнообразия свободноживущих представителей Trentepohliales (Rindi et al., 2009). Эти лишайники колонизируют кору и листья тропических растений, часто являются эндофитами и эндопаразитами высших растений, а также образуют разрастания на скалах и фасадах зданий (Lakastos et al., 2006).

Многие лишайникообразующие грибы, вступающие в симбиоз с зелёными водорослями (за исключением *Trebouxia* и *Asterochloris*) или водорослями других групп, характеризующиеся низкой избирательностью к фотобионту, также образуют неоформленное слоевище. Так, слоевище большинства базидиальных лишайников представляет собой мицелий, оплетающий клетки водорослей (Oberwinkler, 1984). Просто устроенный тип слоевища, часто называемый лепрозным, характерен для представителей родов *Lepraria* Ach., *Staurothele* Norman, *Verrucaria*. Такие лишайники могут колонизировать различные субстраты, развиваясь в основном на почве, мёртвой древесине, куртинах мхов, реже на скалах, где часть видов может развиваться эндолитно.

Гетеромерное слоевище в наиболее простых своих вариантах может быть характерным для некоторых лишайников с трентеполиальным (*Graphis* Adans., *Dirina* Fr., *Roccella* DC.), или зелёным фотобионтом. Однако, наиболее сложно устроенное гетеромерное слоевище характерно для лишайников, содержащих *Trebouxia* и *Asterochloris*. Исключение составляют лишь некоторые цефалодиальные лишайники. При гетеромерном типе слоевища слой фотобионта четко очерчен, имеются в разной степени развитые коровые слои, а также серцевинная часть и, часто, специальные органы прикрепления к субстрату. Среди них традиционно выделяют лишайники с накипным, листоватым и кустистым слоевищем, хотя между ними также существуют переходные типы. Наиболее сложные с анатомической точки зрения тела лишайников имитируют листья высших растений. В их слоевицах выделяют параплектенхимные слои (нижний и верхний коровые), которые по строению

напоминают паренхиму цветковых растений (Кондратюк, Мартиненко, 2006), слои гиф, окутывающие клетки фотобионтов наподобие губчатой паренхимы листьев растений (Honegger, 2008) и специальные органы – цифеллы и псевдоцифеллы, по функциям близкие к устьицам (Кондратюк, Мартиненко, 2006). Уровень симбиотических отношений у таких лишайников также следует считать высокоорганизованным, по сложности близким к эктомикоризе высших растений и базидиальных грибов (Honegger, 1991). Такие симбиотические отношения являются следствием длительного совместного проживания водоросли и гриба (Honegger, 1991). Лишайники с *Trebouxia*, как правило, колонизируют поверхности скал, хотя ряд видов растёт на коре деревьев, а реже – на почве. Эти лишайники распространены очень широко и колонизируют субстраты не только умеренной зоны, но также аридных и холодных регионов (Galloway, 2008).

Представители Cladoniaceae также характеризуются достаточно высокой степенью избирательности микобиона, ассоциированного с облигатным фотобионтом из рода *Asterochloris*. Эти лишайники образуют сложно устроенные (от чешуйчатого до кустистого) слоевища и распространены, как правило, на почве, куртинах мхов или у основания стволов деревьев.

Таким образом, состав фотобионтов лишайниковой ассоциации, как правило, не является случайным, тесно коррелирует с определёнными группами лишайникообразующих грибов. Высокое разнообразие лишайников и их полифилетичность приводит к тому, что избирательность их очень различна, а симбиотические отношения в ассоциации находятся на разных ступенях развития. Наиболее высоких ступеней специализации и специфичности фотобиона, очевидно, достигли лишайники с *Trebouxia* и *Asterochloris*, хотя достаточно сложно устроенные ассоциации существуют и среди цефалодиальных лишайников, а также некоторых лишайников с трентеполиальным фотобионтом.

## **7. Основные, дополнительные и «потенциальные» фотобионты**

Вопросы о том, каково происхождение фотобионтов, что является их источником фотобиона и существует ли какой-либо обмен фотобионтами среди популяций лишайников, были впервые подняты более 20 лет назад (например, Friedl, 1987; Ott, 1987; Ihda et al., 1993; Helms, 2003), но до сих пор остаются нераскрытыми в полном объёме. Как было показано выше, для большинства лишайников характерна определённая коспецифичность компонентов, что обуславливает присутствие в слоевище лишь одного определённого вида фотобиона. Между тем, как уже упоминалось ранее, известны случаи, когда в одном и том же слоевище представлено несколько фотобионтов одновременно, например, некоторые виды семейств Parmeliaceae (Bhattacharya et al., 1996) и Physciaceae (Helms, 2003) могут содержать в своём слоевище несколько разных видов рода *Trebouxia*. Существуют также сведения о некоторой нестабильности состава фотобионтов у одного и того же вида лишайника. Чтобы объяснить этот и другие случаи, необходимо рассмотреть основные пути получения фотобиона микобионтом.

Так, существует 2 основных пути получения фотобиона – от материнского слоевища лишайника и из окружающей среды (Окснер, 1937). Первый случай реализуется в процессе вегетативного размножения лишайников, при формировании изидий и соредий, представленных в виде грибных гиф, оплетающих несколько клеток фотобиона. Такой способ получения фотобиона является наиболее простым и продуктивным для многих видов лишайников. Однако вегетативное размножение встречается далеко не у всех лишайников и служит для распространения лишайника на близкие расстояния, с целью колонизации уже освоенной территории (Ott, 1987).

Второй путь получения фотобиона – из окружающей среды, осуществляется при половом и бесполом размножении лишайников, когда спора, попав в благоприятную среду, прорастает в ростовую трубку. Разрастаясь, ростовая трубка разветвляется и формирует гифы первичного слоевища. Если вблизи

формирования первичного слоевища нет подходящих водорослей, оно отмирает. Отыскав соответствующую водоросль в окружающем пространстве, гифы первичного слоевища её обволакивают и начинают процесс релихенизации – т.е. формирование слоевища лишайника. Существует определённая закономерность: виды, которые продуцируют соредии или изидии, редко имеют плодовые тела и, наоборот, виды с плодоношением, обычно редко формируют соредии либо изидии (Окснер, 1937; Poelt, 1970, 1972). Таким образом, в реализации этих двух путей размножения, а значит и получения фотобионта, существует некоторая специализация среди лишайников.

Для лишайников, ассоциированных с факультативным фотобионтом, оба пути получения фотобионаста являются эффективными. Для таких лишайникообразующих грибов источником фотобионтов могут выступать популяции свободноживущих водорослей (Войцехович, 2012). Так, например, жизненный цикл тропического лишайника *Strigula* sp. проходит стадию, на которой он колонизирует свободноживущую водоросль рода *Cephaleuros* Kunze ex E.M. Fries и формирует с ней своё слоевище (Chapman, Waters, 2001). Во многих случаях нелихенизованные водоросли встречаются в тех же биотопах, что и лишайники, в состав которых они входят (Ahmadjian, 1962; Tschermark-Woess, 1976; Войцехович, 2008; Войцехович, 2012). Более того, бывают случаи, когда морфология свободноживущих водорослей и лишайников, в состав которых они входят, настолько сходна, что различить эти объекты в полевых условиях не просто. Для многих лишайников совместное произрастание с потенциальными фотобионтами в одних и тех же биотопах связано с необходимостью их поиска в окружающей среде, а также совпадением экологических оптимумов лихенизованных и свободноживущих популяций одного и того же вида фотобионаста. Таким образом, биологические особенности фотобионаста в какой-то степени определяют распространение и экологические предпочтения всей лишайниковой ассоциации, что особенно ярко проявляется у лишайников с факультативным фотобионтом.

У лишайников, ассоциированных с облигатным фотобионтом, например, с *Trebouxia* – также реализуются два пути получения фотобиона, однако с некоторыми особенностями. Поскольку фотобионт таких лишайников очень редко встречается в свободноживущем состоянии в природе (или не встречается вообще), то получить его из окружающей среды непросто. Наиболее простым путём получения фотобиона для плодоносящих лишайников с *Trebouxia* является получение его из слоевища другого лишайника – т.е. лишайниковый паразитизм, широко распространённый среди лихенизованных грибов (Ott, 1987; Ott et al., 1995; Friedl, 1987; Timdal, 1991; Nyati, 2006; Poelt, 1958, 1962). Спора лишайника, попадающая на субстрат, где нет представителей *Trebouxia*, прорастает и формирует подслоевище. В этом состоянии лишайник может находиться долгое время, иногда до нескольких лет, как это происходит у некоторых видов *Aspicilia* A. Massal. (Окснер, 1937), может даже временно быть сапрофитом, как это описано для *Xanthoria parietina* (Ott, 1987), пребывая в ожидании подходящего источника фотобиона – чужой соредии или изидии. В другом случае, если спора попадает на слоевище другого лишайника, ассоциированного с *Trebouxia*, разрастаясь, гифы молодого микобиона внедряются в слоевище лишайника-хозяина и используют часть клеток его фотобиона для формирования собственного слоевища.

Вероятность того, что спора попадёт на слоевище лишайника с совместимым фотобионтом невелика, потому в литературе приводится значительное количество фактов непостоянства фотобионтного состава одного и того же вида лишайника. Так, например, из 32-х исследованных образцов лишайника *Xanthoria parietina* были выделены 5 видов фотобионтов, большая часть которых 3 вида – это группа видов морфологически и генетически близких к *Trebouxia arboricola* и два других вида – представители рода *Asterochloris* (Ahmadjian, 1993; Archibald, 1975; Nyati, 2006). Виды *Xanthoria parietina* и *X. polycarpa* (Hoffm.) Rieber, формирующие слоевища с *Trebouxia arboricola* и *T. decolorans*, на начальных стадиях своего развития используют фотобионт лишайника *Physcia* (*Trebouxia impressa*), на котором они поселяются (Nyati, 2006).

*Caloplaca coronata* (Krempelh. Ex Körber) J. Steiner паразитирует на слоевищах лишайников *Aspicilia* (фотобионт – *Trebouxia*), *Catapyrenium* Flot. (*Myrmecia*), *Rinodina* (Ach.) Gray (*Trebouxia*) и *Verrucaria* (*Dilabifilum*, *Diplosphaera*, *Myrmecia* и др.); *Caloplaca tetraspora* (Nyl.) H. Olivier выявлена как паразит лишайника *Cladonia pyxidata* (L.) Hoffm. (Ходосовцев и др., 2004). *Diploschistes muscorum* (Scop.) R. Sant. на ранних стадиях своего развития поселяется на эпигейном лишайнике *Cladonia* sp., колонизирует его фотобионт, относящийся к роду *Asterochloris*, а затем формирует слоевище с *Trebouxia showmanii* (Friedl, 1987). Таким образом, довольствуясь «случайным» фотобионтом, молодой микробионт паразитирует на взрослом лишайнике-хозяине. Так может продолжаться до тех пор, пока вблизи его слоевища не появится источник подходящего фотобиона (будь-то слоевище другого лишайника, изидии или соредии). Следовательно, один и тот же лишайник на различных стадиях своего развития может характеризоваться разным уровнем избирательности фотобиона, потому в его слоевище в процессе онтогенеза могут сменяться несколько разных видов фотобионтов.

В пользу гипотезы о получении фотобиона лишайниками с *Trebouxia* в результате паразитического образа жизни свидетельствует широкое распространение паразитизма именно среди леканоромицетовых лишайников (Ott, 1987), непостоянство их фотобионтного состава (Nyati, 2006; Helms, 2003 и др.), случаи развития нескольких фотобионтов в одном слоевище (Friedl, 1987; Friedl et al., 1988), а также находки паразитирующих лишайников, имеющих тот же вид фотобиона, что и их хозяева (Gorbushina et al., 2006). По нашим подсчётам, сделанным на основании анализа различных литературных источников (Timdal, 1991; Ott, 1987; Poelt, 1958, 1962; Hafellner, Poelt, 1980 и др.), на сегодня известно 173 вида из 34 родов лишайникообразующих грибов, которые в своём развитии имеют паразитическую стадию и поселяются на слоевищах других лишайников с целью получения фотобиона (Войцехович, 2012). Среди этих паразитических лишайников преобладают представители класса Lecanoromycetes и его порядков Candelariales (*Candelariella* Müll. Arg.),

Teloschistales (*Caloplaca* Th. Fr., *Fulglesia* A. Massal., *Xanthoria* (Fr.) Th. Fr., *Rhizocarpon* Ramond ex DC., *Rinodina*, *Rinodinella* H. Mayrhofer et Poelt), Lecanorales (*Parmelia* Ach., *Protoparmelia* M. Choisy, *Physcia* (Schreb.) Michx., *Psora* Hoffm.) и Pertusariales (*Schaereria* Körb., *Ochrolechia* A. Massal.), ассоциированные с фотобионтом *Trebouxia*.

Однако, степень паразитизма у различных лишайникообразующих грибов может значительно варьировать. Так, исследуя жизненные циклы 36 епилитных представителей рода *Buellia*, швейцарский исследователь К. Шейдиггер (Scheidiger, 1993) отмечал значительное разнообразие их жизненных стратегий. Несмотря на то, что большинство исследованных им видов ведёт независимый (автономный) образ жизни, 11 видов являются лихенофильными, из них 1 вид является парасимбионтом<sup>7</sup> лишайника *Lecanora straminea* и 6 видов (*Buellia adjuncta*, *B. badia*, *B. griseosquamulata*, *B. imshaugii*, *B. miriquidica* та *B. uberiuscula*) паразитируют на других лишайникообразующих грибах и являются облигатными паразитами. Как другой пример облигатного паразитизма можно привести пример *Lecidea insidiosa* – паразитический лишайникообразующий гриб, произрастающий исключительно на слоевище *Lecanora varia*. Захватив предварительно фотобионт, для формирования собственного слоевища, он убивает плектенхиму хозяина (Poelt, 1974). Кроме облигатных паразитов известны также виды лишайников, которые паразитируют на других лишь на протяжении своего ювенильного развития, а со временем формируют собственное автономное слоевище. Именно такой случай был описан для *Fulglesia bracteata*, который в ювенильном состоянии паразитирует на слоевищах *Toninia caeruleonigricans* (Ott et al., 1995) и *T. sedifolia* (Schaper, Ott, 2003), а со временем формируют собственное слоевище с фотобионтом хозяина.

Интересной в плане иллюстрации поиска облигатного фотобионаста является работа З. Отт (Ott, 1987), посвящённая исследованию жизненного цикла

<sup>7</sup> Лишайник-хозяин и его парасимбионт используют один фотобионт на двоих, не причиняя вреда друг-другу.

*Xanthoria parietina*. Автор описывает и экспериментально доказывает несколько путей релихенизации лишайника с совместимым фотобионтом. Проросшая спора лишайника образует сеть гиф. При встрече совместимого фотобионаста рода *Trebouxia* (из чужой изидии или соредии) развивается нормальное слоевище. Если такой случай не представился, гриб вступает в ассоциацию с любой другой найденной водорослью, образуя зачаточное слоевище – ареолированную корку. В частности автором детально проиллюстрирована такая ассоциация с широко распространёнными аэрофитными водорослями рода *Pleurococcus* Meneghini (= *Apatococcus* Brand em. Geitler, *Desmococcus* Brand em. Vischer). В таком состоянии микобионт может существовать до тех пор, пока не встретит подходящий фотобионт из чужой изидии или соредии. Наконец, третий путь – колонизация слоевища другого лишайника (в данном случае, представителя рода *Physcia*), несущего необходимый фотобионт. Так, при прорастании споры *X. parietina* на слоевище *Physcia*, молодое слоевище *Xanthoria* формируется с клетками фотобионата атакуемого лишайника (лишайника-хозяина), образуя химерное слоевище. Описаны интересные случаи паразитизма, при которых на слоевище *Physcia* образовывались апотеции *Xanthoria* или же в апотециях, сформированных *Physcia* происходило замещение спор лишайника-хозяина на споры *Xanthoria* и, наконец, при формировании соредий наблюдалось обволакивание клеток фотобионата гифами *Xanthoria* и распространение таким образом соредий паразитирующего лишайника, а не лишайника-хозяина. Таким образом, жизненный цикл *X. parietina* показывает, что лишайники с облигатным фотобионтом проявляют низкую избирательность к фотобионту на ранних этапах развития. Однако, в дальнейшем получают совместимый фотобионт из вегетативных органов размножения других или слоевищ других лишайников.

В отличие от лишайников с факультативным фотобионтом, лишайники с облигатным фотобионтом не следуют в своём распространении за свободноживущей популяцией водоросли. Более того, эколого-географическое распространение ближайших родственников облигатных фотобионтов –

представителей класса Trebouxiophyceae, не всегда совпадает с распространением лишайников, обладающих этим фотобионтом (Войцехович и др., 2011 а, б). За счёт симбиоза с лишайникообразующим грибом виды рода *Trebouxia*, вероятно, расширяют свои эколого-географические возможности. Выделение двух групп лишайников – ассоциированных с облигатным или факультативным фотобионтом, основывается не только на различии их фотобионтного состава, но и на принципиально разных жизненных стратегиях. В ассоциациях с факультативным фотобионтом взаимоотношения водоросли и гриба не являются взаимозависимыми (Tschermark-Woess, 1988; Stenroos et al., 2006), водоросль может существовать самостоятельно, тогда как, поведение микробионта может выходить за рамки симбиотических отношений, в некоторых случаях приводя к гибели фотобионта (Chapman, 1976). Такие примеры свидетельствуют о невысокой специализации обоих компонентов ассоциации, а также об относительной примитивности данной группы лишайникообразующих грибов, что подтверждается молекулярно-филогенетическими исследованиями (Hibbett et al., 2007). Лишайниковые ассоциации с факультативным фотобионтом преимущественно заселяют поверхность почвы (*Collema*, *Peltigera*, *Placynthium* (Ach.) Gray и др.), а также кору и листья деревьев (*Coenogonium*, *Graphis*, *Opegrapha* Ach., *Strigula* Fr. и др.).

Лишайники с облигатным фотобионтом (например, *Trebouxia*), считаются наиболее прогрессивным среди лишайникообразующих грибов (Hibbett et al., 2007; Hofstetter et al., 2007). Симбиотические отношения их компонентов являются не только высокоспециализированными, но и взаимозависимыми. Основной жизненной стратегией таких лишайников при бесполом и половом размножении, является паразитизм на других лишайниках, обусловленный высокой конкуренцией за субстрат и обладание фотобионтом. Основными местами произрастания требуксиоидных лишайников являются каменистый субстрат и кора деревьев, где они образуют обширные пёстрые многовидовые разрастания, в которых чётко прослеживаются активные конкурентные взаимоотношения между представителями нескольких видов.

Вышесказанное относится к основному фотобионту лишайников, т.е. водоросли определённого рода (вида), которая является характерной для того или иного лишайника. Именно с основным фотобионтом лишайники формируют постоянное слоевище и, как правило, именно с его клетками формируются их вегетативные органы размножения. Однако, кроме основного фотобиона, в слоевище лишайников могут присутствовать и другие водоросли, являющиеся дополнительными фотобионтами. Среди таких дополнительных фотобионтов, прежде всего, хотелось бы отметить водоросли, присутствующие в цефалодиях. Чаще всего это цианопрокариоты – *Nostoc*, *Stigonema*, и значительно реже зелёные водоросли – *Coccotyxa* (Vitikainen, 1994; Lohtander et al., 2003). Состав водорослей в цефалодиях непостоянен, потому, наряду с характерными для этих структур видами, в них могут присутствовать и другие водоросли, например, *Stichococcus* или *Diplosphaera*. Существует предположение, что образование цефалодиев обусловлено внедрением в слоевище лишайника свободноживущих лихеноэпифитных водорослей, которые, раздражая грибной компонент, вызывают местные разрастания ткани (Окснер, 1937, 1974).

Недавние исследования некоторых видов *Micarea* и *Placynthiella* (Voigtsekhovich et al., 2011), показали, что дополнительные фотобионты могут также находиться непосредственно в слоевище лишайника (рис. 3а). Из 22 исследованных образцов указанных лишайников, 17 содержали дополнительные фотобионты, причём видовой состав последних зависел как от епилихенофитного окружения исследуемого образца, так и от фотобионтного состава лишайников, произраставших в непосредственной близости с местом сбора образцов. Так, к примеру, в составе одного из образцов лишайника *Placynthiella uliginosa* (Schrad.) Coppins et P. James кроме основного фотобиона (*Radiococcus signiensis*), были обнаружены *Asterochloris* cf. *excentrica* (P.A. Archibald) Skaloud et Peksa, *Elliptochloris subsphaerica* (Reisigl) Ettl et G. Gärtner, *Interfilum massjukiae* Mikhilyuk et al. и *Trebouxia* cf. *incrassata* Ahmadjian ex G. Gärtner. В данном случае *Elliptochloris* и *Interfilum* (рис. 3б) (являющиеся факультативными фотобионтами), очевидно, попали в слоевище из

свободноживущего состояния, тогда как *Asterochloris* и *Trebouxia* (облигатные фотобионты), были «заимствованы» у близрастущих видов *Cladonia* и *Xanthoparmelia* соответственно. Авторы предполагают, что свободноживущие популяции наземных водорослей, находящиеся в непосредственной близости от слоевища лишайника, а также органы вегетативного размножения других лишайников, которые содержат подходящие водоросли, могут быть колонизированы микобионтом и включены непосредственно в слоевище лишайника. В данном случае гриб использует свободноживущие водоросли в качестве дополнительного источника питания. В целом же, лабильность некоторых видов лишайников в выборе и включении фотобиона в слоевище может выполнять адаптивную роль в освоении новых местообитаний.

Особый интерес представляют так называемые «гимениальные» и «эпитециальные» водоросли, обнаруженные в перитециях, в слизи между сумками и эпитециальном слое апотециев некоторых лишайников. Данные водоросли характерны для лишайников с многоклеточными, муральными, спорами и являются неотъемлемым компонентом слоевища многих видов. Считается, что их клетки распространяются вместе со спорами и при их прорастании гифы микобиона уже имеют необходимые водоросли для формирования слоевища (Окснер, 1974). В то же время, состав гимениальных и эпитециальных водорослей неизвестен, есть лишь данные, что по размеру и цвету, они существенно отличаются от тех, что расположены в фотобионтном слое. Чаще всего гимениальные водоросли представлены родами *Diplosphaera* или *Stichococcus* (Ahmadjian, 1969; Ahmadjian, Heikkilä, 1970). Таким образом, на сегодняшний день неясно, что представляют собой эти водоросли – клетки из фотобионтного слоя или совершенно другие виды водорослей, и какова их роль в лишайниковой ассоциации.

Наконец, слоевище лишайников может выступать субстратом для свободноживущих водорослей и зачастую на поверхности содержит богатую лихеноэпифитную альгофлору, по своему видовому составу близкую к альгофлоре, развивающейся на близлежащих субстратах (Михайлук та ін. 2003;

Войцехович та ін., 2009; Войцехович, 2012). В складах и трещинах слоевища свободноживущие водоросли находят защиту от чрезмерной инсолиации и сухости. Сравнение видового состава водорослей-эпифитов лиофильных лишайников показало, что количество видов и их обилие зависит от строения слоевища, т. е. степени его трещиноватости и гигроскопичности (Mikhailyuk, Kondratyuk, 2005). Вероятно, лихеноэпифитные водоросли отчасти являются источником цефалодиальных, эпитециальных и гимениальных водорослей, а также «потенциальными» фотобионтами лишайников с факультативным фотобионтом. Однако роль их в лишайниковой ассоциации до сих пор окончательно не выяснена.

## **8. Пути попадания автотрофных компонентов в различные сообщества лишайников и связанные с этим взаимоотношения бионтов**

Поскольку методология наблюдения за особенностями процесса лихенизации в природных условиях пока не разработана, данные об избирательности микобионтов по отношению к фотобионту могут быть получены только благодаря исследованиям состава фотобионтов лишайниковых сообществ в целом. Первые попытки отображения путей, которыми фотобионт попадает в слоевища тех или иных лишайников и взаимодействия компонентов лишайниковых сообществ можно найти в работах Й. Пёльта и Г. Майгоффера (Poelt, 1958; Poelt, Mayrhofer, 1988), З. Отт (Ott, 1987), А. Бека (Beck, 1998), Г. Хельмса (Helms, 2003) и Т. Шепер (Schaper, 2003; Schaper, Ott, 2003), из которых видно, что таких путей существует несколько. Однако, в каждой из этих работ был рассмотрен лишь один конкретный случай, потому и выводы касаются лишь определённого вида лишайника или отдельного сообщества (ассоциации) лишайников. Так, в диссертационной работе Г. Хельмса (Helms, 2003) была подана схема, раскрывающая гипотетические взаимоотношения лишайников семейства Physciaceae, формирующих слоевище с облигатным фотобионтом. Несмотря на высокую теоретическую ценность данной схемы,

она не может быть использована для объяснения взаимоотношений бионтов других сообществ лишайников и требует некоторых дополнений.

Основываясь на результатах собственных исследований (Войцехович, 2008; Войцехович та ін., 2009; Войцехович, 2012), результатах наших коллег (Михайлук и др., 2003), а также благодаря проведённому анализу литературных данных, нами были разработаны гипотетические схемы взаимоотношений компонентов лишайниковых сообществ:

- а) с облигатным фотобионтом (на примере *Trebouxia*),
- б) факультативным фотобионтом,
- в) сообществ с факультативным и облигатным фотобионтами одновременно.

В основу разработанных нами схем была положена схема, приведённая в диссертационной работе Г. Хельмса (Helms, 2003). Взаимодействия между организмами (популяциями организмов), формирующими сообщество выражены в виде комбинаций символов: 0 0, --, + 0, - 0, +- , согласно Ю. Одуму (Одум, 1986). Ниже мы приводим детальное рассмотрение указанных схем.

## **8.1. Взаимоотношения компонентов лишайниковых сообществ с облигатным фотобионтом**

Как один из примеров ассоциации с облигатным (обязательным) фотобионтом мы рассмотрим лишайники порядка *Rhizocarpetalia geographici* Klement emend. Drehwald (класс *Rhizocarpetea geographici* Wirth), распространённые на освещенных силикатных горных породах (Drehwald, 1993). Водорослевые компоненты данного сообщества лишайников были исследованы нами в рамках диссертационной работы на территории Карадагского природного заповедника (АР Крым), в границах г. Малый Карадаг (Войцехович, 2012). В данное сообщество входят виды лишайникообразующих грибов родов *Aspicilia*, *Parmelia*, *Rhizocarpon*, *Buellia* и *Lecidea*, которые, согласно анализу литературы и результатам наших исследований, содержат фотобионты рода *Trebouxia*.

Характерной особенностью такого сообщества можно считать жесткие конкурентные взаимоотношения между лишайникообразующими грибами.

Из литературных источников известно, что большинство грибов, формирующих слоевище с облигатным фотобионтом (например, *Trebouxia*), считаются наиболее прогрессивными в плане симбиотических отношений (Hibbett et al., 2007). Т.е. в большинстве случаев их взаимоотношения с данной водорослью являются не просто высокоспециализированными, но и взаимозависимыми. В слоевище лишайника фотобионт выступает источником углеводов для микобионта, получая взамен защиту от негативного воздействия окружающей среды (Honegger, 1991; Honegger, 2006). Таким образом, взаимное воздействие бионтов, понимаемое нами как мутуалистическое, на рисунке было обозначено как в целом обоюдно позитивное «+ +».

Получение необходимой водоросли для таких грибов извне усложнено дефицитом облигатного фотобиона в окружающей среде (Ott, 1987). В отсутствие необходимого вида фотобиона лишайникообразующий гриб может использовать другие виды *Trebouxia*, которые будут найдены им в окружающей среде – это могут быть органы вегетативного размножения других лишайников (соредии, изидии) или даже слоевище лишайника, ассоциированного с *Trebouxia* (на рис. 4 обозначено пунктирными стрелками). В подтверждение первого свидетельствуют результаты молекулярно-филогенетических исследований представителей рода *Ramalina* (размножение которых осуществляется преимущественно органами вегетативного размножения), показавшие, что слоевища большинства исследованных образцов *Ramalina farinacea* и *R. fraxinea* ассоциированы одновременно с 2 видами рода *Trebouxia* (Catalá-Garcia et al. 2012).

В подтверждение гипотезы о получении фотобиона из слоевища другого лишайника также свидетельствуют некоторые литературные данные. Например, во время проведения исследований состава фотобионтов лишайников Карадагского ПЗ (Войцехович, 2012) нами неоднократно наблюдались случаи произрастания одних видов лишайников на слоевищах других. Интересно, что в

большинстве случаев оба лишайника содержали один и тот же вид фотобионта или филогенетически близкие виды водорослей. Более того, слоевища некоторых лишайников содержали 2 вида фотобионтов одновременно. Такие случаи были зарегистрированы для некоторых образцов лишайников рода *Aspicilia*, *Candelariella*, *Diploschistes*, *Lepraria*, *Ramalina* и *Rhizocarpon*. Так, например, лишайник-колонизатор *Caloplaca teicholita* был ассоциирован с *Trebouxia asymmetrica*, а колонизавшие им слоевища *Circinaria contorta* и *Aspicilia cinerea* содержали 2 водоросли одновременно – *T. asymmetrica* и *T. solaris* ad int. Лишайник *Candelariella medians*, произраставший на слоевище *Circinaria contorta*, содержал 2 фотобиона – *Trebouxia decolorans* и *T. gigantea*, тогда как его хозяин был ассоциирован с *Trebouxia cf. gigantea* и *T. solaris* ad int.

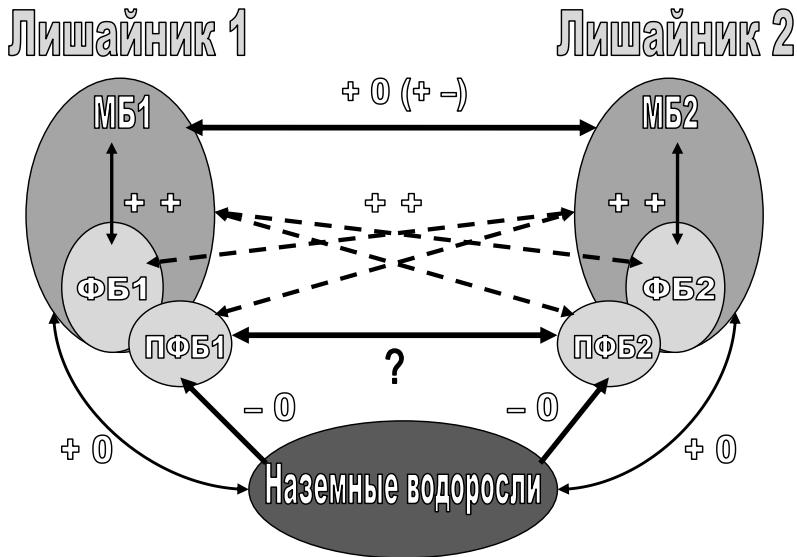


Рис. 4. Схема гипотетических взаимоотношений бионтов лишайников с облигатным фотобионтом и наземных водорослей, где: **МБ** – микробионт; **ФБ** – фотобионт; **ПФБ** – потенциальный фотобионт (например, соредии или изидии лишайника с облигатным фотобионтом).

О формировании слоевища с двумя облигатными фотобионтами одновременно, также сообщал Г. Гельмс (Helms et al. 2001). Согласно его данным, некоторые представители семейства *Physciaceae* (*Rinodina atrocinerea*, *R. tunicata* и *Rinodinella controversa*), ассоциированные *Trebouxia*, содержали в слоевище более одного фотобиона. Он также отмечал, что в результате ПЦР были получены две различные последовательности ДНК, которые при дальнейшем клонировании и сиквенировании каждой в отдельности, оказались последовательностями ITS рДНК двух различных видов рода *Trebouxia*. Однако, после уменьшения использованного для изоляции ДНК лишайникового материала до размеров одного апотеция, была получена лишь одна водорослевая последовательность ITS, которая в дальнейшем была использована для последующего анализа. Автор утверждает, что вторая последовательность ITS фотобиона принадлежала другому лишайнику, что подтверждает гипотезу относительно паразитических взаимоотношений между лишайниками с облигатным фотобионтом. В качестве другого примера можно привести лишайник *Pleurosticta acetabulum*, из слоевища которого были изолированы 2 генетически различных представителя рода *Trebouxia* (Bhattacharya et al., 1996). Таким образом, можно сделать вывод, что для лишайников с облигатным фотобионтом формирование слоевища с несколькими фотобионтами одновременно является абсолютно нормальным, что объясняется недостатком фотобиона в окружающей среде в свободно-живущем состоянии и, связанными с этим сложными конкурентными взаимоотношениями за источник фотобиона, на основании которых в жизненном цикле лишайникообразующих грибов, вероятно, была сформирована и закреплена паразитическая стадия. Выходит, что при половом и бесполом размножении спорами, жизненной стратегией лишайникообразующего гриба с облигатным фотобионтом может являться паразитизм на слоевищах других лишайников (Beck et al., 1998; Friedl, 1987; Nyati, 2006; Ott, 1987; Timdal, 1991), обусловленный конкуренцией за субстрат и владение фотобионтом. Таким образом, вероятно, взаимодействие микобионтов с облигатным фотобионтом может варьировать от коменсализма «+ 0» до

паразитизма «+ →», а при условии резкой недостачи необходимого фотобиона в окружающей среде, вероятно, и до конкуренции из-за ресурсов «← →». Оказавшись вне слоевища лишайника (например, в результате разрушения слоевища) *Trebouxia* (т.е. потенциальный фотобионт), может очень быстро угнетаться и вытесняться с субстрата свободно-живущими водорослями, которые в сравнении с ней имеют относительно высокую скорость роста и являются более стойкими по отношению к негативным факторам окружающей среды (Войцехович, Кашеваров, 2010). Такие взаимоотношения несут аменсалитический характер, потому на рисунке 4 они обозначены «← 0». Кроме того, нелихенизированная *Trebouxia* является дефицитным материалом для формирования лишайникового слоевища, что значительно уменьшает вероятность её существования в свободно-живущем состоянии в природных (пунктирные стрелки). Данные относительно какого-либо взаимодействия между различными видами фотобионтов друг на друга в литературе сегодня отсутствуют.

На ранних стадиях своего развития, в поисках более-менее подходящего фотобиона, молодой микробионт может колонизировать свободноживущие колонии наземных водорослей и использовать их в качестве временного фотобиона. Так, в работе З. Отт (Ott, 1987) были приведены примеры произрастания молодого *Xanthoria parietina* на колониях свободноживущих зелёных водорослей рода *Pleurococcus* (современное название *Desmococcus*). При этом какого-либо угнетения водоросли автором не отмечалось. Позже, после формирования зрелого слоевища, лишайники с облигатным фотобионтом могут выступать субстратом для эпифитных водорослей, предоставляя им временное укрытие от негативных факторов окружающей среды. С помощью прямого микроскопирования в трещинах и складках слоевища лишайников часто можно наблюдать разростания эпилихенофитных водорослей (Михайлук та ін. 2003; Войцехович та ін., 2009; Войцехович, 2012), которые ищут укрытие от чересмерной инсоляции и недостатка влаги. В связи с этим, взаимоотношения между свободно-живущими водорослями и

лишайникообразующими грибами могут вполне рассматриваться в рамках определения коменсализма «+ 0». Данный тип взаимоотношений в природных условиях является черезвычайно важным, так как благоприятствует более полному освоению окружающей среды и использованию её ресурсов.

Таким образом, в рассмотренной ассоциации лишайников с облигатным фотобионтом источником фотобионаста являются преимущественно другие лишайники, содержащие необходимый вид водоросли. Исключение могут составлять лишь микроскопические колонии некоторых видов *Trebouxia*, известных в свободно-живущем состоянии (например, *T. arboricola*). На ранних стадиях развития слоевища возможно использование свободноживущих наземных водорослей в качестве временного фотобионаста. В ассоциациях лишайников с облигатным фотобионтом достаточно распространённым является паразитизм одних видов лишайникообразующих грибов на других, за счет чего между лишайниками таких сообществ осуществляется постоянная циркуляция (обмен) фотобионтов рода *Trebouxia*. За счет этого, на определённых стадиях своего развития слоевище может содержать несколько фотобионтов одновременно.

## **8.2. Взаимоотношения компонентов лишайниковых сообществ с факультативным фотобионтом**

К сообществам с факультативным фотобионтом можно смело отнести ассоциации лишайников *Lecanactidetum abietinae* Hilitzer (класс *Calicio-Chrysotrichetea candelaris* With et Drehwald, порядок *Calicio-Chrysotrichetalia* With et Drehwald, подгруппа *Calicion hyperelli* Čern. & Hadač in Klika & Hadač) и *Pyrenuletum nitidae* Hilitzer (класс *Arthonio-Lecidelletea elaochromae* Drehwald, порядок *Graphidetalia scriptae* Hadač in Klika & Hadač, подгруппа *Graphidion scriptae* Ochsner), которые встречаются в лесных массивах на коре деревьев и содержат фотобионт рода *Trentepohlia*. Данные сообщества являются весьма распространёнными в лесах Литвы (Prigodina Lukošiene, 2009), Австрии (Berger,

Türk, 1995), Великобритании (Hawksworth, 1972) и США (Rose, Wolseley, 1984). В ассоциацию *Pyrenuletum nitidae* входят лишайники *Pyrenula nitida*, *Graphis scripta*, *Porina aenea* и *Opegrapha varia*; ассоциация *Lecanactidetum abietinae* характеризуется доминированием вида *Lecanactis abietina*, изредка присутствует вид *Calicium viride* (Rose, Wolseley, 1984; Doering, Piercy-Normore, 2009). К сожалению, пока нам не предоставилась возможность исследовать взаимоотношения бионтов указанных сообществ лишайников в полной мере, однако уже сегодня мы можем отметить некоторые тенденции и закономерности циркуляции факультативных фотобионтов в различных лишайниковых сообществах.

Одной из таких тенденций является произрастание вблизи или непосредственно на слоевище лишайника с факультативным фотобионтом свободноживущих колоний той же водоросли, которая является фотобионтом данного лишайника. Так, рядом с лишайниками *Arthonia radiata*, *Opegrapha varia*, *Scoliciosporum chlorococcum* и *S. umbrinum*, растущими на коре деревьев, почти всегда присутствовали водоросли, известные как фотобионты этих лишайников – *Trentepohlia umbrina*, *Apatococcus lobatus* и *Desmococcus olivaceus* (Войцехович, 2012). Интересно, что в случае с *Scoliosporum chlorococcum* слоевище лишайника визуально отличается от свободноживущих на коре колоний *Apatococcus lobatus* или *Desmococcus olivaceus*, лишь наявностью апотециев.

Из литературы известно, что во многих случаях нелихенизованные популяции водорослей встречаются в тех же биотопах, что и лишайники, в состав которых они входят (табл. 4). Цианопрокариотическая *Gloeocapsa sanguinea* и лишайник *Synalissa symphorea*, с этой же водорослью в качестве фотобиона, встречаются рядом на экспонированных каменистых склонах (Bornet, 1873; Jaag, 1945); свободноживущая водоросль *Hyella caespitosa* и лишайник *Arthopyrenia halodytes*, в состав которого она входит, оба встречаются на морских скалах и раковинах моллюсков (Klement, 1962; Swinscow, 1965; Tschermak-Woess, 1976); водоросль *Dilabifilum arthopyreniae* и

лишайникообразующий гриб *Verrucaria adriatica*, с которым она ассоциируется, были найдены на морских скалах в зоне заплеска (Tschermark-Woess, 1976).

Таким образом, для лишайникообразующих грибов, ассоциирующихся с факультативным фотобионтом, т.е. водорослью, которая способна независимо расти в свободно-живущем состоянии, в обраствании разнообразных субстратов и почве, источником фотобионаста могут выступать популяции свободноживущих наземных водорослей. Известно, что жизненный цикл тропического лишайника *Strigula* sp., проходит стадию, на которой он колонизирует свободно-живущую водоросль рода *Cephaleuros* (Chapman, Waters, 2001). Однако для некоторых видов лишайников с факультативным фотобионтом известны случаи, когда поведение микобионаста выходило за рамки симбиотических взаимоотношений и даже приводило к гибели фотобионаста (Chapman, 1976). Потому на схеме, изображенной на рис. 5, влияние микобионаста на фотобионта можно обозначить как переходное от протокооперации «+ +» до коменсализма «+ 0», а в некоторых случаях и до паразитизма лишайникообразующего гриба на водоросли «+ -». Взаимоотношения водоросли и гриба в таких ассоциациях не являются взимозависимыми (Mylllys et al., 2007; Stenroos et al., 2006; Tschermark-Woess, 1988), т.е. водоросль может существовать в природе в свободно-живущем состоянии полностью независимо от лишайникообразующего гриба. В таком состоянии её находят споры микобионаста и в такое же состояние она возвращается в случае разрушения слоевища лишайника, в котором она находится, или в случае освобождения её репродуктивных клеток (подвижных зооспор).

Кроме того, как и в ассоциациях с облигатным фотобионтом, слоевища лишайников могут выступать субстратом для эпифитных водорослей, предоставляя им временное укрытие от негативных факторов окружающей среды. В свою очередь, лишайникообразующий гриб может использовать эпифитные водоросли как дополнительные фотобионты. Известен ряд случаев, когда слоевище лишайника с факультативным фотобионтом содержало несколько водорослей одновременно. В своё время мы наблюдали, что

слоевище лишайника *Lepraria membranacea* содержало фотобионты *Stichococcus bacillaris* и *Trebouxia* sp.; слоевище *Staurothele* sp. содержало *Diplosphaera chodatii* и *Trebouxia incrusted* (Войцехович, 2012). В обоих случаях первый из указанных фотобионтов является основным, а второй – дополнительным.

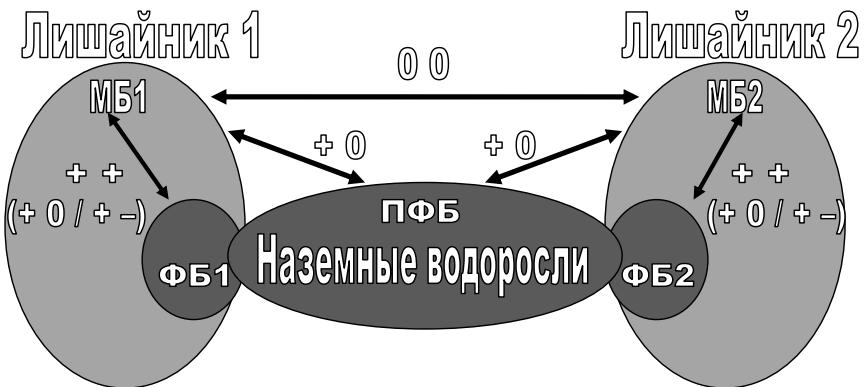


Рис. 5. Схема гипотетических взаимоотношений бионтов лишайников с факультативным фотобионтом и наземных водорослей, где: **МБ** – микробионт; **ФБ** – фотобионт; **ПФБ** – потенциальный фотобионт (свободноживущие колонии наземных водорослей).

Исследования различных видов родов *Micarea* и *Placynthiella* (Voytsekhovich et al., 2011) также показали, наличие дополнительных фотобионтов непосредственно в слоевищах лишайника (рис. 6). Из 22 исследованных образцов указанных лишайников, 17 содержали дополнительные фотобионты, причём видовой состав последних зависел как от эпилихенофитного окружения исследуемого образца, так и от фотобионтного состава лишайников, произраставших в непосредственной близости с местом сбора образцов. Также, известны случаи, когда лишайник формирует слоевище с несколькими фотобионтами одновременно (зелёной водорослью и цианопрокариотической),

причём видовой состав таких ассоциаций остаётся относительно постоянным, например, как это происходит у некоторых видов *Peltigera*, *Lobaria* и *Nephroma*, имеющих цефалодии. Существует предположение о том, что дополнительные фотобионты могут использоваться микобионтом в качестве дополнительного источника питания (как производители полисахаридов) (Voitsekhovich et al., 2011).

В данном случае, взаимодействие наземных водорослей с микобионтом лишайника можно охарактеризовать как коменсалитические «+ 0», хотя данный вопрос, по-видимому требует дальнейшего углублённого исследования.

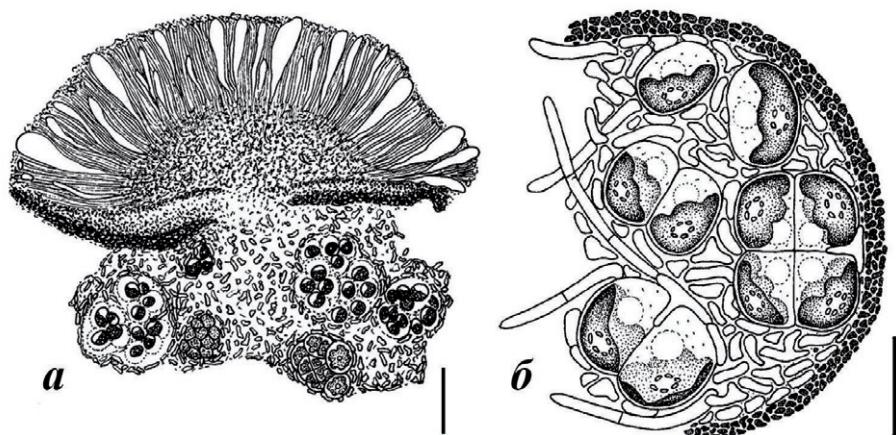


Рис. 6. Схематическое изображение срезов лишайников: а) основной и дополнительные фотобионы *Placynthiella uliginosa*, масштаб 40 мкм; б) дополнительный фотобионт *Interfilum* sp. в слоевище *Micarea*, масштаб 10 мкм (по Voitsekhovich et al., 2011).

Касательно взаимоотношений между различными микобионтами в таких сообществах лишайников, очевидно, что конкуренция за обладание фотобионтом отсутствует в связи с достаточным количеством последнего в свободно-живущем состоянии в окружении лишайника. Конкуренция за

субстрат также вряд ли имеет место, в связи с тем, что лишайники с факультативным фотобионтом, как правило, занимают биотопы, в которых конкуренты практически отсутствуют. Так, например, представители родов *Coenogonium*, *Graphis*, *Opegrapha*, *Strigula* и др. (с фотобионтом семейства Trentepohliaceae) заселяют гладкую кору и листья деревьев в тропических регионах, где занимают ведущее положение и практически не имеют конкурентов. Потому, взаимодействие микобионтов данного сообщества можно охарактеризовать как нейтральное «0 0».

**Таблица 4. Примеры совместной колонизации одних и тех же местообитаний свободноживущими и лихенизованными водорослями (согласно литературным источникам)**

Вид водоросли, найденной в свободноживущем состоянии	Лишайник, содержащий данную водоросль в качестве фотобиона	Местообитание	Литературный источник
<i>Calothrix crustacea</i> (C. Agardh) Wolle	<i>Lichina confinis</i>	Морские скалы в зоне прибоя (США)	Ahmadjian, 1962
<i>Gloeocapsa sanguinea</i> (C. Agardh) Kütz.	<i>Synalissa symphorea</i>	Каменистые склоны, (Европа)	Jaag, 1945; Schiman, 1958
<i>G. magma</i> (Bréb.) Komárek et Anagn.	<i>Peccania coralloides</i>	На каменистой почве (Крым, Карадагский ПЗ)	Войцехович, 2012
<i>Nostoc commune</i> Vaucher ex Bornet et Flahault	<i>Leptogium issatschenkii</i>	На мхах известняковых туфов Ботанического Сада (Санкт-Петербург, Россия)	Еленкин, 1922
<i>N. commune</i>	<i>Collema rupestre</i>	На щебнистой почве (Крым, Карадагский ПЗ)	Войцехович, 2012
<i>N. commune</i>	<i>Collema tenuax</i>	На щебнистой почве (Крым, Карадагский ПЗ)	Войцехович, 2012

<i>Hyella caespitosa</i> Bornet et Flahault	<i>Arthopyrenia halodytes</i>	Морские скалы и раковины моллюсков	Klement, 1962; Tschermak-Woess, 1976
<i>Dilabifilum arthopyreniae</i> (Vischer et Klement) Tschermak-Woess	<i>Verrucaria adriatica</i>	Морские скалы в зоне заплеска	Tschermak-Woess, 1976
<i>Cephaleuros</i> sp.	<i>Strigula complanata</i>	Листья тропических растений (Южная Америка)	Chapman, Waters, 2001
<i>Petroderma maculiforme</i>	<i>Verrucaria</i> sp.	Литоральная зона (Калифорния, США)	Sanders et al., 2004
<i>Diplosphaera chodatii</i>	<i>Dermatocarpon miniatum</i>	Затенённые скалистые склоны (Крым, Карадагский ПЗ)	Войцехович, 2012
<i>Coccobotrys verrucariae</i> Chodat	<i>Botrylepraria lesdanii</i>	Пещера Зухерос, Испания	Roldán, Hernández - Mariné, 2009
<i>Apatococcus lobatus</i> (Chodat) J.B. Petersen	<i>Scoliciosporum umbrinum</i>	На коре <i>Malus domestica</i> (Крым, Карадагский ПЗ)	Войцехович, 2012
<i>A. lobatus</i>	<i>Scoliciosporum chlorococcum</i>	На затенённых скалах (Крым, Карадагский ПЗ)	Войцехович, 2012
<i>Trentepohlia umbrina</i> (Kütz.) Bornet <sup>8</sup>	<i>Arthonia radiata</i> , <i>Opegrapha varia</i>	На коре <i>Malus domestica</i> (Крым, Карадагский ПЗ)	Войцехович, 2012

Таким образом, источником фотобионта для лишайниковых сообществ с факультативным фотобионтом являются свободноживущие наземные водоросли. В рамках таких сообществ время от времени происходит циркуляция фотобиона, т.е. его переход от лихенизированного состояния в свободноживущее, тогда как взаимоотношения микобионтов в сообществах лишайников с факультативным фотобионтом, вероятно, являются нейтральными.

<sup>8</sup> В результате ошибки при определении данного вида, в нашей диссертационной работе (Войцехович, 2012), данный вид был неправильно приведен как *Printzina lagenifera*.

### **8.3. Взаимоотношения компонентов лишайниковых сообществ с облигатным и факультативным фотобионтами**

Как пример указанного сообщества, можно рассматривать ассоциации лишайников карбонатных почв *Toninio-Psoreteum decipiensis* Stodiek (класс *Psoretea decipientis* Mattick ex Follm. emend. Drehwald, порядок *Psoretalia decipientis* Mattick ex Follmann, подгруппа *Toninion caeruleonigricans* Hadač (Drehwald, 1993). В такие сообщества входят лишайники как с факультативным фотобионтом (например, *Collema*, *Leptogium* и *Peccania* содержащие различные виды цианобионтов, или *Psora*, содержащая зелёную водоросль рода *Myrmecia*), так и с облигатным (*Toninia* и *Fulglesia*, содержащие виды рода *Trebouxia*).

Взаимоотношения организмов, формирующих такие сообщества, являются весьма сложными и запутанными. Вероятно, это частично связано с тем, что, как это было показано выше (рис. 4 и 5), взаимоотношения между бионтами в слоевищах лишайников с факультативным и облигатным фотобионтом существенно отличаются.

Некоторые лишайники с облигатным фотобионтом на ранних стадиях своего развития поселяются на слоевищах лишайников с факультативным фотобионтом. Так, виды рода *Toninia* (с фотобионтом *Trebouxia*) часто поселяются на слоевищах различных видов рода *Collema* (с фотобионтом *Nostoc commune*), а *Caloplaca coronata* (с фотобионтом *Trebouxia*) – на слоевице *Verrucaria* sp. (с фотобионтом *Chloroidium* sp.) (Войцехович, 2012). Из литературы также известны примеры колонизации свободноживущих популяций водорослей лишайникообразующими грибами. Большинство видов рода *Toninia*, а также некоторые виды родов *Bryonora*, *Candelariella*, *Lecanora* и *Rinodina* начинают своё развитие на лишайниках с цианобионтом (*Collema* и *Placynthium*) или на колониях свободноживущих цианопрокариот (*Stigonema* и *Gloeocapsa*), а со временем формируют слоевице с собственным фотобионтом *Trebouxia* (Poelt, Mayrhofer, 1988). Такое явление в жизненном цикле лишайников получило название «цианотрофия». Таким образом, в поисках

более-менее подходящей водоросли, молодой микобионт способен колонизировать слоевища других лишайников и колонии свободноживущих водорослей. Некоторые виды пребывают в состоянии колонизаторов или паразитов лишь до тех пор, пока вблизи слоевища не окажется источник необходимого фотобиона (например, изидии или соредии, несущие клетки фотобиона), в то время как другие могут паразитировать на своих хозяевах на протяжении всей своей жизни. Однако, в связи с тем, что в большинстве случаев определить степень воздействия таких «колонизаторов» на слоевище хозяина очень тяжело, мы не можем с уверенностью утверждать, что речь идёт именно о паразитизме, т.к. некоторые из облигатных лишайников являются всего лишь парасимбионтами. Таким образом, воздействие микобионта 1 на микобионт 2 может иметь как нейтральный характер «0 0», так и паразитический «+ -» (см. рис. 7). Учитывая, что на ранних стадиях своего развития лишайникообразующий гриб, которому необходим облигатный фотобионт, может использовать факультативный фотобионт другого лишайника, как свой собственный, то такие взаимоотношения могут иметь как позитивный характер, так и негативный.

Характер взаимоотношений между свободноживущими наземными водорослями и микобионтами лишайников с облигатным и с факультативным фотобионтом можно назвать коменсалитическим «+ 0». Однако, в отличие от потенциальных факультативных фотобионтов, способных существовать как в слоевище лишайника, так и за его пределами, потенциальный облигатный фотобионт *Trebouxia* достаточно быстро угнетается и вытесняется с субстрата свободноживущими наземными водорослями. Как уже обсуждалось выше, такие взаимоотношения наземных водорослей и потенциального фотобиона рода *Trebouxia* несут аменсалитический характер, и обозначены « - 0 » (см. рис. 7).

**Лишайник 1**  
с облигатным фотобионтом

**Лишайник 2**  
с факультативным фотобионтом

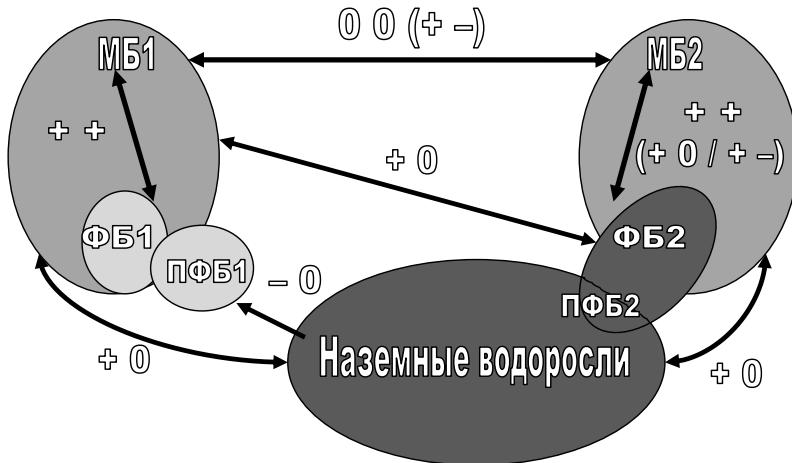


Рис. 7. Схема гипотетических взаимоотношений бионтов лишайников в сообществах с облигатным и факультативным фотобионтами, и наземных водорослей, где: **МБ** – микробионт, **ФБ** – фотобионт, **ПФБ** – потенциальный фотобионт.

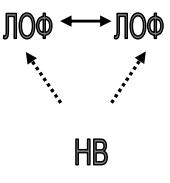
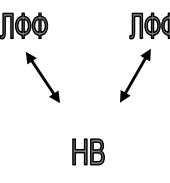
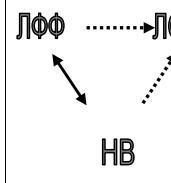
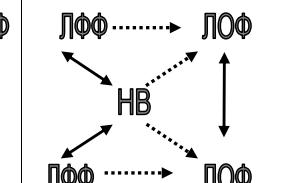
В рассмотренном нами сообществе на ранних стадиях развития слоевище лишайника с облигатным фотобионтом *Trebouxia* может поселяться на лишайниках с факультативным фотобионтом или на произрастающих неподалёку свободноживущих наземных водорослях, и использовать их в качестве временного фотобионта. Т.е. в рамках таких сообществ наблюдается циркуляция фотобионта между лишайником с факультативным фотобионтом, лишайником с облигатным фотобионтом и свободноживущими популяциями наземных водорослей.

## 8.4. Пути циркуляции фотобионта и жизненные стратегии лишайникообразующих грибов

На основе результатов собственных исследований, а также проведённом анализе литературы, нами была разработана обобщающая схема путей циркуляции фотобионтов в сообществах лишайников, представленная в табл. 5.

В сообществах лишайников с облигатным фотобионтом *Trebouxia* происходит преимущественно между лишайниками, т.е. источником фотобиона является лишайники. И лишь в порядке исключения, на ранних стадиях своего развития, микобионт может использовать популяции более-менее подходящих свободноживущих наземных водорослей в качестве временного фотобиона.

**Таблица 5. Гипотетические пути циркуляции фотобионтов в различных лишайниковых сообществах**

Сообщества лишайников с			Обобщенная схема циркуляции фотобионтов в многокомпонентных сообществах лишайников
облигатным фотобионтом	факультативным фотобионтом	облигатным и факультативным фотобионтами	
ЛОФ 	ЛФФ 	ЛФФ .....> ЛОФ 	

Условные обозначения: ЛОФ – лишайник с облигатным фотобионтом; ЛФФ – лишайник с факультативным фотобионтом; НВ – наземные водоросли; двойная стрелка – циркуляция фотобиона в обоих направлениях; пунктирная стрелка – использование водоросли в качестве временного фотобиона.

В сообществах лишайников с факультативным фотобионтом циркуляция фотобионта происходит преимущественно между лишайником и наземными водорослями. Данные об обмене фотобионтами между лишайниками с факультативным фотобионтом в литературе на сегодня отсутствуют.

В смешанных лишайниковых сообществах, в которых представлены лишайники как с облигатным, так и факультативным фотобионтом, циркуляция автотрофного компонента происходит между лишайником и свободноживущими наземными водорослями. Однако, на определённых стадиях своего развития лишайник с облигатным фотобионтом может использовать как наземные водоросли, так и автотрофный компонент лишайника с факультативным фотобионтом, в качестве временного фотобиона.

Кроме того, на основе анализа путей циркуляции фотобионтов трёх сообществ лишайников, рассмотренных выше, мы приводим обобщённую схему циркуляции фотобионтов во многокомпонентных лишайниковых сообществах. (см. табл. 5). Здесь циркуляция автотрофных компонентов осуществляется между лишайниками с факультативным фотобионтом и наземными водорослями, а также между лишайниками с облигатным фотобионтом. На определённых стадиях своего развития лишайник с облигатным фотобионтом может использовать как наземные водоросли, так и автотрофный компонент лишайников с факультативным фотобионтом, в качестве временных фотобионтов.

Таким образом, мы видим две очевидные жизненные стратегии лишайникообразующих грибов. Одна из них характерна для лишайников с облигатным фотобионтом (преимущественно с *Trebouxia*) – это склонность к коменсалитическому, а в некоторых случаях даже паразитическому способу жизни, обусловленная дефицитом свободноживущих популяций необходимой водоросли в окружающей среде. Для таких лишайников, как уже упоминалось выше, взаимоотношения между бионтами являются взаимозависимыми. Другими словами, микобионт, проявляющий высокую избирательность в отношении фотобиона, формирует характерное ему слоевище лишь тогда,

когда находит необходимую водоросль (которую чаще всего он получает из слоевища других лишайников), а в ином случае – погибает. Фотобионт, в свою очередь, произрастает преимущественно в слоевище лишайника, за пределами которой он лихенизируется другими микобионтами или эллиминируется под воздействием негативных факторов окружающей среды, а также аменсалитического воздействия со стороны наземных водорослей.

Другая жизненная стратегия, отмеченная у лишайников с факультативным фотобионтом – это использование колоний свободноживущих наземных водорослей для формирования характерного слоевища. Для таких лишайников взаимоотношения между бионтами не являются взаимозависимыми. Другими словами, микобионт, как правило, не проявляющий высокой избирательности к фотобионту, использует свободноживущие колонии более-менее совместимых с ним наземных водорослей (иногда даже несколько видов фотобионтов одновременно) для формирования слоевища. Если от черезмерного использования лишайникообразующим грибом водоросль гибнет, микобионт включает в слоевище другую более-менее подходящую водоросль из своего окружения. Водоросли, входящие в состав таких лишайников, как правило, широко распространены в свободноживущем состоянии в окружающей среде.

## **Заключение**

Таким образом, на сегодняшний день известно 157 видов водорослей-фотобионтов, большинство которых относится к Chlorophyta – 116 видов (преимущественно Trebouxiophyceae и Ulvophyceae, 73,9 % от общего разнообразия фотобионтов) и Cyanoprokaryota – 35 (Chroococcales, Nostocales и Stigonematales, 22,3 %). Большинство этих водорослей являются факультативными фотобионтами и встречаются в свободноживущем состоянии в наземных местообитаниях. Свободноживущие популяции фотобионтов и родственных водорослей, как правило, занимают те же ареалы и экологические ниши, что и лишайники с соответствующим фотобионтом. Ряд видов водорослей (из родов *Trebouxia*, *Asterochloris*, *Coccotypha* и *Pseudococcotypha*) на

данный момент известны исключительно как фотобионты лишайников. Однако, учитывая разнообразие мнений по проблеме факультативности/облигатности фотобионтов, а также недостаточную изученность экологии многих водорослей, в рамках данного обзора к облигатным фотобионтам отнесена большая часть видов родов *Trebouxia* и *Astrochloris*, остальные вышеуказанные представители рассматриваются как условно облигатные фотобионты.

Процесс лихенизации приводит к изменению морфологии и способов размножения водорослей, что проявляется в фрагментации нитей, изменении формы клеток, морфологии хлоропласта и соотношении объёмов хлоропласта и пиреноида, а также частого отсутствия жгутиковых стадий в лихенизированном состоянии. После изоляции и некоторого времени культивирования фотобионт приобретает признаки, характерные для свободноживущих популяций соответствующих видов. Получение аксеничных культур фотобионтов и микобионтов позволило успешно проводить исследования по таксономии, молекулярной филогении и релихенизации лишайников.

Сложно организованные взаимоотношения бионтов указывают на сопряжённую эволюцию компонентов лишайниковой ассоциации, которая имеет асимметричный характер, проявляющийся в «быстроте» эволюционных изменений микобиона и «медлительности» – фотобиона. Водный обмен в лишайнике и характер передачи синтезированных органических веществ полностью зависит от особенностей фотобиона, тогда как тип контактов между мико- и фотобионтом – от микобиона. Синтезированные микобионтом вторичные метаболиты лишайника осуществляют регулирующую функцию путём влияния на рост и развитие фотобиона. Ряд веществ играют существенную роль в защите клеток фотобиона от излишней инсоляции, УФ излучения и т.д., что приводит к сопряжению метаболизма обоих бионтов и функционированию ассоциации как единого организма. При этом установлено, что ультраструктура как водорослевого, так и грибного компонентов, существенных особенностей, связанных с лихенизацией, не имеет; факт обмена генами между обоими бионтами на данный момент не установлен.

Состав фотобионтов лишайниковой ассоциации тесно коррелирует с определёнными группами лишайникообразующих грибов. Не менее 55 % их видов ассоциируются с *Trebouxia* и *Asterochloris* (по прогностическим данным – до 70 %), около 40 % – с *Cyanoprokaryota*, около 8 % – с *Trentepohliales*, около 20 % – с остальными зелёными водорослями. Приведённое соотношение в сумме превышает 100 %. Это объясняется способностью некоторых лишайникообразующих грибов к формированию слоевища с несколькими фотобионтами одновременно, а также непостоянством состава фотобионтов у некоторых грибов с низкой избирательностью. Кроме основного фотобиона, в слоевище некоторых лишайников присутствуют дополнительные фотобионты (в цефалодиях), а также гимениальные и эпитециальные водоросли, состав и роль последних неизвестны. Водоросли лихеноэпифиты, использующие слоевище лишайника как субстрат для прикрепления, вероятно, могут проникать в цефалодии, гимениальный и эпитециальный слои, а также служить источником «потенциальных» фотобионтов.

Поскольку симбиотические отношения у разных групп лишайников находятся на разных ступенях специализации, их избирательность по отношению к фотобионту различна. Состав фотобионтов лишайников тесно связан с основными жизненными стратегиями лишайникообразующих грибов и, вероятно, влияет на их эколого-географические особенности. В работе приведены разработанные нами схемы гипотетических взаимоотношений компонентов лишайниковых группировок с облигатным (на примере *Trebouxia*) и факультативным фотобионтом, а также группировок, в которых представлены оба типа фотобиона. Кроме указанных схем, работа содержит обобщённую схему циркуляции фотобионтов в многокомпонентных лишайниковых группировках, на основании которой показано существование двух жизненных стратегий лишайникообразующих грибов. Согласно первой жизненной стратегии, лишайникообразующий гриб, для которого характерна высокая избирательность в отношении фотобиона, получает фотобионт из слоевища или диаспор других лишайников (характерно для лишайников с облигатным

фотобионтом *Trebouxia*). Взаимоотношения между бионтами таких лишайников являются взаимозависимыми и высокоспециализированными. Согласно второй стратегии (характерной для лишайников с фитохемативным фотобионтом), лишайникообразующий гриб, не проявляющий высокой избирательности к фотобионту, для формирования слоевища использует свободноживущие водоросли. Взаимоотношения между бионтами таких лишайников не являются в взаимозависимыми.

## **Благодарности**

Я выражаю огромную признательность моим ближайшим коллегам и учителям к.б.н. Т.И. Михайлук и к.б.н. Т.М. Дариенко, за всяческую поддержку на пути изучения фотобионтов лишайников, а также консультации и горячие дискуссии в процессе написания работы.

## **Список литературы**

- Андреева В.М. Почвенные и аэрофильные зелёные водоросли (Chlorophyta: Tetrasporales, Chlorococcales, Chlorosarcinales). – СПб.: Наука, 1998. – 351 с.
- Біохімія червоних водоростей / О.Г. Судьїна, Є.І. Шнюкова, П.О. Мушак та ін. – К., 2007. – 320 с.
- Водорості ґрунтів України (історія та методи дослідження, система, конспект флори) / І.Ю. Костіков, П.О. Романенко, Е.М. Демченко та ін. – Київ: Фітосоціоцентр, 2001. – 300 с.
- Войцехович А.А. Фотобионты и водоросли-эпифиты литофильных лишайников Берегового хребта Карадагского природного заповедника (Крым, Украина) // Актуальні проблеми ботаніки та екології. Збірка наукових праць. Вип.2. – К.: Фітосоціоцентр, 2008. – С. 46-51.
- Войцехович А.А. Водоростевий компонент лишайників Карадазького природного заповідника: Дис. ... канд. біол. нук: 03.00.05. – К., 2012. – 360 с.

*Войцехович А.А., Кашеваров Г.П.* Пигменты фотосинтетического аппарата зелёных водорослей-фотобионтов лишайников // Альгология. – 2010. – Т. 20, №3. – С. 287–299.

*Войцехович А.О., Михайлук Т.І., Дарієнко Т.М.* Водорості наземних місцезростань хребта Карагач (Карадазький природний заповідник (Україна)) // Збірник наук. праць, присв. 95-річчю Карадазької наук. станції та 30-річчю Карадазького прир. заповідника НАНУ під ред. А.В. Гаєвської, А.Л. Морозової. – Севастополь: Экосі-Гідрофізика, 2009. – С. 50–60.

*Войцехович А.А., Михайлук Т.И., Дариенко Т.М.* Фотобионты лишайников. 1: разнообразие, экологические особенности, взаимоотношения и пути совместной эволюции с микобионтом // Альгология. – 2011 а. – Т. 21, №1. — С. 3 – 26.

*Войцехович А.А., Михайлук Т.И., Дариенко Т.М.* Фотобионты лишайников. 2: происхождение и корреляция с микобионтом // Альгология. – 2011 б. – Т. 21, №2. — С. 151 – 177.

*Гудвин Т., Мерсер Э.* Введение в биохимию растений. – М.: Мир, 1986. – 1. – 392 с.

*Дарієнко Т.М., Войцехович А.О., Кондратюк С.Я.* Фотобіонти деяких представників родини Teloschistaceae // Укр. ботан. журн. – 2004. – Т. 61, №2. – С. 49–59.

*Еленкин А.А.* О новом виде лишайнике *Leptogium issatschenkii* mihi в Гл. Ботаническом Саду и новой секции этого рода образующем новый род *Pseudomallotium* mihi // Ботанические материалы Ин-та Споровых Растений Гл. Ботанического Сада Р.С.Ф.С.Р. – 1922. – Т. 1, Вып. 1-12, № 5. – С. 65–69.

*Кондратюк С.Я., Мартиненко В.Г.* Ліхеноіндикація. – Київ, Кіровоград; ТОВ «КОД», 2006. – 260 с.

*Михайлук Т.І.* Еусубаєральні водорості Канівського природного заповідника (Україна) // Укр. бот. журн. – 1999. – Т. 56, № 5. – С. 507-514.

*Михайлук Т.І., Дарієнко Т.М.* Водорості наземних місцезростань НПП «Гуцульщина» // Національний природний парк «Гуцульщина». Рослинний світ.

- Природно-заповідні території України. Рослинний світ. [Вип. 9]. – К.: Фітосоціоцентр, 2011. – С. 142–151.
- Михайлук Т.И., Дарценко Т.М., Демченко Э.Н.* Водоросли гранитных обнажений регионального ландшафтного парка “Гранитно-степное Побужье” (Николаевская обл., Украина) // Новости систематики низших растений. – Т. 37. – 2003. – С. 53–71.
- Мошкова Н.О.* Визначник прісноводних водоростей Української РСР. VI. Улотрикові й кладофорові водорості – К.: Наук.думка, 1979. – 500 с.
- Новичкова-Иванова Л.Н.* Почвенные водоросли фитоценозов Сахаро-Гобийской пустынной области. – Л.: Наука, 1980. – 256 с.
- Одум Ю.* Экология: В 2-х т. — Пер. с англ. — М.: Мир, 1986. Т. 1. — 328 с., Т. 2. — 376 с.
- Окснер А.М.* Визначник лишайників УРСР. – К.: Вид-во Акад. наук УРСР, 1937. – 341 с.
- Окснер А.М.* Определитель лишайников СССР. Вып. 2: Морфология, систематика и географическое распространение. – Л.: Наука, 1974. – 284 с.
- Окснер А.М.* Флора лишайників України. – К.: Наук. думка, 1993. – Т. 2. – 544 с.
- Ходосовцев О.Є., Кондратюк С.Я., Макарова И.И., Окснер А.Н.* Определитель лишайников России. 9. Fuscideaceae, Teloschistaceae. – СПб.: Наука. – 2004. – 339 с.
- Ahmadjian V.* Lichens // Physiology and Biochemistry of Algae / R.A. Lewin (ed.). – New York- London: Academic Press, 1962. – P. 817-822.
- Ahmadjian V.* A guide to the algae occurring as lichen symbionts: Isolation, culture, cultural physiology, and identification // Phycologia. – 1967. – Vol. 6. – P. 127–160.
- Ahmadjian V.* Lichen Synthesis // Ösrerr. Bot. Z. – 1969. – Vol. 116. – P. 306–311.
- Ahmadjian V.* Algal / fungal symbioses // Progress in Phycological Research. Vol. 1 // F.E. Round, D.J. Chapman (eds.). – Amsterdam: Elsevier Biomedical Press, 1982. – P. 179–233.
- Ahmadjian V.* The lichen alga *Trebouxia*: does it occur free-living? // Pl. Syst. Evol. – 1987. – Vol. 158. – P. 243–247.

- Ahmadjian V.* Molecular biology of lichens: a look to the future // *Symbiosis*. – 1991. – Vol. 11. – P. 249–254.
- Ahmadjian V.* The Lichen Symbiosis. – New York: John Wiley and Sons, Inc., 1993. – 250 p.
- Ahmadjian V., Heikkilä H.* The culture and synthesis of *Endocarpon pusillum* and *Staurothele clopima* // *Lichenologist*. – 1970. – Vol. 4. – P. 259–267.
- Ainsworth and Bisby's Dictionary of the Fungi* 9<sup>th</sup> edition / Eds. D.L. Hawksworth et al. – CAB Intern., 2007. – 616 p.
- Ainsworth and Bisby's Dictionary of the Fungi*. 10<sup>th</sup> edition / Eds. P.M. Kirk et al. – Trowbridge: Cromwell Press, 2008. – 771 p.
- Archibald P.A.* *Trebouxia* de Puymaly (Chlorophyceae, Chlorococcales) and *Pseudotrebouxia* gen. nov. (Chlorophyceae, Chlorococcales) // *Phycologia*. – 1975. – Vol. 14. – P. 125-137.
- Ascaso C., Valladares F., De los Rios A.* New ultrastructurel aspects of pyrenoidsof the lichen photobiont *Trebouxia* (Microthamniales, Chlorophyta) // *J. Phycol.* – 1995. – Vol. 31. – P.114–119.
- Bačkor M., Hudák J., Ziegler W., Bačkorová M.* Methods for isolation and cultivation of the eukaryotic lichen photobionts – looking for a general method. A review // *Thaiszia* – *J. Bot.*, Košice. – 1998. – Vol. 8. – P. 1–6.
- Beck A.* Photobiont inventory of a lichen community growing on heavy-metal-rich rock // *Lichenologist*. – 1999. – Vol. 31, №5. – P. 501–510.
- Beck A.* Selektivität der Symbionten schwermetalltoleranter Flechten. Ludwig-Maximilians-Universität, München.– Fischer GmbH, 2002. – 196 s.
- Beck A., Koop H.U.* Analysis of the Photobiont population in lichens using a single-cell manipulator // *Symbiosis*. – 2001. – Vol. 31. – P. 57–67.
- Beck A., Friedl T., Rambold G.* Selectivity of photobiont choice in a defined lichen community: inferences from cultural and molecular studies // *New Phytol.* – 1998. – Vol. 139. – P. 709–720.

- Beck A., Kasalicky T., Rambold G.* Myco-photobiontal selection in a Mediterranean cryptogam community with *Fulglesia fulgida* // New Phytol. – 2002. – Vol. 153. – P. 317–326.
- Beckett R.P., Kranner I., Minibayeva F.V.* Stress physiology and the symbiosis // Lichen Symbiosis / T. Nash III (ed.). – Cambridge University Press, 2008. – P. 134–151.
- Berger F., Türk R.* Die Flechtenflora im unteren Rannatal (Mühlviertel, Oberösterreich, Österreich) // Beiträge zur Naturkunde Oberösterreichs. – 1995. – Vol. 3. – S. 147–216.
- Bhattacharya D., Friedl T., Damberger S.* Nuclear-encoded rDNA group I introns: origin and phylogenetic relationships of insertion site lineages in the green algae // Mol. Biol. Evol. – 1996. – Vol. 13. – P. 978–989.
- Blaha J., Baloch E., Grube M.* High photobiont diversity associated with the euryoecious lichen-forming ascomycete *Lecanora rupicola* (Lecanoraceae, Ascomycota) // Biol. Journ. Lin. Soc. – 2006. – Vol. 88, №2. – P. 283–293.
- Bornet E.* Recherches sur les Gonidies des Lichens Ann. Sc. Nat., 5<sup>e</sup> ser., Bot. – 1873. – Vol. 17. – P. 45–110.
- Broady P.A.* Diversity, distribution and dispersal of Antarctic terrestrial algae // Biodiversity and Conservation. – 1996. – 5. – P. 1307–1335.
- Brunner U.* Ultrastructurelle und chemische Zellwanduntersuchungen an Flechten-phycobionten aus 7 Gattungen der Chlorophyceae (Chlorophytina) unter besonderer Berücksichtigung sporopollenin-ähnlicher Biopolymere. Inaugural dissertation. – Zurich, University of Zurich, 1985. – 144 s.
- Brunner U., Honegger R.* Chemical and ultrastructural studies on the distribution of sporopolleninlike biopolymers in six genera of lichen phycobionts // Can. J. Bot. – 1985. – Vol. 63. – P. 2221–2230.
- Bubrick P.* Methods for cultivating lichens and isolated bionts // CRC Handbook of Lichenology / M. Galun, (ed.). – Boca Raton, Fla.: CRC Press, 1989.– P. 127–138.
- Bubrick P., Galun M., Frensdorff A.* Observations on free-living *Trebouxia* de Puymaly and *Pseudotrebouxia* Archibald, and evidence that both symbionts from

*Xanthoria parietina* (L.) Th. Fr. can be found free-living in nature // New Phytologist. – 1984. – Vol. 97. – P. 455–462.

*Büdel B., Henssen A.* *Chroococcidiopsis* (Cyanophyceae), a phycobiont in the lichen family *Lichinaceae* // Phycologia. – 1983. – Vol. 22, №4. – P. 367–375.

*Büdel B., Lange O.L.* Water status of green and blue-green phycobionts in lichen thalli after hydration by water vapor uptake: do they become turgid? // Bot. Acta. – 1991. – Vol. 104. – P. 361–366.

*Büdel B., Darienko T., Deutschwitz K., Dojani S., Friedl T., Mohr K., Salisch M., Reisser W., Weber B.* Southern African Biological Soil Crusts are Ubiquitous and Highly Diverse in Drylands, Being Restricted by Rainfall Frequency // Microb. Ecology. – 2009. – Vol. 57, №2. – P. 229–247.

*Català Garcia S., Del Campo E. M., Barreno E., Garcia-Breijo F. G., Reig-Arminana J., Casano L. M.* Development of complementary molecular markers seems crucial to detect the coexistence of different *Trebouxia* taxa in a single lichen thallus / The 7<sup>th</sup> IAL Symposium 2012. Lichens: from genome to ecosystems in a changing world (9<sup>th</sup> – 13<sup>th</sup> January 2012, Chaophya Park Hotel, Bangkok, Thailand). Abstract. – 2012. – p. 80.

*Chapman R.L.* Ultrastructural investigation on the foliicolous pyrenocarpous lichen *Strigula elegans* (Fee) Müll. Arg. // Phycologia. – 1976. – Vol. 67. – P. 191–196.

*Chapman R.L., Henk M.C.* Phragmoplasts in cytokinesis of *Cephaleuros parasiticus* (Chlorophyta) vegetative cells // J. Phycol. – 1986. – Vol. 22. – P. 83–88.

*Chapman R.L., Waters D.A.* Lichenization of the Trentepohliales – complex algae and odd relationships // Symbiosis: Mechanisms and Model Systems / J. Seckbach (Ed.). – Kluwer Academic Press, 2001. – P. 361–371.

*Dahkild A., Källersjö M., Lohtander K., Tehler A.* Photobiont diversity in the Physciaceae (Lecanorales) // Bryologist. – 2001. – Vol. 104, №4. – P. 527–536.

*Darienko T., Friedl T., Zufall-Roth E., Mudimu O., Beck A., Schumann R., Karsten U.* Taxonomic revision of common aerophilic coccoid green alga previously assigned to *Chlorella* (Chlorophyta, Trebouxiophyceae) // Algal Culture Collection 2008. Programme and Abstracts (9-10 June 2008, Oban, UK). – 2008. – P. 22–23.

*Darienko T., Gustavs L., Mudimu O., Menendes C., Schumann R., Karsten U., Friedl T., Pröschold T.* *Chloroidium*, a common terrestrial coccoid green alga previously assigned to *Chlorella* (Trebouxiophyceae, Chlorophyta) // Eur. J. Phycol. – 2010. – Vol. 45, №1. – P. 79–95.

*Deason T.R., Bold H.C.* Phycological Studies I. Exploratory Studies of Texas Soil Algae. – University of Texas, 1960. – 70 p.

*Degelius G.* The lichen genus *Collema* in Europe // Symb. Bot. Upsal. – 1954. – Vol. 13, №2. – P. 1–499.

*De Priest P.* Early Molecular Investigations of Lichen-Forming Symbionts: 1986–2001 // Annu. Rev. Microbiol. – 2004. – Vol. 58. – P. 273–301.

*Doering M., Piercey-Normore M.* Genetically divergent algae shape an epiphytic lichen community on Jack Pine Manitoba // Lichenologist. – 2009. – Vol. 41, №1. – P. 69–80.

*Drehwald U.* Die Pflanzengesellschaften Niedersachsens-Flechtengesellschaften // Naturschutz Landschaftspflege Niedersachsen. – 1993. – Vol. 20, №10. – S. 1–124.

*Elix J., Stocker-Wörgötter E.* Biochemistry and secondary metabolites // The Lichen Symbiosis / T. Nash III (ed.). – Cambridge University Press, 2008. – P. 104–133.

*Ettl H., Gärtner G.* Syllabus der Boden-, Luft-, und Flechtenalgen. – Stuttgart, Jena, New York: Gustav Fischer, 1995. – 710 s.

*Feige G.B., Jansen M.* Basic carbon and nitrogen metabolism of lichens // Algae and Symbioses: Plants, Animals, Fungi, Viruses. Interactions Explored / W. Reisser, (ed.). – Bristol: Biopress Ltd., 1992. – P. 277–299.

*Friedl T.* Thallus development and phycobionts of the parasitic lichen *Diploschistes muscorum* // Lichenologist. – 1987. – Vol. 19. – P. 183–191.

*Friedl T.* Comparative ultrastructure of pyrenoids in *Trebouxia* (Microthamniales, Chlorophyta) // Pl. Syst. Evol. – 1989. – Vol. 164. – P. 145–159.

*Friedl T., Büdel B.* Photobionts // The Lichen Symbiosis / T. Nash III (ed.). – Cambridge University Press, 2008. – P. 9–26.

*Friedl T., Gärtner G.* *Trebouxia* (Pleurostrales, Chlorophyta) as a phycobiont in the lichen genus *Diploschistes* // Arch. Protistenk. – 1988. – Vol. 135. – P. 147–158.

- Friedl T., Besendahl A., Pfeiffer P., Bhattacharya D.* The distribution of group I introns in lichen algae suggests that lichenization facilitates intron lateral transfer // Mol. Phyl. Evol. – 2000. – Vol. 14. – P. 342–352.
- Galloway D.J.* Lichen biogeography // The Lichen Symbiosis / T. Nash III (ed.). – Cambridge University Press, 2008. – P. 315–335.
- Galun M., Paran N., Ben-Shaul Y.* Electron microscope study on the lichen *Dermatocarpon hepaticum* (Ach.) Th. Fr. // Protoplasma. – 1971. – Vol. 73. – P. 457–468.
- Gärtner G.* Die Gattung *Trebouxia* Puymaly (Chlorellales, Chlorophyceae) // Arch. Hydrobiol. Suppl. Algol. Studies. – 1985. – Vol. 71, №4. – S. 495–548.
- Garty J.* Re-establishment of lichens on chalk rocks after a forest fire // Fire in Ecosystem Dynamics. – 1990. – P. 77–84.
- Geitler L.* Beiträge zur Kenntnis der Flechten-symbiose I-III // Arch. Protistenk. – 1933. – Vol. 80. – S. 378–409.
- Geitler L.* *Clavaria mucida* eine extratropische Basidiolichene // Biologisches Zentralblatt Band. – 1955. – Vol. 74. – S. 145–159.
- Geitler L.* Schizophyceen II. Umgearbeitete Aflage // Encyclopedia of Plant Anatomy / W. Zimmermann, P. Ozenda (eds.). – Berlin: Borntraeger, 1960. – P. 98–112.
- Geitler L.* Über die Flechtenalge *Myrmecia biatorellae* // Osterr. Bot. Z. – 1962. – Vol. 109. – S. 41–47.
- Geitler L.* Über Haustorien bei Flechten und über *Myrmecia biatorellae* in *Psora globifera* // Osterr. Bot. Z. – 1963. – Vol. 110. – S. 270–276.
- Gorbushina A.A., Beck A., Schulte A.* Microcolonial rock inhabiting fungi and lichen photobionts: evidence for mutualistic interactions // Mycol. Res. – 2006. – Vol. 109. – P. 1288–1296.
- Goward T.* Twelve Readings on the Lichen Thallus. VII. Species // Evansia. – 2009. – Vol. 26, №4. – P. 153–162.
- Greenhalgh G.N., Anglesea D.* The distribution of algal cells in lichen thalli // Lichenologist. – 1979. – Vol. 11, №3. – P. 283–292.

*Guzow-Kzheminska B.* Photobiont flexibility in the lichen *Protoparmeliopsis muralis* as revealed by ITS rDNA analyses // Lichenologist. – 2006. – Vol. 38, №5. – P. 469–476.

*Hafellner J., Poelt J.* Der “Flechtenparasit” *Buellia pulverulenta* – eine bleibend interne parasitische Flechte // Phyton [Austria]. – 1980. – Vol. 20. – S. 129–133.

*Hájek J., Váczí P., Batrák M., Smejkal L., Lipavská H.* Cryoprotective role of ribitol in *Xanthoparmelia somloensis* // Biologia Plantarum. – 2009. – Vol. 53, №4. – P. 677–684.

*Hauck M., Helms G., Friedl T.* Photobiont selectivity in the epiphytic lichens *Hypogymnia physodes* and *Lecanora conizaeoides* // Lichenologist. – 2007. – Vol. 31, №2. – P. 195–204.

*Hawksworth D.L.* The Natural History of Slapton Ley Nature Reserve IV. Lichens // Field Studies. – 1972. – Vol. 3. – P. 535 – 578.

*Helms G., Friedl T., Rambold G., Mayrhofer H.* Identification of photobionts from the lichen family Physciaceae using algal-specific ITS rDNA sequencing // Lichenologist. – 2001. – Vol. 33. – P. 73–86.

*Helms G.* Taxonomy and symbiosis in associations of Physciaceae and *Trebouxia*. Dissertation. – University of Göttingen, Germany, 2003. – 155 p.

*Hérisset A.* Demonstration experimentale du rôle du *Trentepohlia umbrina* (Kg.) Born. dans la synthèse des Graphidées corticales // C.R. Acad. Sci. – 1946. – Vol. 222. – P. 100–108.

*Hibbett, D.S., Binder, M., Bischoff, J.F., et al.* A higher-level phylogenetic classification of the Fungi // Mycological Research. – 2007. – Vol. 111. – P. 509–547.

*Hildreth, K.C., Ahmadjian, V.* A study of *Trebouxia* and *Pseudotrebouxia* isolates from different lichens // Lichenologist. – 1981. – Vol. 13. – P. 65–86.

*Hill D.* Asymmetric Co-evolution in the Lichen Symbiosis Caused by a Limited Capacity for Adaptation in the Photobiont // Bot. Rev. – 2009. – Vol. 75. – P. 326–338.

*Hoffmann L.* Algae of terrestrial habitats // Bot. Rev. – 1989. – Vol. 55. – P. 77–105.

*Hofstetter V., Miadlikowska J., Kauff F., Lutzoni F.* Phylogenetic comparison of

protein-coding versus ribosomal RNA-coding sequence data: A case study of the Lecanoromycetes (Ascomycota) // Molecular Phyl. Evol. – 2007. – Vol. 44. – P. 412–426.

*Högnabba F.* Molecular phylogeny of the genus *Stereocaulon* (Stereocaulaceae, lichenized ascomycetes) // Mycological Research. – 2006. – Vol. 110. – P. 1080–1092.

*Honegger R.* Cytological aspects of the mycobiont-phycobiont relationship in lichens // Lichenologist. – 1984. – Vol. 16, №2. – P. 111–127.

*Honegger R.* Fine structure of different types of symbiotic relationships in lichens // Lichen Physiology and Cell Biology / D.H. Brown (ed). – New York: Plenum Press, 1985. – P. 287–302.

*Honegger R.* Questions about pattern formation in the algal layer of lichens with stratified (heteromerous) thalli // Progress and Problems in Lichenology in Eighties / E. Peveling (ed). – Bibl. Lichenol. – 1987. – Vol. 25. – P. 59–71.

*Honegger R.* Functional aspects of the lichen symbiosis // Annu. Rev. Plant Mol.Biol. – 1991. – Vol. 42. – P. 553–578.

*Honegger R.* Water relations in lichens // Fungi in the Environment / G.M.Gadd, S.C.Watkinson, P. Dyer (eds.). – Cambridge Univ. Press, 2006. – P. 185–200.

*Honegger R.* Mycobionts // The Lichen Symbiosis / T. Nash III (ed.). – Cambridge University Press, 2008. – P. 27–39.

*Honegger R.* *Zippler U., Gansner H., Scherrer S.* Mating systems in the genus *Xanthoria* (lichen-forming ascomycetes) // Mycological Research. – 2004. – Vol. 108. – P. 480–488.

*Ihda T., Nakano T., Yoshimura I., Iwatsuki Z.* Phycobionts isolated from Japanese species of *Anzia* (Lichenes) // Arch. Protistenk. – 1993. – Vol. 143. – P. 163–172.

*Jaag O.* *Coccomyxa* Schmidle. Monographie einer Algengattung. // Beitr. Kryptogamenfl. Schweiz. Bot. Ges. – 1933. – Vol. 42. – 132 s.

*Jaag O.* Untersuchungen über die Vegetation und Biologie der Algen des nackten Gesteins in den Alpen, im Jura und im schweizerischen Mittelland // Beitr. Krypt.-fl. Schweiz. – 1945. – Vol. 9, №3. – S. 1–560.

*Kinraide W.T.B., Ahmadjian V.* The effects of usnic acid on physiology of two cultured species of the lichen alga *Trebouxia* Puym. // Lichenologist. – 1970. – 4. – P.234-247.

*Klement O.* Eine Flechte auf lebenden Schnecken // Ber. Naturhist. Ges. Hannover. – 1962. – Vol. 106. – S. 57–63.

*Komárek J., Anagnostidis K.* Cyanoprokaryota – 1. Teil: Chroococcales / Süßwasserflora von Mitteleuropa, Bd. 19/1.– Heidelberg, Berlin: Spectrum, Akad. Verl., 1998. – 548 s.

*Komárek J., Anagnostidis K.* Cyanoprokaryota. 2 – Oscillatoriales / Süßwasserflora von Mitteleuropa, Bd. 19/2. – München: Spectrum, Akad. Verl., 2005. – 759 s.

*Kondratyuk S.Ya., Popova L.P., Lackovičová A., Pišút I.A.* A Catalogue of the Eastern Carpathian Lichens. – Kiev-Bratislava, 2003. – 264 p.

*König J., Peveling E.* Vorkommen von Sporopollenin in der Zellwand des Phycobionten *Trebouxia* // Z. Pflanzenphysiol. – 1980. – Vol. 98. – S. 459–464.

*König J., Peveling E.* Cell walls of the phycobionts *Trebouxia* and *Pseudotrebouxia*: constituents and their location // Lichenologist. – 1984. – Vol. 16. – P. 129–144.

*Kroken S., Taylor J.W.* Phylogenetic species, reproductive mode, and specificity of the green alga *Trebouxia* forming lichens with genus *Letharia* // Bryologist. – 2000. – Vol. 103, №4. – P. 645–660.

*Lakastos M., Rascher U., Büdel B.* Functional characteristics of corticolous lichens in the understory of a tropical lowland rain forest // New Phytologist. – 2006. – Vol. 172, №4. – P. 679–695.

*Lamb I.M.* On the morphology, phylogeny, and taxonomy of the lichen genus *Stereocaulon* // Can. J. Bot. – 1951. – Vol. 29. – P. 522 – 536.

*Lange O.L., Belnap J., Reichenberger H.* Photosynthesis of the cyanobacterial soil-crust lichen *Collema tenax* from arid lands in southern Utah, USA: role of water content on light and temperature responses of CO<sub>2</sub> exchange // Functional Ecology. – 1998. – Vol. 12. – P. 195–202.

*Lange O.L., Green A., Melzer B., Meyer A., Zellner H.* Water relations and CO<sub>2</sub> exchange of the terrestrial lichen *Teloschistes capensis* in the Namib fog desert:

Measurements during two seasons in the field and under controlled conditions // Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants. – 2006. – Vol. 201, №4. – P. 268–280.

*Linkola K.* Kulturen mit *Nostoc*-Gonidien der *Peltigera*-Arten // Ann. Soc. Zool. Bot. Fenn. Vanamo. – 1920. – Vol. 1. – S. 1–10.

*Lohtander K., Oksanen I., Rikkinen J.* Genetic diversity of green algal and cyanobacterial photobionts in *Nephroma* (Peltigerales) // Lichenologist. – 2003. – Vol. 35. – P. 325–339.

*Lopes-Bautista J.M., Rindi F., Casamatta D.* The systematics of subaerial algae // Algae and Cyanobacteria in Extreme Environments / J. Seckbach (ed.). – 2008. – P. 599–617.

*Matthews S., Tucker S., Chapman R.* Ultrastructural features of mycobionts and trentepohliaceous phycobionts in selected subtropical crustose lichens // Bot. Gaz. – 1989. – Vol. 150, №4. – P. 417–438.

*Meier J.L., Chapman R.L.* Ultrastructure of the lichen *Coenogonium interplexum* Nyl. // Amer. J. Bot. – 1983. – Vol. 70. – P. 400–407.

*Melkonian M., Peveling E.* Zoospore ultrastructure in species of *Trebouxia* and *Pseudotrebouxia* (Chlorophyta) // Pl. Syst. Evol. – 1988. – Vol. 158. – P. 183–210.

*Mikhailyuk T.I., Demchenko E.M., Kondratyuk S.Ya.* Algae of granite outcrops from the left bank of the river Pivdennyi Bug (Ukraine) // Biologia, Bratislava. – 2003. – Vol. 58, №4. – P. 589–601.

*Mikhailyuk T., Kondratyuk S.* Epiphytic algae of some lichen species // XVII Intern. Bot. Congr. - Abstracts. – Vienna, Austria (17-23 July 2005). – P. 445.

*Moe R.* *Verrucaria traversiae* sp. nov., a marine lichen with a brown algal photobiont // Bulletin of the California Lichen Society. – 1997. – Vol. 4. – P. 7–11.

*Mukhtar A., Garty J., Galun M.* Does the lichen alga *Trebouxia* occur free-living in nature: further immunological evidence // Symbiosis. – 1994. – Vol. 17. – P. 247–253

*Mylllys M., Stenroos S., Thell A., Kuusinen M.* High cyanobiont selectivity of epiphytic lichens in old growth boreal forest of Finland // New Phytologist. – 2007. – Vol. 173. – P. 621–629.

- Nägeli C.* Gattungen einzelliger Algen, physiologisch und systematisch bearbeitet // Zürich. Friedrich Schulthess. – 1849. – 139 S.
- Nakano T.* Some aerial and soil algae from the Ishizuchi mountains // *Hikobia*. – 1971. – Vol. 6. – P. 139–152.
- Nakano T.* Phycobionts of some Japanese species of the Graphidaceae // *Lichenologist*. – 1988. – Vol. 20, № 4. – P. 353–360.
- Nienow J.A.* Ecology of subaerial algae // *Nova Hedwigia*. – 1996. – Vol. 112. – P. 537–552.
- Nyati Sh.* Photobiont Diversity in Teloschistaceae (Lecanoromycetes) / Erlangung der naturwissenschaftlichen Doktorwürde. – Univ. Zürich, 2006. – 130 p.
- Oberwinkler F.* Fungus-alga interactions in basidiolichens // *Nova Hedwigia*. – 1984. – Vol. 79. – P. 739–774.
- O'Brien H.E., Miadlikowska J., Lutzoni F.* Assessing host specialization in the symbiotic cyanobacteria associated with four closely related species of the lichen fungus *Peltigera* // *Eur. J. Phycol.* – 2005. – Vol. 40. – P. 363–378.
- Ohmura Y., Kawachi M., Kasai F., Watanabe M.M., Takeshita S.* Genetic combinations of symbionts in a vegetatively reproducing lichen *Parmotrema tinctorum*, based on ITS sequences // *Bryologist*. – 2006. – Vol. 109. – P. 43–59.
- Opanowicz M., Grube M.* Photobiont genetic variation in *Flavocetraria nivalis* from Poland (Parmeliaceae, lichenized Ascomycota) // *Lichenologist*. – 2004. – Vol. 36. – P. 125–131.
- Ott S.* Reproductive strategies in lichens // Progress and problems in lichenology in the eighties / E. Peveling (ed.). – Bibliotheca Lichenologica. – 1987. – Vol. 25. – P. 81–93.
- Ott S., Meier T., Jahns H.M.* Development, regeneration, and parasitic interactions between the lichens *Fulgensia bracteata* and *Toninia caeruleonigricans* // *Canad. J. Bot.* – 1995. – Vol. 73. – P. 595–602.
- Palmqvist K.* Carbon economy in lichens // *New Phytol.* – 2000. – Vol. 148. – P. 11–36.

- Peksa O., Škaloud P.* Changes in chloroplast structure in lichenized algae // *Symbiosis*. – 2008. – Vol. 46. – P. 1–8.
- Peveling E.* Fine structure // *The Lichens* / V. Ahmadjian, M.A. Hale (eds.). – New York, London: Academic Press, 1973. – P. 147–182.
- Piercey-Normore M., De Priest P.T.* Algal switching among lichen symbioses // *Amer. J. Bot.* – 2001. – Vol. 88, №8. – P. 1490–1498.
- Poelt J.* Über parasitische Flechten. II // *Planta*. – 1958. – Vol. 51. – S. 288 – 307.
- Poelt J.* Parasitische Flechten III // *Oesterreich. Bot. Zeitschr.* – 1962. – Vol. 109. – S. 521–528.
- Poelt J.* Das Konzept der Artenpaare bei der Flechten // *Dtsch. Bot. Ges. Neue Folge*. – 1970. – Vol. 4. – S. 187–198.
- Poelt J.* Die taxonomische Behandlung von Artenpaaren bei den Flechten // *Bot. Notis*. – 1972. – Vol. 25, №1. – S. 77– 81.
- Poelt J.* Die parasitische Flechte *Lecidea insidiosa* umd ihre Biologie // *Plant Syst. Evol.* – 1974. – Vol. 123. – S. 25 – 34.
- Poelt J., Mayrhofer H.* Über Cyanotrophie bei Flechten // *Pl. Syst. Evol.* – 1988. – Vol. 158. – S. 265 – 281.
- Prigodina Lukošiene I., Naujalis J.R.* Rare lichen associations on common oak (*Quercus robur*) in Lithuania // *Biologia*. – 2009. – Vol. 64. – P. 48–52.
- Puymaly A.* Le *Chlorococcus humicola* (Nägeli) Rabenh. // *Rev. algolog.* – 1924. – 1. – P. 107–114.
- Rands D.G., Davis J.S.* Observations on lichenized and free-living *Physolinum* (Chlorophyta, Trentepohliaceae) // *J. Phycol.* – 1993. – Vol. 29. – P. 819–825.
- Raths H.* Experimentelle Untersuchungen mit Flechtengonidien aus der Familie der Caliciaceen // *Ber. der Schweiz. Bot. Ges.* – 1938. – Vol. 48. – S. 13–30.
- Rindi F., Guiry M.D.* Composition and spatial variability of terrestrial algal assemblages occurring at the bases of urban walls in Europe // *Phycologia*. – 2004. – Vol. 43, №3. – P. 225–235.

- Rindi F., Allali H.A., Lam D.W., Lopez-Bautista M.* An overview of the Biodiversity and Biogeography of Terrestrial Green Algae // Biodiversity Hotspots / V. Rescingo et al. (eds.). – Nova Science Publ., Inc. – 2009. – P. 1–25.
- Roldán M., Hernández - Mariné M.* Exploring the secrets of the three - dimensional architecture of phototrophic biofilms in caves // Int. J. Speleol. – 2009. – Vol. 38. – P. 37 – 49.
- Romeike J., Friedl T., Helms G., Ott S.* Genetic diversity of algal and fungal partners in four species of *Umbilicaria* (lichenized ascomycetes) along a transect of the Antarctic Peninsula // Mol. Biol. Evol. – 2002. – Vol. 19. – P. 1209–1217.
- Rose F., Wolseley P.A.* Nettlecombe Park – its history and its epiphytic lichens: an attempt at correlation // Fiels Studies. – 1984. – Vol. 6. – P. 117 – 148.
- Sanders W.B.* Bacteria, algae, and phycobionts: maintaining useful concepts and terminology // Lichenologist. – 2004. – Vol. 36, №5. – P. 269–275.
- Sanders W.B., Moe R.L., Ascaso C.* The intertidal marine lichen formed by the pyrenomycete fungus *Verrucaria traversiae* (Ascomycotina) and the brown alga *Petroderma maculiforme* (Phaeophyceae): Thallus organization and symbiont interaction // Amer. J. Bot. – 2004. – Vol. 91. – P. 511–522.
- Santesson R.* Foliicolous lichens I. A revision of the taxonomy of the obligately foliicolous, lichenized fungi // Symb. bot. upsal. – 1952. – Vol. 12, №1. – P. 1–590.
- Schaper T.* Komplexe Interaktionsmuster und die Dynamik von Entwicklungsprozessen in Flechtenökosystemen. PhD thesis. – Heinrich-Heine-Universität, Düsseldorf, 2003. – 211 s.
- Schaper T., Ott S.* Photobiont Selectivity and Interspecific Interactions in Lichen Communities. I. Culture Experiments with the Mycobiont *Fulgensia bracteata* // Plant Biology. – 2003. – Vol. 5. – P. 1–10.
- Scheidiger C.* A revision of European saxicolous species of the genus *Buellia* De Not. and formerly included genera // Lichenologist. – 1993. – Vol. 25, №4. – P. 315 – 364.
- Schiman H.* Beiträge zur Lebensbeschichte homoeomerer und heteromerer Cyanophycean-Flechten // Öst. bot. Z. – 1958. – Vol. 104. – S. 409–430.

- Schiman H.* Über die Entwicklungsmöglichkeiten von *Leptosira thrombii* Tschermak-Woess als Algenkomponente in der Flechte *Thrombium epigaeum* // Öst. bot. Z. – 1961. – Vol. 108. – S. 1–4.
- Siefemann-Harms D.* The light-harvesting and protecting functions of carotenoids in photosynthetic membranes // Ibid. – 1987. – Vol. 69, № 3. – P. 561–568.
- Skaloud P., Peksa O.* Comparative study of chloroplast morphology and ontogeny in *Astrochloris* // Biologia. – 2008. – Vol. 63. – P. 869–876.
- Skaloud P., Peksa O.* Evolutionary inferences based on ITS rDNA and actin sequences reveal extensive diversity of the common lichen alga *Astrochloris* (Trebouxiophyceae, Chlorophyta) // Mol. Phyl. and Evol. – 2010. – Vol. 54. – P. 36–46.
- Skuja H., Ore M.* Die Flechte *Coenogonium nigrum* (Huds.) Zahlbr. und ihre Gonidien // Acta Horti Bot. Univ. Latviensis. – 1933. – Vol. 8. – S. 21 – 26.
- Stenroos S., Högnabba F., Myllys L., Hyvönen J., Thell A.* High selectivity in symbiotic associations of lichenized ascomycetes and cyanobacteria // Cladistics. – 2006. – Vol. 22. – P. 230–238.
- Swinscow T.D.V.* Pyrenocarpous lichens: 8. The marine species of *Arthopyrenia* in the British Isles // Lichenologist. – 1965. – Vol. 3. – P. 55– 64.
- Timdal E.A.* A monograph of the genus *Toninia* (Lecideaceae, Ascomycetes) // Opera Bot. – 1991. – Vol. 110. – P. 1–137.
- Treboux O.* Infektionsversuche mit parasitischen Pilzen. III // Ann. Mycol. – 1912. – Vol. X. – S. 557 – 563.
- The Lichen Flora of Great Britain and Ireland / O.W. Purvis, B.J. Coppins, D.L. Hawksworth et al. (eds.).* – London: Nat. Hist. Mus. Publ, 1992. – 710 p.
- Tschermak E.* Untersuchungen über die Beziehungen von Pilz und Alge im Flechtenthallus // Öst. bot. Z. – 1941. – Vol. 90. – S. 233–307.
- Tschermak-Woess E.* Algal Taxonomy and the Taxonomy of Lichens: the Phycobiont of *Verrucaria adriatica* // Lichenology: Progress and Problems / D.H. Brown, D.L. Hawksworth, R.H. Bailey, (eds.). – London: Academic Press, 1976. – P. 79–88.

- Tschermak-Woess E.* *Myrmecia reticulata* as a phycobiont and free-living *Trebouxia* – the problem of *Stenocybe septata* // Lichenologist. – 1978. – Vol. 10. – P. 69–79.
- Tschermak-Woess E.* *Elliptochloris bilobata*, gen. et spec. nov., der Phycobiont von *Catolechia wahlenbergii* // Plant Syst. Evol. – 1980. – Vol. 136. – 63–72 S.
- Tschermak-Woess E.* Über die weite Verbreitung lichenisierter Sippen von *Dictyochloropsis* und die systematische Stellung von *Myrmecia reticulata* (Chlorophyta) // Plant. Syst. Evol. – 1984. – Vol. 147. – S. 299 – 307.
- Tschermak-Woess E.* The algal partner // CRC Handbook of Lichenology / M. Galun, ed. – Boca Raton, Fla.: CRC Press, 1988. – P. 39–92.
- Tschermak-Woess E.* Developmental studies in trebouxioid algae and taxonomical consequences // Ibid. – 1989a. – Vol. 164. – P. 161–195.
- Tschermak-Woess E., Plessl A.* Über zweierlei Typen der sukzedanen Teilung und ein auffallendes Teilungsverhalten des Chromatophors bei einer neuen Protococcale *Myrmecia pyriformis* // Österr. Bot. Z. – 1948. – Vol. 95. – S. 103–109.
- Uyenko F.R.* Studies of some lichenized *Trentepohlia* associated in lichen thalli with *Coenogonium* // Trans. Am. microsc. Soc. – 1965. – Vol. 84. – P. 1–14.
- Van den Hoek C., Mann D.G., Jahns H.M.* Algae: an introduction to phycology. – United Kingdom, Cambridge: Univ. Press, 1995. – 628 p.
- Vinogradova O.N., Kovalenko O.V., Wasser S.P., Nevo E., Tsarenko P.M., Stupina V.V., Kondratyuk E.S.* Algae of the Mount Carmel National Park (Israel) // Альгология. – 1995. – Vol. 5, №2. – P. 178–192.
- Vischer B.* Reproduction und systematische Stellung einiger Rinden- und Bodenalgen // Schweizerische Zeitschrift für Hydrologie. – 1960. – Vol. XXII. – S. 329–349.
- Vitikainen O.* Taxonomic revision of *Peltigera* (lichenized Ascomycotina) in Europe // Acta Bot. Fennica. – 1994. – Vol. 152. – P. 1–96.
- Voytsekhovich A., Dymytrova L., Nadyeina O.* Photobiont composition of some taxa of the genera *Micarea* and *Placynthiella* (Lecanoromycetes, lichenized Ascomycota) from Ukraine // Folia Cryptogamica Estonica. – 2011. – Vol. 48. – P. 135–148.
- Wasser S.P., Nevo E., Vinogradova O.N., Navrotskaya I.L., Ellanskaya I.A., Volz P.A., Kovalenko O.V., Virchenko V.M., Tsarenko P.M., Kondratyuk S.Ya.,*

*Stupina V.V.* Contribution to study of algae, fungi and mosses in „Evolution Canyon“ at Nahal Oren, mount Carmel natural preserve, Israel // Укр. ботан. журн. – 1995. – Vol. 52, №3. – P. 354–371.

*Wynne L.* Life history and systematic studies of some pacific North American Phaeophyceae (brown algae) // Univ. Calif. Publ. Bot. – 1969. – Vol. 50. – P. 1–16.

*Yahr R., Vilgalys R., DePriest P.T.* Strong fungal specificity and selectivity for algal symbionts in Florida scrub *Cladonia* lichens // Molecular Ecology. – 2004. – Vol. 13. – P. 3367–3378.

*Zeitler I.* Untersuchungen über die Morphologie, Entwicklungsgeschichte und Systematik von Flechtengonidien // Österr. Bot. Z. – 1954. – Vol. 101. – S. 453–483.

*Zoller S., Lutzoni F.* Slow algae, fast fungi: exceptionally high nucleotide substitution rate differences between lichenized fungi *Omphalina* and their symbiotic green algae *Coccomyxa* // Mol. Phyl. Evol. – 2003. – Vol. 29. – P. 629–640.







MoreBooks!  
publishing



# yes i want morebooks!

Покупайте Ваши книги быстро и без посредников он-лайн – в одном из самых быстрорастущих книжных он-лайн магазинов! окружающей среде благодаря технологии Печати-на-Заказ.

Покупайте Ваши книги на  
**www.more-books.ru**

---

Buy your books fast and straightforward online - at one of world's fastest growing online book stores! Environmentally sound due to Print-on-Demand technologies.

Buy your books online at  
**www.get-morebooks.com**



VDM Verlagsservicegesellschaft mbH

Heinrich-Böcking-Str. 6-8  
D - 66121 Saarbrücken

Telefon: +49 681 3720 174  
Telefax: +49 681 3720 1749

info@vdm-vsg.de  
www.vdm-vsg.de





