



Альфред Николаевич Окснер
1898 -1973

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
НАУЧНЫЙ СОВЕТ ПО ПРОБЛЕМЕ
«БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ РАЦИОНАЛЬНОГО ИСПОЛЬЗОВАНИЯ,
ПРЕОБРАЗОВАНИЯ И ОХРАНЫ РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА»

ОПРЕДЕЛИТЕЛЬ
ЛИШАЙНИКОВ
С С С Р

ВЫПУСК

2

А.Н.ОКСНЕР

МОРФОЛОГИЯ, СИСТЕМАТИКА
И ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ
РАСПРОСТРАНЕНИЕ

ИЗДАТЕЛЬСТВО
«НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
ЛЕНИНГРАД • 1974

THE ACADEMY OF SCIENCES OF THE U.S.S.R.

HANDBOOK OF THE LICHENS OF THE U.S.S.R.

2. MORPHOLOGY, SYSTEMATIC AND GEOGRAPHICAL
DISTRIBUTION

A. N. Oxner

УДК 582.341.2 (47) (083.71)

Определитель лишайников СССР. Вып. 2. А. Н. Окснер. Морфология, систематика и географическое распространение. 1974. Изд-во «Наука». Ленингр. отд., Л. 1—284.

Лишайники представляют своеобразную группу грибов, симбиотирующих с водорослями. Высокая приспособленность лишайников к произрастанию в крайних условиях обеспечила их широкое распространение на всех континентах. Книга служит введением к остальным выпускам настоящего издания. В ней подробно излагаются сведения по морфологии, анатомии и химизму лишайников. Автор рассматривает также вопросы систематики, экологии и географии этой группы растений. Большое внимание уделено рассмотрению филогенетических связей отдельных систематических групп и путей эволюционного развития лишайников. Предлагаются ключи для определения семейств и описываются способы сбора и изучения лишайников. Илл. — 119, табл. — 3, библи. — 867 назв.

Ответственный редактор

И.И.Абрамов

П 2105-1035 781-74
042(01)-74

Издательство «Наука» 1974

ПРЕДИСЛОВИЕ

За два-три последних десятилетия лихенология обогатилась многочисленными интереснейшими исследованиями, которые в корне изменили, развили и дополнили некоторые основные аспекты этой науки. Возникли новые представления и идеи, а с ними и новые актуальные задачи, требующие глубоких и разносторонних исследований. При этом сохраняют свое важнейшее значение флористико-систематические исследования, направленные на решение больших проблем и являющиеся базой для любых лихенологических работ. Однако до настоящего времени в отечественной литературе нет необходимого более или менее полного пособия для изучения такой своеобразной группы растений, как лишайники.

Предлагая эту книгу как вводный том для многотомного «Определителя лишайников СССР», автор стремился не только обобщить накопленную информацию по анатомии и морфологии лишайников, необходимую для правильного их определения, но и более полно ознакомить читателей с этой группой растений, с их основными биологическими особенностями, с главнейшими направлениями современной лихенологии, а также ввести в курс ее насущных проблем. Книга предполагает некоторое знакомство с низшими растениями. В нее внесены разделы, посвященные взаимоотношениям компонентов лишайников, вопросам размножения и его биологическим особенностям, онтогенезу, парасимбиозу, систематическому положению этой группы растений, химизму, закономерностям распространения и пр.

Однако в силу своего назначения книга не может претендовать на исчерпывающий обзор по лихенологии. Так, например, в ней полностью выпущен раздел о лишайниковой растительности, почти не рассматриваются физиолого-биохимические особенности и вопросы физиологической экологии представителей этой группы растений, не включены разделы о культуре лишайников и их компонентов, идентификации лишайниковых веществ и др.

В конце книги приведена дихотомическая таблица для определения семейств лишайников, встречающихся в СССР. Она послужит общим ключом для всех остальных томов «Определителя», в которых будут помещены таблицы для определения родов и видов лишайников флоры СССР.

Автор приносит свою глубокую благодарность всем лицам, оказавшим помощь в подготовке настоящей книги.

А. Н. Окснер

ОТ РЕДАКТОРА

Автор книги, выдающийся советский ботаник Альфред Николаевич Окснер, скончался до ее выхода в свет. Однако, в последние дни своей жизни он внимательно ознакомился с первой корректурой и внес в нее исправления.

Его труд охватывает широкий круг вопросов, связанных с научением лишайников, и является обстоятельным введением к многотомному «Определителю лишайников СССР». Посвятив всю свою творческую жизнь всестороннему изучению этих своеобразных растительных организмов, А. Н. Окснер вошел в число основоположников советской лихенологии. Издаваемая книга венчает труд его жизни, она станет настольным пособием для специалистов и широкого круга биологов, которых волнуют проблемы эволюции.

И. И. Абрамов

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЛИШАЙНИКОВ

Лишайники представляют довольно большую (около 26 000 видов, свыше 400 родов) очень своеобразную группу бесхлорофильных низших долголетних растений — грибов, находящихся в постоянном симбиозе с водорослями. Их можно видеть на почве, на стволах деревьев, на камнях; иногда они сплошь покрывают эти субстраты. Их вегетативное тело, не дифференцированное на листья, стебель и корень, называется слоевищем (или талломом). Слоевище может быть накипным (рис. 1) — часто в виде корки (отчего некоторые называют его корковым), в виде зернистого, пыльного налета, чешуйчатым или листоватым (рис. 2), в виде различной формы и вели-

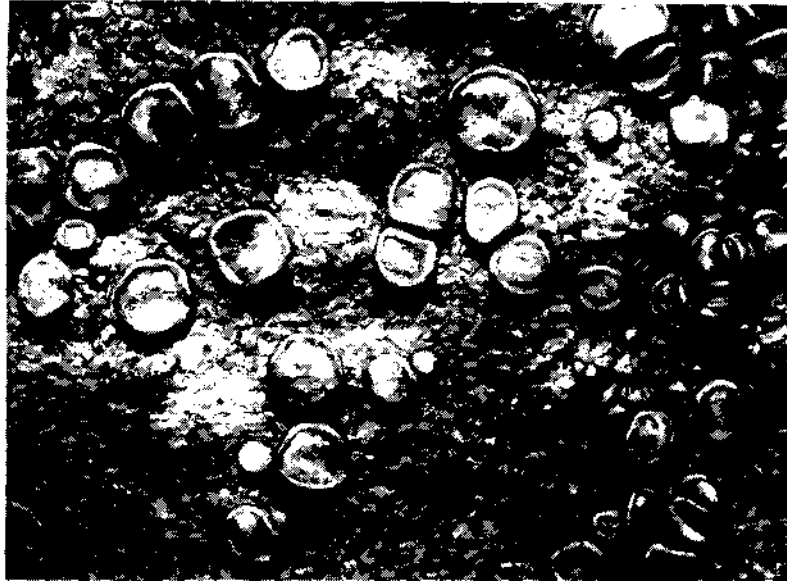


Рис. 1. Накипное слоевище *Lecanora pallida* (Schreb.) Rabenh. Круглые апотеции рассеяны по всему слоевищу.

-чины, большей частью лопастных или рассеченных пластинок, или же, наконец (рис. 3), кустистым. Обычно слоевище развивается на поверхности субстрата; реже оно частично или полностью погружено в субстрат, на поверхности которого в таком случае заметны только плодовые тела. В основном слоевище лишайника образует гриб (его называют микобионтом). Кроме того, в слоевище имеются и симбиотирующие с грибом водоросли — зеленые (*Chlorophyta*), синезеленые (*Cyanophyta*) или, редко, желтозеленые (*Xanthophyta*). Только в группе слизистых лишайников основную массу слоевища составляет симбиотическая водоросль. Водоросли (у лишайников их называют фикобионтом) могут размещаться либо в одном слое (гетеромерные лишайники), либо более или менее равномерно по всему слоевищу (гомеомерные лишайники). Каждому виду лишайников, за довольно редкими исключениями, соответ-

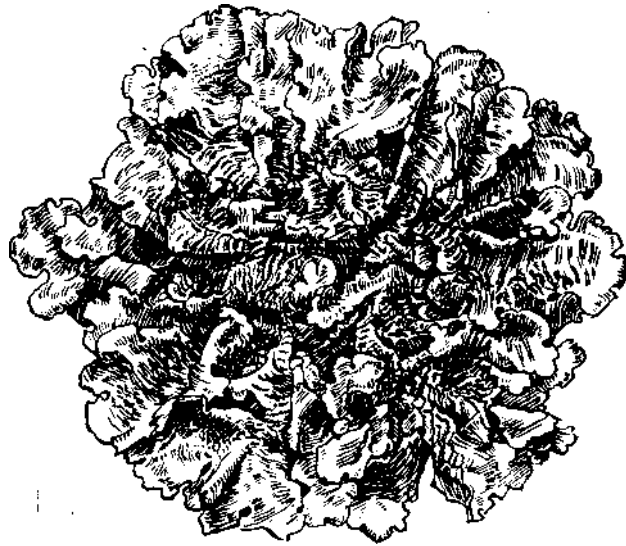


Рис. 2. *Lobaria amplissima* (Scop.) Forss. Листоватое слоевище по краю с лопастями.



Рис. 3. *Cladonia rangiferina* (L.) Web. em. Vain. Кусти-
стое слоевище.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЛИШАЙНИКОВ

ствует определенный вид водорослей, что является одним из признаков при определении лишайников.

Между этими двумя структурными типами существует много переходных форм. Слоевище лишайников у примитивных гомеомерных форм имеет на вертикальном разрезе однообразное строение. Оно не имеет специальных покровных плектенхим (ложных тканей), а состоит из простых плектенхим, образованных переплетенными гифами, между которыми равномерно размещены водоросли. У более высоко организованных гомеомерных форм появляется кроющая плектенхима — коровой слой; он может быть только на верхней поверхности слоевища — верхний коровой слой или также на нижней поверхности — нижний коровой слой. У некоторых форм можно уже различить и сердцевинный слой, состоящий из переплетенных гиф гриба, между которыми размещены водоросли.

У гетеромерных лишайников, за исключением более примитивных форм, слоевище всегда покрыто верхним коровым слоем, под которым обычно довольно тонкой прослойкой размещается зона водорослей (еще недавно ее называли гонидиальной зоной). Ниже этой зоны следует сердцевинный слой, иногда неправильно называемый сердцевинной, состоящий обычно из рыхло переплетенных гиф. И, наконец, снизу слоевище одето нижним коровым слоем. Прикрепляются лишайники к субстрату самым различным образом. У менее организованных форм слоевище прирастает к субстрату гифами сердцевинного слоя. У более высоко развитых лишайников имеются специальные органы прикрепления: ризины, ризоиды, гомф (пупок) и т. п.

Окраска слоевища, обусловленная наличием в нем особых химических веществ, может быть самой различной: сероватой, сизой, зеленоватой, коричневой, буро-черной, желтой, оранжевой, редко белой и др.

У подавляющего большинства видов грибов лишайника относится к различным аскомицетам (класс *Ascomycetes*), редко к базидиомицетам (класс *Basidiomycetes*); только один единственный вид лишайника — *Geosiphon pyriforme* образован фикомицетом (класс *Phycomycetes*).

В самое последнее время был открыт еще один аскомицетный лишайник — единственный представитель лишайников в сем. *Pyronemataceae* (пор. *Pezizales*) — *Pyronema omphalodes*. Он был собран в Туве, на почве со следами пожарища. Водоросли типа *Trebouxia* размещены в нижней части плодоношений пироемы, где они окружены плотным сплетением гиф гриба (Кравчук, 1969). До этого у *Pyronema omphalodes* не отмечали водорослей.

Группа базидиальных лишайников очень немногочисленна. Рассмотрим их здесь, чтобы далее к ним не возвращаться, так как во флоре СССР они играют очень незначительную роль. Одна группа базидиальных лишайников насчитывает 14 видов, которые в зависимости от характера водорослей и их размещения в слоевище лишайника относят к родам *Cora*, *Corella* или *Dictyonema*. Однако их следует относить к роду *Thelephora*, так как они образованы грибом *Thelephora*. Эта группа лишайников известна только в тропических и субтропических странах (Tornaselli, 1950, 1954). В умеренных широтах (и кое-где в тропиках) известна другая группа базидиальных лишайников из сем. *Clavariaceae*, представленная двумя родами — *Lentaria* и *Clavulinopsis*. *Lentaria mucida* является, возможно, единственным представителем рода *Lentaria*, который симбиотирует с зеленой водорослью *Coccomyxa*. Впрочем, имеются указания, что в Гватемале другой вид *Lentaria* (без точного определения) также имеет чешуйчатые склероции с зелеными водорослями. Из склероциев со временем появляются выросты с плодоношениями (Palm, 1932).

Внешний вид *Lentaria mucida* такой же, как и у многих других клавариевых, но отличается она тем, что многочисленные плодовые тела *Lentaria*, обычно неразветвленные или 1-2-разветвленные, поднимаются из окружающих их на почве округлых зеленых дерновинок водоросли *Coccomyxa* (Mattick, 1953; Poelt, 1962). По исследованиям Гейтлера (Geitler, 1955), в плодовых телах отдельные группы зеленой *Coccomyxa* охвачены гифами гриба *Lentaria* так же, как это наблюдается в слоевище других лишайников, что не оставляет сомнений в характере взаимоотношений гриба и водоросли у *Lentaria mucida*. *L. mucida* обнаружена во влажных горных лесах Европы (в том числе и Украинских Карпат), в Сев. Америке (от штата Луизиана до Канады), на о. Суматра, в Нов. Зеландии и Бразилии. Из рода *Clavulinopsis* известны два лишайника: *C. septentrionalis* и *C. vernalis*. Наконец, к базидиальным лишайникам, как выяснилось (Gams, 1962), относятся *Coriscium viride* и *Botrydina vulgaris*, считавшиеся до последнего времени несовершенными лишайниками (т. е. не образующими плодоношений). Первый из них (который без оснований относили к пиренокарпным лишайникам — именно к сем. *Pyrenidiaceae*) оказался *Omphalina ericetorum*, встречающийся спорадически на севере и высоко в горах. Второй, оказавшийся *O. pseudoandrosacea*, более широко распространен в горах умеренной, теплоумеренной областей, а также высоко в горах Непала (3900 м над ур. м.).

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЛИШАЙНИКОВ

Указанные Тоблером (Tobler, 1954) симбиотические отношения между полипоровыми грибами и зелеными и синезелеными водорослями, казавшиеся ему примером ранней стадии лихенизации, как оказалось, не имели ничего общего с симбиозом. Это был налет водорослей на плодовых телах полипоровых, образовавшийся уже после отмирания последних.

Наконец, есть еще один неотропический лишайник, заходящий на север до восточной части Мексики, Антильских о-вов, Флориды, крайних юго-восточных штатов Сев. Америки и о-ва Смита в Сев. Каролине (Culberson, 1964), считавшийся представителем асковых лишайников и неправильно относившийся к роду *Chiodecton* (*Ch. sanguineum*), имеет симбиотом водоросль *Trentepohlia*. Тоблер, изучивший строение слоевища этого лишайника и расположение симбиотической водоросли, пришел к заключению (всеми впоследствии принятому), что это базидиальный лишайник, и отнес его к новому, описанному им монотипному роду, как *Herpothallon sanguineum* (Tobler, 1937a).

Однако у *H. sanguineum* плодоношения с базидиями до сих пор неизвестны. Вместе с тем, изучая лишайниковые вещества *H. sanguineum*, Ч. Калберсон (Culberson, 1966) открыла наличие у него депсида — конфлюентовой кислоты, известной только у лишайников-аскомицетов, и поставила тем самым под сомнение базидиальную природу *Herpothallon*. Таким образом, пока не будут обнаружены базидии, трудно согласиться с базидиальной природой *H. sanguineum*, и относить его следует к группе несовершенных лишайников (несовершенных грибов).

Чисто теоретический интерес представляют результаты опытов Лазо (Lazo, 1961; Alexopoulos, 1966), который культивировал миксомицет *Fuligo cinerea* вместе с водорослями *Chlorella xanthella*. Если условия освещения были благоприятны для развития плазмодия, то он, включая клетки водоросли, окрашивался в зеленый цвет, и создавался как бы новый тип лишайников — миксолихены. Участки плазмодиев, перенесенные на благоприятную питательную среду, разрастались, сохранили зеленую окраску, и водоросли в них размножались. По данным Забка и Лазо (Zabka and Lazo, 1962), плазмодий *Fuligo cinerea* и вегетативные клетки *Chlorella xanthella* способны абсорбировать радиофосфор из питательной среды и передавать его один другому, что говорит о возможности симбиотических взаимоотношений между обоими компонентами в опытах названных авторов.

Размножаются лишайники половым способом с образованием спор в сумках (аскоспоры) либо на базидиях (базидиоспоры), бесполом — с образованием спор — пикноконидий, стилоспор, редко конидий и вегетативным путем — соредиями, изидиями, почками, небольшими участками слоевища (фрагментация) и др.

Спора лишайников, прорастая, развивает одну или несколько ростковых трубочек — гиф, нарастающих своими верхушками, делящихся поперечными перегородками и образующих также и боковые разветвления, продолжающие такой же верхушечный рост. Из развивающихся таким образом гиф, переплетающихся между собой, но не содержащих еще водорослей, формируется разветвленное гаплоидное сплетение гиф, прототаллюс (его называют также проталлюс, или иногда мицелий).¹ Он бывает заметен у многих накипных форм в течение всего существования лишайника в виде обычно черноватого или синевато-черного, редко беловатого венца или (на твердых, горных породах) в виде дендритов, выступающих на периферии слоевища. Прототаллюс лихенологи очень часто неправильно называют гипоталлюсом (или подслоевищем), так как гипоталлюсом является темное, рыхлое, губчатое сплетение гиф на нижней поверхности слоевища многих представителей паннариевых.

Вначале гифы прототаллюса распространяются во все стороны и питаются органическими соединениями, затем иногда также и некоторыми свободноживущими водорослями. Если, разрастаясь далее, гифы прототаллюса не встретят необходимой для дальнейшего развития лишайника водоросли, то они обычно отмирают или продолжают расти на органических субстратах в виде так называемого полулишайника, паразитируя на водорослях и образуя вместе с ними серовато-зеленоватый налет на коре деревьев, на древесине и т. п. (Schmid, 1933). Если же гифы прототаллюса, определенного вида лишайника придут в соприкосновение со свойственными ему водорослями, они охватывают их и образуют слоевище. Слоевище лишайников является примером симбиоза гриба и водоросли, т. е. тесного сожительства двух (редко

¹ В отечественной литературе (в том числе в наших работах) прототаллюс часто называют вслед за Еленкиным (1906) первичным слоевищем. От этого термина надо отказаться, так как во всей лихенологической литературе под названием «первичное слоевище» имеется в виду накипное или чешуйчатое слоевище, появляющееся первым в процессе онтогенетического развития тех лишайников, которые образуют позднее подеции или псевдоподеции. Эти последние, формирующиеся на первичном слоевище, образуют вторичные слоевища. Во избежание путаницы мы называем первичное слоевище горизонтальным, а вторичное — вертикальным.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЛИШАЙНИКОВ

большого числа) различных в систематическом отношении организмов с сбалансированным взаимноприспособленным обменом веществ, поэтому каждый вид лишайника имеет, как правило, определенный вид водоросли, отвечающий этому требованию. Однако, как мы увидим далее, существует немало исключений.

В условиях бедного питания (что можно наблюдать в искусственных культурах) прототаллус образует вытянутые, радиально разрастающиеся, далеко распространяющиеся гифы («ищущие гифы» Боннье). В оптимальных условиях (которым в природе соответствует обилие водорослей) образуется густое переплетение более коротких гиф.

Симбиоз лишайников характеризуется взаимно паразитическими отношениями (несравнимо более сильными со стороны гриба) и сапрофитизмом гриба. Таким образом, растением-хозяином у лишайников является водоросль.

В отличие от большинства симбиотических организмов и грибов, и водоросль лишайников встречается вместе не в каких-либо ограниченных участках слоевища, а почти по всему телу. Как указывалось выше, основную роль в образовании слоевища лишайников, за редкими исключениями, играет гриб. Что же касается образования половых спорангиев (плодовых тел, плодоношений), то функция эта принадлежит исключительно грибу лишайника. В систематическом отношении лишайники являются грибами и представляют особую биологическую, но не систематическую группу «лихенизированных грибов». Гриб лишайника — микобионт — определяет и филогенетические отношения в этой биологической группе.

Водоросль, являющуюся симбионтом лишайника, еще недавно называли и теперь некоторые авторы называют гонидием, или гонидией, но от этого обозначения (*gonidium*) следует решительно отказаться. Оно введено еще в 1825 г. Вальротом (Wallroth, 1825—1827), который полагал, что гонидий является органом бесполого размножения. Гонидии долгое время считали конечными членами гиф, в которых может образоваться хлорофилл, а не клетками водорослей. Теперь этого термина, утратившего всякий смысл, следует избегать, исходя не только из методологических соображений, — его употребление приводит к неверному и путаному представлению о компонентах лишайников и к искусственному обособлению водоросли в лишайнике от всех других водорослей (Окснер, 1956). Кроме того, под этим названием в микробиологии понимают особые элементы размножения у некоторых бактерий. В альгологии под гонидиями раньше имелись в виду как экзоспоры, так и эндоспоры водорослей (большая часть из синезеленых). Теперь этим термином обозначают изолированные клетки синезеленых водорослей, которые возникли в результате фрагментации слоевища и т. д.

Продолжительность жизни лишайников исчисляется многими десятками, сотнями и даже тысячами лет. Лихенометрические исследования (Beschel, 1955, 1957a, 1957b, 1958, 1959, 1961a, 1961b, 1963) показали, что слоевища некоторых накипных лишайников из родов *Aspicilia*, *Lecidea*, *Rhizocarpon*, *Rinodina*, имеют в Альпах 600—1300-летний, а в Зап. Гренландии даже 4500-летний возраст. Лихенометрические данные с успехом используются для датировки археологических объектов и геологических событий второй половины голоцена; наиболее точную датировку лихенометрический метод дает в горах умеренной зоны до 1000, а в полярных условиях до 2000 лет. Из листоватых лишайников для лихенометрических исследований рекомендуется использовать *Parmelia*, *Umbilicaria*, а из кустистых *Alectoria*, *Stereocaulon* (Beschel, 1961b).

Тот факт, что слоевища лишайников, несмотря на значительную продолжительность жизни, чаще всего не достигает больших размеров, объясняется очень медленным его ростом. Смит (Smith, 1961), а также Кершоу (Kershaw, 1963) связывают это с медленным темпом синтеза. По мнению Столфельта (Stolfelt, 1939), медленный рост лишайников зависит от малоинтенсивного процесса фотосинтеза и интенсивного процесса дыхания. Отмечают, что кустистые лишайники растут быстрее, а накипные значительно медленнее других (Barkman, 1958; Degelius, 1964). Отдельные виды кустистых лишайников могут уступать в скорости роста накипным или листоватым. Например, годовой прирост наиболее быстро растущего вида из накипных *Diploschistes scruposus*, по данным различных авторов (Frey, 1959; Hale, 1959), составляет 0.44—3.0 мм, тогда как наиболее медленно растущий вид среди листоватых лишайников, *Umbilicaria cylindrica*, растет необычайно медленно с годичным приростом 0.01—0.94 мм (Frey, 1959), а ортотропная (кустистая) *Cladonia coccifera* вырастает на 1.6—2.0 мм в год (Frey, 1959). Вместе с тем кустистая *Ramalina reticulata* растет быстрее изученных в отношении роста лишайников, давая прирост в длину 11—90 мм в течение 7 месяцев (Негге, 1904). Этот пример показывает также, насколько годичный прирост лишайника одного и того же вида может варьировать в зависимости от различных условий. Укажем еще, например, на *Parmelia saxatilis*, у которой годичный прирост 0.5—4 мм (Frey, 1959). Максимальный прирост слоевища наблюдается в годы с прохладным летом и более высокой относительной влажностью воздуха. Быстрота роста

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЛИШАЙНИКОВ

зависит еще от субстрата, экспозиций и пр. Оптимум роста у разных видов падает на различные периоды года (Nienburg, 1919; Beschel, 1958).

Часто встречающееся указание старых авторов о том, что молодое слоевище растет быстрее старого, более крупного, по-видимому, получает подтверждение в новых работах (Beschel, 1958, 1961b; Rydzak, 1961; косвенно: Platt and Amsler, 1955, и др.), хотя имеются и противоположные данные (Hale, 1959; Brodo, 1965). Бешель (Beschel, 1958; отчасти: Nienburg, 1919) показал, что радиальный рост молодых слоевищ после некоторого очень короткого периода отставания сменяется в период в среднем между 4—8 годами более быстрым, а затем, к 20-летнему возрасту выравнивается и стабилизируется. Бешель (Beschel, 1961b) объяснил это тем, что в молодых слоевищах вся продукция затрачивается на краевой рост. В дальнейшем, когда слоевище достигает больших размеров, транспортировка пластических материалов между краем слоевища и центром тормозится, слоевище утолщается, приступает к формированию апотециев и органов вегетативного размножения. Все это вызывает уменьшение расхода материалов для латерального роста слоевища, в связи с чем его прирост несколько уменьшается.

В первой трети настоящего столетия появились работы, в которых обращалось внимание на наличие еще одного организма в лишайниках. Итальянский лишайнолог Ченджа Самбо (Cengia Sambo, 1923, 1925) сообщила, что у лишайников, имеющих симбионтом в цефалодиях синезеленую водоросль, она обнаружила еще одного партнера — азотобактер, который, как известно, имеет способность усваивать свободный азот воздуха. Ченджа Самбо считает, что функцией азотобактера в лишайнике является снабжение гриба и водоросли азотом. В связи с этим своим открытием она различает две группы симбиотических (и притом мутуалистических) отношений в лишайнике в зависимости от количества компонентов. Полисимбиоз представлен трисимбиозом у лишайников с синезелеными водорослями, с партнерами — гриб, синезеленая водоросль, азотобактер — и тетрасимбиозом у лишайников с зелеными водорослями, имеющими цефалодии, с партнерами — гриб, зеленая водоросль, синезеленая водоросль в цефалодии и азотобактер, — а симбиоз наблюдается у всех форм, которые имеют партнерами только гриб и зеленые водоросли, т. е. у таких лишайников, которые, по мнению исследовательницы, лишены азотобактера. Эта классификация не помогает выяснить существо явления, отражая лишь формальный подход ее автора к пониманию разных типов симбиоза.

Независимо от Ченджа Самбо к такому же выводу пришли Генкель и Южакова (1936), обнаружившие азотобактер в слоевище нескольких видов накипных, кустистых и листоватых лишайников. Генкелю и его ученикам удалось изолировать азотобактер у некоторых лишайников, компонентом которых были не только синезеленые, но и зеленые водоросли. Так, Искина (1938) обнаружила на зеленых водорослях азотобактер у *Aspicilia esculenta*, а позднее Генкель (1946), применяя в исследованиях фазоконтрастный микроскоп, отметил довольно большое количество клеток азотобактера у *Lobaria pulmonaria*, *Pseudevernia furfuracea*, *Caloplaca* sp., *Lecanora conizaea*, *Lepraria*, *Lecanora crenulata*.

Захарова (1938) отметила у изолированного из лишайников *Azotobacter* положительную реакцию на наличие в среде биоса и показала, что последний значительно стимулирует рост азотобактера и фиксацию азота. Голландец Валленкамп, как указывает Квиспель (Quispel, 1945), делал попытки выделить азотобактер из слоевища лишайников, но они оказались напрасными. Последнее время известный советский микробиолог Красильников (1949а, 1949б) исследовал большое количество лишайников (около 250 экземпляров) из разных мест Советского Союза, но не обнаружив в них азотобактера, не смог подтвердить данных Ченджа Самбо и Генкеля. Напрасными оказались также попытки ввести в организм лишайника азотобактер: он погибал в лишайнике. Красильников нашел в нескольких исследованных экземплярах только «азотобактероподобные» формы. Он считает наличие азотобактера у лишайников случайным, ни в коем случае не закономерным, облигатным явлением. Вместе с тем, изучая микрофлору большого количества лишайников, Красильников отметил у них наличие довольно богатой бактериальной флоры, где особенно хорошо были представлены бактерии *Pseudomonas*, *Bacterium*, в меньшем количестве микобактерии, актиномицеты и др., а также грибы. Количественный состав микрофлоры в лишайниках меняется в зависимости от состояния последних. При оптимальных для жизнедеятельности лишайников влажности и температурных условиях число микроорганизмов сильно возрастает, в засушливых же условиях резко падает. Так, в 1 г сырой массы лишайников в засушливый период число клеток различных микроорганизмов в опытах Красильникова составляло у *Lecanora dispersa* 450 000, у *Parmelia conspersa* 520 000, у *Rhizocarpon geographicum* 860 000, а во влажный период соответственно 12 700 000, 32 000 000, 110 000 000. Развитие микроорганизмов в лишайниках более или менее постоянно, и резких различий в количественных показателях микрофлоры лишайников в разных географических зонах Красильников не смог отметить. Он считает,

что богатая флора в слоевище лишайника не может не оказывать влияния на происходящие в нем биохимические процессы, но тем не менее микроорганизмы эти нельзя рассматривать в качестве его симбионтов.

Новогрудский (1949) приводит данные о наличии у большинства исследованных им лишайников бактерий-целлюлозоразрушителей из рода *Cellvibrio* sp. во внутренних частях слоевища и грибов-целлюлозоразрушителей *Chaetomium fomicola*, *Ch. globosum*, *Ch. spirale*, *Gliobotrys* sp., *Tielavia* sp. главным образом на внешней его поверхности. Автор полагает, что эти целлюлозоразрушители «ассоциированы с лишайниками и в течение всей жизни последнего производят распад отмирающих гонидий».

Следует отметить, что строение слоевища лишайников способствует проникновению и существованию в них разных микроорганизмов, однако наличие их в слоевище еще не свидетельствует о симбиотических взаимоотношениях микроорганизмов и компонентов лишайников. Тот факт, что азотобактер редко находится в большом количестве, что обязательно имело бы место, будь он симбиотическим партнером, подтверждает мнение Красильникова. Более поздние исследования опровергают взгляды Ченджа Самбо и Генкеля.

КОМПОНЕНТЫ ЛИШАЙНИКОВ

ГРИБ ЛИШАЙНИКОВ (МИКОБИОНТ)

Гифы. Микобионт (гриб), как правило, образует почти все слоевище лишайника, за исключением небольших участков, занятых водорослью. Он представлен очень тонкими, обычно около 3—10 мкм в диам., простыми или разветвленными нитями, гифами, растущими вершиной. Оболочка гифы по своему строению двухслойна: она состоит из внешнего слоя, так называемой вагины (Morisset, 1963), или вторичного слоя оболочки (Frey-Wissling, 1959), и из внутреннего слоя, или так называемой локули (Morisset, 1963), или мембраногенного слоя (Frey-Wissling, 1959), как это указывается для нитчатых красных водорослей (Chadefaud, 1960). Многоклеточные гифы разделены поперечными перегородками на клетки. Перегородка между клетками обычно размещена перпендикулярно длинной оси клетки, она может быть простой,

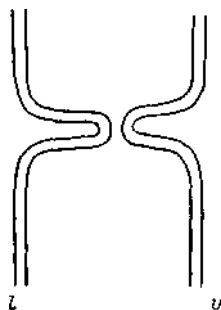


Рис. 4. Оболочка гифы.
(По Мозер-Роргофер).
l — мембраногенный слой,
или локуля; v — вторичные
слои оболочки, или вагина.

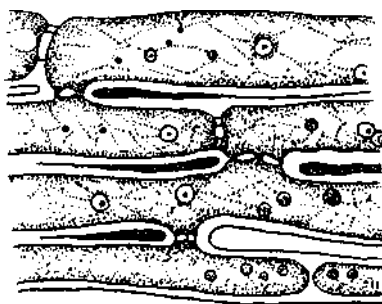


Рис. 5. *Peltigera canina* (L.) Willd.
В поперечных перегородках и в трех
продольных видны перфорации. (По
Мейеру).

равномерно утолщенной, двояковогнутой, двояковыпуклой или неправильно утолщенной. Слои оболочки, одевающие гифу, образуют и перегородку между ее клетками. На рисунке, взятом из работы Мозер-Роргофер (Moser-Rohrhofer, 1966a) хорошо видно, что оболочка гиф на продольных стенках двухслойна, а на поперечных — трехслойна, так как состоит здесь из локули одной клетки, вагины и локули второй, соседней клетки (рис. 4). Это хорошо заметно также на электронно-оптических фотографиях Мура и Мак Алира (Moore and McAlear, 1960). Поперечные перегородки имеют, по-видимому, легко разрушающуюся срединную прослойку, чем и объясняются довольно частые разрывы гиф (Riedl, 1965).

В зоне водорослей оболочка гиф (по крайней мере у изученных видов *Peltigera*) значительно тоньше, чем в других участках слоевища; она примерно в 2—4 раза тоньше, чем в сердцевинном слое, и наиболее тонка в тех местах, где гифа плотно прилегает к клетке водорослей или находится с ними в непосредственном соседстве (Peveling, 1969b).

В центральной части перегородки имеет обычно одно маленькое отверстие (перфорацию), иногда несколько, через которые протягивается тончайший цитоплазма-

тический тяж (плазмодесма), соединяющий протопласты соседних клеток. Перфорация клеток и образование плазмодесм, известные в клетках растений различных отделов растительного мира, впервые были отмечены и у лишайников отечественными ботаниками, Варлихом (1892) у *Cladonia fimbriata* и *Xanthoria parietina*, а несколько позже Мейером (Me yer, 1902) у *Peltigera canina*. Последний обнаружил у *P. canina* перфорации не только на поперечных, но и на продольных стенках гиф, причем в самых различных участках слоевища. В этом случае две расположенные параллельно гифы посылают боковые выросты, или выпячивания, сливающиеся своими вершинами и образующие одну короткую боковую веточку (анастомозу), в которой возникает перегородка (редко и несколько), также пронизанная перфорациями с плазмодесмами (рис. 5).

Баур (Ваш-, 1898) описал плазмодесмы менаду клетками женского полового органа (архикарпа) у лишайников. Салтер (Salter, 1902) указал, что такая связь существует между всеми клетками лишайника. Для *Parmelia acetabulum* плазмодесмы описали Моро (Morcau F. et Mme, 1925).

Иногда поперечную перегородку гиф может пронизывать не один, а несколько протоплазматических тяжей; так, например, через перегородки гиф гипотезия *Peltigera canina* и *P. polydactyla* иногда проходят до шести плазмодесм (Kienitz-Gerloff, 1902). Обычно в случаях тройных плазмодесм поперечная перегородка между двумя клетками гифы имеет вид двояковыпуклой линзы, пронизанной тремя перфорациями, расположенными на равных расстояниях. Через эти отверстия протягиваются плазмодесмы, соединяющие протопласты обеих клеток гифы. В таких случаях плазмодесмы образуют между двумя клетками как бы три угла, отсеченных на равных расстояниях.

Центральные одиночные перфорации свойственны гифам большинства лишайников, тройные перфорации известны для родов *Parmelia*, *Cetraria*, *Siereocaulon*, *Physcia* (данные Моро), а также для *Alectoria* и *Usnea* (des Abbayes, 1951). Недавно тройные перфорации были обнаружены в гифах сердцевинного слоя у *Parmelia conspersa*, тогда как гифы из зоны водорослей имеют у этой пармелии только одиночную перфорацию в поперечных перегородках (Letrouit-Galinou, 1969). Несомненно, такие перфорации будут обнаружены и у других родов, особенно кустистых лишайников.

Цитоплазма гиф лишайников не представляет каких-либо существенных специфических особенностей. Отмечена более плотная цитоплазма гиф в зоне водорослей (Peveling, 1968b). Полость молодых клеток гиф обычно заполнена сплошь чуть зернистой цитоплазмой. В вегетативных клетках лишайников почти всегда только одно ядро, но, например, у видов *Peltigera* и *Solorina* насчитывают по два и по многу ядер. Кариосистематические исследования у лишайников пока не производились. Сведения о хромосомах только случайные и скудные. Хромосомы мелкие, плохо различимые, число их невелико. Так, у *Lecidea crustulata* и у некоторых видов *Peltigera* $n=2$, у *Acarospora fuscata*, *Lecanora dispersa* $n=3$, у *Anaptychia ciliaris*, *Cladonia cristatella* $n=4$, у *Collema tenax* $n=5-6$, у *Pertusaria pertusa* $2n=10$ (не очень ясно), у *P. pustulata* $2n=14$. У некоторых видов *Dermatocarpon* n равно 6 или 8 (Stevens, 1941; Altaian and Dittmer, 1962; Ahmadjian, 1966; Hale, 1967; Erbis ch, 1969). В клетках гиф отмечены также митохондрии, эндоплазматическая сеть, диктиосомы (Peveling, 1969b). В клетках гиф, образующих внутримембранные гаустории, обнаружены рибосомы, а в клетках гиф, слабо контактирующих с водорослями, отмечены ломасомы, известные под различными названиями также и у свободноживущих грибов. В ломасомах размещаются округлые включения, окруженные мембраной. Ломасомы открываются у оболочки клетки. По своей структуре они состоят из многочисленных трубочек в 20—30 nm в поперечнике. По-видимому, ломасомы служат для выделения продуктов обмена веществ из протопласта. В-цитоплазме клеток гиф из различных участков слоевища слоистые концентрические тела размещены обычно группами по 10—15. Они состоят из гомогенного центра в 100—150 nm в поперечнике, окруженного двойной ламеллой, а затем 2—3 концентрическими слоями. Часто встречаются редуцированные концентрические тела, в большинстве случаев без внешнего слоя. Функция их неизвестна; возможно, они, как и ломасомы и особые дифференцированные пучки плазмы, участвуют в процессе метаболизма лишайников. Это подтверждается тем, что в клетках гиф лишайников, пролежавших в гербарии хотя бы около года, эти тела не наблюдаются (Peveling, 1969a, 1969b). Певелинг (Peveling, 1968) подчеркивает, что она, как и Дарбел (Durbell, 1967), не обнаружила в результате электронно-оптических исследований никаких специфических структур, обусловленных лихенизацией.

Исследование при окрашивании цитоплазмы иногда позволяет обнаружить зачатки вакуолей. С ростом клетки вакуоли увеличиваются в количестве и в размерах, они имеют шаровидную или вытянутую форму. Вакуоли в гифах, изученных Ре доном (Redon, 1940), лишайников из разных родов, содержат коллоиды и окрашиваются нейтральной красной краской. При высыхании вакуоли превращаются в зернистые

образования. Для клеток гиф слизистых лишайников Дюги (Dughi, 1944) указывает одну-две вакуоли, содержащие метахроматин, как и клетки нелихенизированных грибов.

Пигменты. Микобионт продуцирует множество различных химических веществ, которые будут рассмотрены ниже. Здесь мы отметим только группу пигментов, наличие которых является постоянным для данного вида и имеет значение для определения лишайников.

Пигменты лишайников представлены аморфными красящими веществами, отлагающимися в оболочках гиф и очень редко в их протоплазме. Гифы зоны водорослей и сердцевинного слоя обычно лишены пигментов. Наиболее богаты ими гифы верхнего и нижнего корового слоя, ризины, подслоевище накипных лишайников, диск апотециев (эпитеций в широком смысле и верхние части парафиз, эксципул), гифы стенки пикнидии, часто споры (например, розоватые споры *Biatora coarctata* или бурые споры многих лишайников и т. п.). Бахманн (Bachmann, 1890) обнаружил, что пигменты отлагаются обычно в большом количестве в средней части оболочки гиф, но иногда внешний слой оболочки гиф окрашен более интенсивно. Такой тип встречается чаще всего тогда, когда коровой слой состоит всего из 1—2 слоев клеток, как у темноокрашенных видов *Parmelia* — *P. fuliginosa*, *P. olivacea*, *P. revoluta*, затем в темных спорах *Physcia stellaris*, *Rhizocarpon geographicum*. Напротив, у *Cornicularia northerica* вагина (внешняя часть оболочки гиф) бесцветна, а локуля (внутренняя часть) интенсивно окрашена.

Пигменты оболочек гиф лишайников, согласно Бахманну, можно свести к следующим основным группам.

Зеленый. Различаются: а) лецидеевый¹ зеленый, окрашивающийся от HNO_3 в медно-красный или буро-красный цвет, а от KOH , а затем HCl в синий цвет, от KOH , NH_3 , H_2SO_4 — не изменяется; б) аспидиловый зеленый, принимающий от HNO_3 более яркую зеленую окраску и не изменяющийся от KOH , NH_3 , H_2SO_4 ; в) бацидиевый зеленый, изменяющийся от HNO_3 , H_2SO_4 и HCl в фиолетовый цвет, а от KOH , NH_3 не изменяющийся зеленого цвета; г) тониниевый (таллоидимовый) зеленый, окрашивающийся от KOH в фиолетовый, от HNO_3 , H_2SO_4 и HCl в неясно-пурпурно-красный, а от NH_3 не изменяющийся.

Синий (редкий пигмент). Различаются: а) биаторовый синий, от KOH изменяется в сине-зеленый цвет, от HNO_3 в фиолетовый, а затем в желтый и обесцвечивается; б) лецидеевый синий (свойствен и другим родам, таким как *Aspicilia*, *Biatora*, *Bilimbia*, *Mycoblastus*) отлагается главным образом в верхней части парафиз, от KOH и NH_3 становится сине- или оливково-зеленым, от HNO_3 медно-красным, от H_2SO_4 не изменяется.

Фиолетовый. Известен как артониевый фиолетовый, пока для гиф *Arthonia cinnabarina*, где встречается в небольших количествах в виде зернышек киноварного цвета на оболочках гиф в верхней части слоевища (у коркового слоя), а иногда в очень малых количествах присутствует и в гимениальном слое. От HNO_3 этот пигмент краснеет, от H_2SO_4 сначала синеет, а затем становится бурым.

Красный. Редкий пигмент. Можно отличить: а) диплосхистовый красный;¹ откладывается на гифах верхней части сердцевинного слоя в виде прерывистой полоски у *Diploschistes ocellatus*; диплосхистовый красный пигмент от KOH , концентрированных HCl и H_2SO_4 приобретает желто-коричневый цвет, от $\text{CaCl}_2 \cdot 0_2$ бледнеет и вовсе обесцвечивается, от других реактивов не изменяется; б) гиалектовый буро-красный, известен для эпитеция *Gyalecta ulmi*, от KOH и NH_3 приобретает более грязный оттенок, от HNO_3 становится фиолетовым, от H_2SO_4 и HCl не изменяется; в) леканоровый пурпурно-красный, от KOH и NH_3 окрашивается в интенсивно-фиолетовый цвет, от HNO_3 несколько светлеет, от H_2SO_4 и HCl не изменяется; г) веррукариевый розово-красный изменяется от NH_3 в темно-зеленый цвет, при совместном воздействии сперва KOH , затем HNO_3 и H_2SO_4 образуются фиолетовые кристаллы, от KOH , HNO_3 и H_2SO_4 не изменяется.

Коричневый. Наибольшая группа пигментов. Они отлагаются в гифах корового слоя, в ризинах, в окрашенных частях апотециев. 1. Субстанция с яркой цветной реакцией: а) бацидиевый желто-коричневый, известный у *Bacidia fuscorubella* от NH_3 становится фиолетовым, от всех остальных, приводившихся для характеристики пигментов, реактивов не изменяется; б) пориновый желто-коричневый, известный для перитециев *Porina lectissima*, от KOH краснеет, от HNO_3 и слабой H_2SO_4 окрашивается в светло-желтый цвет, от других реактивов не изменяется; в) гломел-

¹ Этот пигмент известен, собственно, как урцеолариевый красный — от названия рода лишайника, в котором он был обнаружен — *Urceolaria*. Но так как теперь этот род называется *Diploschistes*, мы считаем возможным изменить соответственно и название пигмента.

лиферовый коричневый, известный для верхнего корового слоя некоторых видов группы *Parmelia glomellifera*, от HNO_3 становится сперва сипим, затем фиолетовым, а в конце концов серым, от CaCl_2O_2 вначале становится сине-зеленым, а затем бледно-серым; от других обычно применяемых реактивов, не изменяется. 2. Субстанции с мало изменяющейся окраской: пармелиевый коричневый (от светло- до черно-коричневого) — распространен у многих видов *Parmelia* в нижнем коровом слое, ризинах. От КОН становится грязно- или оливково-бурым, от HNO_3 приобретает светло-красно-коричневый цвет, от других реактивов не изменяется.

У немногих видов лишайников из самых разных групп (*Alectoria ochroleuca*, *Cetraria islandica*, *Cladonia furcata*, *Hypogymnia physodes*, *Lobaria pulmonaria*, *Ochrolechia pallescens*) на гифах сердцевинного слоя обнаружены весьма своеобразные бесцветные инфильтраты, которые еще не изучены подробно. Эти как бы «одревесневшие» гифы с соляной кислотой и с анилинсульфатом дают желтое окрашивание с флороглюцином и соляной кислотой — от красного до фиолетового, а с индолом и серной кислотой бордово-красное (Fimfstiick, 1907).

Благодаря резкому изменению окраски пигментов при действии на них некоторых реактивов и вместе с тем постоянству такой цветной реакции для определенных видов ее с успехом применяют в систематических целях. Так, например, очень облегчается определение лишайника, когда два (или несколько) трудно распознаваемых вида отличаются различными реакциями.

Биологическое значение пигментов лишайников надо искать в их участии в процессах фотосинтеза фикобionта; пигменты защищают клетки водорослей от чрезмерно сильного освещения. Некоторые полагают значение пигментов лишайников в защите их от неблагоприятных атмосферных условий и химических влияний субстрата (Smith, 1921). Однако это не подтверждено экспериментами. Интенсивно окрашенный пигментами эпитеций, согласно этим взглядам, представляет серьезную защиту для существующих в течение длительного времени сумок, содержащих споры и пр. Условия образования пигментов остаются невыясненными, за исключением того, что одним из важнейших факторов их образования является свет.

Существенна ли разница между гифами лишайников и гифами не симбиотирующих с водорослями грибов? Вопрос этот, касающийся как основного структурного элемента лишайников, так и свободноживущих грибов, очень важен также и для решения общего вопроса: являются ли лишайники самостоятельной таксономической группой растительного мира, вполне обособившейся в морфологическом отношении, или они ничем принципиально не отличаются от грибов? Можно отметить, что гифы лишайников у листоватых и кустистых форм, как правило, имеют значительно более утолщенную оболочку и более узкий просвет, чем гифы нелихенизированных грибов. Однако следует оговориться, что гифы вегетативных органов у последних изучены недостаточно по сравнению с лишайниками. Микологи несравненно большее внимание уделяли гифам органов размножения. Как отмечает Нинбург (Nienburg, 1926), это вполне понятно, так как в противоположность лишайникам у нелихенизированных грибов вегетативные органы играют весьма скромную роль. Поэтому сравнение гиф лишайников и нелихенизированных грибов приходится проводить на недостаточно сравнимом материале.

У кустистых и листоватых форм лишайников сплетения таких гиф с утолщенными оболочками играют роль механической «ткани».

Такая особенность лишайниковых гиф, как утолщенность оболочки, была использована лихенологами-«автономистами» в качестве доказательства принципиального различия между гифами грибов и гифами лишайников, а далее и полной самостоятельности и независимости этих групп растений. Как увидим далее, нет никаких оснований считать типы гиф лишайников и свободноживущих грибов принципиально различными. Сильное утолщение оболочки гиф, хотя и редко, приводит к резкому сужению просвета гифы вплоть до полной облитерации его. Особенно часто это можно наблюдать в гифах корового слоя у кустистых лишайников. Однако утолщения оболочек гиф наблюдаются и у грибов в участках тела, требующих повышенной прочности. Так, они известны в склероциях грибов, в одревесневших плодовых телах трутовиков, в клетках-ножках тслситоспор, в мицелиальных тяжах домашнего гриба (*Merulius lacrimans*). Иногда утолщение гиф бывает у грибов неравномерным, местным, что опять-таки связано с механической функцией этих гиф. Сильные утолщения поперечных перегородок в гифах лишайников должны были бы весьма затруднять обмен веществ, но в местах, где образуются утолщения, гифы в виде компенсации значительно расширяются, создавая часто более широкие пластинки с плазмодесмами. У грибов тоже встречаются расширения гиф, но они обычно незначительны. Заметные расширения гиф грибов обычно выполняют роль хранилищ (как некоторые склероции) и не несут функции механической или проводящей системы, как у лишайников. По-видимому, у нелихенизированных грибов столь большие расширения гиф поперечных перегородок пока неизвестны, но, возможно, будут обнаружены.

Очень часто у лишайников наблюдается ослизнение и разбухание оболочек гиф. Особенно часто ослизняются парафизы в плодовых телах лишайников, но нередко ослизняются гифы вегетативной части слоевища. Особенно сильно ослизняются при смачивании гифы слизистых лишайников (*Collema*, *Leptogium*, *Lempholemma*, представители сем. *Lichinaceae* sensu lat., некоторых *Pannariaceae* и пр.). Но и эта особенность также не является специфической для лишайников — многие нелихенизированные грибы также обладают этим свойством, например дрожалковые грибы (*Tremellales*) и мн. др.

Жировые клетки. Для лишайников специфичны так называемые жировые клетки (или жировые гифы), очень интересные и своеобразные образования, нередко встречающиеся в гифах некоторых видов лишайников. Эти клетки, содержащие жир, отличаются чаще всего большими размерами, вздутой мешковидной или неправильной формой, нередко с выростами; иногда же они почти шаровидны, отчего такие клетки называются также сфероидальными (рис. 6). У некоторых кальцефильных лишайников жировые клетки мало отличаются от обычных клеток гиф, и жир в них находится в виде небольших капелек. У грибов нелихенизированных в природных условиях жировые клетки неизвестны. Вемер (Wehmer, 1891) показал, однако, что в условиях культуры в мицелии *Aspergillus* при сильном добавлении карбонатов кальция можно наблюдать образование гиф, сильно напоминающих жировые клетки. Впервые жировые клетки у лишайников обнаружил Штейнер (Steiner, 1881) в слоевищах, погруженных в известняк *Verrucaria calciseda* и *Petractis clausa*. Теперь они известны у довольно многих видов лишайников, чаще всего — у погруженных в известняк форм, а также и у эпилитных, но в довольно глубоко погруженных в камень слоях у видов родов *Arthopyrenia*, *Aspicilia*, *Biatorella*, *Gyalecta*, *Ope-grapha*, *Protoblastenia*, *Thelidium*, *Verrucaria*. Значительно реже жировые клетки отмечаются у некоторых накипных лишайников силикатных субстратов и наземных форм, у видов *Baeomyces*, *Biatora*, *Caloplaca*, *Catolechia*, *Squamarina* и других и очень редко у лишайников древесного субстрата, у темноцветных форм *Parmelia* (секция *Melaenoparmelia*).

Штейнер (Steiner, 1881) обратил внимание не только на своеобразную форму жировых клеток, но также и на зеленоватую окраску их содержимого. Этот зеленоватый блеск жировых клеток был отмечен и Цукалем (Zukal, 1884), который двумя годами позднее выяснил причину блеска содержимого клеток. Оказалось, что он обусловлен наличием жира (Zukal, 1886). Он показал также, что жировые клетки равиваются не всегда даже у одного и того же вида. Но у некоторых видов, судя по исследованиям Бахманна (Bachmann, 1892), жировые клетки более или менее постоянны. Он установил, что кальцефиты (*Aspicilia calcarea*), развиваясь на силикатном субстрате, малопроницаемом для них, сохраняют свою способность образовывать жировые клетки.

Виды, свойственные силикатным горным породам, если и образуют жировые клетки, то обычно с очень малым количеством жира. Вообще же жировые клетки содержат много жира, иногда до 90% на сухой вес слоевища.

Иногда жировые (именно сфероидальные) клетки бывают собраны в виде больших, насчитывающих до 200 клеток, шаровидных или вытянутых скоплений, гнезд сфероидальных клеток (Bachmann, 1918). Такие скопления этих клеток в ризоидной зоне некоторых эндолитных лишайников на известняках отметил еще Ланг (Lang, 1906). Вообще жировые клетки развиваются в ризоидной зоне и в более нижних участках сердцевинного слоя, а в зоне водорослей они всегда отсутствуют. У эпифитных темноцветных пармелий жировые клетки расположены в верхнем и нижнем коровом слое, а у *Parmelia exasperatula* даже в наружных клетках гиф ризин (Rosendahl, 1907). Установлено, что чем лучше развита у лишайника зона водорослей, тем меньше откладывается жир.

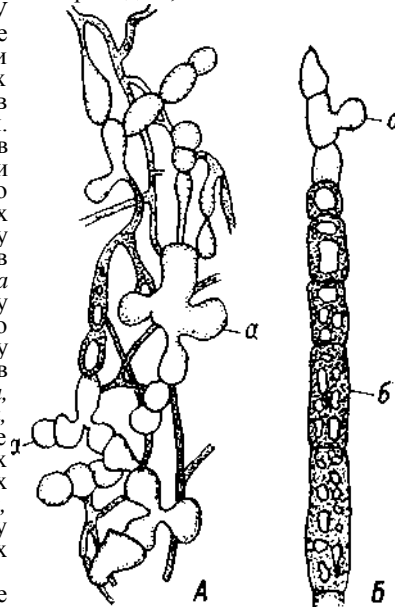


Рис. 6. *Protoblastenia immersa* (Web.) Stnr. Жировые клетки. (По Фюнфштуку).

А — сфероидальные клетки различной формы (а); Б — сфероидальные клетки, целиком наполненные жиром и клетки, частью опорожнившиеся (б).

Считали, что жиры лишайников являются запасным питательным веществом, используемым лишайниками в периоды образования плодоношений или в неблагоприятные для развития слоевища периоды (Zukal, 1895). Жиры действительно используются в качестве запасных питательных веществ у цветковых растений. Но этого, как правило, нельзя сказать о лишайниках. Возможно, что жиры не у всех лишайников имеют одинаковое биологическое значение (des Abbayes, 1951). Может быть, например, что жиры, содержащиеся нередко в виде капелек в спорах различных лишайников, используются при прорастании молодыми гифами. Было экспериментально показано Фюнфштюком (Fünfstück, 1899), а позднее и другими, что жиры у изученных ими лишайников являются экскретами. К такому же выводу относительно накопления жиров в клетках печеночника пришел давно Пфефер (Pfeffer, 1877) на основании своих экспериментальных данных. Все же следует полагать, по-видимому, что жиры лишайников могут включаться в процесс обмена веществ очень редко и притом в очень малом количестве.

Причины, обуславливающие образование жировых клеток, остаются невыясненными. Предположение о том, что образование жировых клеток зависит от определенного систематического положения водоросли, являющейся фикобионтом лишайника, не подтвердилось — жировые клетки образуются в слоевище лишайников с самыми различными водорослями.

Существует мнение, что у лишайников, растущих на известняковом субстрате, карбонаты кальция оказывают большое влияние на образование жиров: чем более богат субстрат карбонатами, тем больше жира откладывается лишайником. Если эти же лишайники растут на бескарбонатном субстрате, они редко образуют жировые клетки. На горных породах смешанного состава жир можно заметить только в тех гифах, которые проходят через участки пород, содержащие карбонаты, а в участках с силикатными горными породами они будто бы отсутствуют. Сопоставляя все это со сказанным выше об образовании жира в зависимости от развития водорослей, некоторые лихенологи приходят к выводу, что углекислота, освобождающаяся при разложении грибом карбонатов, и обуславливает образование жира. С таким выводом можно было бы полностью согласиться, поскольку действительно CO_2 используется водорослями в процессе ассимиляции и при этом могут образовываться жиры, которых будет тем меньше, чем ближе размещаются жировые клетки в зоне водорослей и чем сильнее развита эта зона. Но при всей правдоподобности такого допущения, оно, к сожалению, вовсе не объясняет образования жиров на бескарбонатных субстратах.

Образование жировых клеток связывают также с азотистым питанием лишайников. Бейеринк (Beyerinck, 1904) показал, что при ухудшении условий питания и особенно при исключении источника азота из питательной среды диатомовые водоросли образуют жиры в своих клетках. К такому же выводу пришел и Штахель (Stahel, 1911), изучая культуры нелихенизированных грибов. Образование жиров в клетках мицелия в культурах грибов при почти полном отсутствии азота он рассматривает как признак дегенерации. Данные Штахеля несколько объясняют образование жиров у лишайников, глубоко погруженных в известняковый субстрат в условиях отсутствия азота. Однако многое остается непонятным, и в частности очень важный на наш взгляд факт, что жировые клетки хорошо развиваются у некоторых нитротических лишайников.

Гипотезу, не опирающуюся на факты, высказала Ченджа Самбо (Cengia Sambo, 1922), полагающая, что жиры образуются в результате жизнедеятельности водорослей и составляют первый продукт их ассимиляции; в дальнейшем разносятся гифами и отлагаются в них.

В связи с особенностями отношений между грибом и водорослью в лишайнике развились некоторые специальные типы гиф, отсутствующие у нелихенизированных грибов. Однако эти специальные типы сглаживаются и не отмечаются более при утрате лишайником водорослей. Из таких специальных гиф рассмотрим двигающие гифы.

Двигающие гифы. Впервые обратил на них внимание, понял их функцию и описал Нинбург (Nienburg, 1917, 1926). Возникают эти гифы в зоне водорослей. Наиболее удобный объект для их наблюдений — слоевище пертузарий. На периферии слоевища многих видов этого рода хорошо заметен узкий (около 1 мм шир., а часто и больше, в зависимости от вида) светлый, одноцветный или состоящий из нескольких концентрических зон мицелиальный край, образованный только гифами, т. е. не содержащий клеток водорослей. Поверхностный рост этих накипных лишайников осуществляется равномерно радиальным разрастанием слоевища, причем мицелиальный край его все время занимает периферическое положение и нигде не разрывается. В связи с тем что во время непрерывного роста этих лишайников мицелиальный край сохраняет приблизительно одинаковую ширину, в край слоевища, который с ростом последнего все больше удаляется от центра слоевища, вместе с гифами, растущими радиально,

должны каким-то образом заноситься и неподвижные клетки водорослей.² Перенос клеток водорослей в мицелиальный край как раз и осуществляется двигающимися гифами. Эти гифы возникают в зоне водорослей близко к краю слоевища, на границе между старой его частью, содержащей клетки водорослей, и его периферическим мицелиальным краем. Двигающие гифы окружают отдельные клетки водоросли (рис. 7, а), которые обычно после этого становятся более крупными и более богатыми протоплазмой, и соединяются в пучок, направленный косо вниз и к периферии слоевища (рис. 7, в). Разрастаясь к периферии слоевища, пучок этих гиф переносит окруженную

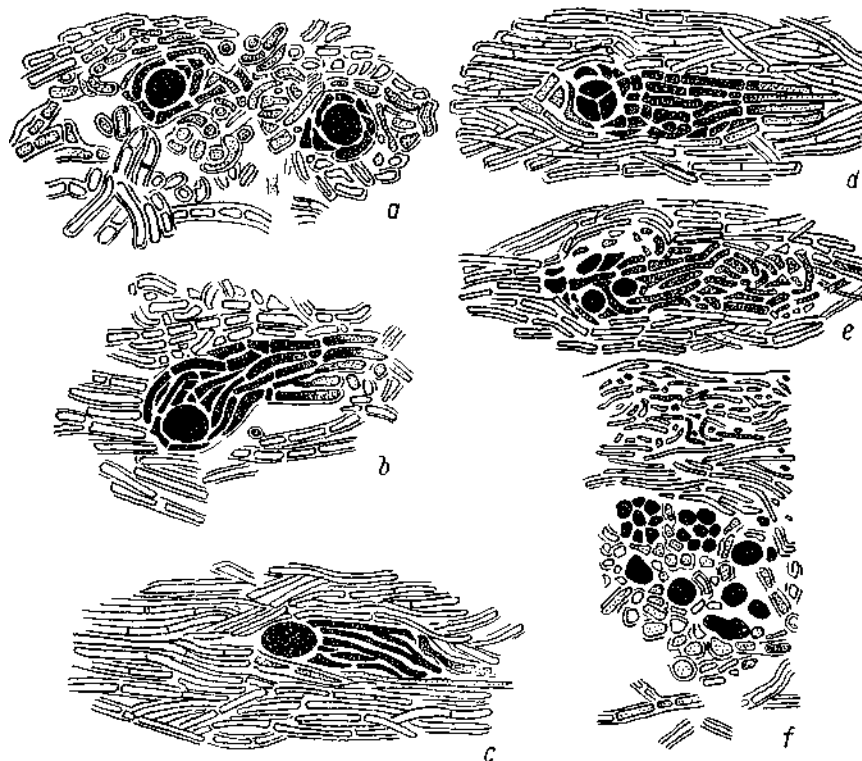


Рис. 7. *Pertusaria* sp. Двигающие гифы в слоевище. (По Нинбургу).

Объяснение в тексте.

гифами водоросль из зоны водорослей на расстояние примерно 0,5 мм от прежнего положения ее к середине светлой краевой полосы мицелиального края, образованной исключительно гифами микобионта. При переносе двигающие гифы оказывают определенное давление на окружающие гифы и на продвигаемую ими водоросль, поэтому сплетение гиф, находящееся впереди пучка, раздвигается и между ним и продвигаемой водорослью образуется маленькая клиновидная полость, а сама водоросль из шаровидной, вследствие сжатия с боков гифами, становится эллипсоидной или грушевидной (рис. 7, с). Со временем водоросль, которую уже перестают проталкивать двигающие гифы, округляется и делится (рис. 7, d). Гифы врастают между ее дочерними клетками и разъединяют их (рис. 7, e, f). В результате этих процессов, происходящих непрерывно, в периферической части слоевища, в его мицелиальном крае, постепенно формируется зона водорослей, составляющая одно целое с зоной водорослей всего осталь-

² Только у очень немногих лишайников, включая некоторые слизистые формы, водоросль растет быстрее гриба — у некоторых эпифильных лишайников, на кожистых листьях тропических и субтропических растений. Есть указание в литературе, но несомненно ошибочное, что у *Caloplaca pyracea* водоросль опережает в росте гифы гриба.

ного слоевища. Таким образом смежный самый периферический участок мицелиального края в это же время постепенно отодвигается, т. е. нарастает все дальше, а самый внутренний участок этого края постепенно заселяется передвинутыми сюда водорослями.

Двигающие гифы были отмечены в слоевище целого ряда более быстро растущих лишайников. У медленно растущих форм столь специализированные гифы, возможно, отсутствуют, и перенос водорослей в новые недостающие участки слоевища, вероятно, осуществляется простым раздвижением их дочерних клеток гифами, вырастающими между ними, и все более разрастающимся сплетением их.

Наличие двигающих гиф у лишайников Нинбург (Nienhurg, 1926) пытается рассматривать как доказательство отсутствия паразитизма гриба на водоросли. Но факты все же принуждают его в конце концов признать наличие у них паразитических отношений, но «слабого рода». Он возвращается к старой концепции Швенденера — илотизму и, недопустимо пользуясь антропоморфными понятиями для познания сущности природных явлений, уподобляет отношения между грибом и водорослью отношениям между «умным господином, который хорошо кормит своих рабов — водоросли, чтобы затем их лучше использовать».

Кроме обычных гиф, не отличающихся от таковых у свободноживущих грибов, у лишайников можно отметить еще типы гиф, установленные Боннье (Bonnier, 1889) в его исследованиях по синтезу этой группы растений. Это гифы ищущие и охватывающие. Особенно хорошо они заметны у прорастающей споры, в рыхлом сплетении гиф которой еще либо нет вовсе клеток водорослей, либо их еще очень мало. Первые ищущие гифы являются боковыми ветвями обычных гиф, имеют вид длинных, септированных только при основании тонких нитей, вытягивающихся для встречи с водорослями. Вторые — охватывающие гифы представляют повторно ветвящиеся тонкие гифы, захватывающие и тесно окружающие клетки или целые нити водорослей. Позже эти гифы делятся поперечными перегородками на короткие клетки, обычно несколько вздутые. Эти гифы являются большей частью боковыми ответвлениями ищущих гиф, образующимися после обнаружения клеток водорослей и охвата их. Если же новые клетки водорослей не встретятся с ищущими гифами, то последние разрастаются и анастомозируют между собой.

Эти два типа гиф лишайника, являющиеся ответвлением обычных гиф, не представляют, таким образом, чего-либо существенно нового по сравнению с гифами свободноживущих (нелихенизированных) грибов и возникли только в результате приспособления к иным, особым условиям образования слоевища лишайников.

Все рассмотренные раньше особенности гиф лишайников также показывают, что принципиальных генотипических отличий в их морфологии по сравнению с гифами свободноживущих грибов нет. С коренным изменением условий развития (например, в культуре и пр.) эти особенности сглаживаются или исчезают. Точно так же в определенных условиях у гиф нелихенизированных грибов могут быть вызваны некоторые из отмеченных особенностей.

Более резко и определенно сказывается специфичность лишайниковых гиф в отношении образования многочисленных и многообразных химических веществ. Синтез их обуславливается своеобразным режимом питания, но в некоторых культурных условиях нелихенизированные грибы также производят те же вещества, аптрахиноны — эндокроцин и париетин, или, тсрфенилхиноны — полипоровую и телефоровую кислоты и др. Кроме того, некоторые вещества, продуцируемые лишайниками, очень близки веществам, вырабатываемым пелихенизированными грибами, как например, образуемая лишайниками пикролихеновая кислота, пиксиферии, и образуемые грибами соответственно гризоофульвин и оспорейн (Wachtmeister 1958a; Hale, 1967). Плектенхимы. У лишайников, как и у нелихенизированных грибов, несмотря на довольно сложные и разнообразно дифференцированные формы вегетативного тела — слоевища и плодового тела, нет настоящих тканей, образующихся в результате деления клеток по двум или трем разным направлениям. Грибам, в том числе и лишайникам, свойственны аналогичные тканям взаимосвязанные соединения гиф, клеток, делящихся только в одном направлении. Они отличаются определенным строением, месторасположением, функцией и происхождением и являются ложными тканями, образованными рыхлым или плотным переплетением или соединением гиф, часто даже срастающихся своими оболочками друг с другом. По предложению Линдау (Lindau, 1899), эти сплетения называются плектенхимами.

Плектенхима может быть рыхлой и очень рыхлой, состоящей из малоразветвленных и мало анастомозирующих между собой или более разветвленных и сильно анастомозирующих друг с другом гиф. Рыхлую плектенхиму Линдау (Lindau, 1913, 1923) назвал губчатой плектенхимой. Гораздо реже ее называют вслед за Фреем (Frey, 1936a) и Маас Гестеранусом (Maas Gesteranus, 1947) сердцевинной плектенхимой. От этого термина следует отказаться, так как сердцевинному слою свойственно несколько плектенхим. Очень рыхлые плектенхимы называются арахиноидными, или

паутинистыми. Они развиты в сердцевинном слое многих лишайников, видов *Evernia*, некоторых видов *Peltigera*, *Parmelia*, *Dactylina* и др.

В других случаях плектенхимы могут быть более плотными, с различно переплетающимися гифами, с частыми анастомозами и только с редкими заполненными воздухом промежутками между гифами. Такое сплетение гиф Цукаль (*Zukal*, 1895) назвал интрикатным (перепутанным). Интрикатная плектенхима также нередка в слоевище лишайников, особенно в сердцевинном слое.

Густая, плотная плектенхима приводит далее к закрытой плектенхиме, если гифы настолько тесно соединены между собой, что промежутки между ними почти отсутствуют. Различают несколько типов закрытых плектенхим. К ним прежде всего относится параплектенхима и прозоплектенхима. Параплектенхимой (или, менее удачно, псевдопаренхимой) называют такую плектенхиму, гифы которой разделены на короткие, тесно прижатые друг к другу клетки, длина которых в 2—3 раза превышает ширину, но гораздо чаще они изодиаметричны и напоминают клетки паренхимы высших растений. Часто эти клетки имеют многоугольную форму (рис. 38 и 41, А). Прозоплектенхимой (или прозенхимой) называют плектенхиму, гифы которой разделены на значительно более вытянутые клетки. Длина последних более чем в 3 раза превышает их ширину. Они бывают направлены в одну сторону (рис. 41, Б). Если в параплектенхиме клетки уже не напоминают гиф, из которых они произошли, то клетки прозоплектенхимы мало отличаются от отрезков гиф.

Вместо широко распространенного и соответствующего первоописанию плектенхим Озенда (*Ozenda*, 1963) считает параплектенхимами только такие сплетения, клетки которых тонкостенны, а просвет широкий, а прозоплектенхимой — сплетения с сильно утолщенной оболочкой клеток, просвет которых занимает лишь малую часть их объема. Примерно также понимает эти плектенхимы и Хейл (*Hale*, 1967).

Клетки параплектенхимы и прозоплектенхимы могут иметь как тонкую оболочку (тонкостенная параплектенхима), так и оболочку утолщенную со всех сторон или с одной-двух сторон, чаще с внешней стороны. Последнее наблюдается иногда в клетках корового слоя. Обе эти плектенхимы являются главным образом механическими и встречаются чаще всего в коровой слоевища.

В коровом слое некоторых лишайников формируется особая плектенхима, так называемая палисадная, гифы которой расположены параллельно и вместе с тем выходят на одном уровне и под прямым углом к поверхности слоевища. Такую плектенхиму некоторые авторы называют равновысокой (фастигиатной). Известна палисадная плектенхима для корового слоя некоторых кустистых лишайников — *Sphaerophorus*, *Thamnolia*, видов семейства *Roccellaceae*, а также для накипного рода *Dirina* и некоторых других.

Волокнистая, или фиброзная плектенхима известна для корового слоя таких родов кустистых лишайников, как *Alectoria*, *Anaptychia*, *Usnea* и др. Она отличается тем, что гифы такого корового слоя тянутся параллельно верхней поверхности (или у радиально-кустистых видов параллельно внешней поверхности) слоевища.

Без особого основания иногда различают вслед за Нюландером (*Nylander*, 1858—1860) под названием меловой, или виннокаменной, очень плотную плектенхиму сердцевинного слоя с неизменными гифами, содержащую множество кристаллов или зернышек. На срезе она действительно напоминает мел.

Леттау (*Lettau*, 1937) выделяет как линенхиму такой тип закрытой плектенхимы, которая отличается сомкнутыми, почти без промежутков гифами, не расчлененными на отдельные клетки, а сохраняющими характер обычных гиф. Если эти тяжи гиф вытянуты в одном направлении, то такую закрытую плектенхиму он называет теленхимой. Это новое обозначение Леттау очень неопределенно и очень мало используется в лихенологии. По-видимому, линенхима охватывает также и палисадную плектенхиму.

Довольно часто в сердцевинном слое лишайников протягиваются тяжи из параллельных плотно прижатых, часто склеенных друг с другом гиф с удлиненными клетками. Эта плектенхима отличается от линенхимы членистыми гифами. Линдау (*Lindau*, 1913) ввел для этой плектенхимы термин *strangplectenchym* (плектенхима канатного типа). По-русски ее можно назвать тяжелой плектенхимой. Ввиду морфологической близости губчатой и тяжелой плектенхим Дегелиус (*Degelius*, 1954) предложил для обоих этих типов термин «эвтиплектенхима».

У некоторых плектенхим гифы довольно далеко отстоят друг от друга, но связаны между собой желатинозным межклеточным веществом, и между гифами могут быть редкие заполненные воздухом промежутки. К этому типу относится плектенхима, которую Гю (*Hue*, 1906) обозначил как «гифы разложившиеся»; она нередка в коровом слое и в плодовых телах некоторых лишайников. Иногда у нее желатинозное вещество частично исчезает, и между гифами образуются маленькие промежутки, в результате чего плектенхима выглядит как параплектенхима с очень маленькими просветами клеток. Такую плектенхиму Леттау обозначает как диктиенхиму (т. е. сетчатая плектенхима). Только прибавка едкого калия в препарат и растворение желатины между

гифами позволяет быстро выяснить, что мы имеем дело с обычными гифами, а не с параклетенхимой. Диктиенхима чаще всего встречается в пшотении у довольно многих лишайников.

Особая клетенхима известна у свисающих и некоторых других кустистых лишайников. Это хондронидная клетенхима, которую образуют тянущиеся параллельным пучком обычного типа или несколько плосковатые гифы, откладывая между собой хрящеватое вещество. Она образует осевой цилиндр успей, а также внутреннюю часть сердцевинного слоя подоциев кладоний. Хондронидную клетенхиму нередко называют также склероклетенхимой.

ВОДОРΟΣЛИ ЛИШАЙНИКОВ (ФИКОБИОНТ)

В работах до 50-х годов настоящего столетия, а некоторыми авторами и до настоящего времени, водоросли лишайника, как уже указывалось, назывались гонидиями. Штиценбергер (Stizenbergcr, 1862) называл их хромидиями. В старых лихенологических работах гонидиями называли иногда только зеленые водоросли, гонидиями — синезеленые водоросли, хризогонидиями — водоросли рода *Trentepohlia*.

Водоросли лишайника по своему систематическому положению относятся либо к отделам *Chlorophyta* — зеленых водорослей, либо к отделу *Cyanophyta* — синезеленых водорослей и очень редко к отделу *Xanthophyta* — желтозеленых водорослей. В последнее время на калифорнийском побережье Тихого океана у одного из видов *Verrucaria* обнаружена в качестве фикобионта известная до сих пор как свободноживущая бурая водоросль *Petroderma maculiforme* (Wynne, 1969).

Так как подавляющее большинство (около 90%) всех известных в слоевище лишайников водорослей относится к трем родам — *Trebouxia*, *Trentepohlia* и *Nostoc*, относящимся к двум отделам *Chlorophyta* и *Cyanophyta*, то при определении лишайника нередко достаточно выяснить, к какому отделу относится водоросль, заключенная в слоевище лишайника, и уметь отличать водоросль *Trentepohlia* (см. табл. III) от других зеленых водорослей. Для более полного знакомства с изучаемым лишайником или когда необходимо дать детальное описание его (описать новый вид и т. п.), надо точно указать род, к которому принадлежит водоросль. Для этого следует использовать приведенную ниже таблицу для определения водорослей — фикобионтов лишайников.³ Водоросли, заключенные в слоевище лишайника, в силу особых условий жизни очень изменяют свой внешний вид по сравнению с соответствующими свободноживущими водорослями. Так, колониальные, нитчатые водоросли в слоевище лишайника распадаются на отдельные разъединенные клетки; слизистые обертки, очень характерные для некоторых родов свободноживущих водорослей, не развиваются в слоевищах лишайников; клетки водорослей часто значительно увеличены в размерах; количество запасных питательных веществ в них сильно уменьшено (по сравнению с клетками свободноживущих водорослей), а иногда запасных веществ и вовсе нет. Цейтлер (Zeitler, 1954) объясняет почти полное отсутствие оформленных продуктов ассимиляции в клетках водоросли в слоевище лишайников прежде всего использованием их грибом, а также и более медленным ростом и развитием клеток фикобионта по сравнению с клетками свободноживущих водорослей. Бывают отличия и в отношении пиреноида. У некоторых видов, у *Protococcus dermatocarponis miniati*, пиреноид хорошо заметен в клетках свободноживущих водорослей, тогда как у этого же вида в слоевище лишайников (например, *Thelidium perexiguum*, *Endocarpon pallidum*) он бывает виден только после окрашивания. Наконец, у фикобионтов отсутствуют некоторые способы размножения. Все это создает особые трудности точного определения фикобионта в слоевище лишайника.

Для облегчения определения можно рекомендовать предварительно ознакомиться с некоторыми фикобионтами хорошо известных и широко распространенных лишайников, например, с *Trentepohlia*, изучив ее на вертикальном срезе через слоевище одного из таких обычных лишайников, как *Graphis scripta*, видов *Arthonia*, *Opegrapha*, *Pyrenula*, с водорослью *Trebouxia* — на вертикальном срезе через слоевище *Xanthoria parietina*, *Physcia*, *Cetraria*, *Lecanora*, *Caloplaca* и др., с *Coccomyxa* — на срезе через слоевище лишайников *Peltigera aphthosa*, *P. leucophlebia* или слоевище *Solorina*, с водорослью *Nostoc* — на срезе через слоевище любого вида *Collema*, *Leptogium*. В дальнейшем, с приобретением некоторого навыка, работающий либо отождествляет новую для него водоросль путем сравнения с уже известной ему, либо устанавливает по таблице новый вид для него род.

³ Кроме того, можно рекомендовать таблицы для определения фикобионта лишайников в работах Ахмаджяна (Ahmadjian, 1958, 1967a), Гамса (Gams, 1967), Летруи-Галину (Letrouit-Galinou, 1969), Пельта (Poelt, 1969).

Точное определение водоросли, входящей в состав лишайника, иногда требует изучения ее в культуре. Способы культивирования водорослей описаны во многих работах (Chodat, 1913; Jaag, 1929; Thomas, 1939; Pringsheim, 1946; Голлербах и Полянский, 1951; Ahmadjian, 1958, 1959а, 1959б, 1960, 1961, 1962, 1963, 1964, 1966, 1967а, 1967б).

Водоросли в культурах по внешнему виду часто значительно отличаются от свободноживущих по особенностям клеток, колоний и даже по развитию. По данным Цейтлер (Zeitler, 1954), размер клеток водорослей в культуре значительно уменьшается вследствие более высокой частоты деления (в среднем на половину или на треть диаметра). Уменьшение размеров клеток водоросли в культуре отмечал еще Шталь (Stahl, 1877) для *Protococcus* из *Endocorpon pusillum*, Гейтлер (Geitler, 1938), по-видимому, для того же вида *Protococcus* и Яаг (Jaag, 1933) для клеток *Coccomyxa* из различных лишайников. Одновременно с уменьшением размеров клеток в культуре отмечают также и упрощение хроматофоров (Geitler, 1933; Zeitler, 1954). Поэтому в таблицах для определения водорослей учитываются не только признаки водоросли в слоевище лишайника — они еще в большей степени рассчитаны на ознакомление с изучаемой водорослью в культуре. В таблицах указаны не все главные признаки рассматриваемых водорослей, а лишь необходимые для определения их как фикобионтов лишайников. Порядок описания (характеристика) отделов и родов водорослей в таблицах отличается от обычного и определяется особенностями, которые положены в основу тез и антитез дихотомических таблиц. До настоящего времени известно около 40 родов водорослей — фикобионтов лишайников, по правильность идентификации многих из них оспаривается. Считается, что вполне достоверно идентифицированы около 26—28 родов. Подавляющее большинство из них известно и в свободном состоянии.

Но некоторые, как *Coccomyxa*, описанная Шмиддлем (Schmiddele, 1901) и пресловутая изученная Яагом (Jaag, 1933) и другими альгологами, включает полтора десятка видов, свойственных исключительно лишайникам как аскомицетам (особенно представителям сем. пельтигеревых), так и базидиомицетам, и только один вид *Coccomyxa C. dispar* известен, кроме лишайника *Epigloea bactrospora*, также и в свободном состоянии. *Trebouxia* также является одной из самых распространенных в лишайниках водорослей, тогда как в свободноживущем состоянии известно всего несколько видов, например *T. arboricola*.^{*} Некоторые в настоящее время даже высказывают сомнения в том, что виды *Trebouxia* существуют в свободном состоянии (Jaag, 1945; Degelius, 1964). Напротив, как фикобионт виды *Trebouxia* известны у громадного числа видов лишайников из родов *Alectoria*, *Buellia*, некоторых родов порядка *Caliciales*, у родов *Caloplaca*, *Cetraria*, *Cladonia*, *Diploschistes*, *Lecanora*, у очень многих видов *Lecideae*, *Parmelia*, *Physcia*, *Pilophorus*, *Ramalina*, *Stereocaulon*, *Umbilicaria*, *Xanthoria* и др. Впрочем, в последнее время *Trebouxia* будто бы оказалась частой в культурах организмов, полученных из воздушных проб (Brown, Larson and Bold, 1964).

В таблицы включены только те виды водорослей, представители которых известны в качестве фикобионтов лишайников в СССР или могут быть у нас найдены.

ТАБЛИЦА I ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ОТДЕЛОВ ВОДОРΟΣЛЕЙ, ПРЕДСТАВИТЕЛИ КОТОРЫХ ВСТРЕЧАЮТСЯ В СЛОЕВИЩЕ ЛИШАЙНИКОВ

1. Основная окраска водоросли синезеленая, равномерная по всей клетке, но иногда с красноватым, синеватым или желтоватым оттенком. Клетки без хроматофоров и ядра. Одноклеточные или нередко многоклеточные нитчатые, иногда в виде четок, слоевища часто образуют слизистые округлые или бесформенные колонии. Никогда не образуют зооспор и автоспор

..... Отдел Cyanophyta — Синезеленые водоросли.
В слоевище лишайников нитчатые формы синезеленых водорослей и виды, образующие слизистые многоклеточные колонии, обычно разъединяются на отдельные клетки, как например *Nostoc* в слоевище *Peltigera*, *Pannaria* и другие или *Scytonema* в слоевище лишайников *Polychidium*, *Heppia* и пр. Но у целого ряда лишайников с менее плотной плектенхимой слоевища основная форма роста водорослей, как правило, сохраняется; так, нитчатую форму *Nostoc* (но с более укороченными нитями) мы встречаем у *Collema*, *Leptogium*, *Lempholettia* и др., нитчатая форма *Scytonema* свойственна роду

⁴ В большинстве работ до последнего времени род *Trebouxia* был известен как *Cystococcus*, но так как последний был основан на *Cystococcus* Naeg., который оказался принадлежащим к *Chlorococcum*, то *Cystococcus* был переименован в *Trebouxia* (de Puymaly, 1924).

КОМПОНЕНТЫ ЛИШАЙНИКОВ

Thermutis, нитчатая форма *Stigonema* — роду *Ephebe* (но только в самых молодых участках на вершине слоевища; в ниже расположенных, более старых участках *Stigonema* распадается на отдельные клетки или группы клеток) и др. *Gloeocapsa* сохраняет общий характер сложения колоний, слизистую оболочку и слизистую обертку у видов *Pyrenopsis*, *Anema*, а *Chroococcus* — у видов *Phylliscum* и т. д.

- Клетки водоросли окрашены в зеленый, желто-зеленый или желтоватый цвет . . . 2.
- 2. Клетки желтовато-зеленоватые до желтоватых. Цвет их зависит от желто-зеленых хроматофоров (хлорофилл которых маскируется большим количеством ксантофилла), обычно многочисленных и мелких, дисковидных или лентовидных, реже зерновидных или других форм. Пиреноиды очень редки. Клетки одиночные или в колониях, часто соединены в нити, свободные или прикрепленные. Оболочка обычно состоит из двух половинок. Зооспоры и гаметы (развиваются очень редко) с двумя (редко с одним) неравной длины и различного строения жгутиками. Продукт ассимиляции обыкновенно — масло. В слоевище лишайников водоросль образует одиночные клетки или короткие сжатые нити. В культуре слоевище сильно разветвленное, нитчатое

Отдел Xanthophyta — Желтозеленые водоросли.

Из желтозеленых водорослей в настоящее время в качестве фикобионта лишайников известен только один род *Heterococcus* и один вид, именно *H. caespitosus*, живущий в слоевище *Verrucaria elaeomelaena* и *V. laevata*. В слоевище лишайника эта водоросль развивает удлиненные клетки с 2—7 постенными желто-зелеными хроматофорами. Обычно эти клетки связываются по 2 — 4 в короткие нити, редко клетки одиночные, разъединенные. В культуре клетки *Heterococcus caespitosus* удлиняются, многократно делятся и образуют густо-разветвленное, иногда звездчатое слоевище, часто с удлиненной клеткой на вершине веточек; но иногда делятся только ядра, при этом клеточки удлиняются и становятся многоядерными. Хроматофоры лентовидные по нескольку (до 10 и больше) в клетках. Слоевище иногда распадается на отдельные клетки, снова разрастающиеся в нити. Клетки центральной части нити могут давать автоспорангии с 2 — 4 автоспорами, которые не отпадают, а остаются связанными с нитью и дают дополнительные автоспорангии. Эти автоспоры образуют в центральной части нити грозди очень мелких клеток и могут прорастать, оставаясь на нити, в остальном водоросль сохраняет нитчатую форму. Клетки особых несколько уплощенных и коротких нитей могут образовывать шаровидные или удлиненные зооспораппш с 32 (редко до 64) зооспорами, имеющими крупную стигму и два жгутика неравной длины. В сухих условиях зооспоры округляются и окружаются оболочкой.

- Клетки окрашены в зеленый цвет, редко в оранжево-желтоватый, последнее зависит от наличия гематохрома. Обычно имеется один или несколько пиреноидов, иногда они отсутствуют. Одноклеточные или многоклеточные водоросли различной формы, иногда нитчатые или пластинчатые. В культуре образуют зооспоры с жгутиками равной длины, в числе 2 — 4. Ядро имеется, но без специальной окраски, оно обычно незаметно

Отдел Chlorophyta — Зеленые водоросли (см. табл. III).

ТАБЛИЦА II ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ РОДОВ СИПЕЗЕЛЕННЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ, ВИДЫ КОТОРЫХ ИЗВЕСТНЫ КАК ФИКОВИОПТЫ ЛИШАЙНИКОВ

- I. Клетки водоросли (свободноживущей или в культуре) расположены не в виде нитей, а в округлых колониях и заключены в слизь по 2 — 4 (16) или большем числе клеток. В слоевище лишайника клетки водоросли большей частью одиночные 2.

— Клетки водоросли расположены в один или несколько рядов, образуя нити. В слоевище лишайников нити очень часто распадается на отдельные клетки . . . 4. 2. Колонии слизистые, шаровидные, овальные или чаще всего бесформенные со множеством клеток, расположенных без определенного порядка. Клетки шаровидные или эллипсоидные, делятся по трем взаимно перпендикулярным направлениям. В слоевище лишайников клетки одиночные

Microcystis (включая *Aphanocapsa*).
Microcystis — фикобиопт некоторых видов *Arthopyrenia* (*Pseudoarthopyrenia*), вторичный фикобионт (в цефалодпях) *Stereocaulon* sp.³

⁶ Данные о нахождении различных видов водорослей в качестве фикобионтов в слоевищах лишайников в этом разделе книги указаны главным образом по Ахмаджяну (Alimadjiati, 1967a) и Летруи-Галину (Letrouit-Galinou, 1969).

- Колонии состоят из включенных друг в друга слизистых пузырей — большой пузырь содержит два меньших, в каждом из них могут быть еще меньшие; самые внутренние пузыри содержат шаровидные или эллипсоидные клетки, одетые бесцветными или окрашенными слизистыми оболочками. Клетки делятся по трем направлениям..... 3.
- 3. Клетки исключительно или главным образом шаровидные, значительно реже слегка эллипсоидные или, если несколько сближены, то угловатые. Влагалища у некоторых видов окрашенные. Окраска их зависит от pH субстрата, на котором они растут **Gloeocapsa.**

Gloeocapsa — наиболее частый фикобионт у многих представителей сем. *Pyrenopsidaceae*. Из многочисленных видов рода *Gloeocapsa* (рис. 8, А) в качестве фикобиоптов лишайников известны следующие: *Gloeocapsa alpina* —

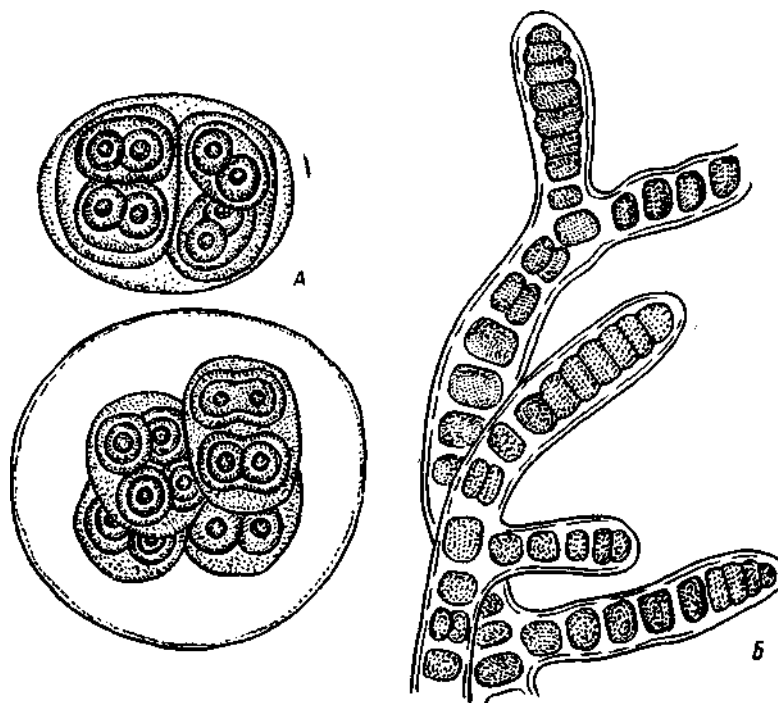


Рис. 8.

А — *Gloeocapsa alpina* Naeg., молодые слоевища (по Голлербаху); Б — *Stigonema ocellalum* (Dillw.) Thur., участок слоевища (по Косинской).

фикобионт *Synalissa symphorea*, *G. crepidinum* — фикобиопт *Arthopyrenia halodites*, *G. kuetzingiana* — фикобионт *Psorotichia*, *Synalissa symphorea*, *G. muralis* — фикобионт *Thyrea pulvinata*, *Psorotichia schaereri*; *G. pleurocapsoides* — фикобионт *Phylliscum endocarpoides*, *G. rupestris* — фикобионт *Peccania coralloides*, *Phylliscum endocarpoides*, *G. magma* — фикобионт *Synalissa*, *Pyrenopsis*, *G. spp.* — фикобионт *Synalissa*, *Phylliscum*, *Stereocaulon* (вторичный фикобионт в цефалодиях), *Pyrenopsidium*, *Phylliscum*, *Lichinella* и *Pterygiopsis*.

- Клетки исключительно или чаще всего удлинённые, эллипсоидные или цилиндрические, редко шаровидные **Gloeothece.**

Gloeothece указывается как фикобионт двух неизвестных еще в СССР видов *Arthopyrenia* (но может быть обнаружен у других видов этого рода). Ставится под сомнение (Ahmadjian, 1967a).

- 4. Колонии грязно- или оливково-зеленые или желтоватые, состоят из коротких простых или неправильно разветвленных нитей, одни из которых, с более короткими клетками, разрастаются горизонтально, другие, с более длинными вытянутыми, растут вертикально. Оболочки клеток толстые. Нити иногда сростаются боковыми поверхностями друг с другом и образуют изредка ме-

стами пара- или прозоплектенхиму, которая на субстрате кажется желтоватой коркой. Клетки нитей без плазмодесм. Гормогониев и гетероцист нет. Спорангии поверхностные, образуются эндоспоры. В свободном состоянии живет эндолитно на раковинах моллюсков в северных районах, в реках и морях, а также на известняках. В слоевище лишайника клетки водоросли рассеянные, оди-
ночные **Hyella.**

Hyella caespitosa — фикобионт *Arthopyrenia halodites*, *A. litoralis*, *A. sublitoralis*; *Hyella* spp. — фикобионт *Arthopyrenia sublitoralis*.

- Слоевище состоит из свободных, бесросшихся между собой нитей, с тесно соединенными друг с другом клетками, с плазмодесмами. Часто с влагалищами. В подавляющем большинстве случаев образуются гормогонии, а также обычно гетероцисты. Эндоспор нет. Размножение гормогониями 5.
- 5. Ветвление нитей настоящее, очень редко ложное, неправильное. Трихомы образуются одним, но чаще двумя или несколькими рядами вегетативных клеток 6.
- Нити с ложным ветвлением, или простые, всегда однорядные 7.
- 6. Нити одного типа, никогда не заканчивающиеся волоском. Клетки шаровидные или бочонковидные. На вершине нити с клетками, размещенными в один ряд, в более старых частях слоевища клетки расположены по ширине в 2—4 ряда. Гетероцисты боковые (латеральные) и интеркалярные. Гормогонии образуются обычно на концах веток и состоят из нескольких (редко двух) клеток. В слоевище лишайников водоросль в виде отдельных клеток и только на вершине веточек клетки сохраняют расположение по 2—4 в ряд **Stigonema.**
Stigonema (рис. 8, B) известна как фикобионт у видов *Ephebe*, *Spilonema*, *Thermutis*; встречается также как вторичный фикобионт (в цефалодиях) видов *Stereocaulon*.
В старинных лихенологических работах водоросль *Stigonema* обычно называлась *Sirosiphon*.
- Боковые ветки нитей двух типов: одни длинные, часто постепенно утончающиеся и заканчивающиеся волоском, другие короткие (иногда состоят всего из 1—2 клеток, но обычно из большего числа клеток), заканчивающиеся конечной гетероцистой. Слоевище сильно разветвленное. Гетероцисты, кроме конечных (терминальных), очень редко интеркалярные. В слоевище лишайников клетки водорослей одиночные **Mastigocoleus.**
Mastigocoleus testarum отмечается как фикобионт *Arthopyrenia sublitoralis* (как и *Hyella*). Впрочем, Ахмаджяном (Ahmadjian, 1967a) ставится под сомнение.
- 7. Нити и трихомы симметричные, с одинаковыми по толщине концами или слегка расширяющиеся на концах 8.
- Нити и трихомы асимметричные, суживающиеся к вершине и заканчивающиеся, как правило, волоском 10.
- 8. Трихомы простые, не ветвящиеся, не расширяющиеся на концах, обычно имеющие вид бус. Клетки округлой, шаровидной, эллипсоидальной, реже удлиненной, цилиндрической формы. Влагалища очень нежные и обычно незаметные, расплывающиеся в слизь 9.
- Трихомы с ложным ветвлением, часто расширяющиеся на концах. Ложные ветки большей частью двойные или иногда одиночные. Клетки квадратные, цилиндрические, до удлиненно-цилиндрических. Влагалища постоянные, крепкие, однородные или слоистые. В слоевище лишайника клетки водоросли большей частью одиночные, но у некоторых родов (*Thermutis*) она сохраняет нитчатую форму **Scytonema.**
Scytonema spp. (рис. 9, A) являются фикобионтами многих лишайников: *Coccocarpia*, *Erioderma*, *Heppia*, *Lichinodium*, *Lichenothrix*, *Pannaria*, *Polychidium*, *Thermutis*, *Stereocaulon*, у базидиолихенов рода *Dictyonema*, затем как вторичный фикобионт — в цефалодиях у *Lopadium* и у многих других тропических форм. Виды *Scytonema*, являющиеся фикобионтами, до настоящего времени не определены.
- 9. Нити в виде нитки бус, в слизистых, макроскопических, большей частью хорошо заметных колониях различной формы (шаровидные, эллипсоидные, пластинчатые). Гетероцисты почти не отличаются по размерам от остальных клеток нити. В слоевище лишайника водоросль иногда сохраняет нитчатую форму, но нити становятся более короткими (у родов *Collema*, *Leptogium*, *Lempholemma* и др.). У других родов, как например *Peltigera*, нити *Nostoc* разбиваются на отдельные клетки или на небольшие скопления из нескольких клеток. Эти скопления окружаются гифами, которые нередко проникают между клетками и изолируют их друг от друга. Колонии могут достигать нескольких сантиметров в диам **Nostoc.**

Nostoc (рис. 9, Б) — фикобионт многих лишайников: *N. commune* (клетки 4,5—6 мкм в диам.) и *N. muscorum* (= *N. linckia* f. *muscorum* — клетки 3—4 мкм в диам.) — фикобионт *Collema* spp.; *N. punctiforme* (колонии около 200 мкм в диам.; клетки коротко бочкообразные до эллипсоидных) — фикобионт *Peltigera erumpens*, *P. horizontalis*, *P. canina*, *P. polydactylis*, *P. rufescens*, *P. malacea*, *P. virescens*, и вторичный фикобионт цефалодиев *P. aphthosa*; *N. sphaericum* колонии до 6—7 см в поперечнике; гетероцисты около 6 мкм в диам., фикобионт *Collema* spp., *Pannaria* sp., *Leptogium issatschenkoii* и североамериканской *Hydrothyria venosa*, растущей в ручьях. *Nostoc* sp. известен в цефалодиях *Stereocaulon* sp. Нити одиночные или собранные в бесформенные, обычно очень маленькие (часто микроскопические) колонии, дерновинки. Гетероцисты интеркалярные. Клетки цилиндрические **Anabaena.**

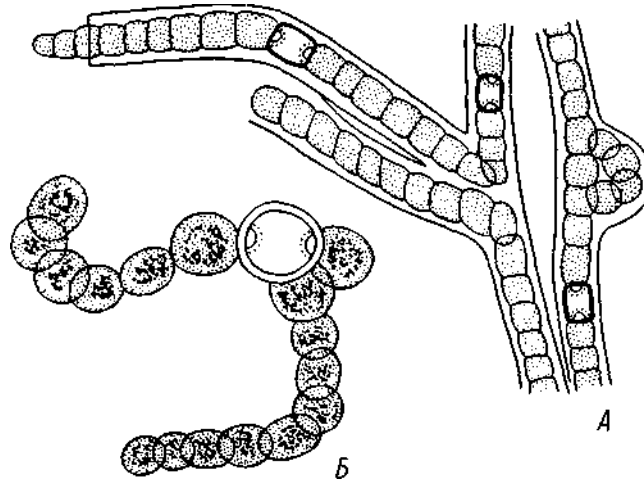


Рис. 9. (По Борне).

А — *Scytonema* sp., участок нити; Б — *Nostoc* sp., участок цепочки.

Anabaena известна как вторичный фикобионт (в цефалодиях) некоторых видов *Stereocaulon*.

10. Нити одиночные или многочисленные, часто с кончным волоском, не имеют вида слизистых (студенистых) шаровидных колоний, а образуют дерновинки или различной формы налеты, внутри которых нити расположены параллельно. Ветвление ложное. В слоевище лишайников клетки не образуют волосков, мало отличимы от клеток *Nostoc*. Нити их иногда напоминают нити *Scytonema*. В культуре кончный волосок образуется только в особых условиях *Calothrix* s. lat. (incl. *Dichothrix*).

Calothrix crustacea (гетероцисты базальные и интеркалярные) и *C. pulvinata* (гетероцисты только базальные) — фикобионты *Lichina conjinis*; *Calothrix* spp. — фикобионты *Lichina conjinis*, *L. pygmaea*, *Porocyphus*, *Calothrix orsiniana* (гетероцисты базальные, одиночные или по несколько в ряд. Трихомы часто на вершине с довольно длинным волоском) — фикобионт *Placynthium nigrum*. — Нити не бывают одиночными, а образуют слизистые (студенистые) шаровидные или полушаровидные колонии, внутри которых они расположены радиально. При основании нити с базальной гетероцистой *Rivularia*.

Rivularia указана как фикобионт *Lichina conjinis*, а также некоторых видов *Porocyphus*.

ТАБЛИЦА III ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ЗЕЛЕННЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ, ВИДЫ КОТОРЫХ ИЗВЕСТНЫ КАК ФИКОБИОНТЫ ЛИШАЙНИКОВ

Нитчатые и колониальные формы зеленых водорослей в слоевище лишайников разъединяются на отдельные клетки, и только *Cladophora* и *Trentepohlia* редко, в слоевище отдельных лишайников *Coenogonium*, *Racodium*, сохраняют нитчатое строение.

1. Клетки водоросли заключены в слизь или с ослизненной оболочкой 2.
- Водоросли не образуют слизи, оболочка клеток их не ослизнена 11.
2. Клетки собраны в нити, иногда короткие или частично рассыпающиеся на одиночные клетки 3.
- Клетки водоросли одиночные либо собраны пакетами, либо в группы неопределенной формы 4.
3. В слоевище лишайника водоросль состоит из отдельных шаровидных клеток. Из кусочков слоевища лишайника, помещенных в культуру, снова развиваются водоросли, состоящие из отдельных разобщенных клеток. Хроматофор колоколообразный, постенный, с одним пиреноидом, но есть указания, что более старые клетки могут иметь до 3 пиреноидов. Некоторые клетки могут выделять слизь и остаются соединенными в виде маленьких колоний, погруженных в слизь. Такие клетки размножаются, образуя по 4—8 автоспор. Некоторые клетки в культуре, не выделяющие слизи, формируют зооспорангии с лентоидным хроматофором на концах восходящих, неправильной формы разветвленных нитей. Зооспоры обычно округляются и чаще всего образуют одиночные клетки, пальмеллоидные колонии или (в особых условиях) ветвистое нитчатое слоевище. В таком случае зооспоры после некоторого покоя превращаются в автоспорицисты, в которых формируются 4 автоспоры, расположенные в один ряд. Эти автоспоры также образуют каждая по 4 новых автоспоры. Такой процесс повторяется несколько раз, и поскольку автоспоры остаются соединенными, то возникает разветвленное нитчатое слоевище, некоторые клетки которого превращаются в зооспорангии. Отметим, что в каждом зооспорангии развивается до 64 зооспор, содержащих стигму, два жгутика и пульсирующую вакуоль. Нитчатое слоевище развивается только из зооспор. . . . **Leptosira.**
Leptosira thrombii — фикобионт *Thrombium epigaeum*. *Leptosira thrombii*, описанная из слоевища *Thrombium epigaeum* Чермак-Вес (Tschermak-Woess, 1953), отличается от типа рода *Leptosira*, описанного Борци (Borzi, 1875), формой клеток и хроматофора, затем наличием пиреноида и особенностями развития. Как пишет Летруи-Галипу (Letrouit-Galinou, 1969), по мнению Бурелли (Bourrelly, 1966), *Leptosira thrombii*, вероятно, относится к другому роду.
 Однако, пока этот вопрос не изучен точно, следует относить фикобионт *Thrombium epigaeum* к роду *Leptosira*.
- В слоевище лишайника водоросль представлена отдельными клетками. В культуре водоросль имеет вид слабо разветвленных нитей со слегка вытянутыми или неправильной формы клетками в общей слизи. Позднее клетки становятся более правильно шаровидными и образуют рыхлые, кубические или гроздевидной формы, легко разъединяющиеся пакетики. Клетки с постенным пластинчатым хроматофором, без пиреноидов. Размножение автоспорами (образуется по 4—8 в клетке) и двужгутиковыми зооспорами (в культуре) . . . **Cocciobotrys.**
Cocciobotrys verrucariae — фикобионт *Verrucaria nigrescens*; *Cocciobotrys leci-deae* — фикобионт *Lecidea juliginea*. Шода (Chodat, 1913) обосновал этот род в результате изучения *C. verrucariae* и полагал, что он относится к *Xanthophyceae*. Позднейшие исследования в культуре показали, что *Cocciobotrys* относится к зеленым водорослям.
- 4 (2). Клетки шаровидные, одиночные (или средипенные по две) с бородавчатой местами оболочкой, с постепенным звездчатым (по крайней мере у апланоспорицист) или кувшинчатым хроматофором и центральным пиреноидом. Ядер одно или несколько. В слоевище лишайника бородавочки оболочки редко бывают заметны. Автоспорангии двух типов — крупные с бородавчатой оболочкой и небольшие с гладкой оболочкой. Первые содержат более 200 одноклеточных цилиндрических автоспор, вторые образуют по две маленькие вздвоенные округлые автоспоры. В условиях культуры автоспоры могут образовывать коротенькие нити, а позднее собираются в пакетики кубической формы . . . **Trochiscia.**
Trochiscia granulata — фикобионт *Polyblastia amota*, *Trochiscia* sp. — фикобионт *Polyblastia hyperborea*. Фикобионт полибластии, описанный как *Trochiscia granulata* (Tschermak, 1941), отличается от описанного Кютцингом рода *Trochiscia* мелкими клетками, гладкой клеточной оболочкой (у апланоспорицист оболочка частично бородавчатая), постенным кувшинчатым хлоропластом (у фикобионта хлоропласт звездчатый) и другими признаками и требует дальнейшего изучения. *Trochiscia granulata* напоминает *Desmococcus*, который часть авторов отождествляет с *Pleurococcus naegelii*.
- Хроматофор не звездчатой формы, даже у апланоспорицист. Оболочка клетки без бородавчатых выростов 5.

5. Клетки неправильно-округлые, с туповато-округлыми концами, очень маленькие, в среднем 5X3 мкм, с тонкой оболочкой. Хроматофор бледно-зеленый, пластинчатый, постенный. Пиреноида нет. Размножение вегетативное — простым делением клеток с образованием пакетиков из 4 клеток или парных клеток, связанных слизистой оберткой и легко рассыпающихся на отдельные клетки различной формы. Колонии на агаре ярко-зеленые, ровные, полужидкие . .

Hyalococcus.

Hyalococcus dermatocarponis — фикобионт *Dermatocarpon fluviatile*, *D. minutum* (рис. 10, А), Род, близкий к *Diplosphaera*, *Desmococcus*, *Protococcus* (Zeitler, 1954; Vischer, 1960).

- Клетки более 5 мкм длиной, а если не больше, то они расположены без порядка в бесформенной слизи (см. теза 7, *Palmella*). Хроматофор пластинчатый или чашевидный 6.

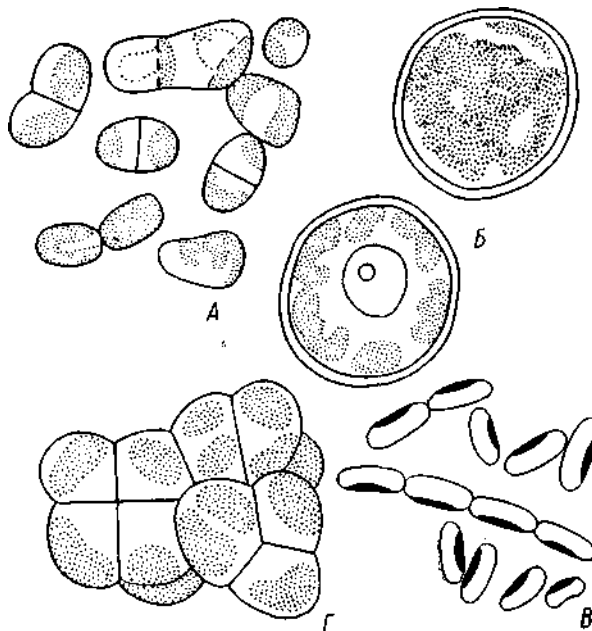


Рис. 10.

А — *Hyalococcus dermatocarponis* Waren., клетки из слоевища *Dermatocarpon minutum* (L.) Mann (по Ахмаджяну); Б — *Myzococca reticulata* Tsch.-W. (по Чермак-Весс); Б' — *Stichococcus bacillaris* Naeg. (по Патсу); Г — *Protococcus dermatocarponis-minutum* Zeitl., пакеты клеток из двухнедельной культуры (по Цейтлер).

6. Пиреноид есть 7.
 — Пиреноида нет..... 10.
 7. Свободноживущая водоросль в виде колонии клеток, расположенных без порядка в слизи, в шаровидных колониях. Клетки шаровидные, до эллипсоидных, с очень ослизнейными оболочками и снабжены постенным хроматофором и базальным пиреноидом. Лишены пульсирующей вакуоли, что отличает этот род от *Gloeocystis*. В слоевище лишайника клетки водоросли с неослизнейной оболочкой. Размножение вегетативное, простым делением клеток. Свободноживущая водоросль размножается также и зооспорами..... **Palmella.**
Palmella sp. — некоторые лишайнологи, вслед за Цальбрукнером (Zahlbruckner, 1907, 1926), указывают в качестве фикобионта многих лишайников, таких как *Lithographa*, *Mycoporum*, *Xylographa*, ряда видов *Sticta* и др. Однако нет точных данных, подтверждающих это.
 — Слоевище водоросли не представляет собой колонии клеток, расположенных без порядка в бесформенной общей слизи. Клетки одиночные или собраны пакетами или в виде гроздевидных скоплений. Если оболочки клеток ослизнены, то они не сливаются в общую слизь колонии 8.

8. Водоросль размножается вегетативно, простым делением клеток, которые собраны в слизистой колонии пакетиками по четыре. Клетки в условиях культуры округлые или полигональные, небольшие, около 7 мкм дл.; в слоевище лишайника они сильно изменены, становятся яйцевидными или широкоовальными, значительно более крупными, 7—13 мкм дл. Хроматофор в условиях культуры плоскочашевидный или колоколообразный, с одним пиреноидом. В слоевище лишайника клетки одиночные, без слизистой обертки и с хроматофором вздуточашевидным, складчатым, с утолщенными краями и несколькими пиреноидами *Chlorosarcinopsis*.
- Chlorosarcinopsis minor* (= *Chlorosarcina minor*) — фшюбионт *Lecidea lapicida* и *L. plana*. *Chlorosarcinopsis* отличается от *Chlorosarcina* наличием пиреноида.
- Водоросль в слоевище лишайника размножается автоспорами, иногда в свободно-живущем состоянии, а также в культуре может размножаться и зооспорами или только зооспорами 9.
9. Клетки по одной или по 2—4 в слизистых обертках, которые, но сливаясь друг с другом, собраны в маленькую колонию. Слизистые обертки иногда бывают зонированы, иногда без заметных зон, но тогда обычно каждая клетка окружена толстой оберткой. В клетках часто бывают пульсирующие вакуоли. В слоевище лишайников строение водоросли мало изменяется. Клетки шаровидные до эллипсоидных, с чашевидным хроматофором и с пиреноидом; в свободноживущем состоянии и в культурах некоторые клетки образуют по 4—8 двужгутиковых зооспор *Gloeocystis*.
- Gloeocystis* sp. — фикобионт *Biatora uliginosa* и *Gloeoelecta bryophaga*, а также ряда видов *Catillaria* подсекции *Gloeocapsidium* (известной раньше как *Micarea*).
- Клетки шаровидные (3)7—12 мкм в диам. или эллипсоидные 7—14X(5)6—10.5 (11.5) мкм в диам. или (у эллипсоидных форм 10—14X'6—7 мкм), одиночные или собраны по 4 (иногда по многу) в пакетика; нередко образуют слизистые обертки и в этом случае сливаются. Хроматофор чашевидный или пластинчатый, у старых клеток иногда лентовидный, имеется пиреноид. Размножение автоспорами, образующимися по четыре, но они могут размножаться и в материнской клетке (до 16). Эти деления иногда бывают не одновременными, и в этом случае можно наблюдать различные размеры автоспор в одной клетке . . . *Pseudochlorella*.
- Pseudochlorella pyrenoidosa* — фикобионт *Biatora granulosa*, *Lecidea assimilatata*. *Pseudochlorella* — род, описанный Лундом (Lund, 1955), отличается от *Chlorella* почти центральным, толстым в средней части хроматофором с несколько смятой поверхностью и постоянным наличием пиреноида, размещенного в средней части хроматофора.
10. Водоросли обычно в виде одиночных клеток или реже собраны в небольшие колонии с удлинненными эллипсоидными, или, очень редко, почти шаровидными, небольшими 7—12X4—10 мкм клетками, с топкой, легко ослизняющейся оболочкой. Ядро маленькое. В слоевище лишайника оболочки клеток водоросли не ослизнены. Хроматофор попустый, чашевидный, иногда в виде выгнутой пластинки, обычно без пиреноида. Размножение автоспорами, образующимися в число 2—4 в клетке, как полагает автор рода (Schmiddle, 1901), но некоторые (Printz, 1927; Bourrelly, 1966) считают, что эта водоросль размножается главным образом вегетативным делением клеток (с косой плоскостью деления) . . . *Coccosuxha*.
- Ряд видов *Coccosuxha* являются фикобионтом многих представителей пельтигер (с зелеными водорослями) и солорин, *Coccosuxha peltigerae* (клетки в культуре не ослизнены) и *C. mucigena* (клетки со слизью) — фикобионты *Peltigera aphthosa*; *C. peltigerae-venosae* — фикобионт *Peltigera venosa*; *C. solorinae-croceae* и *C. tirolensis* — фикобионты *Solorina crocea*; *C. solorinae-saccatae*, *C. glaronensis*, *C. ovalis*, *C. simplex*, *C. ellipsoidea* — фикобионты *Solorina saccata*; *C. solorinae-bisporae* — фикобионты *Solorina bispora* и *S. octospora*; *C. subellipsoidea* и *C. pringsheimii* — фикобионты *Omphalina pseudoandrosacea* (~*Botrydina vulgaria*); *C. icmadophilae* — фикобионт *Icmadophila ericetorum* и *Baeomyces roseus*; *Coccosuxha* sp. является фикобионтом также *Coriscium*.
- Клетки эллипсоидные до неправильно-шаровидных или яйцевидных, окружены слизистой оберткой и соединены в пакетика по несколько или же образуют неправильной формы скопления, от которых иногда отходят короткие нити, заканчивающиеся удлиненной конечной клеткой. Нити легко распадаются на отдельные клетки. Имеется постенный пластинчатый хроматофор, без пиреноида. Размножается автоспорами, образующимися в клетках в количестве 4—8 и двужгутиковыми зооспорами (в культуре — см. антитеза 3) . . . *Coccosbotrys*.
- 11 (1). Клетки одиночные 12.

- Клетки собраны в нити (иногда короткие), в пакеты, в пластинчатые слоевища или в неопределенной формы группы 19.
- 12. Хроматофор центральный, звездчатой формы или по краю лопастной 13.
- Хроматофор настенный, выстилающий всю внутреннюю поверхность клетки или постенный, цилиндрический или чашевидный..... 15.
- 13. Оболочка клетки, по крайней мере местами, с бородавчатыми выростами (см. теза 4).
- Оболочка клетки гладкая 14.
- S4. Хроматофор центральный, звездчатой формы до слегка лопастного по краю. Клетки одиночные, шаровидные, эллипсоидные, ⁶ яйцевидные, изредка грушевидные (13) 16—34 мкм в диам., с большим хроматофором и центральным пиреноидом, обычно хорошо заметным в клетках водорослей из слоевища лишайников и значительно менее отчетливым или незаметным в клетках водорослей в условиях культуры. Ядро расположено между лопастями или разделами хроматофора на его периферии, чаще близ оболочки клетки. Оболочка толстая, гладкая; в культуре иногда с ослизневшей оберткой. Размножение в культуре зооспорами, образующимися в зооспораггиях в числе нескольких десятков и до 256 (Ahmadjian, 1960), а в слоевище лишайников — автоспорами, образующимися по 8—16 (32), редко до 64 в клетках. Половой процесс — изогамия — слияние изогамет, не отличающихся от

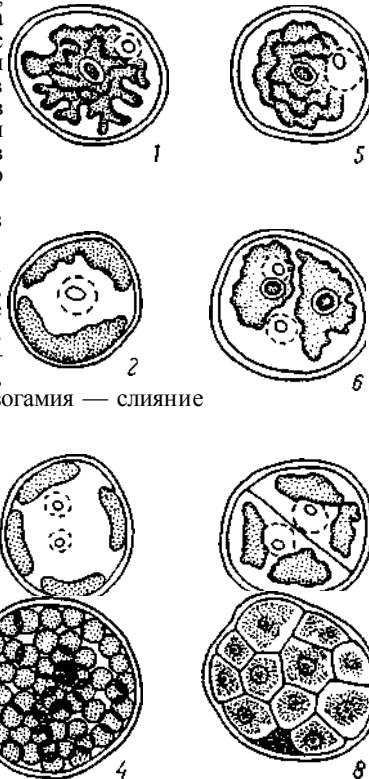


Рис. 11. Виды водорослей *Trebouxia*. (По Ахмаджяну).

Группа I:1 — клетки в состоянии покоя. Хроматофор сильно складчатый и разветвленный; 2, 3 — образовавшиеся во время деления части хроматофора имеют коротко-лентовидную форму и занимают первое время постенное положение; 4 — автоспоры образуются в результате недоразвития зооспор. Группа II: 5 — клетка в состоянии покоя с почти цельным хроматофором или неглубоколопастным; в — части хроматофора во время деления не имеют лентовидной формы и размещены более или менее в центре клетки; 7, 8 — автоспоры, образуются в результате «полигонального деления», а также в результате недоразвития зооспор.

зооспор (Hedlund, 1949; Ahmadjian, 1959a) **Trebouxia.**

Один из самых распространенных в качестве фикобионта лишайников родов водорослей, пока многие формы остались не идентифицированными. Ахмаджян, много сделавший для изучения этого рода (Ahmadjian, 1958, 1959a, 1960), установил две группы видов этого рода.

Группа I (водоросль в слоевище *Cladonia*, по: Hedlund, 1899). Хроматофор на периферии разделен на узкие доли или глубокие лопасти, которые могут доходить до оболочки клетки. Образовавшиеся во время деления части хроматофора имеют вначале коротко-лентовидную форму и занимают первое время постенное положение. Автоспоры образуются только в результате недоразвития зооспор. Клетки слегка удлинены — эллипсоидно-шаровидной или широко-яйцевидной формы. Виды этой группы являются обычно фикобионтами кустистых лишайников (рис. 11, I). *Trebouxia cladoniae* — фикобионт *Cladonia*

⁶ Часто более старые клетки *Trebouxia* изменяют свою форму. В одних случаях шаровидные клетки становятся эллипсоидными, в других случаях, напротив, эллипсоидные со временем приобретают шаровидную форму.

furcata, *C. pyxidata*, *Chaenotheca chrysocephala*; *Trebouxia endiviaefoliae* — фикобионт *Cladonia convoluta*, *Chaenotheca chrysocephala*; *T. erici* — фикобионт *Cladonia cristatella* (а также известна как свободноживущая на почве); *T. glome-rata* — фикобионт многих видов кладоний: *Cladonia cocci/era*, *C. cornuta*, *C. de-formis*, *C. gracilis*, var *chordalis*, *C. macilentata*, *C. rangijerina*, *Stereocaulonpileatum*; *T. irregularis* — фикобионт *Cladonia fimbriata*. Что касается *T. cohaerens*, описанной Шоуда как *Cystococcus cohaerens*, то этот вид живет эпифитно на слоевище *Verrucaria sp.*

Группа II (водоросль в слоевище *Xanthoria*, по: Hedlund, 1899). Хроматофор на периферии почти цельный или неглубоколопастной, вырезы между лопастями никогда не достигают оболочки клетки. Части хроматофора во время деления не имеют лентовидной формы и расположены в центре клетки. Автоспоры образуются в результате «полигонального деления» протопласта клетки, а также и недоразвития зооспор. Клетки видов этой группы чаще всего шаровидны. Виды эти являются фикобионтами листоватых и накипных лишайников. Так как многие виды этой группы описаны различными авторами, которые обычно не имели возможности ознакомиться с предыдущими описаниями других исследователей, то возможно, что некоторые из этих видов окажутся повторно описанными. Кроме того, многие из приводимых ниже видов отличаются лишь особенностями колонии в культуре на агаре или очень незначительными и незначительными отличиями и поэтому как отдельные виды могут приниматься только условно до серьезной критической обработки рода *Trebouxia* в целом (рис. 11, II).

Trebouxia atrovirens — фикобионт *Cetraria pinastris*; *T. beringensis* — фикобионт *Parmelia scorteae*; *T. caloplacae-aurantiaca* — фикобионт *Caloplaca aurantiaca*; *T. chodatii* — фикобионт *Parmelia caperata*; *T. decolorans* — фикобионт *Buellia punctata*, *Xanthoria parietina*, *T. elegans* — фикобионт *Anaptychia ciliaris*, *T. flavescens* — фикобионт *Physcia obscura*; *T. genevensis* — фикобионт *Parmelia saxatilis*, *T. impressa* — фикобионт *Physcia stellaris*, *T. intermedia* — фикобионт *Bryopogon jubatus*; *T. limanensis* — фикобионт *Parmelia acetabulum*; *T. minima* — фикобионт *Xanthoria parietina*, *T. parmeliae* — фикобионт *Parmelia caperata*, *T. plane* — фикобионт *Bryopogon implexus*; *T. placodii-circinatis* — фикобионт *Placolecanora circinata*, *T. placodii-saxicolae* — фикобионт *Placolecanora saxicola*; *T. parmeliae-tinctinae* — фикобионт *Diploschistes scruposus*; *T. valdensis* — фикобионт *Parmelia saxatilis*, *T. xanthoriae* (syn. *T. xanthoriae-parietinae*) — фикобионт *Anaptychia ciliaris*, *Lecanora subfuscata*, *Physcia pulverulenta*, *Pseudovermia furfuracea*, *Ramalina fraxinea*, *Umbilicaria polyphylla*, *Xanthoria parietina*. — Хроматофор постенный, кувшиповидный, выстилающий всю внутреннюю по верхность клетки, а потому нередко кажущийся центральным (в таком случае водоросль ошибочно может быть определена как *Trebouxia*). В клетках фикобионта в слоевище лишайника хроматофор сильно складчатый, отстающий от оболочки. Ядро крупное, центральное. Пиреноида нет. Клетки фикобионта в слоевище лишайника одиночные или размещены группами по 4—8, шаровидные, (5) 7—13 мкм в диам. или эллипсоидные, (7)10—15.5 (17)X(5)7—10 мкм. Размножение автоспорами, образующимися по 4—8 (16) в автоспорангии. У свободноживущей водоросли образуются зооспоры по 64—128 в зооспорангии

Myrmecia.

Myrmecia biatorellae — фикобионт *Biatora berengeriana*, *Derm-atocarpon velebiticum*, *Endocarpon hepaticum*, *E. rufescens*, *Maronella laricina*, *Psora globifera*, *Psoroma hypnorum*, *Sarcogyne pruinoso*, *S. simplex*, *Verrucaria submersella*, *Myrmecia reticulata* — фикобионт *Bacidia nanipara*, *Catillaria chalybeia*.

Род *Myrmecia*, установленный Принцем (Printz, 1927), подвергся позднее пересмотру со стороны Рейзигля (Reisigl, 1964). Последний относит к *Myrmecia* только те формы, оболочка которых имеет полярное утолщение, выдающееся часто в виде невысокой бородавочки и которые имеют хроматофор колоколовидный, не сетчатый и не разделенный на лопасти. Формы, не имеющие полярного утолщения, с хроматофором, разделенным на две лопасти, он относит к описанному роду *Lobococcus*, к которому, согласно его делению, должна принадлежать *Myrmecia biatorellae*. Наконец, *M. reticulata* Рейзигль относит к роду *Dictyochloris*, описанному Вишером (Vischer, 1945). Этот род характеризуется постенным центральным сетчатым хроматофором без пиреноида и многоядерными клетками. Вместе с тем клетки *M. reticulata* одноядерны, что не согласуется с выводами Рейзигля.

Очевидно, это звено в сем. *Chlorococcaceae* нуждается в критическом пересмотре. Обработка Бурелли (Bourrelly, 1966) в этой части хлорококковых очень формальна. Поэтому пока мы принимаем здесь более старый из описанных род *Myrmecia*,

15. Хроматофор постенный, боковой, цилиндрический, не доходит до концов клетки. Пиреноида нет. Клетки в свободном состоянии и в культуре обычно собраны в короткие, однорядные, не ветвящиеся, рыхлые нити (часто напоминают короткие связки сосисок). Они легко разрываются на одиночные, коротко цилиндрические, прямые или слегка согнутые, широко округленные на концах, маленькие клетки. В слоевище лишайника клетки всегда одиночные. Размножение только вегетативное, простым делением клеток Stichococcus. *Stichococcus bacillaris* (рис. 10, Б) — фикобиопт многих порошкоплодных видов, как *Calicium* sp., *Chaenotheca bruneola*, *Ch. melanophaea*, *Ch. stemonea*, *Ch. trichialis*, *Coniocybe furfuracea*, *C. gradienta*, а также *Lepraria* sp. Кроме того, этот стихококк известен в свободном состоянии. *S. chloranthus* с крупными прямыми клетками, 13X3.4 мкм — фикобиопт *Chaenotheca melanophaea*; *S. coniocybe* с клетками 6—9 мкм дл. и до 3 мкм шир. • — фикобионт *Coniocybe furfuracea*; *S. pallescens* с клетками очень изменчивого размера, 6.2—9.6X1-7 — 4.7 мкм — фикобионт *Coniocybe furfuracea* var. *julva* (Ratlis, 1938). *Stichococcus* sp. образует гимениально водоросли у *Polyblastia amota*, *Staurothele* cf. *catalepta*, *S. succedens*. Все эти виды очень близки к *S. bacillaris* и, возможно, представляют только разновидности последней (Ahmadjian, 1967a). Специально изучению фикобионта калициалых посвящена работа Патса (Raths, 1938), а некоторые вопросы рассмотрены Летеллье (Letellier, 1917). — Хроматофор чашевидный 16.

16. Размножение вегетативное, простым делением клеток последовательно в трех взаимно перпендикулярных направлениях. Дочерние клетки остаются соединенными, в результате чего образуются скопления в виде пакетиков из 2—4 клеток, которые впоследствии часто распадаются на отдельные клетки, у фикобионта из слоевища *Endocarpon pusillum*. Иногда скопления клеток образуют большие группы. Нередко деление происходит только в одном направлении, тогда образуются короткие, неправильной формы нити, так же легко распадающиеся на отдельные клетки. В слоевище лишайника клетки только одиночные. Хроматофор чашевидный; у более старых клеток он иногда лентовидный. Пиреноид имеется; в клетках водоросли в слоевище лишайника он всегда заметен, но в слоевищах *Thelidium perexiguum* и *Endocarpon pallidum* его надо окрашивать JKJ (Zeitler, 1954). Возможно, иногда пиреноида нет. Размножение только вегетативное, простым делением клеток

..... Protococcus (Pleurococcus, Phytoconis).

Protococcus — фикобионт ряда лишайников, но в большинстве случаев не определен до вида. Отметим более изученные: *Protococcus chodatii* с маленькими клетками около 2—6 мкм в диам., одиночными или спаренными, редко соединенными в короткие однорядные нити с 4—5 клетками — фикобионт (или возможно эпифит?) *Ochrolechia tartarea*; *P. dermatocarponis-miniati* (рис. 10, Г) с клетками 5—10 мкм в диам. — фикобионт *Dermatocarpon miniatum*, *Endocarpon pallidum*, *Thelidium perexiguum*, *Verrucaria tristis*; *P. staurothelidis* известен в слоевище (с лопастным хлоропластом) в виде изолированных клеток и в свободном состоянии в виде маленьких пакетиков, а также как гимениальная водоросль у *Staurothele catalepta*, *S. fissa*; *P. verrucariae* — *acrothelloides* — фикобионт *Biatora coarctata*, ряда видов *Thelidium* и *Verrucaria acrothelloides*.

Вопрос о родовой принадлежности водоросли, которую обычно относят к *Protococcus* С. Ag., крайне запутан. Одни отделяли ее от *Pleurococcus*, другие считают родовые названия *Protococcus* С. Ag. и *Pleurococcus* Menegh. синонимами. Во всяком случае родовые названия эти должны быть отвергнуты, так как они являются источниками ошибок (Международный кодекс ботанической номенклатуры, 1959, ст. 63 и 65). Не вдаваясь в подробный разбор многих других синонимичных родовых названий, что под силу только альгологам, отметим, что рассматриваемые родовые названия являются синонимами *Haematococcus* Plot. (not. cons.), *Chlamydomonas* Ehrh., *Anacystis* Menegh. и др. (Ahmadjian, 1967a). В последнее время принимаются как роды группы видов, слабо отличающихся друг от друга и представляющих лишь часть рода *Protococcus*, как например *Desmococcus* или обоснованный Вареном *Hyalococcus* или же выделенный учеником Шода Бялосукной (Bialosukna, 1909) род *Diplosphaera*, который, впрочем, через четыре года после отого был присоединен Шода к роду *Stichococcus*, а затем к *Protococcus*. Род *Diplosphaera* в качестве самостоятельного поддерживают и Вишер (Vischer, 1960), и Бурелли (Bourrelly, 1966), и др. Реже часть видов *Protococcus* рассматривается как род *Apatococcus*. Последний отли-

⁷ Как указывает Шода (Chodat, 1913), пиреноиды у *Protococcus* никогда не встречаются. Однако Цейтлер (Zeitler, 1954) отмечает наличие пиреноидов во всех исследованных ею клетках *Protococcus*.

- чается от *Protococcus* отсутствием пиреноида, складчатым хроматофором с двумя лопастями. Что касается *Diplosphaera*, то у него имеется пиреноид, но он неясный, оболочка апланоспорагия гладкая, а у *Desmococcus* пиреноид отчетливый, оболочка апланоспорагия бородавчатая. В сноске к статье Ахмаджяна (Ahmadjian, 1967a) при выяснении запутанной синонимии этого рода указывается со ссылкой на Друэ и Дойли (Drouet et Daily, 1956), что этот род должен называться *Phytoconis* (Bory, 1795). Чтобы не усложнять и без того запутанный вопрос о названии данного рода, мы останавливаемся на названии *Protococcus*.
- Размножение автоспорами, зооспорами, иногда половое размножение . . . 17.
17. Размножение двужгутиковыми зооспорами, половой процесс — изогамия (копуляция двужгутиковых изогамет) . . . **Chlorococcum**. Известен как фикобионт некоторых субтропических и тропических лишайников, па листьях вечнозеленых деревьев и кустарников. Вряд ли встречается в слоевище лишайников в СССР.
- Размножение автоспорами, зооспор нет. Полового процесса нет . . . 18.
18. Клетки водоросли всегда одиночные, небольшие, до 20 мкм в диам., без слизистого футляра, шаровидные, до эллипсоидных, с одним или редко двумя постепенными чашевидными хроматофорами. Пиреноид имеется или отсутствует. Размножение автоспорами, образующимися в числе 2—10 (до 16) в клетке . . . **Chlorella**. *Chlorella ellipsoidea* — фикобионт *Biatora coarctata*, обычная в свободном состоянии водоросль; *Ch. lichina* — фикобионт *Calicium chlorinum* var. *exertum*, а также некоторых видов *Cladonia*, *Leparia chlorina*, *Ch. sp.* — фикобионт *Lecidea parasema*, *Ch. lichina* известна также и в свободном состоянии. Виды *Chlorella*, очень обычные в свободном состоянии, крайне редко встречаются в качестве фикобионта лишайников. Рейзигль (Reisigl, 1964) расчленяет род *Chlorella* на 9 мелких родов, частично уже ранее описанных как *Jaagichlorella*, *Lobosphaera*.
- Клетки обычно соединяются в пакетики по 4 или одиночные, иногда со слизистым футляром; в слоевище лишайника всегда одиночные. Клетки почти шаровидные (3)7—12 мкм в диам. или эллипсоидные — 7—14X(5) 6—10.5 (11.5) мкм, редко еще меньшего размера. Хроматофоры центральные, чашевидные или пластинчатые (в старых клетках иногда лентовидные), с пиреноидом. Размножение автоспорами, по 4—8 (16) в клетке. Иногда автоспоры, не освобождаясь от материнской колонии, в свою очередь делятся и образуют группы клеток, состоящие из нескольких генераций автоспор, напоминающие соплодие шелковицы . . . **Pseudochlorella** (см. также антитезу 9).
- 19 (11). Слоевище водоросли пластинчатое либо широколентовидное, однослойное или состоит из нескольких слоев клеток . . . 20.
- Слоевище не пластинчатое и не широколентовидное . . . 21.
20. Слоевище водоросли пластинчатое, состоит из нескольких слоев клеток. Хроматофор дисковидный, богатый гематохромом. От верхней поверхности слоевища отходят вверх несколько прямостоячих нитей (с клетками, расположенными в один ряд), образующих на вершине спорангий (даже будучи фикобионтом лишайника). В слоевище лишайника водоросль делится на отдельные клетки или иногда образует лучисто расположенные нити. Растет под кутикулой плотных листьев вечнозеленых древесных и кустарниковых пород . . . **Cephaleuros**. *Cephaleuros virescens* — фикобионт эпифильного лишайника *Strigula elegans*, известного у нас на Кавказе, затем *S. nitida* и некоторых других, тропических родов.
- Слоевище водоросли однослойное или позднее, редко, двуслойное, пластинчатое или гаироколоптовидное (изредка среди лентовидных попадаются нитевидные формы), без нитевидных выростов на верхней поверхности. Клетки слоевища размещены обычно группами по 4. Хроматофор звездчатый, с центральным пиреноидом. Оогамия; мужские гаметы с двумя равновеликими жгутиками, женские без жгутиков; автоспоры. Растет на земле и на скалах, прикрепляясь ризоидами . . . **Prasiola**. *Prasiola* sp. является фикобионтом скального лишайника *Mastodia tessellata*.
- 21 (19). Слоевище образует корочку, состоящую у основания из стелющихся, не правильных, сильно разветвленных нитей, от которых тянутся вверх короткие, также разветвленные и тесно собранные веточки, на вершине которых развиваются вздутые зооспорангии и автоспорангии. Клетки тонкостенные, одно ядерные, неправильной и очень различной формы. Хроматофор постепенный, иногда разорванный, с 1—3 пиреноидами. Размножение зооспорами и автоспорами . . . **Gongrosira**. *Gongrosira* sp. — фикобионт *Catillaria arnoldii*. Культура водоросли была неудачной, и вида фикобионта не удалось идентифицировать (Pleššić, 1963).

- Слоевище не образует корочек, нитевидное, иногда с короткими, неправильной формы нитями либо образует пакетик или гроздевидные скопления 22.
- 22. Слоевище нитевидное. Нити рыхлые, часто разъединенные на отдельные клетки или же нити слоевища крепкие, не разъединенные, редко (в культуре) клетки собраны гроздьями 23.
- Слоевище состоит из клеток, собранных пакетиками 27.
- 23. Клетки коротко цилиндрические, на концах широко округленные. Хроматофор цельный, постенный, короче длины клетки. Пиреноида нет. В слоевище лишайника клетки всегда одиночные **Stichococcus** (см. тезу 15).
- Клетки и хроматофор иной формы 24.
- 24. Слоевище образует разветвленные кустики, состоящие из нитей, с расположенными в один ряд цилиндрическими клетками с трехслойной оболочкой и многими (редко с одним-двумя) ядрами. Хроматофор постенный, сетчатый, с многочисленными пиреноидами. В слоевище лишайника нитчатая форма водоросли сохраняется **Cladophora**.

Cladophora fuliginosa является фикобионтом редкого лишайника *Blodgettia confervoides* (еще неизвестного в СССР), образованного грибом из гифомицетов.

Кладофору указывают как фикобионт также и для *Racodium rupestre* (Zahlbruckner, 1926), но позднее Кох (Koch, 1962) определил фикобионт последнего лишайника как *Trentepohlia*.

- Клетки слоевища с одним ядром и одним пиреноидом или же без пиреноида 25.

- 25. В свободноживущем состоянии и в культуре водоросль состоит из рыхлых, простертых, местами приподнимающихся, простых или неправильно-ветвистых однорядных нитей, образующих оранжевый войлочек. Нити состоят из цилиндрических или чаще от бочонковидных до округлых клеток с довольно толстой оболочкой, в молодых клетках с одним ленто-видным постенным часто несколько спиральным хроматофором, который позднее нередко становится почти четковидным, разделяясь на несколько постенных хроматофоров, обычно незаметных из-за большого количества гематохрома (β-каротина), окрашивающего всю клетку в кирпично-красный или оранжевый цвет. Пиреноида нет. Размножение в свободном состоянии и в культуре бесполое и половое. Зооспоры с 4 жгутиками, формируются в сидящих на ножке зооспорапгиях. Гаметы двужгутиковые, образуются в сидячих гаметангиях. В слоевище лишайника нити водоросли разъединяются на отдельные клетки; редко бывают заметны, как остаточные, короткие участки нитей. Гематохром постепенно исчезает и клетка обычно имеет желтовато-зеленую или почти светло-зеленую окраску, но в ней всегда можно заметить капельки гематохрома. От одноклеточных зеленых водорослей в слоевище лишайника отличается несколько более крупными размерами клеток, более светлой желтовато-зеленой окраской, несколько более толстой оболочкой, отсутствием пиреноидов..... **Trentepohlia**.

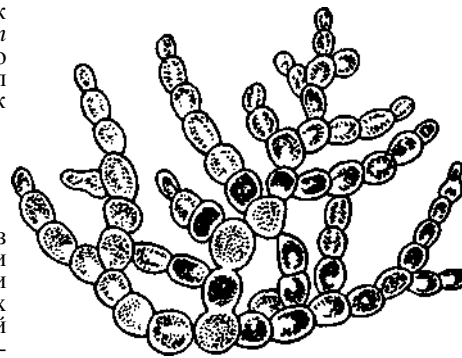


Рис. 12. Участок слоевища *Trentepohlia umbrina* (Kütz.) Born, из культуры. (По Ратсу).

В качестве фикобионтов отмечено 7 видов, известных также и в свободном состоянии. Из них более распространена *Trentepohlia annulata* с нитями 10—16 мкм шир. и клетками, длина которых в два раза превышает ширину — фикобионт *Graphis scripta*. Вершеги (Verseghy, 1961) получила в культуре репродуктивные органы и зооспорангии (таким образом, вид достоверно определен); *T. aurea* с нитями не менее 28 мкм шир. — фикобионт *Gyalecta jenensis*, *lonaspis suaveolens*, *Racodium rupestre* и др.; *T. umbrina* (рис. 12) — слоевище в виде отдельных бочонковидных клеточек или коротких четок — фикобионт *Chaenotheca chlorella*, *Arthonia astroidea*, *Graphis scripta*, *Opegrapha atra* и др. Ряд фикобионтов из рода *Trentepohlia*, определенных до вида (как *T. abietina*, *T. arborum*, *T. elongata*, *T. odorata* и др.), известны пока только для субтропических и тропических лишайников, неизвестных для СССР, а потому здесь не рассматриваются.

Trentepohlia spp. (еще не идентифицированные виды) свойственны всем или многим представителям таких семейств лишайников, как *Arthoniaceae*, *Chiodectonaceae*, *Dirinaceae*, *Graphidaceae*, *Cyalectaceae*, *Lecanactidaceae*, *Opegraphaceae*, *Pyrenulaceae*, *Roccellaceae*, *Thelotremaaceae*, некоторым видам *Caliciaceae* и многим исключительно тропическим семействам, таким как *Astrothellaceae*, *Paratheliaceae*, *Phyllopyreniaceae*, *Trypetheliaceae* и др.

- Гематохрома в клетках нет. Пиреноид имеется 26.
26. Слоевище водоросли обычно из одиночных клеток, шаровидных до эллипсоидных, иногда образующих короткие неровные нити или чаще пакетики из 2—4 клеток, часто распадающиеся на отдельные клетки. В слоевище лишайника клетки всегда шаровидные, одиночные. Хроматофор чашевидный; у более старых клеток он нередко лентовидной формы. Есть пиреноид (возможно иногда отсутствует). В лишайнике пиреноид более или менее заметен, а в культуре для обнаружения его надо окрашивать протопласт ЖК. Размножение вегетативное, простым делением клеток
 *Protococcus* (= *Pleurococcus*, *Phytoconis*) (см. тезу 16).
- Вне слоевища лишайника водоросль образует разветвленные нити, состоящие из удлиненных, цилиндрических клеток, размещенных в один ряд. В старых полугодных культурах клетки становятся короткими, а нити более плотно собранными, отчего возникают как бы гроздевидные скопления одиночных клеток или образование рыхлой параплектенхимы. В слоевище лишайника клетки водоросли шаровидные, одиночные. Хроматофор постенный, с пиреноидом. Размножение вегетативное, простым делением клеток
 *Pseudopleurococcus*.
Pseudopleurococcus incrustans — фикобионт *Verrucaria* cf. *rheitropkila*, встречается также и в свободном состоянии.
27. Клетки водоросли никогда не имеют слизистой оболочки. Слоевище состоит из одиночных, разьединенных клеток, но иногда клетки образуют неправильные короткие нити или чаще пакетики из 2—4 клеток. Хроматофор чашевидный с пиреноидом (возможно, иногда пиреноид отсутствует). Размножение вегетативное, простым делением клеток
 *Protococcus* (= *Pleurococcus* = *Phytoconis*) (см. тезу 16).
- Клетки водоросли иногда образуют слизистые обертки. Размножение автоспорами (до 16 в клетке) *Pseudochlorella* (см. антитезу 18).

Гимениальные и эпителиальные водоросли. В перитециях некоторых лишайников между сумками и парафизами (если последние имеются) можно отметить очень маленькие клетки водорослей, более светло окрашенные, чем водоросли в слоевище. Впервые их заметил Нюландер (Nylander, 1858—1859), который и назвал их по месту размещения гимениальными гонидиями (т. е. водорослями). Он указал, что они отличаются от обычных слоевищных только местом размещения, гораздо меньшими размерами и более тонкими оболочками.

Исследования Цейтлер (Zeitler, 1954) показали, что иногда в клетках гимениальных водорослей (*Protococcus staurothelis*) бывает иначе оформлен и размещен хроматофор, а именно у них он пластинчатый и постенный, тогда как в клетках зоны водорослей у *Staurothele catalepta* он сложно построен, имеет центральную компактную часть с возвышением или с толстыми лопастями, иногда настолько длинными, что они заворачиваются кверху и книзу. Кроме шаровидных гимениальных водорослей, встречаются удлиненные или короткоцилиндрические формы. Шаровидные гимениальные водоросли невелики, около 4.5 мкм в диам. Нюландер обратил внимание на то, что вытянутые или цилиндрические гимениальные водоросли у *S. clopima* могут достигать в длину 7—20 мкм. Удлиненные и цилиндрические гимениальные водоросли обычно размещаются вертикальными рядами между сумками. Нюландер указывал этот тип водорослей для 4—5 пиренокарпных лишайников. В настоящее же время гимениальные водоросли известны в перитециях около 150 видов родов *Endocarpon*, *Pyrenothamnia* (североамериканский род), *Staurothele* и *Thelenidia*. Теперь известны также и округло-угловатые в очертании гимениальные водоросли (у *Staurothele immersa*), не только прямые, но и согнутые (*Staurothele clopimoides*, *S. juscocuprea* и др.). Кроме одноклеточных гимениальных водорослей, встречаются нередко и двухклеточные (*Staurothele clopima*, *S. clopimoides*, *S. frustulosa*, *S. alpina* и др.) и даже 3—4-клеточные (иногда у *Endocarpon psoradeum*). Что касается размеров гимениальных водорослей, то теперь можно указать их точнее. Наиболее обычный размер их у видов *Endocarpon* 2—3 мкм в диам., редко они удлиненные или эллипсоидные и тогда достигают 6—12X4.5 мкм (*Endocarpon pulvinatum*). У видов *Staurothele* они обычно шаровидные, около 2—4 мкм в диам., но иногда удлиненные, около 7—18X3—4 мкм (как у *S. clopimoides* и *S. clopima*). У *Thelenidia* гимениальные водоросли известны

(за исключением швейцарского эндема *Thelenidia monosporella*, у которой споры одно-клеточные) только у видов с муральными спорами (Santesson, 1952).

Высказываются предположения (Fünfstück, 1907, 1926), что маленькие размеры гимениальных водорослей и их нередко удлинённая форма вызваны механическим давлением со стороны парафиз и сумок. Однако эпителиальные водоросли, тоже отличающиеся малыми размерами, рыхло лежат в эпителии и, таким образом, механические воздействия не могут быть причиной этих изменений. Сантессон (Santesson, 1952) полагает, что уменьшение клеток этих водорослей обусловлено химическим влиянием со стороны гимениального слоя. Вопрос этот до настоящего времени не может считаться решённым.

Вайнио предположил, что иногда гимениальные водоросли не идентичны слоевищным и часто относятся к роду *Siichococcus*. Однако это высказывание не находит подтверждения.

Фуистинг (Fuisting, 1868) приводит некоторые основные черты развития гимениальных водорослей на основании своих наблюдений над *Staurothele catalepta*. Автор

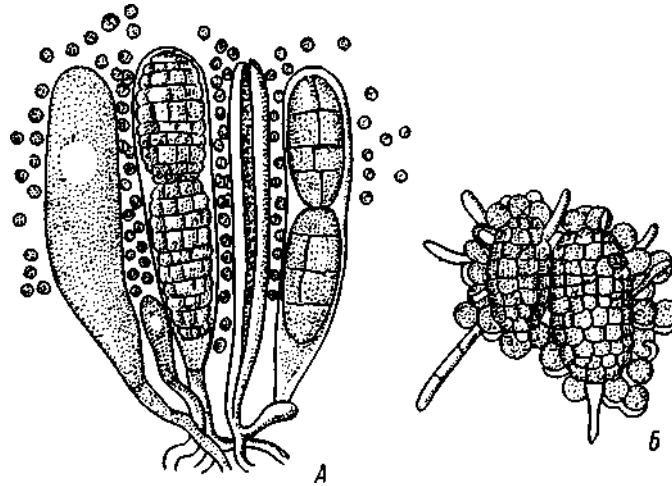


Рис. 13. *Endocarpon pusillum* Hedw. (По Шталю).

А — участок гимениального слоя с сумками и спорами и гимениальными водорослями; Б — две прорастающие споры с гимениальными водорослями, охваченными ростковыми трубками.

отмечает наличие водорослей на очень ранних этапах развития перитециев, когда они не отличались от слоевищных. Водоросли, которые встречались в периферических более плотных плектенхимах зачатков перитециев, постепенно отмирали, тогда как клетки водорослей, которые находились в частях развивавшихся и преобразовывавшихся в дальнейшем в центр («ядро») перитеция, начинали вскоре активно делиться, прекращая одновременно свой рост, поэтому с каждым последующим делением размер их становился все меньшим. Размещались они в гимениальной слизи между сумками. Данные Фуистинга были подтверждены Винтером (Winter, 1876), который не добавил ничего существенного, обратив лишь внимание на светлую окраску этих водорослей и на размер их, не превышавший 2,3 мкм в диам.

Шталь (Stahl, 1877) использовал гимениальные водоросли *Endocarpon pusillum* и *Staurothele rugulosa* в своих исследованиях по синтезу слоевища лишайника. Он не только наблюдал и оставил нам описания прорастания спор и рост их ростовых трубочек к гимениальным водорослям (рис. 13), но и проследил все дальнейшие этапы вплоть до образования вполне развитого слоевища, на котором формировались (в конце 4—5 месяцев) апотеции и споры.

Шталь показал также биологическое значение и всю важность гимениальных водорослей для развития лишайников в связи с тем, что эти водоросли выбрасываются из перитеция вместе со зрелыми спорами. При этом количество гимениальных водорослей, выбрасываемых с каждой спорой, достигает нескольких десятков. Таким образом, спора уже в самом начале прорастания имеет необходимые для образования слоевища водоросли. Последние при дальнейшем разрастании зачатка слоевища начинают делиться и постепенно увеличиваются в несколько раз, достигая нормаль-

ного для водорослей данного вида лишайника размера и приобретая обычную окраску. При этом гимениальные водоросли, охваченные гифами гриба, быстро увеличиваются в размерах, тогда как гимениальные водоросли, не охваченные ими и лежащие довольно свободно, остаются мелкими. Особенности гимениальных водорослей исчезают уже после первых делений в новом молодом зачатке слоевища, и дочерние клетки их приобретают форму, свойственную слоевищным водорослям данного вида лишайника.

Эпителиальные водоросли встречаются в эпителии некоторых лишайников, у видов *Gonohymenia*, некоторых видов *Ochrolechia*, у ряда эпифилльных лишайников, у всех эпифилльных видов *Sporopodium*, представляя один из характерных и легко различимых признаков этого и других родов. Только в редких случаях этот признак непостоянен, так, у *Gyalectidium aspidotum* эпителиальные водоросли обнаруживаются не всегда. У *G. filicinum* эпителиальные водоросли в старых апотециях встречаются все реже и в конце концов вовсе исчезают. У эпифилльных лишайников они встречаются у всех трех эпифилльных видов *Gyalectidium* и у одного из восьми видов эпифилльного рода *Tricharia*, — у южноамериканской *T. vulgaris*.

Эпителиальные водоросли во многих отношениях сравнимы с гимениальными водорослями. Они более мелкие, чем слоевищные водоросли того же вида лишайника, но различие в размерах их не столь резкое, как у гимениальных водорослей. Более всего отличаются по величине эпителиальные водоросли пантропического *Gyalectidium filicinum*, известного и у нас в Закавказье (Окснер, 1939),⁸ у которого они не превышают 2—4 мкм в диам., тогда как размер ое слоевищных водорослей варьирует в пределах 8—12 мкм, т. е. линейные размеры примерно в 4, а объем соответственно в 64 раза меньше таковых у слоевищных водорослей. Как подчеркивает Сантессон (Santesson, 1952), эпителиальные водоросли резко отличаются от водорослей в слоевище и от водорослей, иногда покрывающих эпителии некоторых эпифилльных видов *Arthonia*, *Cryptothecia*, *Stirtonia*, а также и от случайно встречающихся на апотециях водорослей того же, что и в слоевище, или иного вида. Как и гимениальные, эпителиальные водоросли встречаются только у видов с муральными спорами.

Несомненно, что эпителиальные водоросли принадлежат к тому же самому виду, что и водоросли в слоевище, но экспериментально это пока не доказано. Все они относятся к *Chlorococcaceae* и, по-видимому, наиболее часто к *Trebouxia*.

Биологическое значение эпителиальных водорослей, вероятно, такое же, как и гимениальных.

ВЗАИМООТНОШЕНИЯ КОМПОНЕНТОВ ЛИШАЙНИКА

Долгое время, почти до конца 60-х годов XIX в., лишайники казались загадочным явлением в растительном мире. Как уже указывалось, водоросли лишайников в этот период считались их органами размножения. Позднее водоросли лишайников принимали за ассимиляционные органы последних и слоевище их часто сравнивали с телом зеленого растения. В соответствии с этим взглядом, который возник в результате поверхностных наблюдений, лишайник еще со времен Вальльота (Wallroth, 1825—1827) долго рассматривали не как симбиотический, а как самостоятельный, целостный организм.

По примеру некоторых лишенологов начала XIX в., которые объединяли в своих системах лишайники и водоросли, ряд ученых и позднее рассматривал некоторые лишайники как плодоносящие формы определенных водорослей.

Наблюдения над водорослями в слоевище лишайников приводили многих ученых к признанию большого сходства между симбиотическими и некоторыми свободноживущими водорослями. Вальльот отмечал близость водорослей из слоевища графидовых к *Trentepohlia*, но считал, что как эти, так и вообще всякие другие водоросли (являющиеся компонентами лишайников), освободившись из слоевища, хотя и сохраняют способность к развитию и размножению, но уже утрачивают способность к образованию слоевища лишайников. Такого же мнения относительно симбиотирующих водорослей придерживались Э. Фриз (Fries, 1831), Твайтис (Thwaites, 1849), Нюландер (Nylander, 1870) и др. Флотов (Flotow, 1850) считал, что некоторые зеленые и синозеленые водоросли являются стадиями развития симбиотирующих водорослей.

Шперштейдер (Sperschneider, 1853) показал, что у культивируемых во влажных условиях на кусочках земли тонких срезах слоевища *A. napychia ciliaris* бесцветные нити гиф в течение двух месяцев отмирают, а зеленые клетки размножаются делением.

⁸ Окснер (1939), как и другие отечественные лишенологи, приводил этот вид, следуя описанию Еленкина и Воронихина (1908а, 1908б), как *Sporopodium caucasicum* Elenk. et Woron.

Из своих опытов он сделал ошибочный вывод, будто бы гонидии, освобожденные из слоевища, развиваясь далее, снова образуют зачатки слоевища лишайников.

Сакс (Sachs, 1855) обратил внимание на непосредственную связь между ностоком и коллемма. Он наблюдал, как в колонию *Nostoc*, растущую по соседству со слоевищем *Collema*, проникали гифы, поражая некоторые его клетки. Однако он пришел к неверному заключению о том, что бесцветные нити (гифы) порождаются водорослями.

Попытку выяснить происхождение водорослей в лишайнике сделал и Минкс (Minks, 1878). В опытах над *Leptogium myochroum* он обнаружил, что протоплазматическое содержимое гиф распадается на правильный ряд шаровидных телец, которые имеют зеленоватую окраску. Эти маленькие тельца, названные им микрогонидами, образуются в небольшом количестве, затем становятся более многочисленными, а со временем освобождаются от гиф, стенки которых расплываются в слизь. Освободившись, они становятся слоевищными гонидиями, увеличиваются в размере и быстро размножаются делением. Поддержанная некоторыми крупными учеными, современниками Минкса, эта гипотеза имела временный успех и была использована идеалистами для обоснования своих взглядов на симбиотические отношения партнеров лишайника. Но вскоре фактическая основа этой гипотезы была подвергнута уничтожающей критике Цукалсм (Zukal, 1884) и Дарбиширом (Darbishire, 1895).

Все эти наблюдения привели некоторых ботаников к более правильным мыслям о происхождении водорослей и об отношениях между партнерами лишайников. Однако эти замечательные догадки, не имевшие под собой надежной экспериментальной базы и основывавшиеся лишь на аналогиях, высказывались очень осторожно. Так, де Бари (de Bary, 1866) полагал, что водоросли некоторых лишайников ничем не отличаются от клеток свободноживущего протококка. Что же касается слизистых лишайников, то о них он писал: «Либо указанные лишайники являются полностью развитой и плодоносящей стадией растений, неполностью развитые формы которых, такие как *Nostocaceae* и *Chroococcaceae*, находятся до сих пор среди водорослей. Либо же *Nostocaceae* и *Chroococcaceae* являются типичными водорослями; они принимают форму *Collema*, *Ephebe* и т. д. в результате того, что определенные паразитические аскомицеты проникают в них, распространяют свой мицелий в слоевище (этих водорослей, — А. О.) и прикрепляются к клеткам, содержащим фикохром» (стр. 291).

Работами отечественных ботаников Фаминцына и Баранецкого (1867) впервые экспериментально была доказана идентичность водоросли *Trebouxia* (— *Cystococcus*) в слоевище лишайников со свободноживущими водорослями, очень близкими к *Trebouxia*. Фаминцын и Баранецкий провели очень интересные исследования над *Xanthoria parietina*, *Cladonia* и *Evernia furfuracea*. Они культивировали тончайшие срезы слоевища *Xanthoria* на стерильных кусочках коры на блюдцах в стеклянных сосудах, поддерживая в них в течение нескольких месяцев влажность, а также помещали лишайники в воду. В обеих сериях опытов гифы гриба разрушались, освобождая водоросли, которые не только оставались нормальными, но и начинали через несколько недель размножаться зооспорами. Такие же результаты дало культивирование срезов *Cladonia* и *Evernia furfuracea* на кусочках коры во влажных условиях.

Фаминцын и Баранецкий правильно определили водоросль из слоевищ, взятых ими в опыт лишайников, как *Cystococcus* (т. е. *Trebouxia*). Дальнейший же их вывод неправилен, сделан под влиянием работы Шпершнейдера (Sper Schneider, 1853) и повторяет механически ту же ошибку. Они пишут (3-й вывод): «Свободноживущие гонидии идентичны с одноклеточными водорослями из рода *Cystococcus*, описанными Негели. Поэтому эта последняя (водоросль) не должна рассматриваться более как самостоятельная форма, а лишь как одна из ступеней развития лишайников» (Фаминцын и Баранецкий, 1867, стр. 6). Вместе с тем несколько ранее они указывают, что подтверждают данные Шпершнейдера только в отношении освобождения водорослей из слоевища. «Образование же слоевища из гонидии, — пишут они, — мы еще не имели случая наблюдать». Позднее Баранецкий (Baranetsky, 1868), проведя подобные опыты с *Peltigera canina* и *Collema tenax*, пришел к аналогичным выводам. Эта работа имела большое значение для правильного понимания природы лишайников; она, как отмечает Бородин (1880), обратила на себя внимание ученого мира, вызвала своего рода переворот в науке.

В первые годы открытие Фаминцына и Баранецкого встретило сомнения и отрицание со стороны некоторых французских ученых. В связи с этим опыты Фаминцына и Баранецкого были повторены известным русским ученым Ворониным (1871, 1872) над водорослями из слоевища *Physcia pulverulenta*. Его работа полностью подтвердила данные Фаминцына и Баранецкого и имела определенное значение также для изучения начальных стадий синтеза лишайникового слоевища.

Известный ботаник Швенденер (Schwendener, 1867a) сделал общий правильный вывод о дуалистической природе лишайников. В последующие годы (Schwendener, 1867b, 1868, 1869, 1873 и др.) он развил свои мысли в стройную теорию, положив в основу детальное изучение морфологии симбиотирующих в слоевище и свободножи-

вущих водорослей и указал на полную аналогию между гифами и плодоношениями у лишайников и таковыми же у свободноживущих грибов. Он доказал, что лишайник состоит из гриба и водоросли, первым уверенно высказал мысль о том, что гриб паразитирует на водоросли и показал некоторые особенности этого паразитизма, при котором водоросль используется грибом и обычно не сразу, а очень медленно, постепенно уничтожается. При этом многие клетки водорослей остаются нетронутыми и дают ряд последующих поколений здоровых клеток. Убедительная теория Швенденера, которая опиралась на крепкий фундамент собственных наблюдений и исследований и опытов Фаминцына и Баранецкого и других предшественников, опровергла представление о лишайниках как о нераздельном едином организме.

Крупнейшие систематики-лихенологи того времени — Нюландер (Nylander, 1869), Мюллер Аргавский, Кербер, Кромби и многие другие встретили эту теорию враждебно, однако постепенно «абсурдная сказка» или «альголихеномахия», как называли ученые старой школы взгляды на лишайники как на симбиотический организм, привлекла на сторону Швенденера большинство биологов. Эта новая теория пробудила большой интерес к биологии лишайников и дала мощный толчок для их изучения. Дуалистическая природа лишайников была окончательно и неопровержимо доказана целым рядом работ по синтезу лишайников, который был проведен многими учеными. Так, Реес (Rees, 1871) наблюдал в искусственной культуре прорастающие споры *Collema glaucescens* среди клеток *Nostoc* и отметил проникновение гиф гриба в клетки последнего. Он получил слоевище, идентичное наблюдаемой в природных условиях *Collema glaucescens*. Но до плодоношения слоевище не было доведено, так как культура была заражена муковыми.

Борне (Bornet, 1873) изучил в культуре только первые стадии синтеза *Xanthoria parietina* и *Bacidia muscorum*, так как уже по истечении нескольких недель культура была заражена гифомицетами из группы монилиевых.

Исследования Трейба (Treub, 1873), Арчера (Archer, 1873, 1874) и Борци (Borzi, 1875) были проведены на культурах, в которых на разных субстратах (на коре деревьев, на горных породах) в различных условиях прорастали споры некоторых лишайниковых грибов и клетки водорослей. Им удалось наблюдать захват и окружение гифами клеток водорослей. Культуры, к сожалению, рано были приведены в негодность развивавшимися плесневыми грибами.

Более удачными были культуры Шталя (Stahl, 1877), который использовал споры и гимениальные водоросли *Endocarpon pusillum* и *Staurothele rugulosa*. В конце 4—6 недель он отметил на синтезированном слоевище появление пикнидий, а в конце 4—5 месяцев на нем сформировались перитеции и споры. Современные придиричивые лихенологи, владеющие методами чистых культур, делают много замечаний по поводу методики культур Шталя, но фактические данные его — получение слоевищ соответственных лишайников и их спор — все же не подлежат сомнению. Опыты Шталя были совсем недавно повторены (Bertsch und Butin, 1969). В течение двух месяцев у этих авторов сформировалось в культуре молодое слоевище, затем коровой слой, зона водорослей, сердцевинный слой и ризины. Несколько позднее, на 5—6 месяцев, чем в культурах Шталя, сформировались перитеции.

Боннье (Bonnier, 1889) получил в чистой культуре протококковые водоросли, собранные в естественных условиях. Одновременно он собрал споры определенного вида лишайника. Для этого он покрыл апотеции этого лишайника стерильной пластинкой, на которую отбрасывались споры. Затем одновременно он засеял спорами и водорослями различные субстраты. Стерильность культуры поддерживалась Боннье на протяжении всего его длительного опыта, во время которого под микроскопом изучались особенности развития лишайника. На протяжении одного-трех лет *Xanthoria parietina*, *Physcia stellaris* и *Rinodina sophodes* полностью образовывали слоевище и апотеции. Другие виды образовывали только стерильные слоевища. Для своего времени опыты Боннье по синтезу лишайников были проведены прекрасно. Но теперь они, конечно, не могут полностью удовлетворять современным требованиям, и Шода (Chodat, 1913) подчеркнул, что Боннье не имел дела с определенными клонами водорослей. Квиспель (Quispel, 1945) указывал, что фикобионт *Cystococcus (Trebouxia)* мог обнимать весьма различные виды водорослей, отличных от свободноживущего *Pleurococcus*, который был использован Боннье для опытов. Однако факт образования синтезированного слоевища из спор гриба и водоросли отрицать нельзя.

Для строгой постановки последующих опытов большое значение имели исследования Шода (Chodat, 1913) и затем его ученика Варена (Waren, 1920), которые получили чистые культуры клонов зеленых водорослей из числа фикобионтов. Позднее Томас (Thomas, 1939), а также Квиспель (Quispel, 1945) значительно дальше продвинули изучение и изолированное культивирование фикобионта и гриба, используя вещества типа биоса и никотиновой кислоты, а для культуры автотрофных водорослей — аскорбиновую кислоту. Томас осуществил синтез лишайников *Cladonia*, соединяя два симбионта *Trebouxia* и споры гриба от различных видов *Cladonia*. Из 800 культур.

поставленных Томасом, только в одной, содержащей водоросль и споры *Cladonia ruxidata*, к концу восьмого месяца культивирования сформировалось горизонтальное слоевище и маленькие, около 2—2.5 мм вые. стерильные подции. Остальные культуры образовывали только горизонтальное слоевище.

Гериссэ (Herisset, 1946) удалось синтезировать в культуре один из видов графидовых, используя его споры и клетки водоросли *Trentepohlia umbrina*. В самом начале развития синтезированного слоевища (в конце нескольких недель) Гериссэ отметил обесцвечивание клеток трентеполии. К концу пятого месяца культуры сформировалось слоевище около 5 мм в диам.

Опыты по синтезу лишайников из гриба и водоросли, казалось, должны были бы послужить для окончательного торжества швенде перовской теории, которую Тимирязев (1888) отнес к числу «наиболее поразительных и неожиданных открытий биологической пауки за последнюю четверть века» (стр. 89). Тем не менее косность в науке может быть настолько сильной, что Эльфвинг (Elfving, 1903, 1913, 1931, 1934) почти до настоящего времени пытался отстаивать отмершие валльротовские взгляды на лишайник. В ряде своих статей он стремился восстановить взгляды на лишайник как на единый самостоятельный организм и объяснить присутствие водорослей в слоевище лишайников образованием их из гиф.

В связи с теорией Швенденера в лихенологии возникли новые вопросы, наиболее интересными из которых было изучение взаимоотношений между компонентами лишайника. Борьба между представителями разных направлений в этом вопросе еще более обострилась. Швенденер, как уже было отмечено, утверждал, что взаимоотношения компонентов лишайника базируются на паразитизме гриба на водоросли. Однако Швенденер, который ближе своих современников подошел к правильному освещению этого вопроса, придавал своим мыслям и выводам недопустимую форму — он сравнивал гриб с хозяином, а водоросль с рабом. Значительно позднее эта ошибочная сторона швенденеровских трактовок была еще более развита Вармингом.

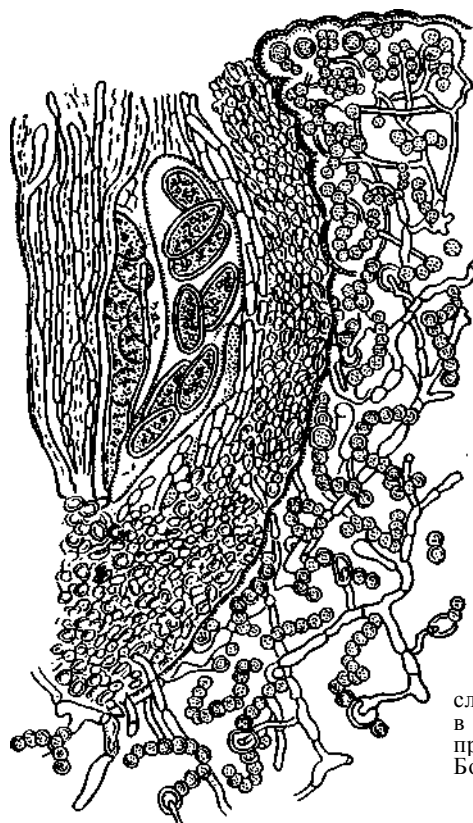
Ботаник Рейнке, который много работал над выяснением морфологии и развития лишайников, правильно оценивал идеи Швенденера о взаимоотношениях гриба и водоросли как односторонние. Он подчеркивал (Reinke, 1873), что нельзя сводить эти отношения к простому паразитизму. «Если исходить из этого понятия, то следует, — писал он, — говорить не о простом паразитизме, а по крайней мере о двустороннем». Однако, вопреки этой мысли, Рейнке рисует идеалистическую картину полного морфологического и физиологического единства гриба и водоросли в лишайнике, выдвигая концепцию консорции, уподобляя облигатный симбиоз целостному растению, в котором сожители так же взаимно связаны друг с другом, как корень и листья высших растений. Эта концепция была подхвачена и развита далее симбиогенетиками.

В это же время приобретают широкую известность исследования Борне (Bornet, 1873), который провел очень интересные наблюдения над компонентами лишайника и продемонстрировал убедительные картины морфологии паразитизма гриба, впервые установив у лишайников факты проникновения гаусториев гриба в клетки водорослей. Не взирая на это, известный ботаник де Бари, который, как мы видели, и сам считал, что некоторые слизистые лишайники, возможно, являются синезелеными водорослями, на которых паразитирует гриб, позднее оставляет эту мысль (de Bary, 1879) и выдвигает новые идеи о симбиотических явлениях, относя сожительство разноименных организмов к категории симбиоза. Теоретически он различает паразитическое (антагонистическое) сожительство — если один компонент получает от другого все необходимые для него питательные вещества, и цтуалифдческое сожительство, при котором оба партнера «помогают» друг другу. При этом де Пари рисует идеалистическую концепцию мутуалистического симбиоза у лишайников. Еще и до сих пор многие ученые за рубежом считают взаимоотношения компонентов лишайников примером мутуалистического симбиоза.

К сожалению, и у нас в современной литературе еще сохранилась соответствующая фразеология: гриб «снабжает» водоросли неорганическими солями, водой, «защищает» их от чрезмерного нагревания в засушливых условиях, а водоросль в свою очередь «снабжает» гриб готовыми органическими соединениями, которых он не имеет и т. д.

Идеалистическая концепция гармонического симбиоза де Бари противоречила фактическим данным анатомических исследований лишайников. Такие исследования развивались все шире, охватывая многие группы этих своеобразных растений и были живым источником развития материалистических идей в вопросе о взаимоотношениях между компонентами лишайников. Подробное морфолого-анатомическое изучение взаимоотношений компонентов лишайника показало всю ложность и надуманность идей мутуалистов. Действительно, исследования Борне (Bornet, 1873) указали на очень частые случаи образования у грибного партнера гаусториев, что неизбежно приводило к выводу о том, что с помощью гаусториев гриб использует содержимое клеток водоросли и обычно вызывает ее отмирание.

Отношения между симбионтами, как показал Борне, далеко не у всех лишайников одинаковы. Он установил четыре типа отношений. Первый, наименее распространенный тип, отличается тем, что при контакте водоросли и гриба у последнего не образуется ни гаусториев, ни других специальных органов. Гифы окружают водоросли, но никакого морфологического различия между гифами, пришедшими в соприкосновение с водорослями, и гифами, далекими от них, не наблюдается. Такие отношения обычны у лишайников, фикобионтом которых является *Trentepohlia*, например, у представителей сем. *Graphidaceae* или у некоторых видов *Coenogonium*. Однако у видов рода *Opegrapha*, с *Trentepohlia* в качестве фикобионта гриб в молодых слоевищах не вызывает видимых изменений водоросли, но в более старых участках гриб разделяет водоросли на отдельные клетки, охватывает их короткими веточками, разделенными на вздутые клетки,



которые также не образуют гаусториев, но, по-видимому, забирают необходимые грибу питательные вещества через клеточную оболочку путем осмоса. Таковы же отношения между грибом и водорослью у тех гиалектовых, у которых фикобионт *Trentepohlia*. В годы исследований Борне не было обнаружено никаких абсорбционных органов в слоевищах с довольно плотными нитчатыми водорослями в качестве фикобионта, например, у *Ephebe*, где наблюдаются такие же отношения, как и у предыдущих.⁹ У водоросли *Stigonema* вершина нити, до которой не успевают дорастать гифы *Ephebe*, растущие медленнее, чем *Stigonema*, остается неизменной вове, а в более старых частях нити *Stigonema* изменяются только в том отношении, что гифы проникают между ее клетками и разделяют их. У некоторых базидиолихенов, фикобионт которых относится к *Scytonema* — водорослям с очень крепкими влагалищами, которые грибу трудно разорвать и проникнуть непосредственно к протопласту водоросли, гифы плотно оплетают снаружи в виде футляра нити *Scytonema*, но никаких изменений ни у нее, ни у гриба не отмечено.

Рис. 14. *Lempholemma minutulum* (Born.) Zahlbr. Вертикальный разрез участка слоевища у края апотеция. Местами, особенно в нижней части справа, видны гаустории, проникающие в клетки водорослей. (По Борне).

Совершенно иная картина наблюдается у лишайников с фикобионтом *Trebouxia*. Клеточки водоросли окружаются в слоевище мелкоклеточными короткими веточками гиф, плотно прилегающими, как указывает Борне, к оболочке водоросли, которая в таком случае напоминает «шар, охваченный пальцами руки». Некоторые клетки водоросли оплетаются гифами полностью в виде сплошного покрова, причем на первый взгляд кажется, что водоросли мало страдают от плотного окружения их гифами гриба. Они долго не изменяют свежесть своей зеленой окраски и продолжают оживленно делиться. Но, изучая более старые участки слоевища, можно встретить так много отмерших клеточек водорослей, нередко создающих даже некральные подзоны, что не остается сомнений в чисто паразитической сущности этих отношений.

Окончательно убеждает в паразитизме гриба третий тип, который Борне установил у лишайников с фикобионтом *Nostoc* у рода *Bempholemma* в слоевище *Lempholemma minutulum* клетки водоросли лежат как будто бы совершенно свободно и гифы не имеют связи с ними и сами не изменены. Но внимательное наблюдение показывает, что изредка

⁹ Теперь обнаружены особые, интрамембранные импрессории (см. стр. 46).

от довольно многочисленных тонких и длинных гиф отходят короткие веточки, которые частью заканчиваются в слизи *Lempholemma*, а частью растут к отдельным клеткам *Nostoc* и тесно прижимаются к ним. При этом клетки водоросли начинают увеличиваться и образовывать более толстую оболочку, что создает впечатление, будто водоросли пытаются защититься от прилегающей к ним веточки гифы. Однако защита оказывается недействительной, вырост гифы проникает внутрь клетки, образуя настоящий гаусторий, в результате чего клетка обесцвечивается и отмирает (рис. 14, см внизу светлые, более крупные клетки). Такую же картину наблюдала почти пятьдесят лет спустя Мамели (Mameli, 1920) у *Lempholemma cyathoides*. Очень четко гаустории видны в клетках *Nostoc* у *Lempholemma chalazanum*. Короткие веточки гиф, заканчивающиеся в слизи, черпают из нее также питательные вещества. Это ясно показал на примере с *Leptogium issatschenkoi* Данилов (1929). Этот лишайник, который Данилов выращивал в искусственной культуре, образует на поверхности слоевища особые прозрачные слизистые пузыри, ограниченные поверхностной слизистой пленкой. Гифы из слоевища дорастают вершиной до этой пленки и растут по ее внутренней поверхности, а некоторые из них снова сворачивают вглубь пузыря. Позднее гифы внутри пузыря создают довольно значительное сплетение. Иногда от таких пузырей отпочковываются дочерние слизистые пузыри, уже содержащие плектенхиму гриба. «Благодаря обильному питанию в слизи пузыря, — пишет Данилов, — гриб временно перестает зависеть от зеленого сожителя (Данилов имеет в виду содержащую хлорофилл синезеленую водоросль, — *A. O.*), перерастает слоевище, освобождая из него свои молодые нарастающие части, по зависимости его от водоросли снова тотчас сказывается по использованию слизи, выделенной колонией в виде пузыря. Поэтому гифы, вышедшие на воздух, снова ищут близости с водорослью, снова проникают внутрь колонии, хемотаксически привлекаемые туда продуктами жизнедеятельности клеточек водоросли, нарастающих в пузырь» (1929, стр. 246).

У четвертого типа, по Борне, к которому относится, например, *Pyrenopsis* и *Thyrea*, фикобионт (*Cloecapsa*) отличается толстыми слизистыми оболочками, через них прорастает гифа гриба до самой клеточки водоросли, по-видимому проникая через чехол, и, возможно, через внешнюю клеточную мембрану и достигая двуслойной клеточной оболочки. В дальнейшем не у всех представителей четвертого типа гриб ведет себя одинаково. У одних видов веточка гифы, достигнув более плотной оболочки клетки водоросли, плотно прилегает к ней и извивается на ее поверхности. У других, как например у *Pyrenopsis conferta*, веточка гифы, достигнув оболочки водоросли, образует голоччатое или ¹⁰грушевидное утолщение — аппрессорий, которым она и прижимается к водоросли.

Однако исследования Данилова нуждаются в подтверждении. Представляется сомнительным, чтобы только слизь могла обеспечить полностью питание гриба; вероятно, питание слизью комбинируется с питанием за счет содержимого клеток ностока. У *Leptogium issatschenkoi* тесное соединение гиф с клетками ностока Данилов наблюдал лишь один раз, но, несомненно, при большем внимании такие соединения были бы указаны несколько чаще. У коллем сравнительно редко, как отмечает Дегелиус (Degelius, 1954), встречаются соединения гиф с клетками ностока. Но уже Швенденер (Schwendener, 1868) упоминает о такой связи у *Collema auriculatum* и *C. ienax*. В сороковых годах Чермак (Tschermak, 1941, 1943) наблюдала эти соединения у двух видов рода *Collema* (Догелиус предполагает, что у *C. auriculatum* и у *C. fasciculare*) не только с обычными клетками водоросли, но и с гетероцистами. Дегелиус, изучая род *Collema*, наблюдал связь гиф с клетками ностока у *Collema cristatum*, *C. fasciculare*, *C. fragile*, *C. leptogioides*, *C. multipartitum*, *C. multipunctatum* (часто у растений из Италии; связь с обычными клетками и с гетероцистами), *C. tenax*, *C. undulatum* и др. Типы соединений были различными. Иногда короткие веточки окружали водоросль, иногда формировалось утолщение, близкое к аппрессорию или внутриклеточный гаусторий.

После Борне изучением взаимоотношений партнеров лишайника занимались мало. Можно указать лишь небольшие работы, посвященные отдельным объектам. Маленькие гаустории у гиф *Catillaria denigrata* и *C. prasina* были отмечены Гедлюндом (Hedlund, 1892), который указал на защитную реакцию водоросли, клетки которой иногда под влиянием гаустория делятся на дочерние клетки, уже не содержащие его, так как плоскость деления проходит как раз через участок, занятый гаусторией.

Образование хорошо развитых (до сетчатых) гаусториев у гетеромерных лишайников с водорослью *Trebouxia* описал Шнейдер (Schneider, 1897), указавший на различную степень проникновения гаустория к протопласту. Полностью интрацеллюлярные гаустории Шнейдер встречал сравнительно редко, главным образом в молодых растениях видов *Cladonia*, *Parmelia*, *Stereocaulon*. Кроме интрацеллюлярных гаусто-

¹⁰ По современной терминологии эти образования относятся к интрамембранным импрессориям.

риев, которые проникают глубоко в протоплазму клеток водоросли, Шнейдер описал еще экстрацеллюлярные гаустории, плотно прирастающие к оболочкам водорослей.

Пирс описывает гаустории, проникающие в протопласт водорослей. Гаустории, используя протопласт водоросли, оставляют лишь пустые оболочки их клеток. Позднее Пирс (Reigse, 1899) наблюдал гифы, охватывающие водоросль, а также развитые гаустории, проникающие в клетку водорослей у *Ramalina reticulata*. Он отметил также и случаи защитной реакции пораженных гаусториями водорослей, которые делились так, как это наблюдал Гедлунд, в результате чего дочерние клетки освобождались от гаусториев.

Ряд страниц в истории исследований взаимоотношений компонентов лишайников связан с работами Еленкина. Начиная с 1902 г. он публикует серию статей, в которых описывает гаустории у некоторых гетеромерных, большей частью накипных лишайников. Вначале Еленкин считал (1902б, 1902в), что гаустории — явление вторичного порядка, что они проникают в уже неживую клетку. К этому выводу он пришел потому, что считал образование гаусториев редким явлением, в то время как развитие слоев с отмершими клетками водорослей — некральных зон (эпинекральной и очень мощной гипонекральной с мертвыми водорослями, а между ними зоонекральной зоны с живыми (zoos) и отчасти мертвыми (necros) водорослями, находящимися в различной степени разложения) он считал присущим всем лишайникам. В этой связи Еленкин полагал, что питание лишайников осуществляется с помощью выделяемых гифами ферментов и имеет в основном характер чисто сапрофитный, на что уже раньше обращал внимание Эррера. Принимая во внимание положение водорослей, Еленкин назвал его эндосапрофитным. Под влиянием выделяемых гифами ферментов водоросли отмирают, различным образом деформируются, причем их протопласт постепенно бледнеет, дезорганизуется и в конце концов резорбируется.

Позднее Еленкин (1904б, 1906), учитывая воздействие гаусториев, приходит к правильной мысли о причине отмирания водорослей в результате паразитизма гриба и называет отношение гриба к водоросли в лишайнике эндопаразитосапрофитизмом (или, что правильнее, эндосапрофитопаразитизмом). Он остро критиковал идеалистические концепции зарубежных лихенологов, однако в более поздних своих работах, оторвавшись от реальных фактов, Еленкин некоторое время придерживался ошибочной концепции подвижного равновесия, которую со временем сам же подверг критике.

Генкель (1938), критикуя существующие теории симбиоза лишайников, подчеркивает, что они не охватывают явления во всей его сложности, а кроме того, некоторые из этих теорий носят грубо антропоморфический или механистический характер. Отношения в симбиозе лишайников определяются, по мнению Генкеля, не паразитизмом главного симбионта — гриба, а экзосмосом питательных и гормональных веществ из клеток гриба, водоросли и азотобактера. При этом гриб, по Генкелю, привлекаемый экзосмосом углеводов, и вероятно, биоса из водорослей, оплетает их вместе с находящимися на них азотобактером и использует эти продукты, в частности ассимиляты. Эти же ассимиляты и гормоны типа биоса используются также азотобактером. С другой стороны, продукты фиксации азота, выделяемые азотобактером, усваиваются грибом и водорослью. Минеральные вещества выделяются грибом, который обеспечивает и водоснабжение. При всем этом явления такого симбиоза осложняются побочными, подчиненными процессами эндосапрофитизма (при котором гриб резорбирует мертвые или отмирающие водоросли) и «частично» паразитизма. Этот сложный взаимный обмен веществ сводится в единстве трех компонентов и приводит к продуцированию специфических лишайниковых кислот, которые не образуются отдельно ни одним компонентом. Таким образом, начиная с отрицания паразитизма, Генкель в конце концов приходит к необходимости частичного признания паразитических и са-профитических отношений. Концепция Генкеля не согласуется с установленными фактами. Она базируется на допущениях. Против нее говорят наличие у гриба самых различных абсорбционных органов такого же типа, который свойственен всем грибам-паразитам. Далее, как указывалось раньше, азотобактер не является компонентом симбиоза лишайника, а встречается в его слоевище редко. И, таким образом, также и концепция полисимбиоза Ченджа Самбо, которую поддерживал Генкель, не имеет под собой почвы. Неверно, как показывают исследования последних десятилетий, также и то утверждение", что лишайниковые кислоты не продуцируются отдельными компонентами лишайника.

Данилов (1910) описал результаты своих исследований нескольких видов лишайников, в основном — *уеггега prunastri* и *E. furfuracea*. Кроме того, для сравнения изучались также *Cladonia rangiferina*, *Lecanora carpinea*, *Ramalina farinacea*, *Parmelia sulcata*, *Usnea barbata*, *Xanthoria parietina*. Данилов обнаружил в слоевище присутствие особых бледных клеток водорослей, что, очевидно, и приводило к ошибочному выводу всех исследователей, разделявших валльротовские взгляды. Он обратил внимание на то, что у отмеченных видов гифы в месте прирастания их к водорослям часто имеют грушевидное утолщение, которое вместе с водорослью кажется единым целым. Это

создает иллюзию, будто бы вздутая часть гифы отчленила от себя клетку водоросли, тем более что это вздутие при определенном освещении приобретает окраску водоросли. «В этом случае, при поверхностном наблюдении, невольно можно поставить в пре-емственную связь не только следующие одно за другим вздутия, но включить в эту преемственную зависимость и сидящий на конце гонидий» (стр. 43—44), который бы вает самой бледной из водорослей, размещенных рядом. Вероятно, такие картины привели Валльрота к его концепции, разделявшейся его последователями даже после трудов Швепденера, Борне и др. Так, в 1902 г. на съезде натуралистов и медиков Се вера в Гельсингфорсе Эльфвинг (Elfving, 1903) выступил с сообщением о том, что в слое више лишайника *Evernia prunastri* ранней весной от кончиков гиф отчлениются бес-цветные клетки, начинающие позднее зеленеть. Иногда такие зеленые клеточки еще находятся в тесном соединении с кончиками гиф. Летом все отчленившиеся бесцветные клеточки будто бы уже успевают превратиться в зеленые, так как их больше нельзя обнаружить, а оставшиеся только зеленые клетки размножаются вегетативным деле-нием. В последующие годы Эльфвинг (Elfving, 1913, 1931, 1934) продолжал, используя другие виды лишайников, настойчиво доказывать правильность своих наблюдений и выводов, несмотря на то что исследования Данилова опровергали самую основу «го концепции. Данилов дает много нового материала морфологического характера, относящегося к взаимоотношениям водоросли и гриба в лишайнике. Он подчеркивает, что уже внешний контакт гиф гриба с водорослями предполагает возможность обмена веществ между ними путем осмоса. Хотя направление осмоса не установлено, можно считать, что питательные вещества в результате непрерывного капиллярного всасы-вания переходят в гифы, представляющие систему длинных капилляров. Эти исследо-вания Данилова нанесли идеалистическим концепциям мутуалистов значительный удар и вызвали целую серию дополнительных исследований.

У

Нинбург (Nienburg, 1917) проверил данные Данилова. Вначале ему не удалось найти гаусториев в клетках зеленых водорослей, и только у *Evernia prunastri* он обнаружил их в более старых клетках. Иногда у водоросли можно заметить защитную реакцию такого же типа, как это было показано Гедлюндом.

Исследование поведения гриба у *Evernia prunastri* разными авторами показали, что гаусториальные образования могут быть различными даже у одного и того же вида. Нинбург, например, не наблюдал у *Evernia prunastri* гаусториальной сети, описанной Даниловым, но заметил крупные гаустории. Мамели (Mameli, 1920) указывает на очень слабо развитые гаустории, а Паульсон и Гастингс (Paulson and Hastings, 1920) вообще не наблюдали гаусториев у этого вида. Такие же совершенно различные гаусториальные образования наблюдали разные авторы и у других видов лишайников. Зенфт (Senft, 1916) описал у чилийского эпифитного вида *Chrysothrix nolitangere* цилиндрические гаустории, образующие снаружи клетки водоросли грушевидные утолще-ния.

Еще очень мало изучен характер связи компонентов лишайников, которые имеют слабо развитое слоевище или не имеют поверхностного слоевища, а погружены и очень рыхло размещены в субстрате. Можно указать лишь на некоторые своеобразные осо-бенности отношений компонентов у *Saccomorpha arenicola* (= *Biatora humosa*), описанные Еленкиным (1912). У этого лишайника водоросль (*Stigonema*) плотно оплетается член-истыми, довольно темными гифами, образующими вокруг нитей *Stigonema* мешковид-ные, почти склероциевидные, различного размера тела, стенка которых состоит из параллектенхимы, от которой в свою очередь в разные стороны внутрь мешка отходит сетка отдельных гиф. *Stigonema* в середине этих мешковидных тел пребывает на разных стадиях дезорганизации, угнетения, а местами и отмирания. Исходя из того, что мешки эти замкнуты, а водоросль находится часто в очень угнетенном состоянии, Еленкин делает вывод, что у этого лишайника грибной симбионт отличается резким парази-тизмом, характерным лишь для более примитивных форм, тогда как длительный парази-тизм более умеренного типа свойственен, как известно, вышеорганизованым лишайникам. Однако характер отношения партнеров *Saccomorpha arenicola*, судя по рисункам Еленкина, не убеждает в том, что паразитизм здесь жесткий.

Начиная с 20-х годов текущего столетия вопросу цитологии специальных образо-ваний на гифах при контакте гриба—водоросль в лишайниках посвящены довольно многочисленные работы (Mameli, 1920; Paulson and Hastings, 1920; Nienburg, 1926; Данилова, 1929; Wallert, 1931; Geitler, 1932, 1933, 1934, 1937, 1938, 1955, 1963; Tschermak, 1941, 1943; Plessl, 1949, 1963; Degelius, 1954; Zeitler, 1954; Schiman, 1957; Moore and McAlear, 1960; Moser-Rohrhofer, 1960, 1966a, 1966b; Hensenn, 1963, и др.). О неко-торых из них мы уже упоминали раньше.

Если прежде сообщения о наличии гаусториев у лишайников были единичными, то в настоящее время они установлены у столь многочисленных видов лишайников, что указания на отсутствие этих органов является редким исключением. При этом обычно отсутствие гаусториев отмечается у видов с тонкой оболочкой, когда гифы очень тесно прилегают к ним. Поэтому более интимный контакт не является для гриба

КОМПОНЕНТЫ ЛИШАЙНИКОВ

необходимым, так как через оболочку клетки не прекращается обмен веществ. Отсутствие гаусториальных образований, по Гейтлеру (Geitler, 1963), закономерно только в самых молодых, активно растущих участках слоевища.

Впервые Чермак (Tschormak, 1941, 1943) на массовом материале показала наличие гаусториев у многих видов лишайников. Между прочим, интрацеллюлярные (внутриклеточные) гаустории обычного типа Чермак обнаружила и у многочисленных накипных видов лишайников и у видов, содержащих водоросль *Trentepohlia*, для которых гаустории еще не были известны. Кроме того, для многих из тех листоватых и кустистых лишайников, для которых было известно лишь то, что водоросли (большой частью *Trebouxia*) окружаются короткочленистыми гифами, Чермак описывает особые интрамембраншше гаустории, развивающиеся внутри оболочки водоросли и не приходящие в непосредственный контакт с протопластом последней. Однако благодаря очень тонкому, только мембранному слою оболочки, отделяющему гаусторий от протопласта водоросли, взаимный обмен веществ между водорослью и грибом значительно

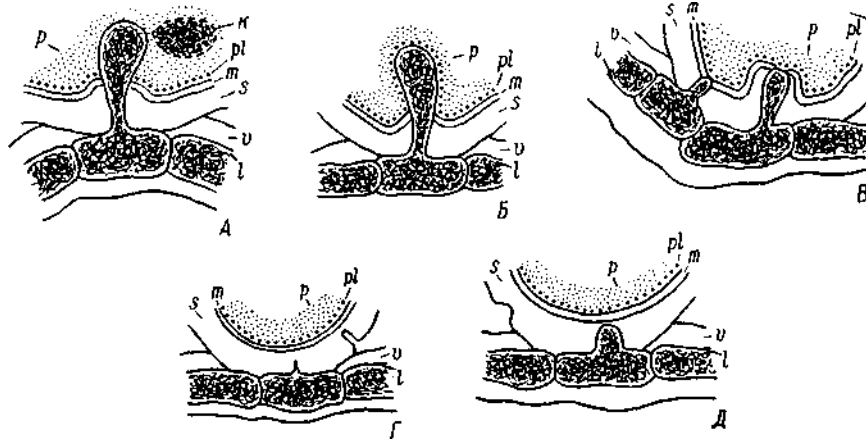


Рис. 15. Схема типов абсорбционных гиф. (По Мозер-Роргофер).

л — интрацеллюлярный интраплазматический гаусторий; *Б* — интрацеллюлярный эпиплазматический гаусторий; *В* — интрамембранный гаусторий; *Г* — гаусториальная нить; после ее удаления из оболочки водоросли в последней остается тонкий каналец; *Д* — зенкер; после удаления его остается ямка в клеточной оболочке водоросли; *к* — ядро клетки; *р* — плазма; *pl* — плазмалемма; *т* — мембраногенный слой оболочки водоросли; *с* — вторичные слои оболочки водоросли; *в* — вторичные слои стенки гифы (vagina); *г* — мембраногенный слой гиф (locula).

облегчается. Интрамембранные гаустории недолговечны — они образуются в начале вегетационного периода, а рано осенью снова далеко отклоняются от протопласта водоросли в результате энергичного отложения веществ оболочки и, следовательно, ее быстрого утолщения.

Поражение клеток водорослей гифами гриба не остается со стороны водорослей без соответствующей защитной реакции, без борьбы, о чем уже было кратко упомянуто. Однако защитная реакция водорослей большей частью очень слаба, а потому выпадает из внимания исследователя. Только в некоторых случаях защита водоросли бывает эффективной (например, описанные Чермак случаи защиты от интрамембранных гаусториев). К сожалению, пока по этому вопросу в литературе имеется немного данных. Несомненно, что в дальнейшем использование современной оптической аппаратуры приведет к открытию различных интимных, малозаметных защитных процессов в клетках водорослей, пораженных гифами гриба. Из известных случаев эффективной, активной защиты водорослей особенно интересны описанные Геймером (Geitler, 1938). У *Lempholemma chalazanum* водоросль *Nostoc* иногда полностью освобождается от гаустория, проникшего в ее клетку, вытесняет его или обрастает своим протопластом, а затем сама врастает в гаусторий и уничтожает его; таким образом, водоросль переходит от защиты к активному нападению. Такая клетка ностока, сильно разросшаяся и освободившаяся от гаустория, проникшего в нее, образует путем последовательного деления протопласта ряд дочерних клеток, которые приобретают нормальный размер, свойственный всем другим клеткам этой водоросли у *Lempholemma*. В некоторых других случаях в результате значительного развития слизи протопласт клетки ностока отделяется от гаустория.

В последнее время открыто и описано много различных форм гиф, которые так или иначе проникают в клетку водоросли, к ее протопласту, более или менее плотно прижимаются или прирастают к ее оболочке и служат для передачи питательных веществ от водоросли грибу. Эти специальные участки гиф называют абсорбционными гифами. Гейтлер (Geitler, 1933) различает облигатные абсорбционные органы, которые поражают множество, чуть ли не большинство клеток водорослей и факультативные абсорбционные органы, использующие только часть их. Предложено называть эти органы перманентными, если их можно обнаружить в массе в течение всего года, и временными, если они встречаются в массе только в определенный период года.

Несмотря на то, что проведено еще не так много исследований, путаница в терминологии уже возникла, поскольку различные лишенологи по-разному называют некото-

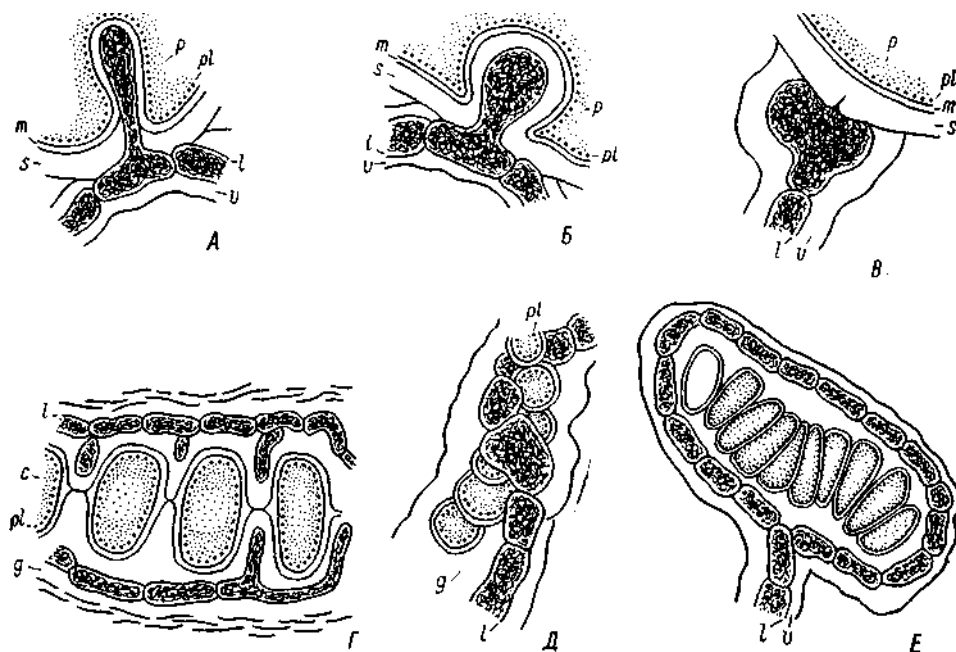


Рис. 16. Импрессории и аппрессории, поражающие и обволакивающие гифы. (По Мозер-Роргофер).

А — интрамембральный импрессиорий; В — эпимембранный импрессиорий; В — аппрессории с гаусторией; Г — гифы, растущие в слизистой оболочке (вторичные слои стенки их не указаны); Д — поражающие гифы; Е — обволакивающие гифы; с — периферическая плазма синезеленой водоросли (хроматоплазма); g — слизь оболочки синезеленой водоросли. Остальные обозначения те же, что и на рис. 15.

рые из типов абсорбционных гиф. При этом вновь возникающие термины иногда не соответствуют первоначальному определению их. Для унификации терминологии различных типов абсорбционных гиф Мозер-Роргофер (Moser-Rohrhofer, 1966a) предложила следующую расчлененную их схему (рис. 15 и 16).

Гаустории. Гаустории являются боковым выростом клетки гифы или аппрессория, достигающим протопласта клетки хозяина или проникающим в него. Гаусторий остается в постоянном открытом соединении с производшей его клеткой гифы или аппрессория или же отделяется от них перегородкой. Он может содержать ядро или быть безъядерным.

Следует различать интрацеллюлярные и интрамембранные гаустории. Интрацеллюлярные гаустории прорывают оболочку клеток хозяина (водоросли) и проникают к протопласту. Выделяют две формы интрацеллюлярных гаусториев — интраплазматические гаустории, проникающие в самый протопласт клетки хозяина, и эпиплазматические гаустории, которые не прорывают плазмалемму протопласта клетки хозяина. Интрамембранные гаустории, впервые отмеченные Чермак (Tschermak, 1941), прорывают мембраногенный слой клеточной оболочки и достигают протопласта клетки водоросли, но дальше не врастают, оставаясь в оболочке клетки водоросли или в утол-

нении, которое она образует в месте проникновения гаустория. Интрацеллюлярный гаусторий в своем развитии проходит стадию интрамембранного гаустория. Возникающие у какого-либо вида своеобразия в форме интрацеллюлярных гаусториев обычно повторяются у него (Plešši, 1963).

В клетке водоросли развивается один гаусторий, иногда их может быть два (Moguzi, 1932; Geitler, 1963). Встречаются они в слоевище всегда во множестве, чуть ли не во всех клетках. Срок их существования, по-видимому, продолжителен. Они отличаются интенсивным ферментобразованием, о чем говорит, как правило, отсутствие на них отложений целлюлозы со стороны клетки водоросли. Старые гаустории отличаются, вероятно, пониженным ферментобразованием, так как они почти всегда одеты довольно толстым слоем целлюлозы, что исключает дальнейшую активность гаустория. Иногда клетка хозяина отлагает вещества мембраны с такой же скоростью, с какой абсорбционный орган вырастает в нее. В таком случае он никогда не достигает протопласта. Такие абсорбционные органы обозначают общим термином «выключенный гаусторий».

Указания интрамембранных гаусториев пока еще немногочисленны (Tschermak, 1941; Plešši, 1963; Moser-Rohrhofer, 1966a).

Между типами абсорбционных органов и высотой развития лишайника выработались определенные закономерные отношения. У лишайников со слоевищем более примитивного строения, например, у гомеомерно-накипных форм, всегда развиваются только интрацеллюлярные гаустории и паразитизм гриба более активен. Лишайники более высоко организованные, со слоевищем, расчлененным на слои, образуют только интрамембранные гаустории (Plešši, 1963).

Гаусториальные нити и зенкеры. Гаусториальная нить представляет собою тонкий, как игла, боковой вырост протопласта клетки гифы или аппрессория, внедряющийся в оболочку клетки хозяина. Когда она очень тонка, трудно выяснить, гола ли она или покрыта оболочкой. Когда гаусториальная нить несколько утолщается, то удается обнаружить мембраны в коротковолновом синем свете.

Зенкер вначале заметен в виде широкого выпуклого бокового выроста клетки гифы или аппрессория (рис. 15, D). Он покрыт мембраногенным слоем (локулей). Как булавовидное образование он разрастается широкой вершиной своей в клеточной оболочке хозяина.

Ловаг (Lohwag, 1941) не делает различия между гаусториальной нитью и зенкером. Мозер-Роргофер разграничивает эти два образования, понимая их так, как это только что было описано. Таким образом, гаусториальной нитью следует называть очень тонкие, нитевидные выросты, проникающие только в оболочку клетки хозяина. Если гаусториальная нить со временем утолщается, то ее практически нельзя отличить от зенкера. При удалении гаусториальной нити из оболочки водоросли от нее остается тонкий канал (рис. 15, Г), а после удаления зенкера остается на вершине тупая или полуокруглая широкая ямка или слепо заканчивающийся булавовидный канал. Гаусториальная нить, развиваясь, может образовать зенкер, но не наоборот.

В виде защитной реакции на рост зенкера по направлению к середине клетки водоросли последняя образует в необычно большом количестве вещество оболочки, что приводит к возникновению более или менее длинных и толстых впячиваний оболочек внутрь клетки водоросли.

Изредка Мозер-Роргофер наблюдала, что зенкер начинает загибаться во вторичных слоях оболочки водоросли и растет дальше вдоль мембраногенного слоя, нигде не прорывая его.

Импрессории. Это боковые выросты клетки гифы или аппрессория; они вдавливают участок оболочки клетки хозяина. Различают интрамембранные и эпимембранные импрессории. Интрамембранные импрессории, вдавливающие мембраногенный слой оболочки клетки зеленых водорослей, или внутренние ламеллы оболочки клетки синезеленых водорослей, не проникают к протопласту клетки хозяина (рис. 16, А). Этот тип импрессориев отмечен у очень многих лишайников, у видов: *Anema*, *Ephebe*, *Lecidea*, *Lempholemma*, *Peccania*, *Peltigera*, *Psorotichia*, *Thyrea*. Интрамембранные импрессории могут иногда разветвляться. Эпимембранные импрессории вдавливают не только мембраногенный слой оболочки клетки водоросли, но также и ее вторичные слои, но не внедряются в нее. Интрамембранные импрессории, не прорывающие мембраногенный слой, могут быть предшествующей стадией в развитии гаусториев (которые прорывают мембраногенный слой). Интрамембранные импрессории и зенкеры иногда не различаются отчетливо. В таком случае вопрос решается субъективно: если наблюдатель видит, что абсорбционный орган касается мембраногенного слоя, это еще зенкер; если же этот слой вогнут им, то это уже импрессория.

Эпимембранные импрессории (рис. 16, Б) известны у *Psora globifera* (Geitler, 1938). У них отмечено даже ядро. Для *Psora globifera* будто бы установлена прямая зависимость в характере образующихся абсорбционных гиф от погоды и местообитания (Moser-Rohrhofer, 1966b). Чем суше погода и местообитание, тем крупнее и в большем количестве образуются Эпимембранные импрессории, и, напротив, они

отсутствуют в слоевищах в сырых местообитаниях. Мозер-Роргофер полагает, что поверхностный контакт гриба и водоросли в сухих местообитаниях в сухую погоду не удовлетворяет питания гриба. Поэтому преимущество должно быть у таких форм гриба, которые в таких условиях увеличивают абсорбционную поверхность, что и достигается с помощью увеличения количества эпимембранных импрессориев и их размеров. Указания Мозер-Роргофер об образовании эпимембранных импрессориев в зависимости от погоды и сухости местообитания нуждаются в широкой проверке.

Аппрессории. Они образуются вершинами (кончиками) гиф, которые плотно прижимаются снаружи к клеточной оболочке, никогда не проникая ни в протопласт клетки хозяина, ни в мембраногенные слои ее оболочки (у зеленых водорослей), ни во внутренние ламеллы оболочки синезеленых водорослей (рис. 16, В). Аппрессории сам может функционировать как абсорбционный орган, по часто производит такие абсорбционные органы, как зенкеры, гаустории и импрессории. Аппрессории часто смешиваются с импрессориями, но последние хорошо отличаются тем, что они формируются как боковой вырост клетки гифы или аппрессория, а этот последний всегда образован вершиной гифы.

Абсорбционные, поражающие и обволакивающие гифы. Известны абсорбционные гифы, растущие в мембраногенном слое оболочек водорослей, главным образом в слизистой обертке синезеленых водорослей (рис. 16, Г). Эти гифы не образуют интрамембранных импрессориев. Они обычно тоньше и более тонкостенны, чем иные гифы слоевища.

Так называемые поражающие гифы, растущие в мембране синезеленых водорослей, обычно сильно вздуты, чем легко отличаются от только что описанных абсорбционных гиф в слизистой оболочке. У *Collema*, например, они проникают осенью в слизистую обертку водорослей и вступают с последними в более тесный контакт (рис. 16, Д). Поражающие гифы, по-видимому, без вагины (вторичных слоев оболочки) плотно прилегают к водорослям или образуют зенкеры.

Обволакивающие гифы, являющиеся особым типом абсорбционных гиф, не достигают протопласта клеток водорослей и не внедряются в их мембрану (рис. 16, Е). Редко обволакивающие гифы полностью охватывают клетки водорослей (Steiner, 1957) как это характерно для полулишайников (Geitler, 1933), и некоторая часть поверхности клетки в основном свободна от гиф. У базидиолихенов умеренных областей известны только обволакивающие гифы (Poelt, 1959; Gams, 1962; Hensen, 1963; Plešši, 1963; Poelt und Oberwinkler, 1964; Moser-Rohrhofer, 1966a).

Итак, взаимоотношения компонентов лишайника не оставляют сомнений в паразитизме гриба на водоросли. Последняя бывает искажена в такой мере, что требуется искусственное культивирование фикобионта для выяснения его родовой принадлежности. Клетки водоросли истощаются абсорбционными органами гриба. О паразитизме гриба свидетельствует и тот факт, что водоросли в слоевище лишайников полностью или в значительной степени лишены своих обычных постоянных избыточных ассимилятов, запасных веществ и крахмала, липоидов, зерен цианофичина, возможно, и гликогена и др. На основании наблюдений Гейтлер (Geitler, 1963) указывает, что чем теснее связь гриба с водорослью, чем сильнее нападение его, тем меньше у последней отлагается запасных веществ или они исчезают полностью. Имеются прямые наблюдения о движении углеводов в слоевище многих лишайников. Так, у видов с синезелеными водорослями гриб забирает глюкозу (у *Lichina pygmaea*, — возможно, глюкозан), а у видов с зелеными водорослями — многоатомные спирты: у водорослей *Trebouxia* и *Myrmecia* — рибит, у *Trentepohlia* — эритрит, у *Nyalococcus* — сорбит. Сама водоросль не отдает этих веществ в чистой культуре (Smith, 1969). Использование меченого азота Np показало, что связывание его происходит в цефалодиях с синезелеными водорослями, а дальше он перемещается в слоевище лишайника, где и потребляется полностью (Millbank, Kershaw, 1969). Паразитизм гриба проявляется в разной степени у различных видов лишайников в одном и том же слоевище. Обычно он сбалансирован. Отмирание же водорослей под влиянием гиф, которые плотно их ойлетают или в результате проникновения в протопласт гаусториев свидетельствует о том, что паразитизм гриба может проявляться очень резко.

Паразитическая природа лишайникового гриба четко проявляется и в условиях культуры. Генриксон (Henriksson, 1958), культивируя микобионт *Collema icna* вместе с присущими этому лишайнику клетками *Nostoc* и другими синезелеными — *Cylindrospermum majus*, *Nostoc calcicola*, *N. linckia* (= *N. passerianum*), отметила, что гифы *Collema* уничтожили находившиеся вблизи них клетки водорослей. При культивировании микобионта на неорганической среде гифы его формировали вблизи клеток фикобионта ризоидовидные образования.

Исследования показали, что в условиях культуры микобионта *Collema tettax* с несвойственным этому лишайнику фикобиоптом, а именно с *Trebouxia impressa*, взятой из слоевища *Physcia stellaris*, многие клетки отмирали и большей частью были

заполнены гифами. В то же время в контрольных культурах водоросли без гриба были вполне здоровыми.

Ахмаджян (Ahmadjian, 1960) обращает внимание на то обстоятельство, что водоросли, не являющиеся фикобионтами определенных лишайников, приходя в соприкосновение с гифами последних, захватываются, в значительной мере дезорганизируются и приводятся ими к гибели, тогда как при встрече со свойственными этому лишайнику водорослями, последние не отмирают, а включаются в зачаток лишайника. Ахмаджян указывает на то, что фикобионтами лишайника могут быть только те виды водорослей, которые могут эффективно противостоять нападению гиф его. Такие отггошения, при которых происходит лишь частичное уничтожение клеток водорослей, с необходимостью обуславливают самое существование лишайников, в противном случае последние, как симбиотические организмы, распались бы или вовсе не образовывались бы.

В связи с тем что от отмерших клеток водорослей через некоторое время не остается ничего, кроме пустых оболочек, позднее также используемых грибом, последний должен быть охарактеризован не только как паразит, но и как сапрофит. Это показал в свое время Еленкин, определивший взаимоотношения партнеров лишайника как эндопаразитосапрофитизм.

Тем не менее нельзя забывать, что водоросли, полностью отделенные от внешней среды грибной плектенхимой,¹¹ обязательно должны забирать у гриба все необходимые для своей жизни вещества (за исключением ассимилятов, которые они сами вырабатывают на свету)¹² и прежде всего одно из самых важных, жизненно необходимых веществ — воду. Это касается также многих необходимых для водоросли неорганических и органических веществ. Такой вывод, к которому неминуемо приводит логика существующих отношений партнеров лишайника, никак не противоречит общему характеру питания водорослей. Будучи большей частью автотрофными организмами, многие водоросли в то же время отличаются факультативной (которая у некоторых видов переходит в облигатную) способностью также и к миксотрофному питанию (в том числе и водоросли в слоевище лишайника). Ряд таких изолированных водорослей (фикобионтов) был изучен в чистых культурах, содержащих источники органических и азотистых веществ. Исследования в чистых культурах Бейеринка (Beyerink, 1890), московского альголога Артари (Artari, 1902), Требу (Treboux, 1912), Летеллье (Letellier, 1917) с очевидностью показали способность зеленых водорослей, симбионтов лишайника, к миксотрофному питанию. Что касается синезеленых водорослей, то такая же их способность была доказана Гардером (Harder, 1917) в отношении симбиотической формы *Nostoc punctiforme* в ризинах *Gunnere*, а потому она возможна и у *Nostoc punctiforme*, являющегося симбионтом лишайников. Сравнительно недавно подобные исследования над выделенными из лишайников разными клонами *Trebouxia*, которые прекрасно росли в темноте на пептонглюкозоагаре и мальцагаре, провел Томас (Thomas, 1939).

Учитывая характер питания обоих партнеров лишайника, нельзя определять их взаимоотношения лишь формулой эндопаразитосапрофитизма, — тут имеется налицо взаимный паразитизм симбионтов и сапрофитизм гриба. При этом паразитизм водоросли всегда имеет умеренный характер, а гриба — более резкий. Но у разных видов лишайников степень и напряжение паразитизма каждого из компонентов, и особенно гриба, чрезвычайно разнообразны, начиная от форм (что редко встречается) едва намеченного, незаметного паразитизма и кончая самыми суровыми формами, которые приводят клетки водорослей к гибели. Самой обычной у лишайников является форма умеренного паразитизма. Тут выступают "наиболее характерные для паразитизма лишайников особенности — явления его перманентны и охватывают не всю зону водорослей, а по очереди лишь отдельные их клетки, иногда подавляющая часть их вовсе не охвачена гифами. Такой случай мы наблюдали в слоевище *Solorina bispora* (Окснер, 1930).

Активность в отношениях симбионтов лишайника может колебаться не только у разных видов, но даже у одного растения в зависимости от условий существования.

Основываясь на наличии таких колебаний — преимущества гриба над водорослью или, редко, усиления водоросли (преимущества ее над грибом), Еленкин пришел к механистической концепции «подвижного равновесия».¹³ Эта концепция была резко

¹¹ Исключение из этого представляют лишь многие слизистые и некоторые другие лишайники, у которых водоросли непосредственно входят в контакт с условиями внешней среды, так как гриб находится внутри окружающей его водоросли.

¹² У водорослей некоторых эндолитных лишайников, глубоко погруженных в каменный субстрат, куда почти не проникает свет, зависимость от грибного компонента проявляется, конечно, еще сильнее.

¹³ Эти идеи позднее были положены в основу теории альгоцидий Моро (Moreau, 1927), который вообще пытался пересмотреть вопрос о симбиотических взаимоотно-

осуждена, и различные исследователи, а также и сам автор показали, что эта ошибочная идея не рассматривает сожительство компонентов лишайника как биологически единое и цельное, не открывает специфичности данного явления и его позитивного развития. Они показали, что развитие лишайникового организма зависит не только от изменяющегося влияния действующих факторов внешней среды, которые благоприятствуют то грибу, то лишайнику, а обусловливается общим характером компонентов, их состоянием, а также всей сложной историей филогенетического развития лишайников.

Без сомнения степень паразитизма гриба у лишайников и, вероятно, водорослей у слизистых лишайников¹⁴ в известной степени зависит от богатства во внешней среде необходимых грибу (водоросли) питательных веществ, доступности и легкости их усвоения.

Взгляды, соответственно которым условия питания грибного компонента (не говоря уже о водоросли) в лишайнике считают оптимальными, ошибочны. Симбиотические отношения возникают на базе удовлетворительных, а не наилучших жизненных условий, и при наличии более благоприятных условий, например при наличии и легко доступных, более богатых, необходимых для гриба питательных веществ, сложные симбиотические отношения не только на первых порах их становления, а даже и в полностью оформленных лишайниках могут распасться. Точные экспериментальные исследования Томаса (Thomas, 1939) по синтезу лишайников и по проращиванию соредий в культурах на мальцагаре показали, что в богатой питательными веществами культуре партнеры лишайника разделяются и питаются из субстрата каждый отдельно. В природе также можно наблюдать освобождение гриба от симбиотических отношений и переход его к свободному сапрофитному или паразитному, а водоросли существованию.

К сожалению, отому интересному вопросу уделялось до сих пор очень мало внимания. На факт выхода гриба из симбиоза указывал уже в конце прошлого столетия Меллер (Möller, 1893), проведший интересные наблюдения над базидиальными лишайниками. Он указывал, что гриб *Thelephora*, который является определяющим компонентом некоторых базидиолихенов, может вырастать из слоевища лишайника и вести независимое существование. В продолжение последнего времени Тоблер, а также Гейтлер наблюдали нарушение симбиотических отношений у некоторых лишайников и более или менее активное освобождение гриба, а иногда и водоросли (в слизистых лишайниках).

Разлад симбиотических отношений, в частности освобождение от них гриба или водоросли, может возникнуть вследствие частичного улучшения условий внешней среды для одного из компонентов. Так, Гейтлер (Geitler, 1933, 1934) описывает образование и выход гормогониев *Calothrix gypsophila* из слоевища лишайника (*Placynthium nigrum*), что можно наблюдать в период дождей. Тоблер (Tobler, 1925) видел освобождение грибного компонента *Parmelia*, росшей на хвое, и переход его к паразитизму на этом субстрате. В более поздней работе он указывает на разделение компонентов лишайников, наблюдавшееся им в верещатниках (Tobler, 1934). Данилов (1929) и Голлербах (1930) сообщают об интересном явлении освобождения водоросли *Nostoc* из слоевища *Leptogium issatschenkoi* в виде маленьких округлых колоний. Явление это очень распространено и настолько обычно для указанного лишайника, что Голлербах считает колонии ностока, освобождающиеся из слоевища *Leptogium*, его соредиями, «одним из обычных способов его размножения». Он указывает, что эти «соредии» образуются во внутренних слоях ближе к нижней поверхности слоевища, «откуда они и выходят наружу, прорывая плектенхиму и располагаясь между ризоидами, где их чаще всего и можно обнаружить» (Голлербах, 1930, стр. 312).

Важно то, что в этих «соредиях» Голлербах никак не мог обнаружить гиф гриба. Конечно, это не соредии, которые обязательно состоят из обоих компонентов лишайника, а лишь колонии *Nostoc*, которые освобождаются из слоевища *L. issatschenkoi*. Их образование показывает на слабые симбиотические связи обоих компонентов этого лишайника. Такие же колонии ностока образуются и освобождаются, по данным

в исследованиях у лишайников и считал, что в лишайнике водоросль паразитирует на грибе. Он сравнивал лишайник с организмом, деформированным паразитом, и проводил параллель между слоевищем лишайника и галлом, цедидиею. «Симбиоз, — пишет он, — представляется нам каким-то состоянием хронической болезни, которая продолжается без перерыва и характер которой обусловлен приблизительным равенством сил врага». Это представление Моро, которое построено на развитии цефалодиев, конечно, противоречит фактическим данным Борне, Еленкина, Данилова и других и настолько очевидно ошибочно, что критика его излишня.

¹⁴ У форм, у которых водоросль не отрезана грибной плектенхимой от внешней среды.

Голлербаха, у *L. issatschenkoi* также и на верхней поверхности слоевища, особенно на слоевищном крае апотеция, напоминая почки.

Освобождение колоний ностока (*Nostoc zetterstedtii*), т. е. определенный распад симбиотических отношений, известно и у *Leptogium ramenskii*, судя по тщательным исследованиям Еленкина (1936). Этот процесс имеет здесь характер обычного почкования, которое происходит у *L. ramenskii* так же, как и у некоторых ностоков (например, у *Nostoc coeruleum*). В почках ностока у *L. ramenskii* трихомы водоросли размещаются радиально, как и обычно у *N. zetterstedtii*. Когда в такую почку заходят грибные гифы, — образуется уже почка лишайника.

Условием, необходимым для осуществления уже самых ранних стадий синтеза *Lecanora dispersa*, как показали опыты Ахмаджяна (Ahmadjian, 1959a, 1962), является отсутствие в культурах на агаре органических и неорганических добавок. В таких условиях очень рано возникают, кроме гиф, охватывающих клетки водоросли, также и интимные контакты (типа аппрессориев). Добавка органических веществ в культуральной среде тормозит образование синтезированного слоевища *Lecanora dispersa* и способствует независимому росту обоих компонентов.

На основании своих опытов по искусственному синтезу *Acarospora fuscata* Ахмаджян заключает, что синтез слоевища не состоится в условиях, благоприятных для роста одного или обоих компонентов. Напротив, ассоциация гриба и водоросли была успешной на питательных средах, на которых не удавалось вырастить отдельно ни одного из компонентов.

* ""Подводя итоги, можно сказать, что взаимоотношения партнеров лишайника не являются чем-то постоянным, неизменным, всегда одним у всех видов лишайников. Напротив, среди симбиотических явлений, наблюдающихся у лишайников, можно проследить и отметить всю серию от почти индифферентных парабитических отношений с едва заметными (а на низших стадиях развития симбиоза еще с факультативными) паразитическими связями до форм с прочно (но, как мы видели, далеко не абсолютно) закрепленным облигатным симбиозом. Этот облигатный, наследственно закрепленный симбиоз, обусловленный достаточной активностью гриба и взаимно приспособленным обменом веществ обоих компонентов, отличается самыми разнообразнейшими формами борьбы и взаимного паразитизма (обычно несравненно более сильного со стороны гриба) и сапрофитизмом гриба. Степень и особенности паразитизма и сапрофитизма обуславливаются не только изменчивыми внутренними условиями, но и условиями внешней среды, богатством ее питательными веществами и легкостью их усвоения. Паразитические воздействия гриба всегда постоянны и, как правило, длительны, отличаются в зависимости от вида лишайника различными формами от суровых до умеренных и обычно охватывают лишь небольшую часть клеток водорослей, не дезорганизуя их полностью, используя главным образом лишь запасные питательные вещества и постепенно приводя клетки водорослей к гибели. После этого паразитические отношения гриба сменяются сапрофитическими, и остатки клеток водорослей полностью резорбируются им (Окснер, 1956).

МОРФОЛОГИЯ И АНАТОМИЯ ВЕГЕТАТИВНЫХ ОРГАНОВ ЛИШАЙНИКОВ

ТИПЫ СЛОЕВИЩ И ИХ ОСОБЕННОСТИ

В слоевище (вегетативном теле) лишайников происходят процессы усвоения поглощенных микобиотом питательных веществ, воды, ассимиляция водорослями углекислоты воздуха, образование ими органических соединений и использование необходимых для жизни лишайников (как микобионта, так и фикобионта) веществ. В слоевище, как отметил Рейнке (Reinke, 1895), сохраняются некоторые резервные вещества, используемые этим обычно на редкость долгоживущим растением, в периоды, когда возможность извлечения лишайником питательных веществ извне и ассимиляция сокращается до минимума. Экспериментально это, однако, не доказано. Слоевые является той важной частью лишайника, где обычно развиваются плодовые тела, в которой образуются механические и защитные плектенхимы («ткани»), служащие для поддержания лишайника в благоприятных условиях, а также для его защиты.

В некоторых работах слоевище называют талломом. Многие микологи (из числа отечественных, например Гоби (1883), Ячевский (1933) и др.) считают, что у грибов слоевище свойственно только лишайникам, а лишайники имеют мицелий. Такая точка зрения ошибочна и объясняется, вероятно, только тем, что термин «мицелий» был употреблен еще в самую раннюю пору развития микологии и так и укоренился в ней. В последнее время микологи все больше употребляют термин thallus (т. е. слоевище), оставляя иногда термин «мицелий» для общей массы гиф, не образующей определенной формы тела (Alexopoulos, 1966). Разграничение понятий «слоевые» и «мицелий» объясняется, очевидно, тем, что в процессе своеобразных условий жизни лишайников возник и представлен у очень многих видов тип слоевища, образующегося не внутри субстрата, а на поверхности его. Это дало повод Еленкину (1936) называть лишайники «воздушными грибами». Однако и у лишайников, как и у лишайников грибов, имеются многочисленные группы в различных семействах, слоевище которых полностью развивается в субстрате. Образование поверхностного слоевища у лишайников и его значительная эволюция обусловлена, очевидно, прежде всего физиологическими особенностями и характером питания гриба, управляющего (как об этом дальше будет подробнее сказано) распределением водорослей в слоевище.

Слоевище лишайников может быть самой разнообразной формы, самого различного размера, строения, консистенции, окраски. Различно и размещение в нем водорослей. Уже Вальрот (Wallroth, 1825—1827) отметил, что на основании этого признака можно различать два типа строения слоевища: гетеромерное и гомеомерное. На вертикальном разрезе через слоевище гетеромерных лишайников видно, что водоросли размещены в нем только в одном слое, в так называемой зоне водорослей. На вертикальном срезе через слоевище гомеомерных лишайников видно, что водоросли расположены более или менее равномерно по всему слоевищу. Деление на гетеромерные и гомеомерные лишайники очень условно. Отметим, что условность такого деления на две группы нередко приводит (как мы увидим дальше) к различным толкованиям его разными авторами. И тем не менее очень удобно пользоваться даже грубым делением, так как оно облегчает процесс определения лишайников и их характеристику.

У так называемых факультативных лишайников слоевище может иногда не содержать водорослей. Такое слоевище нередко неправильно называют «ложным» или «ненастоящим». Непостоянство в отношении водорослей у факультативных лишайников проявляется по-разному. Так, например, из двух очень близких видов один имеет водоросли, другой их не имеет. Часть экземпляров одного вида может иметь водоросли, другие экземпляры этого же вида их не имеют. У некоторых видов факультативных

лишайников молодые растения содержат в слоевище водоросли, более старые их не содержат и проявляют себя как сапрофитные грибы. Наконец, у некоторых родов часть видов всегда относится к облигатным лишайникам, а другая часть никогда не содержит водорослей. В этом случае обычно некоторые исследователи даже разделяют такие роды и выделяют в самостоятельные роды «настоящих» грибов те группы видов, которые не имеют водорослей. При этом чаще всего к названию уже ранее известного рода лишайника прибавляют префикс «Мусо-». Так, например, из рода *Calicium* выделены не содержащие водорослей роды *Mycocalicium*, из *Arthonia* — род *Mycarthonia*, из *Arthothelium* — *Mycarthothelium*, из *Coniocybe* — *Mycoconiocybe* и т. д. Но иногда образуют родовое название и иначе, например, из рода *Calicium* выделены также и такие роды без водорослей, как *Caliciella*, *Embolidium*, *Microcalicium* и т. д.

Факультативные лишайники часто встречаются в порядках *Sphaeriales*, *Doihideales*, *Arthoniales* и *Caliciales*; в порядке *Sphaeriales* они известны у некоторых видов *Arthopyrenia*, *Lepthorhaphis*, *Leptosphaeria*, *Microthelia*; в порядке *Doihideales* — в роде *Dermatina*; в порядке *Arthoniales* отмечены в родах *Arthonia*, *Arthothelium*; в порядке *Caliciales* — в большом числе видов в родах *Calicium*, *Coniocybe*, *Sphinctrina*, *Stenocybe*.

В поисках более удачного принципа для выделения типов слоевищ по анатомическому строению Цукаль (Zukal, 1895) предложил различать в зависимости от положения гиф гриба два типа — экзогенные и эндогенные слоевища. Экзогенным он называет слоевище, если гифы его развиваются, окружая водоросль со всех сторон; к этому типу относятся почти исключительно гетеромерные лишайники. Микобионт в этих случаях является фактором, определяющим форму лишайника. Эндогенным слоевищем Цукаль называет такое, у которого гифы развиваются внутри комплекса водорослей и последние ограничивают снаружи все слоевище и так же, а иногда и в большей степени определяют его форму. Эндогенное слоевище имеют только немногие роды гомеомерных лишайников, такие как *Ephebe*, *Phylliscum*, *Psorotichia*, *Collema*, *Lempholemma*, *Physma* и др. Такое разделение обособляет лишь небольшую группу лишайников, а потому значительно менее удобно для классификационных целей, чем деление на гетеромерный и гомеомерный типы. К тому же эндогенный и экзогенный типы слоевища не всегда четко очерчены и нередки переходные формы. Были попытки делить лишайники опять-таки всего на две группы — слоевищные и неслоевищные. Действительно, слоевище иногда бывает редуцированным и заметно только возле плодовых тел или под ними, а иногда развито внутри субстрата. Иногда можно условно использовать такое деление для разграничения только определенных видов, но нельзя забывать, что лишайник по своей сути не может быть неслоевищным и что такой термин в корне неправилен.

Шеде (Schaeede, 1948) предложил подразделять лишайники по характеру слоевища следующим образом: если при развитии лишайника возникает слоевище, которое соответствует в основном характеру слоевища типичных лишайников («собственного типа»), то такой лишайник Шеде относит к числу идиоморфных (например, большинство накипных, листоватых, кустистых форм), если же возникает не характерное для этой группы слоевище, он относит лишайник к числу анидиоморфных. К последним, по Шеде, должны быть причислены все примитивные формы, затем формы, у которых нитчатые водоросли плотно оплетены гифами, как у *Coenogonium confervoides*, далее многие эпифилльные лишайники, слизистые и некоторые накипные виды, наконец, лепрозные формы и полулишайники.

Полулишайниками, как это предложил Цукаль (Zukal, 1891) называют лишайники, развивающиеся в серовато-зеленоватом налете, часто покрывающем кору деревьев и обработанную древесину, и состоящем, кроме клеток главным образом зеленых водорослей, из гиф несовершенных грибов, обнаруживающих как паразитические, так и сапрофитные тенденции. Они охватывают клетки водорослей и в конце концов большей частью приводят их к гибели. Некоторые из этих грибов проявляют только слабую вирулентность по отношению к водорослям, не убивают их, но в обмене веществ обоих компонентов нет взаимного соответствия, приводящего к приспособленности его, и потому не возникает нормально развитого слоевища лишайников, а создается, по выражению Тоблера (Tobler, 1925) «не полностью удавшийся симбиоз».

Деление лишайников по Шеде очень неудачно, поскольку оно базируется на неверном представлении о слоевище «собственного типа». Слабо развитое слоевище некоторых лишайников является таким же слоевищем «собственного типа», как и слоевище листоватое. Термин «анидиоморфный» имеет определенное содержание только для немногих форм с нарушенным характером взаимоотношений компонентов, для примитивных форм лишайников. Кроме того, это деление, как и некоторые предыду-

щие, мало полезно для классификации также и потому, что обособляет лишь очень небольшую по объему группу анидиоморфных лишайников.

По форме слоевища обычно различают три основных морфологических типа лишайников: наиболее примитивные накипные (иногда их называют корковыми), к которым относятся и чешуйчатые, затем листоватые, значительно более сложные в анатомо-морфологическом отношении и, наконец, кустистые с наиболее высоко развитым типом слоевища.

Накипные лишайники отличаются плагитропным (более или менее горизонтально распростертым) слоевищем, часто напоминающим корку, отчего многие лишенологи называют их корковыми (латинский термин для накипного слоевища — *thallus crustaceus*). Накипное слоевище обычно всей нижней поверхностью так плотно сростается с субстратом, что его, как правило, нельзя, не повредив, оторвать от последнего. Форма накипного слоевища самая различная — от округлой до неопределенной.

Листоватые лишайники характеризуются плагитропным слоевищем в виде неровной пластинки, часто округлой либо бесформенной, различно изрезанной по краю, рыхло прикрепляющейся к субстрату только несколькими небольшими участками нижней поверхности или при помощи особых органов прикрепления (ризоидов, ризин, гомф и др.). Слоевище листоватых лишайников (*thallus foliaceus*) сравнительно легко отрывается от субстрата.

Кустистые лишайники развивают ортотропное (вертикально направленное) кустистое слоевище (*thallus fruticulosus*), прямостоячее, реже восходящее или свисающее. Оно может быть простым или разветвленным; прикрепляется к субстрату только небольшим базальным участком.

Классификация эта очень удобна, хотя и очень искусственна, поскольку не всегда определяемый лишайник можно с уверенностью отнести к той или другой категории. Кроме того, эти три морфологических типа далеко не охватывают всего богатства форм слоевища лишайников. Это усложняется еще и тем, что у одного и того же вида форма слоевища сильно изменяется в зависимости от условий местообитания.

СЛОЕВИЩЕ НАКИПНЫХ ЛИШАЙНИКОВ

Слоевище накипных лишайников большей частью развивается на поверхности субстрата, — это так называемое эпигенное слоевище (эпигенный лишайник). У некоторых видов слоевище развивается внутри субстрата, а снаружи заметно в виде неясных пятен и только плодовые тела обычно развиваются на поверхности субстрата. Такое слоевище часто называют эндогенным, но название это неправильно, так как под эндогенными лишайниками, как уже было указано выше, Цукаль (*Zukal*, 1895) понимал особую группу почти исключительно гомеомерных лишайников.

Эпигенные лишайники. Рассмотрим вначале эпигенные лишайники.

В зависимости от субстрата в эпигенных лишайниках различают несколько экологических групп: эпифлеодные, растущие на коре деревьев и кустарников, эпиксилитные — на обнаженной древесине, эпилитные — на поверхности горных пород, эпигейные — на поверхности почвы, геоплезные — в непосредственной близости к почве.

Слоевище накипных эпигенных лишайников в своей типичной форме имеет вид корочки от очень тонкой до довольно толстой. Эта корочка может быть цельной, потрескавшейся или ареолированной, т. е. разделенной пересекающимися продольными и поперечными трещинами на более или менее одинаковые участки, ареолы, которые могут быть иногда и сильно разъединены, далеко отстоять друг от друга; наконец, слоевище может быть чешуйчатым (рис. 17). Слоевища невысоко организованные бывают пылистыми или зернистыми, бугорчатыми, бородавчатыми, более высоко развитые — чешуйчатыми или диморфного типа.

Накипные слоевища обычно невелики, всего несколько миллиметров или сантиметров в диаметре, реже они сильно разрастаются и достигают нескольких дециметров. Порой очень трудно бывает определить точно размер слоевища, так как очень часто даже небольшие или средней величины слоевища одного и того же вида, растущие по соседству, сливаются друг с другом, образуя большие составные слоевища, нередко в несколько квадратных дециметров шириной.

Слоевище может быть однообразным, т. е. все, и в центре и на периферии, одинаково цельным или потрескавшимся или ареолированным (рис. 18) — такой тип называется однообразно-накипным, рассеянным или эффузным; плодовые тела у эффузного типа рассеяны по всему слоевищу. Однако часто слоевище бывает диморфным — в центре оно типично накипное: гладкое и цельное, зернистое, бородавчатое,

¹ Точнее, отрицательно ортогеотропное, но оно обозначается кратко как орто-тропное.

ареолированное, с однообразными, часто изодиаметрическими ареолами и более или менее многочисленными плодовыми телами, а на периферии оно образует однообразный стерильный пояс или концентрические зоны, как это наблюдается, например, у некоторых видов *Pertusaria* и *Aspicilia* — это так называемое зрелое слоевище.

Отмеченные две формы слоевищ — однообразно-накипное (или рассеянное, эффузное) и зонированное — часто развиваются на прототаллусе, заметном главным образом по их краю.

Рассмотрим сперва более простые однообразно-накипные, эффузные и диморфные формы, а затем ареолированные и эндогенные лишайники.

Гониоцистиальный тип слоевища. Гониоцистиальные слоевища являются одним из простейших типов однообразных накипных вегетативных тел у представителей небольшого семейства пиреномицетных накипных лишайников *Moriolaceae*, содержащего два рода: *Moriola* и *Spheconisca*. Их слоевище всегда тонкое,

темное от бурых, у перегородок часто перетянутых гиф, нередко торулесного типа, рыхло переплетенных между собой, но иногда с участками параплектенхимы. Норман (Norman, 1872), который впервые изучил и описал эту группу лишайников, об-

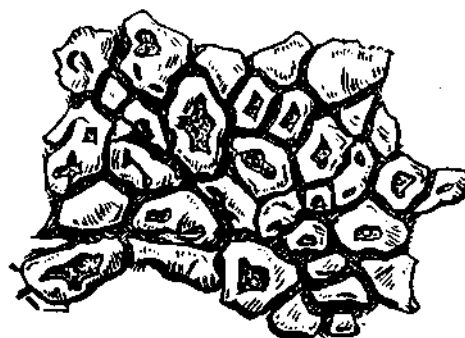


Рис. 17. *Normandina pulchella* (Borr.) Nyl. Слоевище чешуйчатого типа.

Рис. 18. *Aspicilia cinerea* (L.) Koerb. Ареолированное слоевище.

ратил внимание на то, что водоросли у них не имеют определенного положения и рассеяны по всему слоевищу, причем в основном они группами заключены в особые капсулы — гониоцисты, гониоцистулы или иногда собраны в виде шаровидных или неправильно-округлых скоплений — «слоевидных ядер». Норман, к сожалению, не дал рисунка этих трех видов структур, но Бахманн (Bachmann, 1926) дает их изображение. Первые представляют замкнутые шаровидные, удлинено-шаровидные или неправильной формы тела с сетчатой поверхностью, одетые снаружи в капсулу, состоящую из сильно измененных клеток лишайникового гриба (рис. 19, А). Внешняя стенка ее бурая и более грубая, внутренняя стенка бесцветна. Клетки водоросли внутри капсулы также несколько изменены. Клетки капсулы местами иногда прорастают внутрь к водорослям в виде разветвленных, тонкостенных с длинными клетками, «внутренних» гиф. Кроме того, клетки капсулы гониоцист всегда соединены «внешними» гифами со слоевищем лишайника и между собой. Клетки капсулы всегда несколько тоньше, чем таковые внешних гиф. Гониоцисты свойственны только роду *Moriola*. Иногда они бывают многокамерными; гифы стенки камер нельзя спутать с внутренними гифами, так как первые имеют более толстую клеточную оболочку. Водоросли, которые прежде и Норман и Гедлунд относили к протококковым, как показали исследования Бахманна, являются синезелеными — *Chroococcus*, *Aphanocapsa* или, возможно, *Aphanothece*. Вопрос идентификации этих водорослей еще не может считаться окончательно решенным. В результате жесткого паразитизма микобионта водоросли часто полностью отмирают, и можно наблюдать опустошенные капсулы, в которых заметны только остатки внутренних гиф.

Другой тип капсул — гониоцистулы отличаются от гониоцист тем, что они никогда не бывают полностью охвачены замыкающими их клетками (рис. 19, Б). Гониоцистулы свойственны роду *Spheconisca*. Гифы видов этого рода могут обрастать как протококковые водоросли, так и синезеленые. По форме различаются шаровидные

и чашевидные гониоцистулы, образующие вокруг удлинненно-округлых групп водорослей плоскочашевидную обертку, несколько напоминающую плюску орешника, и крытые гониоцистулы. Последние были найдены Бахманном у *Spheconisca margaritula*, у которой водоросли на субстрате сверху несут темное покрытие из гиф лишайника, от которых вниз к водорослям отходят отдельные внутренние гифы. Иногда некоторые из клеток водорослей остаются вне соединения с грибными гифами.

Бахманн (Bachmann, 1926) более подробно, чем Норман, описывает особые шаровидные тела на слоевище некоторых представителей *Moriolaceae*. Тела эти, так называемые слоевищные ядра (скопления водорослей), остаются неохваченными гифами и легко узнаются по отсутствию вокруг них коричневой капсулы. На тонких срезах можно обнаружить во втором (внутреннем) слое клеток такие, которые имеют общее происхождение (от одной материнской клетки) с соседними клетками наружного слоя, тогда как у гониоцистул клетки первого и второго слоя имеют разное происхождение.

Своеобразие строения слоевищ с капсулами всех типов привело Бахманна к установлению особого гониоцистального типа слоевища. При всем своеобразии такого

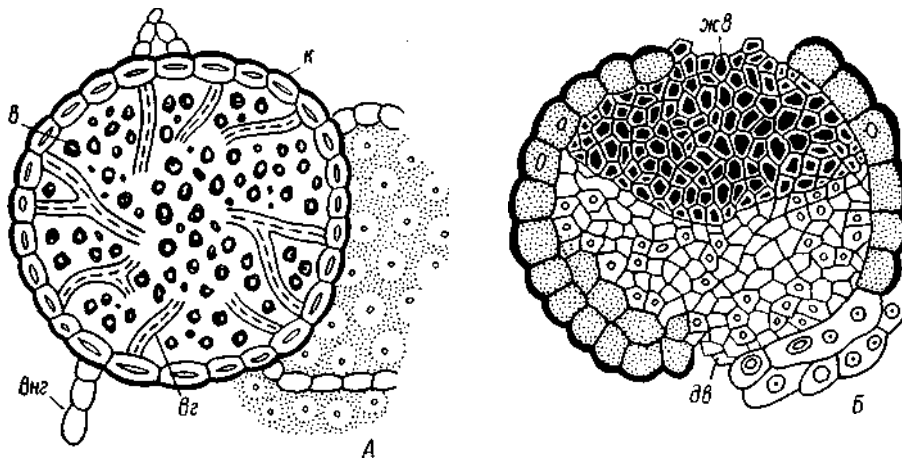


Рис. 19. Типы капсул гониоцист тиальных слоевищ. (По Бахманну).

А — гониоциста в слоевище *Moriola sanguifica* Norm.: к — капсула, в — водоросли, вг — внутренние гифы, вне — внешние гифы; Б — гониоцистула *Spheconisca fuliginea*: дв — дегенерировавшие водоросли, жв — живые водоросли.

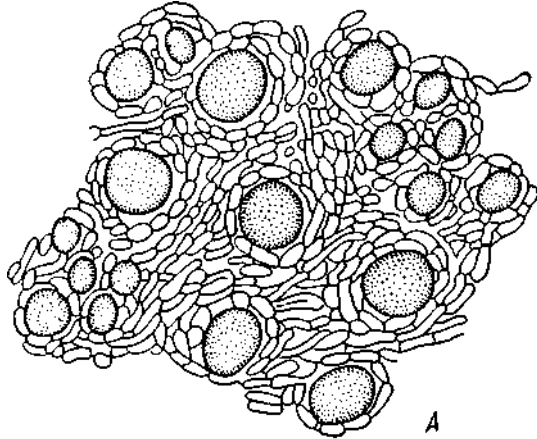
слоевища нельзя, однако, забывать, что тип этот весьма разнороден и что иногда он проявляется у видов, ничего общего с *Moriolaceae* не имеющими.

Moriolaceae известны пока только из Скандинавии, Швейцарии и Тироля. Но, возможно, нахождение их и дальше на востоке. Изучены они пока весьма недостаточно, и данные по морфологии и анатомии их нуждаются в дополнительных исследованиях и подтверждениях. Имеются интересные данные об отношениях компонентов у *Moriolaceae*, но они будут рассмотрены в другом разделе.

Вероятно, *Moriolaceae* относятся к одним из наиболее простейших морфологических типов лишайников, в основном среди пиренолихенов, которые возникли в результате, по-видимому, сравнительно недавно осуществившихся процессов лихенизации. Об этом говорят как неустойчивость в морфологии капсул, так и большая разнородность в интимных отношениях партнеров. Отметим еще, что гифы часто образуют различные типы гониоцист, включающих синезеленые водоросли, которые впоследствии дегенерируют. Такая мысль находит поддержку в фактах, сообщаемых Озендой (Ozenda, 1963) о том, что известны случаи, когда паразитические нелихенизированные грибы образовывали гониоцистулы, включавшие синезеленые водоросли, которые впоследствии дегенерировали. В результате различных по успешности процессов лихенизации возникла эволюционирующая ветвь группы пиренолихенов, по-видимому, уже разветвившаяся и частично обособленная, так как на основании имеющихся, правда, недостаточных и нуждающихся в подтверждении данных нельзя было бы признать, что группа эта объединена генетическим единством. В систематическом отношении, вероятно, нельзя считать эту группу первично примитивной (так как микобионт проявляет черты довольно высокой организации), а только вторично упрощенной. Так, представители ее имеют сумки с 4—8 и более многочисленными поперечно-многоклеточными спорами,

от светлых до коричневых. Кроме того, в слоевище иногда встречается почти совершенная параплектенхима. Таким образом, гониоцистиальные лишайники представляют своеобразную особую жизненную форму.

Кроме пиренолихенов, такая гониоцистиальная жизненная форма может параллельно возникать и в других систематических группах, даже среди дисколихенов. Так, например, к гониоцистиальной жизненной форме можно отнести и рыхлое паутинистое снаружи, черноватое слоевище *Biatora uliginosa* var. *chtonoblastes*, которую Купффер (Kupffer, 1924) описал как один из примитивных лишайников *Stereonema chtonoblastes*, а Еленкин (1912) как *Saccomorpha arenicola*. В слоевище этого лишайника *Stigonema* оплетена темными членистыми гифами, образующими вокруг этой водоросли мешковидные образования, состоящие из параплектенхим-ной стенки, от которой



отходит в разные стороны рыхлая сетка гиф. Внутри этих мешковидных образований *Stigonema* находится на разных стадиях дезорганизации и угнетения, а местами можно заметить и мертвые участки нитей водоросли. Иногда, кроме *Stigonema*, в слоевище встречаются и другие водоросли. Этот лишайник обнаруживает черты несомненно вторичного упрощения слоевища. Лепрозный и пыльный типы слоевищ. Одним из наиболее примитивных типов накипного слоевища являются лепрозные или пыльные слоевища. Несколько выше организованы зернистые слоевища. И те и другие возникают следующим образом, хорошо описанным Нипбургом (Nienburg, 1926). Прорастающая спора образует одну или несколько (смотря по характеру споры) ростовых трубок, которые, проходя вблизи клеток водоросли, являющейся подходящим фпкбопнтом, образуют

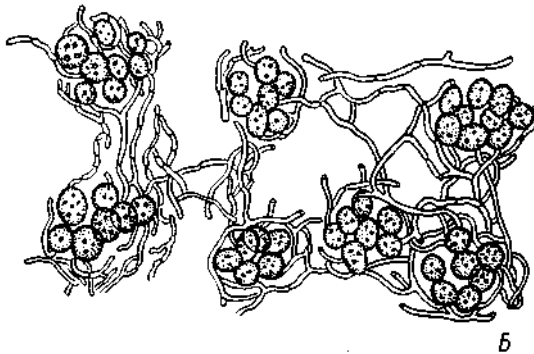


Рис. 20. По Нейбнеру.

А — участок зачатка накипного слоевища лишайника, образующего плотную цельную плектенхиму; Б — участок зачатка накипного слоевища лишайника, образующего рыхлую паутинистую плектенхиму.

разрастающиеся выросты, охватывающие клетки водорослей. В результате сильного разрастания гиф, окружающих каждую клетку водоросли, последние отделяются друг от друга, многократно делятся, при этом молодые клетки водорослей в свою очередь окружаются новыми разветвлениями гиф, создавая более или менее рыхлое слоевище. Если при этом и гифы и водоросли так тесно смыкаются друг с другом, что не образуется промежутков (рис. 20, А), то формируется более плотное слоевище, имеющее зернистый или мелкобурдавчатый характер. При образовании лепрозного слоевища водоросли и гифы в его зачатке распределяются очень рыхло с небольшими полостями между ними, при этом водоросли размещаются не так равномерно, как в зачатке, а в виде разъединенных групп по всему слоевищу (рис. 20, Б). В таких рыхлых слоевищах вследствие слабой связи отдельных участков небольшие фрагменты его могут легко отрываться (ветром, животными и т. д.) и переноситься в соседние места, где они прирастают к субстрату и разрастаются дальше. Таким образом лепрозные слоевища могут покрывать громадные поверхности скал, особенно их отвесные стены, своими пылистыми разного цвета слоевищами. Последние обычно не образуют плодовых тел, и потому очень трудно или вообще невозможно определить, таксономическое положение этих лишайников. Большую их часть относят к *Lepraria* — роду несовершенных лишайников. Некоторые из лепрозных слоевищ образуют-

виды сем. *Caliciaceae*, например *Calicium chlorinum*. Целая серия эпифитных представителей калициальных лишайников развивает лепрозное слоевище на затененных стволах деревьев, как например *Skaenotheca aeruginosa*. В тенистых лесах при основании стволов, особенно в свежих грудках, сугрудках, на слегка влажной почве, на мхах иногда встречается светло-желтовато-зеленое лепрозное слоевище *Coniocybe furfuracea*, на котором нередко бывают заметны изящные плодовые тела на тонких 1—3 (5) мм дл. ножках. Очень близко к лепроному слоевищу пылистое, или мучнистое, но оно обычно более плотное, прочнее прикрепляется к субстрату и потому, как правило, не отрывается от него.

К пылистому, мучнистому типу относятся слоевища некоторых видов *Bacidia*, *Biatora*, некоторых видов *Lecanactis*, *Schismatomma* и др.

Лепрозные, мучнистые слоевища и низшие представители лишайников с зернистым слоевищем отмечаются, как мы видели, недифференцированной структурой первично гомеомерного типа. Иногда такие слоевища бывают соредиезными или только напоминают их, но последние всегда возникают (как будет указано дальше) на слоевищах с плотной консистенцией и с явно дифференцированной структурой. По этой причине, например, соредиезные слоевища видов родов *Crocynia*, *Amphiloma* никак нельзя отнести к лепроному типу, как это делает Озенда (Ozenda, 1963).

Несколько более усложненная организация отмечается у многих зернистых и зернисто-мелкобородавчатых слоевищ. В зернышках и бородавочках их слоевища, как показал Нейбнер (Neubner, 1893), расположены без определенного порядка участки, богатые водорослями и бедные ими. Так как зернышек на слоевище возникает очень много, то при дальнейшем росте они сталкиваясь частично перерастают друг друга или сливаются, что приводит к образованию зернисто-бугорчатого слоевища. Такое слоевище лишено настоящего корового слоя, но в самой верхней части оно защищено образованием более плотного слоя из проходящих сверху большого количества гиф, сильно разветвляющихся и частично сливающихся с соседними клетками.

Начало некоторой дифференциации и более высокого развития накипного бородавчатого слоевища выражается в том, что водоросли размещаются не по всей его толще равномерно, а отсутствуют в нижней его части, что можно рассматривать как предвестник образования сердцевинного слоя. На таких слабо развитых, но уже не лепрозных стадиях настоящего корового слоя еще не имеется. Как начало образования покровного слоя здесь можно отметить только сосредоточие гиф, проходящих над расположенными в верхней части слоевища водорослями и среди них, что и создает в известной степени защитную зону. Такую упрощенную зону Рейнке (Reinke, 1895) называет плащом, но термин этот редко употребляется в лихенологической литературе.

В приводимых нами далее типах слоевищ, кроме своих, мы использовали также данные Магнуссона (Magnusson, 1924, 1939), Лама (Lamb, 1954) и отлично разработанную для лопастных видов подрода *Placolecnora* классификацию Пельта (Poelt, 1958).

Однообразно накипные лишайники, несколько выше организованные, но все же еще довольно примитивные, относятся по анатомической структуре к установленному Пельтом (Poelt, 1958) ложнокоровому типу. Слоевище этого типа, все еще сохраняя очень однообразную по всей толще слоевища структуру, отличается в основном размещением гиф перпендикулярно к верхней поверхности, и потому представления о коровом, сердцевинном слоях и зоне водорослей у этого типа являются в известной мере условными и определяются только положением водорослей. Прирост слоевища происходит по всей широкой области размещения водорослей. Кверху от них постепенно отходят отмирающие части плектенхимы с разбухающими оболочками отмерших водорослей, которые и образуют новые нижние участки ложнокорового слоя, постепенно сходящегося в самых верхних своих частях и заменяющегося поступающими снизу новыми слоями. Такой ложнокоровый слой, который формируется в основном из отмерших водорослей, уплотняется и превращается в роговидную массу, Еленкин (1902б, 1902в) назвал эпинекаральной зоной. Ее можно обнаружить при помощи ClZnJ , который окрашивает оболочки мертвых водорослей в фиолетовый цвет. Книзу от эпинекаральной зоны размещается основная зона водорослей, также содержащая, кроме живых, немало и мертвых водорослей (у некоторых лишайников их иногда не меньше, чем живых). Этот слой Еленкин (1904б) назвал зоонекральную зоной, однако позднее переименовал ее в бионекральную. За нею следует книзу гипонекральная зона, содержащая только мертвые водоросли. Эта зона у некоторых лишайников в несколько раз превышает бионекральную. Все три зоны Еленкин объединяет под термином «нскральная зона». В большей или меньшей степени эти зоны можно обнаружить и у лишайников с другим типом структуры слоевища, но обычно они бывают слабо выражены.²

² Позднее эти мысли Еленкина были подтверждены и слегка развиты Бахманном (Bachmann, 1923), которому и приписывается теперь в лихенологических работах установление указанных явлений и терминов. В последнее время некоторые лихенологи.

Описанный анатомический тип свойствен, кроме ряда однообразно-накипных лишайников, и некоторым диморфным, из числа менее развитых накипных, слоевищам, например характеризующимся радиальной формой роста. Примером может служить *Placolecanora baicalensis*, *P. chlorophthalma*, *P. pruinosa*, *P. uzbekica* и др.

Дальнейшее усложнение однообразно-накипного слоевища выражается в образовании гетеромерной структуры с коровым слоем, имеющим у менее продвинутых форм еще роговидный характер (подобно только что рассмотренному), затем уже с настоящим коровым слоем из плектенхимы, состоящей из гиф, направленных перпендикулярно верхней поверхности, а у более развитых видов — из членистых гиф вплоть до образования параплектенхимы. Гифы корового слоя в верхней его части обычно бывают окрашены более или менее темными пигментами, что, по-видимому, защищает водоросли, лежащие ниже, от прямых солнечных лучей. Зона водорослей у таких форм уже отчетливо выражена и, наконец, хорошо развит сердцевинный слой, который может иногда сильно разрастаться. Местное сильное развитие сердцевинного слоя нередко обуславливает более сильное местное разрастание в толщину всего слоевища и образование соответственно этому больших неровностей, крупных бугорков, папилевидных выростов и т. п. Из нижней части сердцевинного слоя таких форм книзу вырастают гифы, служащие для прикрепления слоевищ к субстрату и заменяющие ризины.

Усложнение строения однообразно накипных лишайников, разумеется, может идти в разных направлениях и до различного уровня развития; можно отметить формирование верхнего параплектенхимного корового слоя, развитого в разной степени, образование или отсутствие проталлюса, различную степень плотности сердцевинного слоя, который может по-разному усложняться. Так, например, у морского лишайника *Verrucaria tusova*, покрывающего иногда в полосе прилива скалы большими сливающимися пятнами, сердцевинный слой состоит из тесно сомкнутых вертикально стоящих рядов клеток. Часто и клетки водоросли у таких веррукарий (например, у *Verrucaria elaeomelaena*) расположены вертикальными рядами, причем у большинства приморских веррукарий они размещаются до самой верхней поверхности слоевища, вероятно, для лучшего использования солнечного света, доходящего до этих лишайников через извещную толщу воды. Такое же палисадное расположение гиф в слоевище наблюдается и у ослизняющихся пресноводных веррукарий, причем интересно, что у видов с неслизняющимся слоевищем Свинскоу (Swinscow, 1968) находит беспорядочное расположение гиф в плектенхиме.

Зонированное слоевище. У лепрозных, зернисто-бородавчатых и многих довольно высоко организованных накипных видов лишайников, имеющих прототаллюс, разрастание вегетативного тела происходит в результате постепенного интеркалярного роста, благодаря чему многочисленные маленькие зачатки слоевища, развивающиеся очень близко друг от друга, сливаются в одно относительно большое. У многих других высоко организованных накипных лишайников, не имеющих прототаллюса, например, у пертузариевых и некоторых других групп с зонированным слоевищем, рост его происходит от одного зачатка в результате краевого периферического, а не интеркалярного роста. Краевой рост осуществляется у них следующим образом. На периферии слоевища этих форм очень часто заметен беловатый или цветной зонированный край. Его образуют гифы слоевища, радиально растущие по всем направлениям и не содержащие еще водорослей (а потому он отличается по цвету от слоевища). Позднее, как мы могли уже видеть,двигающие гифы перенесут и в этот беловатый край водоросли, но одновременно с этим процессом краевые гифы образуют уже новый беловатый край, носящий название мицелиального.

У некоторых представителей с зонированным слоевищем очень усложнен процесс развития корового слоя. Так, например, слоевище пертузариевых, как выяснил Дарбишир (Darbishire, 1897), покрывается вначале первичным коровым слоем, который соответственно периферическому параллельно-волокнутому радиальному росту гиф состоит и здесь из таковых, но плотно соединенных параллельно верхней поверхности. Гифы постепенно желатинизируются, просвет их сужается, и они отмирают. В то же время из зоны водорослей начинают расти вверх короткоклеточные гифы, которые, накопившись, отбрасывают через некоторое время мертвый и волокнистый первичный коровой слой и начинают формировать новый вторичный тонкий параплектенхимный коровой слой, состоящий из округлых клеток. Внешние клетки этого нового слоя в свою очередь желатинизируются, отмирают, подвергаются действию атмосферной эрозии, отшелушиваются, но в свою очередь замещаются такими же новыми короткоклеточными гифами, вырастающими из зоны водорослей.

Рассмотрим некоторые более высоко организованные формы накипных диморфных слоевищ лишайников (по классификации: Poelt, 1958).

термин «эшшекральный» стали относить к самой верхней части корового слоя, который заметен обычно на срезах в виде тонкого аморфного слоя. За ним необходимо и оставить обозначение «аморфный слой».

Отметим, что слоевища диморфного типа, образующие на периферии выступающие участки более или менее городчатой формы или в виде коротких лопастей, называются фигурными или лопастными.

Радиальное слоевище узнается по четко обособленной периферической части, состоящей из радиально расположенных плоских или выпуклых тесно связанных между собой ареол или складок, которые по краю иногда образуют лопасти. Апотеции развиваются главным образом в центральной части. Слоевище часто бывает с заметным, по крайней мере на периферии его, прототаллюсом. Такое слоевище обычно, например, для многих северных видов асцилий, как *Aspicilia circularis*, *A. dissepens*, видов *Sporastatia* и др.

Без прототаллюса развиваются обычно следующие высокоорганизованные формы накипных фигурных лишайников.

Розеточное слоевище отличается лучистой формой? краевая часть его состоит из четко заметных, обычно тесно прижатых, но отделенных друг от друга, или, редко, с перекрывающимися краями настоящих лопастей, приросших к субстрату, как правило, всей нижней поверхностью и образующих довольно однообразный внеш-



Рис. 21. *Placolecanora garovaglii* (Koerb.) Корасц. Накипное слоевище субфолиатного типа.

ний контур (эффигурацию). В центральной части слоевища лопасти разделены на ареолы. Примером может служить *Gasparrinia elegans*.³

Лопастное слоевище характеризуется резко отличающимися, самостоятельными, нередко перекрывающимися друг от друга, но узкими, легко отделяющимися от субстрата краевыми лопастями; в центральной своей части слоевище часто развивает мелкие лопасти и лопасти; отделившиеся части слоевища образуют лопасти. Таково слоевище, например, у широко распространенной *Placolecanora muralis*, а также *P. garovaglii* (рис. 21).

Очень частой формой роста у лишайников умеренной области является чешуйчатое слоевище, представляющее собой как бы промежуточную форму между листоватым и накипным (рис. 17). С другой стороны, у видов со слабо развитыми чешуйками порой очень трудно бывает отличить чешуйчатое слоевище от однообразно ареолированного. Обычно чешуйки слоевища этого типа возникают с самого начала развития лишайника в виде отстоящих небольших плоских или выпуклых бугорков, рано разрастающихся в чешуйки. Значительно реже бугорки, бородавочки или ареолы накипного слоевища у старых экземпляров (вообще не чешуйчатых, а бугорчатых, крупнобородавчатых слоевищ) разрастаются вверх и в стороны так сильно, что образуют чешуйки большей частью неправильной формы. Чешуйчатое слоевище у многих видов имеет тенденцию образовывать на периферии лопасти. Однако между собственно чешуйчатым и чешуйчато-лопастными слоевищами много переходных форм. По высоте организации, структуре и тенденции к образованию лопастей форма чешуйчатого слоевища могла бы рассматриваться среди диморфных накипных лишайников.

Чешуйчато-лопастное слоевище часто на очень ранних стадиях теряет лучистую форму, лопасти его очень толсты, широко округлены, спереди полностью

³ Эти слоевища в некоторых зарубежных работах называют плакодиоидными¹ Термин дан был по старому названию рода *Placodium*, некоторые представители которого обладают фигурным слоевищем. Но от этого названия необходимо отказаться, так как род *Placodium* переименован теперь по правилам международной номенклатуры в род *Caloplaca*.

свободны, а во внутренних частях слоевища нередко черепитчато перекрывают друг друга. Примером может служить *Placolecnora crassa*. Очень часто чешуйки слоевища бывают довольно рыхло соединены с субстратом, особенно с почвой, при помощи рассеянных гиф, отходящих от нижней части сердцевинного слоя, реже эти гифы образуют сплошной густой слой; иногда слоевище прикреплено к субстрату всей нижней поверхностью. На каменистом субстрате чешуйки слоевища нередко бывают приросшими так сильно, что их трудно оторвать без повреждения. На мягких горных породах прикрепляющие гифы могут проникать на глубину в 2 мм и больше. У немногих скальных видов чешуйки прикреплены только одним небольшим чаще центральным участком своей нижней поверхности, образуя гомф, проникающий в узкую трещину, небольшое отверстие, промежуток между кристаллами твердых, не содержащих извести горных пород. На поперечном разрезе через такую чешуйку с гомфом она несколько напоминает гвоздь ^большой толстой шляпкой (подробнее о гомфе см. раздел «коровой: слой»).

Чешуйки могут быть отстоящими друг от друга, рассеянными или сближенными, смыкающимися своими краями (особенно на рыхлых субстратах). Они бывают самой различной формы: округлыми, особенно если далеко отстоят друг от друга; угловатыми, если тесно сближены; с ровными или волнистыми краями, иногда лопастными по краю, например, у *Psora decipiens*; с цельными или, реже, сильно разрезанными краями, как например у чешуек горизонтального слоевища многих видов кладоний — *Cladonia convoluta* (Lam.) P. Gout., *C. crispata* (Ach.) Plot, и др. Размеры чешуек также очень разнообразны в зависимости от вида, но, по-видимому, при прочих равных условиях они крупнее на мягких горных породах, на почве, в тенистых условиях.

Иногда чешуйки бывают столь мало развитыми, что, например, фертильные могут быть приняты за слоевищный край, окружающий апотеций. С возрастом чешуйки, как правило, становятся толще, но разрастание их в толщину зависит от условий микроклимата и скорости роста.

Нижняя поверхность у прижатых к субстрату чешуек обычно бывает светлой, более светлой, чем верхняя, а у слабо прижатых, у которых она частично выставлена на свет — темной до черной. Особенно часто в черный цвет окрашена нижняя поверхность чешуйчатых слоевищ в аридных областях.

Анатомическая структура чешуйчатых слоевищ так же разнообразна, как и внешний их облик, но все они ясно гетеромерны, с хорошо развитым верхним коровым слоем, зоной водорослей, очень различной по толщине, и сердцевинным слоем, который может быть очень мощным, а иногда у некоторых видов почти отсутствовать (Magmisson., 1924, 1929). Кроме того, можно отметить изредка наличие очень тонкого нижнего корового слоя. Он наблюдается большей частью на не прикрепленных к субстратам участках слоевища и лопастях. Верхний коровой слой у некоторых представителей относится к типу коровому (нормальному). У высших представителей, у многих видов *Acarospora*. представителей паннариевых (*Pannaria*, *Massalongia*, *Psoroma*) коровой слой даже параплектенхимный. У некоторых паннариевых, как например у *Placinthium*, у гсппиевых., например у *Peltula*, все слоевище имеет насквозь параплектенхимную структуру. Над верхним коровым слоем часто заметен отмерший тонкий слой, в котором просветы клеток корового слоя почти облитерированы или вовсе незаметны. Это аморфный слой, который иногда неправильно называют эшшскральным.

Зона водорослей очень различна по толщине и по плотности окружающей их плектенхимы. У некоторых чешуйчатых видов через эту зону проходят вертикальные тяжи тесно склеенных гиф с узкими длинными клетками. Эти тяжи рассматривают как механические (Magmisson, 1924, 1929), однако, нам кажется, без достаточных для этого оснований.

Сердцевинный слой обычно более или менее плотный, но, конечно, и в этом отношении он может очень варьировать. В пределах одного и того же рода он может быть рыхлым до паутинового, как указывает Магнуссон для *Acarospora chloropkana*, *A. impressula* и др., тогда как у других видов (*A. nitrophila*, *A. fuscata*, *A. praeruptarum*) сердцевинный слой образует параплектенхимную тонкостенную сеть без заметных межклетных промежутков. Между этими структурами существуют многочисленные переходы. В нем часто наблюдаются мельчайшие частички почвы, твердой горной породы, другого субстрата, отмерших частичек растительного происхождения. Нередко встречаются в очень большом количестве оксалаты и другие включения, делающие сердцевинный слой непрозрачным. Особенно часты такие включения у видов на известняковых горных породах. Добавление под покровное стекло капли HCl обыкновенно растворяет эти включения, иногда, впрочем, виды и на силикатных горных породах содержат кристаллы в сердцевинном слое в больших количествах.

⁴ Впрочем, и сближенные чешуйки иногда бывают округленными, например, *Psora scalaris*, *Normandina pulchella* и др.

Тониниеобразное слоевище состоит из цилиндрически-округлых или вздутых, прямостоячих, а на периферии слоевища неясно лучистых чешуек, иногда слегка суженных в ножку; редуцированные формы этого типа имеют вид вздубородавчатого слоевища. Иногда образуются переходные формы к карликово-кустистому типу. Примеры тониниеобразного слоевища дают многие виды *Toninia*.

Следующие две формы роста накипных слоевищ связаны переходами с листоватыми лишайниками.

Субфолиатное слоевище (по Пельту) лучисто-листоватой формы, в центральных частях иногда мелколопастное, приросшее к субстрату (также и в центре) только в немногих местах, не имеет настоящих ризид и легко от него отрывается (рис. 21). Примерами могут служить *Placolecanora garovaglii*, *P. alphoplaca*, некоторые виды *Gasparrinia*. Аналогичная форма имеется и у листоватых лишайников, например, у рода *Hypogymnia*.

Общей формой с высшими листоватыми лишайниками является и у м б и л и к а т н о е слоевище в виде плоской или волнистой, щитовидной пластинки, довольно глубоко разрезанной или, реже, с цельными краями, прикрепленной к субстрату только одним участком (пупком), в остальном свободное (рис. 22). К этому типу из накипных форм относятся многие виды *Placolecanora* из секц. *Omphalodina*, как например, *P. gu-bina*, *P. peltata*, *P. melanophthalma*, далее *Peltula guerinii*, *Aspicilia oxneriana* и др. Умбиликатное слоевище может быть моно-филльным (состоящим из одного листка) или полифилльным (состоящим из нескольких сросшихся листков).

Самые примитивные типы анатомического строения, так же как и гомеомерное размещение водорослей, в диморфных накипных слоевищах уже не встречаются. Наиболее примитивным типом анатомического строения у диморфных накипных лишайников является ложнокоровой тип, который мы описывали для однопорозо-накипных форм. Этот тип встречается только у наиболее низко органи-

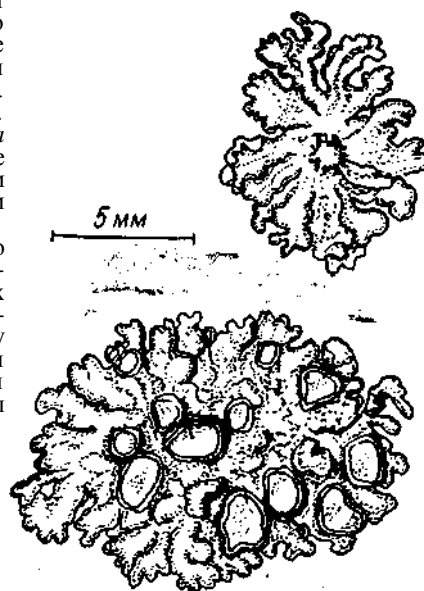


Рис. 22. *Placolecanora rubina* (Vili.) Корacz. Накипное слоевище умбиликатного типа. (По Пельту).

кованных диморфных накипных лишайников (главным образом у розеточных форм) или у форм, подвергшихся вторичному упрощению.

Для приведенных ниже типов анатомической структуры слоевища более совершенных форм накипных лишайников использована классификация Пельта (Pocit, 1958).

Тип к о р о в о й (нормальный) отличается более четкой дифференциацией слоевища на слои: коровой, зону водорослей, сердцевинный и иногда (у самых высокоорганизованных форм) намечающийся нижний коровой слой. У этого типа коровой слой формируется из рыхлой плектенхимы зоны водорослей, от которой сверху медленно растут сильно разветвленные, плотно склеивающиеся друг с другом гифы, образуя хорошо отграниченный настоящий коровой слой, в который только случайно заносятся оболочки мертвых водорослей. Коровой слой медленно отмирает в самой верхней части, отчего возникает аморфный слой, состоящий из деформированных отмерших участков обесцвеченного корowego слоя, постепенно сдушивающийся. Толщина корowego слоя при этом остается более или менее постоянной, так как снизу нарастают новые его слои. Так же образуется коровой слой и на боковых стенках слоевища. На нижней стороне он отсутствует вовсе или заметно только некоторое уплотнение гиф нижней части сердцевинного слоя — зоны прикрепления. Сердцевинный слой рыхлый, но массивный. Этот тип строения иногда обнаруживает некоторые переходы к ложнокоровому типу. Он свойствен довольно многим диморфным накипным лишайникам и особенно связан с розеточной формой слоевища.

? У высших умбиликатных форм, относящихся к листоватым лишайникам, иногда, кроме пупка, развиваются и настоящие ризиды, например, у видов *Umbilicaria*, но они, шо-видному, не служат здесь, как правило, для прикрепления слоевища к субстрату.

Тип *сквамариновый* является дальнейшим развитием предыдущего типа и известен для довольно многочисленных видов *Placolecanora* секц. *Squamarina*. Коровой слой (за исключением боковых стенок), очень сильно утолщенный и уплотненный, представляет собой прочную защитную плектенхиму — жесткое механическое крепление для остальных частей слоевища. Зона водорослей относительно тонкая, но еще более четко отграничена, чем у предыдущего типа, и окружена однородной плектенхимой. Сердцевинный слой очень рыхлый и содержит множество мелкозернистых включений. Как и у наиболее морфологически дифференцированных представителей предыдущего типа, нижний коровой слой только слегка намечается некоторым уплотнением гиф. От него же вырастают и гифы прикрепления.

Пельт подчеркивает, что тип сквамарина лежит в стороне от основного направления эволюции рассматриваемых им лопастных видов *Placolecanora* и считает его морфологическим тупиком. С этим трудно согласиться, так как южностепные и пустынные формы некоторых лишайников, например ряд кочующих аспидилий, несомненно структурно близки этому типу, однако являются самостоятельным структурным типом.

Общий рост слоевища (в длину и ширину) у всех рассмотренных до сих пор типов главным образом сосредоточен на вершинах лопастей, где обозначаются группы особенно активно растущих и делящихся гиф и водорослей. Иначе происходят явления роста у последующих типов.

Тип *конусной* коры отличается тем, что нижний край корового слоя, соседствующий с зоной водорослей, а также и эта последняя расположены не более или менее параллельно, как это обычно видно на вертикальных разрезах слоевища гетеромерных лишайников, а зигзагообразно, так что и нижний край корового слоя и зона водорослей представлены сомкнутыми рядами конусов; при этом за каждым конусом зоны водорослей, обращенным вершиной вверх, следует конус корового слоя, обращенный вершиной вниз. Коровой слой и зона водорослей здесь резко разграничены. Группы интенсивно делящихся водорослей на вершинах лопастей проталкиваются в сторону пучками двигающихся гиф, которые снова образуют расширяющиеся кверху конусы корового слоя, а водоросли — соответственно новые конусы в зоне водорослей. Это обуславливает рост слоевища как в длину, так и толщину. На утолщение слоевища этот процесс мало влияет, а потому формы, относящиеся к этому типу строения, обыкновенно отличаются тонким слоевищем и рыхлым сердцевинным слоем. Напротив, лопасти часто отличаются большой самостоятельностью роста и нередко на одном и том же слоевище несколько раз перекрывают друг друга.

Тип конусной коры встречается в основном в слоевищах лопастной и субфолиатной форм роста, у *Placolecanora* секц. *muralis*, секц. *alphoplaca* у группы *Candelariella medians* и др.

Тип *полостнолопастной* отличается довольно тонким, но очень плотным и резко отграниченным коровым слоем, состоящим из сильно склеенных гиф, и развивается в большей и меньшей степени также и на нижней поверхности лопастей. Зона водорослей расположена в рыхлом сплетении гиф. Сердцевинный слой с самого начала состоит из очень рыхлого сплетения гиф и содержит мелкозернистые включения. В дальнейшем, в результате сильного радиального роста корового слоя, гифы сердцевинного слоя частично разрываются, что влечет за собой образование здесь полости. На этой стадии развития лишайника коровой слой составляет главную массу его тела. Освобожденное от напряжений, возникающих при связи корового слоя с довольно плотным сердцевинным слоем, слоевище стремится к округлению, что приводит к образованию сильно выпуклых до округло-цилиндрических лопастей, не связанных с субстратом. Этот тип строения уже очень близок к структуре некоторых листоватых лишайников, например видов *Lurogynnia*. У накипных лишайников полостно-накипной тип соответствует субфолиатной форме роста слоевища.

Тип *щитообразный* отличается сильным развитием коровых слоев, как верхнего, так и нижнего, причем в отличие от всех типов последний здесь обычно более толстый, и гифы, составляющие его, еще сильнее, чем в верхнем коровой слое, склеены между собой. Сердцевинный слой, как правило, рыхлый, иногда в нем образуются полости. Очень мощная внешняя механическая плектенхима (коровой слой) препятствует тенденции к округлению слоевища, которое остается в основном более или менее плоским. В размещении водорослей у рассматриваемого и у предыдущего полостнолопастного типов есть одна важная общая особенность, отличающая их от всех ранее приведенных типов, у которых зона водорослей расположена в плотной (в известной мере) плектенхиме микобионта. Здесь водоросли разносятся гифами в участки, находящиеся в достаточно хороших условиях светового довольствия, независимо от того — размещены ли эти участки на верхней стороне слоевища, по бокам его или даже на его нижней поверхности.

Тип щитообразный свойствен главным образом накипным лишайникам с умбиликатной формой роста.

Карликово-кустистое слоевище кажется кустистым, в различной степени разветвленным лишайником в миниатюре. Форма эта, однако, тесно связана с накипными лишайниками и встречается в самых различных далеко отстоящих в систематическом отношении семействах. У некоторых форм карликово-кустистое слоевище, разрастается в простые или слабо разветвленные ортотропные (вертикально ориентированные) выросты. Из карликово-кустистых форм можно указать на *Aspicilia transbaicalica* со слоевищем, состоящим из вертикальных плотно прижатых друг к другу округло-цилиндрических, простых или слабо разветвленных выростов от нескольких миллиметров до 1.5 см и более. Растет *A. transbaicalica* на силикатных скалах, начиная от юго-восточных районов европейской части СССР до южных участков Вост. Сибири. На скалах в Каскадных горах Сев.-Зап. Америки (штат Вашингтон) растет карликово-кустистая *Pyrenothamnium brondegei*, образующая прямостоячие выросты, внизу округло-цилиндрические, вверху несколько уплощенные и расширенные, часто разветвленные, около 3—5 мм вые., в нижней части сливающиеся в накипное слоевище. В горах Бразилии (провинция Караса) на почвенных прослойках поверх скал растет эндемичный лишайник *Sphaerophoropsis stereocauloides* (из сем. *Lecideaceae*) с низенькими, до 3.5 мм вые., прямостоячими, округло-цилиндрическими, слегка разветвленными выростами. В отличие от приведенных предыдущих представителей карликово-кустистых лишайников *S. stereocauloides* сохраняет примитивные черты: развитой коровой слой отсутствует и выросты покрыты хрящеватым слоем из более уплотненно, чем в центральных частях, но все же рыхло размещенных гиф; зеленые водоросли протококкового типа размещены гомемерно, как это можно видеть у низкоорганизованных видов лецидеевых.

Анатомическая структура карликово-кустистых форм, естественно, весьма различна, как различны по эволюционному уровню и сами лишайники, относящиеся к самым различным группам, начиная от пиреномицетов и до дискомицетов. Большинство из них отличаются хорошо оформленными радиально размещенными коровым слоем и зоной водорослей, а также центральным (часто довольно рыхлым) сердцевинным слоем, но в отличие от настоящих кустистых форм карликово-кустистое слоевище не образует обособленного центрального пучка гиф и специальных сердцевинных плектенхим.

Щетинистое слоевище (например, у *Aspicilia hispida*) имеет вид вначале округлой, позже неопределенной формы ареолированной накипи или корки на почве. Позже на поверхности ареол образуются сосочки, разрастающиеся в округло- или несколько плосковато-цилиндрические выросты (веточки), которые могут оставаться короткими или достигать 2—3 см вые. Эти выросты обычно различно разветвлены, большей частью искривлены или изогнуты, часто с ареолированной поверхностью, иногда бывают местами коралловидно утолщены, очень хрупки, с заметными, но редкими псевдоцифеллами, и часто несут в верхней своей части шиловидные или реснитчатые короткие образования. Иногда у очень развитых старых растений незаметна ареолированная корка, чаще же верхняя поверхность выростов имеет цельный, не ареолированный коровой слой. В условиях, неблагоприятных для развития плагитропных выростов, на камнях, эта форма слоевища может оставаться на стадии однообразно ареолированного слоевища со слабо развитыми веточками. Вебер (Weber, 1968в) обнаружил в центральной Калифорнии кустистую форму *Aspicilia cinerea*, вполне аналогичную *A. hispida*, которая развивалась хорошо на почве и мелких камешках. На больших камнях веточки этой кустистой аспилии после прикрепления к камню начинают расти горизонтально в виде ареолированной корки, а после покрытия всей поверхности камня эта аспилия снова растет ортотропно, повторяя свою кустистую форму.

Эгагропильное слоевище.⁶ Такое слоевище очень характерно для группы кочующих лишайников, известных в аридных областях начиная с юга Украины, от литотических степей донецкой лесостепи и далее на восток, в южных вариантах степей и в пустынях, в аридных условиях более низко размещенных горных поясов.⁷ Здесь часто накипные лишайники из родов *Aspicilia*, а редко и *Placolecnora* образуют этот тип слоевища, имеющий комковато-шаровидную форму. Они не прикреплены к почве и переносятся ветром и животными с места на место по свободным от растительности участкам, междернинным промежуткам, как маленькие перекати-поле. Из лишайников с таким слоевищем можно указать на *Aspicilia esculenta*, *A. jruticulosa*, *A. vagans*, *Placolecnora baranowii*, *P. sphaeroidea* (рис. 23) и др. Поверхность таких шариков и комков, угловатой, лепешковидной и неправильной формы, у одних видов бородавчатая, у других округло-бугорчатая, складчатая, чешуйчатая или покрыта сплошь

⁶ Термин «эгагропильный», употребляемый для шарообразных скоплений слоевищ водорослей *Cladophora* (и даже обособленных в отдельный род *Aegagropila*), Рейнке (Reinke, 1895) ввел и для обозначения более или менее шаровидных слоевищ лишайников.

⁷ Редко такие формы встречаются и высоко в горах, но тоже с растительностью, приближающейся к пустынной, например *Aspicilia tominii* и др.

коротко ветвистыми папилевидными выростами. На поверхности слоевища часто заметны небольшие беловатые, открывающие сердцевинный слой углубления — псевдоцифеллы, от которых во внутренние части лишайника тянется через коровой слой к зоне водорослей и глубже особенно рыхлая плектенхима, чем обеспечивается хороший газообмен. Коровой слой здесь очень толстый и плотный, и без псевдоцифелл газообмен был бы очень затруднен. В сердцевинном слое эгагропильных слоевищ между гифами обычно скопляется огромное количество кристаллов оксалата кальция. Пластинчатое слоевище. Характеризуется листоватой формой, но по своим особенностям оно является своеобразным накипным слоевищем и известно только у лишайников, свойственных аридным областям. Генетически эта форма роста тесно связана с однообразно-накипной, и именно с родом аспилия. К этой форме относится только *Aspicilia emiliae*, встречающаяся на юге Волгоградской обл. и далее на восток в Казахской ССР, в южном варианте степей. Она имеет вид неприкрепленных к почве, различно изогнутых желтовато-сероватых листков, 2—7 см дл. и 0.5—1.2 мм толщиной, твердых и ломких. У *A. emiliae* развит толстый параплектенхимный коровой слой, состоящий из толстостенных округлых клеток, которые становятся все мельче

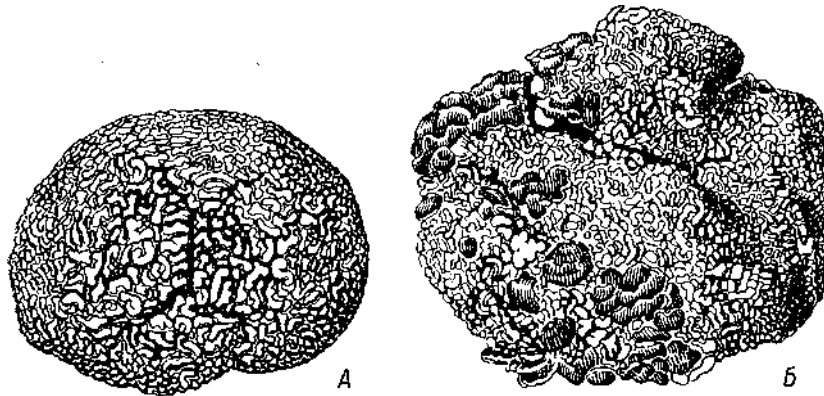


Рис. 23. *Placolecanora sphaeroidea* (Охн.) Корасц. Накипное слоевище эгагропильного типа.

А — стерильное слоевище, Б — фертильное слоевище (видны темные апотеции).

по направлению к поверхности слоевища, но аморфный слой здесь не развивается. Зона водорослей состоит из групп клеток типа *Trebouxia*, далеко разобщенных друг от друга вертикальными тяжами гиф, протягивающимися к сердцевинному слою. Последний в верхней части плотный, а внизу более рыхлый, включающий мельчайшие кусочки субстрата. Местами иногда развивается нижний коровой слой.

В развитии форм роста можно отметить явления регрессии у некоторых накипных лишайников. К последним относятся аталлические лишайники, у которых слоевище либо вовсе незаметно, либо малозаметно и сводится к маленькому бугорку около апотеция или под ним. Бугорок состоит из плектенхимы, в которой можно отметить лишь отдельные клетки водорослей или небольшие рассеянные группы их. В этих зачатках слоевища нет никакой дифференциации на слои, и покровная плектенхима примитивна. Такие лишайники с крайне слабо развитым или вовсе незаметным слоевищем встречаются в целой серии родов, многие другие виды которых обладают довольно хорошо развитым вегетативным телом. Во многих случаях совершенно очевидно, что такие аталлические формы являются вторично упрощенными. Без специальных исследований трудно понять причины такого биологического регресса. Но, например, у видов, растущих на гнилой древесине, на коре, на почве, может иметь место переход лишайника к сапрофитному питанию, при котором в некоторой степени снижается необходимость в образовании большого слоевища и удержания значительного количества клеток водорослей. Вероятно, этим можно объяснить значительную редукцию слоевища у *Biatorella campestris*, *B. microhaema*, *B. ochrophora* и др., тем более что эти виды в некоторых условиях обнаруживают несколько более развитое слоевище. Ряд видов *Biatorella*, такие как *B. difformis*, *B. resinosa*, вовсе лишены водорослей, и многими микологами причисляются к нелихенизированным грибам (как *Tromera ditformis*, *T. ge-*

⁸ Для более полного ознакомления с кочующими лишайниками отсылаем к работе А. А. Еленкина (1902а).

smete). Тем не менее частичным переходом к сапрофитному питанию нельзя объяснить редукции слоевища литотических, растущих на каменном субстрате лишайников, например, видов такого близкого к *Biatorella* рода, как *Sarcogyne*. У них в общем также очень слабо развито слоевище, которое, как и у некоторых видов *Biatorella*, часто бывает заметно только под апотециями в виде бугорка или налета. Однако у немногих видов *Sarcogyne* довольно хорошо развито эпилитное слоевище или (иногда у того же вида), особенно на известняках, эндолитное слоевище.

Интересно, что в роде *Sarcogyne* известен и паразитный вид *S. dubia*, полностью лишенный водорослей и живущий на слоевищах накипных лишайников.

Накипные лишайники с более простым строением слоевища обычно свойственны более примитивным в филогенетическом отношении формам. Эта весьма очевидная мысль подтверждается многими убедительными примерами. К такому заключению легко прийти при изучении групп, в которых четко проявляется генетическое единство, как например в порядках леканоральных, лецидеальных, у фисциевых, калоплаковых и т. п. У них накипные формы представлены более примитивными, а листоватые и кустистые более продвинутыми таксономическими группами. И действительно, у калоплаковых можно признать такой упрощенный ряд развития: *Caloplaca*—*Gasparrinia*—*Xanthoria*—*Teloschistes*.

Развитие лецидиальных, по-видимому, значительно более сложно, чем это представлено Цальбрукнером (Zahlbruckner, 1926). Указанный Цальбрукнером ряд *Lecidea*—*Psora*—*Baeomyces*—*Cladonia*—*Umbilicaria* не предусматривает и не оставляет места ни для *Glossodium*, ни для *Thy-sanothecium*, *nArgopsis*, ни для таинственного *Gom-phillus*, который, впрочем, вероятно, должен быть отнесен к совершенно другому ряду развития, что предполагает также и Фрей (Frei, 1933a).

Ареолированное слоевище. Так называют слоевище, разделенное на отдельные небольшие участки — ареолы, между которыми заметны узкие желобки в виде темных трещинок (рис. 18). Ареолы обычно имеют вид угловатых, реже округлых участков (0.1) 0.2— 1.5 мм, изредка до 4—5 мм в поперечнике. Более крупные участки обычно являются уже чешуйками.

Тип ареолированных слоевищ встречается только на каменном субстрате, тогда как цельные слоевища, не образующие ареол (лепрозные, зернистые, бородавчатые и т. п.), зачастую покрытые хоть и похожими на желобки, но расходящимися без определенного порядка или, чаще, лучистыми трещинками развиваются на органических субстратах (на коре деревьев, на оголенной или обработанной древесине, на мхах) и, кроме того, на почве. Эти субстраты и лишайники, растущие на них, примерно одинаково относятся к увлажнению и повышению температуры, к сухости и холоду. От первых двух факторов, особенно от увлажнения, они расширяются и набухают, от сухости и холода сжимаются. Сходство реакций на указанные факторы у органических субстратов и у растущих на них лишайников объясняет тот факт, что слоевища последних могут расти очень долгое время, не выкрашиваясь. Изменения, вызываемые этими же факторами у эпилитных накипных лишайников и каменистого субстрата, совершенно различны. Каменистый субстрат при увлажнении остается без сколько-нибудь заметных изменений, а слоевище лишайников при этом сильно разбухает. Напротив, в жаркие дни горные породы расширяются, тогда как слоевище лишайников от жары и сухости сжимается. В холодное время камни сжимаются сильнее, чем лишайники. В результате в слоевище возникают сильные напряжения, которые могли бы привести к отрыву его от субстрата, если бы эти напряжения не ослаблялись наличием ареолированной структуры, что было выяснено польским ученым Малиновским (Malinowsky, 1911). Эффективность ареолированной структуры становится понятной из рис. 24. Ареолы слоевища эпилитного лишайника *Lecanora cenisia* в сухом состоянии на рисунке заштрихованы, границы ареол отмечены пунктиром, желобки (трещинки) между ареолами заметны как белые полоски, окружающие ареолы; иногда желобки заходят в некоторые ареолы на треть, на половину или больше. На этот же рисунок, точно сохраняя его первоначальное положение, Малиновский нанес новые очертания тех же ареол после увлажнения лишайника. Из рисунка видно, что довольно широкие в сухом состоянии желобки заполняются

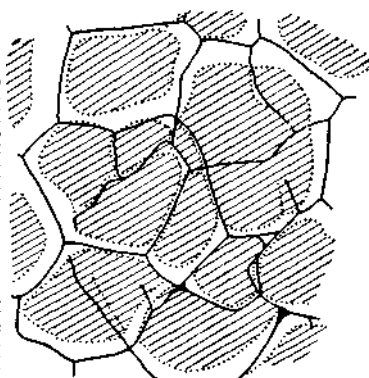


Рис. 24. *Lecanora cenisia* Ach.
(По Малиновскому).

Пунктир — очертания арсоп слоевища в сухом состоянии; сплошная линия — то же во влажном состоянии.

при увлажнении разбухшим слоевищем, благодаря чему значительно ослабляется давление, производимое друг на друга увеличившимися в объеме и пришедшими в соприкосновение ареолами. Однако полностью это давление не снимается желобками, поскольку ширина их обычно недостаточна, чтобы свободно вместились сильно разбухшие ареолы. Кроме того, желобки лишь в отдельных случаях доходят до субстрата, врезаясь в слоевище примерно только до половины толщины ареолы (рис. 25) или несколько глубже. Поэтому в нижней, не ареолированной части, разбухший сердцевинный слой испытывает определенные напряжения, которые ослабляются только отчасти благодаря его рыхлости и способности сжиматься. Тем не менее даже ослабленные напряжения приводят в конце концов к отрыву некоторых частей слоевища с более толстыми и крупными ареолами. Как это происходит, хорошо видно на рис. 25. Ареола *a* в результате разбухания и давления со стороны соседних ареол сдвигается в сторону. Это вызывает определенные механические напряжения у этих ареол, нарушая в какой-то мере их связь с субстратом. Если не забывать, что такие нарушения будут повторяться не раз, то станет понятным, что через много лет более старые ареолы потеряют связь с субстратом и выкрошатся.

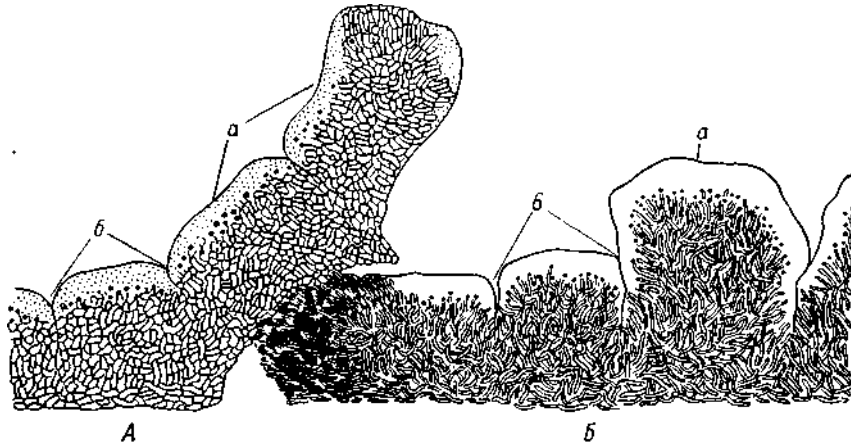


Рис. 25. Вертикальный разрез через слоевище *Lecanora rupicola* (L.) Zahlbr. (А), разрушаемое слоевищем *Lecidea tumida* Mass. (Б). (По Малиновскому).

а — ареолы, б — желобки.

Каким же образом возникает ареолированная структура у накипных лишайников? Известно, что она может формироваться двумя путями и соответственно приводить к образованию двух типов ареолированных слоевищ в зависимости от того, как развит у лишайника прототаллус. У подавляющего большинства накипных видов он незначителен и быстро заменяется очень рано сформированным (т. е. уже содержащим водоросли) слоевищем. У других накипных лишайников прототаллус развит, разрастается быстрее слоевища и всегда бывает заметен на его периферии, образуя одновременно с ростом слоевища непрерывно нарастающую и обычно сохраняющую свою ширину темно-бурую до черноватой (редко до беловатой) зону из радиально или дендроидно расположенных гиф.

В связи с тем что прототаллус, как и мицелиальный край у пертузарий и некоторых других лишайников, бывает заметен на периферии, и ни тот, ни другой еще не имеют водорослей, их бывает трудно безошибочно различать. Надо помнить, что мицелиальный край, у пертузарий, который, как мы видели, представляет периферическую часть сформированного (но еще без водорослей) слоевища, имеет примерно одинаковую с ним толщину, тогда как прототаллус всегда в несколько раз тоньше слоевища (рис. 26). Мицелиальный край и прототаллус различаются еще и по способу заселения водорослями. Первый заселяется при помощи двигающихся гиф водорослями из соседних, расположенных ближе к центру более старых частей слоевища, а второй захватывает клетки водорослей извне. После захвата водоросли на прототаллус начинают разрастаться первый зачаток слоевища, имеющей большей частью эллиптические, округлые или многоугольные очертания (рис. 27, А). Таких зачатков на подслоевище может образовываться довольно много. С дальнейшим ростом они сближаются друг с другом, но не сливаются, и между ними всегда остается различный

по ширине⁹ глубокий желобок, достигающий до самого основания слоевища. Кроме этих первичных самых глубоких желобков, позднее возникают вторичные желобки. Образование их обусловлено неравномерным ростом некоторых участков ареол, которые часто из эллиптической, например, формы становятся бобовидными. С дальнейшим быстрым ростом концов бобовидного зачатка и сближением их образуется желобок, перерезающий зачаток, но не по всей его длине (рис. 27, Б). Кроме таких неполных, образуются желобки, полностью перерезающие всю ареолу. Они возникают в результате неравномерного роста ареолы в толщину. В этом случае между двумя или несколькими, более быстро нарастающими в толщину участками ареолы, постепенно формируется желобок из разделяющего их понижения, полностью прорезающий всю ареолу. Такой процесс ареолирования продолжается все время жизни лишайника этого типа и часто приводит к образованию чрезвычайно красивых расчлененных форм.

У лишайников, не обладающих прототаллюсом, или с прототаллюсом, уже на раннем этапе образующем зачаточное слоевище, рост идет с одного центра развития. Так, например, у *Aca-rospora oxytona* Малиновский (который указал ее как *A. chlorophana*) отметил рост в разные стороны лопастей, которые рано начинают более или «менее» дихотомически разветвляться, в результате чего возникают радиальные желобки. На рис. 28 ход разветвлений лопастей показан пунктиром. В результате неравномерного роста лопастей в толщину, как это мы видели у лишайников с хорошо развитым прототаллюсом, на лопастях образуются поперечные желобки, отсекающие от них ареолы.

Таким образом, Малиновский показал, что развитие ареол тесно связано с особенностями роста слоевищ лишайников.

Бекманн (Beckmann, 1907) утверждал, что образование ареолированного слоевища является следствием пассивного возникновения трещин под действием физических факторов. Малиновский не отрицал полностью такую возможность образования трещин и ареол, но доказывал, что она во всяком случае имеет весьма подчиненное значение, тогда как основным фактором, обуславливающим ареолирование слоевища, являются особенности его роста.

Исследования, проведенные Малиновским, чрезвычайно интересны, но мы не можем согласиться со всеми его выводами. Изучая различные роды лишайников с ареолированным слоевищем, мы много раз убеждались в том, что пассивное растрескивание ареол является самым обычным путем образования желобков, а также деления крупных ареол на дочерние. Трещины намечаются на ареолах в определенных направлениях. Сперва они неполные, но со временем разрастаются, углубляются и в конце концов образуют желобок, перерезающий всю ареолу. Трещины чаще всего появляются близ края ареол, углубляясь все дальше к середине их. Иногда можно наблюдать одновременное образование нескольких трещин неравных участках ареолы. На стенках недавних разрывов (трещин) видны слои — коровой сердцевин-

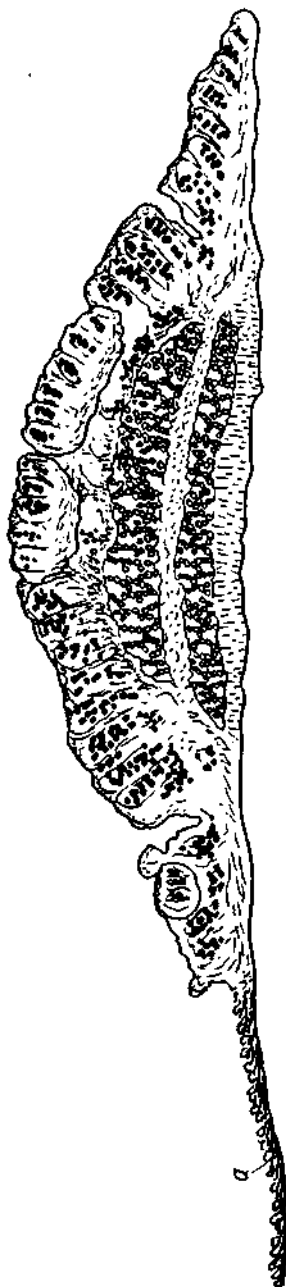


Рис. 26. Вертикальный разрез слоевища *Rhizocarpon petraeum* (Wulf.) Mass. Слева хорошо заметен участок прототаллюса (а). (По Галлоэ).

⁹ Ширина желобка зависит от первоначального расстояния зачатков на подслоеве и быстроты их роста.

ный и зона водорослей. Эти трещины легко отличаются отвесными стенками и узким клином вершины разрыва от описанных Малиновским желобков, возникших в связи с особенностями роста. Позднее верхний край стенки разрыва несколько округляется, стенки заглаживаются и нередко пигментируются (если это вообще свойственно краю ареол данного вида), и отличия их от желобков стираются. Очень отчетливо такие разрывы заметны не только у лишайников, не образующих хорошо развитого прототаллуса (как, например, у *Aspicilia cinerea*), но и у видов с мощным подслоевищем. Значительно реже возникают в центральных частях ареол небольшие и неглубокие трещины, которые со временем удлиняются и углубляются (Окснер, 1961).

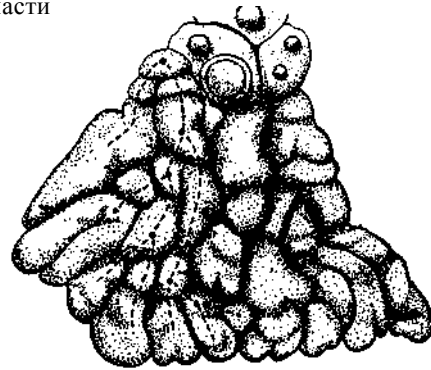
Так как наиболее старые части слоевища находятся в центре и именно они, как было выше показано, будут раньше других выкрашиваться, то становится понятным частое образование у старых лишайников кольцевидных форм слоевища с разрушенной центральной частью. Такие растения постепенно регенерируют утраченную часть путем врастания своих же, прилегающих к освободившемуся пространству, участков (рис. 29); если же имеется прототаллус, то он дает начало регенерации.

Способность регенерировать утраченные части слоевища свойственна в разной сте-



Рис. 27.

А — *Lecidea tumida* Mass., участок прототаллуса с зачатками слоевища; В — *Lecha-noma* sp., образованные желобки (по Малиновскому).

Рис. 28. *Acarospora oxytona* (Ach.) Mass. Краевая часть слоевища. (По Малиновскому).

пени очень многим эпилитным лишайникам. Она имеет огромное значение в борьбе лишайников за пространство. Разрастаясь на поверхности скалы, лишайники, заселяющие ее, благодаря своему центробежному росту должны в конце концов встретиться. В довольно редких случаях при встрече слоевищ, относящихся к одному и тому же виду, происходит слияние их без заметного ущерба друг для друга. Такое слияние наблюдается у лишайников многих групп, особенно типично оно для некоторых накипных форм. В результате этого образуется одно общее крупное так называемое составное слоевище, в котором либо вообще нельзя узнать, либо только местами удается заметить контуры отдельных слоевищ или их участков. Слияние слоевищ свойственно и не которым представителям эпифитных лишайников с мицелиальным краем, например одноименным видам пертузарий и др. Обычно же встреча даже одноименных видов, не говоря уже о разноименных, приводит к заметной борьбе. При этом быстрее растущий из разноименных лишайников перерастает слоевище своего конкурента и приводит его к гибели. Оказавшаяся под ним часть слоевища потерпевшего лишайника резорбируется. Часто, как это уже не раз отмечалось (Bitter, 1899a; Еленкин, 1901a, 1922; Malinowski, 1911; Nienbir?, 1926; Окснер, 1961) и что легко может наблюдать каждый, изучающий лишайники, при встрече слоевищ (особенно одного и того же вида, но часто и разноименных) рост лишайников замедляется и наконец прекращается. Если эти виды имеют темный прототаллус, то гифы последнего у каждого вида начинают расти перпендикулярно вверх и образуют темную стенку на всем пограничном участке между этими слоевищами. Так как и противоположное слоевище ограждает себя такой же стенкой, то они оказываются разделенными двумя темными стенками, гифы которых со временем начинают срастаться друг с другом, в результате чего слоевища оказываются разделенными одной темной резко заметной пограничной линией. Такие линии хорошо известны, например, у составных слоевищ *Ильгосарон geographicum*, от которых он и получил видовое название, так как составные слоевища его, пересеченные пограничными линиями, действительно напоминают географическую карту. При встрече лишайника, не имеющего прототаллуса, с лишайником такого же типа, но другого вида или с лишайником, образовавшимся

черную ограничивающую стенку, периферические ареолы первого часто сильно разрастаются, значительно превышая размеры остальных ареол. Вместе с тем желобки, окружающие эти крупные ареолы, остаются такими же по ширине, как и остальные. Понятно, что при увлажнении периферические крупные ареолы должны особенно сильно разбухать и производить более сильное давление на периферическую часть расположенного напротив них чужого слоевища. В результате у одного или у обоих лишайников, независимо от того, одноименные это виды или разные, по линии соприкосновения выпадают целые участки слоевищ, обнажая субстрат. Вслед за этим начинается регенерация — постепенное вращание на освободившийся участок слоевищ обоих видов (рис. 30). Большой участок захватит быстрее растущий вид. Такой процесс, повторенный многократно, если этому не воспрепятствуют какие-либо другие обстоятельства или усложнение со стороны другого соседнего вида, может привести к полному вытеснению из этого участка медленнее растущего вида.

В борьбе различных видов верх одерживает вид, растущий более быстро; в борьбе представителей одного и того же вида обычно побеждает более молодой.

Редко бывает, как это впервые описал Малиновский, что из двух слоевищ разных



Рис. 29. Регенерация слоевища *Ascogospora glaucocarpa* (Wahlenb.) Koerb. В центре заметен регенерировавший участок. (По Малиновскому).

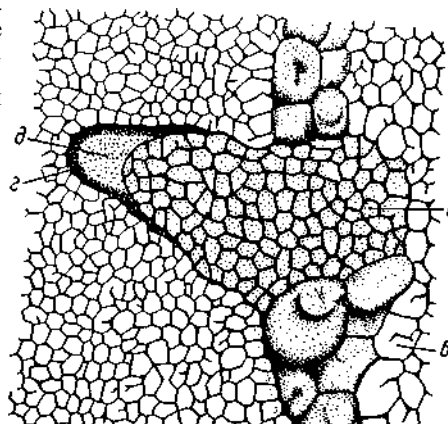


Рис. 30. Борьба между сближившимися в результате роста слоевищами *Lecidea confluens* (Web.) Ach. и *Rhizocarpon geographicum* (L.) DC. (По Малиновскому).

видов в результате обоюдного давления периферических частей ареолы слоевища, более плотно соединенного с субстратом, подрывают участки слоевища другого (хотя бы и более быстро растущего лишайника), которые при этом отпадают. Иногда этот же процесс несколько усложняется. Мы наблюдали процесс подрыва при столкновении слоевищ *Aspicilia cinerea* и *A. cupreoatra*. Вначале *A. cinerea* оказывает, по видимому, долгое сопротивление, так как она наращивает на границе со слоевищем *A. cupreoatra* довольно большой защитный валик из ареол, а иногда приподнятую, сильно деформированную слоевищную периферическую полосу. Но, несмотря на сопротивление, гифы прототаллюса и краевые тонкие и сильно прижатые к субстрату ареолы *A. cupreoatra* постепенно врезаются под более рыхлое слоевище *A. cinerea*, приподнимают его край, который затем отпадает (Окснер, 1961).

Иногда трудно решить, поведение какого вида более активно и успешно. В таких случаях часто бывает, что у вида, более успешно нарастающего, сохраняется четкий край слоевища с неизменными краевыми ареолами, тогда как у лишайника уступающего он отсутствует или нарушен; иногда центральная часть слоевища с апотециями непосредственно размещается у самого края наступающего вида (Окснер, 1961). Внимательное исследование отношений лишайников в природных условиях позволит установить целый ряд таких признаков, определяющих конкурентную способность в синузидальных сочетаниях различных видов.

Слоевища лишайников, развивающихся **внутри** субстрата.¹⁰ Среди лишайников развивающихся слоевище внутри субстрата, различают две группы: эндофлеодные

¹⁰ Такие лишайники обычно называют эндогенными. К сожалению, так же Цукаль (Zukal, 1895) назвал совершенно иную группу лишайников.

о — краевой участок *Rhizocarpon geographicum*; б — *Lecidea confluens*; в — регенерировавшая часть *Lecidea*; з — прототаллюс *Rhizocarpon*; д — участок обнаженной скалы.

(или гипофлеодные), слоевище которых погружено в кору древесных и кустарниковых пород, и эндолитные, слоевище которых развивается внутри каменистого субстрата. Эндофлеодные лишайники встречаются в самых различных таксономических группах. Особенно часты они в различных семействах пиренолихенов и у представителей графидовых, фикобионтом у которых является *Trentepohlia*.

Эндофлеодные лишайники. Слоевище эндофлеодных (гипофлеодных) лишайников постепенно проникает в более глубокие слои коры дерева. Первыми проникают в перидерму гифы микобионта. В некоторых случаях такое положение, когда эндофлеодное слоевище состоит только из микобионта, если, например, лишайник развивается из споры, а не из соредии, содер-

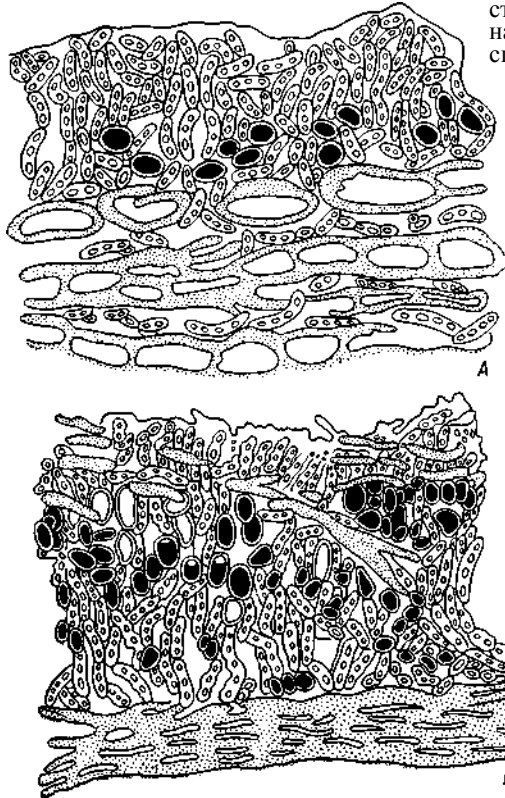
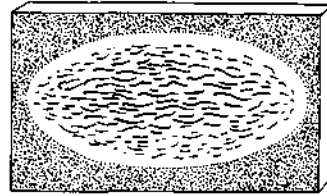
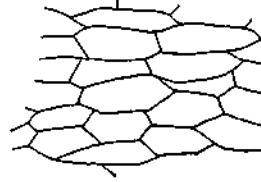


Рис. 31. Эпифлеодное слоевище *Lecanora cagarinea* (L.) Vain. (A), гифы которого, постепенно деформируя субстрат, проникают все в более глубокие слои пробки, так что слоевище становится почти полностью эндофлеодным (B). (По Галлоэ).



а



б



в



г

Рис. 32. *Graphis scripta* (L.) Ach. (По Биоре).

а — слоевище и плодовые тела графиса на коре каштана; б — клетки перидермы каштана; в — слоевище и плодовые тела графиса на черешне; г — клетки перидермы черешни.

жащей как гифы гриба, так и водоросль, эта прототаллическая стадия, как показал Франк (Frank, 1876), может длиться в течение долгого периода, возможно, нескольких лет, пока не будет захвачена соответствующая данному грибу водоросль. С появлением водоросли начинаются быстрый рост в ширину, дальнейшее проникновение эндофлеодного слоевища в более глубокие слои перидермы и, наконец, развитие плодовых тел. Понятно, что у всех эндофлеодных лишайников плодовые тела развиваются над поверхностью коры дерева. Появляющееся иногда над поверхностью коры дерева эндофлеодное слоевище имеет обычно вид беловатой шелушащейся или слегка зернистой, реже гладкой корочки.

Такое изменение эндофлеодности лишайников в сторону некоторой эпифлеодности зависит большей частью от характера коры. Эндофлеодное слоевище долгое время остается полностью погруженным в субстрат. В тонкой перидерме, например, ясеня, и особенно в условиях хорошего освещения, слоевище лишайников начинает выступать из более глубоких слоев значительно раньше и становится целиком или почти полностью по-

верхностным — эпифлеодным. Таким образом, один и тот же вид лишайника в разное время развития своего слоевища может из эндофлеодного стать эпифлеодным, и наоборот, эпифлеодное вначале слоевище, постепенно углубляясь в кору, может стать эндофлеодным. Гифы сердцевинного слоя эпифлеодного слоевища, находящиеся в непосредственном контакте с корой дерева, начинают проникать в промежутки между ее клетками и, разрастаясь, разъединять их и отрывать целые участки слоев клеток коры. Последние захватываются гифами и в результате роста слоевища в толщину и все большего углубления его в пробку переносятся ими постепенно вверх и оказываются в его верхней части у самого корового слоя слоевища лишайника (рис. 31).

Многие эндофлеодные лишайники являются таковыми с самого начала; не будучи вначале эпифлеодными, они селятся на древесных породах с тонкой или гладкой корой. К таким лишайникам относится большинство представителей семейств *Arthoniaceae*, *Graphidaceae*, *Pyrenulaceae* и некоторых других. Слоевище их имеет вид овальных пятен, у которых длинная ось эллипса размещена горизонтально. Такая форма слое-



Рис. 33. Вертикальный разрез через слоевище *Opographa vulgata* (Ach.) Ach. на коре каштана. (По Биоре).

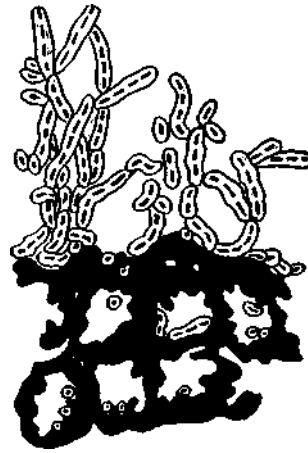


Рис. 34. Разрушение клеток перидермы деревьев гифами лишайника *Lecanota carpineae* (L.) Vain. Видны корродированные оболочки клеток, в которые проникли гифы. (По Галлоэ).

вища прежде объяснялась ростом ствола дерева в толщину.

Биоре (Bioret, 1921) выяснил настоящую причину образования такой формы слоевища, сопоставив форму роста слоевища одного и того же эндофлеодного лишайника с анатомической структурой коры той древесной породы, на которой он растет. Это хорошо заметно, например, по форме слоевища видов *Graphis*. Если клеточки коры дерева более или менее изодиаметричны, слоевище приобретает почти круглую форму (рис. 32, а, б); если же они удлинены в горизонтальном направлении, то и слоевище вытянуто горизонтально (рис. 32, в, г). Это объясняется тем, что чем сильнее вытянуты клетки, тем реже и тем меньшее сопротивление встречают гифы лишайника со стороны поперечных стенок клеток. Если гифы лишайника способны пронизывать оболочку клеток коры дерева, как это полагал Франк (Frank, 1876), то все же рост гиф задерживался бы в том направлении, где встречалось бы больше оболочек клеток. Исследования Линдау (Lindau, 1895) показали, что гифы лишайника не могут пробивать оболочку клеток коры дерева, а растут между мертвыми клетками коры, расщепляя их и дезинтегрируя кору. Они могут проникать в глубь коры дерева также

по маленьким трещинкам, которые возникают в связи с ростом дерева в толщину. Очень интересен рисунок, приведенный Биоре (рис. 33), в нижней части которого видно, как через разорвавшийся посередине пробковый слой клеток коры протискивается гифа, а с нею и клетка водоросли (*Trentepohlia*), принявшая временно узкую удлиненную форму.

Надо, однако, отметить, что вопрос действия гиф на клеточные оболочки коры деревьев нельзя считать окончательно решенным. В самом деле, трудно допустить, чтобы гифы, проникая только по трещинкам в коре, образующимся в силу разрастания дерева в толщину, могли бы образовывать слоевища, столь закономерно сформированные. Развитие эндофлеодного слоевища было бы вообще очень затруднено, не было бы таким правильным и на нем сказывались бы все задержки, вызванные случайным разрастанием по трещинам гиф и продвижением водорослей. Трудно также объяснить только механическим воздействием разделение пробки (коры) на небольшие участки или часто наблюдаемое разделение клеток в пробке эндофлеодным лишайником, о чем мы говорили раньше. Нельзя объяснить это чем-либо иным, кроме химического воздействия как на опробковевшие, так и на несуберизированные оболочки клеток коры. Такое допущение является логической необходимостью (Ozenda, 1963). Только в таком случае становится понятна причина корродированности оболочек клеток пробки в месте контактов их с гифами, хорошо изображенная на рисунке Галлоэ (см.: Ozenda, 1963—для *Lecanora carpineae*) (рис. 34). Иногда можно обнаружить точно так же деформированные одеревесневшие оболочки. Кроме того, характерные для лигнина окраски иногда отсутствуют в оболочках клеток, с которыми приходят в контакт гифы микобионта. Если сопоставить известный факт, что очень многие грибы содержат ферменты, расщепляющие клетчатку (например, виды *Daedalea*, *Polyporus*, *Lenzites*, *Armillaria* и мн. др.), то можно думать, что и гифы лишайников, растущих на древесном субстрате, должны обладать целлюлозолитической способностью. Если это так, то, учитывая механические воздействия на кору дерева, легко объяснить, без привлечения элемента случайности, прохождение гиф через толщу клеток коры.

Биоре показал также, что многие таксоны, описанные для эндофлеодных лишайников, представляют модификации. Это происходит оттого, что слоевище эндофлеодных лишайников на дереве, у которого постепенно слущиваются пробковые слои, со временем выглядят совершенно иначе. Такое слоевище постепенно приближается к поверхности субстрата, и в описаниях очень часто отмечается как «вначале эндофлеодное, а позднее эпифлеодное». К числу возрастных изменений иногда может относиться и посветление слоевища, что вызывается тем, что между выдвинувшимися к поверхностному слою гифами содержится много воздуха или же много кристаллов оксалата кальция. Это же обстоятельство создает иногда впечатление пылистого слоевища, что послужило основанием для установления различных разновидностей у видов *Graphis* и других лишайников.

Вместе с тем у хорошо разграниченных видов анатомические особенности их являются надежными видовыми или секционными признаками, как это показал Биоре для семейства *Graphidaceae*.

Эндолитные лишайники. Подавляющая часть лишайников, растущих на выходах горных пород, на камнях, развивают свое слоевище на поверхности субстрата, и только гифы, которыми оно прикрепляется, могут проникать иногда довольно глубоко, на 10—20 мм внутрь камня. Такие лишайники, развивающиеся на поверхности выходов горных пород, называются эпилитными? (или эпипетрическими). Значительно меньшую группу, но все же довольно большую, составляют так называемые эндолитные лишайники, развивающие свое слоевище внутри каменистого субстрата, особенно известняков и доломитов. У этих лишайников слоевище в большей своей части или полностью погружено в субстрат, и только плодовые тела бывают заметны на поверхности, а у некоторых видов и плодоношения также несколько погружены в камень.

Начало изучению эндолитных лишайников было положено исследованиями Штейнера (Steiner, 1881), посвященными строению и развитию *Verrucaria calciseda* и *Petractis ezanthenatica*, а затем Фюнфштюком (Fünfstück, 1899), при изучении накопления жиров лишайниками известняковых выходов.

Бахманн, уделивший строению эндолитных лишайников много внимания, различает два основных типа строения слоевищ, погруженных в камень лишайников. 1. Эндолитное слоевище, которое полностью погружено в субстрат и никогда не выступает на его поверхность или редко выступают лишь плодоношения (рис. 35, А). Под поверхностью субстрата развивается верхний некральный (или эпинекральный) слой, состоящий из оболочек отмерших водорослей, затем идет обычно очень рыхлая зона водорослей с живыми водорослями, за ней размещается сердцевинный слой (и часто очень глубоко вытянутая зона, в которой развиваются прикрепляющие гифы).

2. Гемизндолитное слоевище (рис. 35, Б), которое развивает на поверхности субстрата коровой слой и зону водорослей, а в субстрате — сердцевинный слой и зону с прикрепляющимися гифами. Однако вместо корового слоя следует указывать покровный слой или ложнокоровой, так как настоящего корового слоя у этих лишайников нет.

Вероятно, некоторые из лишайников, описанных как аталлические, при детальном изучении окажутся одним из этих эндолитных типов слоевищ. Во всяком случае исследование структур лишайников, погруженных в каменистый субстрат, остается очень трудным и сложным вопросом.

Исследования Фридриха (Friedrich, 1906) выяснили глубину погруженной в каменистый субстрат части слоевища *Sarcogyne simplex*. Зона водорослей образовывала в субстрате слой в 600—700 мкм толщ., тогда как гифы достигали глубины 12 мм. Как пример проникновения лишайников в субстрат на силикатных породах Фридрих приводит слоевище, достигавшее глубины 30 мм.

Несколько лучше других эндолитных лишайников изучены относящиеся к этой группе виды на известняковом субстрате. Большой интерес представило изучение способности лишайников проникать на значительную глубину в твердый известняк или доломит. Доппельбаур (Doppelbaur, 1959) для эндолитных веррукариевых отмечает глубину проникновения элементов лишайника в 0.2—4 мм, а в среднем для

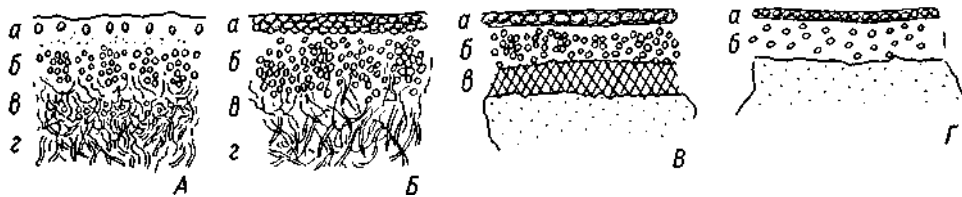


Рис. 35. Типы слоевища веррукариевых лишайников. (По Бахманну).

А — эндолитное слоевище: а — верхний некральный слой, б — зона водорослей, в — сердцевинный слой, г — зона прикрепительных гиф; Б — гемизндолитное слоевище: а — коровой слой, б — зона водорослей, в — сердцевинный слой, г — зона прикрепительных гиф; В — эпилитное слоевище с сердцевинным слоем: а — коровой слой, б — зона водорослей, в — сердцевинный слой; Г — эпилитное слоевище, не образующее сердцевинного слоя: а — коровой слой, б — зона водорослей.

веррукариевых он оценивает глубину проникновения слоевища не менее 1 мм. Известны еще более поразительные цифры. Установлено, например, что *Aspicilia javida*, *Verrucaria hochstetteri* и мн. др. могут углубляться до 10 мм в глубину известняковых пород, тогда как у большинства накипных лишайников толщина эпилитного слоевища не превышает 1 мм толщ, и только изредка измеряется 1—3 мм толщ, или более.

Вместе с тем гифы и водоросли лишайника не ограничиваются при своем продвижении в глубь горной породы только использованием уже имеющихся в ней мелких трещин и щелей, а активно перфорируют совершенно целый известняк (очевидно, химическим путем). На роль эндолитных лишайников как пионеров заселения растением нетронутых субстратов обращал внимание еще Александр Гумбольдт.

Отметим интересную особенность эндолитных лишайников, обнаруженную Бахманном (Bachmann, 1919). Он показал, что эти лишайники, растущие в толще известняка, всегда лишены защитного покровного слоя (по Бахманну — настоящего корового слоя), который? был бы для них излишним, так как они и без него хорошо защищены самим известняком. Вместе с тем у них выше зоны водорослей развит бесцветный и прозрачный слой, состоящий из мертвых или отмирающих гиф, в который погружены водоросли. Слой этот Бахманн называет «эпшкральным слоем», имея в виду несколько иное значение, чем Еленкин, который предложил этот термин. Толщина этого слоя большей частью составляет около 20—40 мкм, но в отдельных случаях может уменьшаться до 4—20 мкм. Эпшкральные слои не покрывают у эндолитных лишайников сплошным цельным слоем наподобие коры всю зону водорослей, а формируется в виде сети, петли которой заполнены до поверхности лишайника частичками известняка. В результате действия атмосферных факторов при сильном развитии слоевища верхние слои его выходят на поверхность известняка и производят впечатление растущих с самого начала эпилитно; но исследования их легко обнаруживают здесь многочисленные кристаллики известняка, что несомненно говорит об их эндолитном происхождении. Такие слоевища свойственны *Acrocordia conoidea*, *Gyalecta leucaspis*, *Porina byssophila* и др. Бахманн называет такого типа лишайники псевдоэпилитными.

Можно ли распространить выводы Бахманна на все эндолитные лишайники, пока еще сомнительно. По данным Фрай (Fry, 1922), некоторые эндолитные лишайники не имеют эпинекарального слоя. Однако эти данные не безупречны, и в числе эндолитных форм автор рассматривает, например, также и *Aspicilia calcarea*. Кроме того, Фрай указывает на формирование у некоторых изученных эндолитных лишайников корового слоя, который, как известно, отсутствует у низкоорганизованных накипных форм.

Что касается зоны водорослей, то она очень разнообразна, смотря по характеру фикобионта. Если фикобионтом являются одноклеточные (зеленые или синезеленые) водоросли, как *Trebouxia*, или колонии с немногими клетками, как *Gloeocapsa*, то зона водорослей у таких лишайников непрерывна, хорошо отграничена и довольно однообразной толщины — у *Verrucaria* примерно 90—100 мкм. У лишайников с нитчатыми водорослями, как *Trentepohlia* (например, у представителей *Pyrenulaceae*) или с синезеленой *Scytonema* зона водорослей не четко отграничена. Нити водорослей проникают под разными углами глубоко в известняк, а реже растут также и в обратном направлении к поверхности субстрата, на котором иногда даже выступают. Поэтому и верхняя и нижняя граница зоны водорослей образованы ломаными зубчатыми линиями, а толщина ее крайне различна и у одного и того же объекта на одном и том же препарате может варьировать от 20 до 180 мкм. Неравномерное отграничение зоны водорослей еще больше усиливается оттого, что у некоторых лишайников, например у *Arthopyrenia saxicola*, *Gyalecta jenensis*, *Porina byssophila* и др., отдельные нити *Trentepohlia* имеют тенденцию углубляться далеко в субстрат, на глубину, которая в несколько раз превосходит среднюю толщину зоны водорослей данного лишайника. Такие водоросли свободны от грибных гиф, или же последние встречаются только в самых верхних районах распространения, уже близких к зоне водорослей, и притом в очень скромных количествах, а потому водоросли ведут гораздо более самостоятельное существование, чем в основной зоне своего размещения. Бахманн (Bachmann, 1919) назвал их за почти свободное существование и глубокое захождение в известняк «бродячими водорослями». У *Porina byssophila* эти водоросли достигают 610 мкм глубины, у *Arthopyrenia saxicola* — 2280 мкм, а у *Gyalecta jenensis* — 2896 мкм, тогда как водоросли, охваченные гифами, достигают соответственно только 82, 210 и 190 мкм глубины. Разница между слоевищами, имеющими фикобионтом *Trentepohlia*, состоит в том, что у первых оно гораздо более плотно. В слоевищах с *Trentepohlia* гифы и водоросли пронизывают субстрат даже в зоне водорослей настолько рыхло, что на поперечном срезе можно подсчитать всего до 30—40% органического вещества, обычно же еще гораздо меньше; все остальное приходится на долю известняка. Что касается гиф, то они только в зоне водорослей плотно оплетают клетки фикобионта, а в остальной части пронизывают известняк так называемыми соединительными гифами в виде крупнопетлевой сети.

Участки слоевища ниже зоны водорослей Бахманн (Bachmann, 1919) называет гипогонидиальной зоной; таким образом, по современной терминологии ее следует называть субальгальной зоной. Она также более плотна у слоевищ, у которых фикобионтом является *Trebouxia* или другие протококкальные, чем у содержащих *Trentepohlia*.

В связи с этим в сердцевинном слое, например, у *Verrucaria parmigera*, содержащей протококковидную водоросль, по Бахманну, различаются два раздела — внешняя, войлочная его часть, более плотная, переходящая ниже во вторую, более рыхлую часть сердцевинного слоя. Последняя преобразуется ниже в так называемую ризонидную зону, гифы которой не анастомозируют друг с другом, очень толсты и направлены перпендикулярно к поверхности субстрата.

У эндолитных же лишайников с *Trentepohlia* внешняя войлочная часть сердцевинного слоя не развивается, а границу между рыхлым сердцевинным слоем и зоной ризонидов нельзя отметить и всю эту часть Бахманн здесь называет гипогонидиальной (следовательно, субальгальной) зоной.

Плотность живого вещества в субальгальной зоне еще значительно ниже, чем в зоне водорослей: на долю гиф здесь приходится всего 2—3%, тогда как 98—97% составляет известняк. Среди живых элементов, по Бахманну, следует различать в субальгальной зоне следующие: 1) обычные гифы, не отличающиеся от гиф в остальном слоевище; 2) тяжи, состоящие из 3—6 древесно сросшихся гиф, регулярно встречающиеся из исследованных видов только у *Opegrapha saxatilis* и *O. saxicola*; 3) гифы самой различной формы, содержащие жиры, и, наконец, 4) узлы гиф, известные пока только у *Opegrapha saxatilis* и *Petractis clausa*, но в массовом количестве и отличающиеся параплектенхимной структурой, что делает их очень похожими на гнезда тонкостенных сфероидальных (жировых) клеток. В отличие от последних они имеют очень толстые оболочки и межклеточное вещество, связывающее клетки узла в плотные образования; кроме того, они не содержат жиров, а заполнены лишайником. Биологическое значение узлов гиф еще не выяснено, но они рассматриваются Бахманном

как водные запасники. Опыты показали, что часть камня, пронизанная эндолитным лишайником, абсорбировала больше воды и дольше удерживала ее, чем часть, свободная от него.

Что касается клеток *Trentepohlia* в слоевищах эндолитных кальцефильных лишайников, то Бахманн (Bachmann, 1913) отмечает их тенденцию к укрупнению в верхней части слоевища и образованию коротких ответвлений, как это мы видим у почкующихся дрожжей. Гифы, находящиеся в соединении с клетками водорослей, очень тонки и образуют анастомозы.

Что касается эндолитных лишайников на силикатных скалах, то здесь видов, полностью погруженных в камень, мало. Обычно на силикатных горных породах большая часть так называемых эндолитных форм на самом деле погружена только ризоидной зоной или лишь частично также и сердцевинным слоем, а покровный слой, зона водорослей и большая часть сердцевинного слоя развиваются у них эпилитно, т. е. эти лишайники являются субэндолитными (субэндопетрическими).

В недавнее время Доппельбауром (Doppelbauer, 1959) был подробно изучен эндолитный *Staurothele meylanii*, растущий на твердых известняках, в которые он проникает на глубину 120—140 мкм. В верхней и средней частях его слоевища гифы имеют тонкую оболочку и обильную протоплазму, они довольно толстые, с клетками около 7x4 мкм и с диаметром ядер около 2 мкм, а далее в глубину гифы к концам становятся тоньше, клеточки их более длинные и более бедны протоплазмой. Гифы, которые в сердцевинном слое проходят в разных направлениях, в верхней части слоевища начинают протягиваться вертикально вверх, разветвляться и заканчиваются вздутыми короткими кроющими клетками. Эти последние в более старых частях слоевища начинают исчезать в результате постепенного отшелушивания.

Самые верхние части слоевища, разрастаясь по периферии, подходят к поверхности известняка, которая бывает уже занята чужими *S. meylanii* водорослями и грибами. Гифы лишайника дезорганизуют чуждые ему зачатки этих растений, которые в непосредственной близости от края слоевища полностью исчезают. У края слоевища уже появляются клетки фикобionта, свойственного *S. meylanii*. Пока еще не удалось выяснить — связано ли их появление с отбором из всех чуждых и не подходящих по обмену веществ к данному микобionту, дезорганизованных и уничтоженных водорослей, которые встречаются на своем пути разрастающиеся гифы, или эти водоросли возникли в результате размножения гимениальных водорослей, имеющих у *S. meylanii*. Одиночные изолированные клетки водорослей размещаются вначале более или менее широко, без определенного порядка, а в дальнейшем, по-видимому, в результате активного распределения их двигающимися гифами они сосредоточиваются в ограниченном более узком слое — в альгальной зоне. Физические особенности горной породы, в первую очередь степень твердости и структура ее определяют толщину альгальной зоны, как и других слоев. В карбонатных горных породах, в однородном по структуре известняке развиваются тонкие зона водорослей и коровой слой, сердцевинный же слой более толстый и довольно плотный. В твердых горных породах, например в кальците, коровой слой и зона водорослей более толсты, но не особенно плотны. Эти наблюдения, однако, требуют подтверждения.

Особенности ризоидной зоны накипных лишайников. Некоторые лишайники развиваются в трещинах силикатных скал, и в таком случае слоевище их часто проникает полностью в тонкие трещины каменистого субстрата. Как на пример такого проникновения в кварц Бахманн (Bachmann, 1907) указывает на *Lecidea erratica*. Ризоидная зона связанных с силикатными горными породами эндолитных лишайников во многом сходна с ризоидной зоной кальцефильных эндолитов. Как у кальцефильных эндолитов, так и у соответствующих силикофитов гифы ризоидной зоны обладают способностью растворять с помощью некоторых своих химических веществ различный каменный субстрат, в частности они легко пронизывают слюду. Но они могут разрушать также и более твердые породы, такие как например гранит, который довольно быстро превращается гифами в тонкозернистую, напоминающую глину, массу (Bachmann, 1911). Факт коррозии лишайниками силикатов стекла широко известен по тому вреду, который они причиняли старым витражам церквей в Западной Европе. Вопрос разъедания лишайниками кварца остается пока открытым. Шталекер (Stahlesker, 1906) утверждает, что ему приходилось видеть следы от лишайников на кварце, но Бахманн (Bachmann, 1911, 1917) никогда их не наблюдал и потому полагает, что чистый кварц не поддается действию гиф лишайника. Несомненно, что для проникновения гиф в силикатный субстрат большое значение имеют не только химические, но и физические условия. Если кварц является весьма устойчивым против химического воздействия гиф, то при наличии самых незначительных трещинок они несомненно могут сильно корродировать и такой устойчивый минерал, как кварц. •"Быстрое разрушение кристаллов слюды является следствием ее слоистости. Гифы разъединяют слюду и одновременно с этим проникают между ее листочками; разветвления гиф развиваются в толщину и механически отодвигают пластинки слюды

одну от другой. Вместе с тем в эту плектенхиму гиф заносятся отдельные клетки фикобионта, но в целом зона водорослей остается обычно эпилитной. Клетки водорослей размножаются в этой плектенхиме, обвиваются гифами и еще больше раздвигают листочки слюды. На многих силикатных скалах ризоидные гифы прежде всего проникают в субстрат именно между тонкими, легко отделимыми пластинками слюды, а дальше продвигаются в результате химического разрушения горной породы.

Проникновение гиф лишайника в горную породу происходит неравномерно — в процессе роста в глубь субстрата гифы обходят более твердые, плохо растворимые минералы и быстрее распространяются по более рыхлым или легче растворимым участкам.

В основном ризоидную зону силикофитов формируют нежные, тонкие, около 1—3 мкм толщины, бесцветные, с длинными клетками, рассеянно ветвящиеся гифы,

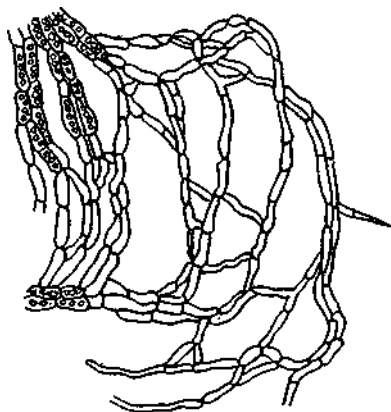


Рис. 36. Дуговидно согнутые анастомозирующие гифы из ризоидной зоны слоевища *Aspicilia gibbosa* (Ach.) Nyl. (По Бахманну).

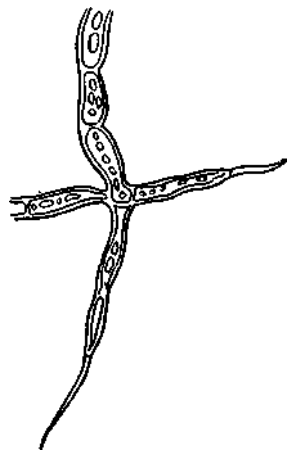


Рис. 37. Клетки-щетинки из ризоидной зоны слоевища *Lecidea crustulata* (Ach.) Sprgl. (По Бахманну).

образующие часто анастомозирующую сеть. Специфичными образованиями лишайников-силикофитов являются также гифы из самых глубоко расположенных участков ризоидной зоны, которые вместо того, чтобы расти прямо, сгибаются в сторону и в виде дуговидных анастомозов образуют конечные звенья гифовой сети (рис. 36). Иногда встречаются в ризоидной зоне «клетки-щетинки», представляющие собой гифы, у которых толстая одноклеточная ножка сужена в длинную к концу волосковидную, тонко заостренную конечную клетку (рис. 37); такие клетки с заостренным тонким выростом являются особым органом силикатных лишайников, значительно облегчающим им проникновение в самые тонкие трещинки камня.

Ближе к поверхности, в более старых частях ризоидной зоны гифы соединяются в тяжи, которые могут переходить в плотную войлочную плектенхиму. Эти тяжи, состоящие из нескольких рядов узких толстостенных клеток, окружают параплектенхимные участки, но последние иногда могут представлять также и изолированные участки. Отметим, что эти более или менее округлые или неправильно-угловатые клетки параплектенхимы, например, у некоторых видов аспидилий, акароспор, гемизндолитных лецидеев и ризокарпов, содержат жир. Таким образом, образование жировых клеток не ограничивается только слоевищем лишайников, растущих на известняках, но наблюдается и в слоевищах лишайников на силикатных горных породах.

Иногда в нижней части ризоидной зоны можно отметить гифы с короткими, толстостенными, в виде бусинок, клетками.

СЛОЕВИЦЕ ЛИСТОВАТЫХ ЛИШАЙНИКОВ

Листовое слоевище имеет большей частью вид пластинки, более или менее округлой, например, у родов *Parmelia*, *Umbilicaria*, *Xanthoria*, или неправильной формы. Как правило, оно вначале довольно правильно-круглое и лишь спустя некоторое время

начинает разрастаться неравномерно. Округлая форма слоевища обуславливается радиальным ростом гиф, определяющим общий краевой рост слоевища. Причем, чем ровнее субстрат, тем правильнее его форма. Большое значение имеет также и положение субстрата: на горизонтальных поверхностях округлое слоевище имеет более правильные очертания, на вертикальных оно становится более вытянутым. Листоватое слоевище большей частью состоит из одной пластинки, из одного «листка» или из нескольких; в первом случае его называют монофильным, во втором — полифильным. Такой характер слоевища может быть постоянным, а у некоторых видов слоевище вначале монофильное, позднее преобразуется в полифильное, например, у *Dermatocarpon miniatum* (рис. 38, 39), у некоторых видов *Umbilicaria*. Иногда, как например у *Umbilicaria polyphylla*, слоевище всегда полифильное. Нередко слоевище развивается ассиметрично или одна часть его сохраняет монофильный характер,



Рис. 38. Монофильное слоевище *Dermatocarpon miniatum* (L.) Mann.

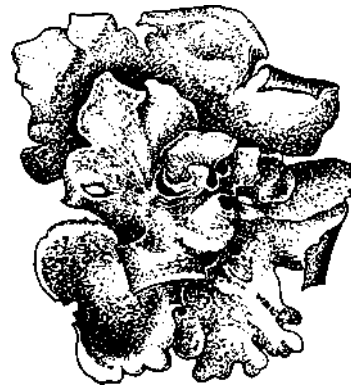


Рис. 39. Полифильное слоевище *Dermatocarpon miniatum* (L.) Mann.

а другая становится полифильной, что, например, характерно для *Umbilicaria hirsuta*, *U. pollyrrhiza*, *U. subglabra*, *Dermatocarpon miniatum* и др. Край пластинки слоевища может быть цельным или городчатым, лопастным или может быть глубоко, часто до самого центра вырезанным. Образующиеся при этом участки обычно называют лопастями, независимо от глубины выреза. Однако правильнее называть лопастями те участки слоевища, которые не превышают трети длины до центра пластинки; участки, ограниченные вырезами глубже половины листовидной пластинки, следует называть долями, а образованные вырезами, доходящими почти до центра, — сегментами. Практически, однако, ограничиваются двумя первыми обозначениями, так как если слоевище рассечено на доли, то среди них очень часто можно обнаружить 1—2 сегмента, а деление слоевища только на сегменты встречается редко. Лопасты и доли размещаются на периферии слоевища, либо не соприкасаясь друг с другом, либо черепитчато накрывая одна другую краями.

У некоторых видов *Parmelia*, *Dermatocarpon*, *Umbilicaria* и других слоевище преобразуется иногда в массу мелких лопастей, долей или становится полифильным, часто очень кудрявым. Если эти преобразования происходят одновременно с уменьшением частей слоевища, его называют микрофильным, а явление уменьшения лопастей или долей слоевища — микрофилией. Реже определенный участок слоевища бывает развит как монофильный, остальная же часть очень кудрявая, полифильная и микрофильная.

Края лопастей, долей, сегментов тоже могут быть целыми, зубчатыми и большей частью неправильно-округло-зубчатыми и городчатыми. У некоторых лишайников заметны вторичные, очень маленькие лопастевидные выросты, так называемые лобулы (или лацинулы), появляющиеся после оформления лопастей или долей слоевища по краю или, реже, на поверхности их, а иногда и по слоевищному краю апотециев (например, у *Physconia pulverulenta* var. *venusta*). Поверхность слоевища (верхняя и нижняя) бывает ровной или волнистой, разнообразно ямчатой, лакунозной (с не-

глубокими углублениями), гладкой или покрытой бугорками, бородавками, разнообразными выростами; она может быть шершавой, шагреневидной от очень маленьких плоскостатых бородавочек, обильно покрывающих слоевище, или очень мелко ареолированной из-за развития маленьких пересекающихся трещинок корового слоя; она может быть целой либо более или менее глубоко потрескавшейся, матовой или блестящей, голой или покрытой налетом, может иметь реснички, пушок, иметь выросты, образующие войлочное или паутинистое опушение и пр.

Прикрепляются листоватые лишайники к субстрату ризиками, реже ризоидами, гаптерами или гомфом. Ризоиды — это особые нитевидные, большей частью неразветвленные одно- или многоклеточные выросты с вытянутыми в один ряд клетками. Ризоид образуется из одной клетки нижнего корового слоя слоевища (рис. 40).

У очень многих видов на нижней стороне слоевища образуются более толстые тяжи, так называемые ризины, в виде коротких (редко длинных) толстых волоском. Ризины образуются в результате совместного разрастания большого числа смежных клеток нижнего корового слоя (рис. 41).

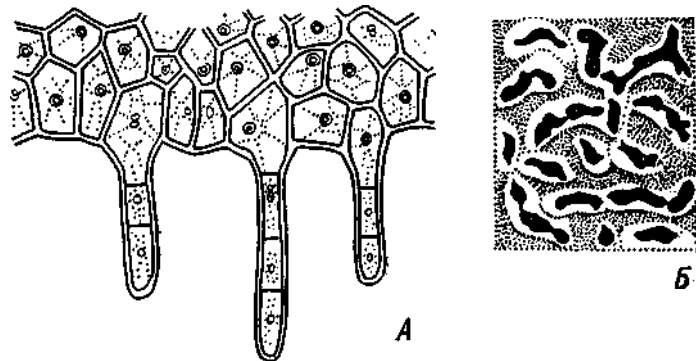


Рис. 40. Параплектенхима нижнего корового слоя *Sticta sylvatica* (Huds.) Ach. с отходящими от нее ризоидами (А); ризоид пароплектенхима из внутренней хрящевой зоны сердцевинного слоя *Cladonia dextricata* (Nyl.) Nyl. (Б). (По дез Аббею).

Прикрепление ризинами не очень прочно, и слоевище в таком случае можно легко, не повреждая его, оторвать от субстрата (например, слоевища большинства видов *Parmelia*, *Physcia*). Сравнительно редко на конце ризин образуется прикрепительная пластинка, которой они и прирастают к субстрату (рис. 59).

При рыхлом соединении с помощью ризин, ризоидов и т. п. между слоевищем и субстратом всегда образуется прослойка воздуха, задерживающая влагу, благодаря чему дольше поддерживаются в слоевище условия, необходимые для процессов фотосинтеза.

Иногда листоватые и кустистые лишайники (полностью или частично) прикрепляются с помощью ресничек, которые образуются большей частью по краю или на верхней стороне слоевища (рис. 42).

Листоватые лишайники значительно выше организованы, чем накипные формы. Слоевище последних плотно прирастает гифами к субстрату и не нуждается поэтому ни в особой защите, ни в особых органах прикрепления. Листоватые лишайники прилегают к субстрату не всей нижней поверхностью, а только отдельными местами ее. Поэтому на нижней поверхности слоевища образуется защитный нижний коровый слой. Кроме того, у листоватых лишайников обычно имеются особые органы прикрепления к субстрату. В отношении основных структурных черт листоватые лишайники отличаются от накипных форм более сложным строением своих плектенхим, гифы которых протягиваются так же, как и у накипных, параллельно верхней поверхности. Слоевище покрыто верхним коровым слоем, под ним располагается зона водорослей, затем сердцевинный слой и, наконец, нижний коровый слой с ризинами или ризоидами.

Листоватые лишайники являются распространенной группой во многих семействах из различных и близких, и далеко отстоящих порядков. Мы уже отмечали листоватые формы в группе слизистых лишайников, но более всего они свойственны высокоорганизованным семействам. У пиреномицетных лишайников листоватые формы известны у *Dermatocarpaceae*, у лихенизированных дискомицетов — в сем. *Nephroma-*

taceae, Pannariaceae, Parmeliaceae, Physciaceae, Teloschistaceae, Umbilicariaceae. У базидиальных лишайников листоватый тип слоевища свойствен *Cora*.

Рассмотрим структурные особенности листоватых лишайников на примере некоторых типов.

Тип *Peltigera*. Слоевище часто очень крупное, может достигать нескольких дециметров в ширину, обычно толстое из-за сильного развития очень рыхлого сердцевинного слоя, состоящего из толстых гиф. В верхней части его размещается зона водорослей, между которыми пробегает, направляясь главным образом кверху, обычно более тонкие, чем в сердцевинном слое, гифы. Выше этой зоны размещается многорядный параплектенхимный верхний коровой слой. Нижний коровой слой отсутствует; вместо него гифы нижней части сердцевинного слоя обычно образуют рыхлый войлочный слой, часто пигментирующийся, вследствие чего нижняя поверхность слоевища бывает окрашена в большей или меньшей степени в бурый до черноватого цвета, редко она бывает светлой, например, у *Peltigera canina*. Среди этой войлочной массы гиф обычно заметна сеть раз-

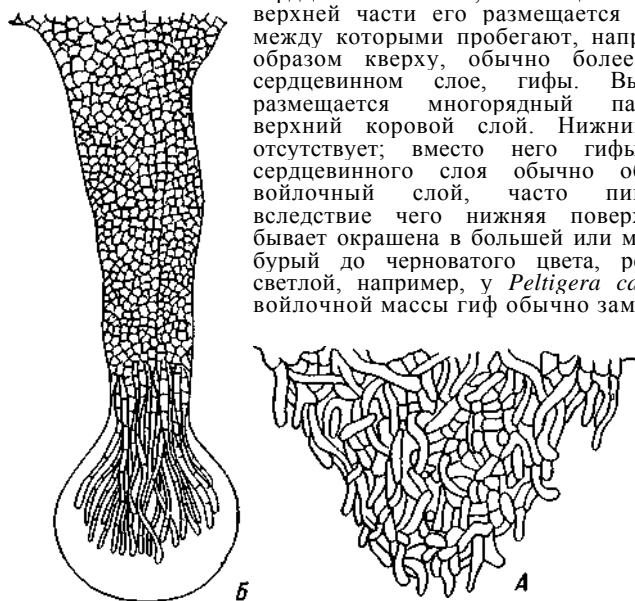


Рис. 41. *Parmelia aspera* Mass. (По Розендалю).

А — начало образования ризины; Б — оформленная ризина с капелькой слизи.

ветвленных, хорошо развитых выпуклых жилок (их часто называют венами), сливающихся в центральных частях нижней поверхности слоевища, [но[^]большой частью заметных на ее периферии. Только у немногих видов, например у *P. malacea*, жилки незаметны или неясны, как например у *P. aphthosa*. Жилки формируются на самых ранних стадиях развития слоевища *Peltigera*, как выяснил Биттер (Bitter, 1899в), вследствие более сильного интеркалярного роста верхней поверхности. Возникающие из-за этого все увеличивающиеся напряжения в плектенхиме нижней поверхности (нижней части сердцевинного слоя) приводят к ее разрывам. Оставшаяся между двумя разрывами плектенхима со временем утолщается и приводит к образованию жилок. От жилок отрастают толстые, зачастую длинные ризины, прикрепляющие слоевище к субстрату. Кроме ризин, у пельтигер от вен отходят пучки длинных гиф, которые глубоко проникают в почву и, по-видимому, в известной мере доставляют питательные вещества лишайнику. На верхней поверхности слоевища у некоторых видов (например, *Peltigera lepidophora*, *P. evansiana*) всегда заметны маленькие изидии. У *P. rufescens* часто образуются, особенно вдоль трещин, в местах с поврежденным коровым слоем по краям долей, а иногда почти по всей поверхности слоевища маленькие чешуйки, которые большинство лихенологов также



Рис. 42. *Parmelia crinita* Ach. Слоевище с ресничками по краю долей.

считает изидиями. Апотеции гемиянгиокарпного типа вначале долгое время покрыты тонким покрывальцем. С дальнейшим ростом апотециев оно разрывается, и обнажается диск. Размножение сводится как к размножению спорами, так в особенности к вегетативному размножению фрагментами, соредиями, изидиями.

Тип *S o l o g i n a*. Основной характер структуры в этом типе сохраняется тот же, что и у *Peltigera*. Заметна некоторая тенденция к редукции слоевища, выражающаяся в том, что у *Solorina spongiosa* слоевище утратило листоватую форму и состоит из бургорчато-чешуйчатых выростов. Верхний коровой слой — многорядная параплектенхима; под ним размещается зона с зелеными или синезелеными водорослями, дальше следует рыхлый сердцевинный слой из тонкостенных гиф, утончающихся в зоне водорослей. Но в отличие от пельтигер нижний коровой слой уже развивается (тоже параплектенхимный), но только под апотециями, которые в отличие от таковых у *Peltigera* образуются не на оттянутых вершинах долей, а углублены в центральной части слоевища; как и у *Peltigera*, апотеции гемиянгиокарпного типа вначале покрыты тонким покрывальцем. Вскоре оно звездчато или зубчато трескается и постепенно исчезает. В слоевище иногда развиваются эндогенные цефалодии.

Тип *Nephroma*. Слоевище типа *Nephroma* близко по форме к рассмотренному выше типу *Peltigera*, но всегда с хорошо развитым параплектенхимным коровым слоем на обеих сторонах; не образует на нижней поверхности ни жилок, ни ризин, прикрепляется ризоидами или гаптерами. Апотеции ресупинатные, т. е. они формируются на нижней поверхности слоевища, на вершине суженных лопастей, а позже поворачиваются на 180°, и диск оказывается, как и у других лишайников, обращенным кверху эпителием. Несколько отличается этот тип также и тем, что многие его представители являются эпифитами, хотя немало видов растет на почве и на мхах. Представителем этого типа является род *Nephroma*.

Тип *Lobaria*. Близок к типу *Peltigera*. К нему относятся листоватые лишайники с мощным крупным слоевищем, не особенно глубоко рассеченным, образующим только лопасти или доли. Одним из наиболее широко распространенных представителей этого типа является *Lobaria pulmonaria*, растущая на стволах деревьев в достаточно свежих и влажных лиственных лесах. У этого вида и у некоторых других лобарий верхняя поверхность с сетчато расположенными мелкими углублениями (лакунами), которым на нижней поверхности соответствуют выпуклости. Верхний коровой слой параплектенхимный. На вертикальных срезах заметно, что он покрыт тонким, бесцветным аморфным слоем. Сердцевинный слой рыхлый, в верхней его части располагается зона водорослей, а книзу от сердцевинного слоя развит параплектенхимный нижний коровой слой, несколько более тонкий, чем верхний. Как и у типа *Peltigera*, апотеции здесь гемиянгиокарпные, но покрывальце обычно на ранних стадиях развития уже разрывается и разрушается (Окснер, 1956). Однако характер прикрепления апотециев совершенно иной — у типа *Lobaria* они всегда сидячие, большей частью сужены при основании и размещаются как по краю, так и по верхней поверхности слоевища, а у типа *Peltigera* они всегда приросшие к вершинам оттянутых долей (лопастей). Прикрепляется слоевище типа *Lobaria* боковым псевдогомфом, а также ризинами и ризоидами.

У представителей типа *Lobaria* нередко образуются цефалодии. Характерно для представителей вида *Sticta* образование цифелл и псевдоцифелл. Средства размножения сводятся главным образом к образованию спор, в меньшей степени к соредие- и изидиеобразованию. Оба сравниваемых здесь типа отличаются также и экологически. Представители типа *Peltigera* произрастают на почве, на мхах. Представители типа *Lobaria* почти исключительно эпифиты. В большом сем. *Stictaceae* насчитывается около 350 видов, и только несколько видов растет на мхах. К рассматриваемому типу относятся многие виды *Lobaria* и *Sticta*.

Тип *Ramelia*. Отличается слоевищем хорошо выраженной листоватой формы, обычно неплотно прикрепляющимся к субстрату ризинами, с лопастями и долями различно (по глубине) вырезанными, краевые участки которых большей частью остаются свободными, не прикрепленными к субстрату и часто поднимающимися кверху. В анатомическом отношении отличается высокой дифференциацией слоевища: оно 4-слойно, одето с обеих сторон параплектенхимным коровым слоем; хорошо развита зона водорослей; сердцевинный слой рыхлый. Образующийся вследствие рыхлости прикрепления слоевища промежутки между ним и корой дерева у разных, относящихся к этому типу форм, несколько дольше сохраняет влагу и, увлажняя слоевище, способствует более длительному процессу фотосинтеза. Кроме того, этот промежуток позволяет использовать органические и неорганические вещества, которые задерживаются в этом ограниченном пространстве. Слоевище у разных относящихся к >тому типу форм отличается очень разнообразно сформированным коровым слоем и пигментированием и бывает усложнено образованием различных органов, как например воздушных пор, псевдоцифелл, разнообразным изменением ризин, образованием прикрепительных пластинок. Нередко наблюдается явление микрофил-

лии. Способность к размножению велика. Оно осуществляется как путем рассеяния спор, так и вегетативного размножения, соредие- и изидиеобразования. Тип включает множество форм. Кроме большинства видов *Parmelia*, к типу относятся некоторые виды *Cetraria*. Тип разнообразен и в экологическом отношении, он охватывает несколько экологических групп.

Тип *Hypogymnia*. Отличается слоевищем большей частью с узкими, часто несколько вздутыми долями, обычно со сплошной полостью в сердцевинном слое, но иногда без нее, без ризин, без ризоидов, прирастающим гифами к субстрату отдельными небольшими участками. Слоевище 4-слойное. Верхний коровой слой обычно многорядный, параплектенхимный, с толстостенными клетками. Оно образован направленными перпендикулярно к поверхности слоевища сросшимися гифами, расчлененными на клетки. Зона водорослей расположена в рыхлом сплетении гиф. Она размещена под верхней и боковыми поверхностями слоевища. Сердцевинный слой рыхлый, с полостью, развивающейся в средней его части, оставляющей лишь самую верхнюю его часть, примыкающую к зоне водорослей и самую нижнюю, соединенную с нижним коровым слоем. Последний также параплектенхимный 2—4-рядный, более тонкий, чем верхний коровой слой, обычно состоит из более округлых в очертании клеток. На нижней или на верхней-поверхности долей нередко образуются в результате недоразвития корового слоя правильной формы отверстия, обычно круглые или овальные. Способность размножения у большинства форм очень велика. Многие из них обычно развивают соредии, реже изидии. У некоторых видов намечается способствующая более успешному рассеиванию соредиев тенденция к образованию ортотропных округло-цилиндрических долей, несущих головчатые сорали. Для видов, отличающихся обильной продукцией соредиев, характерно подавление способности к образованию сумчатых спорангиев, как это можно отметить у многих лишайников других типов. Представители типа: роды *Hypogymnia*, *Menegazzia*.

Тип *Anzia*. По характеру слоевища довольно близок к предыдущему типу. Доли слоевища коротко и обильно разветвлены, в местах разветвлений угловатые, нередко в очертании более или менее треугольные. Слоевище четырехслойное; нижний коровой слой метаморфозирован в губчатое подслоевище, в образовании которого сердцевинный слой не принимает участия (часто обычно указывается обратное). В одних случаях для формирования губчатого сплетения метаморфозирован весь нижний коровой слой, например, у *Anzia colpodes* и тогда кажется, что оно образовано также и из сердцевинного слоя, в других случаях метаморфозирована только внешняя часть его. Формирование губчатого подслоевища происходит следующим образом: у видов *Anzia*, известных у нас на Дальнем Востоке, а вообще распространенных в тропических и субтропических областях Азии, С. и Ю. Америки, Австралии и Океании, из нижнего корового слоя, состоящего из членистых бесцветных гиф, вырастают членистые гифы, окрашенные в темно-бурый цвет: последние разветвляются, анастомозируют между собой и образуют губчатое сплетение из однорядных толстостенных клеток, напоминающее сетку водоросли *Hydrodictyon reticulatum* (рис. 63). У *Pannoparmelia*, как описывает и изображает Дарбишир (Darbishire, 1912), из нижнего корового слоя тянутся выросты гиф не однорядные, а более толстые, в несколько клеток толщиной; выросты у этого рода разветвляются и анастомозируют менее правильно, чем у *Anzia*, и соответственно сеть губчатого сплетения имеет более неправильную форму петель. Губчатое сплетение, особенно из толстостенных клеток, которое в несколько раз превышает толщину слоевища, несомненно способствует более длительному подержанию его во влажном состоянии и тем самым удлинению периода фотосинтеза.

Портер (Porter, 1919) первая заметила, что у широко распространенной у нас *Hypogymnia physodes* на нижней стороне слоевища местами имеется аналог губчатого подслоевища — густо сплетенный войлок гиф, но очень слабо развитый и не образующий сети.

Тип *Umbilicaria*. Охватывает листоватые лишайники со слоевищем 4-слойного строения, с очень массивным, обычно параплектенхимным верхним и нижним коровым слоем, с толстыми, обычно не различимыми, слившимися в одну бесцветную массу оболочками клеток. Прикрепляется центральным гомфом (пупком) к каменистому субстрату. Слоевище бывает моно- и полифильным, нередко наблюдается микрофилия. Внешне довольно однообразные и простые, формы этого типа сильно отличаются друг от друга в отношении внутренней структуры, что в основном зависит от внешних факторов и возраста слоевища. Характер изменений слоевища чрезвычайно различен у разных видов, но почти у всех сильно развит нижний коровой слой, так что у некоторых представителей он по толщине составляет две трети толщины всего слоевища. Для нижней поверхности слоевища многих умбиликарий весьма характерны разрывы нижнего корового слоя, имеющие вытянутую, а у более старых растений овальную форму. Они возникают, как показал Биттер (Bitter, 1899a), в результате более сильного иптеркалярного роста верхнего корового слоя по сравнению с нижним. Возникающие маленькие узенькие трещины в нижнем коровом слое

затем увеличиваются. В перемычках между ними позднее появляются новые трещины, и нижняя поверхность старых растений этих видов вся сплошь покрывается разрывами. Как отметил Фрей (Freu, 1933a), эти разрывы, доходящие до сердцевинного слоя, служат для проведения воздуха к зоне водорослей. Верхний коровой слой над разрывами в результате дальнейшего роста выпячивается в виде выпуклин, а иногда даже в виде пузырей, как например у *Umbilicaria pustulata*, получившей от них свое видовое название. Верхний коровой слой может варьировать от параплектенхимного до палисадного с перпендикулярно вытянутыми к поверхности слоевища утолщенными клетками. Он бывает покрыт аморфным слоем разной толщины. Очень изменчив сердцевинный слой, который у некоторых форм может иногда составлять более половины толщины слоевища. Местами он особенно сильно развивается, что обуславливает образование выпуклостей слоевища.

Формы, составляющие тип *Umbilicaria*, относятся к числу ксеротических. Некоторые представители селятся в нитратических условиях. Энергия размножения их довольно высока. Им свойственны весьма различные формы вегетативного размножения — образование почек, фрагментация, соредие- и изидиеобразование, а также размножение спорами. Последняя форма размножения несколько подавлена — апотеции не всегда образуются в большом количестве, у многих представителей они вообще отсутствуют. Наблюдается тенденция к уменьшению количества спор до 4 и даже до 1. К этому типу относятся представители *Umbilicaria*.

СЛОЕВИЩЕ КУСТИСТЫХ ЛИШАЙНИКОВ

Под кустистыми лишайниками понимают ортотропные формы, сильно разветвленные, реже мало разветвленные яли даже в виде неразветвленных прямостоячих выростов. Слоевище может быть прямостоячим, реже оно простерто по субстрату или свисает со стволов или веток деревьев. Веточки слоевища иногда бывают очень тонкими, почти нитевидными, и тогда свисающие лишайники очень напоминают редкую бороду (некоторые виды *Usnea*, *Bryopogon*, *Ramalina thrausta* и др.).

Кустистая форма свойственна лишайникам многих систематических групп, но чаще всего проявляется у эволюционно более продвинутых представителей семейств дискомицетных лишайников. Хорошо развита она и у наиболее высоко организованных представителей порядка *Caliciales* (порошкоплодных) с плодовыми телами, образующими мазедий, у некоторых родов семейства *Sphaerophoraceae*, в частности у хорошо известных у нас арктоальпийских видов *Sphaerophorus*, у монотипного рода *Acroschyphus* с видом *A. sphaerophoroides*, с сильно дизъюнктивным ареалом (Гималаи—Перу—Мексика) и у мадагаскарского эндемика — монотипного рода *Pleurocybe* (с видом *P. madagascarea*) и т. д.

Кустистые лишайники часто образуют густые дерновинки или подушечки (см. рис. 3). К субстрату кустистые лишайники прикрепляются небольшим участком нижней части слоевища. Это позволяет им путем возможных изгибов веточек в различные стороны занимать наилучшие положения, при которых водоросли оптимально используют свет для фотосинтеза. Фикобионт кустистых лишайников относится главным образом к одноклеточным зеленым водорослям, которые легче всего размещаются двигающимися гифами в любую часть слоевища. Вообще по организационному уровню своего вегетативного тела кустистые лишайники являются высшим этапом развития слоевища у всей группы лишайников. Рост кустистых лишайников в основном верхушечный. Размеры их слоевища очень различны, в среднем от 2—3 см до 30—50 см. Так, псевдоподеции некоторых видов *Stereocaulon*, например *S. pileatum*, не превышают нескольких миллиметров, тогда как веточки некоторых *Roccella* достигают 30 см. Еще крупнее слоевище свисающих нитевидных форм. Так, например, у *Usnea longissima* оно может быть до 7 и даже, по данным Т. Фриза, до 8 м длины. Наряду с такой гигантской формой в огромном роде *Usnea* есть много также прямостоячих форм, не превышающих 1.5—2.5 см вые., как *Usnea hirta* var. *minutissima*, *U. pycnoclada*, *U. simplex*, *U. delicata* (Motyka, 1936—1938).

В слоевище кустистых лишайников либо все веточки более менее одинаковой толщины, либо можно различить один или несколько более толстых стволиков (осей) с веточками первого, второго и т. д. порядков. Различают радиально-кустистые формы и уплощенно-кустистые. Веточки или стволики радиально-кустистых видов изолатеральны, они имеют более или менее округло-цилиндрическую форму и соответственно этому гетеромерное радиальное строение. На поперечном, перпендикулярном длинной оси срезе через такой стволик или веточку видны коровой слой, зона водорослей и сердцевинный слой, размещенные концентрически (рис. 43). Иногда в центре такого среза отсутствуют плектенхимы — там развивается полость, проходящая через всю центральную часть стволика или веточки, которые имеют вид удлиненных, простых

или разветвленных трубочек, как у *Cladonia*. У других радиально-кустистых лишайников стволики имеют плотную структуру, т. е. у них нет центральной полости. У некоторых из них центральную часть слоевища и веточек занимает цилиндр, состоящий из очень плотной плектенхимы (рис. 44).

У уплощенно-кустистых лишайников веточки лентовидные или узкоремневидные, плоские, иногда желобчатые или почти трубчатосвернутые, у одного растения все более менее одинаковые. Если веточки уплощенно-кустистых лишайников сильно утолщаются или очень сужаются, то образуются формы, переходные к радиально-кустистым лишайникам. Этого типа формы встречаются часто у видов *Roccella*, такую форму иногда принимают веточки некоторых рамалин. В роде *Ramalina* одно из направлений развития вообще шло в сторону образования радиальных слоевищ, как например у *Ramalina arabum*, *R. thrausta* и уплощенно-кустистых — у *R. iraxinea*, *R. graeca*, *R. sinensis* и др. У уплощенно-кустистых форм строение веточек дорсовентральное (бифациальное). На поперечном, перпендикулярном длинной оси срезе

через главный сегмент слоевища или веточку коровой слой, зона водорослей, сердцевинный и нижний коровый слой размещены гстеромерно, горизонтально, т. с.

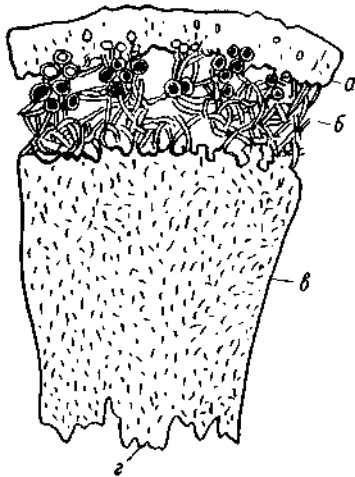


Рис. 43. Участок поперечного разреза через подошву веточки *Cladonia furcata* (Huds.) Schrad. (По Галлоэ).

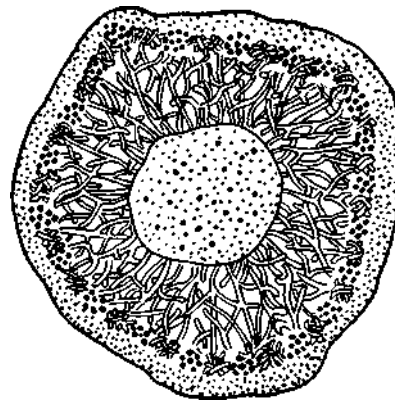


Рис. 44. Поперечный разрез через веточку *Usnea*.

а — коровой слой, б — зона водорослей и рыхлая внешняя часть сердцевинного слоя, в — вид вытянутых по ширине веточки параллельных слоев. Так как строение здесь дорсовентральное, то обычно более различаются верхняя сторона и нижняя. Только у немногих уплощенно-кустистых лишайников (у большинства представителей рода *Ramalina*) и верхняя и нижняя стороны веточек почти неотличимы друг от друга. В связи с дорсовентральностью у уплощенно-кустистых лишайников развивается нижний коровый слой, часто несколько отличающийся от верхнего корового слоя. У многих уплощенно-кустистых форм водоросли не только образуют зону под верхним коровым слоем и по бокам веточек, но более или менее рассеяно встречаются и в нижней части сердцевинного слоя над нижним коровым слоем.

Переходные формы имеются и между уплощенно-кустистыми и листоватыми лишайниками. Их можно указать у *Cetraria* s. lat., где в серии *pinastrae* можно отметить все переходы от листоватого (*C. pinastrae*) до уплощенно-кустистого (*C. tilesii*) слоевища. Часть видов этого рода, такие как *C. crispa*, *C. islandica*, *C. delisei*, представляет прекрасный пример развития уплощенно-кустистого лишайника. Переходы от листоватой к кустистой форме образуют виды *Pseudevernia*. Формы с сильно утонченными на всем своем протяжении веточками, обычно свисающие с веток деревьев, образуют нитевидные слоевища видов *Bryopogon*, *Ramalina thrausta*, *Usnea longissima* и др.

Своеобразную форму, тесно связывающую листоватые лишайники с кустистыми, находим у кладоний. Их горизонтальное слоевище, развивающееся на земле или другом субстрате, у большей части представителей рода является чешуйчатым или

мелколистоватым. От него поднимаются вверх подеции, на которых развиваются апотеции и пикнидии. Подеции бывают простыми или разнообразно разветвленными. Из-за этих ортотропных выростов кладонии относят к кустистым лишайникам. Некоторые лихенологи вслед за Гк называют такой тип слоисто-радиальным (*stratosoradiatus*), так как горизонтальное слоевище у них слоистое, а вертикальные выросты, которые, строго говоря, относятся не к слоевищу, а к стерильной части апотеция, — радиальные.

В качестве представителя уплощенно-кустистых лишайников можно рассмотреть *Cetraria islandica*. Слоевище этой цетрарии (часто называемой исландским лишайником) прямостоячее, довольно высокое, до 10 см вые., редко и более, состоит из довольно узких желобчатых сегментов (их неправильно называют лопастями), отходящих от самого основания слоевища, собранных в довольно рыхлые дерновинки. Желобки сегментов могут быть неглубокими или, напротив, очень вогнутыми, а иногда местами края двух противоположных сближенных сторон срastaются (срастаются их коровой слой), и в этом месте образуется короткая (длина ее зависит от длины срastания) трубка; дальше она снова разъединяется. Края сегментов («лопастей») почти всегда усажены короткими шиповидными черными ресничками. Слоевище дорсовентрального строения. Нижняя поверхность сегментов более светлая с многочисленными белыми маленькими псевдоцифеллами — органами газообмена, имеющими вид черточек, пятнышек, которые развиваются также и в окаймляющем сегменты узком углублении, образованном слегка завернутым назад краем сегмента на всем его протяжении. По строению сегменты 5-слойные: верхний коровой слой, зона водорослей (*Trebouxia*), сердцевинный слой, вторая зона водорослей, состоящая из менее крупных групп клеток *Trebouxia*, и, наконец, нижний коровой слой. Коровой слой образован плотной многослойной прозоплектенхимой. Размножается *Cetraria islandica* вегетативно — фрагментами слоевища и соредиями, а изредка спорами.

Очень многообразен род *Cladonia*, виды которого можно рассмотреть в качестве представителей радиально-кустистых лишайников. У большинства видов *Cladonia* горизонтальное слоевище имеет вид чешуек или небольших листков, только у немногих видов оно бородавчатое, очень рано исчезает, после чего быстро появляются подеции. Листочки и чешуйки горизонтального слоевища 3-слойного строения. Они покрыты верхним прозрачным, бесцветным, почти аморфным толстым коровым слоем, в котором лишь с трудом удается заметить следы клеток гиф, размещенных перпендикулярно к поверхности листка. Утолщенные оболочки клеток крепко спаяны между собой. Возобновление отмирающего и слушающегося корового слоя у кладоний происходит следующим образом. По мере отмирания верхней части корового слоя из верхней части сердцевинного слоя поднимаются гифы и постепенно образуют новые слои корового слоя. За верхним коровым слоем следует зона водорослей (*Trebouxia*), а затем сердцевинный слой, обычно довольно плотный. Нижний коровой слой отсутствует; листоватое горизонтальное слоевище прикрепляется к субстрату гифами ризоидальной зоны сердцевинного слоя — ризиками. Подеции прикрепляются также пучками гиф или редко разветвленным корневидным выростом.

Подеции вырастают с поверхности или с краев листочков горизонтального слоевища и в зависимости от вида кладонии могут быть простыми или разветвленными, прямыми или искривленными, шиповидными, роговидными, тупыми или со сцифами, т. е. на самой вершине бокальчато расширяются и образуют кубки (сцифы), например у *Cladonia pyxidata*, *C. fimbriata*. Кубки у некоторых видов по краю (*C. gracilis* и др.) или из середины (*C. verticillata*, *C. lepidota* и др.) пролифицируют, повторяя образование таких же кубков. Иногда пролификации могут быть повторными, тогда возникают изящные многоэтажные подеции с несколькими расположенными друг на друге кубками (например, *C. verticillata*).

Подеции могут быть одиночными или собранными в дерновинки или густые подушки. Снаружи подеции одеты почти аморфным коровым слоем либо частично или полностью лишены его. Голые, не покрытые коровым слоем подеции встречаются в разных группах кладоний, но особенно характерны они для всех представителей подрода *Cladina*, к которому относятся виды, известные, как «олений мох». За коровым слоем (если он имеется) следует сердцевинный слой, который состоит из двух структурных элементов — из внешнего и внутреннего сердцевинных слоев. Внешний сердцевинный слой часто бывает довольно рыхлым (иногда он почти исчезает), на периферии которого обычно размещается зона водорослей, но некоторые виды лишены ее. Внутренний сердцевинный (или хрящеватый) слой обычно мощно развит (очень редко исчезает), аморфный состоит из гиф, плотно склеенных друг с другом. Гифы эти размещены вдоль подеция, и на поперечном срезе через подеции заметны только их просветы в аморфном хрящеватом веществе.

Водоросли большей частью размещены в зоне водорослей неравномерно, с перерывами и нередко в таких случаях в местах их сосредоточения они вместе с окружающими их гифами образуют разрастания, заметные снаружи на подеции как маленькие,

обычно слегка выпуклые, грязно-зеленоватые бородавочки. На поверхности подцеиив и кубков, а иногда и в кубках у некоторых видов кладоний развиваются чешуйки, увеличивающие ассимилирующую поверхность лишайника.

Чешуйки на подцеиивах и чешуйки горизонтального слоевища во многих работах называются филлокладиями. Употребление термина «филлокладии» для чешуек кладоний (а также стереокаулонов) совершенно недопустимо, так как известно, что филлокладиями называют метаморфозированный стебель, выполняющий функцию листа и служащий для уменьшения транспирации. Чешуйки кладонии (на подцеиивах) и стереокаулонов имеют исключительно фотосинтетическую функцию.

Очень часто у определенных видов кладоний коровой слой в верхней части или сплошь на всей поверхности подцеиива разрушается и всю освободившуюся от него часть подцеиива покрывают соредии.

Работы дез Аббея (des Abbaeyes, 1939) и Ахти (Ahti, 1961) показали важность изучения характера ветвления для систематики подрода *Cladina*.

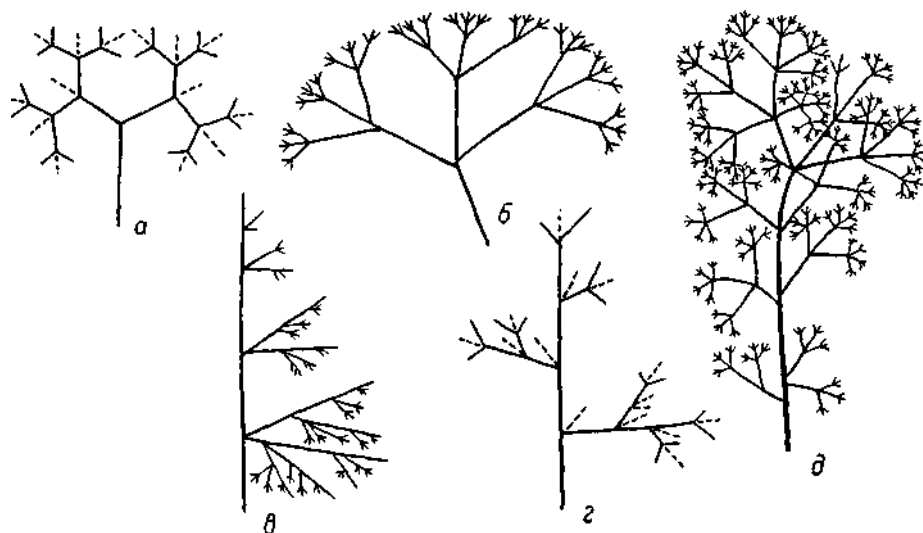


Рис. *45. Некоторые типы ветвления подцеиива видов *Cladonia* подрода *Cladina* (По дез Аббею).

а — дихотомическое тупоугольное, б — равное и в — неравное трихотомическое, г — неравное разностороннее (геликоидное), д — равное политомическое ветвление.

Дез Аббей различает разные типы дихотомического, трихотомического и политомического ветвлений подцеиива (рис. 45).

Ахти (Ahti, 1961) предложил следующую схему типов ветвления.

1. Изотомический (равный) или почти изотомический тип, если главная ось («главный ствол») незаметен или очень мало выразителен в большей части подцеиива:

а) преобладает дихотомия (как у приатлантической североамериканской и кубинской *Cladonia evansii*);

б) преобладает трихотомия (как у андийской центрально- и экваториальноамериканской *C. pohlia*);

в) преобладает тетрахотомия (как у *C. alpestris*).

2. Анизотомический (неравный) тип, если главная ось (главный «ствол») заметна в большей части подцеиива, напоминая симподий:

а) преобладает дихотомия (как у *C. tennis*);

б) преобладает трихотомия (как у *C. impexa*);

в) преобладает тетрахотомия с трихотомией (как у *C. rangiferina*).

Выяснено, что слабо развитые подцеиивы обычно имеют более простой тип ветвления и, наоборот, мощные — тенденцию к более сложному типу ветвления, чем это в общем характерно для данного вида. Более упрощенный тип ветвления свойствен также фертильным (плодоносящим) подцеиивам. Веточки таких растений несколько вздуты. Кроме апикального (вершинного) ветвления, изредка наблюдается также и боковое. Такие адвентивные веточки образуются на подцеиивах в основном в условиях, где скот вытаптывает растительность.

В пазухах подцеилов часто бывают заметны перфорации (дырочки). Они образуются, как показал Вайнио (Vainio, 1897), в результате натяжений, возникающих в соответственных пазухах, когда веточки утолщаются и разрастаются при основании. При равном дихотомическом ветвлении сила натяжения не очень значительна и направлена всегда в противоположные стороны. Пазуха обычно легко выдерживает такие напряжения и почти всегда остается целой. Если перфорация и образуется, то очень постепенно. Натяжения возникают приблизительно в центре пазухи в направлениях к веточкам; понятно поэтому, что при политомии перфорации имеют звездчатую или почти круглую форму (если веточек достаточно много). От количества веточек и характера ветвления, а потому от силы и направления напряжений зависят и иные формы перфорации. Так, при трихотомии перфорации имеют треугольную форму, причем правильно-треугольную, если ветвление правильное, и вытянутую в сторону самой большой веточки, если ветвление неправильное.

В развитии подцеилов заметна определенная закономерность. Очень важные наблюдения Салазкина (1937) показали, что ежегодно образуется новая веточка на вершине подцеиля. Таким образом, каждый год возникает новое междуузлие — «колени» подцеиля и, таким образом, по количеству колен можно подсчитать возраст подцеиля. Колени интеркалярно растут в продолжении 9—13 лет, увеличиваясь в 10—15 раз по сравнению с длиной в первый год. Так, у *C. alpestris* с п-ва Ямал длина первого колена равна в среднем 0.5 мм; на 12-м году, т. е. у 12-го колена, она равна 7.4 мм. Размер колен увеличивается сверху вниз по подцеилю, но до определенного предела, начиная с которого размер колеи остается более или менее одинаковым. Скорость роста каждого колена, как показал Андреев (1954), сначала увеличивается, а затем, достигнув наибольшей величины прироста, начинает уменьшаться. Вообще скорость роста подцеилов кладон неодинакова у разных видов. Она зависит от климатических условий — при большей влажности и продолжительности вегетационного периода прирост подцеилов увеличивается. Скорость роста зависит и от характера растительности в условиях которой растет кладина.

Наблюдения Салазкина дают возможность точно определить скорость роста кладон. Методика определения скорости роста для практической цели — для изучения кормовых запасов ягеля — предложена Андреевым (1952, 1954). Более крупные подцеиля растут, как правило, более быстро. Через 9—13 лет рост колена прекращается, оно начинает отмирать, переходя в полумертвую и мертвую части подцеиля. Такая отмирающая часть подцеиля, в которой длина колена становится постоянной, отличается также и по окраске (обычно она резко темнеет).

В жизни подцеиля Андреев различает три периода. Первый — период накопления прироста (образования подоцпя) — продолжается около 10 лет, колеблясь, в зависимости от вида ягеля и от условий местообитания от 5 до 25 лет. Из наиболее важных в практическом отношении ягелей продолжительность первого периода наибольшая у *C. alpestris*, у которой она составляет 12—14 лет, у *C. sylvatica* (~*C. arbuscula*) — 9—11 лет, а еще более короткая у *C. rangiferina* — 8—9 лет. Второй период, называемый периодом обновления, характеризуется прекращением удлинения живой части подцеиля и образованием мертвого основания. Вместе с тем рост подцеиля не только не прекращается, а, напротив, ежегодно возрастает со скоростью, достигнутой в конце предыдущего периода. Тем не менее ежегодное отмирание нижнего колена полностью снимает увеличение подцеиля за год, достигнутое в результате интеркалярного роста живой части лишайника. Таким образом, количество колен на живой части подцеиля не увеличивается, так как ежегодно в его нижней части отмирает одно колено. Образование плодовых тел нарушает прирост подцеиля, но оно наблюдается на севере очень редко, как отмечает Андреев. Продолжительность периода обновления может быть очень длительной, до 100 лет и больше. Отмирание нижних частей подцеилов приводит к накоплению лишайникового торфа, что влечет за собой постепенное ухудшение условий существования кладоний, наступает третий период — отмирания подцеиля. В продолжении этого периода отмирание подцеиля происходит с большей быстротой, чем во второй период жизни подцеиля.

Размножение кладоний осуществляется главным образом вегетативным путем — фрагментацией, соредиями, крайне редко изидиями (например, *C. scabriuscula*). Размножение спорами имеет подчиненное значение, хотя мало видов, у которых не наблюдалось бы образование плодовых тел и спор. Из способов вегетативного размножения для видов подрода кладина и многих других видов кладоний наибольшее значение имеет фрагментация подцеилов. Кусочки подцеилов легко обламываются в сухую погоду, разносятся на некоторое расстояние и вскоре легко прорастают. Кроме того, фрагменты подцеилов, лежащие на земле, хорошо сохраняются, например, при лесных пожарах, что способствует более быстрому отрастанию ковра кладоний. Установлено, что при размножении путем фрагментации не все обломки одинаково жизнеспособны. Регенерируют лишь обломки верх- * части подцеилов, а обломки нижней части через один-два года гибнут.

Виды кладин ацидофилыш. Кислотность почв в местах произрастания кладин колеблется в пределах pH 3—7, наиболее часто в пределах pH 4—5.5. Лучше развиваются они на сухих почвах, а па более влажных не выдерживают конкуренции с высшими растениями. Хотя виды кладин растут обычно на сухих местах, но выдерживают пересыхание в воздушно-сухих условиях на протяжении только 32—40 недель, значительно уступая в этом отношении эпилитным (например, *Umbilicaria pustulata*) и степным лишайникам (например, *Cladonia convoluta*), которые, по данным Ланге (Lange, 1953), могут выдержать такие условия в течение более 78 недель. Этот же автор указывает, что северные виды кладин выдерживают температуру 77—80° С (в воздушно-сухих условиях) в продолжении получаса. Аналогичные опыты с некоторыми другими видами кладоний, например со степной *C. convoluta*, *C. rangiformis* или с *C. podilum*, показали, что они выдерживали в этих экспериментах 96, 99 и 101° С. При температуре 66° С через 5 час. у *C. mitis* и *C. alpestris* наблюдалось пониженное дыхание. В таких же условиях *Cetraria islandica* сохраняла нормальное дыхание через 8 час. и, наоборот, у лесной *Evernla prunastri* нарушение дыхания наблюдалось уже через 3 часа. Это дает некоторое представление о значении этих показателей также и для понимания некоторых особенностей географического распространения лишайников. Можно думать, что сильный зной летом наших аридных областей является одним из главных факторов, ограничивающих продвижение на юг видов ягеля.

Рассмотрим другого представителя радиально-кустистых лишайников — *Stereocaulon*, виды которого также имеют горизонтальное и вертикальное слоевище. Впервые Вайнио в работе, посвященной филогении кладоний (Vainio, 1880), а затем в своей замечательной монографии, посвященной кладониям всей земли (Vainio, 1887—1894, 1897) обратил внимание на то, что подеции кладоний и вертикальные выросты слоевища стереокаулонов совершенно различны по происхождению. Подеции кладоний, как показал Вайнио (что позднее было подтверждено другими исследователями), представляют метаморфозированный вырост эксципула, являясь частью плодоншения. Выросты стереокаулонов, как оказалось, слоевищного происхождения. В связи с тем что они не гомологичны подециям кладоний, Вайнио предложил для них термин «псевдоподеции». Относительно недавно Лам (Lamb, 1951) показал, что псевдоподеции стереокаулонов могут образовываться в результате удлинения одновременно всех плектенхим (корового слоя, зоны водорослей, сердцевинного слоя), чешуйки горизонтального слоевища или же в результате удлинения лишь базальной части (лишенной водорослей) ее сердцевинного слоя.

Псевдоподеции европейских видов стереокаулонов лишены корового слоя, но у экзотических форм он известен. Как это видно на поперечном срезе через псевдоподеции, в центре его никогда не образуется полость, хорошо развитая в подециях кладоний. Напротив, здесь проходит центральный тяж (центральный цилиндр), в котором можно различить морфологически два хорошо разграниченных слоя, разных по структуре — внешний и внутренний. Внешний слой — внешний цилиндр, обычно хорошо отличается (заметен при помощи лупы) от внутреннего слоя центрального тяжа как по строению, так часто и по окраске (слегка желтоватой), а иногда и иной реакцией па КОН. Внутренний цилиндр состоит из тонкостенных или толстостенных гиф, обычно проходящих параллельно длинной оси псевдоподеция. Они редко бывают склеены между собой, как например у *S. tomentosum*, а обычно рыхло соединены, с межгифовыми промежутками. Поверхность гиф покрыта обычно мелкими, 0.3—0.4 мкм дл., зернышками. Гифы внешнего цилиндра толстые, очень толстостенные, часто плотно склеены между собой, покрыты еще больше, чем гифы внутреннего цилиндра, желтоватыми зернышками, исчезающими при обработке их раствором хлоралгидрата.

Снаружи псевдоподеции многих видов стереокаулонов одеты шерстистым опушением. У одних видов оно очень сильно развито (*S. tomentosum*, *S. alpinum*), некоторые другие виды, напротив, отличаются слабым развитием опушения. Опушение образуется главным образом из бесцветных или светло-сероватых, обычно толстостенных гиф, как правило, более топких, чем гифы внешнего цилиндра и не покрытых зернышками. Гифы опушения переплетаются большей частью без всякого порядка; однако иногда они простираются правильно вдоль или перпендикулярно поверхности псевдоподециев. В опушении нередко задерживаются мельчайшие кусочки почвы, споры, пылинки, отдельные клетки водорослей. Клетки определенных синезеленых водорослей, попадающие в опушение, вызывают, по-видимому, образование у стереокаулонов цефалодиев. Чешуйки являются фотосинтезирующими органами стереокаулонов; в них размещается зона водорослей. Нередко считают, что чешуйки играют значительную роль в вегетативном размножении стереокаулонов, но прямых доказательств очень мало (только для *S. tyroliense* и *S. saxonicum*). Чешуйки чрезвычайно разнообразны по форме, которую часто трудно описать, и потому у разных авторов описание их сильно различается. Вместе с тем они являются одним из важных признаков для классификации стереокаулонов, для определения их видов. У каждого вида че-

шуйки более или менее определенной формы, но настолько изменчивой в деталях, что можно только приблизительно охарактеризовать их основные и переходные формы. Магнуссон (Magnusson, 1926) предложил следующую классификацию чешуек стереокаулонов.

Зернистые — очень мелкие чешуйки, нередко обнаруживающие тенденцию к образованию соредий (у некоторых форм *S. botryosum* и иногда у *S. paschale*).

Бородавчатые — в виде бородавочек, часто в средней части несколько плосковатых, а по краям городчатых (у *S. alpinum*, *S. incrustatum*).

Коралловидные — тонкие, округло-цилиндрические в виде маленьких разветвленных, реже простых веточек (у *S. dactylophyllum*).

Папил лозные — также в виде округло-цилиндрических выростов, сужающихся на вершине (у *S. glareosum*). Этот тип чешуек Фрей (Freu, 1933b), а за ним и некоторые другие лишенологи присоединяют к коралловидным.

Пластинчатые — в виде пластинок, иногда — маленьких листочков, часто несколько округленных и по краю городчатых (у *S. tomentosum*).

Пальчатые — можно сравнить с предыдущим типом, но на них образуются не городчатые вырезы, а столь глубоко разделенные узкие и направленные в разные стороны дольки, что чешуек как таковых обычно и не заметно (у *S. paschale*, *S. tomentosum*, *S. grande*).

Щитовидные — размещены на конце небольшой ножки в виде круглой и плоской чешуйки, иногда в центральной части темные (у *S. vesuvianum*).

Листовые — в виде широкого и довольно плоского маленького листочка. Прекрасно развиты у *S. wrightii*.

Между этими типами чешуек, как уже было сказано, на одном и том же растении имеются многочисленные переходные формы. Так, бородавковидные чешуйки часто переходят в зернистые, коралловидные — в пальчатые. Не выяснено, насколько форма чешуек зависит от влияния внешних условий. Известно лишь, что условия освещения имеют значение для роста чешуек. Важную роль в изменениях формы чешуек играет и состояние водорослей. И все же в основном тип чешуек, как уже было отмечено, для многих видов является совершенно константным признаком. Размещение чешуек на псевдоподиях также часто бывает весьма постоянным, но вместе с тем оно связано и с формой роста стереокаулонов. Так, на псевдоподиях, растущих дерновинками, чешуйки размещены главным образом в верхней их части (например, у *S. botryosum*), и постепенно исчезают в нижней, возможно, потому, что условия для ассимиляции в нижней части дерновинок значительно ухудшены. На одиночно растущих псевдоподиях чешуйки размещены по всей длине их равномерно, на простертых — лишь на верхней стороне и иногда так обильно, что лишайник кажется накипным у некоторых форм. У некоторых видов в нижней части псевдоподиев всегда развивается один тип чешуек, а в верхней части — другой.

Анатомическое строение чешуек, как правило, однообразно. Они покрыты норovým слоем, далее следует зона водорослей и сердцевинный слой.

Цефалодии развиты почти у всех видов, растущих у нас видов рода *Stereocaulon*, их нет только у *S. (Leprocaulori) microscopicum*. Обычно они развиваются на псевдоподиях, но у *S. condensatum*, *S. nanodesi*, *tyroliense*, *S. pileatum* образуются в основном на горизонтальном слоевище. Обычно в цефалодиях определенного вида может быть один из видов синезеленых водорослей — *Stigonema* или *Nostoc*, однако у некоторых видов (*S. grande*, *S. paschale*, *S. vesuvianum* и др.) в одних цефалодиях может быть *Stigonema*, в других на этом же растении — *Nostoc*. Кроме того, как указывал уже Фриз (Fries, 1866), а затем подтвердили другие исследователи, даже в одном и том же цефалодии, хотя и редко, могут встречаться разные формы синезеленых водорослей. Цефалодии, содержащие *Stigonema* (*Stereocaulon condensatum*, *S. paschale*, *S. pileatum*, *S. vesuvianum* и др.), обычно более крупные, хорошо заметны, темно-коричневые, оливковые или бурые с фиолетовым оттенком, при основании часто сужены, образуя маленькую ножку. Поверхность большей частью бородавчато-зернистая. Цефалодии с *Nostoc* (например, у *S. alpinum*, *S. incrustatum*, *S. tomentosum*) не так заметны, погружены в шерстистое опушение, голубовато- или синезеленые, полушаровидные, часто плосковатые с широким основанием и более или менее опушенные.

Значительная константность внешнего вида и определенность корреляционных связей, особенно в связи с усложнением форм спор и характером чешуек, придают цефалодиям большое таксономическое значение в роде *Stereocaulon*. Джонсон (Johnson, 1938) устанавливает три типа цефалодиев у *Stereocaulon*: шаровидный — цефалодии почти сидячие, иногда погруженные, часто незаметные, полушаровидные или почти шаровидные, маленькие, редко превышают 1 мм шир., крупные, собраны в округлые сероватые или буроватые кучки; кистевидный (ботриозный) — цефалодии часто на ножках, по форме напоминают кисть винограда, одного цвета с псевдоподием, сероватые или сизоватые, обычно довольно крупные, 2—4 мм в диам.; ямчатый (скробикюлятный) — цефалодии обычно на ножках, булабовидно-шаровидные, как правило

ямчатые или бороздчатые, с тонкими завитками, одного цвета с псевдоподециями, беловатые до пепельного цвета, часто крупные, 1—7 мм в диам. и многочисленные. Лам предлагает для третьего типа название «мешковатый тип», так как не все цефалодии ямчатого типа покрыты ямками. Все эти типы хорошо отличаются также и анатомическими признаками. Третий тип особенно резко отличается от остальных типов по структуре корового слоя. Между шаровидным и кистевидным типами цефалодиев наблюдаются постепенные переходные формы. Цефалодии шаровидного и отчасти кистевидного типов свойственны подроду *Stereocaulon*, распространенному в основном в Голарктике, тогда как мешковатые (ямчатые) и отчасти кистевидные свойственны подроду *Holostelidium* с экзотическими видами.

Размножаются виды стереокаулона главным образом вегетативно, путем фрагментации, очень редко соредиями, по-видимому, редко спорами. Чаще других образуют сорали диффузного типа, реже головчатые или губовидные. Но следует иметь в виду, что отнесение соралей стереокаулонов к установленным Дю Рие типам условно, так как ни в один из этих типов они не укладываются полностью и образуют множество переходных форм. У некоторых видов сорали в известной мере выполняют функцию ассимилирующих органов, например, у *S. microscopicum*. У этих видов фотосинтетическую функцию выполняют своеобразные соредиевидные зернышки, которые нельзя отличить от соредий, по которым вместе с тем только с натяжкой можно отнести к соредиям, так как они прочно соединены с псевдоподециями, не отделяются от них и не могут выполнять функции легко рассеивающихся диаспор.

СЛОЕВИЩЕ СЛИЗИСТЫХ ЛИШАЙНИКОВ

Под слизистыми понимают такие лишайники, слоевище которых разбухает при увлажнении, приобретает обычно характер студня или желе и становится слизистым, а в сухих условиях вновь возвращается к твердому и хрупкому состоянию. В сухом состоянии слизистые лишайники, как правило, имеют темное или черное накипное, чешуйчатое, листоватое или иной формы слоевище, приобретающее обычно при смачивании черную, оливково-зеленую или грязно-зеленую окраску. При разбухании слоевище слизистых лишайников способно удерживать много воды (в 20—30 раз больше собственного веса). Фикобионтом слизистых лишайников всегда является синезеленая водоросль. По этой причине во многих системах слизистые лишайники объединяются в порядок *Cyanophilales*.¹¹ Однако слизистые лишайники представляют чрезвычайно гетерогенную группу, которой в качестве порядка не может быть места в филогенетической системе.

Группа слизистых лишайников включает около 750 видов, т. е. составляет приблизительно 3% числа всех известных лишайников. Была высказана догадка, что сравнительно небольшое число слизистых лишайников по сравнению с остальными группами может объясняться либо более поздним вовлечением синезеленых водорослей грибом в образование лишайника, либо тем, что захват синезеленых был менее успешным для лишайников, чем захват зеленых водорослей (Smith, 1921).

Очень трудно наметить резкую границу между слизистыми лишайниками и остальными, слоевище которых не приобретает при смачивании студенистой консистенции.

Фикобионт группы слизистых лишайников относится к различным родам синезеленых водорослей, для клеток которых очень обычны слизистые образования («желатина»), частью в результате ослизнения оболочек, частью в качестве продукта выделения содержимого клетки. До последнего времени лишайнологи были твердо уверены в том, что слизистые лишайники наличием слизи (желатины) обязаны водорослям. Однако в последние годы установлено, что значительно большая часть массы желатины этих лишайников продуцируется грибом. Это удалось выяснить, так как желатина ностока (являющегося фикобионтом значительной части слизистых лишайников) и желатина грибов сильно отличаются химически и структурно.

Особенно интересны в этом отношении исследования Мозер-Роргофер (Moser-Rohrhofer, 1965). Как известно, на границе двух субстанций, различно преломляющих свет, видны бекешевские световые линии (Frey-Wyssling, 1959; Moser-Rohrhofer, 1965). Изучая желатину слизистого лишайника *Collema*, Мозер-Роргофер обнаружила бекешевские линии, что дало ей возможность отличить слизь гриба от слизи ностока

¹¹ Некоторые лишайнологи прошлого столетия обозначали этот порядок как *Phycolichenes* — название, которое, по-видимому, впервые ввел Массалонго (Massalongo, 1855). Как *Cyanophilales*, так и *PhycoUchenes* обнимали группу лишайников несколько более широкую, чем только слизистые. Сюда входили все лишайники, имеющие в качестве фикобионта синезеленую водоросль.

и выяснить степень участия в образовании слизи водорослей и гриба.¹² В этом Мозер-Роргофер помогли поляризационно-оптические исследования, которые также позволили разделить слизь востока (оптически изотропную) и слизи гиф (оптически анизотропную). Слизь в большей части слоевища обычно бесцветна, но у поверхности его, особенно в верхней части бывает окрашена в бледно-желтоватый или буроватый цвет. В нижних частях (у плагиотропных форм) слизь, если и бывает окрашена, то лишь слегка.

На формирование слоевища у слизистых лишайников значительно более, чем у других групп, сказывается морфогенное влияние синезеленых водорослей. Это объясняется тем, что клетки водорослей в слизистых лишайниках имеют либо очень плотные или толстые оболочки, иногда последовательно включенные друг в друга, либо собраны в колонии и т. п. В любом случае они представляют значительно большие трудности для разделения их гифами и для последующего проталкивания их двигающимися гифами в те участки, где они больше всего нужны, чем у лишайников с фикобиотом, относящимся к зеленым водорослям. Кроме того, гриб слизистых лишайников, по-видимому, значительно менее активен, чем у форм с зелеными водорослями или у таких высокоорганизованных форм с синезелеными водорослями, как многие *Lobaria*, *Nephroma*, *Peltigera* и др., у которых гриб разъединяет клетки колонии ностока и разносит их в определенную зону водорослей. Однако морфологические особенности фикобионта оказывают определяющее влияние на формирование внешнего вида слоевища только низкоорганизованных слизистых лишайников. Слоевище этих форм по общим очертаниям и цвету мало отличается от слоевища содержащейся в нем водоросли в ее свободном, нелихепизированном состоянии и скорее напоминает водоросль, пораженную грибом.¹³ У представителей более развитых слизистых лишайников заметно возрастает морфогенное влияние гриба на формирование их слоевищ при определенной роли водоросли. До последнего времени формообразующее значение водорослей у слизистых лишайников сильно преувеличивалось. Считали, что синезеленые водоросли полностью определяют форму у подавляющего большинства синезеленых лишайников.¹⁴ Однако экспериментальные исследования, которые поставил с целью выяснения этого вопроса лучший знаток и монограф рода *Collema* Дегелиус (Degelius, 1954), внесли некоторые уточнения. Влияние гриба на формообразование даже в этом роде, приводившемся всегда в качестве примера лишайника, внешняя форма которого определялась будто бы исключительно водосток, не уступает (кроме самых примитивных форм коллемы) влиянию водоросли. Последняя определяет в значительной мере только общую форму и цвет; что же касается консистенции, то она, как мы уже упоминали выше, в значительной степени также обусловлена и грибом. Гриб определяет основные детали общего вида, размеры слоевища, явление лобации (формирование лопастей) и изидиеобразование. При этом сила гриба, трансформирующая колонию ностока даже в пределах рода *Collema*, изменяется от вида к виду.

¹² Интересно, что в местах прилипания гиф к слизи водорослей гриб не образует слизи.

Именно так это представлял себе и А. де Бари (de Bary, 1866), полагая, что слизистые лишайники либо плодоносящие формы *Nostocaceae* и *Chroococcaceae*, до сих пор рассматриваемые как водоросли, либо водоросли, принимающие форму *Collema*, *Ephebe* и т. д. при поражении их аскомицетами.

К мысли о некоторой связи между слизистыми лишайниками и синезелеными водорослями приходили уже давно. Так, Вентена (Ventenat, 1794) считал, что *Collema* — это тот же *Nostoc*, но несколько измененный. Кассини (Cassini, 1817) высказывал сомнения, не является ли *Nostoc* уродливой стерильной формой *Collema*, полагая, что нормальным растением является его фруктифицирующая форма. Три года спустя альголог Агард (Agardh, 1820) сообщил о своих наблюдениях над *Nostoc*, претерпевавшем метаморфозы будто бы до образования фертильного состояния — *Collema limosum*. К подобным выводам приходил и Флотов (Flotow, 1850) в своих наблюдениях над *Gloeocapsa* и *Ephebe pubescens*. Сакс (Sachs, 1855), который наблюдал различные стадии развития *Collema* и *Nostoc* и даже описывал проникновение бесцветных нитей (гиф) в слоевище *Nostoc*, что казалось ему похожим на заражение водоросли паразитным грибом, сделал в конце концов нелепый вывод, что бесцветные нити (гифы) продуцируются клетками водорослей.

В таком смысле высказывались крупнейшие специалисты в этой области. Нинбург (Nienburg, 1926) делит лишайники на две группы: те, у которых формоопределяющим фактором являются водоросли, и те, у которых формоопределяющим фактором является гриб. Фюнфштюк (Fünfstück, 1926) считает, что форма слоевища слизистых лишайников, за немногими исключениями, определяется водорослью. По мнению Гейтлера (Geitler, 1932), многие слизистые лишайники, даже из числа более высокоорганизованных, очень близки по форме к *Nostoc*, который и является у них формообразующим фактором.

По форме роста слоевища слизистые лишайники повторяют ряд типов, с которыми мы уже познакомились у неслизистых лишайников. Так, мы различаем здесь лишайники накипные — зернисто-бородавчатые (некоторые виды *Pyrenopsis*, *Pyrenopsidium*), чешуйчатые (некоторые виды *Leptogium*), карликово-кустистые (*Synalissa* и еще более отчетливо *Lichina*, *Peccania*), далее нитевидные или нитевидно-кустистые (*Thermutis*) и листоватые формы (*Jenmannia*, некоторые виды *Leptogium*, *Collema*, *Coccocarpia*, *Hydrothyria* и др.) — Мы не будем подробно разбирать эти формы, знакомые нам по группе неслизистых лишайников.

Что касается анатомического строения слоевища слизистых лишайников, то в отличие от остальных групп оно часто совершенно не соответствует простоте его формы.

Примером одного из простых в анатомическом отношении слизистого лишайника с хорошо развитой внешней формой слоевища, может быть представитель рода *Collema* — вид, изредка встречающийся у нас в Закарпатье, — *C. nigrescens*. Слоевище у него крупное, в несколько сантиметров в диаметре, листоватое, довольно округлое, лопастное, часто с зернистыми изидиями, темно-оливковое до буроватого, относительно тонкое, около 0.1—0.15 мм толщ. (в увлажненном состоянии), с многочисленными апотециями. Растет обычно на коре лиственных деревьев (особенно кленов, рябин, ясеней, осин), изредка на скалах. На всем вертикальном срезе его слоевища видны гомемерно расположенные, несколько укороченные трихомы *Nostoc* и гифы, также проходящие между трихомами по всей толщине среза в относительно перпендикулярных друг другу направлениях. Преобладают гифы, размещающиеся попеременно пластинки слоевища, меньше гиф проходит параллельно поверхности слоевища, эти последние заметны в основном в средней части среза. Гифы не образуют здесь плектенхимы, по иногда ближе к поверхности слоевища они слегка ветвятся; здесь же заметно некоторое увеличение количества трихомов ностока. Это создает уплотнение наружного слоя, однако о коровой слое у *C. nigrescens* говорить не приходится. Строение слоевища этого вида отличается от строения слоевища ностока только наличием проходящих в нем гиф гриба и более плотной консистенцией, обусловленной главным образом уплотнением слизи гриба и увеличением количества его гиф.

У слизистых лишайников в одном и том же семействе можно встретить роды, а в пределах последних и виды, различного уровня эволюции, со слоевищем от низко организованного до значительно более дифференцированного и развитого. Примером может служить семейство *Pyrenopsidaceae*, насчитывающее десятка полтора крайне гетерогенных родов.¹⁵ В качестве примера примитивного в анатомическом отношении вида может быть рассмотрен представитель этого семейства *Pyrenopsis pulvinata* с накипным зернисто-чешуйчатым слоевищем. Фикобиоптом его является *Gloeocapsa*.¹⁶ Гифы гриба этого лишайника уже изменяют, хотя еще сравнительно мало, водоросль, пронизывая ее колонии в виде рыхлой сети и разделяя на отдельные небольшие группы или местами даже на одиночные клетки. Поэтому в общем *P. pulvinata* по форме слоевища довольно близка к колониям *Gloeocapsa*.

У *Phylliscum demangeonii* (из этого же семейства) слоевище черное зернисто-накипное или почти пластинчатое, в виде маленьких розеток, растущее на скалах и прикрепляющееся центральным пупком. Как и у *Collema nigrescens*, слоевище *Ph. demangeonii* находится еще на самом низком организационном уровне в отношении своей анатомической структуры. Однако на вертикальном срезе его можно уже отличить срединную часть с крупными, более рыхло расположенными клетками *Chroococcus* и части, прилегающие к верхней и нижней поверхностям с более оживленно делящимися и более мелкими клетками этой же водоросли. Между клетками *Chroococcus* во всех направлениях пробегает более или менее равномерно размещенные гифы гриба. Такое распределение водорослей производит впечатление более плотного покровного образования, хотя коровой слой как таковой отсутствует (рис. 94).

Несколько более высоко развитый покровный слой (по еще не коровой) известен у южноамериканского лишайника *Jenmannia goebelii* из сем. *Pyrenopsidaceae* с листоватым, но глубоко и неправильно рассеченным слоевищем, прикрепляющимся пупком к субстрату. Анатомическое строение его характеризуется гомемерным размещением водорослей (*Gloeocapsa*) и соответственным прохождением гиф, но в средней части слоевища гифы проходят более или менее параллельно, а по направлению к верхней и нижней поверхности они загибаются, направляясь перпендикулярно к последней. и ветвятся, образуя уплотненную структуру, в которой клеток водоросли также значительно больше, чем в срединном слое.

¹⁵ Уже обращалось внимание на то, что семейство это требует фундаментального систематического пересмотра. Установлено оно на весьма формальном признаке, в основном на характере водоросли (Окснер, 1956).

¹⁶ Лишайники с фикобиотом *Gloeocapsa* были объединены Форсселлом (Forssell, 1883) в группу *Gloeolichenes*, — название, часто встречающееся в лихенологической литературе второй половины XIX — начала XX в.

Наибольшей высоты анатомическая структура пиренопсидовых достигает у олиготипного рода *Forssellia* (известного на известняках и доломитах в Средней и Южной Европе) с накипным, ареолированным или зернистым слоевищем, покрытым сверху параплектенхимным коровым слоем. Во внутреннем слое, книзу от корового, проходят рыхло размещенные, ветвистые гифы. У *Forssellia* намечается слабая гетероморфность, состоящая в том, что водоросли (*Gloeocapsa*) расположены не равномерно, а главным образом в верхней и нижней части внутреннего слоя.

Что касается распространенного в Средиземноморье и Средней Европе рода *A nema*, у которого все слоевище насквозь однообразно параплектенхимное, то возникают большие сомнения в принадлежности этого рода к пиренопсидовым (Окснер, 1956).

Следует отметить, что формирование настоящего корового слоя всегда осуществляется грибом.

У более высоко дифференцированных видов рода *Collema* образуется ложный коровой слой. Дегелиус (Degelius, 1954) в монографии этого рода показал, что иногда вершины гиф (концы их у поверхности слоевища) могут булабовидно, почти шаровидно или неправильно утолщаться или очень коротко ветвиться, образуя более короткие клетки. В одних случаях вершины гиф не достигают поверхности желатинизированного слоевища, в других, постепенно растворяясь, теряются в его желатине. Часто верхняя и нижняя поверхности несколько различаются. У некоторых видов с более дифференцированной структурой вершины гиф, вырастающие за нижнюю поверхность, могут образовывать ризоиды и очень простого типа ризины.

Дегелиус различает у образующих коровой слой слизистых видов настоящий коровой (cortex) и ложный коровой слой (pseudocortex). Первый, постоянный по всем слоевищу, имеет вид одного или, реже, нескольких слоев однообразных, правильно развитых клеток, резко отличных от других «внутренних» клеток. Псевдокортекс неправильно развит, непостоянен (заметен только на отдельных участках, главным образом на нижней поверхности слоевища), состоит из различного числа слоев и неясно ограничен от клеток внутренней части слоевища. Дегелиус различает примитивный ложнокоровой слой с клетками, не образующими непрерывного слоя, и более редко встречающийся типичный ложнокоровой слой, образующий непрерывный слой клеток. Между этими типами существуют переходные формы.

У видов рода *Leptogium*, очень близкого к роду *Collema*, тоже очень разнообразные формы роста слоевища: от накипного, зернисто-бородавчатого, чешуйчато-лопастного карликово-кустистого до наиболее частого листоватого. У последнего анатомическая дифференциация наиболее высока, всегда налицо образование настоящего корового слоя на верхней или на обеих сторонах слоевища и притом всегда параплектенхимного типа. Коровой слой чаще всего однослойный, реже двуслойный. В образовании одно- и двуслойного корового слоя можно видеть уже намек на формирование гетеромерного слоевища.¹⁶ Иногда все слоевище насквозь становится параплектенхимным. На вертикальном срезе через слоевище *Leptogium tremelloides* видно (рис. 46 Б), что в образовании корового слоя участвует гриб, а водоросль отнесена только к широкой средней части, где трихомы ностока распределены тоже неравномерно — их больше в верхних и нижних слоях и меньше в срединном, что приближает этот лишайник к гетеромерному типу. Многие виды лептогиев отличаются уже постоянным развитием ризоидов. Различная степень анатомической дифференциации позволила Цальбрукнеру (Zahlbruckner, 1907) использовать ее (вместе с другими морфологическими признаками) в систематике рода и выделить в нем ряд секций, которые некоторыми считаются самостоятельными родами: *Pseudoleptogium* (рис. 46, В) со слоевищем, только сверху покрытым коровым слоем, а снизу ограниченным более уплотненными, горизонтально проходящими гифами, *Leptogium* (рис. 46, Б) со слоевищем, покрытым с обеих сторон однослойным параплектенхимным коровым слоем, *Homodium* (рис. 46, Г) со слоевищем, насквозь параплектенхимным, и *Mallotium* (рис. 46, А) со слоевищем, с обеих сторон покрытым однослойным параплектенхимным коровым слоем, а с нижней стороны еще с густым покровом ризоидов.¹⁷

Нитчатые слизистые формы лишайников тоже отличаются простотой анатомического строения. Особенно несложно строение *Thermutis velutina*. Фикобионтom этого лишайника является синезеленая водоросль *Stigonema*, которая только снаружи равномерно, но рыхло оплетена гифами гриба, не образующего какого бы то ни было обособленного корового слоя. Рост лишайника определяется ростом *Stigonema*. Вершина

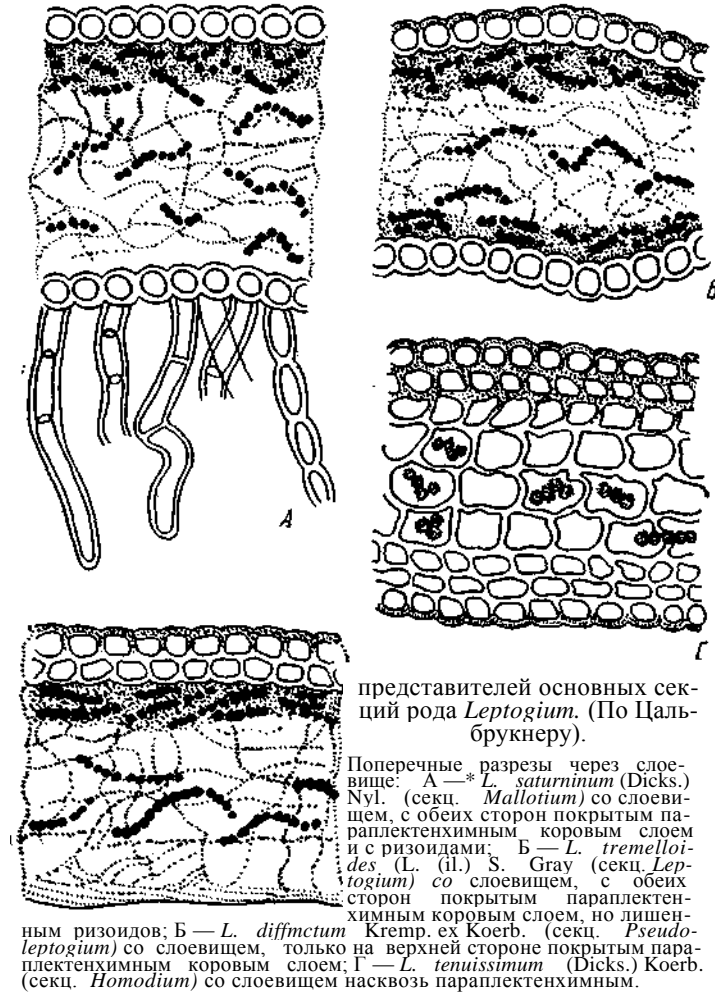
¹⁶ Впрочем, как правильно отметил Нинбург (Nienburg, 1926), гомеомерное и гетеромерное слоевища понимаются лихенологами далеко не одинаково. Фюнфштюк (Fünfstück, 1907), например, относит, как и мы, виды *Leptogium* к гомеомерным формам, а Рейнке (Reinke, 1895) те же лишайники считает явно гетеромерными.

¹⁷ Приведены только те секции рода *Leptogium*, которые встречаются в Евразии.

СЛОЕВИЩЕ СЛИЗИСТЫХ ЛИШАЙНИКОВ

нити водоросли заканчивается более или менее полушаровидной клеткой, которая в результате поперечных делений отцеляет дисковидные клетки книзу. Так как гриб отстает в росте от *Stigonema*, то клетки ее в верхушечной части нити всегда свободны от гриба. Гифы его не образуют разветвлений, проникающих глубоко внутрь к водорослям, не разделяют их клетки, а тесно оплетают нить снаружи. Ветвление лишайника, таким образом, определяется ветвлением нитей *Stigonema*.

Рис. 46. Строение слоевища



Горный карликово-кустистый слизистый лишайник *Ephebe pubescens*, образующий плотные оливково-черноватый подушечки на влажных или часто заливаемых водой выходах горных пород, отличается хотя и схожим с предыдущим видом по характеру, но несравненно более высоко организованным анатомическим типом. Фикобионт здесь тоже *Stigonema*, но морфогенное влияние гриба сказывается на лишайнике гораздо сильнее. Гриб здесь также оплетает снаружи нить *Stigonema*, но, будучи более активным, чем у *Thermutis*, образует внутри нити ответвления гиф, которые, несмотря на толстые оболочки водоросли, отделяют группы клеток друг от друга. В старых частях слоевища *Ephebe pubescens* клетки водоросли бывают полностью отделены одна от другой, и если бы не связь этой части слоевища с вершиной *Ephebe*, то скорее можно было бы признать в фикобионте клетки *Chroococcus*, чем *Stigonema*. Так же мало похожи друг на друга верхушки лишайника и старые части его слоевища. В молодых

частях слоевища водоросли занимают центр нити, охваченный снаружи гифами, а в старых клетки оттеснены к периферии, а центр нити занимают гифы, плотно срастающиеся и создающие зачаток центрального пучка

КОРОВОЙ СЛОЙ

Коровой слой (кора) лишайников по своему строению, плотности, окраске резко отличается от других слоев и структур слоевища, что стоит в связи с выполняемыми им функциями. Прежде всего он выполняет роль защитного слоя — предохранение водоросли от чрезмерного освещения. Этому очень способствует отложение в коровой слое особенно большого количества различных лишайниковых веществ. Поэтому он менее прозрачен и бывает окрашен в зависимости от окраски лишайниковых веществ в серый, сизый, коричневатый, бурый, оливковый, желтый, оранжевый, красноватый и другие цвета.

Кроме того, как увидим ниже, коровой слой выполняет и механические функции, особенно у кустистых форм. В связи с этим гифы, образующие коровой слой, крепко сцементированы между собой выделяемой ими желатиной.

Многие вслед за Цукалем (Zukal, 1895) утверждают до настоящего времени, что коровой слой предохраняет лишайники от быстрого и сильного испарения. Однако, как указывает Блюм (1965а, 1965б) на основании собственных исследований и многочисленных литературных данных, эти представления экспериментально не обоснованы. Лишайники относятся к числу пойкилофитов, т. е. к растениям, которые не могут регулировать свой водный режим. Проведенные Блюмом исследования показали, что лишайники не имеют специальных структур, которые играли бы существенную роль для защиты от сильного испарения.

На слоевищах большинства листоватых и лентовидно-кустистых лишайников коровой слой развивается с обеих сторон, и плектенхимы, образующие его, по своей структуре часто очень сходны (ср., например, верхний и нижний коровой слой у представителей *Lep togium a* у темноцветных пармелий, па что обратил внимание еще Розендаль (Rosendahl, 1907), у многих других видов *Parmelia*, *Xanthoria*, у многих папнариевых и др.). Они отличаются только некоторыми дополнительными органами, волосками, особыми порами, ризипами и пр. Однако иногда даже у высокоорганизованных лишайников верхний и нижний коровые слои имеют различное строение. Так, например, у *Parmelia conspersa* верхний коровой слой образован вздутыми клетками с толстыми оболочками сросшихся разветвленных и прямостоящих верхушек гиф, исходящих из зоны водорослей. Нижний же коровой слой — параплектенхимный, с округлыми и сросшимися клетками. Отметим еще, что никогда на нижнем коровой слое лишайников не образуется аморфный (некральный) слой, который иногда неправильно именуется «кутикулой», часто хорошо заметный на верхнем коровом слое у многих лишайников. Обычно нижний коровой слой резко отличается от верхнего по окраске; гифы его часто бывают окрашены темно-коричневыми или черноватыми пигментами. Нередко у различных лишайников, особенно у представителей сем. *Physciaceae*, на верхнем коровом слое бывает заметен белый налет (gruina), который является либо дериватом эпипекрального слоя, либо отложением карбонатов и оксалатов.

Только у немногих листоватых или кустистых лишайников нижний коровой слой полностью отсутствует, как у *Anaptychia*, *Peltigera* и др. Редко, как например у *Lobararia pulmonaria*, нижний коровой слой отсутствует местами, и па довольно больших участках обнажается сердцевинный слой, защищенный только субстратом, к которому прижато слоевище.

У радиально-кустистых лишайников веточки со всех сторон одеты совершенно идентичным по структуре коровым слоем.

У листоватых лишайников, которые рыхло и не всей нижней поверхностью прикрепляются к субстрату, развивается коровой слой также и с нижней стороны слоевища. Чем сильнее слоевище поднимается над субстратом, тем более оно нуждается в укреплении. В простых случаях таким укреплением служит толстый коровой слой. Более совершенным укреплением слоевища являются специальные механические плектенхимы.

В образовании механических плектенхим, когда при закономерном размещении их достигается наибольший результат с наименьшей затратой строительного материала — принцип Швенденера (Schwendener, 1874), лишайники продвинулись дальше, чем нелихепизированные грибы. У последних механические плектенхимы известны в мицелиальных тяжах домовых грибов, в различных склероциях. Прекрасно развита механическая плектенхима в плодовых телах высших грибов, которые так же, как и слоевище кустистых и листоватых лишайников, далеко выносятся над субстратом, например у трутовиков, агариковых грибов.

Если у лишайников специальные механические плектенхимы не развиваются, то в таком случае у листоватых и кустистых лишайников коровой слой становится очень плотным и часто образует прочную клеточную плектенхиму, обычно с очень толстыми оболочками клеток. Нередко, впрочем, у листоватых лишайников, требующих менее прочного укрепления корового слоя, развивается и тонкостенная параплектенхима с утолщенными оболочками клеток только самых наружных слоев. Иногда клетки так плотно смыкаются друг с другом, что между ними не остается промежутка. Обычно хорошо развитый параплектенхимный коровой слой многослоен, например, у видов родов *Umbilicaria*, *Dermatocarpon*, *Endopyrenium*; у лишайников же с топким слоевищем, плотно прилегающим к субстрату, он может быть однослойным. Такой однослойный коровой слой Розендаль (Rosendahl, 1907) описал для некоторых темноцветных пармелий.

Иногда вся многослойная параплектенхима состоит из нежных тонкостенных гиф. Тогда клетки ее плотно прижаты друг к другу и на вертикальном срезе такая пара-

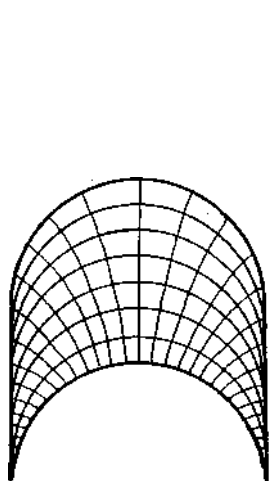


Рис. 47. Схема прямоугольно-тракторного размещения гиф в слоевище. (По Швенденеру).

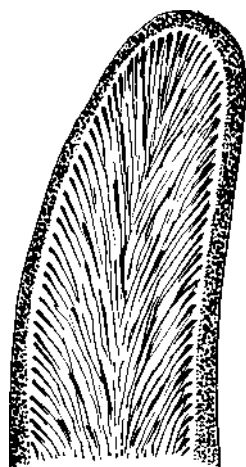


Рис. 48. Вертикальный разрез через верхушку веточки *Lichina pygmaea* (Lightf.) Ag. (По Швенденеру).



Рис. 49. Поперечный разрез через ризину *Parmelia* sp. (По Розендалю).

плектенхима представляется в виде тонкостенной многоугольной сети. В отдельных случаях, например, у некоторых представителей рода *Umbilicaria* (в секции *A nhracinae*) все слоевище сверху донизу представляет гомогенное плотное сплетение или равномерно параплектенхимную структуру, например, у *Umbilicaria spodochroa* var. *lappo-nica*. В таком случае приходится условно ограничивать коровой слой на основании каких-либо даже самых мелких морфологических признаков и даже на основании бурой окраски оболочек клеток (Freu, 1933a).

У некоторых лишайников, особенно у кустистых форм, где коровой слой часто является основой укрепления слоевища, клетки параплектенхимного корового слоя так сильно срастаются друг с другом, а оболочки их у старых растений настолько утолщаются, что просветы и первоначальные границы клеток становятся незаметными или кажутся точками и коровой слой представляет сплошную хрящевидную массу. Часто, например у *Usnea*, *Cladonia*, между гифами, составляющими их, откладывается прозрачное хрящеватое вещество, крепко цементирующее гифы. Однако, как показали Моро (Moreau F. et Mme, 1925), питание клеток еще долго остается возможным. Они обнаружили, что просветы клеток в таком типе корового слоя у *Parmelia acetabulum* связаны между собой тонкими плазмодесмами.

Образование и процесс развития корового слоя изучен еще недостаточно. Как показал Швенденер (Schwendener, 1860, 1868), расположение гиф в верхушке роста слоевища у большинства листоватых и кустистых лишайников очень близко к системе ортогональных (прямоугольных) траекторий, т. е. гифы изгибаются в слоевище таким образом, что подходят к поверхности его более или менее под прямым углом. Пример этого

размещения гиф схематично показан на рис. 47. Такая структура известна как фонтанный тип и у многих красных водорослей. Она четко заметна, например, на вертикальном разрезе через вершину веточки *Lichina* (рис. 48). Поперечный разрез через ризиду *Parmelia* (рис. 49) позволяет понять, каким образом в результате ветвления и переплетения перпендикулярно направленными к поверхности ризиды гиф образуется параплектенхима. Рисунок показывает, что увеличение поверхности у кустистых (а также и у листоватых лишайников) происходит не только за счет роста вершины (края поверхности и т. д.), но и за счет интеркалярного роста гиф. Отсюда становится понятным, что коровой слой на поверхности слоевища содержит больше гиф, чем их поступает в него из сердцевинного слоя.

Кроме параплектенхимного, у листоватых и кустистых лишайников встречается еще два типа структур корового слоя: волокнистый и палисадный.

Если при развитии корового слоя не имеют места переплетение и интеркалярный рост, то из ортогонально-траекторного размещения гиф возникает, как хорошо показал Нинбург (Nienburg, 1926), палисадная структура, которая в чистом виде известна только у следующих родов кустистых лишайников: *Sphaerophorus*, *Thamnia*, у многих родов семейства рочеллевых — *Combea*, *Reinkella*, *Roccella* и др., а также у видов

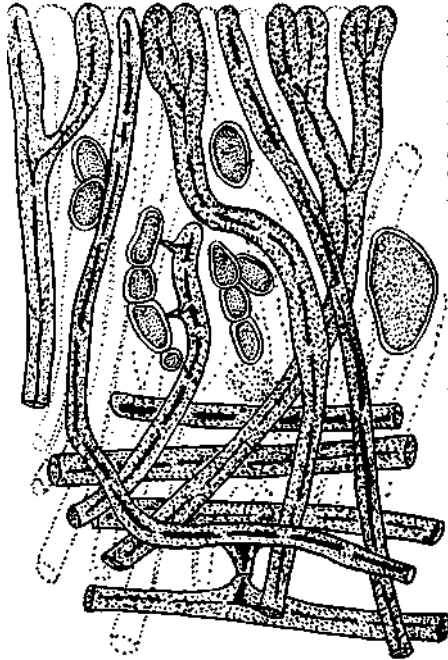


Рис. 50. Радиальный продольный разрез через коровой слой, зону водорослей и верхнюю часть сердцевинного слоя *Roccella fuciformis* DC. (По Дарбиширу).

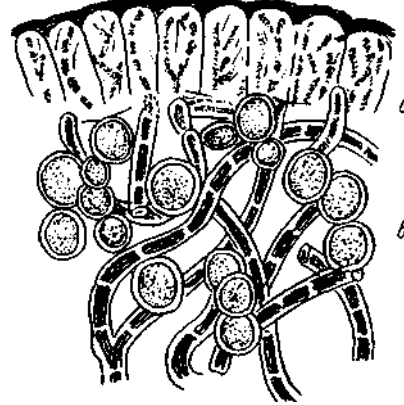


Рис. 51. Поперечный разрез *Sphaerophorus globosus* (Huds.) Vain, через коровой слой (а) и зону водорослей (б). (По Смит).

Dirina (из сем. *Dirinaceae*) с накипным слоевищем. Наиболее четко палисадная структура развита в коровой слое *Roccella* (рис. 50). Здесь прекрасно видно, как гифы, образующие коровой слой, сгибаются и под прямым углом направляются к поверхности веточки слоевища. Большинство гиф разветвляется здесь, лишь некоторые остаются неразветвленными. Вершины основных гиф (первичных) и их разветвлений расположены параллельно в одной плоскости и образуют действительно типичную палисадную структуру. У других родов картина несколько затемняется. У *Sphaerophorus* (рис. 51), например, стенки гиф корового слоя очень утолщены и границы между первоначально проникшими сюда участками гиф остаются заметными, а возникшие здесь веточки (т. е. вторичные вершины гиф) сливаются между собой. Такое слияние и последующее разветвление слившихся клеток приводит иногда к развитию параплектенхимной структуры (Zukal, 1895).

Таким образом, палисадная структура корового слоя образуется так же, как и рассмотренная нами прежде параплектенхимная, но не всякая параплектенхимная структура этого слоя, как мы увидим далее, образуется из ортогонально-траекторного типа расположения гиф.

Волокнистая структура¹⁸ в противоположность двум предыдущим развивается не из ортогонально-траекторного размещения гиф. Здесь гифы, образующие коровой слой, расположены не перпендикулярно, а параллельно поверхности слоевища. У радиально-кустистых форм, например у *Usnea*, они тянутся параллельно поверхности вплоть до вершины веточки, где гифы сгибаются дуговидно (рис. 52). Волокнистый тип лучше всего изучен и показан Швенде пером (Schwendener, 1860) именно на веточках *Usnea*. На поперечном срезе через молодые участки близкие к вершине гифы корового слоя кажутся круглыми, а на продольном срезе видно, что они начинают делиться поперечными перегородками на маленькие клетки, затем разветвляются (рис. 53) и наконец частично сливаются и переплетаются друг с другом. В конце концов здесь также может возникнуть в коровой слое параплектенхимная структура, по уже не ортогонально-траекторного происхождения. На продольном и поперечном срезах через коровой слой более старых участков веточек *Usnea* наблюдается картина, очень напоминающая ту, которая отмечалась для корового слоя ортогонально-траекторного происхождения — гифы в беспорядке сливаются или переплетаются.



Рис. 52. Продольный разрез через веточку *Usnea*. (По Смит).

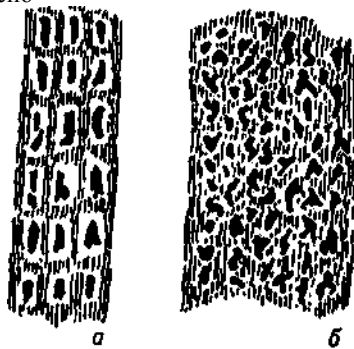


Рис. 53. Тангентальный продольный разрез через кору *Usnea barbata* (L.) Wigg. em. Mot. на разных расстояниях (а, б) от верхушки ветки. (По Швенденеру).

рядке сливаются или переплетаются. Таков коровой слой у некоторых других кустистых лишайников (*Bryopogon*, *Cornicularia*); в молодых частях слоевища он волокнистый, а в более старых — параплектенхимный. У других близких родов, а также у *Anaptychia*, *Alectoria*, *Teloschistes* и *Usnea longissima* всегда развивается коровой слой только волокнистой структуры.

Тот или иной характер корового слоя не всегда присущ роду в целом. Гю (Hue, 1911) первый обратил внимание на то, что у всех видов *Solorina* коровой слой параплектенхимный, в то время как *S. octospora* отличается волокнистым типом.

Кроме только что рассмотренного поверхностного роста корового слоя, последний нарастает еще и в толщину, причем довольно сильно. Однако при беглом осмотре корового слоя молодых и старых частей слоевища большой разницы в толщине незаметно. Изучая структуру более толстого корового слоя, можно заметить, что чем ближе к поверхности, тем мельче становятся клетки и их просветы. Самые наружные клетки мертвы. Часто между ними отлагается цементирующее их вещество, нередко темного цвета. Этот внешний слой мертвых клеток (аморфный слой) подвергается процессу эрозии, слущиванию при действии ветра, температурных изменений, дождя и пр. Вместе с этим процессом идет непрерывное возобновление аморфного слоя за счет постепенного отмирания нижележащих живых коровых клеток. С другой стороны, происходит противоположный процесс нарастания новых живых клеток корового слоя

¹⁸ Данный тип корового слоя Гау (Howe, 1912) назвал простым, но этот термин мало распространен в лишайниковой литературе.

в результате вставания из зоны водорослей новых делящихся перегородками живых гиф. Как показал Швенденер (Schwendener, 1863), на слоевищах *Umbilicaria* процесс роста в толщину может, по-видимому, быть очень значительным. Он обратил внимание на то, что в старых участках корового слоя много отмерших клеток водорослей, и, таким образом, можно думать, что с течением времени большая часть прежней зоны водорослей постепенно оказывается в коровой слое. Сама же зона водорослей непрерывно возобновляется из клеток водорослей нижней своей части.

Возобновление корового слоя чешуек горизонтального слоевища *Cladonia* происходит несколько иначе. Здесь зона водорослей никогда не продвигается вверх, а некоторые гифы, лежащие между водорослями, растут вверх, многократно ветвятся и, пробиваясь между отмирающими участками корового слоя, заменяют их. Такой тип

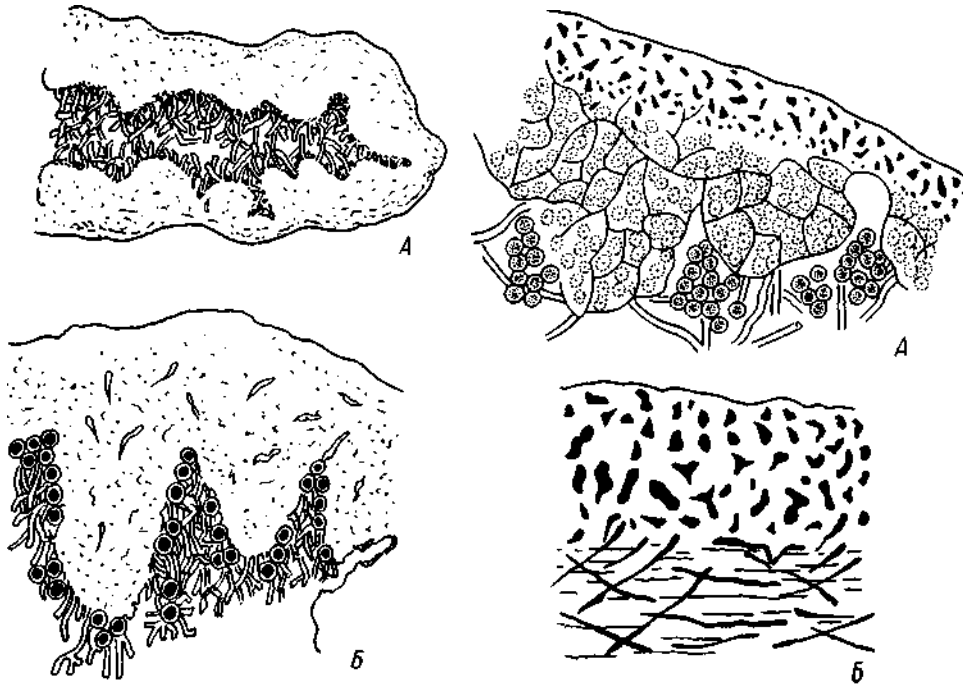


Рис. 54. *Ramalina scopulorum* Ach.
(По Галлоэ).

А — вертикальный разрез через слоевище;
Б — то же с большим увеличением.

Рис. 55. *Ramalina jarinacea* (L.) Ach. Поперечный (А) и продольный (Б) разрезы через коровый слой и механическую плектенхиму. (По Брандту).

возобновления корового слоя, как полагает Нинбург (Nienburg, 1926), по-видимому, широко распространен у листоватых и кустистых лишайников.

Механические плектенхимы корового слоя. Почти у всех кустистых лишайников с радиальным строением коровой слой имеет одинаковую структуру. Он остается не особенно толстым, но его внутренние участки, граничащие с зоной водорослей, преобразуются часто в стереомные образования, укрепляющие слоевище. У некоторых представителей рода *Ramalina*, как показал Брандт (Brandt, 1906), такие стереомные образования имеют вид различной толщины столбообразных тяжей, вдающихся глубоко в сердцевинный слой и состоящих из склерозированных гиф, иногда во много раз превышающих толщину неизменной части корового слоя (рис. 54). Иногда они могут, например у *Ramalina strepsilis*, пересекать всю центральную часть слоевища, и таким образом тяжи, образованные на одной стороне веточек рамалины, сливаются с тяжами противоположной стороны. Стереомные тяжи у молодых растений сравнительно легко отличаются под микроскопом от собственно корового слоя, так как веточки имеют по длине волокнистую структуру, тогда как собственно коровой слой образован параплектенхимой с очень толстостенными клетками. Просвет их постепенно все более суживается, так что у старых растений клетки при небольшом увеличении имеют вид точек в сплошной хрящеватой массе оболочек. На поперечном разрезе через веточку

собственно коровой слой представляется в виде клеток с неразличимыми оболочками слившихся в гомогенную хрящеватую массу, а тяжи — в виде продырявленных групп клеток — это просветы клеток стереомных тяжей, тянущихся вдоль длины веточек (рис. 55).

У некоторых видов, как у *Ramalina fraxinea*, тяжи часто (но не всегда) мало заметны у молодых растений, а у более старых они уже хорошо развиты.

Кустистые лишайники с дорсовентральным строением корового слоя отличаются различной структурой, а иногда, как например у *Anaptychia ciliaris*, нижний коровой слой и вовсе отсутствует.

К стереомным образованиям листоватых лишайников и именно у умбиликарий можно отнести так называемые балки — утолщенные, выпуклые и очень мощные тяжи, образованные главным образом элементами корового слоя, радиально расходящиеся от пупка к периферии, иногда почти через все слоевище. Своеобразным каркасом несомненно служат и ребра, образующиеся на верхней поверхности слоевища некоторых

представителей *Umbilicaria*, у *U. proboscidea*, *U. cylindrica*. В формировании ребер, возникающих в виде складок

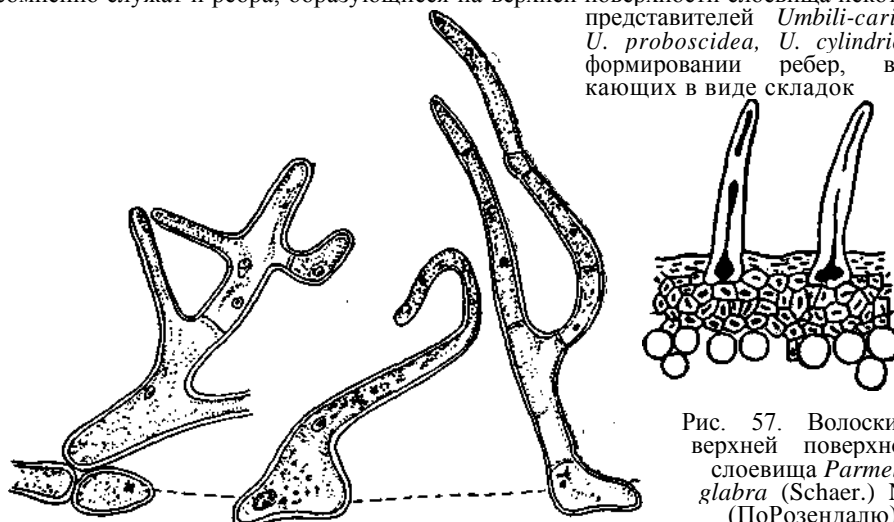


Рис. 56. Волоски на верхней поверхности слоевища *Peltigera canina* (L.) Willd. (По Морю).

Рис. 57. Волоски на верхней поверхности слоевища *Parmelia glabra* (Schaer.) Nyl. (По Розендалю).

верхней поверхности, одинаковое участие принимает как коровой, так и сердцевинный слой, а также зона водорослей. Таким образом, их нельзя отнести к механическим образованиям только корового слоя. Кроме механической они играют известную роль в увеличении ассимиляционной поверхности.

Выросты корового слоя. На верхней поверхности слоевища листоватых лишайников, в противоположность нижней, встречается мало выростов корового слоя. В основном это волоски (трихомы), каждый из которых берет начало от одной из клеточек плектенхимы. Они могут быть простыми или разветвленными, прямыми или разнообразно изогнутыми. На верхней поверхности слоевища некоторых видов *Peltigera* волоски покрывают иногда довольно большие участки, но в более старых частях они исчезают, как правило, довольно рано, вероятно, главным образом в результате влияния внешних климатических факторов или отпадают при смене клеток верхнего корового слоя. Волоски у *Peltigera* обычно разделены поперечными перегородками на 2—3 (4) клетки, редко они одноклеточны. Почти всегда видна связь волоска с производящей его клеткой параплектенхимы корового слоя, причем он сохраняет толщину клеточной оболочки (рис. 56). Волоски у пельтигер очень изогнуты в разные стороны, обычно ветвятся и часто анастомозируют друг с другом, образуя тонкое и редкое войлочное опушение в виде налета, сохраняющееся дольше в защищенных местах слоевища. Чаше, чем войлочное опушение, у определенных форм развивается паутиноистое опушение. Развитие волосков в большем или меньшем количестве или отсутствие их обуславливает различную степень матовости или блеск слоевища, что используется как систематический признак; так, у *P. horizontalis* или у *P. polydactyla* волосков очень

мало и слоевище у них блестящее, у *P. rufescens* их много, и иногда они образуют беловатые пятна на матовом слоевище этого вида. У *P. aphthosa* и *P. variolosa* волоски развиваются больше по краю слоевища, и они обеспечивают захват водорослей при образовании цефалодиев.

Очень немного волосков развивается на верхней поверхности также и у *Nephroma resurpinatum*.

У некоторых темноцветных пармелий Розендалем (Rosendahl, 1907) были описаны маленькие, бесцветные волоски на верхней поверхности слоевища, главным образом в ближайших к краю его участках; очень рассеянно они встречаются и на старых участках, а также по краю апотеций. Волоски возникают в результате разрастания отдельных клеток параплектенхимы верхнего корового слоя. При основании волоска клетка шире остальных клеток и имеет большой просвет. Разрастаясь, клетка волоска пробивает верхний аморфный (пекральный) слой и вытягивается, делясь в виде небольших, обычно заметных только при сильных увеличениях бинокюляра бесцветных дву-, трехклеточных выростов с толстой оболочкой (рис. 57). У *Parmelia glabra* единичные волоски бывают заметны и на нижней поверхности. У *P. verruculifera* волоски вырастают на соральях, т. е. не на коровой слое.

Органы прикрепления. Нижнюю поверхность слоевища волосковидные выросты покрывают значительно чаще, чем верхнюю. Эти выросты — ризоиды — не являются органами абсорбции, а лишь довольно прочно прикрепляют слоевище к субстрату. Они представляют одно- или многоклеточные нитевидные выросты, обычно не разветвленные, с вытянутыми в один ряд клетками. Ризоид образуется из одной клетки параплектенхимы нижнего корового слоя (рис. 40). Кроме того, у пельтигер от жилок нижней поверхности отходят ризины, наиболее распространенные прикрепительные органы листоватых, редко кустистых лишайников.¹⁹ Ризины очень различны по окраске и форме; они имеют вид коротких толстых волосков, а у некоторых лишайников комковаты или плоскооваты (*Umbilicaria*), от беловатого до черного цвета. Они могут быть простыми и разветвленными. Ветвятся они под некоторым углом к своей длинной оси, редко почти под прямым углом (оттопыренные ризины) или сильно ветвятся на вершине, на кончиках (кисточковидные ризины). Общий характер их (форма, цвет) у некоторых видов весьма константен, а потому имеет в этом случае систематическое значение и используется как видовой признак.

У видов рода *Umbilicaria* ризины возникают чаще всего из сильно вздутых ареол (ареоловидных участков) нижней поверхности слоевища, которые берут начало от нескольких слитных клеток корового слоя и сильно разрастаются. Связь между ареолами и ризиками у них вообще очень тесная, и у некоторых видов ризины и бородавчатые ареолы часто заменяют друг друга: то в большом количестве развиваются ризины, то превалируют бородавчатые ареолы. Значительно реже, например у *U. virginis*, ризины возникают из клеток совершенно гладкого нижнего корового слоя.

Обычно ризины имеют округло-цилиндрическую форму, но у *U. proboscidea*, *U. cylindrici*, *U. virginis* они плоские, особенно при основании. Это объясняется различными причинами. У *U. cylindrica* ризины с самого начала возникают как узкие плоскооватые бахромки по краю слоевища, затем слоевищный край растет дальше, и они оказываются на нижней поверхности. Что касается *U. virginis*, то здесь ризины плоскооваты потому, что они образованы из многих ризин, соединенных в ряд, как отмечает Фрей (Freu, 1933a).

Начало изучению развития ризин положил Швенденер (Schwendener, 1860), выяснивший, что они возникают из разрастания многих смежных внешних клеток параплектенхимы нижнего корового слоя. Они образуются по всей нижней поверхности или ограничены некоторыми ее участками. Розендаль (Rosendahl, 1907), изучавший развитие ризин у темноцветных пармелий, выяснил, что на толстостенном параплектенхимом нижнем коровой слое прежде всего возникает небольшое возвышение, целый ряд смежных клеток которого разрастается в гифы, тесно срастающиеся друг с другом. Самые крайние гифы ризины делятся поперечными перегородками и образуют параплектенхимную кору вокруг находящегося внутри ее тяжа гиф, который составляет сердцевину ризины (см. рис. 49). На вершине ризины гифы ее разъединены в виде кисточки и часто бывают погружены в капельку слизи, которая, как полагают, обеспечивает более быстрое и крепкое прикрепление ризины к субстрату. В других случаях гифы кончика ризины не имеют слизи и прикрепляются к субстрату как присоски. Нередко несколько ризин соединяются слизью вершин, образуя более мощный орган прикрепления. Иногда образуется так называемая прикрепительная пластинка

¹⁹ Ризины известны, по данным Дарбишира (Darbishire, 1897), также и у накипного лишайника *Varicellaria rhodocarpa* (из сем. пертузариевых), имеющего нижний коровой слой (даже более мощный, чем верхний), состоящий из двух, редко местами трех горизонтальных рядов клеток с более толстыми оболочками клеток, чем в верхнем коровом слое.

из гиф кончика ризины, которые остаются сросшимися между собой, но при этом вершины их сильно распластываются, разрастаясь радиально по субстрату (рис. 58). Прикрепительная пластинка может образовывать бахромчатые края (рис. 59).

У многих листоватых лишайников, в частности почти у всех представителей рода *Parmelia* с приподнимающимися лопастями и у многих видов *Physcia*, *Umbilicaria*, ризины не достигают субстрата; Рейнке (Reinke, 1895) назвал их воздушными ризинами. Они обычно темные, такого же цвета, как и ризины, часто с беловатыми кончиками, простые или, реже, разветвленные, короткие, около 1—3 мм длины. Разветвления ризин отходят под разными углами. Это несколько облегчает их прикрепление к различным по характеру поверхности субстратам.

У некоторых лишайников ризоиды, а особенно сильно ветвящиеся ризины и воздушные ризины, образуют густое опушение в виде рыхлого войлока. Это войлочное

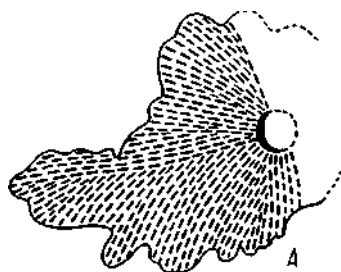


Рис. 58. *Parmelia subaurifera* Nyl. (По Бахманну).

А — прикрепительная пластинка, вид снизу; Б — ризина и прикрепительная пластинка в продольном разрезе.

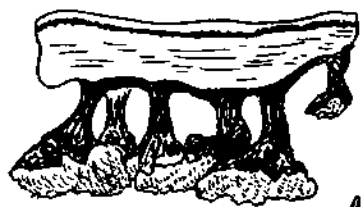


Рис. 59. Ризины различных видов лишайников. (По Галлоэ).

А — *Parmelia caperata* (L.) Ach.; вертикальный разрез через участок слоевища с ризиками, на конце которых образованы прикрепительные пластинки. Б — *Parmelia acetabulum* (Neck.) Dub.; участок нижней поверхности слоевища с ризинами и образованными на них бахромчатыми прикрепительными пластинками.

опушение бывает густым, мягким, реже жестковолосистым, всегда несравненно более развитым, чем войлочное опушение на верхней стороне слоевища.

У многих лишайников, в особенности на вершине слегка приподнятых лопастей, ризины редуцируются до небольших бородавочек. В таких случаях наблюдаются все переходы от бородавочек к маленьким и наконец к нормально развитым ризинам.

Наличие ризин и их распределение используется у некоторых родов (например, для некоторых секций рода *Parmelia*) как систематический признак. Так, например, у части видов секции *Hypotrachyna* на нижней стороне слоевища по краю лопастей образуются только бородавочки, у видов секции *Melaenoparmelia* ризины хорошо развиты, но очень рассеяны, у представителей секции *Xanthoparmelia* низ слоевища покрыт хорошо развитыми ризинами до самого края лопастей, а у видов *секауи* *Amphigymnia* ризины в центре хорошо развиты, а в широкой полосе по краю лопастей отсутствуют.

К воздушным ризинам близки реснички (или цилии) в виде толстых, утончающихся к вершине (к кончику) волосков, простых или редко разветвленных, растущих главным образом в горизонтальном направлении по краю слоевища (часто на границе между верхним и нижним норовым слоем) или по краю апотециев (рис. 60, см. также рис. 43). От воздушных ризин они по внешнему виду легко отличаются большей толщиной и длиной (они достигают 1 см длины и больше) и сохраняют окраску верхней поверх-

ности слоевища, образуются цилии пучками сросшихся гиф. Редко они бывают луковичнообразно утолщены при основании (например, у некоторых видов пармелий, как *P. abstrusa* и др.). Цилии отсутствуют у накипных лишайников и свойственны только высококоразвитым листоватым и кустистым формам.

К ресничкам близки фибриллы (некоторые их не различают). Это выросты корового слоя в виде тоненьких боковых веточек (как правило, более длинных, чем реснички), расположенные на веточках *Usnea* и отходящие от них почти перпендикулярно. Они полностью сохраняют окраску веточек *Usnea*. Хорошо известны реснички *Anaptychia ciliaris*, обусловившие видовое название этого лишайника. При длительном контакте с каким-либо плотным и неподвижным субстратом²⁰ реснички образуют на своей вершине прикрепительную пластинку и с ее помощью крепко прирастают к нему. Такие воздушные (редко подземные) органы прикрепления Сернандер (Serlander, 1901) предложил называть гаптерами. Они настолько прочно прикрепляют лишайник к субстрату, что его нельзя оторвать, не повредив слоевище.

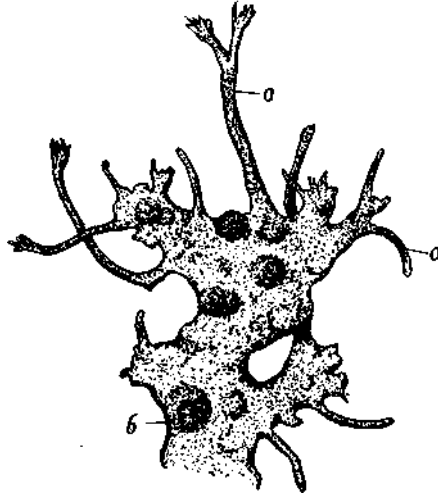


Рис. 60. *Anaptychia ciliaris* (L.) Koerb.

о — реснички по краю долей слоевища; б — пикнидии.

В местах образования прикрепительной пластинки или иного типа присоединения (гаптеры) иногда возникает новый центр роста прикрепившегося лишайника. В то же время участки, лежащие под гаптерой, нередко отмирают, и таким образом из прикрепившегося лишайника возникает новое самостоятельное растение, часто изменяющее, как указывает Сернандер, свою экологию. Так, например, *Cetraria islandica* (растущая, как правило, на почве), прикрепившаяся к коре нижней части дерева и потерявшая связь с землей, формально становится эпифитом. Точно такое же явление наблюдается и у видов *Cladonia*, *Cornicularia* и других эпигейных (наземных) растений, которые становятся формально эпифитами, после того как прикрепляются гаптерами к кустарничкам и другим плотным растениям и теряют непосредственную связь с землей.

У некоторых лишайников гаптеры могут иногда возникать почти из любых участков слоевища (в которых гифы более или менее рыхло соединены и обладают достаточно активным ростом), долго находящихся в соприкосновении с каким-либо объектом — корой дерева, куском древесины, мхами, соседними лишайниками и пр. Гифы, пришедшие в контакт с таким объектом, разрастаются, ветвятся, проникают в его более глубокий (у лишайников — в сердцевинный) слой и образуют прочно прирастающие и уплотненные прикрепительные пластинки. Нередко гаптеры образуются между участками одного и того же слоевища. Наиболее часто гаптеры встречаются у таких кустистых лишайников, как *Cladonia*, *Alectoria*, *Ramalina*, *Cetraria*, *Cornicularia*, *Usnea*, *Evernia*. У *E. prunastri* наблюдались гаптеры в верхней части веточек в виде темных бородавочек с красновато-бурыми клетками. У *Letharia (Evernia) vulpina* гаптеры между веточками того же самого слоевища образованы пучками темно-бурых, на вершине своей бесцветных гиф.

Реснички по краям лопастей многих видов *Cetraria*, обычно несущие на вершине пикнидии, после рассеяния пикноконидий развивают гаптеры чаще всего на своей вершине, а иногда на любом месте. Гаптеры могут формироваться из недоразвитых пикнидии. Подобные гаптеры образуются из пикнидии также и у многих кладоний, особенно видов подрода *Cladina*. Такие гаптеры развиваются в виде кисточки темных (до черноватых) гиф.

Многие виды подрода *Cladina* (и некоторые другие с крупными подециями, как, например, секция *Unciales*), образующие такие кисточки гиф вместо пикнидии, выделялись в особую систематическую форму «setigera» (*Cladonia rangiferina* f. *setigera*, *C. tenuis* f. *setigera*, *C. impexa* f. *setigera* и др.). Однако исследования, проведенные недавно Шаде (Schade, 1957), заставляют с большим вниманием отнести как к этим формам, так и к некоторым верхушечным гаптерам у кладоний, которые, по-видимому,

²⁰ Есть указание, что, по-видимому, и трение между соприкасающимися лишайником и другим субстратом может обуславливать образование гаптер.

в большей своей части представляют тератологические образования как реакцию лишайника (микобионта) на поранения веточек кладоний личинками клещей.²¹ За тератологическое происхождение таких пучков гиф говорит и то, что в подавляющем большинстве случаев они встречаются не на наружных подетиях дерновинок, а размещены внутри дерновинок и подушек.

Однако, кроме таких тератологических образований, имеются также и гаптеры, несомненно возникшие в результате длительного контакта различных участков слоевищ. Исследования Шаде по-новому освещают дальнейшее развитие таких верхушечных гаптер. При длительном контакте частей различных слоевищ возникающее раздражение вызывает врастание гиф сердцевинного слоя обоих лишайников во взаимно противоположные соприкасающиеся участки. Особенно наглядно и убедительно это врастание гиф именно сердцевинного слоя у представителей кладоний (подрода *Cladonia*), которые не имеют корового слоя. Таким образом, нужно внести существенную поправку в принятое определение гаптер, так как далеко не все они являются производными корового слоя. Некоторые из гаптер полностью или в значительной мере являются образованиями сердцевинного слоя.

Гаптеры образуются также и на чешуйках (листочках) горизонтального слоевища, например у *Cladonia foliacea*, *C. convoluta*, *C. ceratophylla* и др., а у некоторых кладоний, как *C. foliacea*, *C. verticillata* var. *cervicornis*, *C. gracilis* и др., также и по краю сциф. Такие же гаптеры, особенно показательные можно наблюдать, например, у *C. neg-*

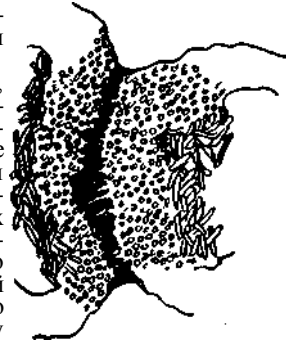


Рис. 61. Коровая гаптера между участками слоевища одного и того же вида *Dactylina* sp. (По Галлоэ).

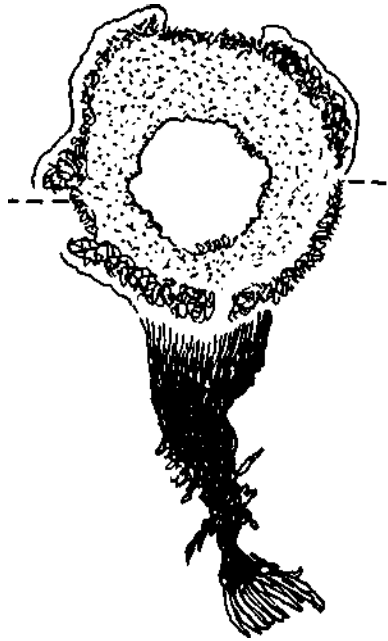


Рис. 62. Корневидная гаптера *Cladonia furcata* (Huds.) Schrad. (По Галлоэ).
Прерывистой линией отмечен уровень почвы.

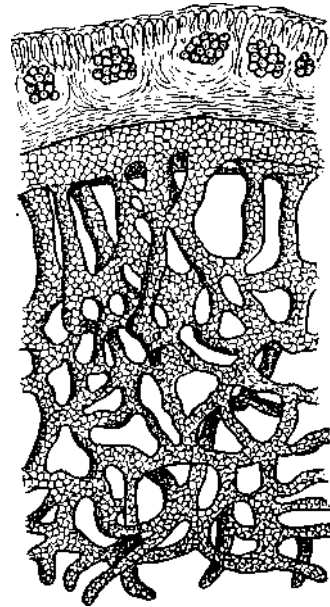


Рис. 63. *Anzia darbishireana* Zahlbr. Вертикальный разрез через участок слоевища и губчатое сплетение. (По Дарбиширу).

ticillata f. *penicillata*, где они очень многочисленны, разветвлены, имеют вид пучков и образуют массивный черный бордюр по краю сциф. При помощи гаптер чешуйки го-

²¹ Личинки клещей или их экскременты можно часто встретить близ таких выростов. Собранные Шаде личинки, по предварительному определению Йордана (цит. по: Schade, 1957), относятся к трибе Tarsonemini.

ризонального слоевища прикрепляются к различным близким к ним объектам и способствует разделению слоевища на фрагменты. Они удерживают присоединенный гаптерой к новому субстрату участок слоевища, пока он не сформирует свои обычные органы прикрепления и не получит возможность независимого существования (Vainio, 1897).

Нинбург (Nienburg, 1926) различает два типа гаптер: верхушечные и коровые. К первым относятся гаптеры, образованные на месте пикнидий или на верхушках слоевища у многих кустистых лишайников. Коровые гаптеры образуются на любом месте слоевища, которым лишайник контактирует с другим субстратом. При этом гифы вырастают из корового слоя, формируя гаптеру, несущую прикрепительную пластинку. Если длительно соприкасаются два слоевища одного и того же вида, то в месте соприкосновения каждый лишайник формирует гаптеру, которые срастаются, и гифы их анастомозируют друг с другом (рис. 61).

Обломанные или поврежденные подстилки некоторых видов кладоний при длительном лежании на земле (особенно если они частично покрыты почвой) образуют большие, часто превышающие 1 см длины боковые корневидные гаптеры, углубляющиеся в землю. Они могут возникать и при основании подециев и на его боках (рис. 62).²²

Развитие гаптер и прикрепление ими лишайника к новому субстрату совершается относительно очень быстро. Сернандер осенью наблюдал лишайники, прикрепленные к листьям осок, злаков, ястребинки (*Hieracium pilosella*); таким образом, для формирования гаптер достаточно было одного вегетационного периода.

Значение гаптер особенно велико для крупных лишайников в борьбе за существование в тундрах и высокогорьях, где более крупные лишайники (как представители *Cladonia*, *Nephroma*, *Cetraria* и др.), прикрепленные гаптерами к соседним (обычно цветковым) растениям, кустарничкам и пр.) несравненно лучше предохранены от отрыва сильными ветрами, бурями (Sernander, 1901).

К образованиям корового слоя относится и так называемый губчатый гипоталлюс или губчатое подслоевище (рис. 63). Оно формируется из нижнего корового слоя (подробнее рассматривается в разделе о листоватых лишайниках). Губчатое сплетение также несколько удлиняет период фотосинтеза гипогимний.

ЗОНА ВОДОРΟΣЛЕЙ (АЛЬГАЛЬНАЯ ЗОНА)

У всех листоватых, прижатокустистых и эволюционно более продвинутых накипных гетеромерных форм, которые составляют подавляющее большинство известных до сих пор лишайников, под верхним коровым слоем размещается зона водорослей. У гомерных форм, имеющих коровый слой, водоросли также расположены под ним (но зоны водорослей у них, разумеется, нет). Только при изменении положения слоевища в зоне водорослей происходят коренные перемещения. Так, например, в повернутых вертикально чешуйках подециев некоторых кладоний можно наблюдать переход водорослей в зону под нижнюю поверхность слоевища (которая в этом случае становится верхней), где они занимают положение непосредственно под нижним коровым слоем.

У некоторых лишайников в виде исключения отдельные водоросли перемещаются вверх по промежуткам между клетками параплектенхимы корового слоя ближе к свету. У известных на севере и в высокогорьях видов рода *Solorina* иногда целые группы клеток фикобионта перемещаются к верхней поверхности. Не представляет, впрочем, исключительной редкости и некоторое продвижение зеленых водорослей поодиночке, а также целыми группами и в сердцевинный слой. Но все эти перемещения встречаются редко, не являются закономерными.

Водоросли в альгальной зоне лишайника находятся в наилучших условиях для фотосинтеза, так как они защищены коровым слоем от слишком сильного солнечного облучения. Кроме того, у большинства гетеромерных форм зона водорослей тонка и последние размещены в ней так, что все они находятся почти в одинаковых условиях освещения. В этом отношении интересны данные Краббе (Krabbe, 1891), который провел наблюдения над развитием зоны водорослей в области роста чешуек горизонтального слоевища кладоний. Он установил, что водоросли, размещенные непосредственно под верхним коровым слоем, увеличиваются в размерах, размножаются, постепенно формируя зону водорослей, тогда как клетки их, лежащие более глубоко в окружении рыхлых гиф сердцевинного слоя, остаются в состоянии покоя и вскоре

²² Галлоэ (Galløe, 1913—1915) предложил очень дробное и малооправдываемое деление гаптер у кустистых лишайников, главным образом для кладоний: верхушечные, боковые гаптеры, гаптеры чешуек горизонтального слоевища кладоний и гаптеры подециев.

отмирают. Иное наблюдается у менее продвинутых накипных лишайников, где водоросли большей частью расположены чуть ли не по всей толще слоевища, почти как у геомерных форм.

Зона водорослей может быть цельной или прерванной, разорванной на отдельные группы водорослей различной величины и формы.

Необходимый для процесса ассимиляции водорослей и для дыхания газообмен обеспечивается рыхлостью плектенхимы зоны водорослей и окружающей плектенхимы сердцевинного слоя. При этом водоросли окружены гифами достаточно для того, чтобы иметь определенное место, и только у некоторых лишайников многие водоросли лежат в зоне совершенно свободно. Такой свободный характер размещения водорослей отмечался для слоевища *Solorina bispora* (Окснер, 1956). Гифы в зоне водорослей образованы разветвлениями или, в меньшей степени, вершинами гиф сердцевинного слоя. Они обычно заметно отличаются от гиф сердцевинного слоя меньшей толщиной, более тонкими стенками, более рыхлым переплетением и значительно более короткими клетками. Однако у некоторых лишайников, например у *Parmelia conspersa*, клетки гиф в зоне водорослей более широкие (Letrouit-Galino, 1969). У ряда лишайников, например у видов *Peltigera*, гифы в результате частых анастомозов обычно образуют сетчатое переплетение, в петлях которого размещаются небольшие группы *L. ostoc.*

Нинбург (Nienburg, 1926) высказал мысль о том, что слоевище гетеромерных листоватых лишайников в принципе напоминает лист слоевища высших растений. Коровой слой может быть сравнен с многослойным эпидермисом, иону водорослей можно сравнить с палисадной параплектенхимой, сердцевинный слой — с губчатой параплектенхимой, а нижний коровой слой — с нижним эпидермисом. Если водоросли и бывают размещены у некоторых лишайников с толстым коровым слоем в плотной параплектенхиме, то это единичные случаи, притом известные главным образом у видов, подвергающихся сильной инсоляции таких, как многие виды *Dermatocarpon*, *Endopyrenium*, *Peltula* и др. Можно думать, что в толстом слое параплектенхимы водоросли лучше защищены от чрезмерного светового облучения. Но газообмен у таких лишайников, по-видимому, более затруднен.²³ Выяснение всех этих вопросов — дело будущих комплексных исследований.

Необходимо также дальнейшее изучение развития зоны водорослей в подециях кладоний. У большинства видов кладоний водоросли правильно размещены, образуя в подециях более или менее круговую зону. Только *C. caespiticia* развивает короткие подеции, вовсе лишенные водорослей, чем они напоминают подеции некоторых видов *Vaeomyses*. У ряда других видов *Cladonia* зона водорослей сильно разорвана, состоит из разъединенных групп водорослей и не покрыта коровым слоем.

Водоросли, находящиеся в прорастающих из чешуек горизонтального слоевища зачатках подециев, как утверждает Краббе (Krabbe, 1891), по мере дальнейшего роста вскоре отмирают. Поэтому, если взрослые подеции кладоний обладают зоной водорослей, то она должна быть, по мнению Краббе, вторичного происхождения. Он считает, что на молодые подеции с оголенным войлоком гиф сердцевинного слоя заносится извне ветром, насекомыми и реже водой находящиеся в воздухе и воде соредии различных лишайников. Соредии захватываются свободными вершинами гиф сердцевинного слоя, окружаются ими, разрастаются и либо остаются в разъединенных группах, либо сливаются в непрерывную зону. В первом случае гифы, окружающие водоросли, прорастают в хорошо известные всем чешуйки на подециях кладоний. Таким образом, попавшие извне водоросли становятся составной частью подециев. Последние часто остаются без корового слоя, но обычно зона водорослей формирует коровой слой на своей внешней стороне. У таких подециев слои размещаются нормально, т. е. за коровым слоем следует зона водорослей, за ней сердцевинный слой, состоящий у кладоний из двух структурных зон, внешней и внутренней.

Идея Краббе получила поддержку в исследованиях Баура (Baур, 1904) по истории развития апотециев у лишайников, который описал подеции у *Cladonia pyxidata*. В центральной части чешуйки горизонтального слоевища *C. pyxidata* Баур заметил

²³ Бахманн (Bachmann, 1923) высказал противоположную, но малоубедительную мысль. Он считает, что образование плотной параплектенхимы в зоне водорослей является выражением повышенного обмена веществ. Он опирается в этом на тот факт, что у некоторых лишайников особенно энергичное размножение водорослей сопровождается формированием здесь плотной, окружающей их плектенхимы. К мысли о более энергичном в этих участках обмене веществ Бахманн приходит на том основании, что плектенхимы здесь значительно интенсивнее красятся гематоксилином, чем другие прилежащие плектенхимы. Кроме того, именно в этих местах гриб начинает формировать пикнидии. Данные Бахманна нуждаются в тщательной проверке. Со всем этим не вяжется тот факт, что в большинстве случаев отдельные водоросли, занесенные, например, в коровой слой, не долго выдерживают в такой плотной, плохо аэрируемой плектенхиме и погибают (Smith, 1921).

группу гиф, разрастающихся из зоны водорослей по направлению к коровому слою. Этот пучок гиф, как правило, не содержал водорослей. Однако во время развития подеция постепенно формировалась зона водорослей, которая, как полагает Баур, могла возникнуть только благодаря водорослям и соредиям, занесенным ветром на подеции. Такого же мнения придерживается и Бахманн (Bachmann, 1924), указывавший, что адвентивные выросты внутри одного исследованного им подеция не содержали водорослей и только потому будто бы, что они были изолированы от внешнего мира. Но, по-видимому, как полагает и Томас (Thomas, 1939), водоросли не развивались на этих выростах из-за недостатка света.

Точные исследования Вайнио (Vainio, 1880) говорят о том, что зачатки подециев, содержащие водоросли, во время всего дальнейшего развития не теряют их, а последние выносятся дальше вверх и в конце концов в результате размножения и разноса их гифами по подецию формируется нормальная зона водорослей. На основании экспериментов Томас показал, что на подециях кладоний, выросших в чистой культуре, водоросли размещены по всей длине подециев вплоть до краев кубков. Так как в опытах исключалась возможность заноса соредий и водорослей, то Томас приходит к выводу что изученные им кладонии постепенно продвигали водоросли вверх или же зооспоры водоросли могли передвигаться в этом направлении (что, конечно, гораздо менее убедительно).

Изучение анатомического строения подециев дает картины, очень сходные с изображенными Галлоэ (Galløe, 1908), которые показывают типичное размещение корового слоя, зоны водорослей и сердцевинного слоя, и можно согласиться с Нинбургом (Nienburg, 1926), что трудно представить возникновение такой правильной структуры из случайно уловленных подециями соредий.

Исследования Шода (Chodat, 1913) показали, что кладонии обнаруживают большую требовательность к определенным видам водорослей, и что почти каждый вид имеет своего фикобионта из *Trebouxia*. Если бы данные Шода оказались безупречными, то было бы крайне маловероятным, чтобы случайно улавливаемые подециями водоросли в соредиях могли бы при такой высокой избирательности кладоний быть единственным фактором образования у них зоны водорослей, и нам кажется еще менее вероятным, чтобы процесс включился в общую эволюцию отдельных секций рода. Кроме того, могли бы успешно прорасти уловленные подециями главным образом соредий только данного вида, так как грибные гифы также специфичны, и гифы соредий иного вида в силу несовместимости должны были бы неминуемо отмирать и только спустя долгое время заменяться гифами данного вида. Культуральные опыты были поставлены Томасом (Thomas, 1939) специально для решения вопроса идентичности водоросли в горизонтальном слоевище кладоний с таковыми же в подециях одного и того же растения. Многочисленные культуры показали, что все детально изученные особенности водорослей в культурах, как правило, не показывают никакого различия между водорослями из горизонтального слоевища и из подециев. Очень редко наблюдались незначительные отклонения. На основании одного из отклонений Томас допускал, что один из отклонявшихся штаммов, возможно, является сохозяином или случайным эпифитом на подециях кладоний, не имеющим значения для развития подециев лишайника в целом. Хотя случаи улавливания слоевищем водорослей извне и дальнейшее включение их в общую функциональную систему лишайника известны, но только для форм, менее разборчивых в отношении фикобионта. Кроме того, подчеркнем, что приживаются лишь свободные водоросли, а не попавшие на слоевище лишайника из соредий; хорошие иллюстрации такого приживания у *Umbilicaria vellea* можно видеть на рисунках Фрея (Frey, 1933a).

СЕРДЦЕВИННЫЙ СЛОЙ

Сердцевинный слой по толщине значительно превышает коровой слой и зону водорослей, причем она очень изменчива и зависит от многих факторов. От степени развития сердцевинного слоя обычно зависит и толщина всего слоевища. У лишайников с тонким слоевищем, как например у некоторых пармелий, сердцевинный слой может лишь вдвое превышать толщину зоны водорослей. С другой стороны, у некоторых накипных лишайников, как у ряда видов *Lecanora*, *Pertusarla*, толщина сердцевинного слоя может превышать 1 мм. Вообще сердцевинный слой у листоватых и кустистых лишайников не бывает столь толстым по сравнению с другими слоями, как у накипных лишайников. Как исключение у видов с очень развитым верхним и нижним коровым слоем, например у некоторых видов *Umbilicaria*, сердцевинный слой бывает иногда тоньше нижнего корового слоя.

По окраске сердцевинный слой обычно белый, состоит из бесцветных гиф, значительно реже от множества кристаллов или зернышек, отлагающихся на поверхности

гиф, он бывает окрашен в серый или в золотисто-желтый цвет у *Sticta aurata*, в светло-желтый у *Cladonia foliacea*, *C. convoluta* и др., в кроваво-красный у тропической и субтропической южноамериканской *C. miniata* и т. п. Эти вещества у многих видов обуславливают цветную реакцию с едким калием и с CaCl_2O_7 . Так как реакция эта постоянна, она является определенным систематическим признаком и используется при определении лишайников.

Гифы сердцевинного слоя в более старых частях слоевища обыкновенно отличаются толстыми стенками и узким просветом, а в более молодых частях, а также по мере приближения к зоне водорослей — более тонкими стенками. Очень толстостенные гифы сердцевинного слоя у видов *Peltigera*, судя по данным Гю (Гюе, 1898). Стенки гиф в этом слое гладкие, но если они подвергаются действию жары или холода, то у пармелий, например, становятся сморщенными. По сравнению с гифами корового слоя они обычно очень мало желатинизированы.

Особенности сердцевинного слоя позволяют ему удерживать воду дольше, чем другие плектенхимы.

Вслед за Нюландером (Nylander, 1858—1860) у лишайников различают три типа сердцевинной плектенхимы: 1) войлочный (его часто называют паклевидным), рыхлый, с хорошо заметными, не сливающимися гифами, без отложений кристаллов и зернышек; 2) меловой (иливиннокаменный), компактный, с гифами, большей частью покрытыми кристаллами или зернышками, как это, например, бывает у некоторых видов *Aspicilia*, *Pertusaria*, *Diploschistes* и др.; 3) параплектенхимный, состоящий из коротких) большей частью изодиаметрических клеток, как у *Leptogium tenuissimum*, *Polychidium muscicola*, *Peltula euploca* и др.

Войлочный тип сердцевинного слоя обычен, например, в слоевищах крупных листоватых лишайников. Он состоит, как правило, из септированных (членистых) тонких, ветвистых гиф с толстыми стенками. Благодаря своей рыхлости плектенхимы этого типа хорошо проводят воздух к водорослям.

О значении сердцевинного слоя как проводящей воздух плектенхимы мы уже упоминали, когда рассматривали зону водорослей. Сердцевинный слой Нинбург сравнивает с губчатой паренхимой листа. Действительно, основной функцией как губчатой паренхимы, так и сердцевинного слоя является проведение воздуха к клеткам, содержащим хлорофилл. Как указывалось, в плотной, без межклеточных промежутков плектенхиме клетки водорослей большей частью погибают. Однако у подавляющего большинства лишайников к зоне водорослей примыкает рыхлый сердцевинный слой, с большими промежутками между гифами, по которым воздух, попадающий в слоевище, легко проникает к водорослям.

Рассмотрим, каким образом это происходит. У лишайников, лишенных нижнего корового слоя (у *Anaptychia*, *Peltigera* и др.) воздух беспрепятственно проходит в сердцевинный слой, а затем по промежуткам между гифами — к клеткам водорослей. Через коровой слой непосредственно в слоевище воздух проникает плохо. У видов, слоевище которых с обеих сторон покрыто коровым слоем, газообмен был бы очень затруднен, не будь в их слоевищах трещин, отверстий и других специальных образований. Трещины появляются либо в результате особенностей роста, либо нарушения слоевища животными, человеком, ветром и т. п. Трещины в слоевище образуются, например, следующим образом: слоевище *Parmelia saxatilis* покрыто тонкой ребристой сеткой; в связи с отставанием в росте верхнего корового слоя от нижнего корового слоя в первом возникают напряжения, ведущие к тому, что при самых легких нарушениях коровой слой часто прорывается по острым ребрам сетки и через образовавшуюся трещинку открывается дорога для аэрации.

У многих видов *Umbilicaria* закономерно возникают трещины в верхнем коровом слое, которые ведут к зоне водорослей и к сердцевинному слою, например у *U. leiocarpa*, *U. decussata* и в меньшей степени у *U. rigida*.

У ряда видов *Umbilicaria* образование прорывов нижнего корового слоя между балками вблизи пупка, обнажающих сердцевинный слой, также служит для аэрации внутренних частей слоевища.

Как указывает Биттер (Bitter, 1899a), на самых молодых слоевищах вначале развивается нижний коровый слой, но отставание в интеркалярном росте его от верхнего корового слоя приводит к возникновению в первом прорывов, которые все больше разрастаются и расширяются. Затем между этими первыми прорывами таким же образом появляются другие, и в конце концов очень рано от всего нижнего корового слоя остаются только узкие перемычки — связанные местами друг с другом тяжи, вены или жилки.

У некоторых лишайников в связи с закономерным отмиранием маленьких участков корового слоя, как выяснил Биттер, образуются небольшие отверстия более или менее правильной формы (перфорации) на верхней поверхности слоевища, например у *Menegazzia pertusa* (рис. 64) и у некоторых пармелий, или на нижней поверхности, например у *Hypogymnia vittata* — на вершине адвентивных лопастей, а у *J. entero-*

morpha, *H. bitteri*, *H. austerodes* перфорации размещены на вершине лопастей (между зоной водорослей и сердцевинным слоем). Сквозные перфорации на слоевище *Umbilicaria torrefacta* образуются в таком большом количестве, что оно кажется иногда по краю кружевным. Полагают, что, кроме аэрирования слоевища, эти перегородки играют роль также и в проведении в пего воды (Smith, 1921), но ввиду быстроты впитывания воды слоевищем лишайников и слишком малого количества (не считая *U. torrefacta*) этих отверстий такое предположение нам представляется надуманным.

Перфорации в коровом слое (как верхнем, так и нижнем) часто имеют несомненное таксономическое значение. Возможно, что они не все одинакового происхождения. Супруги Калберсон (Culberson and Culberson, 1968) назвали своеобразные, очень маленькие поры на нижнем коровом слое у видов *Platismatia* точками (puncta). Они хорошо развиты на нижнем коровом слое *P. erosa* (известна в Юго-Вост. Азии) и *P. jormosana*. Эти поры являются важным диагностическим признаком для различения первого вида от близкого *P. interrupta*, произрастающего у нас на Сахалине, а также на островах Японии, на Филиппинах, Яве, во Вьетнаме, Сиккиме и Непале, и для различения *P. formosana*, эндема гор Тайваня, от морфологически сходного *P. lacunosa*, вида на крайнем западе побережья Сев. Америки — от Аляски и Алеутских островов до Сев. Калифорнии.

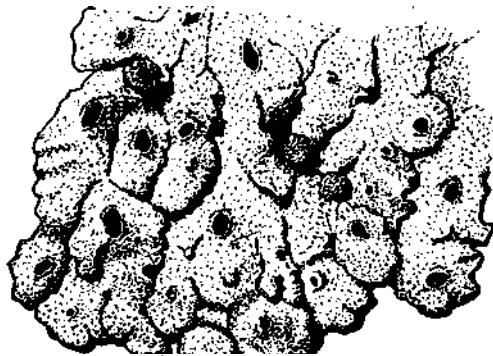


Рис. 64. Перфорации слоевища *Menegazzia pertusa* (Schrank) Stein.

У некоторых видов *Cetrelia* также образуются точки на нижней поверхности слоевища. По-видимому, точки не имеют у рода *Cetrelia* большого таксономического значения. Ряд видов никогда не образует их (*Cetrelia alaskana*, *C. braunsiana* и др.). Некоторые точки у *Cetrelia* являются действительно порами в нижней коре и, очевидно, соответствуют точкам у *Platismatia*. Но нередко у *Cetrelia* встречаются на нижнем коровом слое, кроме настоящих точечных пор, еще и бледные пятно-видные крапинки. Может быть, предполагают супруги Калберсон, что точки у *Cetrelia* возникают как крапинки, но в конце концов становятся настоящими порами (точками) в нижней коре. Имеются и специальные органы для газообмена. На нижней поверхности слоевища представителей рода *Sticta* образуются так называемые цифеллы, небольшие чашевидные углубления, около 0.3—1 мм в диам. Название «цифелла» дал Ахариус (Acharius, 1810), но они были известны еще до него.²⁴ Коровой слой в местах цифелл продырявлен, но здесь образуются не обычные перфорации. История их развития изучена мало. Пока известно, по данным Швенденера (Schwendener, 1863), следующее. Развитие цифеллы начинается с сильного роста гиф сердцевинного слоя; образуется вздутие его на месте будущей цифеллы, которое заметно на нижней поверхности, как выпячивание в виде крупной бородавки. Гифы внутри этого вздутия короткочленистые и расходятся радиально от центра выпячивания, где возникает маленькая полость (рис. 65). Дальнейшая история развития цифеллы не изучена. Но, судя по картине, которую можно видеть на вертикальном разрезе через вполне сформировавшуюся цифеллу, следует думать, что в результате все усиливающего давления со стороны радиально размещенных гиф, клетки которых из цилиндрических становятся шаровидными, в нижнем коровом слое, покрывающем вздутие, возникает все более расширяющаяся трещина, которая открывает полость цифеллы, высланную состоящей из многих рядов рыхло прилегающих друг к другу шаровидных, довольно тонкостенных клеток, стенкой (рис. 66). Край цифеллы резко ограничен. Через промежутки в рыхлой плектенхиме легко осуществляется газообмен.

У многих лишайников из самых различных семейств образуются псевдоцифеллы. Они имеют вид маленьких, редко превышающих 1.2 мм в диам. беловатых точек или черточек на верхнем или на нижнем коровом слое у высокоорганизованных листоватых и кустистых лишайников. Особенно часты они у представителей *Cetrelia* (у всех видов), *Platismatia*, *Pseudocyphellaria* и др. История развития их почти не изучена.

²⁴ До Ахариуса на цифеллы обращали внимание еще Галлер (Haller, 1768) как на «белые круглые углубления» и Шребер (Schieber, 1791) как на «белые ямчатые точки». Мейер (Meier, 1825) относил цифеллы и псевдоцифеллы к соралиям.

Вначале на месте будущей псевдоцифеллы также заметно образование бородавочки на поверхности слоевища. По-видимому, в центре бородавочки у одних видов образуется полость, у других ее нет, а заметно только более рыхлое строение центральной части

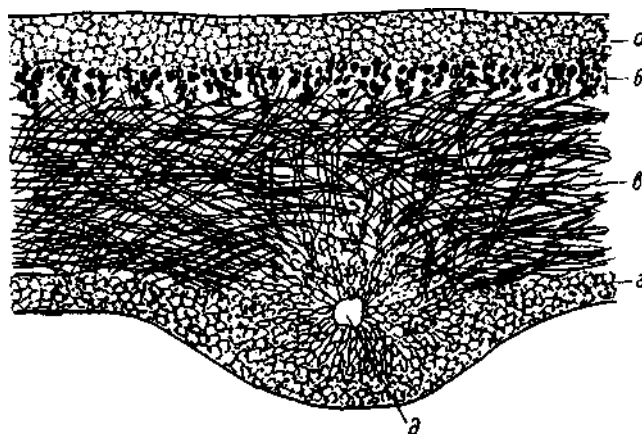


Рис. 65. Вертикальный разрез через зачаток цифеллы *Sticta* sp. (По Швенденеру).

а — верхний коровой слой, б — зона водорослей, в — сердцевинный слой, г — нижний коровой слой, д — зачаток цифеллы.

бородавочки. Если центральная полость образуется, то она не бывает выстлана шаровидными клетками. На вершине бородавочки клетки параплектенхимной коры дегенерируют, и образовавшееся отверстие заполняется редкими простыми или ветвистыми

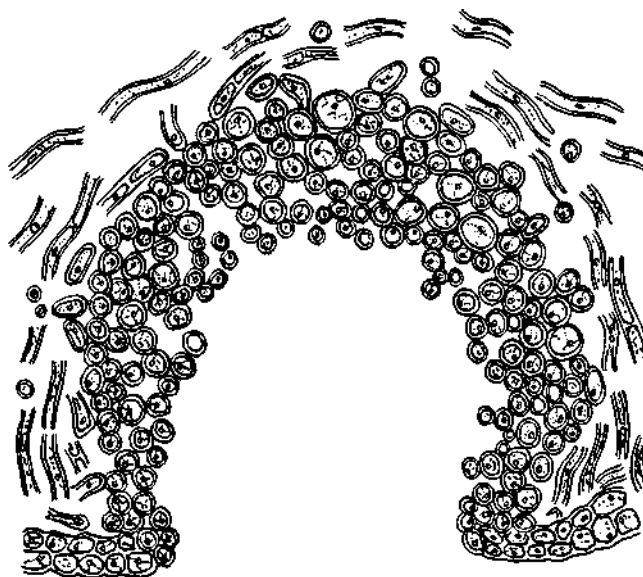


Рис. 66. Вертикальный разрез через цифеллу *Sticta sylvatica* (Huds.) Ach. (По Моро).

гифами, вырастающими из сердцевинного слоя и иногда слегка выдающимися за пределы псевдоцифеллы,²⁶ что хорошо заметно на вертикальном срезе через сформирован-

²⁶ Матовые, большей частью рыхлые псевдоцифеллы напоминают иногда очень маленькие сорали, но они не содержат водорослей.

ную псевдоцифеллу. В противоположность цифеллам край псевдоцифелл не ограничен (рис. 67).

У видов рода *Cetrelia*, как указывают супруги Калберсон (Culberson and Culberson, 1968), имеются два типа псевдоцифелл — маленькие и большие. Большинство видов имеют маленькие псевдоцифеллы, менее 1 мм шир., точковидные или неправильной формы. Большие псевдоцифеллы превышают 1 мм шир. и часто кажется, что они являются ничем другим, как развившимся из маленьких псевдоцифелл или результатом слияния нескольких из них. Некоторые виды *Cetrelia*, образующие большие псевдоцифеллы, имеют также и маленькие. Тем не менее наличие крупных псевдоцифелл является одним из хороших признаков для различения таких видов, как *Cetrelia chicitae* (маленькие псевдоцифеллы), *C. nuda* (главным образом большие псевдоцифеллы) и *C. braunsiana* (главным образом маленькие псевдоцифеллы). Наличие псевдоцифелл позволяет иногда отличать и роды, например *Alectoria* от *Cornicularia*.

К органам аэрации следует отнести также и довольно большие выпуклые пятна различной формы на нижней поверхности слоевища *Lobaria pulmonaria* и других близких к ней видов, лишённые корового слоя, с обнаженным сердцевинным слоем, которым соответствуют такого же размера впадинки на верхней поверхности. Мейер

(Meyer, 1825) рассматривал их в общей группе с цифеллами и псевдоцифеллами. Они действительно выполняют ту же функцию, что и указанные органы, но своим происхождением обязаны, по видимому, неравномерному развитию нижнего и верхнего корового слоя.

На слоевище некоторых видов *Umbilicaria* (особенно *U. pu-stulata* и *U. pennsylvanica*) образуются пузырчатые вздутия — пустилы, которым соответствуют вогнутости, прорывы нижнего корового слоя.

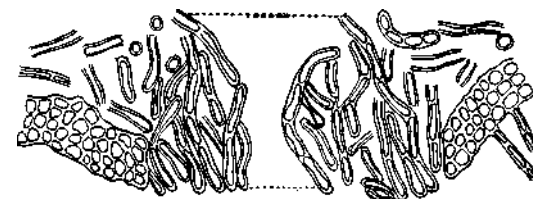


Рис. 67. Вертикальный разрез через псевдоцифеллу *Sticta crocata* (L.). Ach. (По Моро).

Они возникают, как показал Биттер (Bitter 1899а), в результате более сильного интеркалярного роста верхнего корового слоя, зоны водорослей и сердцевинного слоя. Это приводит их к отрыву от нижнего корового слоя, к разрастанию их в виде свода, а затем к растрескиванию находящегося под ним нижнего корового слоя, что облегчает аэрацию зоны водорослей.

У некоторых видов родов *Parmelia*, *Cornicularia* известны со времени исследования Цукала (Zukal, 1895), а затем Розендаля (Rosendahl, 1907) воздушные (или дыхательные) поры, которые в отличие от цифелл и псевдоцифелл бывают рассеяны на верхней поверхности слоевища в виде ее выростов. Воздушные поры вначале, например на молодых участках слоевища *Parmelia aspera*, имеют вид маленьких бородавочек (рис. 68) с рыхлым сердцевинным слоем и большими межцифелльными пространствами, покрытых параплектенхимным коровым слоем. Позднее он прорывается на вершине бородавочки, образуя маленькое отверстие, заполненное сильно анастомозирующими, рыхло переплетенными гифами сердцевинного слоя, между которыми воздух легко проникает внутрь слоевища. Гифы внутри бородавочки короткочленистые, местами утолщены, а в остальном не отличаются от нижележащих. Водоросли поднимаются до половины высоты бородавочки; многие из них оживленно делятся.

Дыхательные поры иного строения, а также проходы в коровой слое были обнаружены у *Oropogon*, *Usnea barbata*, *Ramalina dilacerata* Цукалем (Zukal, 1895), у *R. ecklonii* были отмечены как отверстия с глубокими ходами Рейнке (Reinke, 1895), затем у *R. fraxinea* Дербиширом, но особенно детально были изучены у ряда видов рамалин Брандтом (Brandt, 1906).

Дыхательные поры совершенно необходимы рамалинам, у которых, как уже было ранее указано, компактный коровой слой вместе с сформировавшимся на его основе стереомной плектенхимой покрывает необычайно толстым, почти непроницаемым футляром зону водорослей и сердцевинный слой. Поры эти являются отверстиями проходов в указанном толстом коровом комплексе, которые у рамалин пронизывают часто всю толщу веточки. Эти дыхательные поры плоски и заполнены очень рыхло переплетенными гифами сердцевинного слоя. Снаружи на веточках рамалин дыхательные поры имеют вид эллиптических отверстий. В отличие от отверстий, которые мы описывали для менегазий, гипогимний и пр., дыхательные поры рамалин образуются не в результате пассивного разрыва отстающего в росте корового слоя, а напротив, вследствие активных процессов роста, которые все еще недостаточно изучены (Nienburg, 1926).

Выяснение аэрации слоевища лишайников требует широких и тщательных исследований. Несомненно, что некоторые своеобразные черты в морфологии и анатомии слоевища лишайников окажутся связанными с процессами газообмена. Очевидно, что трещиноватость и ареолированность слоевища накипных скальных видов облегчает аэрирование слоевища. Легко проницаемы для обмена газом и вершины растущих молодых участков слоевища; некоторые из них очень мелкопористы. Аэрации слоевища несомненно способствуют и сорали. Цукаль обнаружил существование воздушных каналов, отходящих внутрь от отверстий в слоевище и от отмерших шпидий. Он указывает также на наличие системы воздушных ходов в слоевище таких слизистых лишайников, как *Collema*ceae, что впрочем, требует проверки.

Относительно недавно были открыты Дегелиусом (Degelius, 1937) на нижней поверхности слоевища видов *Cavernularia* особые органы, представляющие полости в сердцевинном слое, открывающиеся наружу маленьким, около 0.1 мм в диам., круглыми отверстиями в нижнем коровом слое. Эти полости расширяются от нижнего корового слоя в глубь сердцевинного и по всей своей поверхности покрыты коровым слоем из тесно сомкнутых клеточек. Эти органы Дегелиус назвал кавернулями. От цифелл они отли-

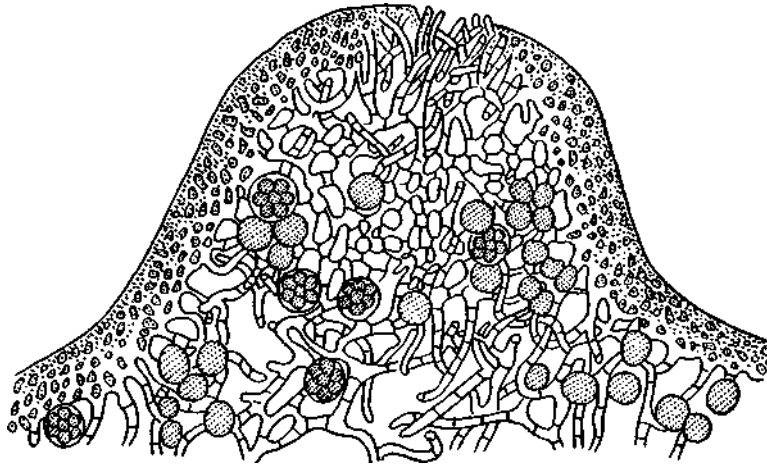


Рис. 68. Вертикальный разрез через слоевищную бородавку с воздушной порой на вершине *Parmelia aspera* Mass. (По Розендалю).

чаются наличием плотного корового слоя и, таким образом, они не могут рассматриваться как органы газообмена. Дегелиус полагает, что это органы, сохраняющие воду. Велико значение сердцевинного слоя и как механических плектенхим, особенно у кустистых форм. В некоторых случаях у кустистых лишайников со слоевищем, далеко отстоящим от субстрата и потому особенно нуждающимся в укреплении и фиксации, сердцевинный слой совмещает обе функции — проводящую и механическую. Большой частью слоевище укрепляется коровым слоем путем структурных изменений или значительным его утолщением. Однако это приводит, как мы видели у многих видов *Ramalina*, к сильной редукции зоны водорослей и к ухудшению условий ассимиляции. Дальнейшие изменения корового слоя в этом направлении неминуемо должны были бы привести к полному разладу ассимиляционных процессов. Поэтому иной путь механического укрепления слоевища стал основным направлением в эволюции кустистых лишайников. Стереомные плектенхимы в процессе развития кустистых форм постепенно все больше формируются вовнутрь от зоны водорослей, и роль корового слоя в укреплении слоевища снижается. В сердцевинном слое возникают отдельные плотные стереомные тяжи, состоящие из проходящих вдоль ветвей кустистого слоевища и плотно срастающихся друг с другом толстостенных гиф. В молодых частях слоевища тяжи тонкие, но со временем у некоторых видов они утолщаются и частично сливаются друг с другом, а в очень старых частях этих видов они в такой степени утолщаются, что занимают почти весь сердцевинный слой и частично примыкают к коровому слою, что не может не отразиться на зоне водорослей, которая заметно, а иногда и сильно редуцируется. Таким образом, и здесь развитие сливающихся стереомных тяжей приводит к нарушению процесса ассимиляции. Такой тип механического преобразования сердцевинного слоя известен у *Evernia*, *Letharia* и некоторых других родов. У *Letharia*

vulpina стереомные хрящеватые тяжи имеют тенденцию сливаться в один плотный центральный тяж (рис. 69). С механической точки зрения такое слияние стереомных тяжей в один представляется гораздо более удачным. Мы находим его у представителей более обширной группы — у *Stereocaulon*, у которого центральный тяж не всегда полностью и равномерно плотный, далее у эндема Кергеленских о-вов монотипного рода *Argopsis*, а также, например, у видов *Sphaerophorus* и др. Особенно совершенного развития достигает центральный тяж у представителей *Usnea*, очень обширного рода, насчитывающего около 450 видов, а также у близких к нему родов. В слоевище *Usnea* и всех этих родов проходит сердцевинный тяж, так называемый центральный цилиндр (центральная или хрящеватая ось), округлый в сечении, обычно бесцветный,²⁸ состоящий из вытянутых основного стволика или веточек слоевища, параллельно размещенных толстостенных с длинными клетками гиф, преобразованных из элементов сердце-

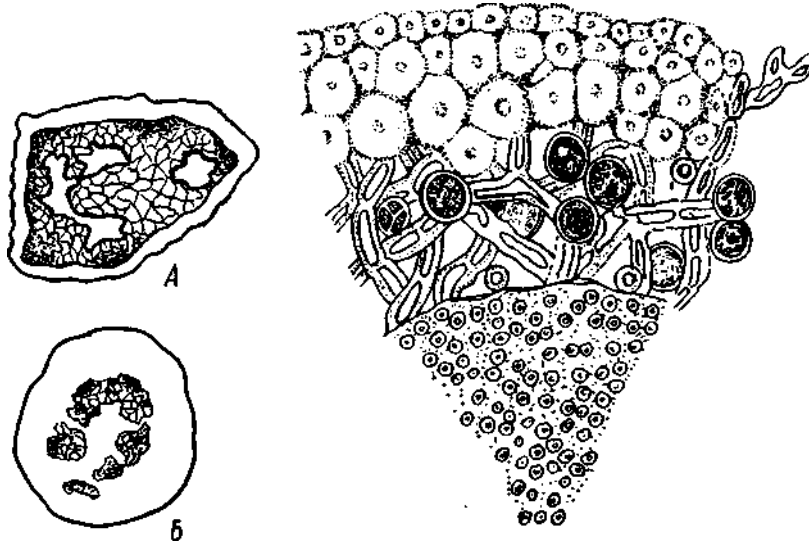


Рис. 69. Поперечный разрез через молодой (А) и более старый (В) участок слоевища *Letharia vulpina* (L.) Hue. (По Швенденеру).

Рис. 70. Сектор из поперечного разреза через молодую веточку *Usnea longissima* Ach. (По Шульте).

винного слоя. Между гифами отлагается большое количество хрящеватого вещества, прочно склеивающего их (рис. 70). Центральный цилиндр окружен очень рыхлой плектенхимой внешней части сердцевинного слоя, затем по направлению к периферии концентрически размещаются зона водорослей и коровой слой. Центральный цилиндр различно развит у видов *Usnea*. Он может иногда уступать по толщине внешнему сердцевинному слою, как например у африканской *Usnea erubescens* и бразильской *U. venusta*, у которых он составляет менее одной трети толщины рыхлого сердцевинного слоя, но может достигать 700 мкм (*U. scaberrima*), и даже 750 мкм толщ. (*U. liechtensteinii*), тогда как толщина внешнего рыхлого сердцевинного слоя едва достигает у этих видов 300 мкм. У *U. taylori*, эндема Кергеленских о-вов, а также у тасманийской *U. lasmanica* или у *U. antillarum*, по данным Мотыки (Motyka, 1936—1938), очень плотный ригидный центральный цилиндр занимает почти 0.9 всего диам. веточек. У некоторых представителей *Usnea* (и даже у некоторых подродов ее) центральный тяж может быть местами в известной мере полым; особенно сильно развита полость в центре хрящеватой оси у *U. flaveola* или у *U. implicata*, где она занимает 0.66 диам. центрального цилиндра или у *U. firmula*, у которой она достигает 0.9 мм в поперечнике.

Центральный тяж *Usnea* очень прочен. Габерландт (Haberlandt, 1896) приводит очень интересные данные об эластичности и прочности свежесобранных свисающих

²⁸ Редко центральный цилиндр может быть окрашенным — буроватым (*Usnea taylori*, *U. fasciata*, *U. ceylonica*), желтоватым (*U. sernanderi*, *U. aciculifera*, *U. myrioclada*), розоватым (*U. antillarum*, *U. firmula*, *U. gonioida* и др.).

слоевищ (судя по всему *U. dasypoda*), которые разрывались только при растяжении свыше чем на 60—70% своей первоначальной длины. При растяжении до 20% первоначальной длины центральный цилиндр полностью сохранял свою эластичность как у свисающих, так и у прямостоящих слоевищ. Шульте (Schulte, 1904), изучая упругость *U. longissima*, нашел, что участок свисающей «нити» в 8 см длиной этого элгантного лишайника выдерживал нагрузку до 300 г. Более поздние исследования Гердтля (Härdtl, 1935) показали, что в воздушно-сухом состоянии нить слоевища *U. longissima* вовсе не эластична, тогда как в водонасыщенном она может быть растянута на 50—65% от своей первоначальной длины. С другой стороны, нити *U. longissima* в воздушно-сухом состоянии выдерживали нагрузку примерно в 380—480 г, т. е. модуль прочности составлял около 3 кг на мм², тогда как во влажном состоянии эти же нити обрывались при нагрузке в 6—7 раз меньшей.

Что касается корового слоя *Usnea*, то он легко разрывается в одном или нескольких местах при растяжении веточек или основного стволика и обнажает целый тонкий белый центральный цилиндр.

Изучение центрального цилиндра (тяжа) *Usnea* в адвентивных веточках, возникающих на более старых участках ее слоевища, заинтересовало Швенденера (Schwendener, 1860). Он выяснил, что адвентивные веточки образуются путем выпячивания

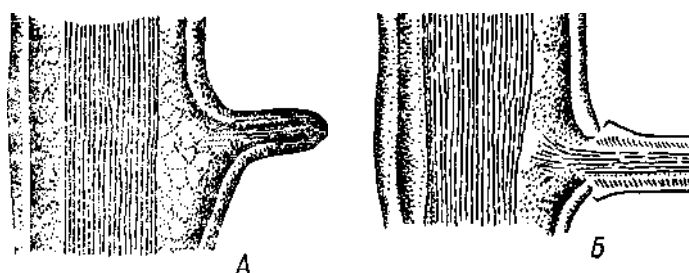


Рис. 71. Продольный разрез через главный стволик и молодую адвентивную ветку (А) и соредиальную ветку (Б) *Usnea barbata* (L.) Wigg. em. Mot. (По Швенденеру).

и последующего разрастания корового слоя более старых участков слоевища и что вначале они не имеют связи с центральной осью этих участков. Только спустя некоторое время в веточках постепенно начинают дифференцироваться, кроме корового слоя, зона водорослей, наружный сердцевинный слой и, наконец, центральный тяж. Они начинают врастать из веточки в сердцевинный слой старого участка, на котором выросла адвентивная веточка. Затем центральный тяж веточки дорастает до центрального тяжа старого участка, налагается на него своими растопыренными гифами. В дальнейшем гифы центрального тяжа молодой веточки срастаются с гифами центрального тяжа старого участка, и в месте срастания заметны перекрещивающиеся гифы (рис. 71).

Перемещение стереомных плектенхим к центру веточек и стволиков как нельзя лучше содействует укреплению свисающих с ветвей деревьев лишайников, которым больше всего угрожает разрыв слоевища. У лишайников, все слоевища и специальные выросты которых, как например прямостоячие подции кладоний, повреждаются в результате не разрыва, а сгибания (под действием сил ударного типа — сильные ветры, снег, град, дождь и др.), арматурные элементы расположены совершенно по-иному. Кладонии с их часто очень богатым разветвлением (особенно верхушки подциев) представляют большую парусную поверхность, и при сгибании у них возникали бы остаточные деформации, а со временем они обязательно ломались бы, если бы не их своеобразная конструкция. Подции, подобно тем строительным сооружениям, которые испытывают нагрузку сверху и на изгиб, должны соответственно обладать упругой устойчивостью (при нагрузке сверху) и упругостью (для сопротивления изгибу). В строительных сооружениях эти свойства отражены, например, в полых колоннах. В подциях мы встречаем такую же конструкцию — все арматурные элементы отнесены к периферии, а в срединной части находится большая полость,²⁷ т. е. здесь использован тот же принцип строения, который известен и у высших растений, нуждающихся в укреплении побега на изгиб.

Таким образом, на поперечном разрезе через подции (рис. 72) видны (от периферии к центру) — коровой слой (у некоторых видов его нет), зона водорослей, внешняя

²⁷ Только в секции *Helopodium* у *Cladonia corymbosula* полость очень мала, а у *C. solida* полость вовсе не развивается.

рыхлая часть сердцевинного слоя,²⁸ внутренняя часть его, которая образует более или менее широкое склеренхимное механическое кольцо и, наконец, центральная полость. Так как склеренхимное кольцо имеет хрящеватую консистенцию, то его часто называют также хондронидным слоем. Кольцо это вначале полупрозрачное, бесцветное, с возрастом подеция часто приобретает вокруг центральной полости бледно- или желтовато-буроватую окраску.

У целой серии видов кладоний нет отчетливой границы между внешней и внутренней частями сердцевинного слоя, например у *Cladonia papillaris*, *C. cocci/era*, *C. deformis*, *C. squamosa*, *C. gracilis* и др. У *C. strepsilis* и *C. joliacea* внешние и внутренние части сердцевинного слоя перепутаны так, что их нельзя различить как отдельные части.

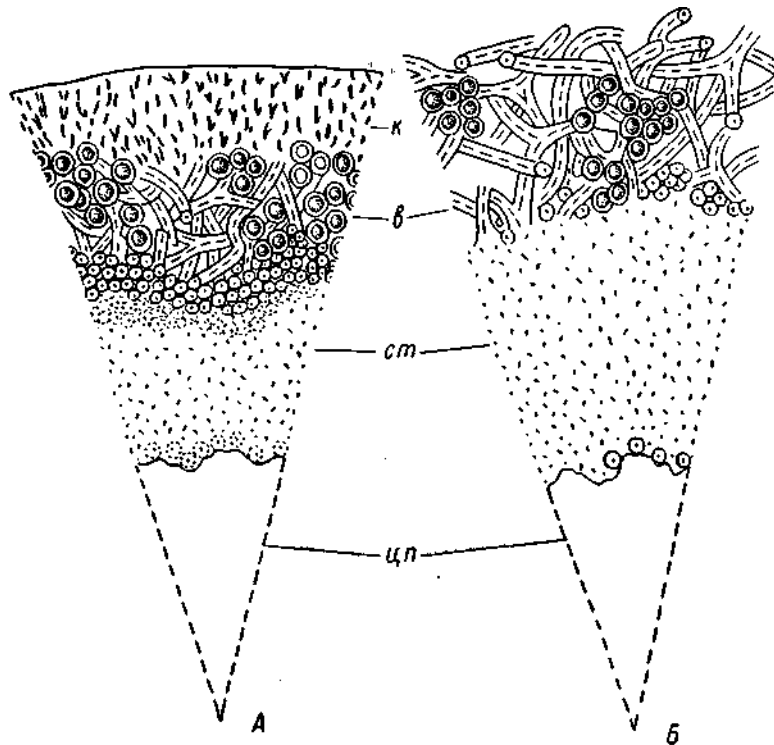


Рис. 72. Секторы из поперечных срезов через подеции *Cladonia furcata* (Huds.) Schrad. (А) и *Cladonia rangiferina* (L.) Web. (Б). (По дез Аббею).

к — коровой слой (у *C. rangiferina* (L.) Web. он отсутствует), в — зона водорослей, см — внутренний склеренхимный (стереоный) сердцевинный слой, цп — центральная полость.

Несколько внеевропейских видов кладоний вовсе не развивают склеренхимного кольца (Vainip, 1897).

У чешуйчатых и листоватых лишайников, которые в значительно меньшей степени приподняты над субстратом, чем кустистые формы, и прикреплены к нему несколькими или многими участками своей нижней поверхности, сердцевинный слой редко выполняет механическую функцию. Специальные преобразования корового слоя, как мы уже говорили раньше, вполне удовлетворяют требования укрепления и фиксации в определенном положении слоевища листоватых лишайников.

Очень своеобразно укрепление листоватого слоевища североамериканского лишайника *Hydrothyria venosa* при помощи нервов (жилок), происходящих из элементов сердцевинного слоя (Sturgis, 1890). Это один из немногих случаев, когда у листоватого лишайника механические функции принимает на себя сердцевинный слой. *Hydrothyria venosa*, относящаяся к сем. *Pannariaceae*, живет под водой на камнях в быстрых

²⁸ Внешняя часть сердцевинного слоя большей частью полностью отсутствует у *Cladonia caespiticia*.

горных ручьях Сев. Америки от северо-восточных прибрежных штатов (Новая Англия) до прибрежного атлантического штата Сев. Королиина, а затем снова появляется после перерыва в Калифорнии. Слоевище *H. venosa* очень тонкое, около 0.1 мм толщ., серое, бурое до черноватого, ломкое, покрытое параплектенхимным коровым слоем толщиной в один или несколько слоев клеток. Из описания Стэргиса можно заключить, что наряду с более или менее беспорядочно расположенными гифами сердцевинного слоя местами лучисто размещаются пучки тесно сросшихся гиф, образующих нервы. В постепенно сужающемся к основанию слоевище большинство их соединяется в ствол, которым гидротирия прикрепляется к субстрату. В результате врастания в нервы новых молодых гиф тяжи их постепенно утолщаются и образуют выпуклые нервы, заметные сверху через довольно прозрачное тонкое слоевище в виде темных линий. Затем нервы разветвляются, анастомозируют друг с другом, так что нерватура слоевища этого интересного лишайника начинает напоминать жилки листа высшего цветкового растения. Обыкновенно слоевища *H. venosa* собраны в довольно плотные заросли. Все утолщающиеся нервы, в которых гифы, вначале параллельно расположенные, начинают беспорядочно переплетаться, придают листоватым слоевищам *H. venosa* еще большую крепость. Часто нижний коровой слой не выдерживает давления все утолщающихся нервов и лопаются в этих местах. Эти очень нежные веерообразные слоевища, до 3 см шир., сильно укрепленные анастомозирующими нервами, приобретают такую прочность на разрыв, что они могут выдерживать напор самых сильных струй воды горных речек.

Необходимо упомянуть также и о роли сердцевинного слоя как механической плектенхимы в прикреплении слоевища к субстрату. Прежде всего напомним, что у многих накипных лишайников, не имеющих развитых прототаллюса и гипоталлюса, гифы сердцевинного слоя (ризоидальная плектенхима) прикрепляют слоевище к субстрату. Листоватые лишайники прикрепляются к субстрату главным образом при помощи ризин, реже ризоидов, и только некоторые из них прикрепляются пупком (umbilicus) или гомфом, т. е. только одним местом, размещенным приблизительно в центре нижней поверхности слоевища на участке первоначального их прикрепления к субстрату. Пупок развивается на пластинчатом слоевище, например, у видов *Dermatocarpon*, *Umbilicaria*, *Peltula euploca*, некоторых форм *Placolecnora*.

Пупок — это очень мощный прикрепительный орган, достигающий иногда до 1 см в шир. (*Umbilicaria cinereorufescens*), большей частью довольно короткий, но иногда настолько длинный (в несколько сантиметров длиной), например, у *U. virginis*, *U. cylindricavac. delisei*, что приходится говорить о ножке. Лишайник, прикрепленный пупком, нелегко, а иногда и невозможно оторвать от субстрата (каменистого), не повредив слоевище. Обычно это простой, толстый, короткий округло-цилиндрический тяж, образованный гифами как сердцевидного слоя, так и корового, но у некоторых видов *Umbilicaria* (*U. vellea*, *U. virginis*, *U. cinereorufescens*) пупок делится на несколько плоскостных или иногда выпуклых тяжей (поддерживающие тяжи, поддерживающие «балки»), которые радиально расходятся от него к периферии слоевища. Иногда в связи с сильным напряжением, возникающим в результате интеркалярного роста прилегающих к основанию пупка участков нижней поверхности слоевища, образуются разрывы его, а у отдельных видов оно даже преобразуется в полифильное.

В отечественной литературе гомфом, вслед за Еленкиным (1906), начали называть также место прирастания некоторых кустистых лишайников, если они прикрепляются только одним участком, основой своего стволика или главного выроста, как например у *Usnea*, *Evernia*, *Ramalina* и т. п. Однако прикрепление кустистых лишайников осуществляется большей частью не при помощи выроста всей нижней части слоевища, содержащей мощно развитый коровой и сердцевинные слои, а лишь выростом сердцевинного слоя. Такое прикрепление мы называем псевдогомфом (Окснер, 1956). В псевдогомфах можно различать два типа: базальный насад и базальный наплыв, различие между которыми мы сейчас увидим.

Как образуется псевдогомф у *Usnea*, можно видеть на рисунке Швенденера (рис. 73), на котором пучки гиф внутреннего сердцевинного слоя, доходящие до субстрата — коры дерева, лучисто распространяются на ней, частично, где это возможно, проникают в виде клиньев в кору по поврежденным местам, по трещинам и крючковидно загибаются за выдающийся участок коры. Местами, что, по-видимому, происходит реже, они проникают и в ненарушенную живую ткань дерева.²⁹ Коровой слой не принимает участия в образовании псевдогомфа *Usnea*. Коровой слой с зоной водорослей несколько не доходит до субстрата, и нижний край корового слоя слегка

²⁹ Возможность проникновения гиф в живые ткани коры дерева > обыкновенно полностью отрицается в связи с работами Линдау (Lindau, 1895) и Биоре (Bioret, 1921). Однако в разделе об эндоталлюсных лишайниках были высказаны соображения, в пользу некоторого возможного положительного решения этого вопроса.

раздвигается утолщающимся основанием псевдогомфа в стороны. Такой тип псевдогомфа мы называем базальным наседом.

Несколько более усложненная структура с образованием при основании псевдогомфа базального диска (базальной пластинки, стопы) описана Линдау (Lindau, 1895) для *Evernia prunastri*. Такого же рода прикрепительное образование известно и у многих видов *Bryopogon*. У *Evernia prunastri* пучки гиф сердцевинного слоя распластываются лучисто по коре дерева, но затем эта структура начинает сильно разрастаться и обволакивать весь прикрепительный орган и всю нижнюю часть стволика эвернии вместе с коровым слоем (рис. 74). Такой тип псевдогомфа мы называем базальным наплывом.

Некоторые виды *Ramalina*, по-видимому, также образуют базальный наплыв подобно *Evernia prunastri*. Другие виды этого рода, возможно, образуют прикрепительный орган, близкий по структуре к настоящему пупку.

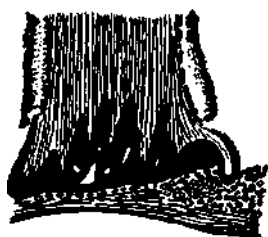


Рис. 73. *Usnea barbata* (L.) Wigg. em. Mot. Вертикальный разрез через прикрепительный орган слоевища псевдогомф — базальный насед. (По Швендсиеру).

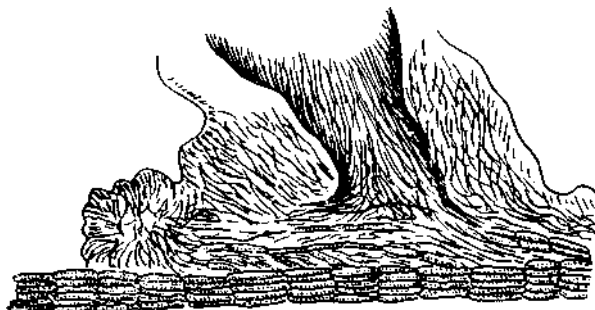


Рис. 74. *Evernia prunastri* (L.) Ach. Вертикальный разрез через базальный наплыв, в центре нижней части которого видна базальная пластинка и стопа. (По Линдау).

Упомянув об органах прикрепления некоторых видов рамалин, нельзя не отметить совершенно своеобразного способа прикрепления к каменистому субстрату ортотропных выростов — веточек *Ramalina siliquosa* и некоторых других. Они, как сообщает Смит (Smith, 1921), образуют иногда густые дерновинки, берущие начало от компактного накипного зернистого слоевища, которое несколько напоминает горизонтальное слоевище кладоний. Слоевищные зерна *R. siliquosa* покрыты коровым слоем, за которым следует зона водорослей и сердцевинный слой. От нижней поверхности зерен книзу и в стороны отходят пучки ветвистых гиф, захватывающие с собой также и группы водорослей, которые проникают вглубь между неровностями поверхности гранитных скал. Таким образом, отходящие вверх выросты *R. siliquosa* надежно прикрепляются к субстрату, не образуя ни базальных наплывов, ни настоящих гомфов и никаких специальных механических структур, а лишь покоясь на плагитропном накипном слоевищном образовании, содержащем как коровый слой, так и сердцевинный.

На очень твердых и гладких горных породах, таких как кварцит, дерновинки рамалины укрепляются неплотно и легко вытесняются другими видами лишайников, так как гифы базальной части не могут достаточно глубоко проникать в ровную поверхность скалы. Однако иногда небольшие дерновинки рамалин прочно укрепляются даже и в таких условиях посредством накипного слоевища, проникающего на глубину до 1 мм. При этом в нем, как указывает Смит, между гифами с рассеянными группами водорослей проходят снизу вверх тяжи желатинизированных стереомных гиф, напоминающих укрепительные плектенхимы корового происхождения ортотропных выростов рамалин.

ЦЕФАЛОДИИ

У некоторых лишайников с зелеными водорослями на верхней (например, у некоторых старых пельтигер) или на нижней поверхности слоевища (у некоторых лобарий) по бокам псевдоподуцев или веточек (у *Stereocaulon*) или внутри слоевища бывают заметны особые образования разного размера и формы, преимущественно в виде рассеянных

небольших вздутий, бородавочек или шаровидных выростов, реже — разветвленных кустиков и т. п., в которых среди гиф находятся оплетенные гифамисинезеленые водоросли. Эти образования, цефалодии (*cephalodium*), обусловлены наличием на слоевище (или в нем) синезеленых водорослей, которые вызывают раздражение микобионта и обуславливают местные разрастания слоевища.

Таким образом, под цефалодиями мы понимаем слоевищные образования лишайника в виде выростов различной формы, наружные или внутренние, содержащие синезеленые водоросли, тогда как в самом слоевище этого лишайника фикобионтом являются зеленые водоросли.

Некоторые лихенологи описывают еще так называемые автосимбиотические цефалодии, содержащие зеленые водоросли, как и в самом слоевище. Такие выросты некоторые считают изидиями. Мы полагаем, что этот вопрос решает систематическое положение водорослей. Если водоросли в выростах принадлежат к тому же виду, что и водоросли в слоевище, то такие выросты действительно являются изидиями.

Термин «цефалодии» предложил Ахариус (*Acharius*, 1803), которому мы обязаны серьезной ревизией уже существовавших терминов и созданием основ лихенологиче-

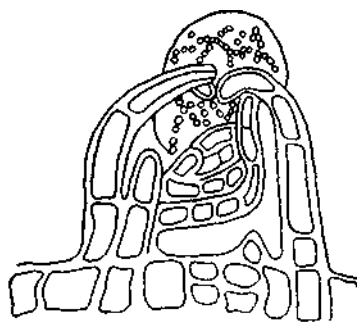


Рис. 75. *Peltigera aphthosa* (L.) Willd. Начальная стадия образования цефалодия. (По Бабикову).

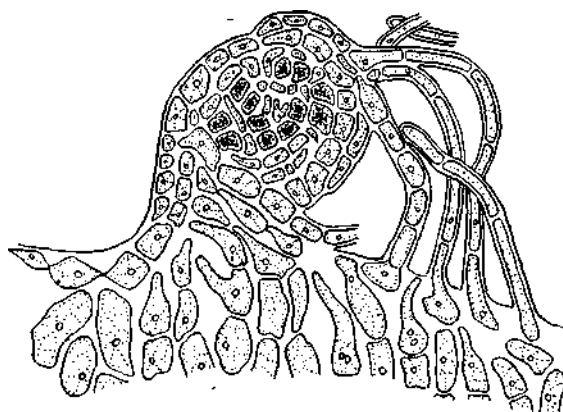


Рис. 76. *Peltigera aphthosa* (L.) Willd. Дальнейшая стадия развития цефалодия; начало формирования вокруг него корового слоя. (По Моро).

ской термшологии. Вначале он обозначал термином «цефалодии» пикцидии. Позже Ахариус применил этот термин к тем бородавчатым наростам на слоевище *Peltigera aphthosa*, которые мы и в настоящее время называем цефалодиями. Но еще долгое время после труда Ахариуса цефалодии все еще обозначались старинным названием «тельца», «грибные тельца» (*corpuscula*, *corpuscula fungosa*). Вальрот (*Wallroth*, 1825—1827), который после Ахариуса больше всех уделил внимание лихенологическим терминам, полагал, что цефалодии являются результатом изменений, возникающих в покровных плектенхиммах лишайников, и предложил называть эти своеобразные образования *rhymata*, или бородавками.³⁰ Позже изучение цефалодиев было продвинуто Т. Фризом (*Fries*, 1858) в его морфолого-систематической монографии родов *Stereocaulon* и *Pilophoron*. Однако специальные монографии, посвященные широкому изучению именно цефалодиев, принадлежат перу Форсселла (*Forssell*, 1882, 1884), который изучил около сотни видов лишайников, образующих цефалодии.

Что касается изучения процесса развития цефалодиев, то его начало было положено отечественным лихенологом Бабиковым (*Babikoff*, 1878), исследования которого были позднее подтверждены и несколько дополнены целым рядом ученых, особенно Моро (*Moreau F. et Mme*, 1919, 1921).

Наиболее полное представление о возникновении и развитии цефалодиев дает хорошо изученная история их развития у *Peltigera aphthosa*, которую мы и рассмотрим. Когда на верхнюю поверхность слоевища *P. aphthosa*, покрытую небольшими крющ-

³⁰ Для своего времени Вальрот оказал большое положительное влияние на развитие лихенологии, только его концепция «гонидиев» надолго затормозила выработку общих представлений о лишайниках и о характере действительных отношений гриба и водоросли.

ковидно или различно загнутыми и согнутыми волосками, попадает (приносится ветром) маленькая колония *Nostoc*, она задерживается волосками, которые затем разрастаются и, загибаясь над ней, охватывают ее со всех сторон (рис. 75). Приходя в соприкосновение с клетками ностока, волоски делятся на короткие клетки. Одновременно из корового слоя вырастают гифы, которые также делятся поперечными

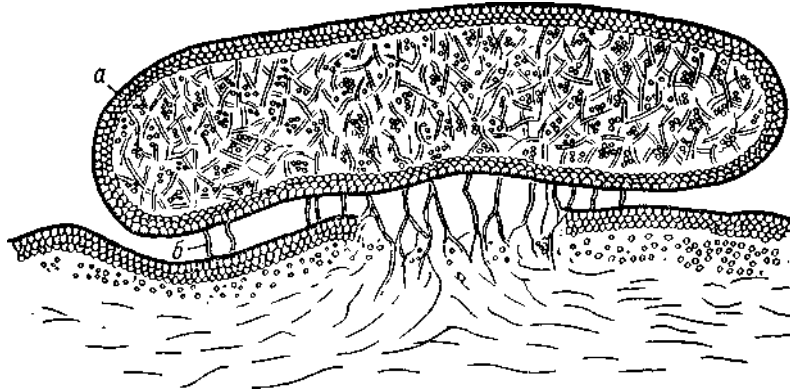


Рис. 77. Вертикальный разрез через старый цефалодий *Peltigera aphthosa* (L.) Willd. (По Моро).

Вокруг всего цефалодия виден параплектенхимный коровый слой (а). На слоевище под цефалодием в центре коровый слой дегенерировал. Цефалодий соединен со слоевищем тяжами (б).

перегородками на клетки и охватывают колонию *Nostoc* (рис. 76). Молодой цефалодий растет, водоросли в нем быстро размножаются, клетки их раздвигаются гифами и разносятся ими во всех направлениях. В результате этого внутри полностью сформированного цефалодия можно увидеть небольшие группы клеток ностока, размещенные не длинными цепочками, а в виде различных как по своей форме, так и по числу сос-

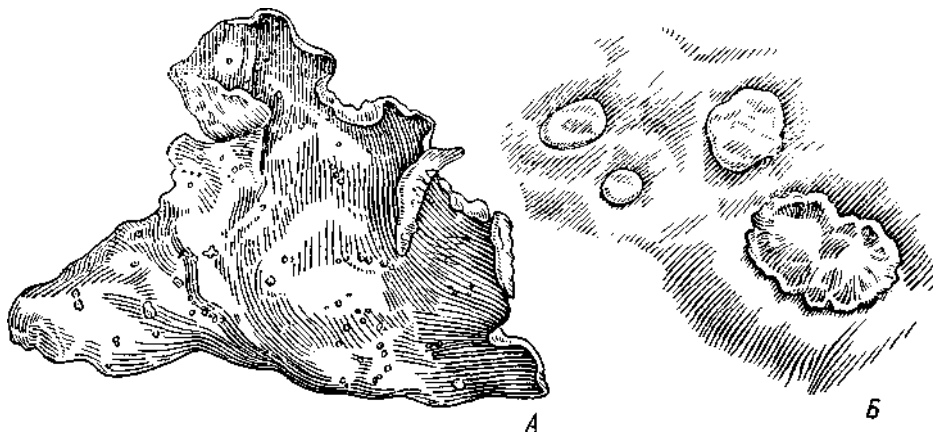


Рис. 78. Цефалодий *Peltigera aphthosa* (L.) Willd.

А — участок слоевища с цефалодиями (темные пятнышки), вид сверху (по Галлоэ); Б — цефалодий, увеличено (ориг.).

ставляющих их клеток групп (иногда и коротеньких трихомов), разобщенных довольно узкими прослойками рыхлой параплектенхимы гриба. Снаружи цефалодий *P. aphthosa* покрывается параплектенхимным коровым слоем. Одновременно плотный коровый слой слоевища пельтигеры под тем местом, где прикреплен цефалодий, постепенно преобразуется в рыхлое сплетение (как и в сердцевинном слое). В такую же рыхлую плектенхиму преобразуется и участок зоны водорослей слоевища (с водорослями *Coccomyxa peltigerae* или *C. mucigena*), который находится под коровым слоем, причем

зеленые водоросли в этом месте отмирают, как предполагают, в связи с затемнением (рис. 77). В дальнейшем в связи с отмиранием большей части новообразованного рыхлого сплетения от него остаются лишь тонкие тяжи, которые связывают цефалодий, покрывающийся со всех сторон параплектенхимным коровым слоем, со слоевищем пельтигеры. Вследствие сильного разрастания гиф и водорослей цефалодий образуются на верхней поверхности слоевища *Peltigera aphthosa* в виде более или менее постоянной формы бородавочек, достигающих 1 мм в диам. (рис. 78). Некоторое время цефалодий продолжают поверхностный рост (в длину и ширину), а затем рост их ограничивается. Отметим, что водоросли, входящие в состав цефалодия, часто называются вторичным фикобионтом.

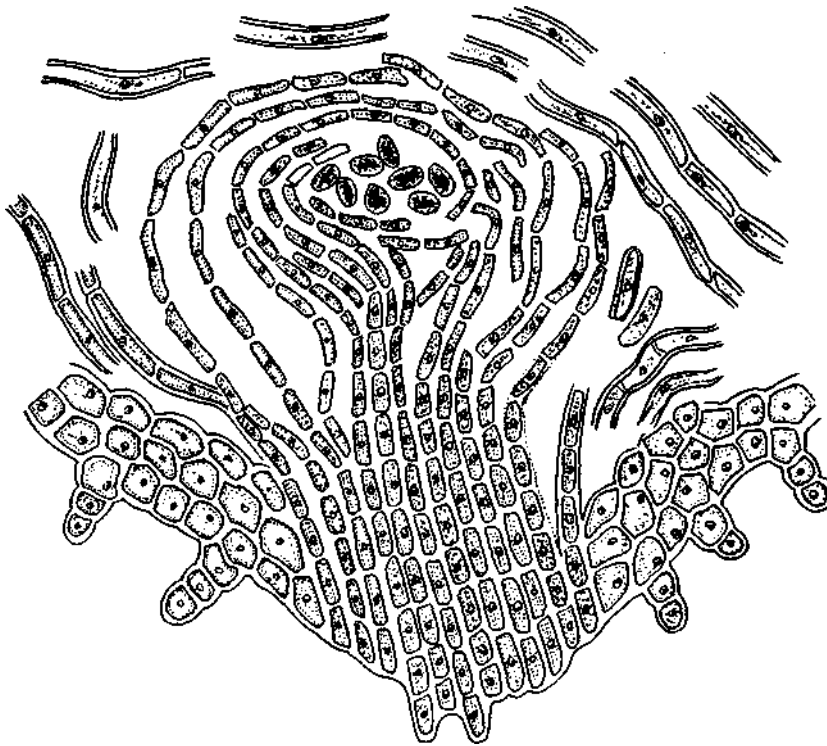


Рис. 79. *Lobaria laetevirens* (Lightf.) Zahlbr. Очень молодой цефалодий, уже погруженный в слоевище лобарии. (По Моро).

По-видимому, примерно таким же образом, как и у *Peltigera aphthosa* развиваются цефалодий у *Stereocaulon*, у которого они достигают наибольшей дифференциации.

К сожалению, возникновение и развитие цефалодиев изучены лишь у нескольких видов лишайников. При этом выяснилось, что процессы образования цефалодиев у разных видов совершенно различны. Совсем иначе, например, происходит процесс образования цефалодиев, возникающих на нижней стороне слоевища. Лучшее всего изучен он у *Lobaria laetevirens* и *L. amplissima* благодаря исследованиям Моро (Moreau F. et Mme, 1921). На нижней поверхности слоевища *L. laetevirens* имеются многочисленные волоски, которые удерживают попавшую к ним колонию *Nostoc* и охватывают ее. Редко может образоваться снизу слоевища внешний (эктотрофный) бородавковидный цефалодий, как у *Peltigera aphthosa*, но значительно чаще колонию *Nostoc* углубляется в слоевище. Этот процесс происходит при помощи гиф (особого рода двигающихся гиф), которые, очевидно, под влиянием раздражения со стороны синезеленых водорослей вырастают из клеток параплектенхимы нижнего корового слоя, образуя пучок перпендикулярных к нижней поверхности длинных, плотно прижатых друг к другу, разделенных на клеточки гиф, утончающихся к верхней части,³¹ которой

³¹ Позже гифы, окружающие колонию носток, становятся тонкими также и в нижней своей части.

они плотно концентрически (как футляром) окружают продвинутую ими внутрь слоевища колонию ностока (рис. 79). Более ранние и некоторые другие стадии образования цефалодия у *L. laetevirens* пока неизвестны, а потому процесс развития цефалодия у этого лишайника нельзя описать с достаточной полнотой. На более поздних стадиях внешние клетки слоевища на том месте, где начал углубляться цефалодий, снова образуют двухрядный, реже трехрядный параплектенхимный нижний коровой слой. Связь этой стадии с предыдущей выдают оставшиеся между цефалодием и коровым слоем уже тонкие гифы, как и раньше, перпендикулярно направленные к нижней поверхности (рис. 80). К этому времени колония *Nostoc* сильно разрастается. Ее пронизывают в разных направлениях тяжи тонких гиф, разъединяя на отдельные участки.

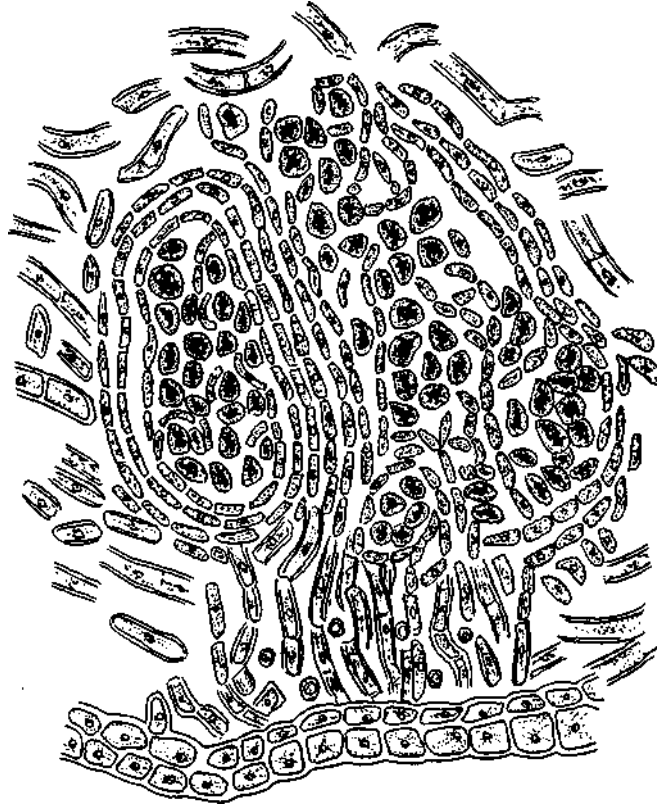


Рис. 80. *Lobaria laetevirens* (Lightf.) Zahlbr. Вертикальный разрез через участок слоевища с молодым цефалодием, но колония *Nostoc* уже разъединена тяжами гиф на несколько участков. (По Моро).

Новое образование становится таким большим, что оно заметно с нижней стороны слоевища в виде полушаровидной выпуклости. На такой стадии развития цефалодий иногда остаются в течение долгого времени. Следующей стадией является преобразование тяжей гиф, а затем и всех гиф цефалодия в параплектенхиму в результате их деления на короткие клетки и плотного их соединения. Такое соединение приводит к нарушению ряда физиологических процессов, в первую очередь — к нарушению газообмена, что обуславливает дегенерацию клеток ностока. Она начинается в основном с нижних слоев цефалодия и вызывает постепенное, по частям, по прогрессирующее отмирание всех клеток водоросли (рис. 81). Интересно, что клетки параплектенхимы тем мельче, чем в более глубоких участках цефалодия они находятся. При этом наиболее мелкие клетки окружают разобщенные участки колонии *Nostoc*.

В числе лишайников, у которых цефалодий также образуются на нижней поверхности слоевища, можно рассмотреть *Solorina saccata*, фикобионтом которой является зеленая водоросль *Coccomyxa solorinae-saccatae*) иногда *C. glaronensis* либо *C. ovalis*).

Когда на нижнюю поверхность слоевища *S. saccata* заносится колония одного из видов *Nostoc*, двигающиеся гифы через некоторое время вталкивают ее в сердцевинный слой лишайника примерно так же, как мы это видели у *Lobaria laetevirens*. Напомним, что у видов рода *Solorina* нет нижнего корового слоя. Вместе с тем, когда цефалодий оказывается уже внутри слоевища солорины, на нижней стороне последнего как раз под цефалодием образуется параплектенхимный слой толщиной в несколько рядов. Цефалодий окружается частично гифами сердцевинного слоя главным образом из нижней его части, и в меньшей степени также гифами, вырастающими из клеток нижележащего участка параплектенхимного корового слоя. Из этих гиф образуются раз-

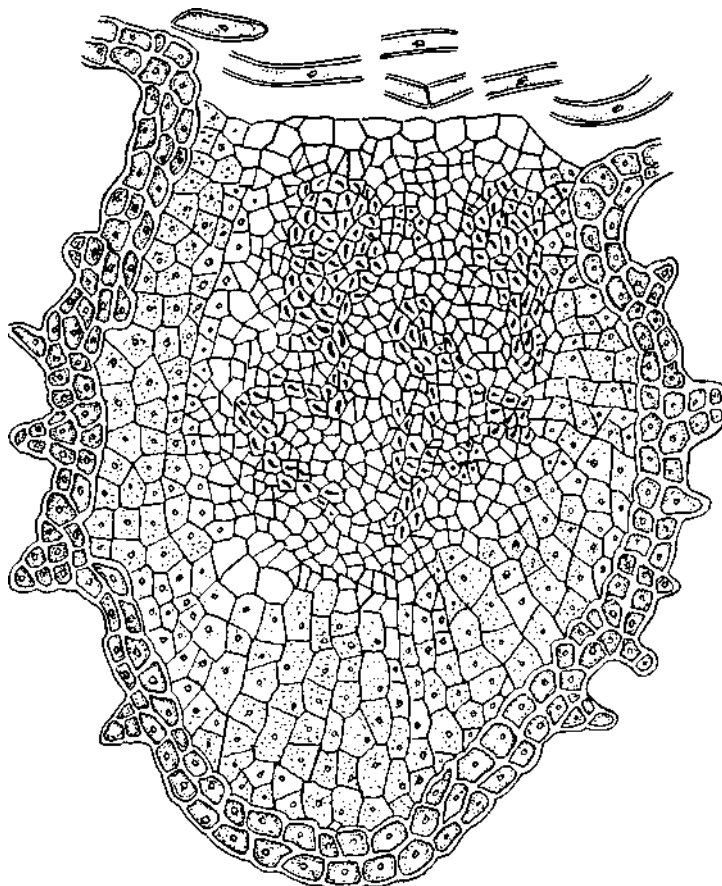


Рис. 81. *Lobaria laetevirens* (Lightf.) Zahlbr. Старый цефалодий с отмершими клетками водорослями. (По Моро).

ветвленные тяжи, которые, так же как у *Lobaria laetevirens*, пронизывают в нескольких направлениях продвинутой в сердцевинный слой колонию *Nostoc*, разъединяя ее отдельные участки. Параплектенхима, «удушающая» в дальнейшем продвинутой колонию ностока, как это мы видели у *L. laetevirens*, у солорины не образуется, и в слоевище *Solorina saccata* остается внутренний цефалодий в виде большой, округлой или более или менее растянутой параллельно поверхности лишайника массы водорослей и гиф, иногда развитой в такой мере, что она занимает всю толщу сердцевинного слоя. Внутренний цефалодий *S. saccata* растет до известного предела, обусловленного дегенерацией и отмиранием некоторой части клеток ностока. Иногда у *S. saccata* наблюдается более резкая дегенерация цефалодиев также в результате отмирания синезеленых водорослей, причем (хотя это и редко бывает) неожиданное отмирание происходит еще в то время, когда цефалодий остается наружным.

Примерно так же, по данным Форсселла (Forssell, 1885), происходит образование цефалодия и развитие дальнейших этапов и у *Nephroma expallidum*.

У *Solorina crocea* (с фикобионтом *Coccomyxa solorinae* — *croceae* или *C. tirolensis*) колонии востока захватываются гифами края слоевища и формируется внутренний краевой цефалодий. Вследствие роста слоевища лишайника цефалодий, возникающий у края, со временем оказывается относительно далеко от последнего, а в слоевище тем временем возникают другие молодые цефалодий. Одновременно формируется несколько цефалодиев. Они развиваются в лишайнике под его зоной зеленых водорослей, сильно разрастаются, большая часть их сливается друг с другом, и образуется как бы вторая, почти непрерывная зона синезеленых водорослей, параллельная первой. Такое расположение водорослей у *S. crocea* и воспринималось прежде лишайнологами, как двуслойная гетероморфная зона водорослей. Даже столь крупный специалист, как Гю (Hue, 1911), не догадывался об истинном происхождении слоя синезеленых водорослей у этого лишайника.

Известно явление частичного или даже полного замещения зеленых водорослей в слоевище лишайника синезелеными водорослями. Такие расшатанные отношения проявляются в тех родах лишайников, виды которых образуют цефалодий.

Иногда развитие цефалодиев приводит к частичному исчезновению в зоне водорослей фикобионта, свойственного данному виду лишайника, причем именно в местах, более близких к цефалодию (Окснер, 1956). Вполне возможно, что полная замена зеленых водорослей синезелеными у некоторых видов с закреплением такого «перестройства» могла осуществиться в результате массового развития цефалодиев. В определенных условиях расшатанность в отношениях компонентов лишайника может привести к возникновению в нем постоянной облигатной потребности в новом фикобионте. Может быть, именно таким путем образовалась в Гималаях *S. crocoides* из обычной *S. crocea*, распространенной в высокогорном поясе и тундрах. Кроме пельтигеровых, такие отношения можно указать и для стиктовых. Причины, вызывающие замену одного типа фикобионта другим, следует искать, возможно, в антагонистическом влиянии одного типа водорослей на другой. Однако иногда эти различные водоросли могут ужиться, развиваясь бок о бок. Так, указанная *S. crocea* (вне Гималаев) образует, как мы видели выше, две параллельно протянувшиеся зоны водорослей — верхнюю с зелеными и нижележащую с синезелеными водорослями, без заметного антагонистического влияния друг на друга.

Наблюдения над внедрением *Nostoc* и развитием цефалодиев у *Lobaria laetevirens* привели Моро к идее оценки внедрения водорослей в глубь слоевища лобарии как инфекции, а образование цефалодия как патогенного процесса, при котором происходит борьба между микобионтом и инфицирующей его колонией *Nostoc*. «Цефалодий — это болезнь, — говорит Моро, — вызванная синезеленой водорослью у лишайника с зелеными водорослями. . . Внешние цефалодий на верхней или нижней поверхности слоевища, — говорит он далее, — следует сравнивать с галлами, вызванными агентами инфекции, которыми являются водоросли (синезеленые); это альгоцицидии».

Однако не всегда победа в борьбе микобионта и вторичного фикобионта бывает на стороне гриба, как это наблюдается у *Lobaria laetevirens*. У *Lobaria amplissima*, например, по данным Моро (Moreau F. et Mme, 1921), картина развития цефалодия совершенно иная. Возникновение и первые стадии развития цефалодия не отличаются от описанных для *L. laetevirens*, но позднее процесс развивается иначе. Синезеленые водоросли, занесенные гифами в сердцевинный слой, не гибнут от окружающей плотной параплектенхимы, а напротив, все более разрастаются и, пробиваясь вверх сквозь зону зеленых водорослей, обуславливают выпячивание верхнего корового слоя, прорывают его и выходят на верхнюю поверхность в виде темноватого кустистого древовидно разветвленного цефалодия, снаружи покрытого хорошо развитым параплектенхимным коровым слоем, внутри с водорослями и сердцевинным слоем. Эти своеобразные цефалодий были описаны как самостоятельный род лишайников — *Dendriscocaulon*. Следует признать, что в этом вопросе нет достаточной ясности. В связи с тем что изучение развития этого цефалодия далеко не полно и данные Моро не убедительны, многие лишайнологи, в том числе и автор настоящей работы, считают *Dendriscocaulon* не цефалодием, а факультативным паразитом *Lobaria amplissima*. В природе, в условиях горных лесов, особенно реликтовых центров, действительно, можно наблюдать *Dendriscocaulon umhauense*, который растет совершенно независимо от слоевища *Lobaria amplissima*. Нам приходилось его собирать в таких условиях на Дальнем Востоке и на Алтае. Некоторые лишайнологи (Dughi, 1936, 1937; des Abbayes, 1951) высказывают соображение о возможности образования такого свободноживущего лишайника в результате соединения споры *L. amplissima* с соответствующими синезелеными водорослями, являющимися компонентами *Dendriscocaulon*. Однако с этим вряд ли можно согласиться, так как свободноживущий *Dendriscocaulon umhauense* иногда встречается в районах, где *Lobaria amplissima* еще неизвестна, и если и будет обнаружена, то, вероятно, как редкий вид.

Чаще всего в образовании цефалодиев принимают участие водоросли *Nostoc* и *Stigonema*, значительно реже *Scytonema*, *Rivularia*, *Lynghya*, *Gloeocapsa*, *Chroococcus*.

У определенного вида лишайника в образовании цефалодиев, как правило, принимает участие один род водоросли и лишь очень редко цефалодии образуются то с одним, то с другим родом.³² Очень редко можно наблюдать в одном цефалодии два разных вида водорослей (у *Lecidea elegans*, по данным Форсселла).

Цефалодии встречаются несколько более, чем у 100 видов лишайников из родов *Peltigera*, *Nephroma*, *Solorina*, *Stereocaulon*, *Lecanora*, *Placopsis*, *Caloplaca*, *Lecania*, *Pilophoron*, *Lecidea*, *Lobaria*, *Sphaerophorus*, *Argopsis*, редко у представителей семейств *Physciaceae*, *Graphidaceae* и др. Обнаружено образование эктотрофных цефалодиев у одного из индонезийских видов *Opegrapha* (Redinger, 1933). Для некоторых лишайников, например *Peltigera aphthosa*, *P. leucophlebia*, большинства видов *Placopsis*, *Stereocaulon*, *Lecidea panaeola*, *L. elegans* и др., наличие цефалодиев является совершенно константным видовым признаком. Размер цефалодиев, их форма и окраска обычно постоянны для определенных видов. Джонсон (Johnson, 1938) на основании изучения разных типов цефалодиев у видов *Stereocaulon* указывает даже, что фиРущ аи³³. X. 9. образований коррелируется с их другими морфологическими особенностями. Таким образом, характер цефалодиев следует использовать в "систематике, что уже пытался провести Ридл (Riddle, 1910).

Разные известные типы развития цефалодиев свидетельствуют о разнообразии взаимоотношений синезеленых водорослей с организмом лишайника. Было бы преждевременным давать общую оценку значения цефалодиев, пока мы не знакомы с процессом образования их у достаточно большого количества видов лишайников. Однако уже и теперь можно утверждать, что отмеченная нами выше точка зрения Моро (Moreau F. et Mme, 1919) и довольно близкие к ней взгляды Массалонго (Massalongo, 1855), Фриза (Fries, 1866), Кауле (Kaule, 1931) на цефалодии как на галлы (альгоцецидии), образующиеся в результате болезнетворного процесса, вызванного будто бы поражением синезелеными водорослями слоевища лишайника, противоречат фактическим данным. Достаточно вспомнить обязательность образования цефалодиев у *Peltigera aphthosa*³³ и картину их развития у этого лишайника или вспомнить процесс втягивания гифами *Lobaria laetevirens* синезеленых водорослей в глубь слоевища. В пользу такого взгляда говорит и отмеченное выше указание Джонсона на то, что форма цефалодиев у различных видов *Stereocaulon* коррелируется с другими морфологическими особенностями этих видов.

Некоторые исследователи считают цефалодии, напротив, постоянными органами, которые играют определенную роль в усилении питания лишайников. Так, Дарбишир (Darbishire, 1927, 1932) показал, что водоросли цефалодиев используются лишайником как источник питания таким же образом, как и зеленые водоросли из зоны водорослей в слоевище. Дез Аббей (dos Abbaes, 1951) но без основания допускает, что синезеленые водоросли к цефалодиях способны фиксировать атмосферный азот, который позднее ассимилируется всем телом лишайников. Он допускает, что цефалодии могут играть различную роль у разных видов: у одних могут представлять патогенное явление, у других, гораздо более многочисленных видов лишайников, играют определенную роль в питании лишайников, дополняя функцию основного фикобионта, нормального для данного вида. Нам представляется значение цефалодиев только в качестве определенного фактора, главным образом в азотистом питании лишайника. Микобионт усваивает некоторые органические и азотистые соединения, вырабатываемые клетками синезеленых водорослей, а после их отмирания он использует все их питательные вещества. В последнее время для *Peltigera aphthosa* экспериментально доказано при использовании меченого ¹⁵N₂, что клетки *Nostoc* в ее цефалодиях связывают атмосферный азот, который затем перемещается в слоевище лишайника и полностью потребляется им (Millbank, Kershaw, 1969).

Что касается классификации цефалодиев, то Нюландер (Nylander, 1878) распределял их по трем типам:

- 1) цефалодии верхней поверхности (*cephalodia epigena* и *cephalodia perigena*);
- 2) цефалодии нижней поверхности (*cephalodia hypogena*);
- 3) цефалодии внутренние (*cephalodia endogena*).

Этой классификации придерживаются и некоторые современные авторы.

Форсселл (Forseil, 1885) несколько усложнил классификационную схему Нюландера и предложил следующую.

I. Настоящие цефалодии (*cephalodia vera*), которые крепко связаны со слоевищем лишайника.

³² Так, по данным Форсселла (Forssell, 1885), у *Placopsis gelida* в цефалодиях встречаются то *Scytonema*, то *Nostoc*. У *Lecidea panaeola* в цефалодиях могут быть *Gloeocapsa*, *Chroococcus* либо *Stigonema*, а у видов *Pilophoron* — *Gloeocapsa*, *Stigonema* или *Nostoc*.

³³ Постоянное обязательное наличие цефалодиев на слоевище *Peltigera aphthosa* обусловило даже видовое название (*aphthosa* — значит «бородавчатая»), данное этому лишайнику Линнеем.

1. Цефалодии верхней поверхности (*cephalodia epigena*, *cephalodia perigena*). Они развиваются на верхней поверхности слоевища и обычно покрыты коровым слоем.

2. Цефалодии нижней поверхности (*cephalodia hypogena*). Развиваются на нижней поверхности лишайника и не имеют корового слоя. Различаются слоевищные, если они полностью поверхностные и погруженные, если они заключены в плектенхимы слоевища. Кроме того, он группирует эти цефалодии по форме.

П. Псевдоцефалодии (*pseudoccephalodia*), которые слабо связаны со слоевищем лишайника, имеют собственный коровый слой и обнаруживают способность к самостоятельному росту. В качестве примера можно отметить *Solorina spongiosa*. Однако окончательно еще не выяснено, является ли действительно мелкочешуйчатое слоевище *S. spongiosa* (на котором позднее развивается крупночешуйчатая фертильная форма) цефалодием этого лишайника.

В схеме Шнейдера (Schneider, 1897), которая по сути является упрощением схемы Ньюландера, все цефалодии делятся на два типа:

1) цефалодии эктотрофные, которые развиваются полностью на поверхности слоевища лишайников, образуя бородавочку;

2) цефалодии эндотрофные, которые развиваются в самом слоевище.

Большинство современных лихенологов придерживается схемы Шнейдера, очень удобной, по достаточно условной. Постоянного резкого разграничения между этими двумя типами провести нельзя: эндотрофные цефалодии на первых стадиях развития эктотрофны, а если рассматривать *Dendriocaulon* в качестве цефалодия, то вначале он эктотрофен, затем эндотрофен и в последней стадии эктотрофен.

ПАРАСИМБИОЗ

Изучая грибы, паразитирующие на лишайниках, Цопф (Zopf, 1897) обратил внимание на то, что часть их существенно отличается от настоящих паразитов лишайников. Он установил, что такие грибы, считавшиеся паразитами лишайников, как например *Rhombocarpus punctiformis* (дискомицет в слоевище *Rhizocarpon geographicum*) и *Conida punctella*, а также *C. rubescens* (в слоевище *Diplotomma alboatrum*) на самом деле вовсе не являются паразитами. Гифы их развиваются во всей толще сердцевинного слоя, но нигде не приводят к гибели микобионта и не наносят ему даже сколько-нибудь заметного вреда. Вторгшийся в слоевище лишайника гриб обнаруживает те же тенденции, что и микобионт — гифы его (как и гифы микобионта) тесно окружают клетки водоросли и между ними возникают такие же отношения. Цопф назвал это явление парасимбиозом, т. е. побочным симбиозом. Позднее это явление назвали также парабриозом и косимбиозом.

Мы уже ранее высказали мысль о том, что симбиоз и паразитизм нельзя противопоставлять, что это понятия, относящиеся к разным биологическим явлениям. — симбиоз дает представление о способе жизни, а паразитизм о способе питания. Мы знаем, что симбиотический способ жизни лишайника связан со взаимно паразитическим способом питания (а со стороны гриба также и сапрофитным). Поэтому, принимая уже давно укоренившийся термин «парасимбиоз», мы можем согласиться с тем, что отношения парасимбионтов вовсе не имеют паразитического характера, а полностью являются «симбиотическими», которые рассматриваются только как «мутуалистические», «обоюдно выгодные». Мы должны понимать, что своеобразные отношения, устанавливающиеся в таком сожительстве, отличаются от отношений при поражении обычными грибными паразитами лишайников, наносящих ущерб обычно всему лишайнику или грибному компоненту только тем, что при парасимбиозе на клетках фикобионта паразитируют и притом более или менее однообразно не один, а два или редко три гриба, а именно лишайниковый (микобионт) и вторгшийся (парасимбионт). Последний вначале проявляет очень мягкую форму паразитизма, которая в дальнейшем переходит в жесткую и приводит, подобно основному грибу лишайника, к гибели по крайней мере части клеток водоросли.

Между парасимбиотическими отношениями (смягченный паразитизм, медленно приводящий к гибели только часть водорослей) в пораженном парасимбионтом лишайнике и жестким паразитизмом существуют многочисленные переходы. Мы увидим их на примерах парасимбиозов, которые приведены дальше. Иногда можно только приблизительно уловить тот момент в развитии парасимбиотического комплекса, с которого парасимбиотические отношения переходят в жесткий паразитизм.

Парасимбионты развиваются большей частью в слоевище лишайников, некоторые только на апотециях или же на том и другом одновременно. Известны парасимбионты у многих лишайников, но некоторые группы последних очень бедны ими, особенно коллемовые. В изучение парасимбиоза много нового внесли после Цопфа Еленкин

(1901a), Тоблер (Tobler, 1911) и особенно Котте (Kotte, 1909), а затем Вернер (Werner, 1928, 1928—1929, 1935) и Вернер совместно с Шехтленом (Schaeclitelin et Werner, 1926, 1928, 1935). Котте исследовал пять видов рода *Abrothallus*, являющиеся парасимбионтами, а именно *A. peyritschii* — парасимбионта *Cetraria pinastri*, *A. glabratulae* — парасимбионта *Parmelia glabratula*, *A. cetrariae* — парасимбионта *Platysmatia glauca*, *A. coerulescens* — парасимбионта *Parmelia conspersa* и *A. parmeliarum* — парасимбионта *Parmelia saxatilis*, *P. conspersa*, видов *Cetraria*, *Evernia*, *Physcia*, *Sticta*.

Очень хорошо прослеживаются парасимбиотические отношения на примере гриба *Abrothallus parmeliarum*, проникающем в слоевище *Cetraria pinastri* (рис. 82). Гриб этот заметен в виде маленьких черных амотециев на листоватом слоевище *Cetraria pinastri*. Гифы *A. brothallus* распространяются довольно равномерно в сердцевинном слое, не заходя, однако, в плотный коровой слой лишайника, за исключением того периода, когда этот гриб образует плодовые тела или пикнидии. Тогда гифы его пробивают коровой слой слоевища цетрарии, не нанося ей при этом заметного вреда.

Гифы *Abrothallus* в сердцевинном слое разделены на довольно длинные клетки и образуют разветвления, направленные к зоне водорослей, где ветки гиф делятся на короткие клетки и плотно окружают клетки водорослей. При этом одна и та же клетка водоросли может быть охвачена гифами как микобионта, так и вторгшегося гриба. Иногда гифы парасимбионта проникают даже в ризины, но не достигают субстрата. Такое явление, по-видимому, относительно редко.

Гифы парасимбионта иногда проникают в соредии и изидии *Cetraria pinastri*, что обеспечивает одновременное распространение всех трех компонентов. Гифы этого парасимбионта бесцветны, но легко узнаются по иному отношению к окрашиванию иодом, а в тех участках, где гифы не дают окрашивания, границу между гифами микобионта и парасимбионта провести очень трудно. Растет парасимбионт с такой же скоростью, как и слоевище лишайника, или несколько медленнее.

Более отчетливо влияние паразитизма можно отметить у *Abrothallus cetrariae*, живущего в слоевище *Platysmatia glauca*. Он вызывает значительную гипертрофию плектенхимы хозяина, вздутия, сходные с галлами, но, кроме этих гипертрофических разражений, других повреждений не причиняет.

Из изученных Еленкиным (1901в, 1901г) случаев побочного симбиоза отметим парасимбиоз гриба *Trematosphaenopsis parmeliana* с *Parmelia vagans*, собранном в Монголии. Этот гриб вначале заметен в виде черных точек на верхней, а кое-где и на нижней стороне слоевища пармелии, а позднее образует бородавчатые разражения, около 2 мм в диам. и больше, напоминающие галлы. Так как йодная реакция сердцевинного слоя лишайника (темно-фиолетовая окраска) и плектенхимы галловидного разражения (желтая окраска) отчетливо различны, то можно с уверенностью сказать, что тело парасимбионта является не измененной параплектенхимой лишайника, а собственной стромой. Последняя отличается также и более тонкими гифами. Интересно, что гифы парасимбионта передвигают в строму водоросли из слоевища лишайника, которые здесь энергично размножаются. Вместе с тем в строме обнаруживаются отмершие водоросли, оболочки их, лишенные протопласта. Таким образом, парасимбионт ведет себя так же, как и микобионт, используя питательные вещества только фикобионта.

Очень своеобразно поведение *Leptosphaeria oligospora* (сем. *Pleosporaceae*), поселяющейся на слоевище *Peltigera venosa*. Тонкие бурые гифы лептосферии прекрасно заметны между толстыми бесцветными гифами пельтигеры. Они с самого начала поражают с помощью гаусториев клетки плектенхимы корового и самой поверхностной части сердцевинного слоев пельтигеры, в результате чего здесь вскоре обнаруживаются лишенные протопласта клетки. Однако вторгнувшийся гриб ограничивается только этим ущербом, не поражая далее и не вызывая никакой дегенерации микобионта. Мицелий

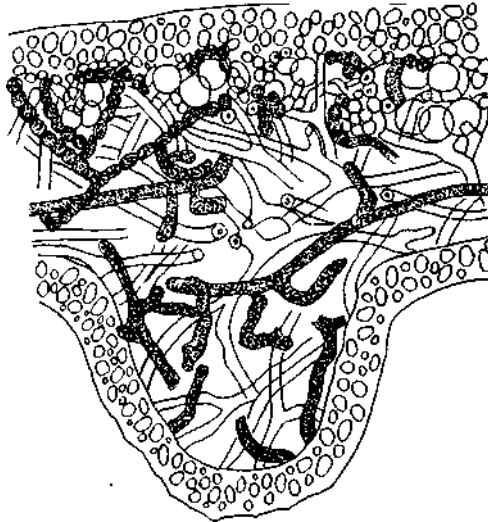


Рис. 82. Вертикальный разрез через слоевище *Cetraria pinastri* (Scop.) S. Gray, с парасимбионтом *A. brothallus*, темные гифы которого пронизывают сердцевинный слой слоевища лишайника, особенно зону водорослей. (По Котте).

паразитизма растёт по направлению к зоне водорослей, захватывает и обволакивает их клетки, однако как гифы лишайника, так и гифы паразитизма не приводят к существенной гибели водоросли *P. venosa*. Иные отношения наблюдаются, когда гифы *Leptosphaeria oligospora* вторгаются в цефалодии, образующиеся на нижней стороне слоевища *P. venosa*. Гифы лептосферии используют малейшие промежутки в толстой стенке плектенхимы, окружающей цефалодии и растут по направлению к клеткам *Nostoc*. Микобионт же реагирует на вторжение паразитизма образованием толстого плектенхимного валика, но гифы лептосферии продолжают проникать глубже, пока не достигнут зоны водорослей, где они охватывают клетки ностока, не вызывая отмирания, а позднее угнетают их, и клетки ностока постепенно переживают, а затем исчезают. Таким образом, лептосферия вначале ведёт себя как временный ограниченный паразит лишайникового гриба, а затем как типичный паразит — паразитизм (Werner, 1935, 1969). Более резок паразитизм в отношениях у паразитизма *Celidium siictarum* (сем. *Celidiaceae*), который довольно часто встречается в слоевище *Lobaria pulmonaria*, в цефалодиях и хорошо бывает заметен на ее апотециях. Диск апотециев в таком случае чернеет или покрывается черными пятнами. Гифы *Celidium* окружают клетки водоросли, не вызывая видимых изменений в них, значительно позднее приводят их к гибели. Бесцветные гифы целидия постепенно буреют ко времени образования плодовых тел, появляющихся на поверхности слоевища лобарии, и увлекают за собой часть клеток водорослей. Эти водоросли под влиянием целидия более оживленно делятся, увеличиваются в размерах и располагаются главным образом под гипотецием этого гриба. Их можно наблюдать в плектенхиме ножки плодового тела целидия. Однако водоросли не исчезают здесь полностью. На той поздней стадии можно иногда отметить на нижней поверхности слоевища лобарии в виде ответной реакции образование туберкул, а редко угнетение и деформацию слоевища (Werner, 1928, 1969.)

Еще более резко сказываются позднейшие паразитические отношения у паразитизма *Homostegia piggetii* (сем. *Phyllachoraceae*), развивающегося на слоевище *Parmelia saxatilis*. Вначале после проникновения в слоевище пармелии гифы гомостегии ведут себя как паразитизм, не умерщвляя клеток водорослей, а окружая их своими бурными гифами и используя их подобно основному грибу. Но в дальнейшем гифы гомостегии переходят к все более резкому паразитизму. Они разветвляются и в коровом и в сердцевинном слоях, уничтожают водоросли и постепенно замещают в местах своего развития гифы лишайника, сохраняя его внешний вид и образуя свои ризины. Снаружи зараженные участки слоевища *Parmelia saxatilis* отличаются вытянутыми черными вздутиями (Schaechtelin et Werner, 1928; Werner, 1969).

Паразитическое воздействие оказывает также *Phacopsis vulpina* (сем. *Celidiaceae*) на *Letharia vulpina*, выросты слоевища которой со временем изменяются в форме, сильнее разветвляются и становятся кудрявыми (Tobler, 1911, 1925). На первых стадиях развития *Phacopsis vulpina* не причиняет заметного вреда водорослям лишайника, лишь увеличивая частоту их деления. Паразитизм позднее образует местами вздутия, но соседству с которыми исчезают водоросли, кроме нескольких скоплений. Эти скопления водорослей и одиночные водоросли окружаются гифами *Phacopsis*, которые постепенно вытесняют здесь гифы лишайника. По-видимому, в результате химического раздражения гифами *Phacopsis* клетки водорослей начинают оживленно делиться. В дальнейшем количество гиф *Phacopsis* все увеличивается, они продолжают в этих местах вытеснять гифы лишайника и приводят к гибели его водоросли. Под влиянием *Phacopsis* коровой слой *Letharia vulpina* расщепляется, гриб прорывается наружу и частично обнажает находящуюся под ним бурую мертвую плектенхиму. Таким образом, с самого начала *Phacopsis* ведёт себя как паразитизм, затем становится паразитом лишайника и наконец сапрофитом, использующим мертвые клетки. Подобно *Abrothalluspeyritschii*, гифы *Phacopsis* врастают также и в соредии, что даёт возможность грибу распространяться вместе с диаспорами лишайника. Примерно так же развиваются отношения и у исследованного Тоблером гриба *Karschia destructans* на слоевище *Skaenotheca chrysocephala*, но после уничтожения водорослей этот гриб ведёт себя как сапрофит на коре деревьев.

По словам Кейслера (Keissler, 1930), Котте наблюдал очень интересный случай усложнённого паразитизма. Слоевище *Cetraria glauca* было поражено одновременно двумя паразитизмами *Abrothallus parmiliarum* и *Nesolechia oxyspora*. Эти грибы уживались друг с другом и вместе с основным грибом лишайника использовали водоросли. Единственным признаком небольшой дегенерации лишайника было образование галлов на слоевище *Cetraria*.

В качестве паразитизмов могут быть не только нелихенизированные грибы, но редко также и лишайники. Винтер (Winter, 1877) указывает на один из видов *Leptorhaphis*, перитеции которого были погружены в слоевище *Lempho lemna chazanum*. При этом гифы *Leptorhaphis* почти вовсе не вредили слоевищу хозяина, за исключением того, что вызывали легкие вздутия в месте своего размещения. Гифы паразитизма рас-

пространялись по всему слоевищу лемфолеммы и вершины (кончики) их проникали в слизь клеток фикобионта, из которой они извлекали для себя питательные вещества.

Случаи поражения парасимбионтом клеток вторичного фикобионта (водорослей цефалодиев) Вернер (Werner, 1935, 1969) рассматривает как особое явление, которое он назвал псевдопарасимбиозом. Таким образом, по Вернеру, из рассмотренных здесь примеров к псевдопарасимбиозу относятся поражения грибами *Leptosphaeria oligospora* и *Celidium stictarum* синезеленых водорослей в цефалодиях лишайников. Иное дело, есть ли действительно необходимость в выделении в особую категорию такого парасимбиоза с синезелеными водорослями?

В отношении поднимаемого в литературе вопроса о происхождении парасимбиоза нам представляется несомненным, что парасимбиоз как более совершенная форма умеренного и специализированного паразитизма со сбалансированными отношениями и с более суженным кругом хозяев развился из более жесткого паразитизма.

Различия между паразитами лишайников и парасимбионтами часто настолько тонки, что отнесение гриба в первую или во вторую группу чисто условны. Вот почему один и тот же гриб одними авторами рассматривается как парасимбионт, другими как паразит лишайника, как например *A. brothallus parmiliarum*, *Conida clemens* и др.

РАЗМНОЖЕНИЕ ЛИШАЙНИКОВ

У лишайников известны три типа размножения: половое, бесполое и вегетативное. При половом размножении споры образуются в результате полового процесса, иногда в значительной степени измененного и сильно редуцированного. При бесполом размножении у лишайников образуются экзогенные споры в пикнидиях и на свободно размещенных на поверхности слоевища конидиеносцах, не имеющие в основе своего развития полового процесса. В образовании спор у лишайников участвует лишь микобионт. Наконец, вегетативное размножение осуществляется не спорами, а некоторыми вовсе не специализированными частями слоевища и мало специализированными образованиями. Вегетативное размножение базируется на способности лишайников регенерировать все слоевище из небольшого участка — его обломанных веточек, лопастей или из особых образований, как например из соредий, изидий, почек и др. Так как и бесполое и вегетативное размножение не имеют в своей основе полового процесса, то многие авторы объединяют их в один тип бесполого размножения, противопоставляя его типу полового размножения. Тем не менее эти два способа размножения — вегетативное и бесполое — весьма различаются, и мы, как и большинство авторов, будем рассматривать каждый из них отдельно, что представляет удобство и для изложения.

ПОЛОВОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ

Половое воспроизведение лишайников имеет в своей основе слияние двух половых клеток. В начале этого процесса, как и у пеликеллизованных аскомицетов, происходит слияние цитоплазмы половых клеток (плазмोगамия, цитогамия), при котором ядра остаются обособленными, в результате чего клетка (зигота) становится двухъядерной. Такая пара ядер (гаплоидных), сближенных в одной клетке и происходящих от разных материнских клеток, называется дикарионом. Последующее слияние ядер (кариогамия) с образованием уже диплоидного ядра, которое у низших грибов происходит непосредственно за плазмогамией, у сумчатых грибов (лихенизированных и нелихенизированных) совершается значительно позднее, в молодой сумке. Отставание в образовании сумок объясняется тем, что зигота не превращается, как у низших грибов, непосредственно в сумку, а образует выросты — аскогенные гифы в которые переходят дикарионы. На вершине аскогенных гиф уже формируются сумки. За кариогамией тотчас же следует редукционное деление (мейозис) диплоидного ядра и образование спор, так что споры содержат уже гаплоидное ядро и затем прорастают в гаплоидный мицелий. Таким образом, в процессе полового спорообразования наблюдается следующее чередование ядерных фаз: от редукционного деления диплоидного ядра и образования спор до плазмогамии — гаплоидная фаза, с образованием дикариона и до кариогамии — дикариофаза, от кариогамии до редукционного деления — диплофаза. У многих лишайников отмечена редукция полового процесса, и половые спороношения образуются апогамно.

Базидиальше лишайники еще не изучены в отношении полового размножения, но у них, как и у нелихенизированных базидиомицетов, неизвестны специальные дифференцированные половые органы и оплодотворение заменено апогамным процессом.

Плодоношения у сумчатых лишайников (асколихенов) закладываются большей частью в сердцевинном слое близ нижней границы зоны водорослей.

По-видимому, впервые женские половые органы у лишайников были отмечены Фуистингом (Fuisting, 1868) в слоевище *Lecidea fuscoatra* (= *L. fumosa*), где среди плектенхимы из более нежных гиф он отметил членистую и неразветвленную гифу, с короткими широкими, богатыми плазмой клетками, исчезающую с дальнейшим развитием зачатка плодового тела и образованием гимениального слоя. Гифу эту Фуистинг отождествил с воронинской гифой. Несколько позднее Шталь (Stahl, 1877), изучая развитие плодовых тел *Collema fragrans*, обратил внимание на толстую, в нижней своей части

винтообразно завитую в 2.5—3 оборота гифу, заметную еще до образования зачатка плодового тела. Он выяснил, что гифа эта является женским половым органом — архикарпом. Его исследования показали, что у *Collema fragrans* архикарп, который закладывается приблизительно в средней части слоевища между верхней и нижней поверхностью, является ответвлением обычной гифы. Архикарп многоклеточный (рис. 83) и от других гиф отличается толщиной и дифференциацией на две части: на нижнюю, завитую в 2.5—3 оборота (аскогон, который имеет 10—12 клеток), и на верхнюю (трихогину), обычно тонкую, которая отходит от аскогона. Трихогина растет вверх и высовывается на верхней поверхности слоевища своей небольшой клейкой верхушкой, к которой прилипают приносимые ветром никио-КОНИДИИ. Щталь заметил, что в месте прилипания и у трихогины, и у ПИКНОКОНИДИИ оболочки растворяются и гифоконидия быстро после этого теряет свое плазматическое содержимое, так что остается только ее пустая оболочка. Таким образом, можно считать, что содержимое пикноконидии переходит в трихоншу. Спустя некоторое время после этого трихогина отмирает, причем продольные стенки клетки ее спадаются, а поперечные перегородки клеток сильно утолщаются

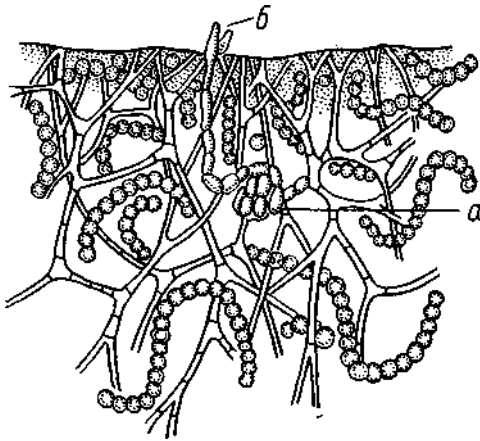


Рис. 83. Вертикальный разрез через слоевище *Collema fragrans* (Sm.) Ach. В центре виден многоклеточный архикарп. (По Щталю).

а — аскогон, б — трихогина, высовывающаяся над поверхностью слоевища.

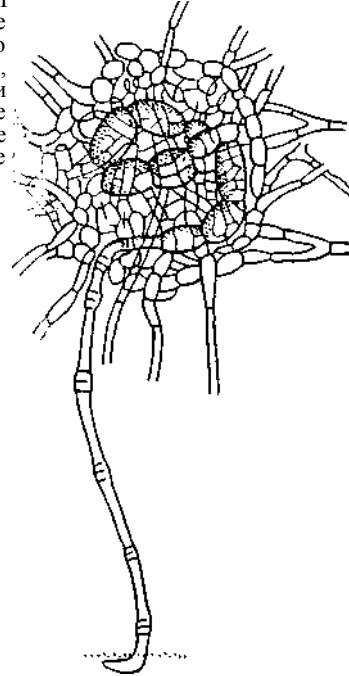


Рис. 84. *Collema fragrans* (Sm.) Ach. Аскогон и трихогина после копуляции с пикноконидией. (По Щталю).

(рис. 84). Должно быть, протоплазма и ядро клеток трихогины постепенно перемещаются вниз, к аскогону. Баур (Baup, 1898), применяя цитологические методы исследования, обнаружил у *Collema crispum* заметно продырявленные перегородки клеток трихогины. В клетках аскогона, которые содержат как свои ядра, так и, по-видимому, ядра трихогины, начинается группировка этих ядер по два (образование дикарионов). Одновременно с этим аскогон быстро разрастается, клетки его вздуваются и через некоторое время из них начинают вырастать аскогенные гифы.

Относительно прилипания пикноконидии к трихогине Баур, наблюдая такие же картины, что и Щталь, заметил, что стенка трихогины в местах соединения с пикноконидией растворялась, однако ни прямого соединения цитоплазмы трихогины и пикноконидии, ни дальнейшего передвижения ядра последней он не наблюдал.

¹ У большинства исследованных лишайников закладывается не один, а целая группа архикарпов, из которых развиваются далеко не все (Nienburg, 1908). Такое же явление известно и у симбиотических грибов, например, по данным Даффа (Duff, 1922), в сем. *Geoglossaceae*. Место закладки архикарпов различно у разных лишайников — обычно в зоне водорослей, реже в нижней части сердцевинного слоя, очень редко в норвом слое.

Далее процесс образования сумок и спор идет тем же путем, что и у всех аскомице-тов (в порядке пезизовых). Конечная клетка аскогенной гифы загибается крючком. Оба ядра клетки делятся конъюгированно, т. е. так, что оси деления каждого ядра размещены параллельно друг другу. Получаются две пары ядер, из которых одна (не сестринских) размещается над изгибом крючка, третье ядро переходит к его основанию, а четвертое — в загнутый кончик. Затем образуются две перегородки, которые отрезают в виде отдельных клеток загиб крючка с одним ядром и верхнюю двухъядерную часть крючка. Последняя является материнской клеткой сумки, которая быстро разрастается. После слияния в этой клетке обоих ядер (конечного этапа полового процесса) и образования сумки из копуляционного ядра в результате последовательного тройного деления (первое деление — редукционное) образуется восемь ядер. Вокруг них обособляется часть цитоплазмы сумки, образующиеся восемь «пор покрываются оболочкой и лежат в остаточной протоплазме (эпиплазме), которая сохранилась в сумке после образования спор. Вместе с тем аскогон разрастается, окружается, как футляром, сплетением мелкоклеточных гиф, из которого вверх растут парафизы, а также образуется гипотечий (из внутренних слоев сплетения) и эксципул (из внешних слоев). Картина, которую можно представить на основе исследования Штала, Баура и др., не является общей для всех лишайников. Разные виды значительно отличаются деталями образования половых органов и половым процессом. Обобщая все данные об особенностях полового процесса у лишайников, Моро (Moreau, 1927) устанавливает два типа его, а именно: тип *Peltigera* и тип *Collema*. Тип *Peltigera* характеризуется многоядерными клетками аскогенных гиф; позднее клетки делятся так, что новые клетки становятся двухъядерными. Тип *Collema* характеризуется аскогонами с одноядерными клетками, которые проходят через непостоянную кратковременную, многоядерную фазу. Тип этот отличается также вначале одноядерными, а затем двухъядерными клетками аскогенных гиф.

Различие между указанными двумя типами полового процесса и образования половых плодоношений не является настолько серьезным, чтобы их можно было противопоставлять друг другу как две совершенно различные линии развития. Особенности обоих типов отражают, наверное, только общий характер клеток гиф лишайников. Действительно, у исследованных представителей сем. *Peltigeraceae* (*Peltigera*, *Soloriná*) клетки вегетативных гиф часто многоядерны, а потому легко понять, что эта организационная особенность повторяется и у аскогенных гиф. Наоборот, у исследованных лишайников из других семейств клетки вегетативных гиф содержат по одному ядру, что повторяется, естественно, и в клетках аскогенных гиф. Что касается способа возникновения двухъядерных клеток у аскогенных гиф, то воображаемое принципиальное отличие его зависит, наверное, исключительно от первоначального ядерного состояния этих клеток, от которого они приходят к образованию дикарионов: у многоядерных пельтигеровых, благодаря возникновению новых перегородок, а у остальных лишайников с одноядерными клетками вследствие слияния соседних клеток, не сопровождаемого кариогамией (Окснер, 1956).

Характер полового процесса у лишайников имеет определенные аналогии с соответствующими явлениями у несимбиотических грибов. Так, половой процесс у описанного типа *Peltigera* можно сравнить с половым процессом у *Humaria* или у *Rugonema* (апогамные формы). Легко провести аналогию между типом оплодотворения *Collema* и *Polystigma*, у которой дикарионы образуются также вследствие копуляции двух соседних одноядерных клеток. Аналогичен также и дальнейший процесс формирования сумок.

В лихенологической литературе существует мнение о первичности многоядерных клеток гиф лишайников и, следовательно, о большей примитивности процесса пельтигеровых. Нам кажется более вероятным считать многоядерность пельтигеровых вторичным признаком, аналогичным многоядерности у довольно высокоорганизованных несимбиотических аскомицетов. В пользу этого взгляда свидетельствует кратковременное появление многоядерной фазы в клетках аскогона (у типа *Collema*), тогда как сначала аскогон отличается одноядерными клетками.

Мы уже подчеркивали, что нельзя противопоставлять лишайники с одним типом полового процесса лишайникам с другим типом только на основании этого признака. Однако сем. пельтигеровых отличается также целым рядом других своеобразных особенностей — характером слоевища, строением его, особенностями верхней поверхности его, образованием жилок, своеобразием апотециев. Весь этот комплекс признаков представляет серьезный таксономический и систематический критерий и требует как пересмотра положения пельтигеровых в системе, так и выделения *Nephroma*, которая отличается от пельтигеровых не только половым процессом, но и образованием апотециев на нижней стороне долей (лопастей) слоевища. Выделение нефром предложил еще Моро (Moreau, 1927), который и обосновал установление отдельного семейства *Nephromataceae* (= *Nephromataceae*).

Мы ограничиваемся описанием только наиболее общих черт процесса воспроизведения у лишайников, потому что более детальное рассмотрение этого вопроса выходит за рамки заданий настоящего пособия. Тем не менее нельзя не сказать еще нескольких слов о роли пикноконидии. В этом вопросе в литературе существуют противоположные взгляды. Если целый ряд ученых, начиная с Итцигсона (Itzigsohn, 1850), Шталя (Stahl, 1877), считает пикноконидии мужскими половыми клетками, то такие исследователи, как Тюляна (Tulasne, 1851), Лейндау (Lindau, 1888) и другие относят пикноконидии к обычным спорам, какими размножается лишайник. Пока считалось неоспоримым, что пикноконидии способны прорасти только в условиях полового процесса, значение их как мужских половых клеток не вызывало сомнения, но после того как Меллеру

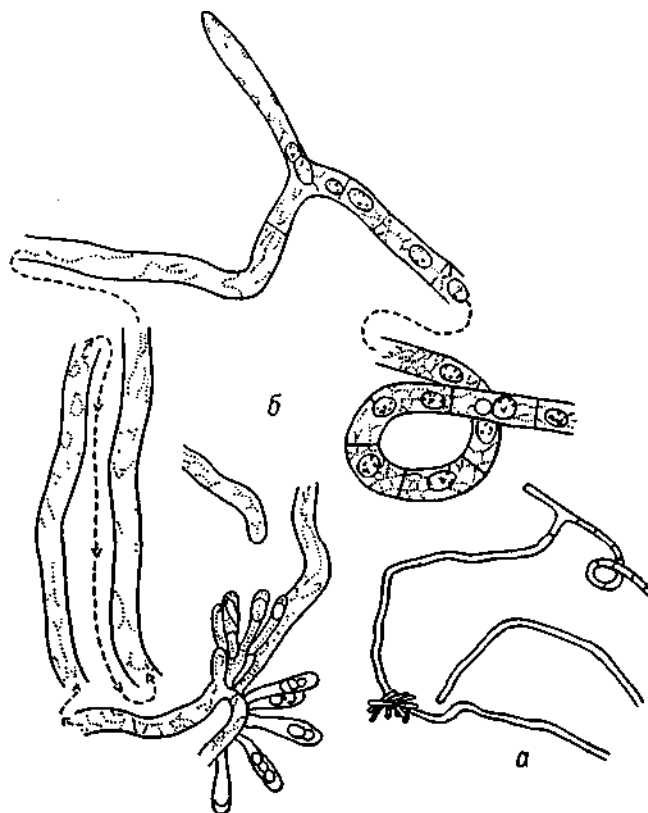


Рис. 85. *Collema bachmannianum* (Fink.) Dcgel. (По Бахманну).

а — три трихогины (из них две копулируют с пикноконидиями); верхняя показана полностью; б — верхняя трихогина: основные участки сильно увеличены; изъятые участки отмечены пунктиром.

(Möller, 1887) удалось прорасти пикноконидии разных видов лишайников в искусственных условиях, эта мысль находила все меньше сторонников. В частности, Моро (Moreau, 1927) решительно отрицает половую функцию пикноконидии. В пользу взглядов Моро до известной степени свидетельствуют отсутствие цитологических фактов проникновения ядра пикноконидии в трихогину, беспорные факты развития аскогона без предварительного оплодотворения у некоторых лишайников, случаи редукции трихогины. Наличие пикноконидии на кончике трихогины, выдающейся над слоевищем, Моро считает такой же случайностью, как и наличие бактерий и разных инертных тел на липких предметах.

Очевидно, наиболее вероятным является предположение, что пикноконидии у некоторых лишайников функционируют как мужские половые элементы, а у остальных они потеряли это значение и являются обычными спорами бесполого размножения.

Как доказательство того, что пикноконидии являются мужскими половыми клетками, указывают на роль их в половом процессе у *Collema bachmannianum*, описанном

Бахманн (Bachmann, 1913). У этого вида, по данным исследовательницы, пикноконидии (как она называет эти палочковидные тельца) образуются не в пикнидиях, а гроздевидно отшнуровываются от гиф внутри слоевища и никогда не выходят наружу. К этим гроздевидным кучкам растёт (скорее всего вследствие хемотропического раздражения) трихогина, которая также не выходит на поверхность слоевища. Возникает прямое соединение между кончиком трихогины и пикноконидией (рис. 85). Хотя переход ядра пикноконидии в трихогину Бахманн не наблюдала, но он, очевидно, должен быть, так как такая пикноконидия всегда становилась безъядерной. Интересно, что перегородки между клетками оплодотворенного архикарпа продырявлены и отдельные клетки его безъядерны, а некоторые содержат по 2—3 ядра, тогда как клетки неоплодотворенного архикарпа всегда одноядерны и перегородки у них целые. Мелкие ядра, которые находятся в клетках оплодотворенного архикарпа, Бахманн считает ядрами пикноконидии, потому что они значительно мельче, чем ядра архикарпа (рис. 85, б). Очевидно, и ядра архикарпа передвигаются от одной клетки к другим. Кстати, у несимбиотических грибов подобная картина роста трихогины к пикноконидиям наблюдается

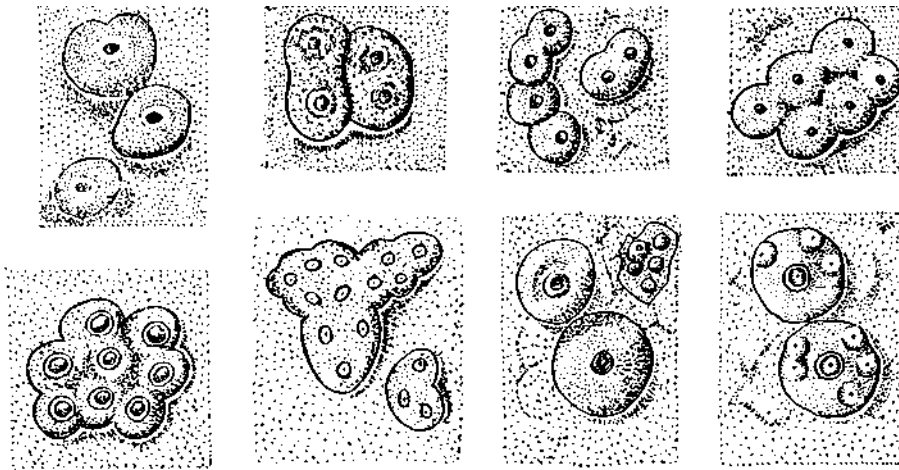


Рис. 86. Различные виды *Laurera*. На слоевище их заметны округленные по краю строматоидные участки. (По Летруи-Галипу).

у *Ascobolus carbonarius*, *Higginsia hiemalis*, некоторых видов *Mycosphaerella*, *Bornbardia* и др.

Редукция полового процесса у лишайников, которая изучена еще очень мало, сказывается во все большем увеличении числа стерильных аскогонов, произошедших из фертильных, затем в сокращении и стерильных аскогонов, в изменении половых клеток, все более приближающихся по внешнему виду к обычным вегетативным клеткам и, наконец (у нелихенизированных грибов), не отличающихся от последних. Мужские половые органы испытывают такую же редукцию, и в этом отношении они опережают архикарпы. У нелихенизированных грибов антеридии редуцируются до одной клетки, к которой растут трихогины или пассивно переносятся к ней. Возможно, что гроздевидно собранные пикноконидии *Collema bachmannianum* следует рассматривать как пикноконидии преобразованных и редуцированных пикнидий.

Таким образом, в результате полового процесса, а при его полной редукции — апогамных процессов, в конечном счете развиваются половые спороношения в виде открытых плодовых тел (плодоношений). Половыми спороношениями подавляющего большинства лишайников (у асковых лишайников) являются сумчатые спороношения; аскокарпы, которые образуются в виде открытых плодовых тел (или плодоношений) — апотециев или более или менее закрытых обычно сверху с узким выводным отверстием — перитециев. В связи с тем что между этими типами плодовых тел имеются переходные формы, лишайнологи иногда избегают такого деления и называют эти спороношения общим термином — апотеции, выделяя тип пиренокарпных апотециев (вместо перитециев). Деление на апотеции и перитеции сохраняется и до настоящего времени. Сохранено оно и в настоящем издании, чтобы возможно более облегчить процесс определения лишайников. Однако для более глубоких исследований лишайников и нелихенизиро-

ванных грибов такая малодифференцированная классификация аскокарпов уже не может считаться удовлетворительной. В последние годы делаются попытки более тонкого изучения и классификации плодовых тел.

Некоторые наблюдения Генеля (Hölmel, 1907, 1918a, 1918b) и особенно детальные исследования Наппфельдта (Nannfeldt, 1932) показали, что фертильный слой аскокарпов не одинаков по своему происхождению и по морфологическим особенностям. При изучении развития некоторых свободных грибов из пиреномицетов было отмечено, что у них вместо обычного инициального слоя, в который между парафизами встраиваются сумки, в плектенхиме образуются полости — локулы, где формируются сумки со спорами. По этим представлениям, в зрелых плодовых телах из плектенхимы, остающейся между полостями, формируются вертикально расположенные гифы, названные позднее псевдопарафизами, похожие на парафизы, но отличающиеся тем, что верхние участки их не свободны, а сростаются со стенками плодовых тел и растут книзу. Эти данные были позднее значительно уточнены. Наппфельдт отметил, что локулы образуются не в обычной плектенхиме, а в строме гриба. Это более плотные плектенхимы, формирование которых предшествует возникновению зачатков аскокарпов. Именно в строме замечается (у нелихенизированных грибов) самая первая стадия развития их — примордий. Что касается дисколихенов, то настоящей стромы у них нет; она заменена у лишайников слоевищем, в котором и формируется примордий аскокарпа. В тех немногочисленных случаях, когда у диско-

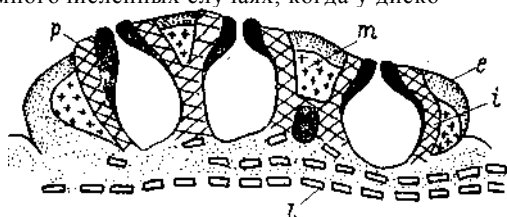


Рис. 87. *Laurera madreporiformis* (Eschw.) Riddle. Вертикальный разрез через строматоидное утолщение. (По Летруи-Галшту).

e — внешний слой строматоидных участков, образованный темноватыми гифами; г — внутренний слой с плотно сросшимися гифами, дублирующий эксципул; l — слой пробки дерева; m — срединный слой с оранжевыми кристаллами; p — собственный эксципул (пирений) каждого перитеция.

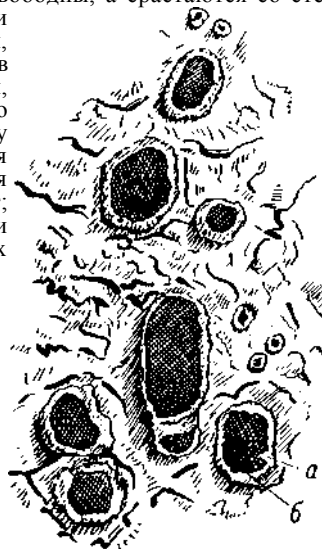


Рис. 88. Участок слоевища и апотеции *Byssoloma rotuliforme* (Müll.) Arg. R. Sant. на листе самшита.

a — слоевищный край апотеция; б — диск апотеция.

лихенов подчеркивается локализация аскокарпов в строме, речь идет, по-видимому, только о называемых нами строматоидными плектенхимах — не первичных, а возникающих у лишайников уже вокруг сформированных зачатков плодовых тел. Строматоидные участки (или, по Вайлю, псевдостромы) у лишайников обычно имеют вид сильно выдающихся, значительно превышающих по толщине остальное слоевище, ограниченных образований (рис. 86) с иной, нежели у остального слоевища и у стенки аскокарпов, структурой. Такие строматоидные образования известны главным образом у представителей тропических пиренокарпных лишайников: *Astrotheliaceae*, *Mycoporaceae*, *Trypetheliaceae*.

У представителей рода *Laurera*, по исследованиям Летруи-Галину (Letrouit-Galinou, 1957), строматоидные участки слоевища обнаруживают довольно значительную дифференциацию. У них можно отметить (рис. 87) наружный слой, образованный побуревшими гифами; срединный, содержащий оранжевые кристаллы, и два слоя, окружающие перитеций, а именно внешний слой, состоящий из сильно сросшихся гиф, и внутренний слой, состоящий из довольно плотно сросшихся гиф. Еще далее внутрь от этого слоя размещается эксципул (пирений). Местами в эти участки, напоминающие строму, иногда может заходить сердцевинный слой и изредка участок зоны водорослей. Нередко на строматоидных участках бывают развиты пикнидии. На этих участках на

одном и том же слоевище можно заметить одиночные перитеции, а иногда такие строматоидные образования содержат по многу (до 12) перитециев (рис. 86).

Примерно такою же строматоидные образования встречаются очень редко и у дисколихенов. У многих несоредизных видов *Pertusaria* они хорошо знакомы всем в виде плодовых бородавочек (иногда их называют слоевищными бородавочками), содержащих от одного до полутора десятков аскокарпов (апотециев). Плодовые бородавочки нельзя рассматривать как результат слившихся друг с другом слоевищных краев, содержащихся в бородавочках аскокарпов, так как по морфологии и структуре они заметно отличаются от слоевища, — так, например, у *Pertusaria coccodes* и *P. cogalana* с сильно изидиозным слоевищем плодовые бородавочки никогда не бывают изидиозными (Ozenda, 1963). Известны также плоские строматоидные бородавки на слоевище, в значительной мере состоящие из слившихся апотециев у некоторых графидальных и маленькие рассеянные по слоевищу бородавочки с небольшими одиночными пикнидиями.

На основании двух таких различных типов заложения сумок Наннфельдт предложил различать у *Ascomycetes* две систематические группы — *Ascohymeniales* (аскогимениальные грибы) и *Ascoloculares* (асколокулярные грибы). Первая группа характеризуется образованием сумок в гимениальном слое, вторая — образованием их в локулях, которые закладываются в строме. Такие же особенности в образовании сумок были обнаружены у лишайников, которые были разделены на аналогичные две группы: аскогимениальные лишайники и асколокулярные лишайники (или как их теперь некоторые микологи и лишенологи называют, локулоаскомицеты, или локулоасколихены). К числу асколокулярных лишайников относятся единичные группы пиренолихенов. Все плодоношения асколокулярного типа имеют общее название — аскостром, или аском.

Перитециевидные аскостры могут быть плюрилокулярными (со многими локулями) или в виде пиреносфер (с одной локулей). Они объединяются под общим названием псевдоперитециев, или, как их обычно кратко называют, псевдотеции. Морфологически они отличаются от перитециев аскогимениальших лишайников развитием сумок в локулях и особыми интераскальными нитями — псевдопарафизами с; нисходящим развитием. Последние берут начало в надгимениальном своде локулей и развиваются сверху вниз, но затем их вершины прикрепляются к субгимениальному слою, а основания отделяются от свода и становятся свободными. У аскогимениальных же лишайников (как и свободноживущих грибов) сумки закладываются непосредственно в слоевище (или в мицелии) вместилищах, аскотециях (Chadefaud, 1944), или лагиниях (Mogeaу, 1953), образованных особыми кроющими гифами, которые берут начало у основания аскогонного аппарата и развиваются вокруг него. В гимениальном слое в этих перитециях образуются не псевдопарафизы, а настоящие парафизы или парафизоиды, отличающиеся восходящим развитием, имеющие основание в субгимениальном слое и всегда свободные вершины. Что касается апотециевидных (дисковидных) аскокарпов, то в последнее время в результате глубокого морфолого-цитологического изучения обнаружено много особенностей, установлена целая серия новых типов развития и строения, в частности, аскогимениальных дискокарпов лишайников и нолихенизированных грибов.

Апотеции, их тины и строение. Апотеции лишайников чаще всего имеют вид маленького блюдца, в котором можно различить центральную часть — диск и периферическую узкую — край; только у немногих апотециев край не образуется (рис. 88).

Апотеции размещаются на всей верхней поверхности слоевища (большая часть в центре) или только на определенных участках, например по краям лопастей, по бокам или на вершине веточек. Лишь очень редко апотеции располагаются на нижней поверхности слоевища, например у видов *Nephroma*. Но доля слоевища, на нижней поверхности которой размещается апотеция, у многих из этих видов поворачивается в таком случае на 180°, и на первый взгляд кажется поэтому, что диск развивается на верхней поверхности слоевища. Такие апотеции называются ресущатными. Особенности размещения апотециев постоянны для вида и часто для рода, а потому представляют важный признак в систематике лишайников.

Апотеции бывают поверхностными и погруженными (в слоевище, в субстрат). По характеру прикрепления поверхностные апотеции могут быть приросшими (если они прирастают к слоевищу или субстрату не только центральным, очень небольшим участком нижней поверхности, но и своими краями), сидячими (если они прирастают только центральным участком) или приподнятыми на ножке (если их нижняя поверхность при основании апотеция сужена в заметную ножку). Иногда ножка еще недостаточно развита, но сужение апотеция снизу хорошо заметно; тогда говорят, что апотеции сужены при основании (при этом они относятся к типу сидячих). Если края апотеция прижаты к слоевищу, апотеции называют прижатыми. Плодовые тела (апотеции и перитеции) могут быть рассеянными (более или менее далеко отстоящими друг от друга)

или скученными. Зачастую они бывают скученными в небольшие рассеянные по слоевищу группы. При описании необходимо отмечать характер размещения плодовых тел. Очень полезно не ограничиваться такими определениями, как «многочисленные апотеции», «скученные апотеции», а по возможности точно отмечать плотность размещения плодовых тел. Леттау (Lettau, 1912, 1937) предложил метод подсчета их на 1 см^2 . Для этого в тонкой пластмассовой пластинке вырезают квадрат, стороны которого равны 1 или 0.5 см. Подсчет числа апотециев (или перитециев) в первом квадрате непосредственно показывает плотность, которая условно обозначается de или De (т. е. de densitas). Таким образом, если было подсчитано 30 плодовых тел, то обозначаем $Se=30$. Если подсчеты велись с квадратом со стороной, равной 0.5 см, то полученное

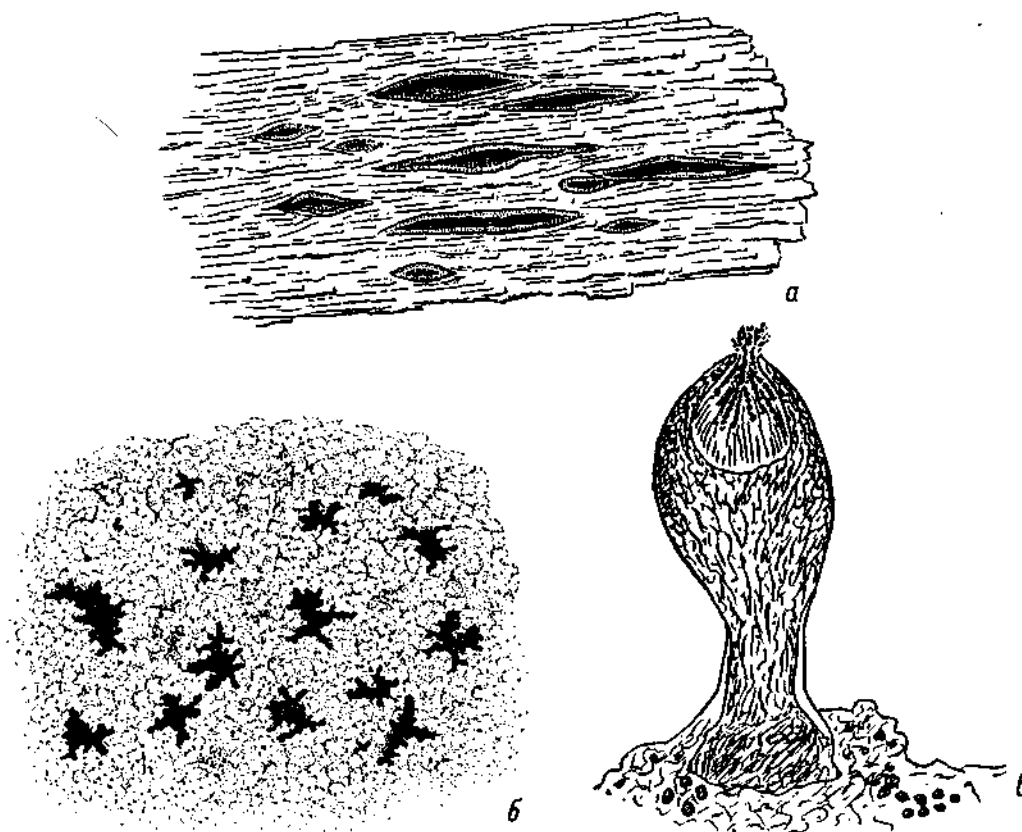


Рис. 89. Некоторые особые формы апотециев.

a — *Xylographa abietina* (Pers.) Zahlbr., черточковидные апотеции (диреллы); *б* — *Arthothelium ruanidnim* (Nyl.) Arnold., звездчатые апотеции; *в* — *Sphinctrina gelasinata* (With.) Zahlbr., внешний вид плодоношения на ножке.

число апотециев (например, 8) умножаем на 4, т. е. $de=32$. Для большей точности определения плотности проводят несколько измерений на разных экземплярах или в разных участках слоевища. $De=40-46$ будет обозначать предел колебаний числа апотециев на 1 см^2 у изученных растений.

Метод этот дает хорошие результаты, если апотеции не очень разнятся по размерам. При сравнении плотности размещения апотециев у видов с различной величиной плодовых тел эффективность этого метода, как указал Дегелиус (Degelius, 1954), снижается.

Обычно апотеции и их диски имеют более или менее правильную круглую, реже овальную форму. Если апотеции тесно скучены на слоевище, диски их становятся обычно угловатыми от взаимного давления. У некоторых лишайников, например, у представителей сем. *Graphidaceae*, апотеции, как правило, очень вытянутой или не-

правильной формы, часто имеет вид прямых или изогнутых простых или разветвленных черных (редко темно-оранжевых или коричневых) черточек, так называемых лирелл, гистеротециев, звездочек (рис. 89, а, б), как у некоторых представителей сем. *Arthoniaceae*, но отличающихся по своему строению от лирелл графидовых настолько резко, что Наппфельдт (Nannfeldt, 1932), а затем Сантессон (Santesson, 1952) ошибочно относили артопиевые к *Ascoloculares*. Диск лирелл у некоторых видов очень узкий, почти щелевидный, реже, у более коротких лирелл, он довольно широкий, эллиптический или почти круглый, как у *Arthonia exilis*, *A. punctiformis*. Округлые или неправильной формы, плоские, без края, иногда в виде пятна апотеции некоторых представителей артопиевых называют арделлами (*ardellae*). Редко апотеции бывают шаровидной или обратной конусовидной формы, как у многих представителей норощкоплодных (*E. aliciales*) (рис. 89, в).

Полезно отметить размер апотсциев и, если они круглые, указать их диаметр, если иной формы, то их наибольшую ширину, а если очень вытянутые, то наибольшую длину и ширину. Следует отмечать также высоту плодового тела над слоевищем, причем высота измеряется до высшей точки апотеция.

Обычно диск апотеция бывает вначале плоским, вогнутым или даже углубленным; иногда он таким и остается на все время, но обычно со временем становится выпуклым или даже полушаровидным.

Окраска диска довольно разнообразна. Чаще всего он бывает темно-бурым, коричневым, черным, оранжевым, оранжево-красным, красным, желтым, зеленоватым и др.

Поверхность диска покрыта гимениальным слоем или тесцием (*hymenium*, *thecium*), образованным палисадно расположенными в нем сумками (*сумка* — *ascus*), между которыми размещены стерильные гифы — парафизы (*paraphyses*). Вершины парафиз образуют верхний слой гниения — эпитеций (*epithecium*). Он хорошо виден на вертикальном разрезе через апотеций. В настоящее время различают два типа образований в самой верхней части гимениального слоя: эпигимспий (*epihymenium*) и эпитеций. Первый отличается от остальной части гимениального слоя окраской или зернистыми отложениями на вершинах парафиз. Второй — эпитеций (в собственном смысле) образован сплетением разветвленных вершин парафиз. Пока такая дифференциация практически проведена только в нескольких монографиях, обычно же оба типа верхней части гимениального слоя в лихенологических работах (и в настоящем издании) не различаются и обозначаются как эпитеций.

Окраска эпитеция обуславливает цвет диска. Ниже гимениального слоя расположен гипотеций; верхнюю часть его многие (особенно в работах по онтогенезу плодовых тел) выделяют в отдельный субгимениальный слой (зону), из которого в теций вырастают по мере своего развития сумки. Дюги (Dughi, 1952) называет такую зону аекогешой (*zone thecogene*), а субгимениальный слой понимает шире. Наконец, нередко субгимениальным слоем называют весь гипотеций. Слагается гипотеций из плотно сплетенных гиф, прохождение которых поэтому часто очень трудно проследить; нередко он имеет прозо- или параплектсхимное строение. Тонкое цитологическое исследование открывает в нем основание парафиз (несколько различных по их происхождению типов), часто анастомозирующих друг с другом и аскогешский аппарат. Обычно верхняя часть гипотеция более плотная, по образована более толстыми гифами, с более мелкими клетками. Гипотеций в зависимости от вида может быть бесцветным или окрашенным, что широко используется как константный признак в систематике лишайников. Гимениальный слой и обычно гипотеций окружаются эксципулом, иногда не развитым под гипотецием. В эксципуле различают внутреннюю часть — паратеций и внешнюю боковую часть — амфитеций.

У очень многих лишайников слоевище образует вокруг диска ободок — слоевищный край (*margo thallinus*), в котором всегда бывают водоросли (см. рис. 88). Слоевищный край обычно окрашен так же, как и слоевище или слегка отличается от него; во всяком случае он хорошо заметен вокруг диска, который почти всегда бывает иного, чем слоевищный край, цвета. Слоевищный край является кольцевым краем амфитеция (*amphithecium*) — слоевищного футляра (*excupulum thallinum*), который одевает снаружи весь апотеций и затем у основания его сливается со слоевищем. Амфитеций, как полагал Гю, отличается той же структурой, что и верхний коровой слой и зона водорослей в слоевище этого лишайника. Это принималось и всеми лихенологами до последнего времени. Гю считал, что амфитеций и слоевищный край не апотециального, а слоевищного происхождения. Однако как показали последующие исследования, амфитеций образуется разрастающимися наружу гифами паратеция. Следовательно, амфитеций не слоевищного, а апотециального происхождения.

В амфитеций можно различить коровой слой (но иногда его не бывает). За коровым слоем, в глубине амфитеция, если лишайник гетеромерный, размещается зона водорослей, а у гомеомерных лишайников водоросли распределены по всей его толще. Еще глубже можно заметить сердцевинный слой. Апотеции, у которых хорошо развит амфи-

теций и слоевищный край (*margo thallinus*), называют леканоровыми.² У многих лишайников нет слоевищного края, но вокруг диска развивается ободок — собственный край, или эксципулярный (*margo proprius*), в котором не бывает водорослей (рис. 90). Апотечии, не имеющие слоевищного края, а окруженные собственным краем, относятся к лецидеевому или биаторовому типам. Собственный край одноцветен с диском или почти такого же цвета. Очень желательно указывать в описании ширину края, для чего она измеряется в самом широком месте. Если же край неравномерно утолщен, то следует отмечать среднюю его ширину, а также в узком и широком участке. Собственный край представляет собой верхний кольцевой край эксципула (*exscipulum*), одевающего апотечий в виде чаши (отчего некоторые лихенологи называют его *calyx*) с топким дном, т. е. с боков и обычно также и снизу. Иногда в нижней части он неотличим от лежащего непосредственно над ним гипотеция. Кроме отмеченных выше паратесция и амфитеция, в эксципуле различают боковой (латеральный, *exscipulum laterale*) эксципул (*exscipulum parathesiale*) или боковую (латеральную) часть и базальший (или гипотециальный) эксципул (*exscipulum basale*, *exscipulum hypotheciale*) или базальную часть эксципула.



Рис. 90. Вертикальный разрез через апотечии различных типов: биаторового (А), лецидеевого (Б), леканорового (В).

а — амфитеций, в — подоросли, гц — гипотеции, гс — гимениальный слой, ск — слоевищный край, э — теций, эксц — эксципул.

Если базальная часть эксципула не различима и сливается с гипотецием, то в описании базальной части апотечия говорят только о гипотеции. Некоторые авторы вообще не отличают базальную часть эксципула от гипотеция, с чем никак нельзя согласиться, так как эти образования отличаются по структуре и по окраске. Часто боковая и базальная части эксципула окрашены различно. Окраска эксципула, как и окраска гипотеция, обычно является константным признаком, имеющим значение для определения вида лишайника. Гипотеции и эксципул одного происхождения — из плектенхимы зачатка плодового тела; это по сути лишь разные части одного и того же образования, но по-разному усложненные и метаморфозированные за долгий период их формирования. Непосредственно в эксципуле (именно в паратесии) водорослей почти не бывает. В гипотеции их тоже, как правило, не бывает, но под гипотецием (а иногда и в нем) в апотечиях леканорового типа, у которых базальная часть эксципула развита слабо, водоросли развиваются, образуя иногда довольно мощный слой. В апотечиях леканорового типа боковая часть эксципула развита значительно слабее, чем в апотечиях лецидеевого типа, часто она даже малозаметна. Однако указания, нередко встречающиеся в литературе на то, что эксципул образуется лишь в апотечиях лецидеевого типа, ошибочны. Что же касается собственного края, представляющего верхнюю часть эксципула, выдающуюся над диском апотечия в виде кольцевого валика, то он всегда хорошо заметен на апотечиях лецидеевого типа, но неясно различим или у некоторых видов даже неразличим вокруг диска апотечиев леканорового типа. Редко на апотечиях леканорового типа (у определенных видов, например, у *Lecanora riipicola*) видны хорошо развитые как слоевищный край, так и лежащий по направлению внутрь от него собственный край.

Из апотечиев лецидеевого типа, которые всегда отличаются твердостью (их трудно раздавить даже в смоченном состоянии на предметном стекле) выделяют еще биаторовый тип. Он отличается апотечиями более мягкой, чем у лецидеевого типа, консистенции и обычно более светло окрашенным (изредка черным, как у большинства лециде-

² В отечественной лихенологической литературе} очень часто используются неправильно образованные названия типов апотечиев, заимствованные из зарубежной терминологии — «леканориновый» (вместо правильного «леканоровый», от рода *Lecanora*), «лецидеиновый» (вместо «лецидеевый», от рода *Lecidea*), «биаториновый» (вместо «биаторовый» от рода (*Biatora*)).

евых) диском. Не все принимают выделение этого типа, так как, действительно, отличия его от лецидеевого очень часто условны. Тем не менее для практических целей определения лишайников и даже для решения некоторых вопросов их систематики признаки биаторового типа апотециев весьма существенно.

Таким образом, на вертикальном разрезе через апотеций можно различить следующие его части (рис. 90). По бокам он охвачен у апотециев леканорового типа амфитецием, содержащим водоросли и спускающимся вниз к слоевищу, а в самой верхней части заканчивающимся выступающим над диском слоевищным краем (рис. 90, А). У апотециев лецидеевого и биаторового типов апотеций охвачен эксципулом, состоящим из (рис. 90, А, Б) плектенхимы, не содержащей водорослей. Этот эксципул выходит у верхней поверхности апотеция в виде кольцевого выроста, окружающего диск и составляющего собственный, или, как его реже называют эксципулярный край. В верхней части апотеция размещен гимениальный слой (или теций — рис. 90, Гс) с сумками и парафизами, которые образуют сверху эпитеций или опигимений, (рис. 90, Э). Под гимениальным слоем размещен гипотеций (рис. 90, Ги) с верхней его частью — субгимениальным слоем. Под гипотецием находится базальная часть эксципула (если она развита) (рис. 90, Эксц). У многих лишайников под базальной частью эксципула, а если она не развита, под гипотецием часто заметен центральный конус, состоящий обычно из довольно плотной плектенхимы, соединяющийся с сердцевинным слоем словшца, на котором развивается апотеций. Если развит только латеральный (боковой) эксципул, то он называется половинчатым (*excupulum dimidiatum*), а если он развит и в базальной части, то цельным.

Слоевищный край диска может быть цельным или потрескавшимся, городчатым, бугорчатым, бородавчатым, зернистым, зубчатым или, редко, лопастным (например, у *Physconia venusta*). Апотеций могут быть очень различного размера у разных видов, но для каждого вида размеры их колеблются в строго определенных пределах. Обычно апотеций не превышают 1—2 мм в диам., очень часто они гораздо меньшей величины, например, у многих накипных лишайников диаметр апотециев лежит в пределах 0.1—0.5 мм. Самые крупные апотеций достигают в диаметре 2—3 см, редко больше, например у некоторых видов *Cetraria*, *Parmelia*, *Peltigera*.

Все образования, окружающие апотеций, часто называют рецептакулом. Однако этот термин устарел и, кроме того, некоторые употребляют его в значении только гипотеция, а другие только в значении амфитеция, что ведет к путанице. Поэтому лучше не пользоваться им в описаниях.

При повреждении, уничтожении гимениального слоя вредителями лишайников, особенно улитками, через некоторое время наступает регенерация его. Гимениальный слой может быть полностью или частично регенерирован. В последнем случае на поверхности оставшегося более плотного гипотеция образуется участок (или несколько) нового гимениального слоя, обычно очень выпуклый, иногда слегка отличающийся по цвету, а потому бросающийся в глаза.

Широко распространенная классификация апотециев с распределением их в три указанные выше группы — леканоровые, лецидеевые и биаторовые — не являются полностью удовлетворительной. Переходные и неясные формы существуют не только между лецидеевыми и биаторовыми апотециями,³ но также, хотя и реже, между леканоровыми и лецидеевыми. Особенные трудности представляют некоторые виды *Aspicilia*, апотеций которых иногда очень трудно отличить от лецидеевых. Кроме того, такая дифференциация позволяет расчленить дисколихены всего на три группы. Но все же эта классификация пользуется широким признанием в лихенологии и принимается также в настоящем издании, что объясняется (кроме только что указанных довольно редких случаев), как правило, чрезвычайной легкостью определения этих трех типов с помощью лупы или просто на глаз (без микроскопа). Были сделаны попытки дать более детализированную и более строгую классификацию апотециев. Фрей (Freu, 1936a) отказался от биаторового типа апотециев и предложил выделять три типа апотециев: протолецидеевый, суперлецидеевый и леканоровый.

В апотециях протолецидеевого типа коровой слой на внешней стороне апотециев отсутствует. Плектенхима гипотеция продолжается к боковым сторонам гимениального слоя и постепенно переходит здесь в латеральный эксципул, края которого выступают над диском, образуя на его периферии собственный край. Протолецидеевый тип апотециев известен у представителей сем. леканактидовых и у многих лецидеевых.

В апотециях суперлецидеевого и леканорового типов коровой слой эксципула охватывает апотеций, образуя с боков его внешнюю стенку, или точнее амфитеций, который вверху, на периферии диска выступает в виде кольцевого валика — слоевищного или собственного края. У основания апотеция амфитеций непосредственно переходит в коровой слой слоевища. Внешний кольцевой валик (край) апотециев леканорового и суперлецидеевого типов отличается по характеру образующего их амфитеция: в апо-

³ Вследствие чего многие лихенологи присоединяют *Biatora* к роду *Lecidea*.

тециях леканорового типа амфитеций содержит водоросли, а в амфитеции суперлецидеевых апотециев они отсутствуют. Это и обуславливает большое сходство суперлецидеевых апотециев с плодоношениями лецидеевого типа. Под гипотецием в плодоношениях как суперлецидеевого типа, так и леканорового типа можно заметить водоросли: у первого редко, у другого всегда. Суперлецидеевые апотеции известны у *Lecidea* и родов *Cladoniaceae*, *Umbilicariaceae* HRp.

Маас Геестеранус (Maas Geesteranus, 1947) предложил различать еще очень примитивный артониевый тип апотециев, который не имеет ни эксципула, ни слоевищного края. В артониевых апотециях можно различать лишь гимениальный слой и гипотеций. Этот тип известен у представителей семейства артониевых.

Сторонники приведенной классификации, принимая апотеции дискомицетов за исходный тип в эволюционном развитии плодовых тол дискомицетных лишайников, считают наиболее примитивным протолецидеевый тип, т. е. не отошедший или почти не отошедший в основных чертах от апотециев дискомицетов, более развитым — суперлецидеевый и наиболее развитым леканоровый тип. В первой схеме наиболее продвинутым в эволюционном отношении типом апотециев также считается леканоровый. Однако эта идея, хотя и имеющая рациональную основу, но безоговорочно положенная в основу филогенетических концепций, становится примером формально логических методов в систематике. Никак нельзя согласиться с тем, что леканоровый тип всегда является признаком высшей ступени филогенетического развития лишайников. Образование слоевищного края, а следовательно, и амфитеция в различных его формах можно проследить в разных, очень далеких друг от друга группах лишайников — достаточно напомнить такие семейства, как *Lecanactidaceae*, *Stictaceae*, ряд семейств группы «Суанорфилы» (с синезелеными водорослями), а также пармелиевые, фисциевые и т. д. Развитие слоевищного края можно отметить в таких группах *Caliciales*, как *Cypheliaceae* и *Sphaerophoraceae*. Слоевищный край, слоевищный амфитеций возник не одновременно в разных группах лишайников. Мы видим его как у низкоорганизованных групп (например, *Chrysothricaceae*, *Pyrenopsidaceae*), так и у некоторых наиболее развитых родов (например, у *Anaptychia*, *Physcia* и др.). Образование его иногда представляет достаточно простое ростовое явление и, напротив, у таких крупных групп, как *Lecanora*. По детальным работам Летруи-Галину (Letrouit-Galinou, 1966) и исследованиям Пельтом и Вупдером (Poelt, Wunder, 1967), группы *Caloplaca ferruginea*, амфитеций образован гифами паратеция с захваченными и размножившимися клетками водорослей без участия слоевища. Ясно, что амфитеций у различных групп лишайников не является гомологичным. Нельзя поэтому считать появление леканорового типа апотециев признаком, всегда связанным с высшей ступенью в филогенетическом развитии лишайников.

Таким образом, классификация апотециев Фрея, по нашему мнению, не на много более удовлетворительна, чем первая. К тому же она не охватывает очень своеобразных апотециев пельтигеровых и нефромовых, не оставляет места для апотециев мазедальных и т. д.

Дюги (Dughi, 1952, 1954) предложил новую классификацию апотециев дискокарпного типа, базирующуюся также на особенностях развития собственного и слоевищного эксципулов (амфитеция) и в некоторой степени на участии или на отсутствии фикобионта в собственном эксципуле.

Дюги устанавливает шесть не строго различающихся между собой типов апотециев.

1. Лецидеевые апотеции с собственным краем (эксципулом), состоящим из толсто стенных с суженным просветом клеток темно- до черноокрашенных гиф, которые не переходят в амфитециальные (или вегетативные) краевые плектенхимы, например, у *Lecidea*, *Rhizocarpon*.

2. Псевдолеканоровые апотеции с такой же структурой, как и лецидеевые, но со светлым эксципулом, местами содержащим клетки фикобионта. Эти апотеции соответствуют биаторовому типу, например, у *Biatora*, *Blastenia*, *Dimerella*.

3. Суперлецидеевые апотеции, соответствующие лецидеевому типу, но с разрастающимися вегетативными краевыми гифами внешней части собственного эксципула (т. е. амфитеция), которые образуют своего рода слоевищный край, напоминающий по характеру верхний коровой слой слоевища: например, у *Lecanacüs abietina*, *Polychidium muscicola*, *Pannaria*.

4. Миколеканоровые апотеции с собственным краем и отходящими от него вегетативными (амфитециальными) гифами, образующими слоевищный край (слоевищный эксципул, амфитеций) с коровым слоем и сердцевинным слоем, но без клеток фикобионта. Редкий тип, например, у *Solorina crocea*, *Peltigera venosa*.

5. Эвлеканоровые (собственно леканоровые) апотеции, подобные миколеканоровому типу, но содержащие в слоевищном крае клетки фикобионта, например, у *Parmelia*, *Physcia*.

6. Криптолеканоровые апотеции, подобные эвлеканоровым, но погруженные, в результате чего вегетативные гифы собственного эксципула не образуют настоящий

слоевишный эксципул (амфитоций), а смешиваются с гифами слоевища, и, таким образом, слоевишный край либо редуцирован, либо присутствует в скрытом состоянии в виде гиф, переходящих в слоевище, например, у ряда видов *Aspicilia*. Криптолеканоровые апотеции довольно хорошо отличаются от других известных погруженных апотециев тем, что у последних имеется только собственный край, обычно отделяющийся от слоевища круговой трещинкой вместе с остальной частью плодоншения; слоевишный край у них не развивается, а слоевишный валик, иногда заметный вокруг апотециев, не является апотециальным образованием, а принадлежит слоевищу.

Исходя из того, что с позиций новых классификаций апотециев пришлось бы предварительно изучить много родов лишайников, более целесообразно пользоваться в настоящем издании общепринятой старой классификацией апотециев, преимущество которой заключается также и в том, что она положена в основу характеристики всех известных до настоящего времени родов лишайников.

Рассмотрим особые формы апотециев, принадлежащие к лецидеевому и лекапоровому типам, по имеющие своеобразную форму. Это прежде всего лпреллы (или лпреллоподобные апотеции), очень вытянутые в виде прямых или согнутых черточек, имеющие оксипулярный голый или прикрытый слоевищем «слоевишный край» (ложный). Иногда (например, у *Graphis elegans*) в лпрелле, видных апотециях, которые имеют вначале простой уксципул, постепенно образуются еще несколько (1—3), которые своей основной срастаются с первым эксципулом. Поэтому кажется, что такие апотеции ограничены по бокам несколькими продольными параллельными складками.

Диски апотециев у представителей подрода и секций рода *Umbilicaria* очень своеобразны и различны и имеют даже особые названия. Так, у видов подрода *Lasallia* диск ровный, гладкий, без бороздок и панилл (лейодиск). У некоторых представителей секции *Umbilicaria* па

диске образуются папиллы, сосочки, иногда щели (омфалодиск) (рис. 91, б), у видов секции *Velleae* и некоторых других

секций диск образует концентрически расположенные бороздки и изогнутые складки (gytus), отчего диск называется гиродиском (рис. 91, а). У представителей подрода *Actinogyra* бороздки и складки на диске размещаются звездчато и разветвляются на периферии диска коротко-дихотомически. Формы с бороздками и складками возникают в результате последовательного, поочередного образования гипотецием слоев стерильных гиф и аскогенных гиф.

Образование складок и бороздок на диске вызывается чаще всего разделением гимениального слоя. В этом случае прежде всего парафизы и оболочки их клеток утолщаются, буреют, и постепенно разъединяются, образуя в конце концов бороздку. В других, более редких случаях гирозный диск возникает в результате развития многих близко размещенных зачатков. Иногда, как указывает Фрей (Freu, 1933а), бороздки возникают в результате деления молодого диска, врастающим в гимениальный слой, а позднее и в пшотетий край амфитеция.

Шоландер (Scholander, 1934) придавал большое значение особенностям диска умбиликариевых и положил этот признак в основу деления *Umbilicaria* на четыре рода: *Umbilicaria*, *Omp halo discus*, *Gyrophora* и *Actinogyra*. Шоландер считает омфалодисковый апотеций образованием более молодым и ведет филогенетическую линию умбиликариевых от родов с омфалодисковым апотецием к родам с концентрическим гирозным апотецием, а также к роду *Actinogyra* со звездчатым расположением гир диска. Льяно (Llano, 1950) разработал дальше принцип дифференцирования типов диска умбиликариевых Шоландера и различал уже пять родов. Но дальнейшие исследователи снова соединяли эти новые роды в два (Савич, 1950) или в один род (с несколькими под-родами) (Schade, 1955; Motyka, 1964).

Перитеции. Под перитециями понимают более или менее закрытые плодоншения (аскокарпы), но всегда сверху с узким выводным отверстием (ostiolum), наружная часть которого называется порой (poruš); впрочем, иногда так называется все выводное отверстие, через которое зрелые споры и выбрасываются наружу. У некоторых лишайников в верхней части перитеция образуется довольно длинная шейка эксципула (например, у *Verrucaria saprophila*, *V. incertula*). С возрастом перитеция она может изменяться по длине и расширяться. Перитеции могут быть поверхностными, т. е. полностью выступающими над поверхностью слоевища или субстрата, либо погруженными

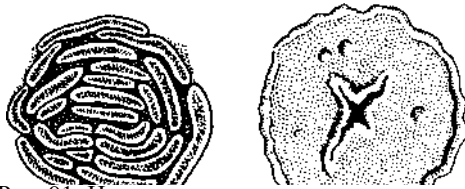


Рис. 91. Некоторые типы дисков апотециев видов *Umbilicaria*.

а — гирозный диск с концентрически расположенными бороздками и складками, гиродиск; б — диск с папиллами, иногда со щелью, омфалодиск.

в слоевище и иногда только вершиной выдающиеся над слоевищем, или же редко, только ко времени зрелости, с плодоношениями, почти полностью выступающими над слоевищем. Наконец, перитеции бывают полупогруженными в слоевище или в особые слоевищные бородавки, как у *Verrucaria maculata* или *V. mastoidea* либо погруженными в субстрат, как у *Verrucaria marmorea*, *V. calciseda*, *Polyblastia albida* и др. Большой частью перитеции имеют шаровидную, коническую, слегка вытянутую форму или, напротив (очень редко), сильно уплощенную, как у *Verrucaria fusconigrescens*. Перитеции бывают окрашены в темный, чаще черный, редко в светлый цвет. Снаружи перитеции окружены обычно довольно твердой, часто хрупкой стенкой. В строении ее различают обычно до трех слоев. Внутренний слой — эксципул (excupulum), или пирений (pyrenium), очень часто (особенно в работах по онтогенезу лишайников) называют также паратоцием (parathesium), или собственным краем; этот слой никогда не содержит водорослей. Эксципул окружает непосредственно центр перитеция (другое наименование «ядро», или содержимое перитеция). Чаще всего эксципул темноокрашенный, одноцветный, иногда более светлый в нижней части, а изредка и вообще светлый, например у *V. steineri*. Затем отметим внешний слой, инволюкр (involutum) или так называемый хламис, слоевищный край (далеко не всегда образующийся), состоящий из бесцветных и плотно соединенных гиф (а потому кажущийся часто темноватым). Обычно при определении лишайников (даже при их описании) эти слои не различают и обозначают общим термином «эксципул» (или «пирений»). Сверху перитеций некоторых пирсноли-хенов бывает покрыт также слоевищным образованием, покрывальцем (involucrellum) различной "формы," от топкого до очень толстого (особенно толстого у *Verrucaria truncatula*, *Belonia herculina*), большей частью окрашенным в темный цвет, но не содержащим водорослей (рис. 92). Наличие или отсутствие покрывальца является довольно постоянным признаком, важным для различения видов. Сервит (Servit, 1954) использует образование или отсутствие покрывальца даже для выделения родов. Так, он

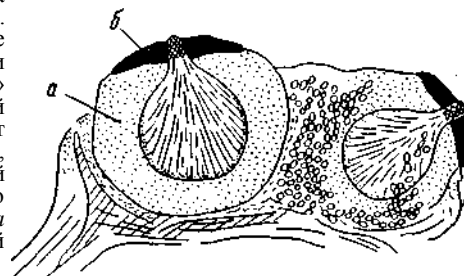


Рис. 92. Вертикальный разрез через перитеций *Belonia herculina* (Rohm) Hazsl.

(По Кейслеру). а —

эксципул б — покрывальце

установил такие параллельные роды (первые три рода, имеющие покрывальце, следующие — без него): *Involucrothele* Sorv., *Polyblastia* Mass., *Involucrocarpon* Serv., *Thelidium* Mass., *Amphoroblastia* Scriv., *Dermatocarpon* Eschw. На том же основании Сервит восстановил род, описанный Массалонго, который принимается большинством авторов как секция рода веррукария, а именно: *Verrucaria* Schrad. (с покрывальцем) и *Amphoridium* Mass. (без покрывальца).

С самостоятельностью родов, выделенных на основании наличия или отсутствия покрывальца, нельзя согласиться, так как у многих видов и даже целых групп видов имеются переходные формы (Swinscow, 1968; Vězda, 1969), а самое главное потому, что род, выделенный по наличию покрывальца, содержит виды гораздо более близкие не к другим видам этого же рода, а к видам параллельного близкого рода, не имеющего покрывальца (и наоборот — виды рода без покрывальца часто наиболее близки видам рода, имеющего покрывальца), что мы постоянно указывали и на что обращает внимание и Свинскоу (Swinscow, 1968). Иногда покрывальце сливается с верхней частью эксципула, в других случаях оно резко отделяется от него, ясно обнаруживая свое независимое происхождение.

Если эксципул перитециев развит лишь по бокам и сверху, он называется половинчатым, или нецельным, если развит и снизу, то цельным. Эксципул может быть однообразно окрашенным или часто его верхняя часть бывает темной, а нижняя — светлой. Особенности развития эксципула имеют большое систематическое значение и обязательно отмечаются в описаниях видов, а иногда и родов, хотя иногда (редко) нелегко бывает с уверенностью отличить цельный эксципул от половинчатого. Что касается окраски эксципула, то она сильно варьирует иногда даже в перитециях одного и того же растения, а у иных видов бывает довольно постоянной. В зрелых перитециях верхняя часть стенки шейки эксципула во всей толще, обычно внутренний слой, резорбируется в виде трубки, что и приводит к образованию выводного отверстия. Обычно перитеции на вершине округлены, имеют ровную поверхность, но у некоторых родов выводное отверстие образует узкий носик, прямостоячий, у немногих родов, как например у тропического семейства *Paratheliaceae* (роды *Campylothelium*, *Parathelium*, *Pleurothelium* и др.), носик косо направлен. В образовании носика обыкновенно при-

нимает участие и экципул. У тропического рода *Aspidothelium* (сем. *Strigulaceae*) некоторые виды имеют сильное расширение у вершины выводного отверстия, то в виде плоского беловатого шляпочного гриба (значительно превышающего по ширине сам перитеций), образованное светлым экципулом, то в виде дисковидного расширения (у *A. verruculosum*), либо изменчивой формы — то дисковидной до щитовидной, то бородавчатой, как у *A. fugiens* (Santesson, 1952). Внутри перитециев (в центре, в ядре, большей части слизистом) в нижней части его заметен правильно (довольно плоско или полукругом) размещенный гимениальный слой, чем перитеций также отличается от многих других типов закрытых плодоношений сумчатых грибов. В основном гимениальный слой построен как и в апотециях, но парафиз тут развивается значительно меньше, размещены они рыхло, у многих родов расплываются в слизь и исчезают (*Polyblastia*, *Sarcopyrenia*, *Staurothele*, *Thelidium*, *Verrucaria* и др.). Это, возможно, объясняется тем, что защитная роль парафиз уменьшается благодаря мощной структуре стенок перитеция. Между сумками и парафизами иногда развиваются гимениальные водоросли. Центральная часть перитеция нередко также заполнена слизью. Под гимениальным слоем размещается обычно узкий гипотеций или субгимениальный слой. Верхняя часть перитеция близ выходного отверстия часто несет нежные, тонкие, в среднем около 10—40 мкм дл., нитевидные выросты — перифизы. В молодых перитециях.

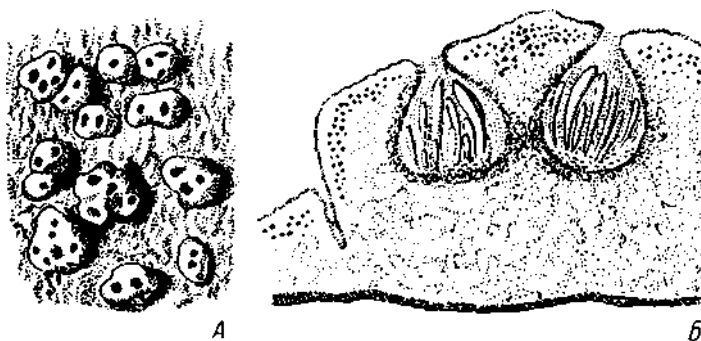


Рис. 93. *Pertusaria pertusa* (L.) Tuck. (По Рейнке).

А — слоевище с плодовыми бородавочками; черные точки — отверстия, ведущие к апотециям; Б — вертикальный разрез через плодовую бородавочку. Видны два полностью погруженных апотеция.

у *Dermatocarpon minutum*, до полной дифференциации гимениального слоя они покрывают внутреннюю поверхность экципула, спускаясь низко, за исключением иногда только его нижнего участка. С дальнейшим развитием перитеция перифизы в этих участках разрушаются, оставаясь только в верхней его части (Doppelbauer, 1960). Иногда вокруг перитеция отходящие радиально в сторону у самого субстрата гифы экципула образуют темное сплетение округлой или овальной формы, JVB&E,НК, или площадку (у видов рода лепторафис и др.). У разных родов этот признак имеет неодинаковое систематическое значение. Иногда он и вовсе не имеет систематического значения, поскольку у одного и того же вида на разных субстратах дворик образуется или не образуется (например, *Artkopyrenia personii*).

В полости перитециев некоторых лишайников (*Pyrenula laevigata*) развивается головчато-цилиндрическая колонка (columelia), образованная выпячиванием гипотеция и субгимениального слоя, на которой размещается гимениальный слой.

Иногда перитеций более чем наполовину, а иногда и полностью, покрыт слоевищем, которое образует утолщенный валик вокруг оголенной верхней части перитеция, амфитеций. Перитеций такого типа в отношении его верхней части можно в известной мере сравнивать с апотециями леканорового типа.

Редко, лишь у немногих родов, несколько перитециев сливаются, сохраняя свои выводные отверстия и образуя сложный (составной) перитеций.

В современной систематике грибов делению плодоношений на перитеции и апотеции придется не систематическое, а биологическое значение. И действительно, понятие «перитеций» сборное. Лихенологи понимают его широко в связи с одноплодностью строения перитециев у лишайников, микологи — обычно узко, разбивая замкнутые плодоношения (перитеции в широком значении) на целый ряд таких форм, как клеистокарпий, лофиотеций, ботулотеций и др.

Как мы уже указывали выше, между апотециями и перитециями имеются много, численные переходные формы и многие систематики не выделяют перитеции в отдель-

ный тип аскокарпов, а рассматривают их лишь как определенную форму апотециев (апотеции пиренокарпные).

Переходный характер плодоношения наблюдается, например, у рода пертузария, которому свойственны погруженные в слоевище апотеции, очень напоминающие перитеции. Такой апотеции открывается наружу лишь маленьким выводным отверстием, которое ведет в середину, выполненную рыхлым гимениальным слоем с парафизами и сумками. Эти апотеции отличаются от перитециев тем, что у большинства видов выводное отверстие обычно более широкое, а у некоторых видов, например, секции *Le-canorastrum* со временем образует переходную форму к широко открытому апотецию. Далее, плодоношения пертузарий не имеют стенок такого сложного строения, не имеют перифиз, которые часто развиваются у перитециев; гимениальный слой у апотециев пертузарий размещен обычно более плоско, нежели в перитециях (рис. 93).

Имеется ряд лишайников, у которых нельзя точно определить, к какому типу — к апотецию или перитецию — принадлежит их плодоношение. Это относится прежде всего к плодоношениям телокарповых, которые почти до последнего времени относили к дисколихенам, тем более что у некоторых видов *Thelocarpon* вершины плодоношений несколько дисковидно расширяются. Однако в настоящее время многие авторы вслед за Смит относят их к пиреноми-цетам, тогда как некоторые продолжают рассматривать их как дискомицеты. Плодоношения бразильского монотипного литотического (скального) рода *Calothricopsis* являются, по всей видимости, перитециями, однако имеются указания, что иногда их гимениальный слой расширяется в маленький диск. По совершенно непонятным причинам описанный Рейнке монотипный род *Pyrenocol-ema* относят к семейству *Colle-mataceae*. Плодоношение этого лишайника (родина которого остается неизвестной) является типичным перитецием. Никак нельзя заподозрить в нем плодового тела какого-либо паразитического

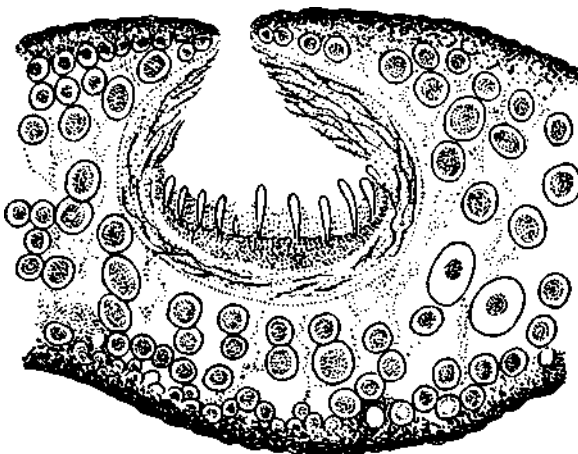


Рис. 94. Вертикальный разрез через плодовое тело *Phylliscum demangeonii* (Mont, et Mong.) Nyl. (По Рейнке).
гриба, так как все прилежащие к нему участки слоевища остаются совершенно неповрежденными. У представителей рода *Ephebe* плодоношения почти полностью закрыты, с небольшим выводным отверстием, окруженным типичным пирением и, кроме того, снаружи также и слоевищным краем, но их почему-то все же относят к апотециям. Полностью то же самое можно сказать о плодоношениях представителей рода *Licht na* и *Phylliscum demangeonii* (рис. 94). Не только зрелые апотеции и перитеции, но даже и процесс их развития связаны переходными формами. Так, развитие первого из этих типов плодоношений может включать стадии, характерные для онтогенеза второго типа плодовых тел, и наоборот. Изучение онтогенеза плодовых тел *Thelotrema lepadnum* привели Летруи-Галину (Letrouit-Galinou, 1966) к мысли, что они стоят ближе к перитециям, чем к настоящим апотециям и что их следовало бы обозначать как апотециевидные перитеции (хотя в другом месте она называет их перитециевидными апотециями).

Что касается гистеротециев, то и в настоящее время микологи относят гистеротеции грибов порядка *Hysteriales*, который они считают соединительным звеном между пиреномицетами и дискомицетами, к плодоношениям пиреномицетного типа. Этому же взгляда придерживался Ячевский (1913), который, впрочем, в последней своей работе (1933) причисляет гистеротеций к споровместителям, ведущим свое развитие от перитециев через лофиотеции лофиостомовых. Собственно, Ячевский в этом отношении лишь повторил давно высказанную точку зрения Рема. Выяснение вопроса о характере плодоношений требует детального изучения истории их развития. Этому исследованию в самом широком масштабе ждет микология, в частности лихенология, не только для разъяснения проблемы морфологических отношений, но и прежде всего для обоснования филогенетических построений.

Парафизы. У диска или ядра перитеция сверху находится гимениальный слой, или теций, образованной палисадно расположенными сумками (асками), между которыми из субгимениального слоя поднимаются бесплодные гифы, свободно заканчивающиеся вверху — парафизы или значительно реже другие междуасковые нити — парафизоиды и псевдопарафизы.

Парафизы возникают в субгимениальном слое и растут снизу вверх. В зрелом состоянии они обычно чуть превышают сумки или реже равны им по высоте. Этот тип междуасковых нитей свойствен почти всем лихенизированным и нелихенизированным дискомицетам, а также большей части аскогимениальных пиренокарпомицетов. Парафизы могут быть плотно соединены (тогда говорят, что они склеены, или слиты) или рыхло размещены. В первом случае почти нельзя рассмотреть отдельных парафиз (иногда бывает легче заметить их клеточные просветы) и очень трудно их разъединить, в другом — отдельные парафизы можно довольно легко рассмотреть, так как они очень легко разъединяются, если слегка надавить на препарат копьем или скальпелем. Плотное склеивание парафиз обуславливается слиянием внешних поверхностей их стенок, которые снаружи желатинизируются. Особенно плохо различаются отдельные парафизы, когда образуется много плотной гимениальной желатины. У видов, у которых процесс желатинизации стенок обычно начинается на ранних стадиях развития апотеций или перитециев и проходит очень активно, парафизы в зрелых плодоносных частях вовсе не заметны. Особенно часто такое почти полное превращение парафиз в гимениальную слизь, как выше отмечалось, наблюдается в перитециях (например, у *Endocarpon*, *Normandina*, *Polyblastia*, *Sarcopyrenia*, *Staurothele*, *Thelidium*, *Verrucaria*).

Чаще всего парафизы бывают цилиндрической формы. Обычно они прямые, редко слегка извилистые, простые или разветвленные, цельные или разделенные на клетки (членистые или септированные), как например, у *Lobaria*, *Massalongia*, *Nephroma*, *Peltigera*, *Sticta* и др. Обычно парафизы тонкие, в средней части около 1.5—2 мкм толщ., реже толстые, около 3, очень редко до 5—6 мкм. В верхней своей части парафизы мало утолщены, значительно чаще булавовидно или головчато утолщены (апикальное утолщение — 1.5—6 мкм, очень редко до 9 мкм) и окрашены пигментами в верхней части, реже и в средней части, но слабее, а иногда и по всей длине. Эта пигментация создает определенную окраску всего диска. Морфологические особенности парафиз константы, имеют нередко систематическое значение и как признак используются для дифференциации родов. Так, роды *Graphis*, *Thelopsis*, *Thelotrema* и другие имеют простые парафизы. Разветвленные парафизы характерны для родов *Arthonia*, *Ochrolechia*, *Pertusaria*, *Rhizocarpon*, *Roccella*, *Varicellaria* и др. Реже парафизы бывают разветвленными только у самой вершины своей, например у *Buellia canescens*, у некоторых видов *Rhizocarpon*. Редко, только у немногих лишайников, ветвление парафиз не имеет константного характера. У коллем парафизы в одном и том же апотеции могут быть простыми и разветвленными (Degelius, 1954).

Членистые парафизы свойственны *Aspicilia*, *Buellia canescens*, *Gyalecta*, *Lobaria*, *Ochrolechia*, *Parmelia*, *Rhizocarpon*, *Thelotrema* и др. Иногда парафизы членисты только в верхней части, как у многих видов *Caloplaca*.

Парафизоиды очень похожи на парафизы, но они анастомозируют в сеть и с самого начала не имеют свободной вершины, а пронизывают насквозь аскокарп и связывают субгимениальный слой с кровлей аскокарпа, но позднее могут и отделяться от нее. Парафизоиды встречаются гораздо реже парафиз в аскокарпах; они известны у *Opegrapha* и др. Они могут развиваться как единственные в аскокарпе межаскальные нити или позднее исчезают и заменяются парафизами. Парафизоиды развиваются вопреки мнению Саптессона не у асколокулярных, а у аскогимениальных лишайников.

Псевдопарафизы возникают на кровле локулей и растут сверху вниз в противоположность сумкам и настоящим парафизам. Достигнув нижней части локулей, они врастают в субгимениальный слой, а их базальная часть позднее отделяется от кровли. Псевдопарафизы свойственны асколокулярным лихенизированным и нелихенизированным пиренокарпомицетам.

Сумки. Сумки бывают цилиндрическими (у *Acrocordia*, *Chaenotheca*, *Sphinctrina*), удлиненно-булавовидными, очень часто булавовидными, грушевидными (у многих представителей артониевых), мешковидными, флажковидными (лагениевидным⁴, у видов *Thelocarpon*), редко и вовсе бесформенными.

Размеры зрелых сумок очень различны, в среднем около 40—75X15—25 мкм. Но у некоторых родов размеры их могут достигать 400 мкм дл. и 90 мкм шир. (у *Pertusaria pertusata*). Размер сумок у многих видов довольно постоянен, а потому часто является важным видовым признаком.

В сумках развиваются споры в разном, по, за очень малыми исключениями, в постоянном для данного вида количестве. Большей частью их бывает 8, но у некоторых видов образуются по одной в сумке (у некоторых пертузарий), по 2, по 4 и т. д., срав-

⁴ От греческого названия вздутой бутылки с узким длинным горлышком — *Iagoena*.

нительно редко до многочисленных (у *Acarospora*, *Anzia*, *Sarcogyne*, *Sporostatia*), исчисляющихся сотнями. После выхода спор стенки сумок спадаются, и обычно вместо пустой сумки снизу, из размещенного под гимениальным слоем гипотеция или субгимениального слоя, вырастают новые молодые сумки. В литературе встречается ошибочное указание на то, что у молодых сумок стенка более толстая, а в дальнейшем утончается. У лишайников порядка калициальных стенка сумки всегда очень тонка и хрупка и разрушается очень рано, еще до полной своей зрелости, освобождая споры. Дюги указывает, что стенка сумки вначале образована одним слоем, который в дальнейшем может (в зависимости от вида), расслоиться на две оболочки, из которых внешняя, экзоаск, сильно преломляет свет, эластична, мало способна к всасыванию воды, а внутренняя оболочка, эндоаск, слабо преломляющая свет, несколько более способна к поглощению воды и сильно деформируется. В зрелых сумках, по крайней мере у дисколихенов, как показывают новые исследования, эндоаск толстый, амилоидный, а экзоаск часто очень тонкий, покрытый амилоидной желатиной. Морфология сумок приобретает все большее значение в систематике аскомицетов. Были проведены очень обстоятельные работы по изучению сумок у аскомицетов. В зависимости от числа оболочек (туник) Латрелл (Luttrell, 1951) различает два типа сумок: один, унитуникатный (теперь многие называют нефисситуникатный), с одной оболочкой (оболочки плотно сжаты друг с другом), другой — битуникатный (теперь часто обозначаемый как фис-

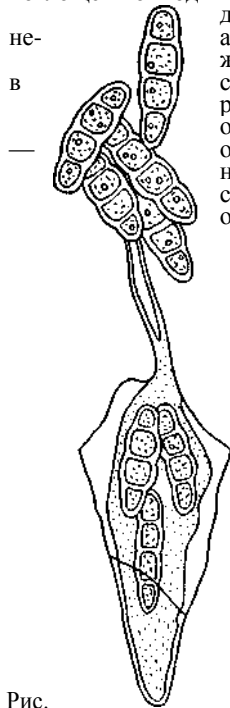


Рис. 95. *Arthonia ma-diata* Pers. Разрыв битуникатной сумки (а) с образованием «Джека в ящике». (По Жане-Фавр).

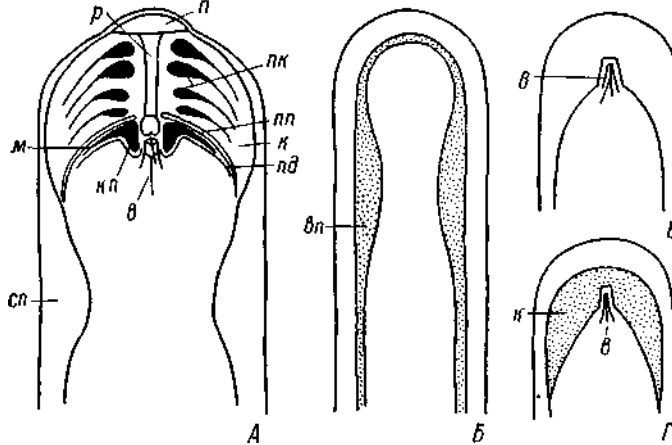


Рис. 96. Строение апикального аппарата сумок. (По Шадефо и Летруи-Галину).

А — апикальный аппарат: *v* — верша, *ep* — подкладка эндоаски, *k* — купол, *kl* — кольцо подвески, *m* — мениск, *n* — подушечка, *пЭ* — подвесок, *пк* — перикулярное кольцо, *пн* — преломляющая свет пластинка, *p* — рукоятка, *сп* — субапикальная подушечка, Б—Г — различные по строению апикальные аппараты: Б — примитивный преархеасковый, В — вершеский, Г — развитый преархеасковый.

ситупикатный), с двумя оболочками. Битуникатные сумки имеют ту особенность, что в результате увеличения осмотического давления в их вакуолях, экзоаск разрывается поперек на некотором расстоянии от вершины, и эндоаск, быстро удлиняясь, высовывается до известной степени в образовавшийся прорыв. В таком случае говорят, что битуникатные сумки способны образовывать «Джека в ящике» — «Jack in the box» (рис. 95). Кроме такого типа, у лишайников известны битуникатные сумки с так называемым двустворчатым экзоаском, у которых эндоаск не может высовываться над экзоаском, а последний от вершины вниз раскалывается вдоль на две створки, обнажая эндоаск (Letrouit-Galinou, 1966). В сумках унитуникатных эндо- и экзоаск сжаты и они не могут образовывать «Джека в ящике».

Однако в последнее время Паргей-Ледюк и Шадефо был открыт такой тип унитуникатных сумок, у которых обе оболочки на вершине открываются и через отверстие выходит содержимое сумки, голое, но не изменяющее своей формы. Это явление было названо «мнимый Джек в ящике» («pseudo-Jack in the box»).

В последнее время все большее значение для систематики аскомицетов приобретает характер апикального аппарата сумок, т. е. особая структура и химические особенности главным образом верхней утолщенной части их эндоаска. Только сумки лишайников порядка калициальных (*Caliciales*) лишены какого бы то ни было апикального аппарата и рано разрушаются.

У аскомицетов известны сумки с крышечкой (оперкулятные сумки), с верхушечной вершей и с верхушечным кольцом. У лишайников оперкулятные сумки неизвестны, и апикальный аппарат сводится к образованию вершинной верши, апикального кольца или различным комбинациям последних.

В апикальном аппарате различают следующие главные элементы (рис. 96). Верхняя сильно утолщенная часть эндоаска образует купол; в нем может быть широкая глазковая камера, открытая книзу и обычно закрытая сверху подушечкой, а ниже ее снабженная рукояткой. Купол в нижней своей части может быть снабжен

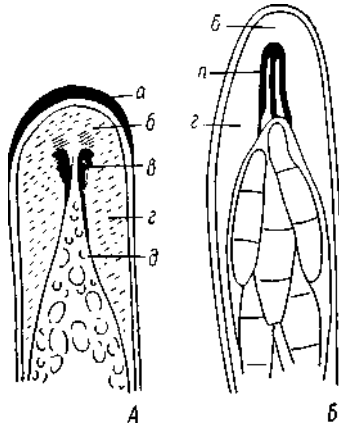


Рис. 97. Типы строения апикального аппарата сумок. (По Галину и Шадефо (Galinou et Chadeffaud, 1953) и Маню).

А — кольцевой (двойного кольца); *Б* — вершевый (верхушечной верши).
Элементы апикального аппарата: *а* — амилоидное утолщение, *б* — подушечка, *г* — периапикальная муфта, *о* — субапикальная камера, *п* — па-
лочковидные тельца верхушечной верши.

кольцом подвеска, окружающим входное отверстие глазковой камеры, по отделенный от остальной части купола преломляющей свет пластинкой.

Апикальное кольцо, сильно преломляющее свет, может быть хитиноидным или амилоидным и довольно сложным. Оно располагается в куполе вокруг глазковой камеры; в нем чаще всего можно различить сильноамилоидное верхнее, или перикулярное кольцо и кольцо нижнее, или кольцо подвеска.

Вершинная верша состоит из четырех палочек, сильно преломляющих свет, не амилоидных, размещенных продольно в глазковой камере, но выходящих и в верхнюю часть полости сумки. Здесь они утончаются и иногда ветвятся и анастомозируют. По Шадефо (работы периода 1942—1964) и по Маню, в зависимости от строения сумок вначале различали только два типа апикальных аппаратов — вершевые и кольцевые (рис. 97). При этом первые связаны с типично битуникатными сумками, в которых наблюдается «Джек в ящике»; вторые развиваются чаще всего в унитуникатных, но иногда и в битуникатных сумках. Кроме этого, открыт третий тип — археаскный апикальный аппарат, у которого развита в сумках как вершинная верша, так и кольцо. Этот тип апикального аппарата встречается главным образом в битуникатных сумках и в сумках с двустворчатым окзоаском.

Дальнейшие углубленные исследования открыли, что археаскный апикальный аппарат в результате сложной эволюции обнаруживает ряд изменений, которые позволили (Chadeffaud et al., 1963; Janex-Favre, 1964) выделить вторичные типы, одни из которых сближают эти сумки с типом вершевым, другие с кольцевым (рис. 98). Это следующие типы, которые могут быть известным образом связаны и между собой: два типа преархеасковые (примитивный и развитой), типы собственно-археасковые (примитивный и развитой, а также тип вершевый), происходящие, вероятно, из предыдущего типа, и, наконец, постархеасковые, которые, по-видимому, происходят от собственно-археаскового, но несколько связаны также с кольцевым типом.

По данным указанных авторов можно подчеркнуть следующее. У примитивного преархеаскового типа эндоаск по всей своей длине имеет толстую внутреннюю амилоидную подкладку, апикальная верша имеет налицо или может отсутствовать. Тип в некоторой степени гипотетический.

Развитой преархеасковый тип отличается амилоидной внутренней подкладкой, развитой только на вершине сумки, где она образует амилоидный апикальный купол, а в остальном полностью редуцирована; в куполе имеется глазковая камера, в которой размещена верша. Этот тип свойствен *Caloplaca*, *Xanthoria*.

Тип собственно-археасковый (рис. 98, *А*) с апикальным куполом, содержащим более амилоидные, чем остальная часть купола (последний может быть и неамилоидным) пластинчатые образования, вместе создающие апикальное околосглазковое (перикулярное) кольцо. В глазковой камере имеется верша. Экзоаск двустворчатый разрывается на вершине. Типы примитивный и развитой так слабо отличаются друг от друга, что мы их по отмечаем отдельно. В конце концов с дальнейшим изучением структуры апикального аппарата сумок несомненно обнаружится множество очень мелких отличий,

которые можно будет интегрировать, чтобы определять более обобщенные и более четкие типы структуры. Тип собственно-археасковый развит у *Pertusaria*, *Usnea florida*.

Тип вершевый собственно-археасковый характеризуется отсутствием кольца, слабо отличимой субстанцией купола и эндоаска, частым наличием верши, а также отсутствием двустворчатого разрыва экзоаска.

Наконец, постархеасковые типы отличаются прежде всего исчезновением апикальной верши, затем утолщением окологлазковой (периокулярной) части купола. Последний часто развивается книзу и формирует в субапикальной камере более или менее крупный подвесок (перфорированный глазковой камерой), из которого часто возникает апикальный пыж (рис. 98, В). К постархеасковому типу относится целая серия различных варьирующих мелких типов, которые еще недостаточно изучены. Кроме того, несомненно, что дальнейшее изучение апикального аппарата у различных видов лишайников с леканоровым типом апотециев, которым в основном и свойственен археаско-

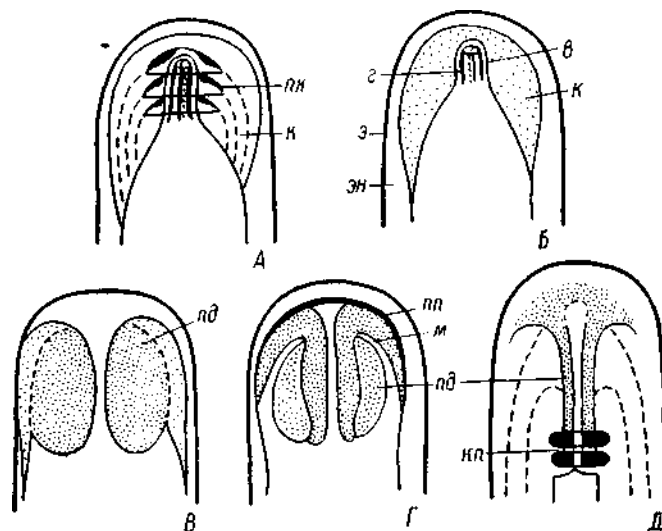


Рис. 98. Схема строения археаскового и вторичных типов апикального аппарата. (По Жане-Фавр).

А — собственно-археасковый; Б — преархеасковый развитый; В — постархеасковый; Г — постархеасковый более развитый (*Cladonia*); Д — постархеасковый (*Peltigera*). Э — экзоаск, эн — эндоаск; остальные обозначения частей апикального аппарата те же, что на рис. 96.

вый тип апикального аппарата, откроет еще множество новых варьирующих типов его, так что установление вторичных постархеасковых типов было бы преждевременным. Некоторые из вариаций этого типа (например, у видов *Lecanora*) еще имеют не сильно развитую вершу и сближаются с типом собственно-археасковым.

У ряда пармелий подвесок очень велик и образует на вершине сумки крупный апикальный пыж (рис. 98, В).

Подвесок у кладоний является очень крупным апикальным пыжем, на котором сверху находится амилоидный мениск, представляющий собой редуцированный купол. Пыж (подвесок) по оси перфорирован трубчатым кольцом, состоящим из двух частей. Сверху на мениске иногда бывает заметна тонкая преломляющая свет пластинка. У *Peltigera venosa* (Рис. 98, Д) кольцо подвеска образовано двумя полукруглыми валами, размещенными друг над другом (Janex-Favre, 1964).

Несомненно, что дальнейшее изучение апикального аппарата сумок даст в некоторых случаях падежную опору для некоторых филогенетических заключений, но пока лишь известно о сильной изменчивости этого аппарата и о наличии целой серии связующих форм. Однако уже теперь, некоторые важные факты могут использоваться филогенетиками и систематиками. Так, строение апикального аппарата свидетельствует о необходимости выделения рода *Opegrapha* из сем. *Graphidaceae* или о необходимости выделения рода *Phlyctis* из сем. *Lecanoraceae*.

Надо отметить еще, что физиологические основы этих структур и биологическое значение отдельных элементов их пока совершенно не выяснены. Понятно только, что

"

Ю*

амилоидное утолщение внешней оболочки, утолщение эндоспория, утолщенный купол и развитой подвесок должны играть значительную роль в освобождении спор из аска. Споры. В результате слияния двух ядер материнской клетки сумки, последующего трехкратного деления образовавшегося копуляционного ядра (из которых первое является редукционным), дальнейшего разрастания этой клетки и превращения ее в сумку (аск) в последней образуются 8 гаплоидных спор. Копуляционное ядро постепенно увеличивается и спустя некоторое время приступает к редукционному делению. В частности, у *Collema bachmannianum*, по данным Бахманна (Bachmann, 1913), это происходит не раньше, чем сумки достигают своего полного развития. Процесс формирования спор происходит как свободное образование клеток с использованием большей части цитоплазмы сумки, ее функциональной части, причем другая, вегетативная часть остается неиспользованной.

Этот процесс протекает таким образом, что вокруг каждого ядра обособляется и уплотняется цитоплазма, которая позднее окружается клеточной оболочкой, начиная, как и у нелихенизированных грибов, с верхней части ядра. Такая одноядерная клетка развивается дальше в спору. Цитоплазма, остающаяся между спорами неиспользованной, называется эпиплазмой, или периплазмой. У некоторых лишайников число спор при их формировании сокращается в результате отмирания сестринских ядер при первом, или при первом и последующих делениях ядра, или вследствие недоразвития спор. Процесс образования спор изучен только у очень немногих лишайников. Возможно, что у некоторых форм диплоидное ядро сумки делится не трижды, а два раза (первое деление редукционное), и тогда возникает 4 гаплоидных ядра, а затем 4 споры, как это известно, например, для нелихенизированных грибов у *Endomyces inagnusii*. Число спор в сумке большей частью сокращается до 6—5—4, до двух (у некоторых видов *Pezizaria*, *Phlyctis agelaea*, *Rhizocarpon geminatum*, *Solorina bispora*, у многих лишайников тропических и субтропических областей и др.) или даже до одной (у некоторых представителей родов *Gyalectidium*, *Lopadium*, *Mycoblastus*, *Pertusaria* и др.). У ряда лишайников, напротив, в результате дальнейших делений гаплоидных ядер, возникает не 8, а много (нередко больше 100—200) спор в сумке (у всех представителей сем. *Acarosporaceae*, *Solorinella*, у некоторых видов *Anzia*, *Candelaria*, *Lecanora*, *Synalissa* и др.). Такие сумки некоторые называют мириоспоровыми.

Оболочка («стенка») споры имеет сложное строение; она состоит из внешнего слоя, иногда довольно толстого и нередко окрашенного — экзоспория (эписпория), одевающего всю спору (который можно сравнить с вагиной гиф мицелия), и внутреннего часто тонкого слоя — эндоспория, который одевает в отдельности каждую клетку споры (если она многоклеточна) и который соответствует локуле клеток гифы. Экзоспорий, возможно, выделяется эпиплазмой, как это показано для некоторых нелихенизированных грибов. У некоторых видов и даже родов (у *Rhizocarpon*, у видов *Clathroporina*, *Rumana*, *Sagiolechia*, *Thelopsis* и др.) споры галонатные, т. е. имеют еще особый прозрачный слизистый покров, слизистую (желатинозную) оболочку (halo), биологический смысл которой заключается, по-видимому, в том, что благодаря ей споры прилипают и лучше удерживаются на субстрате до прорастания. Некоторые авторы (Smith, 1921) полагают, что слизистая оболочка предохраняет спору от быстрого высыхания и тем самым удлиняет срок ее способности к прорастанию, хотя это представляется ; менее правдоподобным.

1 Содержимое споры состоит в основном из цитоплазмы, одного, нескольких или многих ядер, ядрышка, без окраски невидимого, как и ядро, затем иногда из капелек жира, количество которых часто очень постоянно и в таких случаях служит систематическим признаком. Нередко в цитоплазме спор встречаются неизученные еще шарообразные включения, преломляющие свет. Цитоплазма спор не образует заметных вакуолей.

Этим обычно и ограничиваются те сведения о строении оболочки спор, которые необходимы для определения лишайников. При более детальном исследовании можно обнаружить на боковых сторонах оболочки, между экзо- и эндоспориями промежуточную мембрану, мезоспорий. В поперечно-многоклеточных спорах у *Graphis* (и у других родов с таким типом спор) можно отметить очень тонкие интерлокулярные прослойки между соседними клетками. Обычно заметен бывает только их утолщенный край на тонком преломляющем свет интерлокулярном кольце, сросшимся с мезоспорием.

Экзоспорий и эндоспорий отличаются по своей химической структуре, различной у разных видов. Однако химизм оболочки еще слабо изучен, он известен только для отдельных видов. Иногда химизм экзоспория и эндоспория может меняться в течение сравнительно короткого времени. Так, по данным Жана-Фавра (Janex-Favre, 1964), эндоспорий *Graphis elegans* вначале амилоидный и у молодых спор окрашивается иодом в синий, а у зрелых в коричневый цвет. Что касается мезоспория, то он у *G. elegans* не окрашивается ни одним из употребляемых для этой цели реактивов.

Форма спор бывает очень разнообразной: шаровидной (*Chaenotheca*, *Sphaerophorus*), чаще эллипсоидной с округленными концами и нередко с двумя капельками жира на

обоих концах, удлинённой, яйцевидной, лодочковидной (притуплённой на одном конце), веретеновидной, палочковидной (цилиндрической с тупыми концами), подошвовидной (двухклеточные споры с клетками неравной величины, округленными на концах), бисквитовидной (эллипсоидной, по середине перехваченной формы), очень вытянутой до нитевидной или, когда узкоцилиндрические споры заострены на одном конце, — игловидной, шиловидной. Споры могут быть прямыми, согнутыми, спирально закрученными. Большею частью они бесцветны (гиалиновые), но нередко встречаются и

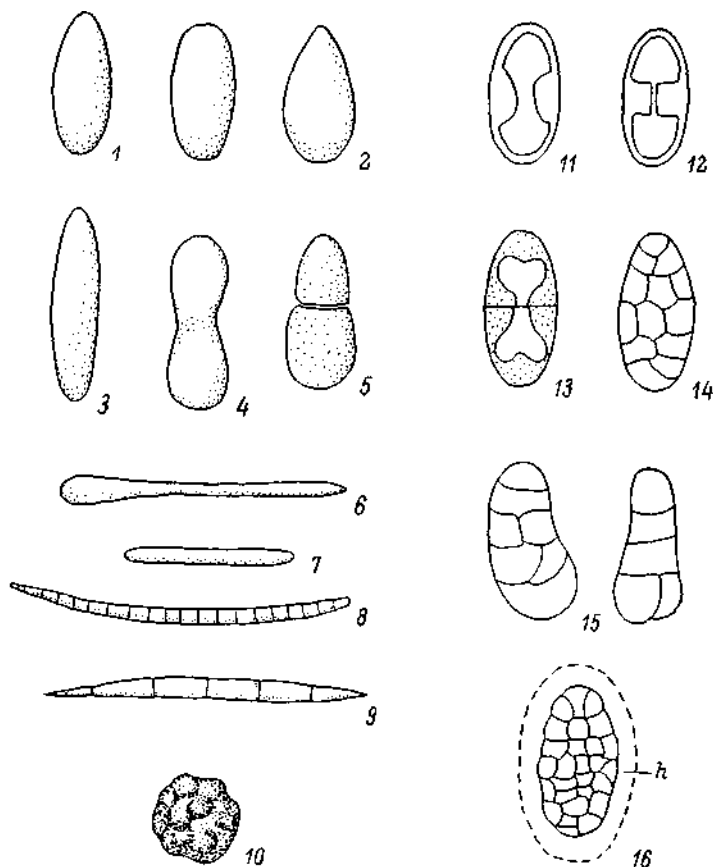


Рис. 99. Различные формы и строение спор.

Споры: 1 — эллипсоидная, 2 — яйцевидная, 3 — удлинённая, 4 — бисквитовидная, 5 — подошвовидная, 6 — веретеновидная, 7 — палочковидная (цилиндрическая), 8 — игловидная, 9 — веретеновидная (к обоим концам заостренная), 10 — шаровидная, 11 — молодая биполярная, 12 — зрелая биполярная, 13 — двухклеточная с неравномерно утолщенной оболочкой и сердцевинным просветом клеток, 14 — муральная, 15 — слабо-муральная, 16 — муральная со слизистой внешней стенкой оболочки (*h*).

окрашенные. Окраска спор также разнообразна: они бывают черноватыми, коричневыми, бурыми, оливковыми, буро-зелеными, рыжими, телесного цвета, редко темно-синими. Окрашивающие споры пигменты отлагаются на эписпории.

По строению споры бывают простыми (одноклеточными, бесцветными, с одним ядром), двухклеточными и многоклеточными. Многоклеточные споры состоят из трех и большего числа клеток (обычно 4—16 и только у монотипного эпифитора *Gomphylus calicioides*, а также у эпифильной *Bacidia marginalis* их до 100). Клетки спор размещаются либо в один ряд, это поперечно-многоклеточные споры, или в несколько рядов, муральные споры (*sporangia murales*). Клетки муральных спор своим размещением (рис. 99, 14, 16) напоминают кладку кирпичей в стенах, что и обусловило их название (от *murus* — стена). Споры называются слабомуральными (*sporangia submurales*), если они разделены в основном поперечными перегородками и лишь местами, обычно в центральной

части встречается одна или две продольные перегородки (рис. 99, 15). Очень редко (Santesson, 1952) наблюдается, что двухклеточная спора со временем разделяется в сумке на две половины и, таким образом, вместо нормально восьми двухклеточных спор в сумке, насчитывается 16 одноклеточных. Такие случаи известны у эпифилльных *Strigula schizospora*, растущей в тропической Америке и в Конго, а также у широко распространенных пантропических *S. nitida* и *S. concreta*, а также *Raciborskiella janeirensis* (у которой иногда развиваются не двухклеточные, а четырехклеточные или редко трехклеточные споры).

Вначале в каждой молодой сумке споры одноклеточные. Возникновение перегородок (септация) начинается в центральной части уже почти достигшей своего обычного размера споры. Первая перегородка делит спору на две более или менее равные клетки. Затем следующее деление отсекает еще клетку у одной из двух образовавшихся клеток, затем таким же путем отделяется еще одна клетка у противоположной из двух первых клеток. Так возникает в результате последующих делений центральных клеток поперечно-многоклеточная спора, состоящая из вытянутых в один ряд клеток.

Образование муральных спор может происходить двумя путями. Чаще всего в самом начале одноклеточная спора делится только что указанным способом, но после образования нескольких молодых клеток в центральной части некоторые из них делятся в направлении длинной оси споры, т. е. в перпендикулярном направлении к оси первого деления. Иногда этот процесс затрагивает и конечные клетки споры.

В других случаях образование муральных спор, например у *Pseudocolium notarisii* (= *Cyphelium notarisii*), осуществляется так, что уже после первого поперечного деления одноклеточной споры второе происходит в направлении, перпендикулярном первому, т. е. вдоль длинной оси клетки. В дальнейшем деления наблюдаются как в одном, так и в другом направлениях.

У многих видов споры несколько сужены (перетянуты) у перегородок. Если стенки и перегородки споры утолщаются равномерно, то просвет споры по форме не изменяется, а только уменьшается в размерах, но в большинстве случаев в силу неполной равномерности утолщения просвет становится овальным, линзовидным или почти круглым (у многих видов графидовых, *Rugenula* и др.). При неравномерном утолщении оболочки клеток споры возникают просветы различной формы, что используется в систематике (рис. 99, 11—13). Среди двухклеточных спор очень своеобразный вид имеют биполярные споры, их называют (часто в зарубежной литературе) также полярнолокулярными и плакодиоморфными.⁵ У *Xanthoria*, у большинства видов *Caloplaca*, у некоторых видов рода *Rinodina* и др., у которых поперечная перегородка, разделяющая обе клетки, чрезвычайно утолщена и занимает большую часть споры, просветы обеих клеток смещены к концам споры и сильно преломляют свет. Утолщенная центральная часть поперечной перегородки споры пронизана очень узким, иногда малозаметным каналцем, перегородочным в центральной своей части поперечной тонкой пластинкой (ламеллой), являющейся первичной поперечной перегородкой между клетками биполярных спор. Благодаря этому просвет всей споры приобретает форму двух шаров, связанных тонкой перемычкой и несколько напоминает гантели. Этот тип спор свойствен только лишайникам, у нелихенизированных грибов отсутствует. Если же оболочка двухклеточной споры бывает неравномерно утолщенной, внутренний просвет клеток споры приобретает неправильную, иногда сердцевидную форму (у многих видов *Physcia*, *Anaptychia*, *Rinodina*).

Размеры спор колеблются в пределах от 1.5—3 у *Acarospora*, *Sarcogyne*, *Thelocarpon* до 300 мкм и больше (у некоторых видов *Pertusaria*). Такие очень крупные одноклеточные споры рассматриваются некоторыми лишайниками как потенциально многоклеточные споры, которые не развили перегородок между своими эпергидами (des Abbayes, 1951). Самые крупные многоклеточные споры, достигающие 525 мкм дл., отмечены у эпифильного лишайника *Bacidia marginalis*, известного на Суматре и на Филиппинских овах (Santesson, 1952). Почти столь же крупны двухклеточные споры *Varicellaria rhodocarpa* до 407 мкм дл. (Erichsen, 1936).

Размер, форма, строение, окраска спор у лишайников являются очень важными постоянными признаками, а потому имеют большое значение для систематики лишайников. Особое значение приобретают споры при определении накипных лишайников, многие из которых слабо различимы по вегетативным признакам, тогда как листоватые и кустистые формы нередко довольно хорошо отличаются именно по своеобразным особенностям слоевища.

Обычно оболочка споры и ее поперечные перегородки одинаково утолщены, причем их толщина постоянна. Как правило, форма и размер клеток у поперечно-многоклеточных спор одинаковы, сравнимы. Только у некоторых родов клетки такой споры могут сильно и закономерно отличаться. На особенностях клеток поперечно-много-

⁵ По названию *Placodium*, которым прежде обозначали род *Caloplaca*. Для многих его видов характерна именно такая форма спор.

клетных спор построена внутривидовая систематика рода *Arthonia*, выделены секции, различающиеся количеством клеток и величиной их просветов. У артопий отмечают двухклеточные споры с клетками равной величины (рис. 100, а) и с сильно различающимися по размеру (рис. 100, б), затем многоклеточные споры с клетками равновеликими (рис. 100, в), с одной крупной клеткой у полюса — односторонне-макроцефальные споры (рис. 100, д), с крупными клетками у обоих полюсов — двусторонне-макроцефальные споры (рис. 100, е) и микроцефальные споры, когда крупные клетки размещаются в центре спор (рис. 100, ж), или они чередуются с маленькими клетками (рис. 100, я). Необходимо, однако, изучать только зрелые споры, так как часто важные для их характеристики особенности окончательно проявляются ко времени полного созревания. При определении лишайников необходимо всегда измерять размер спор. Отмечая средний, а также наибольший и наименьший размеры спор у исследуемого объекта, нельзя ограничиваться одной спорой. Отметку о форме и размере спор следует оставлять в конверте (пакетике) с лишайником. Обычно указывают наибольшие колебания размеров спор, отмечая длину споры в левой части обозначения, а ширину в правой: 5—10X 2—3 мкм. Размер, встречающийся редко, указывают в скобках: (3) 6—13x4—7 (8) мкм.

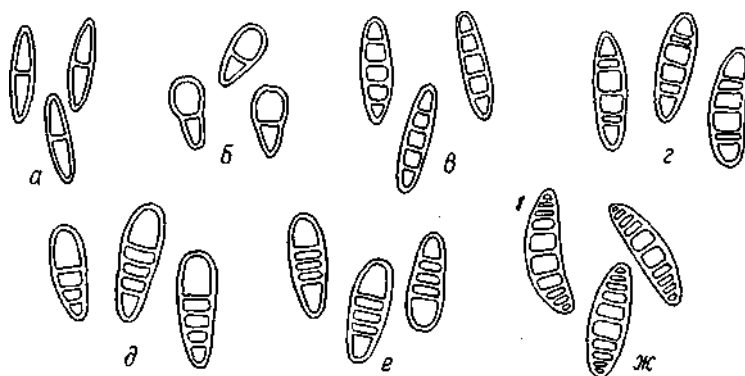


Рис. 100. Различные формы спор у видов рода *Arthonia*.
(По Редингеру).

Если количество спор в сумках какого-либо вида колеблется (к примеру у видов *Pertusaria*), то при меньшем числе последние отличаются большим размером, чем в сумках с типичным числом спор. Такие же соотношения наблюдаются при сравнении размеров спор в сумках с малым и большим их числом у различных лишайников и прежде всего у видов *Aspicilia*. Более крупные споры, как правило, морфологически значительно более дифференцированы. Их оболочка, экзоспорий и эндоспорий, обычно сильно утолщена. Тогда как у лишайников она часто бывает снабжена довольно богатой скульптурой, у лишайников скульптурная орнаментация встречается очень редко. Озенда (Ozenda, 1963) обнаружил ее недавно у спор *Pertusaria heterochroa*. Скульптурная орнаментация указывается также для спор скандинавского эндемичного монотипного рода *Tholurna* и некоторых представителей калициальных. В эндоспории иногда можно видеть глубокие углубления, представляющие еще не сквозные поры для будущих ростковых гиф (см. о прорастании спор, стр. 156). Более мелкие споры обычно тонкостенны, с гладкими экзо- и эндоспорием. В результате многократного деления ядра при созревании молодой споры очень крупные одноклеточные споры могут иметь много ядер. Так, в одноклеточных спорах некоторых видов *Ochrolechia* насчитывают (Zopf, 1905a) до 200 ядер, а в одноклеточных спорах *Mycoblastus sanguinarius* — до 400.

Размещаются споры в сумках в один, два, редко в несколько рядов. Такое размещение соответственно называют (используя основу греческого происхождения) моностихиальным, дистихиальным и полистихиальным, либо (исходя из латинских основ) унисериальным, бисериальным и мультисериальным. Иногда споры бывают размещены в одной и той же сумке сверху в два ряда, а ниже — в один. Такое размещение называют моподистихиальным (или унибисериальным). В сумке с очень узкими, игловидными прямыми спорами последние образуют прямостоячий пучок. Если же такие узкие споры спирально изогнуты, то они составляют плотный пучок, спирально обвиваясь одна вокруг другой. Сумки с прямостоячими пучками спор (прямых или спирально обвивающихся) на первый взгляд кажутся лишенными спор. При легком нажиме препаровальной иглой на покровное стекло такого препарата отдельные споры разоб-

щаются, часть их выталкивается из сумок, и тогда исследователь получает возможность лучше ознакомиться с ними.

В аскокарпах — в апотециях и перитециях — споры по мере созревания и образования вокруг них плотной оболочки активно или, реже, пассивно освобождаются из сумок. В связи с тем, что аскокарпы лишайников в противоположность аскокарпам нелихенизированных грибов являются многолетними, выход спор — споруляция может продолжаться в течение нескольких лет, пока не прекратится образование аскогенных гиф.

По данным некоторых исследователей, процесс выхода спор совершается неравномерно и, по-видимому, у многих лишайников приурочен к определенной поре года, разной в различных областях. У большинства исследованных видов в условиях Зап. Европы споруляция осуществляется осенью, зимой и весной. Биоре (Bioret, 1921) указывал, что у представителей *Graphidaceae* в Зап. Франции споруляция происходит с января по март. Вернер (Werner, 1927) наблюдал освобождение спор у листоватых и кустистых видов в Эльзасе зимой и весной. У *Xanthoria parietina* и у видов *Peltigera* споруляция происходит круглый год. Напротив, у *Umbilicaria torrefacta* споры освобождаются будто бы только в июне. Для различных областей Швейцарии Томас (Thomas, 1939) отметил образование многих способных к прорастанию спор в период сентябрь—декабрь. Кофлер и Бузон (Kofler et Bouzon, 1960) утверждают, что созревание сумок представляет непрерывный процесс, а освобождение спор из сумок связано не со временем года, а с погодными условиями, прежде всего с влажностью воздуха, более значительной в определенные сезоны года и даже зимой. В самые различные периоды года у этих исследователей прорастали недавно полученные споры видов *Lecanora*, *Lecidea*, *Parmelia*, *Physcia*, *Umbilicaria*, *Xanthoria*. Скотт (Scott, 1959) также полагает, что споруляция *Peltigera* происходит, по-видимому, круглый год. То же отмечают Бейли и Герретт (Bailey and Garrett, 1968) для *Lecanora conizaeoides*.

Очень редко к моменту своего полного освобождения из сумок споры бывают не окончательно сформированными, не приобретают полностью окраски зрелых спор или не образуют всех перегородок. Некоторое недоразвитие спор в сумках в таких случаях, как полагают, обусловлено неблагоприятными условиями в последние периоды их оформления; однако этот вывод остается непроверенным.

Пассивное освобождение спор обуславливается постепенным разрушением оболочки. При этом споры остаются некоторое время здесь же на плодовом теле. Такую картину мы наблюдаем у лишайников порядка *Caliciales* (*Coniocarpales*), где споры не отбрасываются, а, освободившись из зрелой сумки после разрушения ее очень тонкой нежной стенки, остаются некоторое время склеенными по 8 обычно в один ряд, но позднее рассыпаются здесь же на плодовом теле. Вместе с парафизами и остатками сумок споры образуют пыlistую массу, мазедий.

Бейли (Bailey, 1966), а также Бейли и Герретт (Bailey and Garrett, 1968) показали, что споры не отбрасываются из несмоченных апотециев, напротив, увлажненные апотеции в условиях эксперимента начинают быстро отбрасывать споры. Томас (Thoraas, 1939) также указывал на то, что микобионт для выбрасывания спор нуждается во влажности. В его опытах споруляция происходила даже у апотециев, лежащих в капле воды, и чрезмерная влажность никогда не оказывала тормозящего действия. Этот вывод совпадает с данными Фалька (Falk, 1923). Все это ставит под сомнение наблюдения Ахмаджяна (Ahmadjian, 1961), по которым споры отбрасывались, когда сумки, подсыхая, трескались, а также более ранние данные Вернера (Werner, 1927) и Бартуша (Bartusch, 1931) о том, что в результате длительного высыхания апотециев споры выжимаются из сумок, и вывод Цигеншпека (Ziegenspeck, 1926) о тормозящем действии излишней влажности.

У изученных Бейли и Герреттом (Bailey and Garrett, 1968) видов (*B. iatora poly tropa*, *Lecanactis abietina*, *Lecanora campestris*, *L. conizaeoides*, *Lecidea macrocarpa*, *Xanthoria parietina*) окончательно оформленные споры отбрасывались в течение первых 24 часов. Раньше других, уже в первый час после увлажнения, начинал отбрасывать споры *Lecanactis abietina*. Максимум отбрасывания спор из сумок у изученных ими видов был отмечен через 2—4 часа после увлажнения апотеция. Отбрасывание спор прекратилось спустя 4—7 дней после начала опыта. По данным Томаса (Thomas, 1939), богатая эйякуляция спор отмечалась у апотециев *Peltigera horizontales* через 5 часов после их увлажнения.

Отбрасывание спор обуславливается увеличением осмотического давления внутри зрелой сумки, вызванного ферментацией гликогена, который превращается в сахар, притягивающий много воды из окружающей среды. В результате увеличения давления и особенностей структуры апикального аппарата сумки споры с силой выбрасываются из нее.

На основании факторов, оказывающих влияние на отбрасывание спор, следует отметить увлажнение апотециев даже при выпадении самых незначительных осадков. Влияние температурных условий изучалось Бейли и Герреттом только у *Lecanora coni-*

zaeoides. При этом оказалось, что отбрасывание спор у *L. conizaeoides* происходило интенсивнее при более низкой температуре, именно при 6° С, нежели при 20°. Это, по видимому, объясняет причину споруляции многих видов лишайников в Зап. Европе в более влажные и менее теплые периоды зимы и весны. Иными особенностями отличались изученные Томасом (Thomas, 1939) *Peltigera horizontalis* и *Xanthoria parietina*. У этих лишайников температура между 3 и 27° имела сходное влияние на споруляцию. Но уже при 30° микобионт отбрасывал только отдельные споры. При этом микобионт *Peltigera* был более энергичным, чем микобионт *Xanthoria*. При температуре 33° и выше споруляция полностью прекращалась. Что касается влияния света на споруляцию, то изученная в этом отношении *Lecanora conizaeoides* обнаружила индифферентность (Bailey and Garrett, 1968). Однако, несомненно, у лишайников (*Pyronema omphalodes* = *P. confluens*), как и у нелихенизированных грибов (*Caprinus* и др.), имеются формы, у которых продукция спор явно стимулируется светом.

В отношении дальности отбрасывания («стрельбы») спор асколихены уступают нелихенизированным аскомицетам. Если сравнить *Pleurogo curvula*, гриб (из аскомицетов) наиболее далеко отбрасывающий споры (на 45 см), то среди нескольких изученных в этом отношении лишайников (Bailey and Garrett, 1968) наиболее далеко отбрасывают споры *Rhizocarpon umbilicatum* (на 45 мм), *Physconia pulverulenta* (на 39 мм), *Pertusaria pertusa* (на 38 мм), *Graphis elegans* (на 31 мм), *Ramalina siliquosa* (на 28 мм), *Lecidea macrocarpa* (на 27 мм); остальные отбрасывали споры менее чем на 25 мм, при этом *Opegrapha atra* отбрасывала споры всего на 10 мм. Очевидно, что даже максимальное расстояние, на которое отбрасывается у изученных лишайников спора, не может быть достаточным для их естественного распространения. Положительным здесь является то, что спора оказывается вне пределов липкой во влажном состоянии поверхности диска. Кроме того, отброшенная спора подхватывается более сильными воздушными течениями и может быть отнесена на довольно далекое расстояние, что вполне обеспечивает распространение вида.

В отношении высоты отбрасывания спор интересны данные Томаса (Thomas, 1939), согласно которым у *Peltigera horizontalis* главная масса спор взлетела на 1—7 мм выше, и только единичные споры достигали 16 мм выше. *Peltigera aphthosa* отбрасывала споры до 8 мм, у *Xanthoria parietina* — 1—9 мм, а отдельные споры — 17 мм, у *Physcia pulverulenta* — 23 мм, у *Peltigera venosa* — 24 мм, у *Lobaria pulmonaria* — 31 мм выше. Вопросы, связанные с биологией размножения лишайников спорами, еще только затронуты исследованиями. О продукции спор высказаны лишь самые общие догадки. Единственно обоснованными являются данные чешского лишайника Гилитцера (Hi-litzer, 1926), который изучал продукцию спор у *Solorina saccata* и установил, что количество сумок несколько увеличивается по мере общего роста апотециев. Количество сумок, которое может образоваться в апотеции около 5 мм в диам., автор определил в 31 000. Отсюда, если считать по четыре споры в сумке, общее количество спор в апотеции такого размера составляет 124 000. По подсчетам этого исследователя, из одного апотеция *Solorina saccata* на протяжении дня выбрасывается 1200—1700 спор. Такое количество, конечно, не может идти ни в какое сравнение с продукцией спор у многих нелихенизированных базидиальных грибов, у которых оно часто достигает нескольких миллионов, а у некоторых гастеромицетов даже сотен миллиардов.

Онтогенез плодовых тел. В последние годы большое внимание было обращено на процесс развития плодовых тел лишайников, главным образом апотециев, однако до настоящего времени исследован он детально только у немногих видов. Изучение очень сложного формирования плодовых тел с различными типами развития у разных систематических групп лишайников открыло много новых важных фактов и привело к постановке целого ряда интересных проблем.

Рассмотрим самые основные этапы в формировании апотециев у представителя *Lecanorales* (*Lecanora subfuscata*) по тщательным наблюдениям Летруи-Галину (Letrouit-Galinou, 1962, 1966). (Этот процесс частично изучался и другими авторами у близких видов леканор). Сначала в слоевище у нижней границы зоны водорослей появляется сплетение ветвящихся, анастомозирующих гиф — это примордий (примордиальное сплетение). Позднее в его центральной части можно заметить 2—4 аскогонных нити. Они отличаются от окружающего сплетения крупными одноядерными клетками. Это зачатки архикарпов. Их глубже расположенная часть постепенно превращается в аскогон, а дистальная — в трихогину, пронизывающую коровой слой и слегка выступающую над слоевищем. Затем примордий преобразуется в первичное тело, из внутренней части которого формируется карпоцентр. В анатомическом отношении он представляет прозо- или параплектенхиму, в которой и продолжают свое развитие элементы аскогона. Карпоцентр у дисколихенов прозоплектенхимный (рис. 101).

У многих лишайников из примордиального сплетения периферической части первичного тела образуется периферическая обертка (перицентр), дающая в дальнейшем начало поду (перицентральному поду) и кровле зачатка апотеция, но она отсутствует в онтогенезе апотециев *Lecanora subfuscata*.

Первичное тело разрастается, особенно на периферии, где оно образует кольцевое циркумцентральное сплетение, куда никогда не заходят аскогонные нити. Одновременно с этим происходят большие изменения в аскогонном комплексе. Клетки его увеличиваются, становятся пузыревидными и остаются в компактных узелках, а трихогины сжимаются и исчезают. Затем карпоцентр разрастается вверх и расширяется. В результате этого зачаток апотеция принимает форму конуса с основанием, направленным вверх (на рис. 101 это по показано). В расширенной части зачатка, вокруг его оси, верхняя часть карпоцентра трансформируется в рыхлую парафизогенную сеть. Эта сеть в верхней субгименальной своей части начинает продуцировать первые элементы будущего гимениального слоя — первичные или эпизентральные парафизы, представляющие настоящие парафизы, развивающиеся снизу вверх и свободные на вершине.

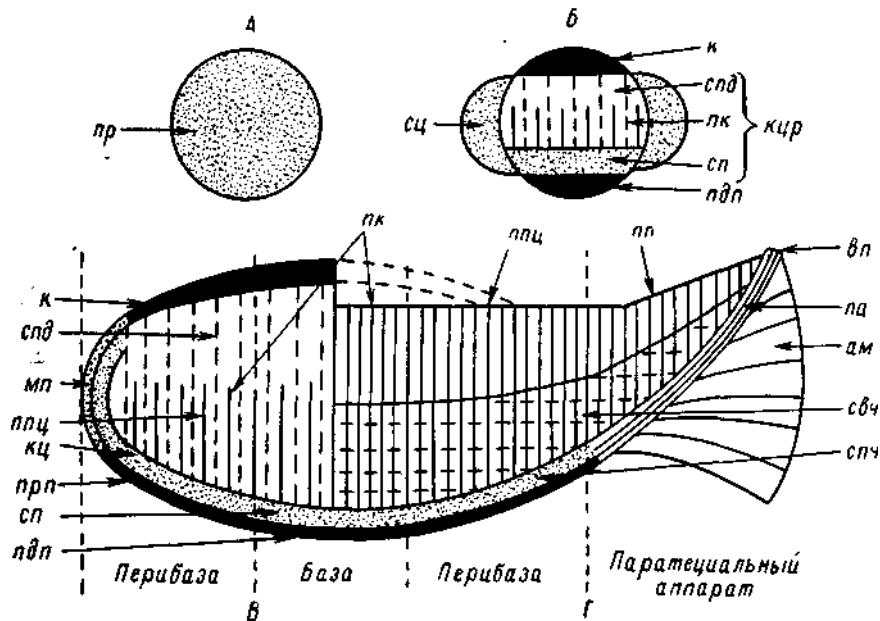


Рис. 101. Развитие апотециев леканорового типа. (По Летруи-Галину).

А — примордий, Б — зачаток апотеция и его циркумцентральное сплетение, В — рост зачатка апотеция и его перибаза, Г — переход к зрелому аскокарпу и перитециальный аппарат, ам — амфитеций, вп — паратециальный венец, дц — дейтероцентр, к — перитециальная кровля, кц — циркумцентральное кольцо (кольцевое циркумцентральное сплетение), кцр — карпоцентр, мп — перитециальная муфта, па — паратеций, пдп — перитециальный под, лк — первичные карпоцентральные (эпицентральные) парафизы, пп — паратециальные парафизы, ппц — первичные циркумцентральные, или пропаратециальные парафизы, прп — примордий, прп — пропаратеций, ссч — вторичная часть субгимения, образованная за счет оснований парафиз (дц), сп — субгимениальная парафизогенная сеть, спч — первичная часть субгимения (сп-ки), сц — циркумцентральное сплетение, из которого формируется перибаза и перитециальная муфта.

В связи с происхождением их называют также карпоцентральными парафизами. Внизу зачатка нижняя часть карпоцентральной сети замещает отсутствующий у леканоровых перитециальный под и образует центробазальную часть субгимениального слоя.

Примерно в это же время кольцевое циркумцентральное сплетение продуцирует на внутренней своей стороне паратециальные парафизы, которые присоединяются к карпоцентральным парафизам, а на своей вершине отделяет удлиненные, анастомозирующие гифы, совокупность которых создает инициальный паратециальный венец, что является началом формирования паратеция — латеральной (боковой) части экципула.

Зачаток апотеция продолжает увеличиваться. В верхней части тонкого субгимениального слоя и над ним формируется, как уже указывалось, слой эпицентральные (карпоцентральные) парафиз. Паратеций удлиняется, и инициальный венец его преобразуется в более четкий паратециальный венец. От паратеция отделяются вовнутрь зачатка паратециальные парафизы, которые окружают эпицентральные парафизы. Как те, так и другие, свободно заканчивающиеся сверху, относятся к настоящим пара-

физам. Паратаций разрастается своим свободным верхним краем. В субгимениальном слое заметны скопления крупных пузыревидных клеток, относящихся к аскогенному аппарату.

Продолжая свой рост вверх, паратаций, кроме продуцирования паратециальных парафиз, начинает отделять наружу со своей внешней стороны амфитециальные гифы, которые размещаются радиально вокруг него и начинают формировать амфитеций. По структуре эти гифы не отличаются от гиф сердцевинного слоя слоевища, они удлиняются, разветвляются, захватывают и перемещают в амфитеций водоросли, которые после этого начинают делиться. В результате амфитеций принимает вид и структуру слоевищного типа.

Перибаза, происходящая от кольцевого циркумцентрального сплетения и дающая новые перицентральные и карпоцентральные элементы, увеличивающие зачаток апотеция (хорошо представленная в онтогенезе апотециев некоторых видов, например у графидальных) у *L. subfuscata* еще мало дифференцирована от циркумцентрального сплетения, на котором, как только что отмечалось, начинают формироваться первые элементы паратеция. В эту стадию развития плодового тела паратециальный аппарат состоит уже из паратеция и амфитеция. Гимениальный слой, окруженный паратецием, образован сумками и в центральной части первичными парафизами, а на периферии паратециальными парафизами. Длина парафиз увеличивается от паратеция к центру диска, а так как их вершины остаются на одном уровне, диск апотеция остается плоским.

К этому времени из узелка пузыревидных клеток уже сформировывается аскогостильный аппарат и развиваются длинные аскогостильные гифы. Они образуются у основания гимениального слоя, а затем удлиняются вверх, и вскоре начинают появляться сумки.

Ко времени окончательного оформления апотеция сильнее, чем прежде, выдаются над слоевищем в связи с ростом вверх паратеция и заметного утолщения субгимениального слоя. Вертикальный разрез через такой молодой апотеций показывает его обернуто-прижато-конусовидную форму.

Центр базальной части апотеция (центробазальная часть субгимения), который замещал отсутствующий в развитии *L. subfuscata* перицентральный под, постепенно редуцируется, в результате чего эксципул при основании субгимения прерывается. После некоторых преобразований субгимений сильно утолщается.

Паратаций разрастается кверху, заканчиваясь венцом коротких анастомозирующих гиф, и продолжает откладывать от внутренней своей поверхности паратециальные парафизы, что способствует увеличению диаметра апотеция, а наружу — все новые амфитециальные гифы, увеличивающие рыхлую прозоплетенную амфитеция. В нее включены многочисленные клетки водорослей, — продукт деления клеток, уже ранее захваченных амфитециальными гифами. Таким образом, подтверждается утверждение Дюги (Dughi, 1952), что слоевищный кран апотеция образуется без всякого участия гиф слоевища. Верхняя часть амфитеция покрыта тонким коровым слоем; она состоит из коротких гиф, постепенно удлиняющихся книзу.

Вполне зрелые апотеции в нижней части сужаются в ножку. Возникает она следующим образом. Находящаяся под апотецием леканора пробка дерева постоянно испытывает изменяющееся воздействие со стороны последней, обусловленное различным содержанием воды в апотециях, которые во влажных условиях значительно увеличиваются в размерах и соответственно создают большие и различные напряжения в местах прикрепления к субстрату и, наоборот, теряя воду (при высыхании), ослабляют эти напряжения. В результате слои пробки, находящиеся непосредственно под апотецием, в конце концов отстают от нижележащих слоев и постепенно отрываются. В щели возникших промежутков немедленно вырастают гифы. С дальнейшим утолщением прослойки гиф разьединенные клетки пробки поднимаются гифами выше, до самой основы апотеция. Совокупность разрастающихся гиф, между которыми находятся клетки пробковой ткани, и образует ножку апотеция.

Аскогон образует аскогенные гифы, которые удлиняются и разветвляются на разных уровнях. Верхняя и нижняя части аскогенных гиф резко различаются. При основании они состоят из крупных, бедных цитоплазмой, по-видимому, одноядерных клеток, неправильной, с различными выростами формы. На вершине аскогенные нити прямостоячие, с двухъядерными, более мелкими клетками, с боковыми крючками и часто с сумками. Глубоко в субгимениальном слое некоторые клетки аскогенных гиф снабжены овальными или бесформенными выпуклостями (протуберанцами) с густой протоплазмой и ядром. Местами ряд клеток аскогенных гиф (в глубоком слое) образует очень тонкие выросты; по-видимому с целью улучшения питания, эти клетки соединяются очень тонкими и длинными плазматическими выростами с базальной частью парафиз и, возможно, с другими клетками аскогенных нитей.

Сумки, во множестве встречающиеся на этой стадии развития апотеция, относятся к битуникатному типу, с толстым не амилоидным эндоаском и тонким малозаметным

экзоаском, покрытым амилоидной желатиной. На вершине эндоаска имеется подушечка. Подкладка эндоаска в верхней части несет толстый амилоидный апикальный купол, состоящий из трех косо налагающихся друг на друга амилоидных пластинок и пронзенный в центре (глазок купола). Пластинки составляют 3 части периокулярного кольца. В центр нижней поверхности купола врезается глазковая камера с апикальной вершей. В верхней части купола глазок закрыт рукояткой (манубрий), которая является продолжением подушечки. Таким образом, по строению сумки *L. subfuscata* относятся к археасковому типу.

Таким представляется развитие апотециев леканоральных. Несомненно, дальнейшие исследования обнаружат различные варианты в этом типе, а может быть и отдельные типы. Пока среди удовлетворительно изученных лишайников Летрун-Галину намечено шесть следующих типов развития апотециев, которые здесь можно только очень кратко охарактеризовать.

Тип графидовых. Наименее развитый тип. Зачаток апотеция образован первичными элементами — карпоцентральными и периферическими. Без дополнительного развития паратеция он непосредственно преобразуется в зрелый апотеций. Часто отсутствуют парафизы, вместо них развиваются парафизоиды.

Тип леканоровых. К первичным карпоцентральным и периферическим элементам добавляется образование элементов паратеция. Всегда налицо настоящие парафизы.

Типы беомисовых кладопиевых. Они отличаются наличием подтецев, происходящих у беомисовых в результате удлинения шаровидного карпоцентра, а у кладоний в результате разрастания вверх примордия.

Тип пертузариевых. Карпоцентр является abortивным и замещается вторичными карпоцентрами, которые непосредственно преобразуются в апотеций. Парафиз нет; развиваются парафизоиды. Формируется псевдопаратеций, иного, чем паратеций, происхождения.

Тип телотре новых. Крайне своеобразное развитие, совмещающее черты леканоровых (наличие паратеция) и пертузариевых (наличие псевдопаратеция).

Прорастание спор и развитие слоевища. Попав в благоприятные условия, по-видимому, прежде всего влажности, спора начинает прорастать. Срок, необходимый для того, чтобы спора тронулась в рост, т. е. период необходимого покоя для выброшенной из сумки споры, пока известен только для нескольких видов. Утверждение дез Аббея (des Abbeys, 1951), что обычно в естественных условиях спора прорастает в течение 1—2 дней, справедливо только для единичных видов. Лишь в отдельных случаях споры могут прорасти еще в сумках иногда у *Parmelia acetabulum*. Обычно же от освобождения до прорастания споры проходит некоторое время, различное для разных видов лишайников. Способность спор прорасти зависит также от температурных условий, а потому и от времени года. По наблюдениям Вернера (Werner, 1927), лучше всего споры проращают в условиях умеренного климата от марта до июня. Однако данные эти требуют многократной проверки и на спорах самых различных видов. Зависимость прорастания спор *Xanthoria parietina* от температурных условий хорошо изучена Томасом (Thomas, 1939).

В его опытах при 24° число прорастающих спор было максимальным (кроме двухдневного опыта) и растительные трубки были жизнеспособными. Начиная с 12—17 до 27° С число проросших спор было наиболее высоким, причем более высокие температуры в указанных пределах были наиболее оптимальными. С увеличением времени пребывания в питательном растворе отмечается увеличение числа прорастающих спор также и при более низких температурах. При 15—21° обе клетки споры прорастают чаще, чем при более высокой температуре. Начиная с 30° споры *Xanthoria parietina* не проращают. Для прорастания спор *Peltigera horizontalis* Томас определил оптимум при 18°. В условиях культуры быстрее всего проращают, по имеющимся явно недостаточным данным, споры накипных лишайников — в 1—2 часа, споры листоватых лишайников обычно через несколько дней. Споры некоторых видов *Peltigera* и немногих других лишайников в условиях культуры вовсе не проращают, как утверждал Скотт (Scott, 1959). Однако позднее он обнаружил, что при добавлении в культуру в очень небольших количествах экстракта из ностока, являющегося фикобионтом *Peltigera*, споры ее успешно проращают (Scott, 1964). Очевидно, неизвестны еще те особые условия, которые обязательны для прорастания многих видов и, по-видимому, химическое воздействие со стороны соответствующей водоросли часто является определяющим. Для прорастания спор *Xanthoria parietina*, по наблюдениям Вернера (Werner, 1931), необходимо будто бы, чтобы в непосредственной близости с ними оказалась водоросль. Вероятно, это способствует прорастанию спор *X. parietina*, по далеко не является обязательным, так как в указанных опытах Томаса споры ее прорастали и без водорослей.

При прорастании одноклеточной споры обычно образуется одна, редко (у многоклеточной споры) до пяти (Werner, 1927) ростковых трубочек. У лишайников с большим

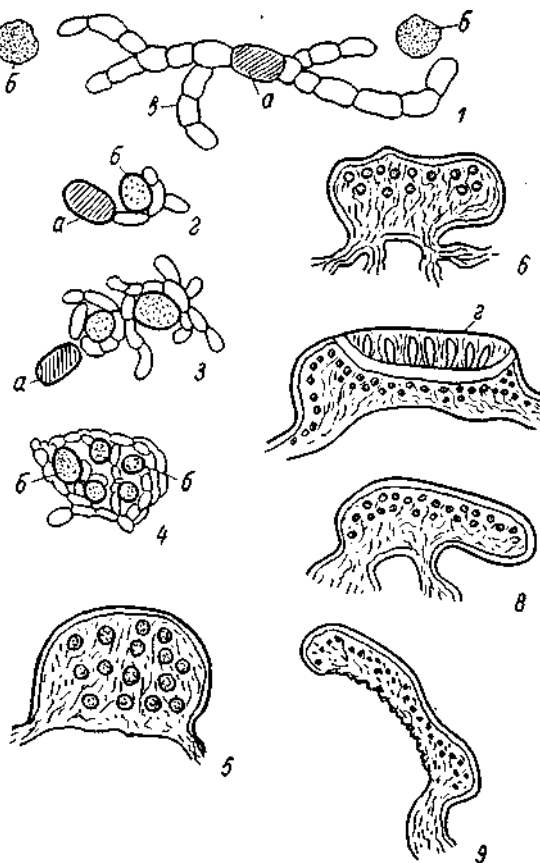
количеством в спорах ядер, которые образуются в результате многократного деления первичного ядра споры, а также одноклеточной споры видов *Ochrolechia*, *Pertusaria* ростковых трубочек образуется очень много, иногда свыше сотни, что наблюдал уже де Бари (Baru, 1866—1867). Что касается муральных спор, то каждая их клетка может развивать одну или несколько ростковых трубочек, но обычно прорастают лишь конечные клетки.

Первые сведения о развитии слоевища лишайника из споры сообщает в своей работе Борне (Bornet, 1873), а несколько позднее и Боннье (Bonnier, 1889). Однако наиболее подробные и точные наблюдения были проведены Вернером (Werner, 1931, 1965, 1969а), который выяснил особенности различных стадий развития у листоватого, накипного и кустистого типов слоевища. Он наблюдал в Марокко на *Opuntia* и *Agave* все стадии постепенного развития слоевища накипных (*Lecania cyrtella*, *Caloplaca vitellinula*), листоватого (*Xanthoria parietina*) и кустистого (*Rama-Una evernioides*) лишайников. Все эти виды с гетеромерной структурой. Позднее в Вогезах он собрал на мхах *Leptogium lichenoides* тоже во всех стадиях развития. Таким образом, в его распоряжении был и гомеомерный лишайник.

... Проросшая из споры ростковая трубочка дальше растет, разветвляется и образует гифы прототаллюса (мицелия), еще не содержащего водорослей. Частью гиф прототаллюс (его называют также подслоевищем и первичным слоевищем) прикрепляется к субстрату. Эти же гифы снабжают прототаллюс необходимыми для его питания растворами минеральных солей и готовыми органи-

Рис. 102. Стадии развития слоевища лишайников. (По Вернеру, с небольшими изменениями).

1 — прототаллюс; 2, 3 — протероталлюс; 4 — прометаталлюс; 5 — метаталлюс ранний; 6 — метаталлюс поздний; 7 — телоталлюс накипных форм; * — формирование листоватого слоевища; 8 — формирование кустистого слоевища. а — проросшая спора гриба, б — клетка водоросли, в — гифа гриба, г — апотеций накипного лишайника.



ческими соединениями мертвого субстрата. Таким образом, лишайник в стадии прототаллюса, не имеющий водорослей, является чисто сапрофитным организмом.

Если на субстрате, где разрастается прототаллюс, нет водорослей, соответствующих данному виду лишайника, и они долго сюда не занесутся, то он обычно скоро отмирает. Впрочем, существуют указания (требующие проверки), что у некоторых ли-

⁶ Например, в одноклеточных спорах видов *Ochrolechia* насчитывается до 200 ядер, а в одноклеточных спорах *Mycoblastus sanguinarius* до 400.

Желательно не называть этот мицелий подслоевищем (хотя именно так его называют чаще всего), поскольку этот термин употребляют для обозначения темного рыхлого сплетения (hypothallus), развивающегося на нижней стороне слоевища, особенно у многих представителей паннариевых. Нельзя называть мицелий первичным слоевищем, так как большинство лихенологов обозначает так горизонтальное слоевище (накипное, чешуйчатое, редко листоватое) кладоний, стереокаулонов и др., на котором развиваются подеции (или псевдоподеции), называемые ими вторичным слоевищем.

шайников, особенно ряда видов *Aspicilia* в аридных областях, прототаллюс может жить очень долго (годами). Встретив необходимую данному лишайнику водоросль, гифа проталлюса просовывается под нее, отделяет ее от субстрата и обвивает ее. Затем гифа, по-видимому, в результате выделения гормонов вызывает деление водоросли. Часто в местах контакта с последней она разветвляется. Гифа проникает между дочерними клетками водоросли, обвивая их, в результате чего образуется зачаток лишайника, который Вернер называет прототаллюс, или протероталлюс. Однако прототаллюсом, как уже было сказано, нельзя называть этот зачаток, так как этим термином (как и проталлюсом) обозначают первоначальное сплетение гиф лишайника, еще не содержащее водорослей. Мы будем называть его протероталлюсом (рис. 102). Водоросли в нем размещены беспорядочно. Эта фаза отличается чрезвычайно простым строением, все гифы и водоросли размещены почти в одной плоскости. Вернер обращает внимание на удивительное явление: из ростковых трубочек, которые растут, часто извиваясь, но субстрату, покрытому множеством бактерий, пылинок, а также и клеток водорослей, точно также загрязненных, которых они в конце концов достигают, начинает формироваться протероталлюс, полностью освобожденный от утих загрязнений. Вернер объясняет это влиянием гормональных веществ, действующих как антибиотики. Допущение это, однако маловероятно, так как для этого необходимы были бы антибиотики самого широкого действия.

Иногда два или несколько соседних развивающихся протероталлюса, сталкиваясь, могут сливаться в один протероталлюс, из которого в дальнейшем развивается одно слоевище.

На первой стадии развития слоевища гифы отличаются тонкими, как у большинства свободноживущих грибов, оболочками. На этой стадии можно различить, по Борне, три типа гиф: 1) короткочленистые гифы с вздутыми клетками, 2) гифы (участки гиф), окружающие водоросли; при соединении с водорослями они имеют вид крючков, согнутых отростков, которыми охватывают клетки водоросли, и 3) длинные и топкие, не членистые ищущие гифы, которые развиваются навстречу свободноживущим на субстрате клеткам водорослей.

Протероталлюс развивается далее в результате разрастания гиф и размножения водорослей в коническое скопление тех и других, которое обнаруживает гомеомерное строение, водоросли в нем размещаются равномерно по всей толще слоевища. Эту стадию Вернер называет прометаталлюсом, или первичным слоевищем. Однако это последнее обозначение нельзя принять, так как мы уже решили, что именно надо называть таким термином. Прометаталлюс имеет тип накипного слоевища, с лакунами, т. е. свободными местами между гифами. Вскоре он образует на периферии слой гиф. На нижней поверхности этот слой отделяет прометаталлюс от субстрата. Растет слоевище как в горизонтальном направлении, так и слегка в толщину. На этой стадии все формы — и листоватый лишайник *Xanthoria* и накипные (*Caloplaca* и *Lecania*) и кустистые (*Ramalina*), изученные Вернером, имеют сходную структуру. Прометаталлюс растет далее, увеличивается и развивается в метаталлюс, в котором различаются две стадии: ранний (средний) и поздний (взрослый). В раннем метаталлюсе слоевище все еще остается гомеомерным, но в нем происходит быстрая дифференциация внешнего периферического слоя, образованного гифами гриба, формирующими защитный коровой слой с интеркаляцией новых элементов между старыми, чем избегается растрескивание, связанное с ростом. У листоватых лишайников формируются ризины, а у кустистых у основания возникает пучок прикрепительных гиф. В позднем метаталлюсе гифы слоевища удлиняются, проталкивают клетки охваченных ими водорослей в лакуны, в результате чего в зависимости от вида лишайника водоросли равномерно рассеиваются в слоевище, и оно остается гомеомерным, или гифы размещают все водоросли в одну зону под коровым слоем, и слоевище становится гетеромерным. На всех описанных стадиях, начиная от проталлюса, слоевище может образовывать отводки своего рода столоны, и таким образом основывает новые очаги развития слоевища. У листоватых лишайников на этой стадии дифференцируется нижний коровой слой. Верхний коровой слой может постепенно преобразоваться в паралектенхиму. Разрастание слоевища прерывается некоторыми приостановками, во время которых его элементы нормализуют свое положение.

По Верперу, метаталлюс является обязательной стадией для всех изученных лишайников. Однако мы думаем, что некоторые накипные формы задерживаются в своем развитии на стадии протероталлюса (некоторые имперфектные лишайники, лопрарии и др.). Многие накипные формы не развивают настоящего корового слоя и ризин, а лишайники, обладающие примитивно гомеомерным строением, останавливаются на стадии прометаталлюса и, минуя стадию метаталлюса, переходят в последнюю стадию телоталлюса, отличающуюся образованием плодоношений. В дальнейшем накипные лишайники только все больше разрастаются по субстрату, не изменяя уровня своего развития.

Листоватые и кустистые лишайники после стадии метаталлюса переходят в стадию поляризации роста. Вернер не выделяет этот очень важный, по нашему мнению, преобразовательный период развития в отдельную стадию. При поляризации роста слоевище листоватых лишайников прекращает рост в высоту (в толщину), ограничивается поверхностным ростом и окончательно оформляется в виде розетки, листоватой пластинки (листья или умбиликатная пластинка) или пластинки неопределенной формы. Слоевище кустистых лишайников в стадии поляризации роста начинает по краям целиком отставать от субстрата, за исключением маленького прикрепительного участка, и изменяет свой рост с плагиотропного на ортотропный. Изменение характера роста может осуществляться двумя путями. В одних случаях верхний коровой слой вздувается под давлением гиф, которые, разрастаясь, прорывают его, вытягиваются вверх и, захватывая водоросли, дают начало ортотропному (кустистому) слоевищу. В других случаях слоевище, достигшее стадии метаталлюса, частично отстает от субстрата, выпячиваясь, образуя бородавки, сосочки, в которых слои плектенхимы и водоросли размещаются вертикально. С этих точек слоевище и начинает свой дальнейший, уже ортотропный рост.

При образовании кустистого слоевища радиальной (а не изолатеральной) структуры формируется кольцевой коровой слой и в результате перераспределения водорослей гифами — кольцевая зона водорослей.

В последнюю стадию развития слоевища, в стадиях дедоидиллюса[^] возникают репродуктивные органы, появляются плодоношения. Вернер называет эту последнюю стадию также «вторичным слоевищем», что нельзя принять: так называют псевдоподеции и даже подеции, развивающиеся из первичного слоевища.

Таким образом, полное оформление слоевища лишайников осуществляется в течение следующих стадий, которым соответствует определенный уровень их морфолого-анатомического развития: прототаллюс, протероталлюс, прометаталлюс, ранний метаталлюс, поздний метаталлюс, стадия поляризации роста, телоталлюс. У различных лишайников слоевище оформляется по-разному и у некоторых ряд стадий выпадает. Все развитие у накипных происходит на протяжении 2—5 стадий, у листоватых — 4—7 стадий и у кустистых лишайников — 6—7 стадий. Это ясно отграниченные стадии различной продолжительности, зависящей от биологических свойств видов и условий среды; отмечаются они и в развитии грибов, изолированных от водорослей, например в культуре.

БЕСПОЛОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ

Для бесполого размножения лишайников характерно экзогенное образование спор, а именно пикноконидий, стилоспор в пикнидиях и конидий на свободно размещенных на поверхности слоевища конидиеносцах.

Пикнидии. Впервые в середине XVII в. Диллен (Dillenius, 1740) в своей «Истории мхов» отметил пикнидии как черные бородавочки на слоевище *Anaptychia ciliaris*. Он отлично изобразил пикнидии также и у *Cladonia verticillata*, *C. bellidiflora*, *Ramalina cuspidata*, *Dermatocarpon* sp. и др., но не задумывался над значением этих органов. Гедвиг (Hedwig, 1784), изучая органы воспроизведения низших растений, также отметил и изобразил пикнидии у *Anaptychia ciliaris*, а позже в дополненной работе (1798) у *Umbilicaria proboscidea*. Он считал их органами размножения и обозначил как «мужские точки», или «мужские цветы». Некоторые, как Ребентиш и др., по-иному оценивали черные точки пикнидии у анаптихий. Они полагали, что это паразитический гриб, который и был описан Ребентишем как *Sphaeria lichenum*. Ахариус (Acharius, 1810) также изучал пикнидии у *Anaptychia ciliaris* и назвал их «цефалодиями». Эти «цефалодии», как и цифеллы и соредии, Ахариус связывал с функцией размножения и относил к «апотециям второго порядка». Следующие непосредственно за Ахариусом лишенологи — Шпренгель, Вальрот, Фриз, Шерер, Флотов и др. — ничего существенного не прибавили к вопросу о строении и характере пикнидии и для познания их сущности. Одни из них считали пикнидии abortивными плодовыми телами, другие вслед за Шпренгелем рассматривали пикнидии как плодовые тела паразитирующего гриба из рода *Sphaeria*, а некоторые, как Шерер (Schaerer, 1823, 1824) и значительно позже, в семидесятых годах, Арчер (Archer, 1873), не задаваясь вопросом о природе этих органов, относили растения с пикнидиями к особым разновидностям или видам. Вальрот (Wallroth, 1825) видел в пикнидиях в одних случаях плодовые тела паразитирующей *Sphaeria*, в других — особые таксономические формы. Исследования Итцигсона (Itzigsohn, 1850) возвратили интерес к пикнидиям лишайников и возродили первоначальные идеи Гедвига об их половой функции. Экспериментируя, он выдерживал в течение нескольких дней в воде пикнидии вместе с кусочками слоевища, на которых они образовывались. После этого вода содержала множество подвижных телец, которые развивались, как полагал Итцигзон, в разрушенных пикнидиях. При дальнейшем пребывании

пикнидий в воде количество таких подвижных телец еще более увеличивалось. Итцигзон был уверен, что эти тельца являлись мужскими половыми элементами, которые он обозначил как сперматозоиды, посчитав пикнидий соответственно аналогами антеридиев. Такая концепция устанавливала связь с другими группами споровых растений. В действительности же, как выяснилось позже, Итцигзон наблюдал либо бактерии, развивавшиеся в результате гниения пикнидий, либо пикноконидии. Тюлян (Tulasne, 1851) своими замечательными исследованиями показал ошибочность утверждения Итцигзона о подвижных сперматозоидах в пикнидиях, полагая, что последний наблюдал пикноконидии, находившиеся в броуновском движении.

Тюлян указывал на то, что малозначущий для жизни орган не был бы столь частым на слоевище почти любого лишайника и не имел бы такой постоянной формы и сложного, хотя и специфического для многих видов строения. К тому же, по существовавшим в то время данным, пикноконидии лишайников не прорастали как обычные пикнидиальные споры нелихенизированных грибов. Это еще более поддерживало идею о них как мужских половых элементах.

Признание за пикноконидиями (спермациями) лишайников значения мужских половых элементов было принято многими, в том числе и де Бари, хотя он считал, что эта идея для своего оправдания обязательно требует нахождения женских половых элементов, которые оплодотворялись бы «спермациями». Открытие Шталем (Stahl, 1877) женского полового органа у *Collema microphyllum* и, как он предполагал копуляции пикноконидии с трихогиной у этого вида, значительно укрепило веру в пикноконидии как мужские половые элементы. Позднее возникли серьезные возражения, и нужно сказать, что значение пикноконидии у лишайников до настоящего времени полностью не выяснено. И в наше время одни считают их элементами бесполого размножения, другие — мужскими половыми элементами. Однако мы считаем наиболее вероятным предположение, что если пикноконидии и утратили у некоторых лишайников значение половых элементов и превратились в споры бесполого размножения, то у ряда лишайников они еще выполняют свою роль половых элементов (Окснер, 1956).

Пока прорастание пикноконидии известно только в искусственных культурах и нет прямых указаний па их прорастание, как других диаспор бесполого размножения, в природных условиях, в то же время трудно допустить, что столь часто встречающиеся у лишайников, они не участвуют в их размножении. Поэтому сведения о пикноконидиях нами помещены в разделе, в котором рассматривается бесполое размножение лишайников. В сравнении с другими типами бесполого размножения лишайников по продуктивности образование пикноконидии занимает первое место.

Опыты с проращиванием пикноконидии долго терпели неудачу. Не удалось прорастить пикноконидии лишайников и Корню (Cornu, 1876), который легко добился проращивания пикноконидии у многих видов нелихенизированных сумчатых грибов. У пикноконидий лишайников он наблюдал при культивировании лишь незначительное вздутие. Значительно позже Мёллеру (Möller, 1887, 1888) затем Гедлунду (Hedlund, 1892) и Иштванффи (Istvanffi, 1895) удалось прорастить на питательной среде пикноконидии целого ряда лишайников.

Обычно пикнидий бывают полностью погружены в слоевище в виде шаровидных или слегка вытянутых, яйцевидных до короткоовальных и цилиндрических маленьких вместилищ, 85—200 мкм, очень редко 400 мкм и только у *Lobaria laetevirens* они достигают 1 мм в диам., очень часто напоминая маленькие перитетии. Вверху пикнидий открываются порой (выводное отверстие), около 20—100 мкм в диам. Очень редко у *Icmadophila ericetorum* зрелые пикнидий имеют чашевидную форму, настолько широко они открываются вверху (Nienburg, 1908). В центре пикнидий имеют полость, которая иногда заменяется системой сообщающихся вверху канальцев. Полость пикнидий обычно шаровидная или эллипсоидная (редко, например у *Lichina*, *Psora*, бесформенная или лопастная) многокамерная или сложная, заполненная слизью, содержащей зрелые отпавшие пикноконидии (рис. 103). Слизь обычно бесцветная и только изредка (у некоторых видов кладоний — *Cladonia alpestris*, *C. tenuis* и немногих других) имеет бледно-красноватый оттенок. Окраска для указанных кладоний очень постоянна, а потому используется как систематический признак. Пикнидий бывают окрашены обычно в темный, черноватый, бурый цвет, реже в цвет слоевища (*Ramalina*, *Usnea*), очень редко в оранжевый (у калоплаковых, телосхистовых), либо беловатый.

Пикнидии встречаются довольно часто. Иногда они очень многочисленны; у накипных видов, впрочем, развиваются несколько реже. У эпифилльных лишайников пикнидий известны только для $\frac{1}{3}$ всех видов. Обычно пикноконидии образуются па одном и том же слоевище, что и апотеций. У некоторых лишайников, у которых апотеции вовсе не развиваются или развиваются редко, пикнидии очень обычны, например у *Thamnolia vermicularis* или у многих видов кладоний. Иногда пикнидий образуются в таком большом количестве, и слоевище выглядит настолько своеобразно, что вид лишайника можно определить даже в стерильном состоянии (пикнидиеносные слоевища *Lecanactis abletina* или *Opegrapha hapaleoides*, у которой растения с обильно развитыми

пикнидиями были описаны даже как особый вид *Pyrenothea vermicellifera*]. У некоторых видов пикнидии по внешнему виду очень мало отличаются от плодоношений (пикнидии и перитеции *Dermatocarpon miniatum*), поэтому в случаях, когда нет полной уверенности в том, что имеешь дело с перитециями, следует делать срез через сомнительный орган, чтобы выяснить, находятся споры в сумках, или сумок нет. Пикнидии не всегда погружены непосредственно в слоевище, как у многих листоватых лишайников (*Dermatocarpon*, *Parmelia*, *Physcia* и др.), и заметны как маленькие точки или бородавки. Иногда они погружены в особые выросты слоевища, в верхушки ресничек по краю слоевища *Cetraria islandica*, *C. laureri* и др. Редко встречаются пикнидии поверхностные (у *Psora*], которые выдаются над слоевищем, или даже верхушечные, на кончиках веточек *Cladonia*, где они сидят совершенно свободно, не покрытые слоевищем. Но большей частью пикнидии все-таки бывают полностью погруженными, и тогда снаружи

на слоевище бывает заметна только верхушка пикнидии и пора в виде черной точки. Нередко слоевище образует маленькие бородавки, внутри которых находятся пикнидии. У одних видов лишайников пикнидии размещены почти по всей верхней стороне слоевища, как у большинства листоватых видов, у коллемовых, у многих накипных, у других лишь на определенных, как правило, лучше освещенных местах, у видов *Cetraria*, *Peltigera* — главным образом по краю слоевища, у кустистых часто на вершинах веточек, как у многих кладоний — *Cladonia mitis*, *C. rangiferina*, *C. rangiformis* и других или у видов *Cornicularia*. У кладоний, образующих кубки (сци-фы), пикнидии сидят по их

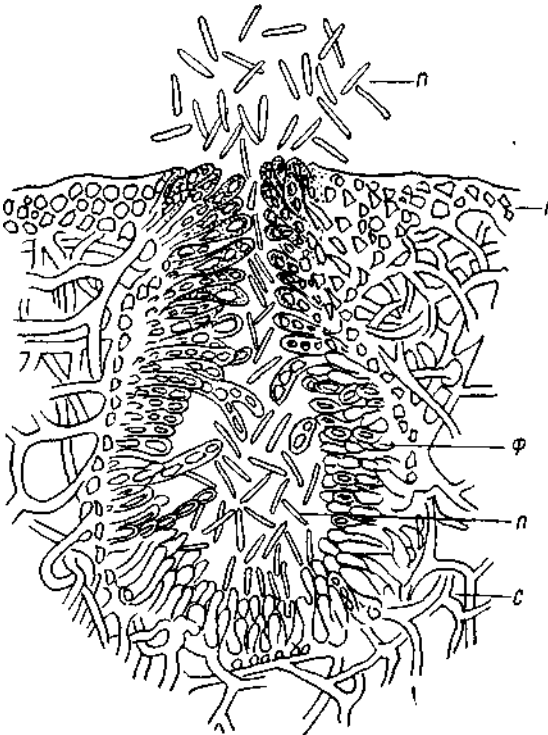


Рис. 103. *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl. Вертикальный разрез через пикнидию. (По Тюляну).

к — верхний коровой слой слоевища, ?!
— ПШШОКОШЩИИ, с —
сердцевинный слой, ф — фулькры.

краю, у других — главным образом более примитивных видов — на чешуйках горизонтального слоевища. У немногих лишайников пикнидии располагаются по краю апотециев, еще реже даже на поверхности дисков, а у *Coccocarpiia aeruginosa* пикнидии погружены в гимениальный слой; иногда у *Umbilicaria pustulata* они развиваются на вздутиях (пустулах), слоевища и т. д. Интересно, что у некоторых представителей сем. *Lichinaceae* аскогоны дают начало одновременно фулькрам (конидиеносцам), образующим пикноконидии, и аскогенным гифам с сумками, в результате чего в пикнидиях образуются также апотеции. Такой сложный орган носит название пикноаско-карпа; в нем в одном и том же гимениальном слое размещаются фулькры с пикно-конидиями, и сумки со спорами.

Закладываются пикнидии обычно в верхней части сердцевинного слоя, близ зоны водорослей или в самой зоне, где замечается сильное разветвление гиф, разрастающихся и формирующих примордий (зачаток) пикнидии в виде вытянутого или шаровидного плотного сплетения нежных, слегка желтоватых или более темно окрашенных гиф, которые рано начинают делиться перегородками на маленькие изодиаметрические клетки. Эти гифы располагаются радиально от центра примордия. На ранней стадии развития часто формируются маленькие полости, позднее сливающиеся в одну большую полость, заполненную слизью (Möller, 1887; Sturgis, 1890; Stevens, 1941; Degehus, 1954). Дальнейшие стадии развития пикнидии очень слабо изучены, освещаются противоречиво, и поэтому мы не будем останавливаться на них. Клетки нежных разветвленных гиф зачатка пикнидии иногда заполнены (у *Lobaria amplissima*) богатым

РАЗМНОЖЕНИЕ ЛИШАЙНИКОВ

маслянистым содержимым (Sturgis, 1890). У большинства лишайников верхняя часть постепенно вытягивающейся кверху пикнидии сужается в шейку. Вокруг сплетения формируется плотная стенка пикнидии (перифулькрий). Она обычно окрашена в темный цвет, имеет пара- или прозоплектенхимное строение и состоит из нескольких, редко из одного слоя клеток, связанных с гифами сердцевинного слоя слоевища и принимающих непосредственное участие в образовании стенки пикнидии. Вверху в результате разрушения участка стенки развивается выводное отверстие — пора, обычно округлой, редко щелевидной формы. Нежные гифы на внутренней поверхности стенки пикнидии образуют палисадный слой. Гифы его являются конидиеносцами (спорофорами) или, как их теперь обычно называют в пикнидиях лишайников, фулькрами (Steiner, 1901). Фулькры еще до оформления поры начинают отчленять пикноконидии, попадающие в заполненную слизью полость или каналцы, постепенно образующиеся в центральной части пикнидии. Когда влага дождя или росы попадает в пикнидию, слизь сильно разбухает и вытесняется из нее наружу вместе с содержащимися в ней пикноконидиями через пору или выводное отверстие. После освобождения от пикноконидии полость пикнидии иногда впоследствии зарастает плектенхимой. В таком зарастании пикнидии у свисающих лишайников Смит (Smith, 1921) видит (что очень надуманно) защиту от поломки веточек в этих местах.

Фулькры могут быть цельными, членистыми, простыми или разветвленными.

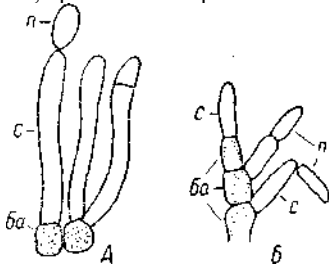


Рис. 104. Образование пикноконидии типов *Pelletiera* (А) и *Psora* (Б). (По Глюку).

ба — базальные клетки, п — пикноконидии, с — стеригмы.

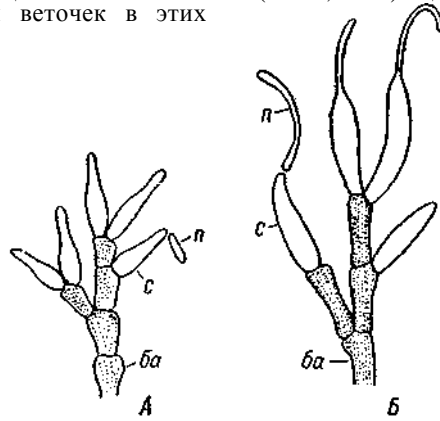


Рис. 105. Образование пикноконидии типов *Cladonia* (А) и *Placolecnora* (Б). (По Глюку).

В" — Обозначения те же, что на вис. 104.

У одних видов фулькры членистые и состоят из двух типов клеток — базальных и стеригм (их иногда называют сперматофорами, или промежуточными клетками), которые на своей вершине образуют пикноконидии. Стеригмы бывают разнообразной формы, но большей частью вытянуты, иногда штыкообразной формы, прямые или слегка согнутые. Такие фулькры и пикноконидии называют, по Штейнеру, экзобазидиальными. У других видов клетки фулькры не дифференцированы, состоят из базальных клеток, не имеют стеригм, и пикноконидии образуются непосредственно на любой базальной клетке. Такие фулькры и пикноконидии называются эндобазидиальными. У лишайников с фулькрами эндобазидиального типа базальные клетки местами срастаются, образуя анастомозы, или полностью срастаются друг с другом, образуя параплектенхиму, местами прорезанную каналцами, заполненными слизью, которые соединяются вместе в центральной части пикнидии.

В пикнидиях некоторых лишайников между фулькрами развиваются более длинные нити, не образующие пикноконидии, членистые, разветвленные и иногда с анастомозами между собой. Такие нити известны в пикнидиях *Catularia griffithii* и некоторых видов *Parmelia*, *Pertusaria globulifera*, *Ramalina fraxinea*, *Roccella tinctoria*, *Usnea* spp. Большое внимание на особенности пикнидиального аппарата и пикноконидии раньше других обратил Нюландер (Nylander, 1858—1860). Он различал два типа фулькр, которые ошибочно называл стеригмами, и дал им названия: простые стеригмы (нечленистые), которые полностью соответствуют экзобазидиальным фулькрам и артростеригмы (членистые), которые соответствуют эндобазидиальным фулькрам. Наиболее подробной является схема Глюка (Glück, 1899), которой и в настоящее время пользуются многие лишайнологи. Схема эта, охватывающая восемь типов фулькр, базируется на их строении и размещении.

Типы *Peltigera* и *Psora* отличаются способом образования пикноконидий, которые отчленяются стеригмами, в результате возникновения на вершинах перегородки. У *Peltigera* каждая фулькра имеет одну базальную клетку и одну или две стеригмы; у *Psora* каждая фулькра имеет несколько расположенных друг над другом базальных клеток, снабженных каждой одной стеригмой, но меньшего размера, чем у типа *Peltigera*. Этот тип, кроме *Psora decipiens*, известен у *Candelaria concolor*, *Lecanactis abietina*, *Ramalina scopulorum* и др. (рис. 104, А, Б).

У всех описываемых ниже типов пикноконидий возникают не в результате отчленения перегородки верхушкой стеригмы, а путем отпочковывания пикноконидий от вершины или у некоторых типов от базальной клетки.

У типов *Cladonia* и *Placolecnora* (по Глюку — тип *Placodium*) разветвление несет на вершине одну или несколько стеригм. При этом у типа *Cladonia* базальных клеток несколько и они образуют слегка разветвленную нить. Стеригмы фляжковидные, развиваются по 1—2 на вершине одной-двух конечных базальных клеток. Стеригмы отпочковываются прямыми, палочковидными пикноконидий. Этот тип известен, кроме *Cladonia*, также у некоторых видов *Placolecnora* (рис. 105, А, В). У типа *Placolecnora* фулькры

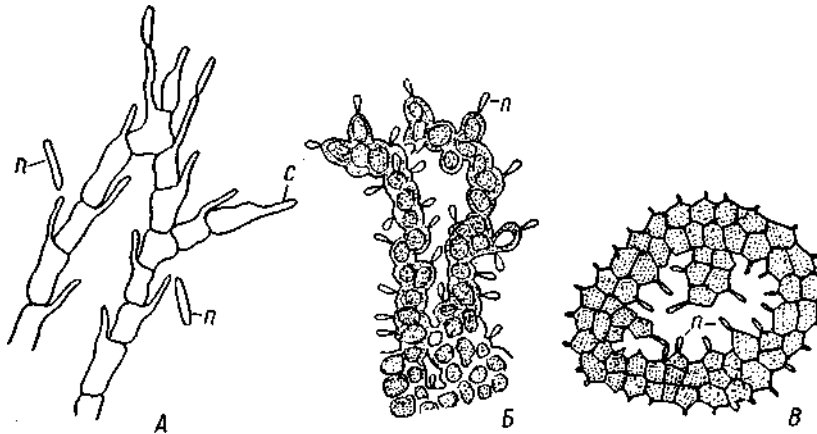


Рис. 106. Образование пикноконидий типов *Parmelia* (А), *Lobaria* (Б) и *Dermatocarpon* (В). (По Глюку).

Обозначения те же, что и на рис. 104.

также имеют несколько базальных клеток, вытянутых в разветвленную нить с 1—2 стеригмами на верхушечных базальных клетках. Стеригмы отпочковываются крючковидно или серповидно согнутые пикноконидий. Такой тип свойствен, кроме некоторых видов *Placolecnora*, также ряду видов *Lecanora*, *Roccella*, *Toninia* и др.

У всех следующих типов фулькры лишены стеригм и, таким образом, представлены только базальными клетками, а пикноконидий отпочковываются от часто едва заметного бокового выроста этих клеток.

При развитии пикнидий у всех перечисленных ниже типов базальные клетки не полностью разделяются и остаются в большей или меньшей степени связанными друг с другом, часто образуя в пикнидий местами или сплошь параплектенхиму. При этом базальные клетки, соединенные в параплектенхиму, кроме клеток, выступающих внутреннюю поверхность канальцев и центральной полости, не образуют пикноконидий.

У типа *Parmelia* базальные клетки только местами связаны посредством клеток особой формы, отличающихся от других базальных клеток. У типа *Lobaria* эта связь более часта и наблюдаются уже довольно значительные участки еще рыхлой параплектенхимы. У типа *Anaptychia* параплектенхимные участки развиты значительно больше и, наконец, у типа *Dermatocarpon* все базальные клетки соединены в параплектенхиму (рис. 106, А—В).

Тип *Parmelia*. Все базальные клетки несколько вытянуты и в верхней части образуют довольно крупный боковой вырост в виде штыка, от которого отпочковываются пикноконидий (рис. 106, А).

У всех последующих типов выросты базальных клеток (стеригмы) очень малы, иногда незаметны.

Тип *Lobaria* (по Глюку — тип *Sticta*). Базальные клетки более или менее изодиаметричны и довольно толстостенны. Кроме видов *Lobaria*, подобный тип изве-

стен у ряда представителей родов *Collema*, *Nephroma*, *Physcia*, *Placolecnora*, *Umbilicaria* (рис. 106, Б).

Тип *Anaptychia* (по Глюку — тип *Physcia*). Похож на предыдущий, но отличается большим развитием участков параплектенхимы. Выросты базальных клеток, отпочковывающие пикноконидии, очень малы, имеют вид незначительных папилл. Такой тип свойствен *Anaptychia* и многим видам *Physcia*.

Тип *Dermatocarpon* (по Глюку — тип *Endocarpori*). Наиболее высокая степень соединения базальных клеток в параплектенхиму, мостами прорезанную канальцами, в которые и отпочковываются пикноконидии. Базальше клетки у этого типа изодиаметричны, полигональной формы. Этот тип известен у видов родов *Dermatocarpon*, *Endopyrenium* и *Xanthoria* (рис. 106, В).

Если сравнить схемы Глюка и Штейнера, то легко заметить, что первые четыре типа схемы Глюка соответствуют экзобазидиальному, а последние четыре — эндобазидиальному типу.

Пикноконидии. Образующиеся в пикнидиях пшноконидии, или, как их некоторые лишенологи и микологи называют, спермации, пикнидиеспоры, либо (в последнее время часто) микроконидии, всегда бесцветны, одноклетны, обычно малого размера, одеты тонкой оболочкой. В крупных пикноконидиях у *Peltigera*, *Schismatomma periclea* имеются капельки масла (Glück, 1899). Протопласт пикноконидии содержит обычно очень малых размеров одно ядро, как впервые показал Мёллер (Möller, 1887) для *Calicium subtile*, *Collema microphyllum*, *C. pulposum*, *C. hildebrandii* и *Opegrapha atra*. Позже Иштванффи (Istvanffi, 1895) отметил наличие ядра в пикноконидиях *Arthonia* sp., *Buellia* sp., *Calicium sphaerocephalum*, *Collema hildebrandii*, *Opegrapha subsiderella*, *Pertusaria pertusa*. В более позднее время пикноконидии были цитологически изучены у *Dermatocarpon* супругами Моро (Moreau F. et Mme, 1932). Ядра пикноконидии хорошо красились гематохромом.

По форме можно различить следующие типы пикноконидии,

Эллипсоидные. Маленькие, эллипсоидной, реже яйцевидной или удлинённой формы, не превышающие 2 мкм дл. и 1 мкм шир. Этот тип очень распространен у лишайников. Они свойственны некоторым видам рода *Acarospora*, *Calicium*, *Candelariella*, *Catillaria*, *Cetraria*, *Chaenotheca*, *Cyphelium*, *Ephebe*, *Gonohymenia*, *Lecanactis*, *Leptogium*, *Lichina*, *Lopadium*, *Strigula*, *Synalissa*. От эллипсоидных и булавовидных пикноконидий плохо отличимы веретеновидные у *Glossodium*, у некоторых видов *Usnea* и др.

Палочковидные. Довольно длинные и толстые, 5—40 мкм дл. и 0.5—1 (2) мкм шир., прямые, но иногда и согнутые, у лишайников с фулькрами типа *Placolecnora*, у некоторых видов родов *Anaptychia*, *Aspicilia*, *Bacidia*, *Baeomyces*, *Buellia*, *Caloplaca*, *Cladonia*, *Conotrema*, *Diploschistes*, *Gyalecta*, *Ionaspis*, *Lecidea*, *Lobaria*, *Pertusaria*, *Physcia*, *Pilophoron*, *Placolecnora*, *Polychidium*, *Ramalina*, *Rhizocarpon*, *Rocella*, *Sticta*, *Thelotrema*, *Umbilicaria*.

Игловидные. Длинные и тонкие к одному концу и несколько утолщенные к другому, до 40 мкм дл. и 1—2 мкм шир., прямые или согнутые. Они обычны для некоторых представителей графидовых, для некоторых видов *Aspicilia*, *Bacidia*, *Cetraria*, *Chiodecton*, *Lecanora*, *Lecidea*, *Mycoblastus*, *Parmeliopsis*, *Rhizocarpon*, *Sphinctrina*, *Toninia*, *Usnea*, *Xylographa*, для некоторых пиренокарповых лишайников и др.

Гантелевидные (бисквитовидные). Маленькие, 5—7 мкм дл. и до 1.5 мкм шир., утолщенные к концам и несколько суженные посередине, напоминающие маленькие гантели (иногда вытянуто-гантелевидной формы). Встречаются у некоторых видов *Alectoria*, *Arthonia*, *Candelariella*, *Catillaria*, *Cetraria* (*C. cucullata*, *C. nivalis*), *Evernia*, *Icmadophila*, *Lempholemma*, *Lobaria*, *Massalongia*, *Nephroma*, *Nephromopsis*, *Parmelia*, *Psoroma*, *Sticta*.

Булавовидные. Небольшие, утолщенные к одному и суженные к другому концу. Этот тип некоторые называют также фляжковидными пикноконидиями. Встречаются у некоторых представителей Сцигагтв (*C. juniperina*), *Platismatia glauca*, *Usnea* и др.

Нитевидные. Очень тонкие и длинные, прямые или нередко согнутые до слегка извилистых. Близкие к палочковидным или игловидным пикноконидиям, но значительно более тонкие и более длинные. Известны у некоторых видов *Anthracothecium*, *Cladonia*, *Lecidea*, *Maronea*, *Opegrapha*, *Pertusaria*, *Phylliscum*, *Physcia*, *Porina*, *Pyrgillus*, *Stereocaulon*, *Stereochlamys*, *Toninia* и др.

Макроэллипсоидные. Крупные до 25 мкм дл. и 11 мкм шир., эллипсоидной формы; отличаются размером и особенно шириной от эллипсоидных пикноконидии. Многие относят их к стилоспорам, но последние бывают поперечно-многоклеточными, иногда темноокрашенными, часто с более толстой оболочкой. Выделенные нами как тип макроэллипсоидные пикноконидии бесцветны, одноклеточны, с тонкой оболочкой, что не позволяет отнести их к стилоспорам. Дез Аббей (des Abbaeyes, 1951) рас-

смачивает их также как отдельный тип, но не дает им названия. Большие размеры еще не дают основания не считать их пикноконидиями, так как среди последних известно немало даже более крупных, у *Aspicilia rivulicola* они достигают 42 мкм дл. Макроэллипсоидные пикноконидии свойственны видам *Peltigera*. Так, по данным Нюландера (Nylander, 1858—1860), у *Peltigera polydactyla* размер пикноконидии (Нюландер считает их стлоспорами) около 7—12Х3—4 мкм, у *P. rufescens* (7) 9—12Х4—5 мкм, а у *P. canina*, по данным дез Аббея (des Abbayes, 1951), они достигают 25 мкм дл. и 11 мкм шир.

Особенности и форма пикнидии, фулькр и обычно пикноконидии (но не их размер) постоянны, и уже Нюландер (Nylander, 1858—1860) указал на необходимость использования в систематике характера фулькр и пикноконидии. Иногда он устанавливал виды, различая их только по особенностям пикноконидии. Нередко пикноконидиям он придавал большее значение для целей систематики, чем аскоспорам. Действительно, в некоторых систематических разделах даже длина пикноконидии может быть очень важным признаком. Так, почти все виды секции *Orbiculares* рода *Aspicilia*, кроме *A. squamulata*, *A. rosulata*, характеризуются длинными пикноконидиями — в среднем 15—30 мкм дл., а у некоторых видов (*A. sublapponica*, *A. rivulicola*) достигают 42 мкм. Напротив, виды секции *Translucidae* определяются маленькими пикноконидиями, в среднем 6—10 (12) мкм дл., и только у немногих (*A. haeyrenii*, *A. indissimilis*, *A. H-torea*) они достигают 20—23 (25) мкм дл. (Magnusson, 1939). Вместе с тем иногда у некоторых лишайников одного и того же вида (даже в одной и той же пикнидии) можно обнаружить значительно отличающиеся по размерам пикноконидии, у *Aspicilia rosulata* они варьируют по длине в пределах 8—22 мкм, а у *A. sublapponica* в пределах 25—35 (42) мкм и т. п.

Стлоспоры. Кроме обычных маленьких, одноклеточных пикноконидии, некоторые лишайники развивают крупные, поперечно двух-, многоклеточные, бесцветные или иногда буроватые пикноконидии, которые Тюлан назвал стлоспорами. Теперь они часто называются макроконидиями. По размерам они в несколько раз превышают пикноконидии. Самые крупные из них нитевидные, как у малезийского эпифильного вида *Arthonia calamicola*, достигают 50—70 (100?) мкм дл., и даже до 60—110 мкм дл. у эпифильной *Arthonia macrosperma*.⁸ Стлоспоры встречаются гораздо реже, чем пикноконидии, тем не менее они известны у многих родов — *Acrocordia*, *Arthonia*, *Bryopogon*, *Lopadium*, *Opegrapha*, *Parmelia*, *Peltigera*, *Pyrenula*, *Sporopodium*, *Tricharia*, *Strigula*, *Polyblastiopsis*, у некоторых лишайников из порядка *Caliciales* и др. Большой частью пикнидии, образующие стлоспоры, отличаются более крупными размерами от обычных пикнидий, производящих пикноконидии. Так, размер пикнидии со стлоспорами у эпифильной *Raciborskiella janeirensis* (у которой имеются оба типа пикнидий), составляет около 0,2 мм в диам., а пикнидии с пикноконидиями не превышают 0,05 мм в диам. Но иногда пикнидии со стлоспорами не отличаются от обычных ни размером, ни формой. У одних видов оба типа пикнидий растут на одном и том же слоевище лишайника, у других — на разных. Наконец, у некоторых видов лишайников в одной и той же пикнидии образуются и пикноконидии, и стлоспоры, как например у эпифильной *Mazosia melanophthalma* (Santesson, 1952).

Мюллер (Müller, 1885) высказал мысль, что стлоспоры являются обычными пикноконидиями (микроконидиями), которые начали прорастать уже в самой пикнидии. Возможно, это и имеет место в отдельных случаях, но стлоспоры, которые нам приходилось наблюдать у порин, не оставляют сомнений в том, что они уже на ранних стадиях развития были поперечно-многоклеточными. Против допущения Мюллера мы можем выдвинуть тот факт, что прорастающая пикноконидия, по крайней мере при первых делениях, увеличивается в длину, но почти или совсем не увеличивается в толщину (а иногда и утончается), тогда как стлоспоры всегда в 2—3 раза толще соответствующих пикноконидии.

Конидии. У нелихенизированных грибов, как известно, конидии, образующиеся на поверхности конидиеносцев, свойственны главным образом гаплоидной фазе развития. Они очень распространены у многих гифомицетов, фикомицетов и обычны у аскомицетов. У лишайников, напротив, этот тип спор чрезвычайно редок. Он известен, по данным Борне (Bornet, 1873), лишь у слизистого лишайника *Lempholemma minutulum* и у *Caloplaca decipiens*. Позднее конидии были обнаружены также у нескольких видов лишайников в чистых культурах их грибов у ряда видов *Cladonia* (Werner, 1927; Ahmadjian, 1964), у *Buellia*, *Plaeographina fulgurata* (Ahmadjian, 1964, 1967a), *Lecidea erraticum* (Ahmadjian, 1967a).

⁸ Очень редко стлоспоры могут быть и одноклеточными. Так, у *Strigula graminicola* они одноклеточны или двухклеточны.

⁹ Указания на еще более крупные стлоспоры (Stirton, 1878; Zahlbruckner, 1928a) Сантессон считает сомнительными (Santesson, 1952).

Известны довольно многие факты ненормального образования конидий из последовательно освобождающихся клеток верхней части спор, особенно у эпифильных лишайников, а также у некоторых эпифитных форм, таких как *Lopadium albosuffusum*, *L. lecanorinum*, *Myxodictyon chrysostictum* (Santesson, 1952). Сантессон указал на подобное образование конидий из муральных спор, еще включенных в сумку; так, у некоторых видов *Lopadium*, *Sporopodium leprieuri*, *Tricharia carnea*, *T. urceolata* конидии распространяются из широко раскрытой верхней части сумки. Споры при этом могут распадаться полностью (как у *Tricharia*) либо только на своей вершине. Сантессон называет эти образования пикнидиями, что, конечно, неправильно, но он сам говорит, что такие пикнидии нельзя смешивать с настоящими, которые иногда можно встретить в гимении. Из эпифильных лишайников они были обнаружены у *Coccocarpia aeruginosa*.

Бахманн (Bachmann, 1912, 1913) описала у *Collema bachmannianum* очень интересный тип конидий, которые она обозначила как «спермации» (термин, который является синонимом пикноконидий). Эти «спермации» образуются в небольшом числе, по 2—15 внутри слоевища в виде пучков (фиалид) на поверхности обычных гиф, по

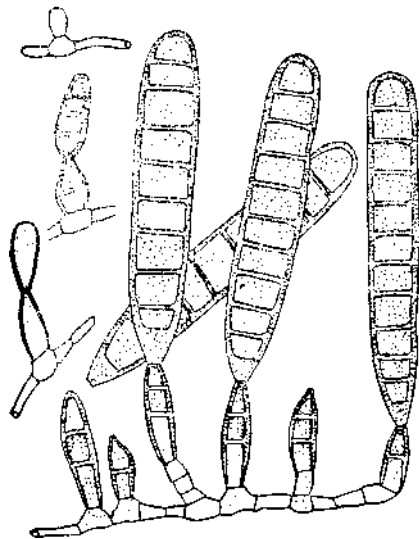


Рис. 107. *Buellia stillingiana* Stein. Развитие конидий. (По Хейлу).

По форме и числу клеток конидии лишайников очень разнообразны. Они бывают палочковидными, нитевидными, гантелевидными, грушевидными, фляжковидными, эллипсоидными до почти шаровидных, от одноклеточных до поперечно-многоклеточных и, по-видимому, всегда бесцветны.

Очевидно, что конидии лишайников не являются гомологичными органами. Они всегда относятся к гаплоидной стадии развития лишайника.

Как известно, проросшие споры лишайника, не встретившие на своем пути соответствующей им водоросли, обычно погибают. Однако у некоторых видов лишайников первичный мицелий, как отмечают, может существовать довольно долго. Таким образом, он приспособляется к сапрофитной жизни. Возможно, хотя это не доказано, что такой первичный мицелий в новых сапрофитных условиях может перейти к существованию без водоросли, и тогда этот мицелий не будет отличаться от нелихенизированного. В связи с этим Хейл (Hale, 1967) высказал интересную мысль о том, что некоторые формы лишайников являются совершенной стадией для определенных конидиальных несовершенных стадий нелихенизированных грибов. Он обращает внимание на лишайник *Buellia stillingiana*, который в условиях культуры дает конидии морфологически идентичные конидиям нелихенизированного сапрофитного гриба *Sporidesmium follicatum*, хотя Хейл и не может с полной уверенностью отождествить их (рис. 107). Очень схожи также конидии лишайника *Lecidea sylvicola* и несовершенного конидиального гриба *Pullularia*, что дает возможность подозревать в них разные стадии существования одного и того же вида (Ahmadjian, 1963). *Pycnidella resiniae* в своей пикнидиальной стадии очень близка лишайнику (хотя и слабо лихенизирован-

бокам их или на их вершине, приблизительно на глубине 100—300 мкм от поверхности слоевища. Они прочно соединены с гифами-конидиефорами. По направлению к этим пучкам «спермациев» растут трихогинии, заканчивающиеся длинной конечной клеткой. Такие «спермаци» Дегеллус (Degelius, 1954) назвал «внутренними конидиями». Он подтвердил данные Бахманн для *Collema bachmannianum*, обнаружив в непосредственной близости от этих конидий аскогены, но не наблюдал соединения конидий с трихошамп. Внутренние конидии прямые, цилиндрические, с притупленными концами, около 10.5 — 13X2 — 3 мкм. У другого вида, *C. multipunctatum*, Дегелиус наблюдал такого же типа, но несколько меньшего размера внутренние конидии в таких же пучках (фиалидах), как и у предыдущего вида, причем также вблизи от аскогенов. Относить описанные конидии к пикноконидиям, конечно, нельзя, так как они образуются не в пикнидиях. Но по своей способности функционировать как мужские половые элементы они сближаются с теми из пикноконидиев, которые не утратили этой функции. Интересно, что у видов *Collema*, обладающих внутренними конидиями, пикнидии не развиваются.

ному) *Biatorrella resinae*, и Хейл (Hale, 1967) допускает вероятность того, что это стадии одного и того же гриба.¹⁰

По-видимому, редкое образование конидий у лишайников связано с утратой последними своего биологического значения. Если у недолговечных паразитных и сапрофитных грибов образование конидий является быстрой формой размножения в продолжение одного вегетационного периода, то у лишайников с их долготелными слоевищами и плодоношениями, которые функционируют круглый год, конидии как форма летнего размножения излишни.

ВЕГЕТАТИВНОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ

При вегетативном размножении возникают образования, которые служат для полной репродукции лишайника как такового (т. е. в целом микобионта и фикобионта), или же (в значительно более редких случаях) гриба, или только водоросли.

К числу таких образований относятся главным образом соредии, изидии, лобулы. Полное воспроизведение лишайника происходит также и при фрагментации.

Соредии. Соредии представляют собой очень маленькие, шаровидные тельца на слоевище лишайников. Они состоят из одной или нескольких клеток водорослей, окруженных сплетением короткоклеточных тонких гиф гриба, но, как правило, не бывают покрыты коровым слоем. Они могут иметь различную форму и размеры и служат для распространения лишайника. Очень своеобразны соредии у *Parmelia verruculifera*, которые снабжены особыми небольшими волосками (Rosendahl, 1907). Обычно они возникают в большом количестве в виде порошистой массы, в которой можно только в сильную лупу различить отдельные соредии. Порошистая соредиальная масса большей частью собрана в образования, имеющие определенную форму, постоянную для данного вида. Это так называемые сорали. Некоторые формы соралей могут иметь заметный край, что делает их похожими на апотеции леканорового типа. Соредии легко отделяются от слоевища, а также друг от друга и переносятся воздушными течениями на довольно большие расстояния. Попадая в благоприятные условия, соредии начинают разрастаться и образуют новые слоевища.

Впервые соредии как органы лишайников были отмечены в 1686 г. Мальшги, который наблюдал развитие из них маленьких слоевищ и придал им значение органов распространения семян. Позднее на соредии обратил внимание Мичели (Michelius, 1729), который также считал их семенами, однако высказывался менее определенно. Кроме того, он сравнивал их с пыльцой цветковых растений. Вскоре после этого Линней (Linnaeus, 1737) высказался о них как о женских половых органах лишайников, в то время как мужскими он считал апотеции. Спустя столетия Гедвиг (Hedwig, 1798) проводит почти противоположную мысль о том, что соредии являются мужскими тельцами, а апотеции — вместилищами семян. В этом же году Ахариус (Acharius, 1798) вскользь упоминает о соредиях, называя их клубочками — *glomeruli*, а в своем позднейшем труде (Acharius, 1803), в котором впервые были очень глубоко для своего времени проработаны вопросы морфологии лишайников, он дал обстоятельное описание соредии, которые назвал так же, как и раньше — клубочками, а сорали — соредиями.

Валльрот (Wallroth, 1825), который в первую половину прошлого столетия сделал, может быть, больше всех своих современников для познания основных морфологических особенностей лишайников, исследовал также строение соредии и связи с продуцирующими их организмами и пришел к заключению, что соредии, подобно «гонидиям», являются органами размножения лишайников.¹¹ Он выяснил, что соредии бывают покрыты оберткой из гиф и некоторое время остаются связанными со слоевищем, но затем могут освобождаться от него и так же, как «гопидии» (т. е. водоросли лишайников), иногда покрывают зеленым слоем некоторые субстраты.

Вслед за Ахариусом лихенологи почти всего прошлого столетия называли соредии «пропагулями», а сорали — «соредиями». Позднее в известных работах Дарбишира (Darbishire, 1892), Рейнке (Reinke, 1895), Биттера (Bitter, 1901, 1904) терминология Ахариуса была отброшена и принята новая, по которой пропагулы стали называться соредиями, а соредии (по Ахариусу) — соралиями. Эта терминология была принята всеми лихенологами, ее придерживаются и в настоящее время. Известный

¹⁰ Высказываются еще предположения (Hale, 1967), что известный лишайниковый парасимбионт *Abrothallus suecicus* является совершенной стадией *Phoma*, одного из не совершенных грибов. Отметим, однако, что парасимбионты не могут рассматриваться в качестве полноценных лихенизированных грибов.

¹¹ Последний вывод Валльрота (о «гонидиях»), как мы уже отмечали, явился основной и роковой его ошибкой отрицательно сказавшейся на дальнейшем развитии лихенологии.

шведский ботаник Дю Рие (Du Rietz, 1924b) сделал, правда, попытку снова вернуться к терминологии Ахариуса и употреблять вместо термина «сораль» «соредия», но эта попытка не была поддержана.

Образование соредий изучено еще крайне недостаточно. Все, что известно об этом, выяснено исследованиями Швенденера (Schwendener, 1860) процесса образования соредий у *Usnea*, Дарбиширом (Darbishire, 1897) у *Pertusaria* и *Ochrolechia*, а также супругами Моро (Moreau F. et Mme, 1919, 1921) у *Nephroma* и *Lobaria*.

У представителей *Usnea*, по данным Швенденера, толчок к образованию соредий дают водоросли. В зоне водорослей некоторые из них местами начинают усиленно делиться. Гифа, прилегающая к таким водорослям, врастает между их дочерними клетками, разветвляется (рис. 108, а), разъединяет их, обвивает каждую из них (рис. 108, б) и, продолжая разрастаться, все теснее обволакивает клетки водорослей сплошной оберткой, образуя слои, параллельные поверхности водорослей (рис. 108, в) и очень плотно прилегающие к последним. Интересно, что, охваченные гифами, дочерние клетки водорослей развиваются быстрее, чем свободные от гиф, скоро достигают размеров материнских клеток и начинают делиться (рис. 108, г, о). К этому времени

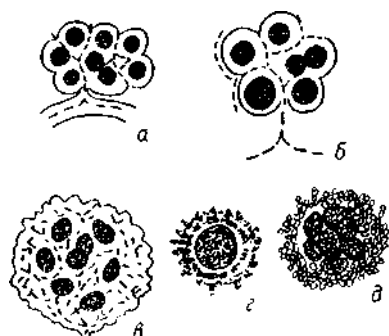


Рис. 108. Образование соредий в зоне водорослей в слоевище *Usnea* sp. (По Швенденеру).

между молодыми клетками вырастают гифы из обертки ближайшей водоросли и также образуют вокруг них обертки. Этот процесс многократно повторяется и таким образом возникают еще не отделившиеся друг от друга средин: Вследствие слоистого строения обертки соредий легко разъединяются и отрываются одна от другой, причем каждая из них имеет собственную обертку. Массовое развитие соредий вызывает в этих местах слоевища сильное давление на коровой слой лишайника, который здесь прорывается, и соредий в большом количестве выходят на его поверхность.

У видов *Nephroma* и *Lobaria* начало процессу соредиеобразования дает не водоросль, а гриб. Особенно хорошо процесс соредиеобразования был изучен супругами Моро у *Lobaria pulmonaria*.

Гифы лобарии в верхней части зоны водорослей сильно разрастаются в виде тяжелой между клетками водорослей, становятся более многочисленными, более

тонкими и делятся на множество маленьких клеток. Такие тяжи гиф сильно разъединяют водоросли (рис. 109, а, б), а последние остаются малоактивными, не делятся вовсе или мало делятся. Одновременно преобразуется и коровой слой. Клетки его вытягиваются, образуя рыхлую, почти волокнистую плектенхиму (рис. 109, г), ничего общего не имеющую с первоначальным параплектенхимным строением корового слоя у *Lobaria pulmonaria*. После того, как гифы достаточно раздвинут водоросли, они начинают окружать клетки последних, образуя вокруг каждой из них обертку в несколько слоев (рис. 109, в). Такие образования представляют вполне сформировавшиеся, но еще не разделившиеся и собранные группами, иногда временно окруженными вторичной оберткой, соредий. Накопившиеся в большом количестве соредий оказывают давление на дегенерировавший коровой слой, который прорывается, освобождая соредий.

Для *Nephroma parile* Моро не дают такой подробной истории развития соредий, но отправной точкой и у этого лишайника является усиленное развитие гиф в зоне водорослей.

У накипных лишайников соредий образуются довольно редко. Развитие их известно для такого накипного вида, как *Pertusaria globulifera*, представителя подрода *Variolaria*. У этого вида, как выяснил Дарбишир (Darbishire, 1897), начало соредиеобразованию дают не водоросли и не гифы зоны водорослей, а особые гифы, расположенные глубоко, у основания сердцевинного слоя. Они представляют расширяющийся кверху плотный пучок, несущий на своей вершине зачаток будущей сорали. Гифы пучка и гифы зачатка сорали неодинаково относятся к окраске их иодом: гифы пучка от него синеют, а гифы сорали — желтеют. «Синие» гифы показаны на рис. 110 и 111 более светлыми, чем «желтые». Эти последние образуются непосредственно из «синих» гиф и, постепенно поднимаясь, достигают зоны водорослей. Здесь, в нижней ее части, гифы окружают клетки водорослей и образуют зачаток сорали. В результате дальнейшего разрастания гиф в этом месте слоевища коровой слой лопается. Достигнув поверхности слоевища, гифы зачатка сорали начинают более активно разрастаться, а водоросли — делиться. В связи с ростом сорали прорванный коровой слой оттесня-

ется в стороны (рис. 111), так что вокруг сорали образуется своего рода слоевищный край. Соредии, развивающиеся в толще сорали, увеличиваются в размере, водоросли, находящиеся в них, делятся и все более окружаются растущими гифами. Вполне оформленные соредии, содержащие у пертузарии 5—10 клеток водорослей и снабженные несущей гифой в виде ножки, прорастают через сораль на поверхность слоевища, обрываются ветром и разносятся. Такие соредии достигают 8—13 мкм в диам.

У *Ochrolechia tartarea* Дарбишир (Darbishire, 1897) установил, что соредиеобразованию также дают начало гифы, поднимающиеся из сердцевинного слоя. Но в проти-

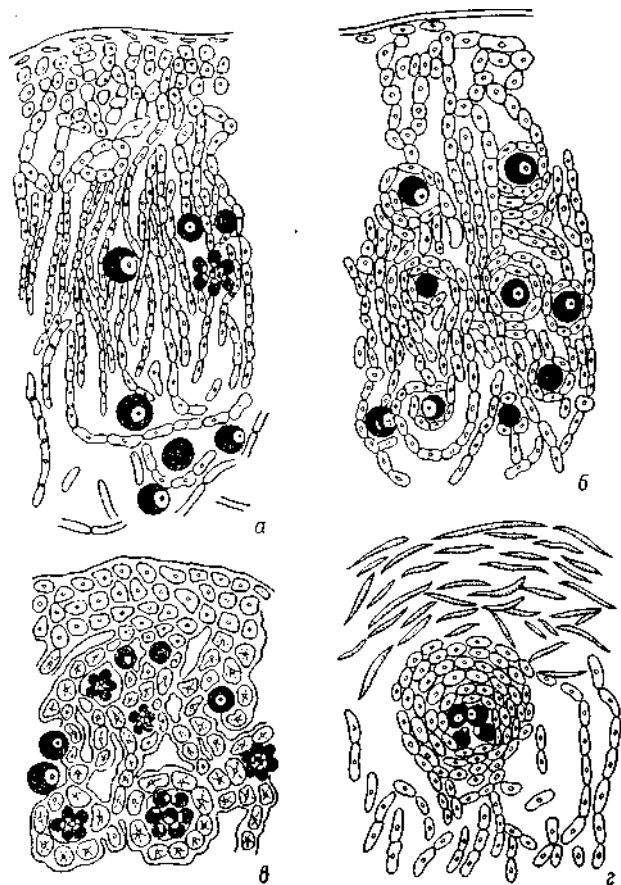


Рис. 109. *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. (По Моро).

а—в — последовательные стадии образования соредии; г — участок слоевища с уже оформленными, но еще не прорвавшимися наружу соредиями.

воположность гифам пучка пертузарии они окрашиваются от иода всегда только в желтый цвет. Несколько иначе они ведут себя при прохождении через зону водорослей и коровой слой: эти гифы, не прорывая последние, прорастают через них. Поэтому слоевищный край у соралей охролехии никогда не образуется. Проходя через зону водорослей, гифы захватывают их клетки и окружают гифальной оберткой, в результате чего образуются соредии, которые прорастают на поверхность слоевища уже вполне оформленными.

Анализируя процесс образования соралей у *Pertusaria globulifera* и отмечая, что апотеции тоже возникают из сходной, глубоко размещенной плектенхимы, также красящейся иодом в синий цвет, Дарбишир (Darbishire, 1897, 1898) пришел к мысли о том, что сорали представляют метаморфозированные или abortивные апотеции. Такая точка зрения как будто бы находит подтверждение в том, что у видов, образующих сорали,

очень редко наблюдаются апотеции. Вместе с тем известны случаи постепенного и в различной степени редуцирования апотециев, недоразвития сумок, гимениального слоя и т. д. у видов пертузарий. Однако вывод Дарбишира о гомологичное™ апотециев и соралей был подвергнут сильной критике в более поздних лихенологических работах, особенно Биттером (Bitter, 1904), и в настоящее время по находит поддержки. Тем не

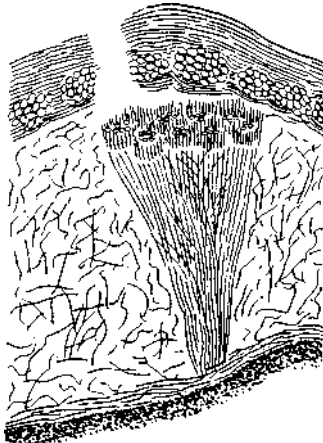


Рис. 110. *Pertusaria globulifera* (Turn.) Mass. Начальная стадия образования сорали. (По Дарбиширу).

менее нельзя не отметить высокой ценности исследований Дарбишира, их точности и глубины. К сожалению, до настоящего времени не проведено ни одного нового исследования по вопросу образования соредий у других видов рода *Pertusaria* для того, чтобы можно было бы судить, насколько общими для всего рода являются процессы, отмеченные Дарбиширом.

В сорали нередко преобразуются псевдоцифеллы, которые хорошо отличаются от первых полным или почти полным отсутствием водорослей. Иногда можно даже наблюдать все переходные формы от псевдоцифелл до соралей. Различные пути происхождения соралей убеждают нас в том, что они являются гомологичными органами.

Для образования соредий большое значение имеет характер освещения, а также ориентация поверхности субстрата: на горизонтальном субстрате соредий образуются реже, нежели на вертикальном. Для дальнейшего развития соредий необходима достаточная влажность местообитания, однако соредий выдерживают большой срок в сухих условиях, не утрачивая при этом способности к прорастанию. Так, опыты Тоблера (Tobler, 1911) по культивированию соредий одного из видов кладоний показали, что после того, как они были продержаны в условиях сухого помещения в течение полугода, они проросли при перемещении их на сырой субстрат. Только некоторые из водорослей в этих условиях гибли.

Вопрос влияния повышенной влажности и ее необходимости для прорастания соредий нуждается, впрочем, в дальнейших исследованиях. Так, в некоторых культуральных условиях соредиеобразование выступает на смену репродуктивным структу-

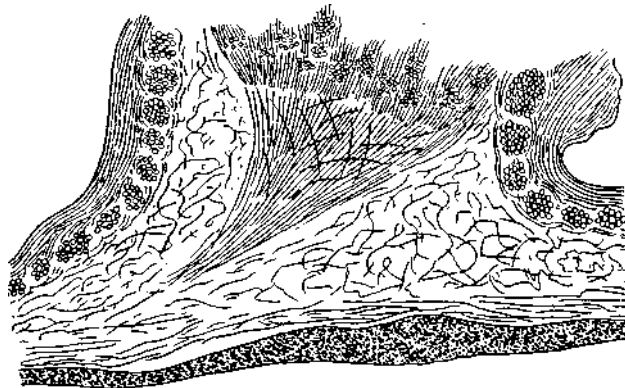


Рис. 111. *Pertusaria globulifera* (Turn.) Mass. Вполне развитая, но молодая сораль. (По Дарбиширу).

рам. Ахмаджян (Achmadjian, 1966) в опытах по искусственному синтезу *Cladonia cristatella* отметил, что микобионт этого лишайника, находившийся в культуре в течение нескольких лет, не образовывал репродуктивных структур, а переходил к формированию соредий и чешуек в ответ на совместное действие медленного подсыхания и ослабленного питания.

Попав в благоприятные для прорастания условия, соредия образует новое слоевище. Рост соредий начинается с довольно быстрого разрастания ее гиф, которые раз-

ветвляются и охватывают дочерние клетки водорослей, все увеличивающиеся в числе в результате постепенного деления материнских клеток. Прежде всего рост соредии бывает заметен с наиболее освещенной ее стороны, где гифы обертки сорали образуют ответвления, которые тянутся параллельно друг другу в виде пучка гиф, дуговидно соединяющихся на вершине этого выроста (рис. 112). Эти гифы продолжают расти все дальше, и их более старые участки дифференцируются постепенно на коровой слой и сердцевинный, а водоросли переносятся двигающимися гифами в вытянутую узкую группу, которая дает начало зоне водорослей (альгальной зоне). На затемненной стороне соредии вырастают гифы, которые распространяются по субстрату, прикрепляя молодой зачаток слоевища. В дальнейшем у лишайников, образующих нижний коровой слой (т. е. главным образом у листоватых лишайников), из клеток последнего вырастают в зависимости от вида лишайника прикрепительные органы — рпзшш, ризоиды и пр. Что же касается наибольшего благоприятствования росту мпко- и фнкобионта, то, по Гейрену, изучавшему этот вопрос в чистых культурах соредии *Ramalia* и *Evernia*, гриб растет более интенсивно при меньшем, а водоросль при большом освещении.

Иногда в развитии нового слоевища принимает участие не одна, а несколько рядом размещенных соредий, которые в процессе дальнейшего роста слоевища срастаются (Tobler, 1911). Биттер (Bitter, 1901) высказал мысль о том, что экземпляры соредийозных лишайников, кажущихся гибридами, произошли от смещения и дальнейшего разрастания соредии близких видов.

Иногда соредия прорастает еще на материнском организме, давая новое слоевище или новую соредияльную веточку у кустистых радиальных лишайников, лопасть или дольку у листоватых. Чаще всего соредияльные веточки образуются у видов *Usnea* и *Ramalina*. У зачатка соредияльной веточки рано начинается образование коровой слой и осевой цилиндра. Постепенно гифы осевого цилиндра соредияльной веточки вырастают в виде стержня или стволка, а позднее гифы корового слоя соредияльной веточки сливаются с гифами корового слоя основной веточки или стволка материнского слоевища. По внешнему виду соредияльные веточки совершенно схожи с обычными веточками слоевища *Usnea*, по последним, образующимся как выпячивание корового слоя, уже в молодом возрасте покрыты полностью (также и при основании) коровым слоем, тогда как соредияльные веточки при основании сравнительно долго не образуют корового слоя и потому в течение длительного срока отделены от обычных основных (материнских) веточек слоевища кольцевой щелью.



У ряда видов соредии, разрастаясь, снова образуют соредии. Таким образом эти виды (виды *Lepraria*) все время остаются порошистыми, соредийными, на лезвостной стадии, не образуя слоевища, дифференцированного на слои. Образование нормального или повторно соредийного типа слоевища зависит не только от вида лишайника, но также и от условий среды. Так, лепрозное слоевище образуется иногда в очень затемненных местообитаниях, а редко и при отмирании лишайника. Образование соредии иногда является также показателем нарушения взаимоотношений между компонентами лишайника.

Виды, образующие соредии, как уже указывалось, очень редко имеют апотеции или перитеции, и, наоборот, фруктифицирующие виды обычно редко образуют соредии.

Если спорами размножается лишь микобионт лишайника, и для образования слоевища необходима еще встреча гиф первичного слоевища с соответствующей водорослью, то соредии представляют более совершенный способ размножения лишайника в целом. Кроме того, образование спор является медленным способом размножения, так как на образование органов спороношения и доведение их до состояния зрелости требуется обычно не меньше 4—8 лет. Безусловно, и расселение лишайника соредиями осуществляется гораздо быстрее благодаря их значительно более легкому распространению ветром, реже водой или насекомыми. Дарбишир (Darbshire, 1897) наблюдал мелких насекомых, лазящих по соралиям *Pertusaria amara* и сплошь покрытых белой пылью ее соредии.

Образование соредии свойственно далеко не всем лишайникам. Они встречаются большей частью лишь у высокоорганизованных форм. По данным Хейла (Hale, 1961), соредии свойственны примерно 30% видам лишайников, но нам эта цифра представляется чрезвычайно (в несколько раз) преувеличенной. Соредийное образование возникло, очевидно, уже в более поздний период существования лишайников. Наличие соредии может быть использовано как определенный признак в филогенетическом анализе; у так называемых слизистых лишайников соредии не образуются. Характер и форма

РАЗМНОЖЕНИЕ ЛИШАЙНИКОВ

соралей имеют значение и для систематики лишайников, а именно для разграничения более низких таксономических категорий, таких как виды, подсекции и секции рода. Так, сорали были использованы Биттером (Bitter, 1901) для установления подсекций в секции *Tubulosae* рода *Hypogymnia* (по Биттеру — различных групп подрода *Hypogymnia* рода *Parmelia*). В секции *Tubulosae* Биттер различает три группы. Первая — *Diffuse sorediosae*, которая образует соредии, сливающиеся в одну обширную сораль, не ограниченную каким-либо небольшим участком слоевища, а рассеянную почти по всей его поверхности, за исключением самых молодых участков. У группы *Capitate-soraliferae* образуются головчатые сорали на вершине определенных лопастей. К этой группе относятся *Hypogymnia bitteri*, *H. tubulosa*. Третья группа, *Labrose-soraliferae*, отличается конечными, хорошо отграниченными соралами, образующимися на вершине лопастей в еще сохраняющемся здесь остатке сердцевинного слоя, замыкающего центральную полость.¹² Когда сораль полностью сформирована, коровой слой прорывается между верхней и нижней поверхностью слоевища, и сораль открывается наружу в виде двух губ — верхней и нижней. Верхняя губа выпуклая, покрыта на внутренней поверхности соредиями.

Сорали. Значение соралей в разграничении видов очень велико. Многие виды родов *Caloplaca*, *Parmelia*, *Physcia* и других хорошо различаются именно по характеру соралей.

Номенклатура и характеристика соралей приведены ниже (с нашими небольшими дополнениями) по общепризнанной и очень удачной схеме Дю Рие (Du Rietz, 1924в), которая основана на неопубликованных данных лекций Сернандера. По общему характеру сорали делятся на две неравноценные группы: неограниченные, диффузные, и ограниченные.

Диффузные сорали — это такие, у которых вся поверхность слоевища или ее крупный участок сплошь соредиозны. Они имеют вид разлитого сплошного соредиозного образования без определенной формы. Очень часты диффузные сорали на подстилках кладоний, у *Cladonia bacillaris*, *C. carneola*, *C. cenotea*, *C. cyanipes*, *C. deformis*, *C. fimbriata* и у других кладоний, у *Haematomma porphyrium*, *Lecidea lucida*, *Lepraria membranacea*, *Leprocaulon microscopicum*, *Umbilicaria hirsuta* и мн. др.

Ограниченные сорали отличаются всегда определенной формой. Некоторые из них, развиваясь в большом количестве, могут со временем разрастаться и сливаться в сплошные неограниченные сорали.

В группе ограниченных соралей в зависимости от их формы следует различать следующие типы.

Точковидные возникают как точковидные прорывы корового слоя на поверхности или по краю слоевища, но со временем могут увеличиваться, сливаться вместе, покрывая неограниченный большой участок, т. е. образуя диффузную сораль. Это очень обычный тип соралей, свойственный *Evernia mesomorpha*, *Hypogymnia bitteriana*, *Letharia vulpina*, *Parmelia caperata*, *Phlyctis argena*.

Пятнистые возникают в виде округлых, удлинённых или бесформенных пятнышек, уже с самого начала более крупных и более четко оформленных, чем точковидные сорали. Позднее они могут, разрастаясь, сливаться вместе. Поверхность этих соралей от плоской и слегка выпуклой до полусферической, у *Bryopogon jubatus*, *Lo-baria verrucosa*, *Parmelia incurva*, *Parmeliopsis ambigua*, *Peltigera erumpens*, *Pertusaria globulifera*, *P. lactea*, *Ramalina farinacea* и *Evernia prunastri*, у которых сорали размещаются почти только по краю веточек, у *Usnea sorediifera*, *U. sulphurea*. Пятнистые сорали размещаются на всей поверхности слоевища или только на его определенных участках, у изолатеральных кустистых лишайников со сплюснутыми веточками — на периферии веточки или по краю (по ребру). Этот тип также очень обычен.

Дисковидные имеют вид резко ограниченных круглых соредиозных образований, окруженных более или менее поднятым краем слоевища и напоминают диск апотециев. Этот тип близок к предыдущему. Встречается редко, известен у *Pertusaria discoidea*.

Щелевидные образуются в узких простых или разветвленных, иногда сетчаторазветвленных трещинах на лопастях или долях слоевища. Часто соредии образуются так обильно, что щелевидные сорали кажутся выпуклыми линиями. Известны во флоре умеренных областей у очень обычной *Parmelia sulcata*. Вообще же очень редкий тип соралей (рис. 113, а).

Головчатые имеют вид полусферических или шаровидных головок, размещенных на вершине лопастей, долей или веточек. Этот тип соралей встречается у листоватых (с центральной полостью) и кустистых форм лишайников, как *Hypogymnia bitteriana*, *ff. tubulosa* (рис. 113, б).

¹² Род *Hypogymnia* характеризуется наличием у большинства его представителей] центральной полости в слоевище.

Полуголовчатые образуются (субапикально) у вершины лопастей дорсо-: вентральных слоевищ, не имеющих центральной полости, на их верхней поверхности. Вершины лопастей могут шлемовидно выгибаться, причем сорали образуются на верхней (!) поверхности шлема и потому очень напоминают головчатые сорали. Примером могут служить сорали *Parmelia sinuosa*. Известен также переходный тип между головчатыми и полуголовчатыми соралиями у некоторых видов *RamaUna* с изолатеральным кустистым слоевищем, у которых сорали возникают у вершины (субапикально), но довольно рано начинают приобретать сильновыпуклую форму, отчего кажутся апикальными.

Манжетовидные¹³ большей частью продырявлены посредине. Они образуются на верхней стороне вздутаго (с центральной полостью) слоевища, непосредственно на его поверхности или размещаются на вершине коротеньких веточек, поднимающихся от поверхности слоевища вокруг дырочки или продырявливаются позднее.

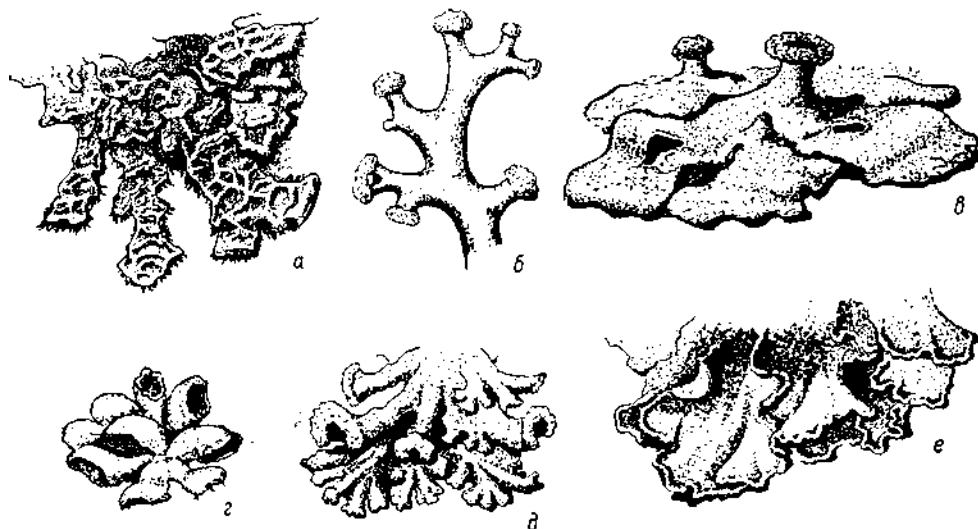


Рис. 113. Формы соралей различных видов лишайников.

а — щелевидные — *Parmelia sulcata* Tayl., б — головчатые — *Hypogymnia tubulosa* (Schaer.) Nýv., в — манжетовидные — *Menegazzia pertusa* (Schrank.) Stein., г — шлемовидные — *Physcia ascendens* Bitt., д — губовидные — *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl., е — краевые — *Cetrelia cetrarioides* (Del. ex Duby) Gulb. et Culb.

На вершине таких веточек также образуется дырочка. Известны у *Menegazzia terebrata*. В этом типе различают две формы соралей: головчато-манжетовидную и разорванно-манжетовидную. У первой сорали имеют вначале правильно головчатую форму, а затем они продырявливаются (рис. 113, в), у второй сорали образуются обычно по краям уже имеющейся дырочки на вершине веточки; у этой формы сорали развиваются неравномерно и кажутся по краю разорванными.

Губовидные возникают (апикально) на вершине лопастей или долей листоватого или кустистого изолатерального слоевища. Эти вершины остаются некоторое время плоскими и расщепляются на концах вдоль, обособляя верхнюю и нижнюю поверхность слоевища в виде двух губ. Затем верхняя губа становится выпуклой, отгибается кверху, и ее внутренняя поверхность покрывается соредиями; в сухую погоду она загибается назад, а в дождливую выдается вперед, защищая соредии. Очень хорошо губовидные сорали развиты у *Hypogymnia physodes*, *Physcia tribacia*, *RamaUna obtusata*, *Xanthoria fallax* (рис. 113, д).

Шлемовидные сначала напоминают губовидные, но вскоре в результате сильного роста верхней и более умеренного роста внутренней поверхности верхняя губа становится очень выпуклой, шлемовидной формы. Шлемовидные сорали (рис. 113, г) встречаются сравнительно редко, например, у *Physcia ascendens*, *RamaUna baltica*.

¹³ Названы так за сходство со старинными круглыми, а не с современными манжетами.

По месту образования отличают к р а е в ы е с о р а л и, которые образуют по краю лопастей или долей листоватых или кустистых изолатеральных лишайников каемку, иногда прерывающуюся местами, или цельную. Довольно распространенный тип у *Cetraria chlorophylla*, *C. laureri*, *C. pinastri*, *Cetrelia cetrarioides* (рис. 113, e), *Peltigera sciaticata*, *Physcia grisea*.

По происхождению следует различать еще изидиальные сорали, которые возникают на изидиях в результате образования в них соредий. Затем после разрушения корового слоя в определенных местах (обычно на вершине) изидии, обнажается сораль определенной, константной для данного вида лишайника формы. Такие изидиальные сорали свойственны *Hypogymnia austerodes*, *Parmelia isidiotyta* с шаровидными вначале, а позднее неправильно-коралловидными изидиями, прорывающимися на вершине, далее *P. subargentifera*, у которой бородавчатые изидии рано прорываются, обнажая соредий, где, как и на поверхности слоевища этого вида, в сильную лупу заметны маленькие бесцветные волоски: *Physcia nigricans*, *Platismatia glauca* и мн. др. (рис. 115).

Образование соредий на изидиях свойственно только определенным видам, не является постоянным для них, а потому используется как важный систематический признак.

Изидии. Под изидиями понимают маленькие разнообразной формы выросты верхней поверхности слоевища (или края его), покрытые коровым слоем, которые содержат те же водоросли, что и все остальное слоевище.¹⁴ Форма изидии разнообразна. За немногими исключениями, она константна для данного вида.¹⁵ На ранней стадии развития они имеют, как правило, цилиндрическую форму, обычно неразветвленную, но позднее часто расширяются или приобретают коралловидные утолщения и нередко разветвляются. Обычно изидии одноцветны с остальным слоевищем или несколько более интенсивно окрашены, иногда они значительно темнее, до черных, например изидии *Parmelia scorteae*, *P. fuliginosa*, *Umbilicaria pustulata* и мн. др.

Изидии встречаются у представителей различных далеких друг от друга в филогенетическом отношении семейств, но наиболее обычны они у лишайников из семейств *Parmeliaceae*, *Peltigeraceae*, *Pertusariaceae*, *Stictaceae*, *Teloschistaceae*, *Umbilicariaceae*, *Usneaceae*.

Термин «изидия» (isidium) был вначале использован Ахариусом (Acharius, 1803) как родовое название. Этот род, который он поместил в третью группу своей системы — *Coenothalami*, охватывал ряд изидиозных видов таких пертузарий, как *Pertusaria coccodes* (по Ахариусу *Isidium coccodes*), *P. corallina* (= *I. corallinum*), *P. dactylina* (= *I. dactylinum*), *P. phymatodes* (= *I. phymatodes*) и другие. Выросты же слоевища, которые в настоящее время называются изидиями, Ахариус обозначал как *pulvinuli*. Постепенно название рода *Isidium* было перенесено именно на эти органы.¹⁶

Оторванные от слоевища, в условиях благоприятных для роста, изидии развиваются в новые слоевища, что можно наблюдать в природе. Этот процесс хорошо описан Биттером (Bitter, 1899) и Цопфом (Zopf, 1905a). Биттер указал, что изидии у *Pseudevernia Jurfuracea* являются основными и эффективными органами размножения, и подчеркнул, что другие органы размножения у изидиозных лишайников очень редки или отсутствуют. Цопф наблюдал на стволе дерева молодые растеньица *Pseudevernia furfuracea*, ~рггз~вившиеся непосредственно ниже старого изидиозного экземпляра из отделившихся от него и смытых вниз дождем изидии. Но нужно все же признать, что значение изидии для размножения лишайников значительно скромнее, чем соредий, так как обычно они отрываются от слоевища далеко не так легко, как последние. Многочисленные изидии обламываются только животными и человеком, а иногда и вовсе не обламываются и в этих случаях, конечно, не имеют никакого значения для размножения.

Определенную роль играют изидии, пока они соединены со слоевищем, и в ассимиляционной деятельности лишайников. Смит (Smith, 1921) и некоторые другие видят даже основное значение изидии именно в увеличении ассимиляционной поверхности слоевища лишайника.

¹ Нинбург (Nienburg, 1926), возражая против ассимиляционного значения изидии, полагает, что темная окраска корового слоя изидии создает для ассимиляции неблагоприятные условия. Однако мы хотели бы указать, что большая часть изидии окрашена в такой же цвет, как и несущая их верхняя поверхность слоевища и это не отзывается неблагоприятно на ассимиляции водорослей, находящихся в ниже размещенной зоне. Мы даже полагаем, что темная окраска слоевища имеет некоторое защитное зна-

¹⁴ У кустистых лишайников с изолатеральным и радиальным строением изидии могут развиваться на любом участке слоевища.

¹⁵ Однако у *Pertusaria phymatodes* изидии обычно зернистые, но, кроме них, могут развиваться также и цилиндрические изидии.

¹⁶ Некоторое время в начале XIX в. изидии называли еще и вульвиниями (*vulvinium*).

чение для водорослей и создает более благоприятные условия для ассимиляции фикобионта, чем при прямом освещении, без всякого затенения. О стимулирующем влиянии сильного затенения на повышение изидиеобразования, т. е. на увеличение ассимиляционной поверхности слоевища, говорят опыты Биттера (Bitter 1899a) в природе; это же отмечает Дю Рие (Du Rietz, 1924b).

Нам представляется более правильным не пытаться приписывать изидиям только одну какую-нибудь функцию. По-видимому, одни из них служат для увеличения ассимиляционной поверхности слоевища, например колонновидные изидии *Pertusaria dactylina*, другие — для размножения, как например легко обламывающиеся изидии некоторых *~ггЗрТигелин, усней и др.*, а также соредиозные изидии и т. д. Изидии многих видов лишайников совмещают обе указанные функции, например чешуйковидные изидии *Peltigera rufescens* f. *innovans*. Наконец, изидии таких видов, как *Parmelia aspera*, развивающиеся на вершине воздушную пору (настоящую псевдоцифеллу), служат почти исключительно для аэрации слоевища и лишь в незначительной степени для ассимиляции. Возможно, что изидии столь же разнородны и по своему образованию, которое пока изучено недостаточно.

Изидии встречаются менее часто, чем соредии. Хейл (Hale, 1961) считает, что они свойственны примерно 15% видов листоватых лишайников, но и это число, вероятно, несколько преувеличено. В подавляющем большинстве случаев изидии являются константным признаком, и могут отсутствовать у изидиозных видов только на молодых слоевищах, еще не достигших полного развития. Однако развитие их стимулируется определенными, пока еще малоизученными условиями. Из факторов, стимулирующих образование изидии, можно указать на недостаток света (Bitter, 1899a), повышенную влажность (Strato, 1921), в некоторых случаях на повреждение слоевища у *Peltigera rufescens* f. *innovans*. Развитие изидии у части видов стимулируется нитротическими условиями. Растущие на запыленных придорожных деревьях *Physcia nigricans*, *Pseudevernia furfuracea*, *Usnea hirta* образуют изидии значительно обильнее, чем обычно. Это касается и образования соредии в подобных же условиях, у *Hypogymnia physodes*, *Parmelia sulcata*, *Physcia orbicularis*, *Xanthoria fallax* и др. Согласно исследованиям Страто (Strato, 1921), развитие изидии можно вызвать намазкой на слоевище слоя живых водорослей, свойственных данному виду лишайника (изолированных из него).

В литературе существуют многочисленные указания, не проверенные авторами, а очевидно заимствованные из литературных данных, на то, что образование изидии и соредии вызывается условиями повышенной влажности. Тем не менее достоверные факты, подтверждающие такие указания, неизвестны. Это решительно подчеркнул Дю Рие (Du Rietz, 1924b), который считает, что неблагоприятные, т. е. сильно отклоняющиеся от оптимальных для данного вида, условия, ограничивающие продукцию апотециев, способствуют более обильному соредие- и изидиеобразованию. Подтверждение тому, что повышение влажности местообитания стимулирует увеличение продукции изидии (но не вызывает изидиеобразования!), дают наблюдения Цопфа (Zopf, 1903, 1904), который пишет об увеличении количества изидии на слоевищах *Pseudevernia furfuracea*, развивающихся на концах ветвей сосен и на концах свисающих ветвей елей, где, очевидно, влага удерживалась дольше, чем на участках ветвей, находившихся глубже в кроне, где изидии образовывались в меньшем количестве. То, что влажные условия местообитания не вызывают изидие- или соредиеобразования, видно из того, что флора лишайников на побережьях морей, рек (особенно горных), камней, несколько выставляющихся из воды, довольно бедна соредиозными и изидиозными видами, несмотря на периодическое заливание их водой. Так же невысок процент соредиозных и изидиозных видов вблизи водопадов, где влажность воздуха заметно повышена по сравнению с более отстоящими местообитаниями.

Сравнение флор различных климатических областей Земли показывает довольно равномерное распространение соредиозных и изидиозных видов во влажных и в сухих, в умеренно холодных и теплых областях. Только в Арктической области процент соредиозных видов несколько снижается (Du Rietz, 1924b).

Указание на повышенную влажность, как на фактор, вызывающий продукцию соредии и изидии, был возведен в теорию Нильсон-Каянусом (Nilson-Kajanus, 1903, 1911). Он считал, что каждый вид лишайника адаптирован к определенной амплитуде влажности. Если условия влажности будут достаточно долгое время превышать допустимые пределы, то это вызовет дисгармонию в развитии фико- и микобионта, причем будет стимулироваться размножение водорослей. В дальнейшем образование соредии или изидии будет зависеть от прочности корового слоя лишайников, на который оказывает давление все возрастающая масса водорослей и который может от этого выпячиваться. Если коровой слой не достаточно прочен, он легко прорывается и образуются соредии. Если он выдерживает большее давление со стороны размножившихся водорослей, то со временем прорывается более крепкими, чем соредии, изидиями. Однако мы должны напомнить, что способ образования изидии в большинстве случаев связан не с прорывом корового слоя, а с его выпячиванием.

Имеющиеся данные не оправдывают произвольных допущений Нильсона-Каянуса. Водоросли далеко не всегда обильны в изидиях. У *Parmelia exasperatula* сердцевинный слой изидий не содержит водорослей или содержит их в небольшом количестве. Известно также, что как изидий, так и соредии продуцируются нормально в условиях обычной влажности, и нередко па одном и том же слоевище, как мы уже видели изидий могут возникать и из соредии, т. е. без преодоления плотной коровой плектенхимы слоевища. Точно так же, как мы увидим дальше, и соредии могут возникать из изидий. Кроме того, можно экспериментально вызвать появление изидий, у некоторых видов рода пельтигера (Strato, 1921; Linkola, 1922; Thomson, 1948). В отношении детерминизма изидий и соредии дез Аббей (des Abbayes, 1951), приходит к следующим выводам: 1) существуют лишайники, никогда не продуцирующие ни изидий, ни соредии, у которых никакие внешние влияния не могут вызвать их образование, — оно является их специфическим свойством, независящим от факторов внешней среды; 2) обычно вид производит либо соредии, либо изидий, однако оба эти образования гомологичны и по структуре и по происхождению, у некоторых видов случается, что изидий в результате разрушения корового слоя развиваются в сорали. Поэтому изидий могут, по дез Аббею, трактоваться как временно задержанные в развитии сорали, а сорали — как изидий, прорвавшие коровой слой; 3) у видов, производящих изидий или соредии, продукция этих органов уменьшается в сильно и постоянно влажных местообитаниях, сырых от капельножидкой влаги и, наоборот, увеличивается в местообитаниях со слабой или перемежающейся влажностью, что может быть обусловлено значительной инсоляцией или ветром. Нитротические условия также благоприятствуют развитию соредии и изидий.

Между изидиями и соредиями существуют многочисленные переходные формы. Иногда очень трудно бывает решить, имеем мы дело с изидиями или с соредиями. В описаниях лишайников даже опытных известных лихенологов изидий часто спутаны с соредиями. Иногда обертка из гиф вокруг соредии несколько уплотняется, принимает другую более темную окраску, и в таком виде соредии слабо отличаются от изидий. Моро (Moreau F. et Mme, 1919) обращают внимание на то, что у *Nephroma parile* соредиезные скопления расчленяются на маленькие папиллевидные группы, каждая из которых покрывается коровым слоем в виде полушаровидного свода и только промежутки между этими папиллевидными группами остаются соредиезно-пылистыми. Но в дальнейшем каждый коровой свод может разлагаться на соредии, так что у исследователя всегда возникает вопрос, являются ли эти образования маленькими изидиями или крупными соралиями.

Морфология изидий хорошо изучена Розендалем (Rosendahl, 1907) у ряда видов пармелий с коричневым слоевищем из секции *Melaenoparmelia*. Он выяснил также и историю развития изидий у некоторых из них, которая оказалась значительно более простой, чем развитие соредии. Изидий возникают большей частью как выпячивание верхнего корового слоя.¹⁷ Так, у *Parmelia exasperatula*, имеющей коровой слой в виде одного ряда клеток, в начальной стадии образования изидий заметна маленькая бородавочка на верхней поверхности слоевища (рис. 114). В это же время клетки корового слоя начинают неправильно располагаться и неправильно делиться. Вполне оформленные изидий *P. exasperatula* имеют булавовидную форму и могут быть простыми или разветвленными. Они интересны в том отношении, что местами несут по бокам маленькие ризоиды. Очень маленькие ризоиды образуются также на вершине изидий у *P. scortea*.¹⁸ У *P. crinita* цилиндрические изидий снабжены длинными волосками. Расположение основных плектенхим внутри изидий обычно соответствует таковому же в слоевище: снаружи она покрыта коровым слоем, далее следует альгальная зона и сердцевинный слой.

У *P. scortea* процесс образования изидий несколько отличается от вышеописанного. У этого вида коровой слой значительно толще, он состоит из нескольких горизонтальных рядов клеток. Самые внешние ряды клеток сильно сжаты, обретенны на отмирание и действительно мертвы в старых частях слоевища. Нижние ряды клеток верхнего корового слоя делятся активно и образуют выгуп, который разрастается, прорывает верхние, лежащие над ним ряды отмерших клеток и выступает на поверхность слоевища вначале тоже в виде бородавки, но скоро разрастается в толстую изидию, в которую приносятся клетки водорослей.

¹⁷ Возможно все же, что воздействие на клетки корового слоя оказывают гифы зоны водорослей или расположенные ниже ее, которым приписываются меристематические свойства (Darbishire, 1926). Противоположное малообоснованное высказывание о том, что клетки фикобионта следует считать инициативными в образовании и изидий, принадлежит Тоблеру (Tobler, 1909) и Страто (Strato, 1921).

¹⁸ Моро выделяют эти изидий в особые выросты — коровые папиллы, но без основания.

Далеко не все типы изидии представляются нам гомологичными органами, и изучение онтогенеза изидии, возможно, позволит провести расчленение общей группы их на различные категории и внести большую точность в описание развития, чем это достигнуто только на основании внешних морфологических особенностей этих выростов.

У *P. scortea* изидии более толстые, чем у *P. exasperatula*, простые или ветвистые. Водоросли в изидиях *P. scortea* не образуют определенной зоны, а рассеяны по всему сердцевинному слою.

У некоторых видов изидии собраны рассеянными пучками. Так, у *Umbilicaria pustulata* изидии кораллоподобной формы, разветвленные, иногда сильно расширенные, местами с группами многочисленных головчатых утолщений вначале расположены пучками на пустулах слоевища. Коровой слой под пучками изидии становится ослабленным, как показал Биттер (Bitter, 1899a) и может выпадать в центре пучка, образуя перфорацию в слоевище. По краям такого отверстия растут новые пучки изидии, и таким образом процессы перфорации и роста изидии могут повторяться (Smith, 1921).

Закономерно повторяющиеся по форме скопления изидии Сернандер предложил называть изидангиями (Du Rietz, 1924b).

Различают следующие типы изидии.

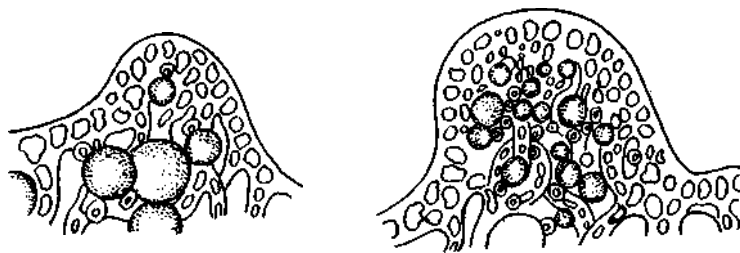


Рис. 114. *Parmelia exasperatula* Nyl. Начальные стадии образования изидии. (По Розендалю).

Зернистые изидии. Очень маленькие, около 0.3—1 мм вые., почти полушаровидные, при основе суженные, иногда несколько неправильно полушаровидные выросты, обыкновенно густо покрывающие слоевище, иногда даже образующие подушковидные скопления. Этот тип нередко встречается у некоторых видов пертузарий, например, у *Pertusaria coccodes*, *P. phymatodes*, у некоторых *Parmelia* и др.

Шаровидные изидии. Это очень маленькие, шаровидной формы изидии, известные у *Peltigera evansiana*. Иногда (но только при прорастании) они бывают похожи на щитовидные изидии *P. lepidophora* и отличаются от последних тем, что немногочисленны и тем, что всегда находятся как небольшая примесь среди массы мелких шаровидных изидии, характерных для *P. evansiana* (рис. 115, а).

Головчатые изидии. Маленькие, около 0.1—1 мм вые. шаровидные выросты, при основании суженные, иногда даже на короткой ножке. Головчатые и зернистые изидии, как правило, легко обламываются, и на слоевище остается беловатая маленькая ямка. Головчатые изидии часто бывают скученными; на вершине они иногда окрашены в более темный, чем слоевище, цвет. Примером могут служить изидии у *Pertusaria ceuthocarpoides*, *P. pseudocorallina*.

Щитовидные изидии. Имеют вид маленьких, расположенных только горизонтально на поверхности слоевища и прижатых к нему толстоватых чешуек. Редкий тип, свойственный *Peltigera lepidophora*. Щитовидные изидии рассматривались Виттером (Bitter, 1904) как автосимбиотические цефалодии, а Линкола (Lincola, 1913) как изидии. От цефалодиев щитовидные изидии отличаются тем, что содержат те же водоросли, что и слоевище, и, кроме того, тем, что позднее они отрываются. Таким образом, они являются органами размножения. Очень близки к туберкулям. В поздних стадиях они, как и туберкули, все еще находятся в совершенно рыхлой связи со слоевищем. Но в отличие от последних щитовидные изидии всегда формируются на верхней стороне слоевища и зачатки их не покрываются еще внутри слоевища (в зоне водорослей) параплектенхимным коровым слоем. Их развитие, по Линкола, происходит таким образом, что отдельные водоросли из альгальной зоны слоевища проталкиваются (очевидно,двигающимися гифами) через коровой слой к верхней поверхности слоевища. Достигнув ее, водоросли покрываются однослойным коровым слоем. Такой маленький зачаток вскоре расширяется и возникает богатый водорослями вырост на верхней поверхности слоевища. Вполне сформированные выросты находятся в соединении с ко-

ровым слоем только при посредстве немногих гиф, а потому позднее могут легко отрываться ветром.

Дисков и дные изидии. У одного из эпифильных, относящихся к имперфектным лишайникам, а именно у *Phyllophiale alba*, являющегося, по-видимому, несовершенной стадией асколихена, Сантессон (Santesson, 1952) описал и изобразил изидии совершенно особой формы. Он отнес их к типу щитовидных. Но так как термин «щитовидные изидии» уже раньше был предложен Томсоном (Thomson, 1948) для совершенно иного типа, — для изидии *Peltigera lepidophora*, то мы выделяем изидии *Phyllophiale alba* в новый тип, а именно в дисковидные изидии. Они рассеяны по слоевищу *Phyllophiale alba*, имеют вид правильно-округлого, белого, и реже сероватого или зеленоватого диска или блюдечка, 200—220 мкм в диам. и около 80 мкм толщ. и прикрепляются довольно сильно суженным, до 40 мкм в диам., участком своей центральной нижней части. Диск этот довольно тонкий, в центральной части до 50 мкм толщ., ближе к периферии около 15—25 мкм толщ. Гифы его простые, бесцветные, около 2 мкм толщ., сросшиеся своей боковой стороной, дихотомически ветвящиеся, радиально расходящиеся, септированные, с клетками обычно 6—12 мкм дл. Водоросли (*Phycopeltis*) разрастаются из центральной части изидии, дихотомически разветвляются и сосредоточены в верхней части плектенхимы, размещаясь почти по всему диску изидии или только в центральной его части. Клетки водоросли около 8—12x4—5 мкм.

Изидии *Phyllophiale alba* несомненно являются диаспорами, так как, будучи зрелыми, они легко отрываются от слоевища и переносятся ветром на новые места, прикрепляясь к новому субстрату своей первоначально верхней вогнутой поверхностью. При этом базальная, прикреплявшаяся прежде часть изидии долго остается заметной в виде бородавочки, на верхней поверхности разрастающейся в слоевище изидии.

Коралловидные изидии. Это разнообразные по форме выросты, с коралловидными утолщениями, и поэтому они могут напоминать коротенькую нитку бус. Иногда у *Parmelia isidiotyla* и *P. altaica*, изидии появляются на поверхности слоевища в виде маленьких шаровидных выростов, которые позднее разрастаются в плотные кучки изидии, отдельные участки которых сохраняют бусовидный характер утолщений и часто на вершине прорываются соредиями. У других видов, таких как *Physcia sciastra*, коралловидные изидии более нежны и размещаются по краю слоевища. У *Xanthoria candelaria* изидии вначале возникают в виде шаровидных выростов по краю верхушечных лопастей, конечные участки которых позднее расщепляются на неправильно коралловидно утолщенные изидии, образующие соредии. У *Platismatia glauca* по краю лопастей образуются изидии, плоские при основании, выше — цилиндрические, формы, сильно разветвленные в верхней части, с коралловидно утолщенными нежными веточками и обильными соредиями. Такие же изидии, но не образующие соредии, заметны, по не по краю, а на поверхности слоевища *Umbilicaria pustulata* (рис. 115, в).

К о л о н н о й и дные изидии. Близкие к цилиндрическим но более развитые, значительно более толстые. Обычно простые, реже коротко разветвленные, достигающие в высоту 1—2.5 (4) мм вые. и до 1 мм толщ., на вершине слегка округленные или реже плосковатые. Редкий тип, известный, например, у *Pertusaria dactylina*. Цилиндрические изидии. Выросты слоевища цилиндрической формы, небольшие или более высокие, простые или разветвленные, большей частью развивающиеся на поверхности слоевища. Обычно они густо покрывают слоевище, но иногда бывают рассеянными. Это наиболее распространенный тип изидии (рис. 115, б), у *Parmelia conspersa*, *P. crinita* (с довольно длинными ресничками на изидиях), *Parmelia fuliginosa*, *P. saxatilis*, *P. scortea*, *Parmeliopsis aleurites*, *Sticta fuliginosa*, *S. sylvatica* и др. Реже цилиндрические изидии встречаются по краям слоевища, у *Sticta weigelii*. Ч е ш у й к о в и д н ы е изидии. Их часто называют теперь лобулями. Имеют вид маленьких чешуек, расположенных вертикально как на поверхности, так и по краям слоевища. Иногда их трудно отличить от вторичных маленьких лопастей. Примером могут служить изидии (лобули) *Peltigera rufescens* i. *innovans*, *P. canina* f. *subcanina* (рис. 115, д).

Отметим, что супруги Моро (Moreau, F. et Mme, 1926) называют изидиальные выросты у представителей *Collema* не изидиями, так как они не покрыты коровым слоем, а «коллемовыми пашшлами». Однако, как справедливо отмечает Дегелиус (Degelius, 1954), они совершенно гомологичны изидиям других лишайников, а потому называть их следует так же. В самом деле, нередко у некоторых видов *Collema* (например, у *C. furfuraceum*), имеющих типичный псевдокортекс, следовательно коровой слой, изидии тоже одеты псевдокортексом.¹⁹ И тогда не возникает сомнений в том, что это настоящие изидии. Однако иногда на слоевище этого вида и на его изидиях псевдокортекс отсутствует. Неужели в таком случае эти же самые образования перестают быть настоящими изидиями?

¹⁹ Иногда изидии у *Collema furfuraceum* полностью параплектенхимны.

Булавовидные изидии. Округло-цилиндрические или плосковато-цилиндрические выросты, внутри полые, в верхней части булавовидно расширенные. Водорослей в них нет или их немного. Редкий тип, известный в СССР у широко распространенной *Parmelia exasperatula*.

Бородавковидные изидии. В виде маленьких бородавочек, плотно срастающихся со слоевищем, не отрывающихся от него без повреждения. На вершине бородавковидной изидии *P. exasperate*, образуется воздушная пора и может быть, такие выросты у некоторых видов не следует относить к изидиям. Иногда на вершине изидии этого типа образуются изидиальные сорали, как например у *Parmelia subargentifera*.

Возможно, в группе цилиндрических изидии существует тип нитевидных изидии. По крайней мере как определенная стадия в развитии этих выростов известны нитевидные изидии на слоевище *Umbilicaria deusta*, хотя форма эта здесь не является постоянной и переходит часто в чешуйковидные и почти листоватые изидии.

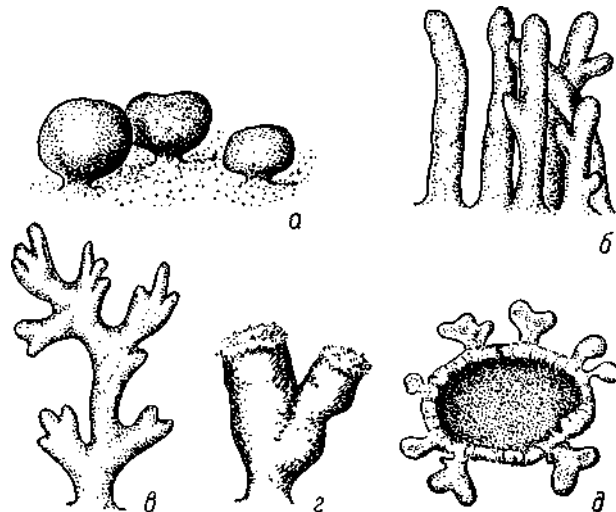


Рис. 115. Различные формы изидий и лобули.

а — шаровидные, б — цилиндрические, в — коралловидные, з — изидиальные соралии, о — лобули на слоевищном крае апотециев.

По происхождению следует еще различать соредиальные изидии, которые возникают из прорастающих в изидии соредии. Вначале соредиальные изидии бородавковидные, позднее цилиндрические или иногда чешуйковидные. Они могут быть простыми и разветвленными. Чаще всего соредиальные изидии возникают на базе точковидных, пятнистых или краевых соралей. Примерами лишайников с соредиальными изидиями могут служить *Bryopogon niduliferum*, *Lobaria pulmonaria*, *Usnea hirta*.

Таксономическое значение соредии и изидии. В последнее полу столетие наличие изидии или соредии считается большинством лихенологов достаточным признаком для безоговорочного выделения в самостоятельный вид лишайника, ничем не отличающегося от неизидиозных или несоредиозных форм. Таким образом, у некоторых лишайников можно установить два ряда параллельных пар видов, отличающихся только наличием или отсутствием соредии или изидии, либо дополнительно незначительными различиями в некоторых других отношениях. Такими параллельными парами являются *Evernia mesomorpha* и *E. esorediosa*, *Parmelia omphalodes* и *P. saxatilis*, *P. stenophylla* и *P. conspersa* и т. д.

Дю Риэ (Du Rietz, 1924b) обратил внимание на характер распространения соредиозных и изидиозных форм, что позволило ему внести существенное ограничение в таксономическую трактовку таких лишайников. Большинство их растет в одних и тех же местах в совершенно однородных условиях, не обнаруживая переходных форм. Таким образом, можно уверенно сказать, что они не являются модификациями одного генотипа. Но поскольку даже резкое разграничение параллельных форм иногда не решает вопроса о самостоятельности этих видов, как в случае с альбиносками и основными формами, то Дю Риэ ищет решающий критерий в оценке таксономического значения параллельных соредиозных и изидиозных форм в природных условиях. Анализ показал, что для ряда соредиозных форм нельзя усмотреть правильной закономер-

ности в их распространении, можно считать, что они встречаются совершенно случайно, как правило, очень редко, притом в районах, очень далеко отстоящих один от другого, но находящихся в пределах ареала основной несоредиозной формы. Можно думать, что возникшие соредиозные формы оказались не витальными, не создавшими своего ареала. Такие формы Дю Риэ рассматривает как разновидности: *Cornicularia aculeata* var. *sorediata*, *C. odontella* var. *sorediata*, *Cetraria cucullata* var. *sorediata*.

Другая группа параллельных соредиозных или изидиозных форм, отличающихся от параллельных лишённых соредий или изидий (и связанных с этим особенностей, например, апотециев), характеризуется совершенно иным, более или менее сплошным, самостоятельным типом распространения, который может отчасти или полностью выходить за пределы ареала параллельной несоредиозной (или неизидиозной) формы. Так, соредиозный вид *Evernia mesomorpha* является бореальным видом панбореального типа ареала с особенной плотностью распространения в умеренных областях Голарктики. В Северо-Восточной Азии и в Японии он полностью замещается несоредиозным и обычно обильно фруктифицирующим видом, очень распространённым здесь *Evernia esorediosa*. Такой же парой видов являются широко распространённая у нас изидиозная *Pseudevernia furfuracea*, представитель бореального типа ареала мультирегионального элемента, и мексиканская *P. cladonia*. Такие формы, имеющие самостоятельное распространение, следует вместе с Дю Риэ рассматривать как виды.

Томсон (Thomson, 1948) внес в вопрос о таксономическом значении изидий важное дополнение. Он подчеркнул известный уже факт экспериментального образования чешуйковидных изидий у *Peltigera rufescens* и сам провел хорошо поставленные опыты, давшие положительный результат в отношении образования чешуйковидных изидий на слоевище *P. canina* или *P. rufescens*. Известно, кроме того, что не всегда поранения одного и того же слоевища *P. canina* (или *P. rufescens*) вызывают образование чешуек. Как указывалось, Дарбишир предполагает, что только гифы, расположенные ниже зоны водорослей или в ней самой, являются меристематическими, способными формировать зачатки изидий. Таким образом, можно думать, что в образовании изидий имеет значение глубина поранений. Кроме того, не все изидиозные формы пельтигер могут образовывать изидий в результате поранений. Некоторые виды, такие как *Peltigera evansiana*, *P. lepidophora*, не образуют их.

Томсон справедливо оценивает таксономический ранг лишайников, образующих регенеративные изидий как формы, а изидиозные пельтигеры, не образующие их в результате поранений, он считает видами.

Туберкули. К изидиям очень близки своеобразные органы вегетативного размножения, которые появляются на нижней стороне некоторых видов *Peltigera* и которые были изучены Моро (Moreau F. et Mше, 1919), назвавшими их туАЕку ШЦЦи. У этих видов пельтигер некоторыми двигающими гифами сердцевинного слоя иногда маленькие группы водорослей отрываются из зоны водорослей и в результате роста этих гиф переносятся постепенно к нижней стороне слоевища, лишённой корового слоя. В это время водоросли интенсивно размножаются и нижняя сторона передвигающейся кучки водорослей и гиф (туберкули) покрывается 2—4-рядным параллелтенхимным коровым слоем. Вполне сформированные туберкули находятся в очень рыхлом соединении с нижней частью сердцевинного слоя, и могут отрывать от него, как некоторые изидий отрываются от верхнего корового слоя. Иногда покровная параллелтенхимия образуется еще задолго до того, как группы водорослей достигнут открытой нижней поверхности, т. е. еще внутри сердцевинного слоя. Из появления корового слоя на туберкулях, как и из ранее рассмотренных процессов развития цефалодиев, а также из возникновения корового слоя при формировании соредиальных изидий у *Nephroma parile* Моро (Moreau F. et Mше, 1919) делают вывод о том, что именно водоросли возбуждают гриб лишайника к образованию параллелтенхимного покрытия. Они строят на этом свою концепцию о том, что лишайник может рассматриваться как гриб, деформированный паразитирующей на нем водорослью. Таким образом, по Моро, можно сравнить слоевище лишайника с галлом (цецидией), а исходя из того, что паразитами являются водоросли, они такую цецидию называют альгоцецидией. Эта концепция, о которой уже раньше упоминалось, стоит в противоречии с известными в настоящее время фактами и потому не находит себе достаточно сторонников.

Почки. Образование почек вообще редкое явление у лишайников, но довольно часто встречается, например, у видов *Umbilicaria*. Фрей (Freu, 1929) различает у них надслоевичные (эпиталлические) и подслоевичные (гипоталлические) почки.

На более старых слоевищах некоторых видов *Umbilicaria* верхний коровый слой (а реже также и нижний) иногда местами начинает шелушиться. В результате этого образуются либо отмирающие и со временем отпадающие маленькие участки корового слоя, либо возникают живые надслоевичные почки, связанные известное время со слоевищем.

Нередко у *U. subpolyphylla*, *U. esculenta* надслоевичные почки образуются в результате возникновения ареолированных участков, края которых поднимаются вверх,

разрастаются сильно (с одной стороны) в чешуйку, верхний край которой загибается под углом (часто прямым) и превращается в плосковатую почку (Окснер, 1968; Блум, 1970).

Фрей (Frey, 1929, 1933) пишет, что у некоторых видов *Umbilicaria*, особенно у *U. vellea*, некоторые лопасти слоевища иногда по краю сильно городчатые. У таких лопастей часто возникают трещины, распространяющиеся во внутрь слоевища. Эти трещины также имеют городчатые и обычно черноватые края. В дальнейшем такие участки (почки) с городчатыми краями приподнимаются над слоевищем и позднее отделяются от него. Так как эти отпадающие участки слоевища (почки), как и материнское слоевище, покрыты на нижней поверхности ризидами, то они довольно легко укрепляются на субстрате и продолжают дальше самостоятельный рост. Такие маленькие, в несколько миллиметров ширины слоевища часто в большом количестве встречаются на выходах горных пород. Нередко такие почки образует *U. cinereorufescens*.

Особый интерес представляют подслоевидные гипоталлические почки, на которые впервые обратил внимание Шерер (Schaerer, 1823—1842)



Рис. 116. *Umbilicaria cinereorufescens* (Schaer.) Frey. (По Фрею). Образование почки на конце ризида. Заметны водоросли, захваченные гифами гриба на конце ризида.

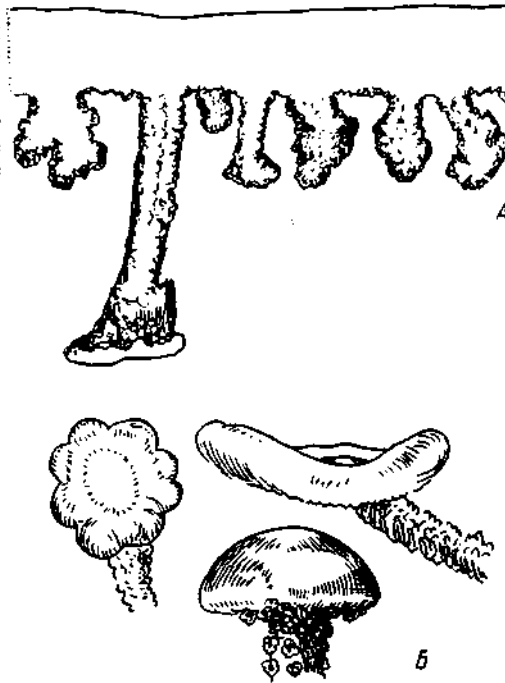


Рис. 117. *Umbilicaria vellea* (L.) Ach. Ризида с почками. (По Фрею).

А — различные стадии образования почек; Б — различные формы почек; на грибовидной почке заметны в нижней части коровые почки.

в работе о швейцарских умбиликариях. Брант описал гипоталлические почки с пупка гренландской *U. virginis*. Такие же почки наблюдал и Фрей (Frey, 1929). Они имеют разнообразную форму и образуются на различных местах нижней поверхности слоевища умбиликарий. Наиболее часто они встречаются на ризидах *U. cinereorufescens*, *U. crustulosa*, *U. vellea*. Если края слоевища одного из этих видов загнутся вверх так, что участок нижней поверхности, покрытый ризидами, окажется выставленным на свет, то на последних местах появляются почки, разрастающиеся в маленькие слоевища. В зачаток такой почки водоросли попадают извне благодаря тому, что на концах ризида коровой слой часто нарушен и они легко задерживаются в этих местах (рис. 116). Если они относятся к обычному для данной умбиликарий виду, то охватываются гифами и включаются в плектенхиму ризида. Из них при дальнейшем развитии почки формируется зона водорослей. Почки эти напоминают очень маленький шляпочный гриб или листовую пластинку на черешке. Минкс (Minks, 1878) назвал их таллилусами, но этот термин в настоящее время редко употребляется в лихенологии. Очень часто такие почки бывают в свою очередь обильно покрыты шаровидными, очень маленькими, заметными

только при большом увеличении, состоящими всего из нескольких клеток и легко отпадающими, коревыми почками (рис. 117).

Фрей (Freu, 1929) проследил развитие почек у *U. cinereorufescens*, *U. vellea*, *U. crustulosa*, но самых первых стадий возникновения их ему не удалось видеть. Самые молодые почки из изученных Фреем уже содержали водоросли и имели довольно дифференцированные плектенхимы. Такие почки можно заметить также на боковой и на верхней поверхности слоевища *U. vellea*.

Интересным компенсационным явлением — малофруктифицирующие виды умбиликарий наиболее часто обладают среднетважи вегетативного размножения (середнями, почками). В частности, у *U. vellea* особенно часты подслоевищные (гипоталлические) почки.

К надслоевищным почкам очень близки схизидии. Схизидия — это отделяющаяся от слоевища верхняя часть ареолы, тогда как остальная её часть, включающая нижнюю часть сердцевинного слоя, остается на верхней поверхности слоевища приросшей. Схизидии известны у *Fulgensia*.

Хорошим примером образования почек может служить описанный Еленкиным (1922; см. также: 1936) лишайник *Collema ramenskii*, содержащий водоросль *Nostoc zetterstedtii*.

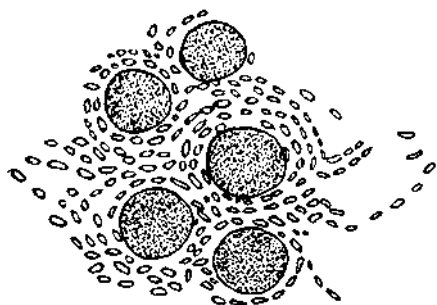


Рис. 118. Оидии в слоевище *Cyphelium* sp. (По Нейбнеру).

Можно принять это явление за изидиеобразование, а почки за такие изидии, которые известны у другого слизистого лишайника *Collema flaccidum*. Но, описывая этот процесс, Еленкин указывает, что он несколько не отличается от обычного для других постоев почкования, например для *Nostoc coeruleum*, за исключением только того, что на границе между слоевищем лишайника и почкой размещается зона с коккоидной формой ностока, которая в почке постепенно превращается в типичные цепочки трихомов. Начинается почкование у *Collema ramenskii* с того, что перидерма ее образует выпуклину, постепенно разрастающуюся, вначале в полушаровидное, а затем в почти шаровидное тельце, в котором по мере роста почки трихомы водоросли размещаются радиально, так же как и в бугорчато-шаровидных колониях *Nostoc zetterstedtii*. Кроме того, в этом процессе у *Collema ramenskii* образуются почки двух типов. В одни из них заходят грибные гифы, и такие почки могут служить для вегетативного размножения лишайника (*C. ramenskii*), а в другие, ничем не отличающиеся от первых, гифы не врастают, и такие почки (как отмечалось выше) служат исключительно для размножения фикобионта — *Nostoc zetterstedtii*. Первый тип почек с дальнейшим ростом в результате воздействия фикобионта постепенно разрастается во взрослое растение, представляющее сильно рассеченную на узкие доли с многочисленными короткими ответвлениями пластинку. При этом цепочки трихомов распадаются на отдельные клетки, что характерно для слоевища взрослой *Collema ramenskii*. Параллельное образование двух типов почек — без гриба и с его участием — также отличает их от изидии.

Оидии. У очень немногих грибов гифы мицелия начиная с их вершины иногда начинают делиться частыми перегородками, по которым затем распадаются (фрагментируются) на отдельные маленькие, обычно тонкостенные, яйцевидные или эллипсоидные клетки, оидии (oidium), названные так по их более обычной форме от греч. oidion (яичко). Иногда распад на оидии может не ограничиваться конечными участками гиф, а охватить весь мицелий.

У лишайников процесс образования оидии еще более редок, чем у нелихенизированных грибов. Он известен по наблюдениям Нейбнера (Neubner, 1893), только у одного вида *Cyphelium* из порядка калициальных. При этом гифы, охватывающие клетки водорослей, в слоевище этого цицифелия, отпадают и затем фрагментируются на маленькие короткоцилиндрические клетки — оидии (рис. 118). Они, по Нейбнеру, способны прорасти в новое фруктифицирующее слоевище. Образование оидии Нейбнер наблюдал только у наиболее хорошо развивающихся растений.

Фрагментация. Вегетативное размножение лишайников путем фрагментации обеспечивается у накипных форм образованием ареол слоевища. В результате очередного воздействия на слоевище сухих и влажных погодных условий ареолы малопомалу начинают отставать и отрываться от каменистого субстрата вначале по своему краю, затем все больше и в конце концов полностью отделяются от поверхности камня. Такие свободные ареолы разносятся ветром на новые места и разрастаются в новые

большие слоевища. Иногда большие участки слоевища на каменистых субстратах сильно выпячиваются, особенно в центре, затем полностью отделяются и отпадают. Эти свободные участки, попадающие на подходящие для их дальнейшего развития места, разрастаются в полные слоевища.

Особенно ярко выраженным наблюдался этот процесс на выходах горных пород V; в степном заповеднике «Каменные могилы» (Донецкая обл.). Более часто мы отмечали];> его у *Lecanora rupicola*, *Diploschistes scruposus* и нек. др. (Окснер, 1961). Отрыв участков]> слоевища от субстрата часто происходит и в условиях борьбы лишайников за пространство, когда при столкновении двух, чаще разных видов, слоевище одного из них, более быстро растущего, нарастает поверх слоевища другого, но не срывается с ним плотно и потому через некоторое время отпадает (Malinowski, 1911; Окснер, 1961). Отпавшие участки слоевища, вероятно, разрастаются на новых местах. У лепрозных форм с очень рыхлой структурой слоевища при сильном разрастании последнего благодаря малейшему воздействию легко отрываются целые участки, которые, попав в благоприятные местообитания, образуют новые слоевища.

Фрагментация часто обуславливается также и биотическими факторами. Человек и животные, проходя в сухую погоду по отдельным слоевищам, подушкам или целым коврам разных видов кладоний, дробят их подтеки на маленькие фрагменты, которые, попадая на почву, образуют корневидные гаптеры, укрепляются на новом месте и дают начало новым растениям. Фрагменты подтеков, лежащих на почве, часто сохраняются лучше других диаспор во время лесных пожаров, что способствует более скорому возобновлению покрова кладоний.

Фрагментация кустистых лишайников часто осуществляется и в результате образования верхушечных гаптер, прикрепляющих ортотропный вырост к какому-либо объекту — подтеку лишайника, стебельку мха и пр. При последующем отрыве в результате отпывания и других обстоятельств, происходящих с таким ортотропным выростом (подтеком кладоний, стебельком корникулярии и пр.), последний полностью обособляется.

Выяснено, что не все фрагменты подтеков кладоний жизнеспособны. Могут развиваться и давать новые растения лишь фрагменты из верхней части подтеков, а взятые из нижней части гибнут через один-два года (Андреев, 1954).

Оторванные при прохождении человека или животных участки крупных горизонтальных слоевищ кладоний, таких как *Cladonia foliacea* или *C. convoluta* и др., по-видимому, также могут укрепляться на почве и развиваться дальше в новые растения.

Процесс естественного деления подтеков у кладоний происходит в связи с их непрерывным ростом и таким же непрерывным отмиранием их нижней части. При отмирании нижней части оси подтека до любого узла верхние участки подтека (веточки его) в благоприятных для роста условиях могут стать самостоятельными растениями.

У встречающихся в южных степях и в пустынях свободных (эраптных, вагаптных), «блуждающих» видов аспидии (так называемая манна), особенно у *Aspicilia vagans*, *A. esculenta*, *A. hispida* и других, в слоевищах, достигающих до определенного размера, возникают трещины, все более углубляющиеся. В конце концов такие слоевищные комки или шарики разламываются по трещинам на 2—3 новых слоевища, вначале неправильных очертаний, но скоро принимающих обычную для данного вида форму.

Отводки. Вегетативное размножение, как было отмечено выше, часто происходит на ранних стадиях развития слоевища лишайников. От зачатка слоевища отрастают в сторону пучки гиф, несущие с собой несколько клеток водорослей. Эти гифы рано отделяются от зачатка и развиваются затем в новые дочерние слоевища.

К спорам вегетативного размножения лишайников относят и артрспоры. Они очень близки к оидиям, но отличаются от них своим образованием всегда в определенном числе и в определенном месте, толстой оболочкой и большей толщиной, чем производящая их гифа. Артрспоры известны только у *Blodgettia confervoides* Harv., своеобразного организма, найденного пока в нескольких далеко отстоящих друг от друга тропических и субтропических районах: Флорида, Антильские о-ва, Гавайские о-ва, о. Тайвань, о. Рюкю. Растет *Blodgettia* в верхней части сублиторального пояса. Фикобионт ее является *Cladophora fuliginosa*, и по внешнему виду *Blodgettia* чрезвычайно сходна с последней. Степки клеток этой *Cladophora* очень толсты с отслаивающимися ламеллами. Микобионт размещается во внутренних слоях оболочки клеток водоросли и состоит из очень тонких, анастомозирующих между собой членистых нитей, располагающихся параллельными линиями по длинной оси клеток кладофоры. Боковые короткие веточки гиф вздуваются, и их концы (вершины) делятся, образуя короткие цепочки по 2—5 артрспор. В оболочках клеток молодых участков кладофоры артрспоры не образуются. Здесь заметны только гифы мицелия. Внутри клеток кладофоры микобионт не был обнаружен ни одним из исследователей.

Некоторые авторы (Feldmann, 1939) относят артрспоры *Blodgettia* к хламидоспорам. К ним они действительно близки, но отличаются бесцветной оболочкой и спо-

собой формирования, при котором не происходит предварительного стягивания содержимого гиф к местам образования этих спор.

Однако нужно отметить, что систематическое положение *Blodgettia confervoides* у нас вызывает сомнение, и мы считаем ее грибным паразитом *Cladophora fuliginosa* Kütz. Описавший этот вид первым Гарвей отнес ее к водорослям. Борне выяснил грибную природу микобионта, и его данные были опубликованы у Райта (Wright, 1881). Фельдманн (Feldmann, 1939), подробно изучивший *Blodgettia confervoides* в природных условиях (на Гваделупе) и в лаборатории, считает этот организм лишайником. Такого же мнения придерживается и известный лихенолог дез Аббей (des Abbayes, 1951), относящий ее к числу примитивных лишайников, с чем мы были согласны до недавнего времени (Окснер, 1956). Однако теперь причисление *Blodgettia* к лишайникам представляется нам недостаточно обоснованным, и прежде всего потому, что гриб размещается исключительно в оболочке *Cladophora fuliginosa* и характер его отношений с водорослью совершенно неясен.

СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ ЛИШАЙНИКОВ И ОСНОВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ ИХ ЭВОЛЮЦИИ

До последней трети прошлого столетия лишайники казались ботаникам совершенно особыми загадочными растениями. Некоторые виды в их представлениях приближались по своей природе к грибам, но вегетативное тело их всегда было снабжено зелеными ассимилирующими клетками, другие виды приближались к водорослям или мхам. Вполне понятно поэтому, что до исследований Швенденера (Schwendener, 1867a), открывших дуалистическую природу лишайникового организма, систематикам было очень трудно определить место лишайников в системе растительного мира. Многие ученые относили лишайники к водорослям (Линней, Гледич, Кранц, Бач, Эдер, Б. Жюсье, Шребер, Вильденов, Гумбольдт, Шрадер, Жоликлерк, Вентена, Э. Фриз и др.), другие — к грибам (Адапсон, Пайер, Линдлей, Вилькомм), а некоторые (Диллен, Д. Гилл, Н. Неккер) присоединяли их ко мхам, понимая последние очень широко. Морисон и Турнефор еще на пороге XVIII в., затем Рей, позднее Галлер, Вебер (Wiggers, 1780) обособляли лишайники в отдельную таксономическую группу. Но только с конца XVIII в. благодаря работам Ахариуса крепнет идея о систематической самостоятельности лишайников. А. П. Декандолль (Lamarck et De Candolle, 1805) вначале часть родов помещал в свое третье семейство *flypoxyla*, включавшее, кроме лишайников, также грибы и водоросли, а остальную часть родов лишайников выделял в четвертое семейство — *Lichens*. В более поздней работе (De Candolle, 1813) он рассматривает лишайники как самостоятельный порядок класса клеточных (*Cel-lulares*) подкласса *Aphyllae*. Как самостоятельную группу лишайники рассматривают также Агард, Фойгт, Шпренгель, Бартлинг, Мартиус, Рейхенбах, Эндлихер, Нюландер, Штиценбергер и др. Однако и этот взгляд не мог быть тогда научно обоснованным. Исследования Фаминцына и Баранецкого (1867), которые близко подошли к выяснению характера зеленых клеток в слоевище лишайника, и особенно труды Швенденера (Schwendener, 1867a), впервые доказавшего двойную природу лишайникового организма и подчеркнувшего симбиотические (и именно паразитические) отношения между компонентами лишайника, не дали, к сожалению, толчка к построению новых и к пересмотру старых систем лишайников. Причиной этому была косность крупнейших лихенологов середины XIX в., таких как Нюландер, Кромби, Мюллер и др., и чрезвычайно враждебное отношение их к новой теории Швенденера, не укладывавшейся в рамки их представления о лишайниках.

На долгие годы систематическая мысль в лихенологии была скована взглядами Нюландера, лидера лихенологов того времени, требовавшего от всех отрицания теории Швенденера и изучения главным образом видовой состава лишайников исследуемой области, что превращало большинство работ в скучные безыдейные формальные флористические перечисления.

Значительно позже теория Швенденера, которая рассматривала лишайники как особые организмы со сбалансированными отношениями между компонентами, сочетавшимися в биологическом единстве, привела более прогрессивных лихенологов к ошибочному представлению о лишайниках как самостоятельных организмах и в систематическом отношении. Такому положению очень способствовала неправильно примененная к лишайникам концепция Рейнке (Reinke, 1894) о консорции. Эта точка зрения в систематике долго (до появления работ Вайнио) была единственной.

Вайнио (Vainio, 1890) предложил новую систему лишайников, из которой вполне понятен его принципиальный взгляд на них как на лихенизированные грибы, т. е. на организмы, которые не образуют отдельной систематической группы и неразрывно связаны с грибами. Он указывает, что лишайники отличаются от грибов только биологическим признаком — симбиозом с водорослями, и объединяет сумчатые грибы и лишайники в один общий ствол — *Ascomycota*. Что касается группы лишайников, которые относятся к классу базидиальных, то Вайнио, не разделяя такого представления, относит их к «несовершенным лишайникам».

Идею о том, что лишайники представляют собой самые настоящие, но специализированные грибы, после Вайнио высказывали Веттштейн и Варминг в своих известных руководствах по ботанике. Такой же мысли придерживался миколог Тавель (Tavel, 1892).

...Сернандер (Sernander, 1907) также подчеркивал, что система лишайников, построенная с учетом обоих компонентов, является не таксономической, а биологической. Американские лишенологи начала XX в. — Бесси, Финк (Fink, 1911 1913) и миколог Клеменс (Clements, 1909), не развивая детально своих филогенетических взглядов, внесли лишайники в общую систему грибов. При этом Финк прямо заявил, что лишайники являются грибами, которые в течение всей жизни или ее части живут в паразитических отношениях с водорослью-хозяином.

Однако это не пошатнуло уже укрепившегося общего представления о лишайниках как о самостоятельных в систематическом отношении организмах. Этому содействовало появление систематической сводки Цальбрукнера (Zahlbruckner, 1907, 1926), в которой он рассматривает лишайники как самостоятельную, хотя и близкую к грибам группу. В этой сводке Цальбрукнера система лишайников была разработана до родов и секций, сопровождавшихся полной характеристикой. Это способствовало тому, что очень скоро система Цальбрукнера стала общепринятой, и на ней до настоящего времени строятся почти все систематические работы лишенологов. Система Цальбрукнера еще более утвердилась с выходом его 10-томного «Catalogue Lichenum Universalis» (Zahlbruckner, 1922—1940).

Еленкин, вначале разделявший в основном систематические взгляды Вайнио, позднее занял компромиссную позицию, за что подвергся справедливой критике Финка. Используя систему Вайнио в своих теоретических построениях, Еленкин отрывал лишайники от грибов и рассматривал лишайники как единую группу, объединенную общностью происхождения от сумчатых грибов и биологическим содержанием лишайникового симбиоза.

В 1932 г. Наннфельд в своей обширной монографии, посвященной пелихепизированным шпоперкулятным дискомицетам, останавливается на таксономической оценке лишайников и, опираясь на крупнейший исследованный им материал, подчеркивает, что лишайники (лихенизированные грибы) представляют собой не систематическую, а биологическую группу, которая отличается от других грибов лишь способом питания.

В настоящее время большинство лишенологов твердо поддерживает концепцию Наннфельда о лишайниках как о лихенизированных грибах. Автор настоящей книги также давно рассматривает лишайники как эволюционирующие, но принадлежащие к разным, часто далеко отстоящим друг от друга порядкам грибов, которые вошли в симбиоз с водорослями.

Какие же основания не позволяют нам рассматривать лишайники как систематически самостоятельную независимую группу? Разве не правы зоологи, которые не выделяют в отдельную систематическую группу ряд таких животных, как зеленую гидру, пресноводные губки и другие, содержащие в своем теле симбиотическую водоросль (зоохлореллу)?

Старые представления о лишайниках как об организмах, состоящих из всегда определенного вида гриба и водоросли, давно уже сданы в архив. Сторонники же идеи систематической самостоятельности лишайников но обращают на это внимания только потому, что они вообще не обсуждают этот вопрос и в силу известной инертности придерживаются старых взглядов. Вместе с тем постоянство определенного вида водоросли в каждом виде лишайника не могло не вызвать сомнений уже с самого начала экспериментальных работ по синтезу лишайников, выполненных Реесом, Борне, Трейбом, Арчером, Борци, Боннье и др. В связи с тем, что близкие виды водорослей внешне очень схожи между собой, трудно допустить, что во всех этих культурах были использованы для синтеза именно те виды водорослей, которые свойственны данным лишайникам. Поневоле возникало сомнение, обязателен ли определенный вид водоросли для развития лишайникового гриба и образования лишайника; может ли один и тот же вид гриба образовывать определенный лишайник, будучи в симбиозе с разными, хотя и близкими видами водоросли? Вполне ясный ответ на это дают исследования Боннье *Xanthoria parietina*. Для синтеза он использовал гриб этого лишайника, соединяя его с разными не свойственными этому виду водорослями, в том числе и с *Trentepohlia*. В культуре с последней образовывалось слоевище, но развитие его ограничивалось только стерильной стадией. В опытах с синтезом *Lecanora subfusca* Боннье также наблюдал соединение грибных гиф этого вида с водорослью *Vaucheria* подсаженной им в культуру вместо *Trebouxia*, но развитого слоевища в этом случае ему получить не удалось. В опытах Боннье были взяты водоросли, чрезвычайно далеко отстоящие в систематическом отношении от одноклеточной требуксии, которая является обычным партнером *Xanthoria* и *Lecanora* — водоросли с совершенно иным типом об-

мена веществ, — а именно нитчатые водоросли: *Trentepohlia* (из улотриковых) и *Vaucheria* (из сифоновых).

При использовании для синтеза *Xanthoria parietina* в качестве партнеров более близких родов водорослей результаты были более успешными. Так, Ланж (Lange de la Camp, 1933) в своих опытах вводила в культуру гриба *X. parietina* водоросли из родов *Coccomyxa* и *Stichococcus*. При культуре с водорослью *Coccomyxa* слоевище лишайника *X. parietina* почти не отличалось от нормального, образованного со своими собственными ему водорослями из рода *Trebouxia*. Менее удачные результаты были получены при культуре *X. parietina* с водорослью *Stichococcus* — клетки водоросли размещались в плектенхиме зачатка слоевища *X. parietina* неправильно и нормально развитый лишайник не образовывался.

При замене водоросли другой, генетически близкой к партнеру этого лишайника водорослью (*Trebouxia*), например, другим видом этого же рода, синтез лишайников удается легко и слоевище развивается нормально, как это доказано экспериментальными исследованиями Томаса (Thomas, 1939) по культивированию *Cladonia pyxidata*.

В природе один и тот же вид лишайника также нередко содержит разные виды водорослей. Так, Варен (Waren, 1920) показал, что *Xanthoria parietina* в Финляндии имеет партнером *Cystococcus* (т. е. *Trebouxia*) *xanthoriae*, а в Голландии — *Cystococcus* (т. е. *Trebouxia*) *minimus*, причем полученные в первом и во втором случае ксантории по внешнему виду нельзя отличить друг от друга.

Таким образом, указанные эксперименты и наблюдения в природе показали, что слоевище лишайника *Xanthoria parietina* может образовываться при следующих соединениях партнеров: 1) гриб *Xanthoria parietina* с *Trebouxia xanthoriae*, 2) гриб *X. parietina* с *T. minima*, 3) гриб *X. parietina* с *Trentepohlia*, 4) гриб *X. parietina* с *Coccomyxa*. Размножается лишайник *X. parietina* (кроме редких случаев вегетативного размножения) аскоспорами, которые принадлежат только его грибу. Можно ли, после всего этого говорить, что вид лишайника определяется грибом и водорослью? Конечно, нет. Кроме указанных выше данных Варена, можно было бы привести немало фактов, когда тот же самый вид лишайника в природных условиях содержит разные водоросли. Например, Форсселл (Forssell, 188В) отметил, что чешуйки *Pso-roma hypnorum* иногда вместо зеленых водорослей содержат *Nostoc*. Гарману (Harmand, 1913) приходилось находить в природных условиях слоевище *Lecanora atra* f. *subgrumosa*, в котором зеленую *Trebouxia* заменял *Nostoc*. Изучая апотеции *Caloplaca čerina*, Томас (Thomas, 1939) обнаружил в плектенхиме некоторых из них представителей не одного, а двух родов водорослей — *Trebouxia* и *Chlorella*. Интересно также, что прорастающие споры из этих апотециев при образовании слоевища в культурах оплетали оба вида водорослей, но оказывали предпочтение *Trebouxia*. Таким образом, микобионт *Caloplaca čerina* не является особенно строго специализированным паразитом.

Хорошим примером может быть также образование цефалодиев, в которых у лишайников, имеющих основным хозяином зеленую водоросль, имеется сохозяин (вторичный фикобионт) — синезеленая водоросль. При этом у *Placopsis gelida* в цефалодиях могут развиваться *Scytonema* либо *Nostoc*, у *Lecidea panaeola* — *Gloeocapsa* либо *Chroococcus*, а у близкой *L. elegans* могут одновременно встречаться представители этих родов. Что же касается видов *Pilophoron*, то в их цефалодиях совместно находятся виды *Gloeocapsa*, *Stigonema* и *Nostoc* (Forssell, 1885). Напомним также, что у *Solorina crocea* под зоной зеленых водорослей лежит слой синезеленых, который одни (Forssell, 1884; Moreau F. et Mme, 1921; Kaule, 1931) относят к «внутренним цефалодиям», а другие (Hue, 1911; Darbishire, 1933) рассматривают как вторую зону водорослей. У лишайника *Maronella laricina*, как правило, сосуществуют две различные водоросли (Steiner, 1957). Это подтверждает также Чермак-Весс (Tschermak-Woess, 1964) и Мозер-Роргофер (Moser-Rohrhofer, 1966). Еще более интересно положение рода *Campsocladium*, описанного Ламом (Lamb, 1956) из Нов. Гвинеи, в слоевище которого всегда одновременно сосуществуют зеленая водоросль *Chlorella* и синезеленая *Scytonema*. Обе они распределены по всему слоевищу, но первая более обильна в верхней части слоевища и конечных веточках, а *Scytonema* — в более нижних частях веточек.

Микобионт одного вида лишайника всегда отличается от микобионта всякого другого вида лишайника. С другой стороны, один и тот же вид водоросли почти всегда является фикобионтом также и других видов лишайников; так, *Trebouxia xanthoriae* — фикобионт *Lecanora subfuscata*, *Physcia ciliata*, *Ph. pulverulenta*, *Pseudevernia furfuracea*, *fiamalina fraxinea*, *Umbilicaria polyphylla*, *Xanthoria parietina* и др.; *Trentepohlia umbrina* — фикобионт *Arthonia astroidea*, *Chaenotheca Chlorella*, *Coenogonium lepreurii*, *Graphis scripta*, *Opegrapha atra* и др.

Данные многочисленных экспериментов и наблюдений позволяют сделать только один вывод: вид лишайника определяется грибом, который его образует. Следовательно, с систематической точки зрения лишайник является грибом; он захватывает

соответствующую ему по обмену веществ водоросль и использует ее как источник питания.

Что же касается обязательности и постоянства соединения в лишайнике гриба с водорослью, то они не являются неизменными. Наблюдения Мёллера (Möller, 1893) в природе показали, что гриб *Thelephora*, образующий базидиальный лишайник *Cora*, может освободиться от водоросли и жить самостоятельно как сапрофит. В определенных условиях он может снова соединиться с водорослью. Такое же нарушение симбиотических отношений наблюдается иногда и у сумчатых лишайников. Например, Тоблер (Tobler, 1925) наблюдал у одного из видов *Parmelia* освобождение гриба от водоросли и переход к паразитической жизни на хвое деревьев. В особо благоприятных условиях для развития водорослей они также могут освобождаться из слоевища лишайника, как это описали Данилов (1929) и Голлербах (1930) для *Leptogium isatschenkoi*, Еленкин (1922, 1936) для *Leptogium ramenskii*, Гейтлер (Geitler, 1933, 1934) для *Placynthium nigrum*. Все эти наблюдения свидетельствуют о том, что лишайники не представляют собой не только систематического, но и неизменного биологического единства. Условия симбиотической жизни не являются для партнеров лишайника оптимальными, а только удовлетворительными, и при лучших условиях, когда в окружающей среде для гриба есть легкодоступные необходимые питательные вещества, сложные симбиотические отношения могут нарушиться, и гриб перейдет к сапрофитному либо паразитическому способу существования. Экспериментально это было доказано Томасом (Thomas, 1939) в его опытах по синтезу лишайников и прорастанию соредиев в искусственных культурах.

Известна очень большая группа факультативных лишайников, которые раньше уже упоминались и которые в одних условиях содержат водоросли, а в других лишены их. В таких случаях положение формальных систематиков, которые отделяют лишайники от грибов по наличию водорослей в слоевище, выделяя первые в самостоятельную, хотя и близкую к грибам группу растений, становится безвыходным. Одних представителей того же самого вида факультативных лишайников формальные систематики должны отнести к грибам, других, содержащих водоросли, — к лишайникам. В качестве примера таких лишайников укажем *Leptosphaeria leucoplaca*, *Coniocybe pallida*.

Подобное же положение и с видами, у которых вначале развиваются водоросли, а позднее у старых растений они отсутствуют; таким видом, например, является *Calicium trabinellum*. Свободнее чувствуют себя формальные систематики в тех случаях, когда виды одной части рода содержат водоросли, а виды другой части их не имеют; это можно наблюдать, например, у родов *Arthopyrenia*, *Calicium*, *Chaenotheca*, *Arthonia*, *Mycoporium*, *Biatorella*. Для того чтобы выйти из крайне затруднительного положения, некоторые исследователи разделяют каждый такой род на два: один без водорослей, который относят к «настоящим» грибам, другой, с водорослями, относят к лишайникам. При этом чаще всего к названию уже ранее известного рода лишайника, прибавляют префикс Мусо-. Так, из рода *Calicium* выделен не содержащий водорослей род *Mycocalicium*, из рода *Arthonia* — род *Mycarthonia*, из *Arthothelium* — *Mycarthothelium*, из *Coniocybe* — *Mycococoniocybe* и т. д. Иногда образуют родовое название и иначе. Так, из рода *Calicium* выделены такие роды без водорослей, как *Caliciella*, *Embolidium Microcalicium*, *Strongyleuma*, из рода *Coniocybe* — *Roesleria*, из *Cyphelium* — *Acolium*, из *Stenocybe* — род *Stenocybella* и т. д.

Факультативные лишайники часто встречаются в порядках *Sphaeriales*, *Dothideales*, *Arthoniales* и *Caliciales*. В порядке *Sphaeriales* они известны у некоторых видов *Arthopyrenia*, *Lepthorhaphis*, *Leptosphaeria*, *Microthelia*. В порядке *Dothideales* факультативные лишайники встречаются в роде *Dermatina*. В порядке *Arthoniales* они отмечены в родах *Arthonia*, *Arthothelium*. В порядке *Caliciales* факультативные лишайники в большом числе видов известны в родах *Calicium*, *Coniocybe*, *Sphinctrina*, *Stenocybe*.

Что касается происхождения лишайников, то после работ Швенденера грибы должны быть признаны исходными формами для возникновения лишайников. Однако Италь обратил внимание на аналогичные факты в половом процессе сумчатых лишайников и красных водорослей, чем вызвал тенденцию поисков предков лишайников среди багрянков. Попытка обосновать происхождение лишайников от красных водорослей была сделана Черчем (Church, 1921). Несколько ранее Черч (Church, 1919) выдвинул гипотезу выхода на сушу высокообразованных водорослей, которые, по его мнению, дали начало листостебельным растениям. Эта гипотеза Черча совершенно фантастична и с экологической точки зрения недопустима (Зеров, 1951). Относительно лишайников Черч высказывает столь же необоснованные, надуманные, спекулятивные соображения: он заставляет красные водоросли оставить море, потерять свой хлорофилл и в процессе приспособления к условиям суши вступить в симбиоз с аэрофильными водорослями. Вся эта сложная, необоснованная, не подкрепленная соответствующими доказательствами гипотеза имела некоторый успех и до сих пор

поддерживается некоторыми лихенологами. Сторонники этой гипотезы ищут ее подтверждения в строении сумок у грибов (Chadefaud, 1942) и лишайников (Magne, 1946). Эти исследователи показали, что структура верхушки аска, а именно описанный ими сложный апикальный аппарат, регулирующий раскрытие сумки, очень близок к перисинаптическому кольцу в оболочках клеток красных водорослей. Однако эти особенности сумок свидетельствуют только о некоторых сходных чертах строения у клеток красных водорослей и сумок грибов.

Сравнительно-морфологическое и систематическое изучение лишайников приводит к обнаружению тесных связей между ними и определенными группами несимбиотических грибов. Оно показывает, что группа лишайников не представляет собой одну непрерывную линию развития. Основные, наиболее консервативные в отношении развития и важные для выяснения генетических связей особенности лишайников — характер их плодоношений, сумок и спор — с уверенностью позволяют отнести многие семейства лишайников к соответствующим разделам грибов, к установленным в системе грибов порядкам. Из низших грибов известен один лишайник из класса *Phycomycetes*, растущий на почве в равнинах Центр. Европы. Это *Geosiphon pyriforme*, систематическое положение которого еще неясно, так как неизвестно его плодоношение. Все известные сумчатые лишайники принадлежат к грибам из класса *Ascomycetes* (*Eutunicatae*).

Из базидиальных грибов только роды *Thelephora*, *Omphalina*, *Lentaria*, *C.lavulinopsis*, образуют лишайники — роды *Cora*, *Dictyonema*, *Laudaiea*, *Omphalina*, *Lentaria*, *Botrydina*, *Clavulinopsis*.

Систематическое положение лишайников, изучение филогенетических связей некоторых из разделов, выяснение основных направлений эволюции в этой группе растений, изучение онтогенеза некоторых родов привлекало к себе большое внимание. Попытки выяснить все эти вопросы несомненно приблизили нас к пониманию главных направлений эволюции лишайников и привели к построению отдельных надежно обоснованных филогенетических звеньев системы. Однако возникшие в процессе исследований новые проблемы и накопление принципиально новой информации, казалось бы, чрезвычайно обширной, но вместе с тем совершенно недостаточной для решения возникших задач, породили столь спорную интерпретацию полученных фактов, что даже те вопросы систематики, которые представлялись близкими к разрешению, требуют сейчас дополнительных и новых систематических и морфологических исследований.

На ранних этапах этих исследований наиболее настойчивыми и многочисленными были попытки в области систематизации лишайников. Вначале часто противоречивые со временем эти систематические поиски становились все более определенными. Путем длительных исследований, продолженных и развитых рядом авторов, нащупывались некоторые систематические звенья, объединенные большим, иногда только мнимым морфологическим сходством, наряду с такими, которые впоследствии оказывались действительно близкими, объединенными генетической общностью. В дальнейшем все более важные, несомненно организационные признаки использовались в качестве критериев систем, и последние все убедительнее отражали естественные ряды развития.

Необходимость в классификации лишайников появилась тогда, когда лишайники были выделены в самостоятельное звено растительного мира с установлением ряда видов.

В лихенологии трудно точно отметить работу, положившую начало истории развития систематической мысли. Процесс упрощенной классификации намечается с середины XVI в. в работах Корда, Табернемонтана, затем в работах начала XVII в. и без существенных изменений продолжается почти до конца XVII в. и только в 90-х годах XVII в. в трудах Турнефора и Морисона, располагавших значительным числом видов, можно указать хотя и упрощенные, но более глубокие классификационные тенденции. Особенно отчетливо классификация проведена у Морисона, распределившего в 5 секциях приводимые им 53 вида лишайников, которые он относил к предложенному им роду *Muscofungus*. Секции были установлены Морисоном по внешнему виду слоевища и по характеру его роста (свисающие с деревьев, поднимающиеся с земли).

В работе Турнефора (Tournefort, 1700) лишайники впервые помещены в общую систему растительного мира, где они значатся в 16-м классе под названием рода «III. *Lichen*».

По-видимому, Мичели (Michelius, 1729) создал первую необычайно информативную для своего времени классификацию лишайников, охватывающую 314 видов, построенную на большом числе различных и важных групп признаков, которые учи-

тывают особенности плодоношений, отличия в форме и развитии слоевища, его консистенции и пр. Лишайники были размещены в 38 порядках, не имеющих названий и обозначенных цифрами.

Нельзя не упомянуть трудов Диллепа, из которых наиболее важным является «История мхов», под которыми он понимал также и лишайники (Dillenius, 1740). Он устанавливает интересную, сложную для своего времени классификацию, в которой свыше 200 видов лишайников распределены в трех родах: *Usnea* (род, по-видимому, им впервые описанный), *Coralloides* и *Lichenoides*. Каждый род очень точно охарактеризован признаками, касающимися слоевища и относящимися к плодоношениям. Это позволило создать стройную систему, включающую свисающие, кустистые, накипные, листоватые до умбшкратных форм. Роды подразделяются на порядки, эти в свою очередь на серии, а последние на разделы (*divisio*).

Опуская ряд классификаций, отметим, что Линней, который с некоторым презрением относился к лишайникам, называя их «rustic! pauperum» («беднейшие простак», «деревенские бедняки»), привел в «Species Plantarum» (Linnaeus, 1753) 80 видов этой группы, распределив их в 7 секциях, выделенных на основании особенностей слоевищ, а также плодоношений: лепрозные бугорчатые, лепрозные блюдцевые, черепитчатые, листоватые, кожистые, кубкопосые, нитчатые (*Leprosol tuberculati*, *Leprosol scutellati*, *Imbricati*, *Foliacei*, *Coriacei*, *Scyphuliferi*, *Filamentosi*).

Спустя 14 лет Линней (Linnaeus, 1767) обогащает свою классификацию еще двумя секциями: пупочными (*Umbilicati*) и кустистыми (*Fruticulosi*). В трудах Линнея лишайники, как и другие растения, получили бинарную номенклатуру. Многочисленные ботаники, современники Линнея, приняли классификацию его полностью или с небольшими изменениями и дополнениями по тому же типу (Крантц, Вейс, Неккер, Гагеп и др.).

Вебер вначале также следовал классификации Линнея, но позднее в работе Виггера (Wiggers, 1780) он объединил лишайники в 9-й порядок *Aspidoferae*, поместив его в 24-й класс, *Cryptogamia*, своей системы. Здесь он выделяет новые роды: *Verrucaria* (в современном понимании — смесь разных родов — *Graphis*, *Rhizocarpon*, *Lecidea*, *Ochrolechia*, позднее обособленных другими авторами в качестве самостоятельных), *Tubercularia*, *Sphaerocephalum* и принимает некоторые описанные уже Дж. Гиллем.

Персоон (Persoon, 1794) в своей системе размещает лишайники не только по родам, но и по семействам. Все лишайники охвачены тремя семействами, различающимися по особенностям плодоношений: первое семейство отличается плодоношениями на ножках, второе — полушаровидными полуоткрытыми или блюдцевидными плодоношениями и третье — почти шаровидными закрытыми плодоношениями. К этому семейству, кроме *Sphaerophorus*, *Endocarpon*, *Verrucaria* и др., Персоон под общим родовым названием *Opegrapha*, предложенным до него Гумбольдтом, отнес различные виды с лиреллами, т. е. включая также *Graphis*. Роды в пределах семейств различаются по более второстепенным особенностям плодоношений, по признакам, связанным со слоевищем и иногда (редко) по экологии. Они хорошо очерчены автором и только род *Lichen* остается крайне недифференцированным, включающим самые разнородные формы.

Громадное значение для развития не только систематики лишайников, но и всей лихенологии имели труды блестящего, шведского лихенолога Ахагшуса, которого часто называют «отцом лихенологии». В первых своих работах он следовал Линнею, но уже вскоре (Ахгвртэ, 1788) — 115 делил известное ему огромное по тому времени число видов (536) — на основании тонкого изучения строения плодоношения, его положения на слоевище, особенностей диска, характера его края, собственного или слоевищного (акцессорного, по терминологии Ахариуса), наличия спор — на три группы (не определяя их таксономического значения), включающие многочисленные роды. Близкой, но еще более разработанной и дифференцированной является последняя из его трех систем лишайников, в которой Ахариус (Acharius, 1814) расчленяет лишайники на три класса: *Idiothalamini*, *Coenothalami* и *Homothalami*. К первому относятся лишайники с апотециями, полностью отличающимися от слоевища по своим плектенхимам (состоящие «из собственной отличной от слоевища субстанции») и по цвету. К нему были отнесены *Lecidea*, *Arthonia*, *Umbilicaria*, *Gyalecta*, *Opegrapha*, *Dermatocarpon* и др. Ко второму классу относились лишайники с апотециями, отчасти имеющие общие со слоевищем плектенхимы (отчасти образованные «из субстанции слоевища»). К этому классу относятся имеющие слоевищный край *Thelotrema*, *Urceolaria* (= *Diploschistes*), *Lecanora* (которая у Ахариуса включала *Rinodina*, *Caloplaca*, *Placolecnora*), *Candelaria*, *Parmelia* и др. К классу *Homothalami* были отнесены лишайники, апотеции которых одноцветны со слоевищем и состоят из плектенхим, полностью соответствующих таковым слоевища («образованы полностью из коровых и сердцевинных субстанций слоевища»). К этому классу причисляются *Alectoria*, *Ramalina*, *Cornicularia*, *Usnea*, *Collema* (включавшая у Ахариуса также *Leptogium*)

Классы Ахариус делит на порядки по менее значительным особенностям плодоношений, а иногда также и слоевища. Порядки, как мы уже видели, охватывают много родов. Ахариус создал основу морфологии лишайников, послужившую базой для всех последующих исследований по морфологии и анатомии этой группы и ввел в лишайнологию целый ряд новых понятий, многие из которых сохранили свое значение до настоящего времени.

Самая ранняя система Э. Фриза (Fries, 1821), созданная по типу систем Ахариуса, отличается оригинальным "обособлением" систематических групп и открывает новые направления в классификации лишайников. Уже в этой работе Фриз обращает внимание на кониокарпные лишайники и выделяет их в числе 4 главных групп своей системы, для которых еще не указывает таксономической категории.

Эту группу в первой из систем он очень удачно называет *Mazediati*, позднее *Coniothalami*. Она полностью сохранилась в современных системах, но обособляется как порядок *Caliciales* или как подпорядок *Coniocarpineae* (Zahlbruckner, 1907, 1926). В позднейшем своем труде Фриз (Fries, 1831) несколько понижает таксономическое значение *Coniothalami* и приводит их как 4-ю трибу *Calicieae*. В последней его системе (Fries, 1846) эта своеобразная группа выделена как субсерия *Calicieae*, но надо пояснить, что в качестве субсерий Фриз отмечает здесь и такие крупные основные систематические комплексы, как *Parmeliaceae*, *Lecidineae*, *Graphideae*.

Свидетельством замечательного систематического таланта Э. Фриза служит также обособление в его ранних системах группы — *Gasterothalami*, которая охватывает формы с закрытыми плодоношениями. Сюда же включены и сферофоровые, которые, учитывая объем знания того времени (когда не были известны роды этого семейства с открытым плодоношением, а плодовые тела сферофоров казались закрытыми), должны были найти свое место среди *Gasterothalami*. Мысль о необходимости выделения закрытоплодных лишайников, правда, уже висела в воздухе. Она была подготовлена трудами Персоона (Persoon, 1794), который последнее из трех семейств своей системы лишайников (без наименования) отвел закрытоплодным, хотя фактически в нем же размещены и такие роды, как *Opegrapha*, *Variolaria*, *Lepora*. Что касается несимбиотических грибов, то Персоон несколько позднее, в своем знаменитом «Synopsis Methodica Fungorum» использует признак открытого или закрытого плодового тела в качестве главного при разграничении двух установленных им классов: *Angiocarpi* (с закрытым плодоношением) и *Gymnocarpi* (с открытым плодоношением, обнажающим гимений). Идея Персоона о необходимости выделения закрытоплодных была принята и Люпеманном (Lühnemann, 1809), также установившим в своей системе 9-й класс *Angiocarpa*, затем (после работ Фриза, но гораздо менее удачно) Эшвейлером (Eschweiler, 1824), распределившим их между тремя не связанными между собой когортами: *Verrucariae*, *Trypetheliaceae* и *Dermatocarpeae*. Когорты эти только по названию можно отнести к объединяющим закрытоплодные лишайники, так как они включают главным образом (кроме нескольких закрытоплодных) роды с открытыми плодовыми телами. Более четко начинают выделяться закрытоплодные лишь после работ Фриза, а также Мейера (Meyer, 1825), который установил закрытоплодные лишайники как отдельный порядок *Myelocarpi*, чем справедливо поднял его таксономическое значение. В труде Э. Фриза (Fries, 1825) лишайники делятся на две основные большие группы (когорты) — *Lichenes* и *Byssaceae*. Первая когорта — *Lichenes*, разделена на четыре порядка: 1) *Hymenothalami*, куда входят лишайники, образующие открытые апотеции, 2) *Gasterothalami* — формы с всегда закрытыми плодоношениями, 3) *Idiothalami* — формы, образующие апотеции сначала закрытый, а затем с разрывающейся стенкой, 4) *Coniothalami* — формы с плодоношением, преимущественно образующим мазедпй. Три первые порядка делятся на ряд триб.

Когорта *Byssaceae* включает 4 трибы, охватывающие некоторые гомеомерные, нитчатые и базидиальные формы.

Представления Фриза о морфологии плодоношений были далеко еще не достаточными, чтобы провести дальнейшую систематическую дифференциацию и дать более четко разграниченные разделы.

В большом труде, посвященном лишайникам Европы, Фриз (Fries, 1831) отходит от ахариевского метода разграничения основных групп. Он делит лишайники на два порядка *Gymnocarpi* (с открытыми, образующими диск апотециями) и *Angiocarpi* (с закрытыми плодоношениями, продырявленными выводным отверстием и содержащими шаровидное ядро с сумками). Этот последний порядок здесь полностью заменяет порядок *Gasterothalami* ранних систем Фриза. В нем остается то же систематическое содержание, но несколько расширенное за счет включения рода *Perlusaria*. Порядки делятся на трибы, последние — на очень обширные роды, большинство из которых в настоящее время разделены на целую серию родов.

В последнем систематическом обобщении, посвященном флоре Скандинавии, Фриз (Fries, 1846) не развивает принципиально новых систематических положений. Он только несколько изменяет названия основных таксономических разделов. По-

СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ ЛИШАЙНИКОВ

прежнему он различает две главные группы (называемые здесь семействами) — *Lichenes* и *Byssaceae*. Сем. *Lichenes*, как и в предыдущем своем труде, он делит на две группы («серии»): 1) *Diceiferi* (заимствуя, очевидно, это название у Шрадера, Ахариуса и Вальброта с небольшим изменением), или *Gymnocarpi* и 2) — *Nucleiferi*, или *Angiocarpi*.

Сем. *Byssaceae* он разделяет на три раздела, не обозначая их таксономической категории: 1) *Collemae* (охватывает коллемовые, кустистую *Lichina* и водоросль *Nostoc*), 2) *Coenogoniae*, содержащий один карликовокустистый род *Thermutis*, который в современных системах мы относим к *Ephebeaceae*, и 3) *Byssaeae*, включающий нитчатые *Ephebe*, *Racodium* и *Byssus*, т. е. в современном понимании — нитчатую водоросль *Trentepohlia*.

Вальрот (Wallroth, 1831) в своей системе принимает деление лишайников на группы, которые используются и в современных системах. Так, он установил порядок: *Pyrenocymatii*, т. е. пиренокарпные, *Discocymatii* — дискокарпные, *Coniocymatii* — кониокарпные. Первый порядок, кроме действительно пиренолихенов, включает также род *Thelotrema*. Этот порядок у Вальброта наиболее четко ограничен. Порядок *Discocymatii* делится на две большие группы без указания их таксономической категории: 1) *Lirati*, т. е. лишайники с плодоношением типа лирелл, как у графидо-вых, артониевых; кроме того, он относит сюда также и умбиликариевые, причем отмечает различные типы их апотециев; 2) *Tornati* — с округлыми или чечевичеобразными апотециями. Группа *Tornati* далее подразделяется по характеру размещения водорослей на группы *Heteromerici* — с гетеромерными слоевищами, к которым относится подавляющее большинство дисколихенов, и на *Homoeomerici* — с гомеомерными слоевищами. Эти группы дифференцируются по более мелким признакам на множество подчиненных групп. Как большое достижение этой системы отметим, что последний порядок, *Coniocymatii*, совершенно точно ограничен и включает также и сферофоровые, которые еще долгое время после работы Вальброта (в системах Линка, Эндлихера, Фриза, Рейхенбаха, Рабенгорста, Монтаня, Флотова, Кербера и др.) будут занимать далекие от *Caliciales* (т. е. от кониокарповых) места. В этом отношении исключение составляют системы Рейхенбаха, Рабенгорста, где в группе *Craterosporae* (соответствующей кониокарповым) вместе с калициевыми помещен также и сферофорон. Наконец, в системах Нюландера (Nylander, 1854, 1855) триба *Calicioideae* и триба *Sphaerophoreae* объединены единой серией *Coniophoreae*. В последней системе Нюландера (Nylander, 1861) установлена серия *Epiconioidei*, которая охватывает трибы *Caliciei* и *Sphaerophorei*. Эта концепция, несколько измененная внешне, но не по существу, сохранилась до настоящего времени.

Флотов (Koeber, 1848), а позднее и Кербер (Koeber, 1855, 1865) главные признаки ищут в строении слоевища. Особенности плодоношений используются ими как дополнительные данные. Флотов, а также и Кербер в качестве основных признаков принимают вальботовские анатомические группы для деления всех лишайников на две большие серии: *Lichenes heteromerici* и *L. homoeomerici*. Первая серия у Флотова далее делится на порядки по Фризу — *Gymnocarpi* и *Angiocarpi*. В каждом из порядков различаются три подпорядка, установленных Кербером: 1) *Acroblasti* (кустистые), 2) *Amphiblasti* (листоватые) и 3) *Acramphiblasti* (накипные). Каждый из подпорядков содержит трибы, примерно соответствующие по объему современным семействам. Например, в подпорядке *Acroblasti* имеются трибы *Usneaceae*, *Cladoniaceae*, *Ramalinae*. Вторая серия — *Lichenes homoeomerici* разделена непосредственно на три трибы (по Монтаню): *Lichineae*, *Collemaeae*, *Coenogoniaeae*.

Шерер (Schaeerer, 1850) учитывает для разграничения классов признаки, относящиеся к плодовым телам, а для подчиненных таксономических категорий и морфологические особенности слоевища. В основном его система, очень сходная с системой Э. Фриза (Fries, 1831), различает у лишайников три класса: 1) *Lichenes discoidei* с открытыми плодоношениями — соответствует порядку с таким же названием в системе Ахариуса (Acharius, 1814), — с 9 порядками, начиная с *Usneacei*, *Cornicularii* (охватывающий далекие друг от друга роды кустистых лишайников) и кончая порядками листоватых и накипных форм — пармелиевых, леканоровых, лецидиевых и графидо-вых. 2) *Lichenes capitati*, обычно с плодовыми телами на ножках, охватывающий 3 порядка: *Calicioidei*, *Sphaerophorei* и *Cladoniacei*. Сферофоровые обособлены в монотипный порядок и отнесены вместе с порядком *Calicioidei* ко второму классу. 3) *Lichenes verrucarioidei* с замкнутыми шаровидными или полушаровидными плодоношениями, содержит 3 порядка: *Verrucarii*, *Pertusarii*, *Endocarpei*. В дополнении приведены имперфектные лишайники, плодоношение которых неизвестно, а также гомеомерные лишайники. Отметим, что хотя в противоположность многим предыдущим системам порядок *Pertusarii* ошибочно помещен в класс веррукариевых при наличии класса дискоидных лишайников, он занимает обособленное от порядка веррукариевых положение и включает только такие формы дискоидного типа, как *Thelotrema*, *Chiodecton* и *Pertusaria*.

Начиная с исследований флорентийского профессора Де Нотариса микроскопические признаки (тонкое строение органов, особенности плектенхим и споры) все чаще учитываются систематиками-лихенологами. Де Нотарис сделал очень много для изучения вегетативных и репродуктивных органов лишайников, а также (вместе с Цезати) для создания классификации пиреномицетов Италии. В отличие от своих предшественников в своих работах он широко использовал уже достаточно усовершенствованный к этому времени микроскоп. Изучая строение апотециев, он обратил внимание на различия и вместе с тем на постоянство характера спор у представителей разных групп. Это убедило его в большом значении формы, септации спор, толщины их оболочек, особенностей ее утолщений, окраски как одних из самых важных признаков для характеристики крупных таксономических групп и видов. Де Нотарис (De Notaris, 1846) ограничился публикацией относительно небольшой работы, представлявшей отрывки из его исследований, результаты которых полностью так и не были опубликованы. Идеи Де Нотариса были подхвачены многими его современниками в разных странах — Массалонго, Норманом (микроскопические исследования которого позволили ему открыть интересную группу лишайников — *Moriolaceae* и др.), Кербером, Маддом и др. Благодаря работам этих лихенологов использование данных микроскопического исследования вскоре стало почти обязательным в работах по лишеносистематике.

Обработка крупных коллекций лишайников убедила Массалонго в правильности более узкого понимания родов. Это привело к описанию им громадного количества новых родов, многие из которых выдержали испытание временем. Система Массалонго (Massalongo, 1855), к сожалению, не была полностью опубликована и закончена, и лишь после смерти автора отдельные разделы были сведены и дополнены Кремпельгубером (Krempelhuber, 1869). Поэтому ограничимся указанием главных разделов его системы. Массалонго различает 6 серий основных групп — в системе лишайников: 1) *Phycolichenes*, охватывающая слизистые лишайники с синезелеными водорослями; 2) *Gnesiolichenes*, с округлыми в очертании апотециями, главным образом с зелеными водорослями; 3) *Hysterolichenes* с вытянутыми, черточковидными звездчатыми апотециями, с водорослями *Trentepohlia* или с другими зелеными водорослями; 4) *Mycolichenes*, охватывающая лишайники, образующие мазедий; 5) *Pseudolichenes*, включающая грибов паразитов лишайников и парасимбионтов; 6) *Apateolichenes*, содержащая имперфектные лишайники, не образующие плодоношений, часто соредиезные и изидиезные либо формирующие только пикнидии. В первой, второй и пятой сериях различаются, как это мы видели и в некоторых предыдущих системах, группы *Gymnocarpi* с открытыми плодоношениями и *Angiocarpi* с закрытыми плодовыми телами типа перитециев. Следующей ступенью таксономической дифференциации указываются порядки, а затем трибы.

В противоположность давно сложившимся у лихенологов взглядам Кербер, как и Массалонго, понимал роды как узко ограниченные таксоны. Это сближает его представления с современными. Многие из установленных Кербером родов и в настоящее время принимаются систематиками в определенном им объеме. Главным критерием в дифференциации главнейших таксонов системы — серий Кербер считает характер расположения водорослей в слоевище (по Вальроту). Соответственно с этим лишайники в системе образуют две серии: 1) *Lichenes heteromerici*, с ясно ограниченной зоной водорослей в слоевище; серия включает основную массу лишайников; 2) *L. homoeomerici*, с водорослями, расположенными в слоевище без определенного порядка; серия по объему несравненно меньшая. Следующая дивергенция таксонов определяется формой слоевища. Первая серия включает три порядка: *Lichenes thamnoblástii* (кустистые лишайники), *L. phylloblastii* (листоватые лишайники) и *L. kryoblástii* (накипные лишайники). Каждый из порядков подразделяется на группы (без обозначения категории таксона): *Gymnocarpi* и *Angiocarpi*. В позднейшем труде Кербера (Коебег, 1865) аналогичные группы названы *Discocarpi* и *Pyrenocarpi*. Группы образованы семействами. Вторая серия, *Lichenes homoeomerici* включает два порядка: *L. gelatinosi* и *L. byssacei*, охватывающий гомеомерные нитчатые и кустистые формы. В дополнении приведены грибные паразиты лишайников — *Pseudolichenes*, в которых также различаются группы *Discocarpi* и *Pyrenocarpi*.

Нюландер, один из блестящих лихенологов XIX в., в своей системе исходил из формы и структуры слоевища и плодоношения, учитывая также особенности водорослей, которые в те годы считались еще органами размножения лишайников. Не дооценивая нового направления в систематике лишайников, рассматривавшего споры как один из важнейших таксономических признаков, Нюландер в противоположность всем предыдущим ученым придавал преувеличенное значение пикноконидиям, большее, нежели аскоспорам, которые, по его мнению, могли быть использованными с успехом только в качестве видового критерия. В настоящее время переоценивает роль пикноконидий в систематике лишайников Шуази (Choisy, 1949 — 1954, 1962), выделяющий по этому признаку в своей своеобразной системе обширные порядки: *Pleuropusco-*

conidiales (охватывающий *Stereocaulon*, *Parmeliales* и др.), *Acropycnoconidiales* (содержащий *Lecanoraceae*, *Lecideaceae* и др.) и т. д.

Рассматривая лишайники как самостоятельный класс низших растений (крипто-Гамов), Нюландер ясно видел связь лишайников, с одной стороны, с водорослями, а с другой — с грибами. Не вкладывая в эту связь в тот додарвиновский период идеи родственности, Нюландер, как и многие его современники и ближайшие предшественники, рассматривал ее как проявление постепенного усложнения организмов, перехода от более простых форм к более сложным. Он пытался отразить эту связь в естественной системе лишайников — одной из самых ранних своих работ (Nylander, 1854). Система эта начиналась с форм, в которых связь с водорослями проявляется наиболее отчетливо — со слизистых лишайников и заканчивалась формами с наименее развитым слоевищем, а потому, как полагал Нюландер, наиболее близкими к свободноживущим грибам, а именно к нелихенизированным пиреномицетам.

Позднейшая переработка Нюландером своей системы сказалась только на более мелких таксонах; основные ее черты никогда не были им изменены. Система Нюландера была широко принята его современниками, причем французские лихенологи пользовались ею еще в начале настоящего столетия. В этой системе высшим таксоном является класс, затем семейство, за которыми следуют серия, затем триба, род и вид. В первом очерке системы (Nylander, 1854) ее автор различает в классе лишайников четыре семейства: 1) *Lichinaceae*, 2) *Collemaecae*, 3) *Myriangiaceae*, 4) *Lichenaceae*, которое является самым крупным по объему, охватывая наибольшую часть лишайников. Сем. *Lichenaceae* дифференцируется на 6 серий: 1) *Coniophoreae*, включающее калициальные лишайники и сферофоровые, 2) *Cladonioideae*, 3) *Intricatae*, 4) *Phylloideae*, 5) *Placodei*, 6) *Nucleiferae*, охватывающее пиренокарпные лишайники и *Pertusaria*, но уже здесь нет *Thelotrema*. Включение сферофоровых вместе с калициальными в одну серию *Coniophoreae* говорит о большой проницательности Нюландера как систематика, так как все его современники и большинство предшественников, увлеченные своеобразием формы слоевища и внешнего оформления апотеция, окруженного слоевищным покрывалом, не увидели в сферофоре образования мазедия. Исключение составляли основоположник выделения группы *Mazediati* — Э. Фриз (впрочем, и он через четыре года, в 1825 г., отказался от своего взгляда и отнес сферофор к апгиокарпным лишайникам) и такие лихенологи, как Мейер (Meuer, 1825) и Вальрот (Wallroth, 1831), которые правильно оценили сущность и однотипность плодового тела калициевых и сферофора. Во втором очерке системы лишайников, опубликованной в следующем году, Нюландер (Nylander, 1855) вводит новый таксон — субтрибу, значительно увеличивает число рассматриваемых им родов, присоединяет род *Cornicularia* к *Cetraria* и потому отказывается от трибы *Cornicularieae* в серии *Phylloides*. Далее он значительно расчленяет трибу *Lecanoreae* на субтрибы, обособление которых полностью оправдывается (эту трибу следовало дифференцировать еще сильнее и выделить эти таксоны в качестве отдельных триб, что было сделано уже лихенологами конца XIX — первой четверти XX в.). Серия *Nucleiferae* (системы 1854 г.) переименована здесь в серию *Pyrenodei*. Присоединено сем. *Lichinaceae* к *Collemaecae*, и получившееся новое сем. *Collemaeci* разбито на две трибы — *Lichinei* и *Collemei*. Таким образом, класс лишайников содержит три семейства — *Collemaeci*, *Myriangiacei*, *Lichenacei*. Те же три семейства остаются и в последней системе Нюландера (Nylander, 1861), которая, кроме некоторых номенклатурных изменений, ничем другим не отличается от его первых двух систем. Так, серия *Coniophorei* в последней системе переименована в *Epiconioidi*, сохраняя то же содержание. В серию *Phylloidei* добавлена четвертая триба *Puxinei*. Прежняя триба *Lecidinei* переименована в трибу *Lecideei*, а серия *Pyrenodei* — в серию *Pyrenocarpei*.

Система Т. Фриза (Fries, 1861) принципиально мало отличается от таковой Э. Фриза (1831), но более развернута и учитывает некоторые данные Нюландера (систем 1854 и 1855 гг.), и, вероятно, потому сем. *Sphaerophorei* и *Caliciei* стоят рядом в серии *Coniocarpi*. Е. ольним шагом назад в системе Т. Фриза является перемещение подсем. *Pertusariei* в сем. *Verrucariei-fmo* после того, как оно было отнесено Нюландером (1855) к трибе *Lecanorei*.

Мюллер Аргавский (Müller, 1862) в противоположность Нюландеру полагал, что основные группы лишайников составляют довольно обособленные, но параллельные ряды: *Epiconiaceae*, *Eulichenes* и *Collemaecae*, обозначаемые им как подсемейства. Следующими, более низкими категориями его систем являются серии, затем разделы (divisions) трибы и роды. Подсемейство *Epiconiaceae* соответствует серии *Epiconioidi* Нюландера (1861). Подсем. *Eulichenes* включает в себя все остальные лишайники, кроме слизистых из подсем. *Collemaecae*. Подсем. *Eulichenes* делится на три серии: *Capitulariae*, *Discocarpeae* и *Verrucarioideae*. Серия *Capitulariae* непосредственно включает трибы *Cladonieae* и *Vaeomycaceae*, т. е. более четко ограничена, чем *Lichenes capitati* Шерера (Schaerer, 1850). Для громадной серии *Discocarpeae* Мюллер принимает три раздела (дивизии), установленные Кербером: *Thamnoblatae* (кустистые), *Phylloblastae*

(листоватые), *Kryoblastae* (накипные). Таким образом, все пиренокарпные формы выделены у него в серию *Verrucarioideae*, подобно тому как у Нюландера (1861) выделена одна серия *Pyrenocarpei*, что утвердилось и сохранилось до настоящего времени.

Подсем. *Collemaeae* состоит из трех триб: *Omphalarieae*, *Leptogiaeae* и *Collemaeae*.

Лишевологи последующих лет в своих работах пользовались системой Нюландера либо, значительно реже, системой Фриза.

В США появилась работа Тукермана (Tuckerman, 1882), система которого в своей основе повторяет систему Э. Фриза (Fries, 1846), но значительно более расчленена и модернизирована. Она также делит лишайники на две основные группы: обширную серию *Gymnocarpi* и небольшую серию *Angiocarpi*. Первая серия подразделяется на 4 трибы: *Parmeliaceae*, *Lecideaceae*, *Graphidaceae* и *Caliciaceae*, т. е. полностью и в той же последовательности повторяет систему Э. Фриза. В отличие от нее каждая из триб у Тукермана состоит из нескольких четко ограниченных семейств, хотя многие из них все еще остаются гетерогенными, включающими формы, более близкие морфологически, а нередко и систематически. В трибу *Parmeliaceae*, например, входят сем. *Usnei*, *Parmeliellae*, *Umbilicariellae*, *Peltigereae*, *Pannariellae*, *Collemaeae* и *Lecanoreae*.

Хорошо у него разработана вторая серия — *Angiocarpi*, включающая действительно только пиренокарпные формы.

Характеру водорослей и размещению их в слоевище Тукерман только в редких случаях придает значение систематических критериев.

Недостатков в системе Тукермана много. Отметим прежде всего неоправданное положение роччелл среди уснеевых; систематический разнобой в семействе пармелиевых, куда отнесены, кроме *Parmelia*, также *Teloschistes*, *Physcia*, *Pygmaea* и др.; размещение сем. *Goenossioniae* и пр. Во всех указанных случаях и во многих других сказывается влияние систем Нюландера.

С появлением работ известного финского лишайника Вайнио, прежде всего его труда по филогении кладоний (Vainio, 1880), напечатанном на финском языке, а затем труда о бразильских лишайниках (Vainio, 1890), в лишайниковой систематике впервые начинают сильно чувствоваться эволюционные ижи. В своих представлениях о главных линиях развития лишайников он всегда исходил из характера плодоншения. Вайнио обосновывает это и указывает, что характер роста не может быть критерием эволюции лишайников, поскольку одни и те же формы роста встречаются как в наиболее далеких, друг от друга группах, так и в пределах одного и того же рода. Однако он отдавал должное изменениям слоевища, как показателю эволюции в пределах более мелких звеньев различных линий развития.

Развитие лишайников представлялось Вайнио как ряд независимых линий ствола *Ascomycota*, охватывающего свободноживущие и лишайниковые грибы. Система его построена по довольно распространенному в конце XIX в. восходящему типу, т. е. развитие изучаемой группы надо проследить по ней снизу вверх. Это дало нам повод ошибочно заподозрить Вайнио в том, что он видит эволюцию лишайников в развитии простейших форм из сложных (Окснер, 1956). Лишайники в системе Вайнио делятся на две главные группы по характеру плодоншения: *Gymnocarpeae* с открытым и *Pyrenocarpeae* с закрытым плодоншением. Таксономической категории этих групп Вайнио не указывает. *Gymnocarpeae* развиваются в трех направлениях: одно дает группу *Discolichenes* с плодовыми телами, имеющими округлый диск и не образующими мазедия, другое — группу *Graphideae* с плодовыми телами типа лирелл и третье — *Coniocarpeae* с плодовыми телами шаровидными или в виде округлого диска, образующими мазедий. *Coniocarpeae* по Вайнио, как и по многим его предшественникам, представлены более примитивной трибой *Calicieae* и трибой *Sphaerophoreae* с более продвинутыми формами. *Graphideae*, по Вайнио, являются единой однообразной группой, не делящейся далее на трибы. *Cyclocarpeae* делятся на многочисленные трибы, хорошо отграниченные и отображающие несколько обособленных направлений в развитии лишайников. Однообразную в систематическом отношении группу составляют, по Вайнио, и *Pyrenolichenes*, в которой он различает только роды, в более поздней системе (Vainio, 1921) он разделяет ее на три трибы и 12 субтриб.

В виде дополнения к системе приводятся имперфектные лишайники (часть которых в последние годы определена как базидиолихены).

Базидиальных лишайников Вайнио не признавал и относил их к несовершенным лишайникам, не имеющим плодоншений.

Таким образом, система Вайнио снизу начинается пиренокарпными лишайниками и заканчивается в своей верхней части высокоорганизованными формами, такими как *Umbilicariaceae* (у него *Gyrophoreae*), *Parmeliaceae* (*Parmeliaceae*), *Roccellaceae* (*Roccellaceae*).

В дальнейших трудах Вайнио не внес каких-либо принципиальных изменений в свою систему (Vainio, 1899), но, разрабатывая пиренолихены Финляндии (Vainio, 1921), он расчленил их, разбив на три трибы — *Sphaeriaceae*, *Microthyriaceae* и *Perisporiaceae*, уже широко принятые в микологии как порядки.

Названия многих подпорядков (у Вайнио они имеют значение подсемейств) неправильны, так как в отношении их не соблюдено современное правило типификации, — они образованы не от типового рода.

Близкие взгляды к концепции Вайнио высказывал и Рейнке (Reinke, 1894—1893), который также делит группу лишайников на три подкласса: *Coniocarpi*, *Discocarpi* и *Pyrenocarpi*, но более четко отмечает основные линии развития. Так, для дискокарпных лишайников он устанавливает четыре порядка, указывающих направление эволюции: 1) *Grammophon* (сем. *Graphidacei* и *Xylographacei*); 2) *Lecideales* (сем. *Gyalectacei*, *Lecideacei*, *Umbilicariacei* и *Cladoniacei*); 3) *Parmeliales* (сем. *Urceolariacei* (= *Diploschistaceae*) *Pertusariacei*, *Parmeliacei*, *Physciacei*, *Teloschistacei* и *Acarosporacei*); 4) *Cyanophili* (сем. *Lichinacei*, *Ephelacei*, *Pannariacei*, *Stictacei*, *Peltigeracei*, *Collemaei* и *Omphalariacei*). Однако он нарушает филогенетический принцип построения системы для одной боковой эволюционной ветви, разнородной и полифилетической, устанавливая группу *Cyanophili*, которая объединяется только тем, что все отнесенные к ней формы имеют фикобионтом синезеленые водоросли.

Цальбрукнер считает эволюцию лишайников прогрессивной и полагает, как и Вайнио, что развитие лишайников осуществлялось несколькими обособленными филами. Это отдельная линия пиренокарпных форм, затем ряд развития, который Цальбрукнер сам обозначил: *Lecideaceae—Cladoniaceae—Phyllopsoraceae—Lecanoraceae—Parmeliaceae—Usneaceae*; далее — *Cyanophili*; ряд развития представленный четырьмя семействами с плакодиоморфными спорами, — *Caloplacaceae*, *Teloschistaceae*, *Buelliaceae* и *Physciaceae* и, наконец, — *Lecanactidaceae—Gyalectaceae—Thelotremaaceae*.

Придерживаясь в основном принципа плодоношения, Цальбрукнер одновременно придает большое значение также и принципу роста слоевища¹, и²осоТгевно характеру водорослей (альгический принцип). Мы уже отмечали, что водоросли не могут иметь значения для филогенетических отношений лишайников, поскольку являются лишь питательной средой (инстратом) для гриба. Иногда близкие, но хорошо различающиеся по особенностям гриба (например, по спорам) лишайники имеют один и тот же вид водорослей. Один и тот же род, а иногда и вид водоросли является партнером многочисленных генетически отдаленных лишайниковых грибов. Далее, водоросли, принадлежащие к разным отделам, могут быть компонентами одного и того же рода лишайников; нередко у одного и того же вида лишайника один вид (и даже род) водорослей можно заменить другим. Напомним, что имеются лишайники, содержащие не один, а два или несколько разных видов водорослей; встречаются лишайники с фикобионтом в начале их развития, который позднее исчезает, и т. д. Наконец, водоросль принимает участие лишь в вегетативном размножении лишайника. Упуская все это, Цальбрукнер иногда придает альгическому принципу первостепенное значение, отмечая по нему главные направления эволюции. Не считаясь с очевидным фактом, что участие того или иного рода водоросли в сложении слоевища лишайников никак не может влиять на направление развития последних, Цальбрукнер по водорослям различает не только роды, но и целые семейства лишайников (например, совершенно гетерогенное сборное сем. *Pyrenidiaceae*, еще более гетерогенное сборное сем. *Pyrenopsidaceae* и столь же генетически разнокачественное сем. *Collemaaceae* и др.). В таких разделах филогенетические представления Цальбрукнера чрезвычайно формальны. Он и другие лихенологи (Нюландер, Мюллер Аргавский, Дьельник, Рязнен, Кейслер и даже Вайнио и др.) много родов выделяют только на основании разных типов водорослей.

Цальбрукнер делит лишайники на такие же систематические группы, как и Вайнио, но указывает их таксономическую категорию. Лишайники разделены на два подкласса — *Ascolichenes* и *Hymenolichenes*. Последнюю группу, как уже было указано, Вайнио не признает (одно из немногих отличий этих двух систем). Подкласс *Ascolichenes* Цальбрукнер, как и Вайнио, делит на два порядка — *Pyrenocarpeae* и *Gymnocarpeae*. Порядок *Pyrenocarpeae* дифференцируется на 13 семейств. *Gymnocarpeae*, как и у Вайнио, разделены на три подпорядка — *Coniocarpineae*, *Graphidineae* и *Cyclocarpineae*. Первые два по содержанию полностью отвечают соответственным разделам Вайнио (у последнего они не дифференцированы на семейства). Подпорядок *Cyclocarpineae* Цальбрукнера также соответствует *Cyclocarpeae* Вайнио.

Позднее Цальбрукнер (Zahlbruckner, 1926) подверг свою систему незначительным изменениям. В порядок *Pyrenocarpeae* добавлены три семейства, а в подпорядок *Cyclocarpineae* группа *Cyanophili* — ряд семейств с синезелеными водорослями. Эта группа была поставлена не перед сем. *Pertusariaceae—Lecanoraceae*, как это имеет место и в системе Вайнио (если читать ее снизу вверх), а отнесена ближе к началу системы, между *Coenogoniaceae* и *Lecideaceae*.

Заканчиваются обе системы Цальбрукнера вторым подклассом *Hymenomyetes*, содержащим базидиальные лишайники.

В огромном десятитомном каталоге лишайников (Zahlbruckner, 1922—1940) никаких существенных изменений Цальбрукнер не сделал и только слил *Phyllopsoraceae* с *Lecideaceae* и *Teloschistaceae* с *Caloplacaceae*.

Представления Цальбрукнера (Zahlbruckner, 1907, 1926, 1922—1940), которые всеми лихенологами рассматриваются как совершенно независимые, оригинальные, на самом деле почти полностью исходят из систематических концепций Вайнио, хотя и существенно отличаются от них.

Сравним наиболее различающиеся в обеих системах подпорядки *Cyclocarpineae*. В левом столбце разместим семейства этого подпорядка так, как они следуют у Цальбрукнера (Zahlbruckner, 1907, 1926), а в правом столбце семейства этого же подпорядка по системе Вайнио, но при этом расположим их в восходящем порядке, т. е. так, как они должны были бы читаться. Из такого сравнения близость структуры этих систем совершенно очевидна.

Сопоставляя распределение семейств (триб у Вайнио), нельзя забывать, что триба *Collemae* в системе Вайнио (Vainio, 1899) объединяет выделенные у Цальбрукнера в качестве самостоятельных семейств *Ephbeaceae*, *Pyrenopsidaceae*, *Lickinaceae* и *Collemaeae*, т. с. *Collemataceae*.

Не придавая особо важного значения характеру слоевища, Вайнио помещает *Usnea* и ряд близких родов в трибу *Parmeliae*.

Различия состоят также в том, что *Gyrophoraceae* (—*Umbilicariaceae*) у Цальбрукнера поставлены после *Cladoniaceae* вместе с группой *Lecidéales*, а Вайнио считает умбиликариевую трибу леканорового систематического комплекса, к которому он относит также *Stereocaulaceae* и *Thamnolieae*. Здесь же размещены и *Roccellaeae*, высоко-развитая триба, положение которой пока еще далеко не ясно, требует дополнительных исследований и рассматривается некоторыми лихенологами как член группы асколюлярных гистеральных лишайников.

Наконец, *Buelliaceae*, включающие у Вайнио также и *Physciaceae*, представляют у него особую ветвь развития, которую он помещает вместе с *Teloschisteeae*, имеющими того же типа плакодиоморфные споры, перидрибой *Pertusariaceae*, т. е. у нижней границы всех лекапоровых в широком смысле, а Цальбрукнер — непосредственно под ними, заканчивая группой с плакодиоморфными спорами систему порядка *Cyclocarpineae*.

Попытка Цальбрукнера дифференцировать комплекс *Cyanophili* принципиально правильна, но выполнена неверно, так как он предложил новые семейства обособленные главным образом на основе характера водорослей, что, как уже указывалось, не может быть оправдано в систематике лишайников. Таким образом, вместо одного беспорядочного систематического комплекса Цальбрукнер создал несколько новых.

Значительно правильнее было бы вообще отказаться от такой крайне гетерогенной группы, как *Cyanophili*, объединяющей самые несходные, разного происхождения! и эволюционного уровня формы. Эта общая ошибка и всех современных систематиков, включая и Хейла (Hale, 1967).

Система Цальбрукнера несомненно более правильно истолковывает и разделяет сем. *Parmeliaceae* и *Usneaceae*, *Buelliaceae* и *Physciaceae*.

Уотсон (Watson, 1912, 1929) видит развитие лишайников как в эволюции плодоносней, так и в прогрессивных изменениях слоевища. Придерживаясь в целом филогенетических взглядов Цальбрукнера, Уотсон вносит в них много своеобразных представлений. Девять порядков он принимает как главные направления развития лишайников. Это *Corales*, *Pyrenocarpaceae*, *Coniocarpales*, *Graphidales* (к которому он причисляет сем. *Roccellaceae*, *Dirinaceae*, *Arthoniaceae*, *Melaspileaceae*, заслуженно выделенные сем. *Opegraphaceae*, *Graphidaceae* и сомнительное сем. *Graphinellaceae*), *Collemales* (т. е. *Collemales*), *Peltigerales* (правильно выделенный порядок с семействами пельтигерных в прежнем объеме, т. е. содержащим нефромовые, и стиктовых; такое обособление несколько разбивает традиционное представление о группе *Cyanophili*), а также небольшой, малопонятный, включающий семейство гиалектовых порядок *Ectolechiales*. затем *Cladoniales* и непомерно крупный порядок *Parmeliales* со столь различными семействами, как *Teloschistaceae*, *Caloplacaceae*, *Physciaceae*, поглотившее у Уотсона *Buelliaceae*, *Ramalinaceae*, *Lecaniaceae*, *Usneaceae*, *Lecanoraceae*, *Bacillariaceae*, *Acarosporaceae*, *Pertusariaceae*, *Gyrophoraceae* и *Thelotremaeae*.

Наш выдающийся лихенолог Еленкин долгие годы был горячим сторонником взглядов Вайнио, который в эволюции лишайников не придавал большого значения морфологическим изменениям грибного тела. Позже Еленкин (1927) отметил, что ошибка Вайнио в оценке значения принципа роста заключалась в том, что он не обратил внимания на большую разницу, которая существует между нестойкими изменениями слоевища, присущими видам и формам, и глубокими изменениями, которые отличают роды. Вместе с тем изменения типа роста даже в пределах форм одного и того же вида могут, по мнению Еленкина, помочь разобраться в филогенезе целого порядка. Еленкин правильно предполагал, что ряд развития *Parmelia*—*Evernia*—*Usnea* был бы совершенно спекулятивным, если бы мы не знали у некоторых видов *Evernia* с дорсовентральным строением слоевища образования форм с округло- или угловато-цилиндрическими веточками. Если тип роста закрепляется за рядом близких систематических групп, то он действительно приобретает большое значение. Вообще же тип роста

может быть одним из определяющих признаков только в том случае, если его изучать глубоко, учитывая не только внешние морфологические особенности слоевища, но и его анатомические структуры и данные онтогенеза. Поэтому никак нельзя согласиться с таким широким использованием Еленкиным принципа роста в филогенетических построениях. Хотя Еленкин и говорит, что «оба принципа при соблюдении определенных условий могут быть вполне равноценными» (Еленкин, 1927, стр. 258), практически он склонен придавать характеру роста даже большее значение, о чем и говорит, переходя к вопросу о своей системе: «Словом, я полагаю, что старые системы лихенологов Массалонго и Кербера, выдвигавших на первый план принцип роста, ничуть не хуже новых систем, основанных преимущественно на принципе плодоношения: те и другие имеют свои достоинства и свои недостатки, но лично я сейчас предпочитаю систему, основанную на первом принципе, из-за ее наглядности» (стр. 257). Последнее предпочтение не может не вызвать изумления, если мы действительно должны стремиться к построению филогенетической системы.

Свою систему Еленкин (1927, 1929а) строит по типу комбинативных систем, исходя из равноценности и независимости двух принципов — плодоношения и роста. Эта система представлена им в виде сетки, где по горизонталям размещены признаки, связанные с плодоношением, и главнейшие группы, выделенные по этому признаку Цальбрукнером: *Pyrenolichenes* и *Discolichenes*, — *Coniocarpineae*, *Graphidineae* и *Cycloscarpineae*. Последние он разбивает на два ряда — с лецидеевым и леканоровым типами плодовых тел. По вертикали Еленкин учитывает типы роста — накипное слоевище, листоватое, лентовидно-радиальное, цилиндрически-радиальное, линейно-плоскостное. Каждый квадрат сетки характеризуется, таким образом, комбинацией признаков плодоношения и роста, и в него вписаны систематические группы, которым свойственны эти признаки. Таким образом, в квадратах каждого вертикального ряда размещены все группы лишайников, имеющие подобные плодоношения, но разные по типам роста, а в каждом горизонтальном ряду — все группы лишайников с подобными типами роста и различными типами плодовых тел. Поскольку семейства лишайников отличаются, во-первых, признаками плодоношения, а во-вторых, типом роста, то понятно, что систематическая группа лишайников в квадратах сетки Еленкина часто может соответствовать семейству в объеме, принятом в современных системах. Еленкин считает это неизменным и поэтому уверен в том, что каждый квадрат его таблицы должен обязательно соответствовать семейству. Тот же случай, если квадрат содержит больше одного принятого в системе Цальбрукнера семейства, Еленкин объясняет неверной, субъективной оценкой таксономических единиц. Считая метод обособления семейств квадратами своей комбинативной сетки наиболее объективным, Еленкин объединяет все попавшие в квадрат семейства в одно. Так, он соединяет *Phylloporaceae* и *Umbilicariaceae* (и сюда же добавляет род *Puxine*, по Цальбрукнеру, из сем. *Physciaceae*) в одно новое сем. *Phylloleciaceae*, сливает *Teloschistaceae* и часть *Usneaceae* (*Ramalinae*) в новое сем. *Teloramalinaceae*, объединяет *Parmeliaceae*, *Physciaceae*, часть *Usneaceae* и часть *Teloschistaceae* (род *Xanthoria*) в *Parmeliaceae*. Некоторые же семейства он, наоборот, разбивает на два. Такое семейство, как *Roccellaceae*, попадает в связи с разной формой роста в два разных квадрата его системы и разбивается на новые сем. *Planoroccellaceae* и *Cylindroroccellaceae*.

Произвольное признание основных признаков лишайников равноценными по их филогенетическому значению — нонсенс. Не приходится доказывать, что темпы эволюции для различных групп растений различны, и что отдельные особенности растений изменяются не одновременно в их разных группах. Нельзя сравнивать как равноценные изменения формы и особенностей роста с изменением окраски и строения экципула и гипотеция. Эти изменения различны и по размаху связанных с ними физиологических преобразований и по времени, необходимому для проявления соответствующих мутантов. Более того, одинаковый тип слоевища лишайников не всегда бывает гомологичным образованием. Так, кустистое слоевище может быть действительно слоевищного происхождения, а иногда и экципулярного, как это свойственно видам кладоний. Вполне очевидно, что подобные по внешнему виду, но отличающиеся по происхождению образования нельзя считать равноценными. Таким образом, Еленкин, основываясь на методе квадратов комбинативной сетки, часто объединял в одно семейство разные по происхождению группы. Так, в сем. *Dactusneaceae* Еленкин соединил установленное им сем. *Dactylinaceae* с *Usneaceae*, «отличие которых друг от друга, — как говорит сам Еленкин, — базируется не только на различном происхождении обоих семейств (первого — от накипных, второго — от листоватых форм *Lecanoraceae*), но и на различных выражениях тенденций цилиндрического роста» (1929а, стр. 147). Семейства, полученные «объективным методом квадратов» Еленкина называют теоретическими, в отличие от «естественных». Совершенно ясно, что «теоретические семейства» Еленкина, построенные на нивелировке разных особенностей, не могут содействовать выяснению филогенеза. Понятие «теоретического семейства» Еленкина не соответствует основному значению этой единицы как группы, которая объединяет ближайшие

в генетическом отношении роды. Комбинативная система Еленкина не обнаруживает и не может по своей сути обнаружить всех направлений эволюции лишайников. Квадраты, установленные раз и навсегда, ограничивают самые представления о возможной эволюции. Система Еленкина не может включить целой серии семейств, имеющих особое строение. В ней нельзя найти место и выяснить филогенетические связи, например, сем. *Collemataceae*, формы которого принадлежат и к накипному, и к листоватому, и к кустистому типу. Она только механически повторяет в вертикальных рядах несколько направлений развития, принятых Цальбрукнером, не способствуя установлению связи между ними. Более того, Бленкип (1929а) подчеркивает, что только «вертикальные ряды реальны в систематическом смысле, так как филогенетически связи между членами каждого ряда здесь выражаются аналогическими направлениями роста по вертикалям. Напротив, горизонталь являются только графической фикцией, с помощью которой становится более наглядным комбинативное построение системы в виде решетки» (стр. 137). Далее Еленкин приходит к неправильному обобщению: «Итак, резюмируя все сказанное, мы можем сделать вывод, что формы каждого типа плодоншения не эволюируют в типах роста, т. е. теоретически они должны повторяться в каждом квадрате соответствующего вертикального ряда моей таблицы» (стр. 140).

Различным теоретическим вопросам, связанным с комбинативной системой посвящено несколько статей Еленкина (1927, 1929а, 1929б, 1929в, 1930).

В связи с ограниченным объемом настоящей книги не приходится дольше останавливаться на системе Еленкина, но, по-видимому, сказанного достаточно, чтобы признать, что она не раскрывает ни последовательности развития, ни связей семейств между собой, — она не отражает самой сути филогенеза лишайников.

Рязянен (Räsänen, 1943) модернизирует систему Вайнио и проводит в ней некоторые небольшие изменения в сторону сближения ее с системой Цальбрукнера. Лишайники в системе Рязянена распределяются по схеме, ставшей уже константной во всех системах, т. е. по двум подклассам — *Ascolichenes* и *Basidiolichenes*. *Ascolichenes* делятся на порядки *Discolichenes* и *Pyrenolichenes*. В первом из них различаются три подпорядка: *Cyclocarpeae*, *Hysterocarpeae* (вместо *Graphideae* у Вайнио) и *Coniocarpeae*. Подпорядки состоят не из триб, как у Вайнио, а из семейств, как у Цальбрукнера. Порядок размещения семейств подобен таковому в системе Вайнио, причем сохранен и его восходящий тип. Лишь некоторые семейства несколько изменили свои места. Так, сем. *Chrysothrichaceae* у Вайнио следует за сем. *Gyalectaceae*, а у Рязянена предшествует ему. Несколько перемещены сем. *Pilocarpaceae*, *Thelotremaaceae*, *Coenogoniaaceae*. Выделено и с полным основанием сем. *Baeomycetaceae* из кладониевых. Наибольшие изменения претерпел подпорядок *Sphaerieae* (из порядка *Pyrenolichenes*). Этот подпорядок у Рязянена чрезвычайно дифференцирован и охватывает 27 семейств. Часть из них образована из субтриб системы Вайнио, другая часть перенесена из системы Цальбрукнера. Кроме того, много новых семейств предложены Рязяненем: *Aspidotheliaceae* (выделенное из *Verrucariaceae*), *Trichotheliaceae* (из *Strigulaceae*), *Gloenodictyaceae* (из *Trypetheliaceae*), *Anapyreniaceae* (из *Dermatocarpaceae*) и др.

Некоторые трибы систем Вайнио расчленены, как у Цальбрукнера, на два семейства; в трибе *Buelliaeeae* Рязянен обособляет, подобно Цальбрукнеру, сем. *Buelliaaceae*, включающее накипные формы, и *Physciaceae*, содержащее листоватые формы. Триба *Teloschisteeae* разделена на сем. *Placodiaceae* с накипными формами и *Teloschistaaceae*, охватывающее листоватые и кустистые лишайники. Так же разбиты и некоторые другие трибы.

В остальном проведены изменения менее принципиального значения (по существу системы), некоторые роды перенесены из одного семейства в другое, например, род *Phlyctis* из *Lecanoraceae* перемещен в *Gyalectaceae*.

Из ряда современных систем отметим еще систему дез Аббея (des Abbayes, 1951), полностью повторяющую систему Цальбрукнера (Zahlbruckner, 1926) и но сути только изменяющую категорию таксонов. Вместо порядков Цальбрукнера он вводит серии. Подкласс *Ascolichenes* состоит у дез Аббея из серий *Pyrenocarpeae*, *Gymnocarpeae*. Последняя доделится не на подпорядки, как у Цальбрукнера, а на подсерии *Coniocarpineae*, *Graphidineae* и *Cyclocarpineae*. Подсерия *Cyclocarpineae* разделена на пять обширных порядков: *Thelotremales*, *C* у *anophidales*, *Lecideales*, *Lecanorales*, *Caloplacales*. Внутри порядков сохранено размещение семейств по Цальбрукнеру. Закапчивается система подклассом *Hymenolichenes*.

В последние десятилетия проводится ревизия основных направлений эволюции грибов вообще и лишайников в частности. Некоторые из этих исследований заметно отразились и на их систематике.

Супруги Моро на основании своих исследований, проведенных на протяжении 1915—1932 гг., отмечают, как уже указывалось, два типа развития сумок у лишайников: *Peltigera* и *Collema*.

На основе этих типов Моро установили две филы, две магистральные линии эволюции дискокарпных лишайников. Однако значение этих двух типов развития сумок для общего понимания филогенеза лишайников и для систематики их очень ограничено. Прежде всего они касаются пока незначительного количества родов и, кроме того, половой процесс, образование сумок и спор у лишайников цитологически изучен только у небольшого количества объектов.

Возможно, что все особенности развития плодоншения определяются разными тенденциями, то проявляющимися, явными, то угнетенными в процессе эволюции грибов. Так, в роде *Ascobolus* известны разные типы полового процесса. Поэтому типы, проверенные на небольшом числе видов, далеко не всегда позволяют делать выводы о разных направлениях эволюции свободноживущих и лишайниковых грибов.

Особенности развития сумок и вообще плодовых тел могут иметь большое значение для выяснения основных линий филогенеза, но только при условии изучения их на всех или на большом количестве видов разных родов при обязательном учете этих признаков и при сопоставлении их с другими данными. Часто признаки, которые кажутся очень важными и касаются основных и самых стойких особенностей, при более широком исследовании могут оказаться свойственными только части форм данного рода, а вместе с тем проявиться в измененном виде также и у других родов. В таких случаях, понятнo, не приходится придавать этим признакам большого систематического значения. Интересно, что иногда такой признак в других порядках приобретает большую систематическую значимость и может отмечать большие группы. Например, в родах *Ascobolus*, *Ascophanus* одна часть видов образует гемиапгокарпные, а другая — апгокарпные плодоншения (Gaumann, 1949). В других же случаях не только роды бывают полностью гемиапгокарпными, можно отметить гемиапгокарпное плодоншение даже у ряда порядков (*Collemales*, *Stictales*), которым свойствен этот признак. Особенно хорошо покрывало бывает развито над апотециями видов *Peltigera* (Окснер, 1956). Как известно, Наннфельдт (Nannfeldt, 1932) показал, что плодовые тела лишайников даже у тех семейств, которые благодаря особенностям их развития принято считать генетически близкими (*Opegrapha* и *Graphis*), принадлежат к двум совершенно разным типам асколокулярному и аскогимениальному. Указывают, что эти два типа образования гименстального слоя плодоншений свойственны как пирсокарпным, так и дискокарпным группам сумчатых грибов, включая, разумеется лишайники. За пределами этого деления по характеру заложения сумок остаются только порядок *Plectascales*. В связи с этим Наннфельдт намечает у *Ascomycetes* три группы: небольшая *Plectascales*, затем *Ascoloculares* и обширная *Ascohymeniales*. Обе группы, из которых более примитивной некоторые считали *Ascoloculares*, развиваясь параллельно, достигли высокой степени организации, например, *Roccellaceae* из асколокулярных (по мнению Наннфельдта). Новый принцип деления аскомицетов Наннфельдта встретил горячее признание со стороны многих лишайников и микологов, которых по удовлетворяли существующие системы этого класса грибов.

В относительно недавнее время сделано еще несколько попыток определить основные линии развития аскомицетов. Латрелл (Luttrell, 1951) на основе изучения развития сумок считает, что эволюция высших *Ascomycetes* шла по двум основным направлениям, и предлагает разделить *Ascomycetes* на две основных серии — *Unitunicatae* и *Bitunicatae*. Первая из них отличается простой стенкой сумки, вторая — двойной. Интересно, что эти серии в общем соответствуют группам *Ascohymeniales* и *Ascoloculares*, что, возможно, подтверждает правильность выделения Наннфельдтом двух основных направлений эволюции высших *Ascomycetes*. К сожалению, до сих пор исследования в этом отношении развернуты недостаточно широко, и поэтому нет полного представления об объеме групп *Ascoloculares* и *Ascohymeniales*.

Гейманн (Gaumann, 1964) отметил, что поскольку в различных участках *Ascomycetes* возникло несколько уни- и битуникатных типов, то каждый из них гетерогенен. ;

Поэтому уни- или битуникатная структура не обуславливает сама по себе близкого (родства соответствующих групп. Дальше исследователь указывает, что определенные уни- и битуникаты, возможно, более близко родственны между собой, чем с другими видами своей группы, как это видно из сравнения битуникатных *Sardariaceae* и битуникатных *Sporormiaceae*.

Мы высказывали сомнения в том, что выделенные Наннфельдтом группы расчлениают грибы и соответственно лишайники на два таких раздела, внутри которых роды генетически наиболее тесно связаны между собой (Окснер, 1956). В действительности это разделение нередко разобщает группы, филогенетическая близость которых не вызывает сомнения. Так, по Наннфельдту часть графидальных, *Opegraphaceae* (а по Цальбрукнеру, это даже часть сем. *Graphidaceae*), принадлежит к группе *Ascoloculares*, а другая часть — к *Ascohymeniales*. К асколокулярным он относит также и артониевые. Разделение *Ascoloculares* и *Ascohymeniales* проходит через группы пиренокарпных и дискокарпных лишайников. Из последних в асколокулярные перенесены также сем.

Roccellaceae и *Lecanactidaceae*. Среди пиренокарпных лишайников часть сем. *Pugenulaceae* (по Наннфельдту) относится к аскогимениальному типу, а другая часть его (по крайней мере часть выделенного из него сем. *Arthopyreniaceae*) — к асколокулярному. К этому типу относят часть сем. *Asterothyriaceae*, а именно род *Parmentaria* и часть сем. *Trypetheliaceae*, в частности *Laurera*, *Melanotheca*, *Tomasellia*, *Trypethelium*.

Если признать развитие локуль одним из наиболее важных по эволюционной значимости процессов, приведших к глубокой дивергенции аскомицеты, к независимости линий *Ascohymeniales* и *Ascoloculares*, то пришлось бы допустить, что однообразные преобразования в развитии различных типов плодоношений (перитеции, апотеции, гистеротеции) возникли независимо и многократно и не вызывались сходными изменениями эволюционирующих организмов в общих условиях физико-географического процесса у этих генетически довольно отдаленных и все более дивергировавших групп. Это противоречит обычному процессу эволюции. Трудно, например, представить себе многократное и независимое появления процесса "двойного оплодотворения в разных порядках высших растений. Признание независимого развития асколокулярности как кардинального морфо-физиологического изменения организма в разных несвязанных друг с другом группах чрезвычайно усложняется еще и тем, что, кроме параллельного развития морфологически подобных спорообразующих плодоношений, нужно принять еще и параллельное образование многих других сопровождающих признаков, как псевдопарафизы, строение сумок и др.

Мы полагаем, что образование локуль и возникновение битуникатных сумок не дает критерия для общего расчленения аскомицетов (Окснер, 1956). Но если бы он ограничивался пиренокарпными грибами, то такой критерий, открывая новые константные особенности развития сумок, позволил бы разделить эту большую группу. Высказанные нами сомнения подтверждаются результатами исследовании последних лет.

Благодаря изучению онтогенеза плодовых тел многих родов выяснилось, что ряд групп лишайников, которые еще недавно причислялись к асколокулярным, должны быть отнесены к аскогимениальному типу. Так, аскопшениальными оказались *Trypetheliaceae*, именно роды *Laurera*, *Trypethelium* (Letrouil-Calinou, 1957). Ошибочными оказались и данные Наннфельдта, а также Зоога (Zoog, 1944) в отношении *Arthoniaceae* и *Opegraphaceae*, которые также являются не асколокулярными, а аскогимениальными. То же самое надо сказать о *Roccellaceae* и *Lecanactidaceae*.

Таким образом, расширяющийся прежде круг асколокулярных форм среди дискомицетов постепенно суживается. По современным данным, среди дискомицетных лишайников, возможно, нет ни одного асколокулярного вида (Letrouil-Calinou, 1966). Да и вообще среди дискомицетных грибов насчитывается уже мало асколокулярных, битуникатных форм.

I

Итак, вероятно, асколокулярность и битуникатность ограничиваются всего только тремя пиренокарпными порядками (по системе Гейманна): *Myriangiales*, *Dothiorales* и *Pseudosphaeriales*.

Только тонкое изучение особой питающей плектенхимы карпоцентров, в дальнейшем разрушающейся с образованием локуль, и формирование настоящих псевдопарафиз (а не парафизоидов) позволяет делать заключение об асколокулярности плодоношений.

Отметим еще, что в некоторых, правда редких случаях унитарность не исключает битуникатности, а бывает связана с ней переходами. Как утверждает Гейманн (Gäumann, 1964), у *Melogramma* (из *Diaporthales*) вершина сумки имеет унитарное строение, а остальная часть стенки битуникатного типа, дифференцированная на две отдельные ламеллы. При этом эякуляция спор осуществляется так же, как у битуникатных форм. Двуслойность сумок битуникатов возникает постепенно внутри унитарности. Гейманн сообщает, что такое же скольжение признаков, в том числе и локулярности, наблюдается и в онтогенезе плодовых тел некоторых грибов. Так, у многих представителей *Phacidiales*, которые по строению стенки сумок относятся к унитарности, сумковые плектенхимы закладываются на первых стадиях асколокулярно и только к периоду зрелости преобразуются в аскогимениальные. Подобные онтогенетические изменения в «псевдогимении» известны у некоторых *Dothiorales*, а у *Dothiora schizospora* слой с сумками уже с самого начала закладывается как аскогимениальный.

Исследования Наннфельдта, Латрелла, Миллера, Мюллера и Акса и других отразились с некоторым запозданием и на систематике лишайников.

Система Маттика (Mattick, 1954) представляет только модернизацию системы Цальбрукнера. Лишайники рассматриваются как отдел растительного мира. В отделе различаются классы *Phycolichenes*, *Ascolichenes*, *Asidiolichenes* и в приложении *Lichen.es imperfecti* (*Deuterolichenes*). Класс — *Phycolichenes* содержит лишь один порядок *Geosiphonales* с одним монотипным весьма сомнительным семейством, родом и видом *Geosiphon pyriforme*. Класс *Ascolichenes* состоит из двух подклассов: *Pugenocarpeae* и *Gymnocarpeae*.

Подкласс *Pyrenocarpeae* охватывает 4 порядка: *Verrucariales*, *Pyrenulales*, *Pyrenidiales* и *Dermatinales*. Подкласс *Gymnocarpeae* включает 3 группы порядков: *Coniocarpidiidae*, *Graphidiidae* и *Cyclocarpidiidae*.

Группа порядков *Coniocarpidiidae* охватывает один порядок *Calliciales*. В группе порядков *Graphidiidae* различают два порядка — *Graphidales* и *Roccellales*.

Группу порядков *Cyclocarpidiidae* образуют 5 порядков: *Thelotremales*, *Cyanophilales*, *Lecideales*, *Lecanorales*, *Caloplacales*. Класс *Basidiolichenes* состоит из одного порядка *Corales*, который содержит 3 семейства: *Coraceae*, *Dictyonemataceae* и *Heprorthallaceae*.

Размещение семейств в системе сохранилось по Цальбрукнеру. Добавлено только несколько новых семейств, выделенных некоторыми исследователями в последнее время.

Маттик не учел для своей системы данных Нанпфельдта и Латрелла, по сделал примечание о том, что, если расчленять *Euascomycetes* согласно новым взглядам на *Plectascales*, *Ascoloculares* и *Ascohymeniales*, то сумчатые лишайники можно разделить на два подкласса: 1) *Ascoloculari-Lichenes* с псевдотециями, к которому относятся представители сем. *Pyrenulaceae*, *Graphidaceae*, *Lecanactidaceae* и др. и 2) *Ascohymeniali-Lichenes* с перитециями и апотециями.

Хейл (Hale, 1967) принимает систему Денниса, которая учитывает данные Нанпфельдта и Латрелла в формировании сумок, о строении их оболочки и включает лишайники в общую систему грибов. По этой системе лишайники образуют три класса: *Ascomycetes*, *Basidiomycetes* и *Fungi imperfecti*.

Ascomycetes содержит два подкласса: *Ascomycetidae* с унитарными сумками, образующимися в гимениальном слое, и с настоящими парафизами и *Loculoascomycetidae* с битунитарными сумками, образующимися в локулях в псевдотециях, и с псевдопарафизами.

Подкласс *Ascomycetidae* делится на три порядка: *Lecanorales* с 23 семействами лишайников; порядок *Sphaeriales* с 3 семействами; порядок *Caliciales* с 3 семействами, которые характеризуются плодовыми телами, образующими мазедий.

Подкласс *Loculoascomycetidae* включает три порядка: *Myriangiales*, в который Хейл помещает дискокарпное семейство *Arthoniaceae*, и пиренокарпное *Myrianglanceae*, порядок *Pleosporales* с хорошо ограниченными псевдотециями и расположенными в порядке сумками и порядок *Ilysteriales*, охватывающий три семейства с хорошо ограниченными псевдотециями, округлыми, лиреллевидными или неправильных очертаний.

Класс *Basidiomycetes* содержит пять семейств лишайников. Наконец, следует класс *Fungi imperfecti* с формами, не образующими плодовых тел.

Из подкласса *Loculoascomycetidae* этой системы следовало бы исключить все дискомицеты, так как, по-видимому, среди лихенизированных дискомицетов нет асколокулярных форм. Это касается также *Arthoniaceae* и *Opegraphaceae*. Плодовые тела представителей этих двух семейств развиваются как локапоральтные, но затем, не развиваясь полностью, неотенически достигают зрелости. Они никогда не развивают и псевдопарафиз (Letrouit-Galinou et Ambroise, 1963; Janex-Favre, 1964).

В филогенетической системе не должны объединяться в один общий, независимый

систематический комплекс группы, возникшие в результате параллельной или конвергентной эволюции и относящиеся к различным по происхождению исходным группам; нам. Параллельно развивающиеся группы филогенетически наиболее близки к тем, от которых они произошли, а не к тем, с которыми их связывает только признак или признаки, возникшие в результате параллельной эволюции.

Недопустимо помещать в одну общую систематическую группу, оторванную от исходных групп, параллельно эволюционировавшие формы с развивающейся саблезубостью у сумчатых кошек (*Marsupialia*) в нескольких разных семействах хищных млекопитающих (*Felidae*, *MacImirodontidae*) и в разных подсемействах кошачьих (*Felinae*, *Nimravidae*). (Пример независимо возникшей саблзубости взят из кн.: Тимофеев-Ресовский и др., 1909).

Параллельное или конвергентное развитие групп организмов не может служить основанием для разобщения филогенетически близких организмов, отличающихся только некоторыми идиоформами или параллельно развившимися чертами, и последующего соединения этих форм в один систематический комплекс. В филогенетической системе они должны размещаться не на основании параллельно возникшего признака, а по иному, более широкому критерию — родственности — и занимать место боковой ветви развития в пределах основных групп, с которыми они связаны общностью происхождения. Поэтому группа дискокарпных асколокулярных форм (если таковая действительно существовала) должна быть связанной с общей группой дискокарпных лишайников, а не соединенной, как в данной системе, с асколокулярными пиренокарпными семействами.

Все семейства подкласса *Ascomycetidae* отнесены к одному порядку *Lecanorales*, •« чем нельзя согласиться, так как он объединяет семейства со столь различными плодоношениями, как апотеции у *Lecanoraceae* и лиреллы у *Graphidaceae*, как плодоношения пельтигеровых и умбиликариевых и пр. Следовательно, такая систематизация, почти ничего не разделяющая, не классифицирующая по группам родства, теряет смысл. Система (порядок *Lecanorales*) открывается группой семейств, которые принято объединять как *CyanophiU* и которая представляет генетически разнородный комплекс. Далее, может ли сем. *Thelotremataceae* быть разобщенным со столь близким ему сем. *Diploschistaceae* и объединено с ничем общего с ним но имеющими сем. *Asturothyria-ceae*, *Gyalectaceae*, *Lecideaceae*, *Stereocaulaceae* и др.?

Что касается «класса» несовершенных грибов, то в системах, приближающихся к филогенетическим, как в только что рассмотренной, они не могут иметь место на равных основаниях с другими классами. Эта искусственная, полностью гетерогенная группа, кроме неизученных еще видов, под другими видовыми названиями содержит уже известные, принадлежащие большей частью к аскомицетам, конидиальные или •соредииальные и другие формы или же различные стадии одних и тех же видов, т. е. включает обозначенные видами условно таксономические единицы, размещенные в системе по формальному признаку, не отражающему их генетических отношений. Ее можно оформить только как дополнительную, временную, без таксономического ранга до нахождения плодовых тел, которые позволяют определить действительное положение в системе включенных в нее форм.

Если следовать Гейманну, то данные о развитии аскогенных плектенхим, сумок и их строения приобретают более достоверный характер и могут быть признаны индикаторами, отмечающими существенные линии эволюции высших аскомицетов. Вместе с тем накопилась довольно обширная информация из различных областей микологии и лихенологии, позволяющая думать о построении филогенетической системы лишайников. Однако все еще слабая изученность некоторых вопросов онтогенеза форм в крупнейшем комплексе графидальных, артонидальных, калициальных, всей группы *CyanophiU* и некоторых других порядков, невыясненная еще проблема гетерогенности многих звеньев гимнокарпных лишайников, масса противоречий в онтогенетических исследованиях, множество явно ошибочных данных — все это позволяет наметить только слабые контуры филогенетической системы. С учетом только лишайников СССР в классах аско- и базидиомицетов она может быть представлена в следующем виде.

Класс *Phycomycetes*. Порядок *Geosiphonales* (весьма сомнительная группа).
Класс *Ascomycetes*. Подкласс *Ascohymenomycetidae*. Порядки: *Sphaeriales*, *Graphidales*, *Arthoniales*, *Caliciales*, *Lecanactidales*, *Pilocarpales*, *Thelotrematales*, *Gyalectales*, *Pezizales*, *Coenogoniales*, *Collemales*, *Lichenales*, *Stictales*, *Lecideales*, *Lecanorales*, *Physciales*, *Teloschistales*. Подкласс *Ascoloculomycetidae*. Порядки: *Myriangiales*, *Dothidoales*. Класс *Basidiomycetes*. Порядки: *Aphyllorphorales*, *Agaricales*.

Новую обоснованную филогенетическую систему можно ожидать только в результате получения широкой информации по самым различным вопросам систематики лишайников, и прежде всего дальнейших исследований развития плодовых тел, которые охватят все семейства и роды лишайников. А до тех пор систематические суждения будут сохранять характер субъективного персосмыслпвашш, обобщения, постепенно теряя в связи с новыми исследованиями оттенки умозрительности и все более приближаясь к достоверным выводам.

Так как разделы вышеприведенной системы пока слабо разработаны либо не разработаны вовсе и ее практическое использование представляет много затруднений, то в настоящее время приходится пользоваться в основном цальбрукнеровской системой, измененной согласно современным требованиям и дополненной соответственно с данными новых исследований.

Происхождение лишайников и главные направления их эволюции можно представить себе следующим образом.

Тенденция к симбиотической жизни с водорослями разных групп проявляется независимо во многих порядках грибов. В большинстве случаев симбиоз возникает на основе одностороннего паразитизма гриба на водоросли. Если в дальнейшем между грибом I-I водорослью по установятся более сложные взаимоотношения, не возникнет взаимный паразитизм (более сильный и жесткий со стороны гриба, который у более продвинутых форм проявляется как довольно умеренный), т. е. если не возникнут так называемые симбиотические отношения, не образуется специфическое слоевище, которое включает клетки водоросли, — гриб не лишенизируется и остается паразитом водоросли. Только в том случае, если гриб проявляет умеренный паразитизм, если

оба компонента соответствуют друг другу по характеру обмена веществ, если мицелий образует слоевище с определенным расположением захваченных им клеток водорослей (и их поколений), тогда складываются отношения, которые отвечают представлениям о биологической сущности лишайников. Иногда эти отношения не стабилизируются и изменяются в зависимости от условий питания, особенно при недостаточном соответствии характера обмена веществ обоих компонентов. Примером нестабилизированных симбиотических отношений могут быть так называемые полулишайники.

Эти последовательные и постепенные переходы от свободноживущих грибов к лишайникам с нередким возвращением к независимым условиям существования снова в качестве нолихенизированных грибов у/ко сами по себе не позволяют систематику провести резкую границу между лишайниками и свободноживущими грибами.

Процессы лихеппзаций грибов намечаются, возможно, уже в классе *Phycomycetes*. К лишайникам относят почвенный симбиотический фикомицет *Geosiphon pyriforme*, встречающийся осенью в Центр. Европе. Слоевище его образовано фикомицетом. Оно состоит из сплетения ризоидов, погруженных в глинистую почву и из гиф неразделенного перегородками, одноклеточного, содержащего в оболочках хитин, мицелия, мостами образующего удлинено-грушевидные вздутия, включающие довольно многочисленные ядра и нити *Nostoc*.

Пузырей без *Nostoc* не бывает (Кнарр, 1933). Органы размножения неизвестны и потому нельзя пока более точно определить систематическое положение *Geosiphon*. От других лишайников его отличает внутриклеточное размещение водорослей.

Среди аскомицетов обнаруживаем лихенизированные группы уже в сравнительно недалеко продвинутых унитарных пиренокарпных порядках, прежде всего среди *Sphaeriales*. Лихенизация в этом порядке явилась сильным фактором эволюции и привела к образованию большого количества лишайников (около 70 родов, объединенных в 15 семейств). Лихенизированные представители этого порядка оказались очень жизнеспособными. Относятся они к самым различным по эволюционному уровню формам: от гониопстиловых, стоящих на пороге лихенизации, образующих гониопсты — «слоевищные ядра», далее со слоевищем накипным гомео- и гетеромерного строения и до листоватого слоевища дерматокарповых. Большую эволюцию претерпели и перитеции, структура которых достигает большой сложности у *Aspidopyrenium*, *Aspidolhelium* и др.

Процесс лихенизации охватил и представителей порядка *Myriangiales*, генетические связи которого тянутся к *Aspergillales*.

Можно представить (как это иногда допускали) возникновение разделенных на камеры плодовых камер *Myriangiales* как усложнение строения перитеции вследствие образования перегородок. Однако позднейшие исследования установили, что отдельные камеры в перитециях мириангиальных закладываются как локулы и перегородки между ними являются метаморфозированными участками стромы. Поэтому следует считать *Myriangiales* на усложненными по сравнению с *Sphaeriales*, а развивавшимися от общих с ними II, вероятно, битунитарных предков. К *Myriangiales*, возможно, относятся и криптоптециевые.

В группе пиренокарпных битунитарных грибов лишайники оформились еще в порядке *Microtlijriales*: среди свободноживущих грибов сем. *Trichopeltaceae* имеется род *Raphidocyrtis*, относящийся к лишайникам.

Лихенизация грибов показывает своеобразное развитие в группе аскомицетов. Энергичные процессы формообразования захватили графидальные лишайники, по-видимому, связанные со свободноживущими грибами сем. *Hysteriaceae* (порядка *Dothiorales*). Гистериевые грибы развивались как битунитарные, тогда как графидальные относятся к типичным унитарным лишайникам. Как графидальные, так и гистериевые грибы часто отличаются сильно измененными гистеротециями. Поиски общих анцестральных линий для графидальных и гистериевых грибов усложняются тем, что последние не обнаруживают генетического единства; семейство это, по-видимому, гетерогенно. Судя по всему, в нем различаются два систематических комплекса. Один из них, с плодовыми телами, отличающимися неотеническим развитием, представлен основным родом *Mysterium* (Zoog, 1943, 1944), что особенно сближает этот род с *Opegrapha*. Другой комплекс, по Латреллу (Luttrell, 1953), развивается по асколокулярному типу (*Glonium*). *Graphidales* обнаруживает связь с первым комплексом. *Graphidales* так далеко продвинулись в своем развитии, они так разнообразны, столь многочисленны, в них настолько четко выделяются новые направления дальнейшей эволюции, что единственно правильно рассматривать графидальные грибы как уже

¹ Существует и другая точка зрения на *Geosiphon* — некоторые полагают, что *Geosiphon pyriforme* представляет симбиоз ностока с потерявшей хлорофилл зеленой водорослью, а не с фикомицетом. Такое допущение маловероятно.

полностью обособленный, самостоятельный, но связанный с представителями дотииоральных, порядок. Некоторые микологи считают, что дотииоральные (в частности, *Hysteriaceae*) и *Graphidales* происходят непосредственно от представителей *Pseudosphaeriales* или *Pleosporales* со щелевидными формами перитеция (сем. *Lophiostomataceae*). Можно разделять этот взгляд, тем более что среди графидальных известны формы с глубоко погруженными плодоношениями, которые напоминают перитеции, открывающиеся щелевидными выводящими отверстиями. Но все же более правдоподобным представляется развитие *Hysteriaceae* и *Graphidales* от общих с *Pleosporales* предков.

Эволюция графидальных проходила по пути усложнения как слоевища, так и плодовых тел. Слоевище графидальных развивалось от накипного гомеомерного, накипного гетеромерного, иногда погруженного в субстрат, до кустистого (сем. *Poccellaceae*). Это развитие выражается не только внешне, в морфологических изменениях, но и в глубоких анатомических — коровой слой представителей роччелевых относится к редкому у лишайников палисадному типу. Особенно большие преобразования претерпело плодовое тело, развиваясь, очевидно, в результате расширения активности перифазы по ее периферии от лирелл до дисковидных апотециев, от сидячих, иногда верхушечных (*Simonyella*) до полностью погруженных апотециев с сильно развитым эксципулом и до его исчезновения. Но в общем плодовые тела слабо развиты, — часто развиваются не парафизы, а парафизоиды; первичное тело непосредственно преобразуется в апотеций. Из имеющихся пока скудных данных по онтогении графидальных, по-видимому, наиболее подвинут род *Graphis*, являющийся типичным археасковым, с апикальной вершей, кольцом и двустворчатый разрывом сумок (Chadefaud et al., 1969).

Вполне регулярно лихенизация возникает независимо в различных далеко оторванных друг от друга порядках аскомицетов.

Один из наиболее примитивных сумчатых лишайников относится к роду *Cryptothecia*, описанному Стиртоном (Stirton, 1876) из западной тропической Африки. Стиртон отметил генетическую связь единственного описанного им вида *C. subnidulans* с двумя видами *Arthonia*. Смит (Smith, 1926) на основании изученных ею материалов описала сем. *Cryptotheciaceae*, охватывающее два рода: *Cryptothecia* и *Stirtonia*. Позднее был намечен третий род *Stirtoniopsis*, но он остался пока не описанным (Groenhart, 1938a, 1938b). Виды этих родов произрастают в тропических областях на коре деревьев и как эпифильные лишайники. Слоевище этих форм слабо развито, маленькое, не покрыто коровым слоем, но большей частью эпифлеодное. Апотециев нет. Сумки битуникатные, окружены более плотной плектенхимой, размещены обычно без порядка. Иногда крупные сумки соединены в маленькие группы. Парафиз нет. Споры муральные или поперечно септированы. У наиболее примитивных видов, например *Cryptothecia stirtonii*, сумки размещены по всему слоевищу, кроме самых молодых его частей. Поэтому совершенно невозможно разграничить его фертильную часть от вегетативной. Таким образом, криптотециевые не имеют оформленных ни апотециев, ни перитециев, и положение их очень неясно. Смит связывает сем. *Cryptotheciaceae* с *Rugencosagreae* с такими порядками, как *Mycoporales* и *Thelocarpaceae* и считает это семейство наиболее родственным среди грибов порядку *Myriangiales*, с которым общим у них являются одиночные сумки и отсутствие парафиз. Близость этого семейства Смит ищет также среди *Plectascales*, особенно с *Gymnoascaceae*, у которых рыхлый перидий окружает плодовое тело с многочисленными сумками, но без парафиз. Эта концепция сближается с высказанной Арно (Arnaud, 1925) о происхождении *Myriangiales* от гипотетических примитивных представителей аскомицетов. Он полагает, что их можно сравнивать с плектаскальными, напр. *Gymnoascaceae*; сумки у них окружены войлочной плектенхимой, которая могла постепенно уплотняться. Близость криптотециевых видят также и с артониевыми, с их простыми плодовыми телами (Stirton, 1876). Ближе всего из артониевых они стоят к *Arthothelium*. Монографически изучая эпифильные лишайники, Сантессон (Santesson, 1945, 1952) познанился с рядом видов криптотециевых и решительно поддерживает мнение Стиртона, считая их стоящими настолько близко к артониевым, что он не находит возможным разделять эти семейства.

Близость *Graphidales* с *Lecanactidales*, проявляющаяся в некоторых особенностях строения апотециев, характере спор, пикноконидий, настолько выразительна, что все, начиная с Эшвейлера, автора рода *Lecanactis*, роды леканактидовых включают в семейство графидовых или ставят *Lecanactidaceae* в непосредственное соседство с *Graphidaceae*. Массалоуго, несколько расширивший объем рода *Lecanactis*, вводит его и род *Schismatomma* вместе с другими родами в установленную им группу *Hysterolichenes*, т. е. в группу, которую Агард (Agardh, 1821) за тридцать лет до него выделил и назвал *Rimatae*. Кербер (Koerber, 1855) относил род *Schismatomma* к сем. *Lecideae*, которое он понимал очень широко, т. е. к круглоплодным (*Cyclocarpineae*), по род *Lecanactis* оставлял в семействе графидовых, далеко разъединяя близкие роды. Лишь Штиценбергер (Stizenberger, 1862) впервые отделяет сем. *Lecanactideae*, ко, очевидно,

будучи не в силах порвать со взглядами, которые определяли направление развития лихенологии того времени (Э. Фриз, Массалонго, Кербер, Т. Фриз, Нюландер и др.), он оставляет это семейство в подпорядке *Lirelliferi*. Мюллер Аргавский снова присоединяет *Lecanactis* к графидовым как секцию рода *Opegrapha*. Еленкин (1927) также включает *Lecanactis* в графидовые. Вайнио (Vainio, 1890) первым присоединил леканактидовые к группе *Cyclocarpineae*. Эта точка зрения принимается лихенологами и теперь. Однако убедительных данных, подтверждающих этот взгляд нет. Образование апотециев, а не гистеротециев еще не свидетельствует в пользу присоединения леканактидовых к группе *Cyclocarpineae*, потому что и у графидальных редко (кроме *Dirinaceae*) встречаются апотеции дискокарпного типа. Однако именно начиная с леканактидовых образование дисковидных апотециев оказывается не эпизодическим, как у *Graphidales* (т. е. в большой группе, как правило, с лиреллевидными плодовыми телами), а постоянным явлением. Основываясь на этом, следует подержать точку зрения Вайнио и отнести леканактидовые к началу *Cyclocarpineae*. Окончательно этот вопрос может быть решен только после изучения онтогенеза плодовых тел леканактидовых и установления, относятся ли апотеции леканактидовых к антепаративному типу, как графидальдые, или уже достигли уровня паратециевых. Во всяком случае в морфологическом отношении леканактидовые несомненно связывают графидальные с *Cyclocarpineae*.

Нет никакой необходимости в предположении о независимом происхождении круглых апотециев у леканактидовых и дискокарпных лишайников, как возникла нижняя завязь и другие образования у покрытосеменных растений.

К группе дискокарпных лишайников относится большинство известных лишайников (около 250 родов). Дискокарпные лишайники обнаруживают вместе с тем и наибольшее разнообразие форм.

От главной линии развития гимнокарпных лишайников (дисколихенов) довольно рано обособляется ветвь калициальных (кониокарпных, мазедальных) лишайников. Не только морфология, но и географическое распространение этой группы и богатство ее олиготипными и монотипными родами свидетельствуют о древности калициальных лишайников. Общее развитие их связано с образованием мазедия и осуществлялось как путем преобразования дискообразных апотециев в шаровидные кониокарпные (что должно было при наличии мазедия способствовать лучшему рассеиванию спор), так и путем усложнения слоевища от накипного и листоватого до кустистого. Листоватые и кустистые лишайники представлены высокоорганизованными формами со многими своеобразными особенностями, такими как защитный слоевищный футляр вокруг апотециев, образование особо развитого ортотропного слоевища, коровой слой палисадного строения (известный только у немногих родов), причем своеобразного, не типичного строения. Если низшие представители калициальных (кониокарпных) лишайников очень несложны и кажутся даже редуцированными (а частично и являются такими, например, делихенизированные формы), то эволюционный уровень высших кониокарпных лишайников почти достигает уровня представителей такого семейства, как *Cladoniaceae*.

В основной (наибольшей) группе гимнокарпных (дискокарпных) лишайников можно различить несколько эволюционных линий. Наиболее перспективной из них явилась дивергирующая линия, давшая начало порядкам *Lecideales*, *Lecanorales*. Это видно из приведенной нами схемы основных филогенетических отношений у лишайников.

Генеральная линия развития лецидеальных дает обширный комплекс лишайников разного уровня развития, начиная формами с едва заметным рассеянно-зернистым слоевищем, у более развитых — с ареолированным и чешуйчатым, а у наиболее продвинутой представителей обнаруживается ортотропный тип. Плодовое тело развитых форм отличается наличием паратециального аппарата и периферической обертки у апотециального зачатка. Однако пока проведено еще очень мало исследований, чтобы судить, насколько общи эти данные. Возможно, плодовые тела более примитивных форм отличаются более сокращенным онтогенетическим развитием.

Кладониевые, которые, вероятно, представляют особый от лецидеальных порядков, характеризуются образованием подтециев с очень сложным развитием, интерпретация их требует еще дальнейшего изучения. Кладониевые показывают энергичное видообразование, высокую пластичность, что позволило многим видам с широкой экологической амплитудой захватить в своем распространении почти все области Земли.

Специализированной ветвью лецидеальных является своеобразное небольшое сем. *Umbilicariaceae*, которое возникло в результате преобразования слоевища в связи с адаптацией к особым условиям существования — на каменистом субстрате в горных условиях. Представители *Umbilicariaceae* отличаются совершенно особым типом высокоразвитого монофильного или полифильного слоевища, с мощно развитым верхним и нижним коровым слоем, защищающим его от резких смен температуры, довольно.

редким способом прикрепления — центральным гомфом, значительным разнообразием и своеобразием структуры плодовых тел. Эволюцию умбиликариевых можно проследить в связи с изменением апотециев и слоевища. От форм с наиболее простыми апотециями с гладкими дисками (лейодиск) и одноклеточными спорами развиваются виды с папиллезным диском (омфалодиск) и с голым с нижней стороны слоевищем, виды с бороздчатым (гирозийм) диском и слоевищем с развитыми ризинами, виды со звездчато расходящимися бороздками диска и, наконец, виды с муральными темными спорами, всего по одной в сумке.

Очень велик порядок *Lecanorales*, включающий ряд крупных семейств. Сем. *Lecanoraceae* обнаруживает большую пластичность в развитии слоевища, которое эволюционировало от накипного цельного, ареолированного, плакодиоморфного, а в некоторых крайних условиях, у пустынных степных форм до листоватого (накишу-листоватого), эгагропильного (шарообразного), кораллового и даже кустистого (некоторые аспидии). Большинство других семейств этого порядка отличаются чрезвычайно жестким развитием слоевища и плодовых тел. Это приводит некоторых лихенологов к идее укрупнения видов, например подрода *Xanthothallia* рода акароспора (Weber, 1968a), которая в этом случае не может быть поддержана. Наиболее продвинутые семейства отличаются высокодифференцированным в морфологическом и анатомическом отношении листоватым и кустистым (свисающим) слоевищем, что очень увеличивает ассимилирующую поверхность и способствует наилучшему использованию атмосферной влаги.

Эволюция плодовых тел *Lecanorales*, напротив, крайне невыразительна, они чрезвычайно однообразны. В онтогенезе плодовых тел улавливаются древние апостральные черты, общие и для графидианового типа, но несравненно более продвинутое. Лекапориановый тип отличается развитием полного паратециального аппарата — паратеция, вторичных паратециальных парафиз и амфитеция. Перичентральная обвертка еще отсутствует (Letrouit-Galinou, 1968). Развитие половых органов не показывает каких-либо специфических особенностей. Трудно сказать, насколько общим для всего порядка является указанный леканориановый тип развития плодовых тел, так как изучение их онтогенеза коснулось лишь нескольких родов.

Порядок *Lecanorales* уже на ранних этапах развивался параллельно *Lecideales* и, неоднократно теряя пока еще неустойчивый признак — развитый слоевищный амфитеций, обнаруживает «обратные» («переходные») формы к лецидеевым. Такие формы общеизвестны не только у *Lecanora*, *Aspicilia*, но и на значительно более поздних этапах дивергенции особенно у *Teloschistales*.

Наконец, с линией *Lecideales* — *Lecanorales* связана также ветка *Teloschistales* с формами, достигшими высокого уровня эволюционного развития. Этой группе свойствен особый тип спор, специфичный для лишайников и неизвестный у нелихенизированных грибов, — спор биполярных. Соединительными звеньями между этим порядком и лецидеальными являются роды *Protoblastenia*, *Buellia*, *Puxine*. У ряда телосхистовых развивается слоевищный амфитеций, однако они часто проявляют тенденцию к упрощению, к потере слоевищного амфитеция и к возвращению к лецидеевому типу апотециев. Слоевище представителей сем. *Teloschistaceae* в большинстве своем остается накипным, цельным или ареолированным, а у рода *Gasparrinia* — плакодиоморфным; только у рода *Teloschistes* слоевище кустистое.

С группами телосхистовых родственно связано сем. *Buellaceae*. Слоевище лишайников в этом семействе остается на уровне накипного, у высших представителей оно по краю лопастного типа (*Diploicia* и некоторые секции *Rinodina* и *Buellia*), с поверхностными, редко погруженными плодовыми телами (*Melanaspicilia*), частью остающимися без слоевищного амфитеция (*Buellia*), частью же с хорошо развитым (*Rinodina*). С буэллиевыми самым тесным образом связано сем. *Physciaceae*. Оно развивается по пути некоторого усложнения как плодоношения, спор, так и слоевища в направлении от плагиотрошких узколистоватых форм *Physcia* и близких родов до ортотропных дорсовентральных (*Anaptychia*) и даже радиально-цилиндрических форм (*Tornabenia atlantica*). Плодовые тела развиваются главным образом по леканоровому типу. Только у рода *Puxine*, стоящего особняком в семействе, они рано теряют водоросли или последние с самого начала отсутствуют, и плодовые тела развивают слоевищный амфитеций.

В стороне от магистральной линии эволюции в группе дисколихенов развиваются несколько второстепенных направлений, которые рано затухают и слепо заканчиваются как специализированные, частично с примитивными чертами организации порядки, а именно: *Chrysothrichiales*, *Pilocarpales*. Значительно более успешно шло эволюционное развитие порядка *Thelotremales*, который, вероятно, связывается с *Gyalectaceae* и охватывает ряд таких родов, как *Ocellularia*, *Thelotrema*, *Leptotrema*, *Diploschistes*. Остается нерешенным большой и сложный вопрос о систематических связях и соотношениях с другими группами дискокарпных лишайников порядка *Collemales*, входящего в систематический комплекс, который Рейнке назвал *Cyanophili*. Пока

этот порядок, в котором основательно изучены только некоторые роды, нами формально, вслед за другими авторами, связывается с порядками *Lichinales*, *Coenogoniales* и с более выразительными — *Pannariales* и *Stictales*. Порядок *Stictales*, который в принятом нами объеме, объединяет одни из наиболее развитых форм лишайников, содержит сем. *Stictaceae*, *Peltigeraceae*, *Nephromataceae*, которые отличаются, кроме других морфологических особенностей, гемиангиокаршью плодоношений.

Наконец, процесс лишенизации грибов независимо от аскомицетов возник в классе *Basidiomycetes*, где он не получил большого развития и проявился в образовании лишенизированных форм в нескольких разрозненных, разобщенных в филогенетическом отношении, далеко друг от друга стоящих порядках: *Aphyllophorales* (сем. *Thelephoraceae*, *Clavariaceae*) и *Agaricales* (сем. *Tricholomataceae*).

В этом разделе была сделана попытка подчеркнуть неразрывные связи лишайников со свободноживущими грибами и тем самым показать происхождение лишайников, а также проследить главнейшие направления в их филогенезе. Вместе с тем было указано на характер процесса лишенизации в самых разных порядках грибов, обусловившего полную систематическую независимость и разобщенность основных групп лишайников, которые не могут быть объединены в общую тесно связанную систему, а представляют собой группы, отходящие от разных по уровню развития фил грибов. Эти группы лишайников — разрозненные и независимые друг от друга порядки, характеризующие разные направления их филогенеза, возникавшие в течение длительной истории эволюции грибов.

ХИМИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ЛИШАЙНИКОВ

Химический состав лишайников включает множество органических и неорганических веществ, большая часть которых является специфической, неизвестной у других растений. Здесь будут рассмотрены некоторые осНQBные характерные для лишайников вещества и будет заострено внимание на тех из них, которые имеют значение для определения и систематики лишайников или представляют собой специфические соединения.

Вначале будут рассмотрены некоторые неорганические и органические вещества оболочки и клетки гиф, а затем важнейшие органические соединения из наибольшей по числу и важной группы экстрацеллюлярных химических соединений лишайников, группы лишайниковых веществ, или, как их прежде называли, лишайниковых кислот. Они откладываются в виде кристаллов, заметных лишь при увеличении, или зернышек на внешней стороне оболочки гиф, главным образом в коровом или, реже, в сердцевинном слое. Многие из этих веществ бесцветны, другие окрашены, и иногда очень ярко, в желтый, оранжевый или красный цвет, что придает окраску и всему слоевищу лишайника.

У очень немногих лишайников, например у видов *Ramalina*, в оболочках гиф найдено железо. По мнению Маккаллума (McCallum, 1895), в молодых оболочках оно встречается чаще. Что касается солей железа, которые придают слоевищу лишайника окраску, то они откладываются в гифах целой серии эпилитных видов. В этих случаях слоевище лишайников бывает обычно окрашено в рыжевато-красные, коричневато-рыжие или ржавые тона. В некоторых случаях большое количество солей железа, придающих слоевищу окраску, является константным признаком, который характеризует определенный вид: *Acarospora sinopica*, *Lecidea flavovirescens*, *Rhizocarpon oederi*. В других случаях ржавое окрашивание лишайников очень изменчиво и тогда либо вовсе не имеет таксономического значения, либо бывает присуще малозначимым формам, как *Lecidea steriza* f. *oxydata*.

Основу оболочки гиф составляют углеводы. Что касается указаний на целлюлозу, то прежние данные о наличии ее в оболочках гиф некоторых лишайников были давно уже опровергнуты (Gilson, 1893; Escombe, 1896; Wisselingh van, 1898; Wester, 1909). По мнению Чапека (Czapek, 1905), синяя йодная реакция оболочек гиф в некоторых участках (сердцевинный слой) вегетативного тела и плодового тела лишайников, вводившая в заблуждение некоторых старых исследователей, объясняется наличием галактозы.

Кроме углеводов, в большом количестве в оболочках гиф обычно присутствует хитин ($C_{32}H_{60}N_4O_{19}$), вначале названный де Бари (de Bary, 1866) грибной целлюлозой. Хитин обнаруживается хлор-цинк-йодом, окрашивающим его в фиолетовый или красновато-фиолетовый цвет, либо йодом в КJ, от которого хитин становится темно-красно-коричневым. Констатирован он у большинства исследованных видов лишайников, и только у некоторых видов *Cetraria* и *Cladonia*, поданным Висселинга (Wisselingh van, 1898), хитин не был обнаружен. У *Xanthoria parietina*, *Parmelia acetabulum*, *Evernia prunastri*, *Cladonia tenuis*, *Buellia canescens* и у др. (см. также: des Abbayes, 1951; Boissiere, 1969) количество хитина очень различно. Так, Висселинг отметил небольшое количество его у одних видов, тогда как оболочки гиф *Peltigera* были им очень богаты, что подтверждено и Буассьером (Boissiere, 1969). Вестер (Wester, 1909) расширил эти исследования и указал как на богатые хитином *Cladonia gracilis*, *C. rangiferina*, *C. squamosa*, *Ramalina calicaris*, *Solorina crocea*, а на очень бедные *Sticta damaecornis*, *Parmelia saxatilis*, *Evernia prunastri*, *Usnea articulata*, *U. florida*. Богаты хитином также *Cladonia jurcata*, *Dermatocarpon intestiniforme*, *Umbilicaria pustulata* (Boissiere, 1969). Вестер подтвердил также данные Висселинга в отношении *Cetraria islandica* и *C. nivalis*, в которых он не обнаружил хитина.

Исследования Редона (Redon, 1940) показали небольшое количество хитина в гифах *Cladonia rangiferina*, *Collema pulposum*, *Peltigera canina* (ср. выше данные Вестера),

Placolecyanora muralis, полное отсутствие его в гифах *Evernia prunastri*, *Parmelia acetabulum*, *Xanthoria parietina*. Количество хитина резко колеблется не только у видов одного рода, но даже у отдельных представителей одного и того же вида. В одном и том же растении, у *Platismatia glauca*, хитин содержится в гифах сердцевинного слоя и отсутствует в гифах верхнего и нижнего корового слоя. Он может содержаться в различном количестве даже в одних и тех же гифах: быть более обильным во внутреннем слое оболочки, чем в наружном (Moguzi, 1931b).

Из хитина и хитиноидов в значительной мере состоит и внешний, и особенно внутренний слой оболочки гиф — локуля. Хитин в оболочках гиф лишайников, по-видимому, часто ассоциирован с каллозой (Boissiere, 1969), неокрашивающейся ClZnJ в синий цвет, растворяющейся только в концентрированной серной кислоте и в концентрированном КОН.

Очень важным веществом в гифах лишайников является полисахарид лихешш. Его открыл Берцелиус (Berzclius, 1813) и ввиду большого сходства с крахмалом назвал лишайниковым крахмалом. Позднейшие исследования показали его особенности. Было обнаружено (Mulder, 1838; Berg, 1873), что в лихенине следует различать собственно лихенин и его изомер изолихенин, которые, кроме оболочек, иногда встречаются в протоплазме гиф лишайников. Оба эти углевода имеют формулу $(\text{C}_{11}\text{H}_{10}\text{O}_5)_n$.

Лихенин отличает отрицательная йодная реакция (окрашивается иодом в желтоватый цвет), растворяется только в горячей воде и оптически неактивен, раньше считался специфическим лишайниковым веществом, но был обнаружен в семенах овса (Peat et al., 1957).

Изолихенин характеризуется положительной йодной реакцией (окрашивается иодом в синий цвет), растворяется даже в холодной воде и является оптически правовращающим. Количество этих двух углеводов различно у разных видов и даже в разных частях их слоевища. Изолихенин встречается значительно реже и свойствен только определенным видам лишайников, а потому в систематике используется его цветная йодная реакция для характеристики видов и для облегчения определения близких, но трудно различимых по внешней форме видов, из которых одни содержат изолихешш, а у других он отсутствует. Гидролиз этих веществ дает декстрины, затем глюкозу и иногда галактозу.

Из сложных полисахаридов назовем галактапы, высокомолекулярные вещества, набухающие в холодной и образующие коллоидные растворы в горячей воде.

Отметим также наличие гемиллюлоз. Они накапливаются обычно в сильно утолщенных оболочках гиф сердцевинного слоя *Cladonia* и *Evernia* и представляют, возможно, резервные углеводные вещества лишайников.

Во внешних слоях оболочек некоторых лишайников и в межклетных пространствах содержатся пектиновые вещества — легко растворимые в воде углеводы, впитывающие воду, вследствие чего они сильно набухают, ослизняются и придают плектенхимам лишайника, а иногда всему слоевищу студенистую консистенцию. Обнаруживаются пектины полуторио-хлорным рутением.

В гифах лишайников значительное место (3—5% от сухой массы слоевища) занимают низкомолекулярные углеводы. Из дисахаридов в гифах лишайников обнаружены сахароза, а-трегалоза и умбилицин. Из полиспиртов наиболее распространен D-маннит. Интересно, что намечается (но это требует дальнейшей проверки) определенная систематическая зависимость в содержании некоторых полиспиртов; так, D-арабит связан с дискомицетными лишайниками, тогда как пиреномицетным лишайникам свойствен волемит (Lindberg et al., 1953).

Как показали недавние исследования (Subramanian and Ramakrishnan, 1964; Hale, 1967; Culbertson, 1969), гифы лишайников содержат целую серию аминокислот: алапин, а- и γ -аминоасляные кислоты, аргинин, аспарагиновая кислота, валин, глицин, глутаминовая кислота, изолейцин, лейцин, лизин, метиопин, пролин, серин, тирозин, треонин, триптофан, фенилаланин, цистин и амиды аспарагин и глутамин.

Витамины продуцируются лишайниками (и, по-видимому, именно фикобионтами) в очень небольшом количестве, но общее число известных в настоящее время витаминов довольно велико. К ним относятся аскорбиновая кислота (витамин С), биотин (витамин Н), кобаламин (витамин B_{12}), никотиновая кислота (витамин B_3 , или РР), пантотеновая кислота (витамин B_5), рибофлавин (витамин B_2), тиамин (витамин Вj), фолиевая кислота (витамин М).

У *Roccella montagnei* обнаружен у-каротин (Murty and Subramanian, 1958, 1959a, 1959b). Каротиноиды отмечены у целой серии свободноживущих видов *Collema* и в культурах их гриба (Henriksson, 1963), затем у видов *Lobaria* и др.

Иногда при определении лишайников используют такой признак, как сильный и неприятный запах триметиламина, который напоминает запах селедки. Триметиламин всегда образуется в клетках слоевища, например, *Sticta juliginosa*.

Кроме вкратце рассмотренных здесь интрацеллюлярных соединений, в лишайниках особенно богато представлены экстрацеллюлярные вещества.

Из неорганических соединений на поверхности гиф, особенно накипных лишайников, часто встречается в виде отложений щавелевокислый кальций (CaC_2O_4). Нередко он выступает и на поверхности корового слоя в виде бесформенных зернышек или правильных, очень мелких кристаллов октаэдрической формы. Щавелевокислый кальций иногда образуется в большом количестве (у *Aspicilia esculenta* до 66% веса сухой массы), так что нередко капля воды в препарате полностью заполняется кристаллами, которые выпадают из среза. Особенно много щавелевокислого кальция в слоевище ксеротических лишайников (тех, которые растут на известняках) и у накипных форм, у разных видов *Aspicilia*, *Pertusaria*, *Diploschistes*, *fiematomma*, *Ochrolechia*, *Placolecanora*, *Toninia*, *Rocella* и др. Количество щавелевокислого кальция в слоевище некоторых лишайников увеличивается с возрастом, что было отмечено Биоре (Bioret, 1921) для *Graphis*.

Биологическое значение этого экскрета некоторые из исследователей видят в том, что он будто бы предохраняет слоевище от пересыхания в засушливых условиях, другие в том, что углерод его может быть использован водорослями. Существует предположение, что щавелевокислый кальций помогает использовать окиси железа и алюминия в общем обмене веществ лишайников. Пока что все это не более чем простые догадки, не проверенные экспериментом, зачастую не выдерживающие критики. Так, трудно допустить, что щавелевокислый кальций предохраняет слоевище лишайников от пересыхания. В пустынях и степях слоевища немногих видов лишайников содержат щавелевокислый кальций, и несравненно большее число видов по содержит его; все они одинаково сильно высыхают, но не отмирают и снова проявляют активную жизнедеятельность после смачивания.

Первое экстрацеллюлярное лишайниковое вещество обнаружил Пфафф (Pfaff, 1826), изучавший *Cetraria islandica* и обративший внимание на новое органическое соединение. Он назвал его «щщайпикодой. кислотой», позднее так стала обозначаться очень большая группа лишайниковых химических веществ.¹ Только во второй половине прошлого столетия начинает складываться представление о богатстве лишайников своеобразными «кислотами». Количество известных в настоящее время лишайниковых веществ превышает 250. Цифра эта не преувеличена, несмотря на то, что немало вновь описанных лишайниковых веществ оказалось идентичным уже ранее описанным.² Особенно больших успехов достигло изучение лишайниковых веществ в начале настоящего столетия благодаря работам Цопфа, а также Гессе. В результате многолетних трудов Цопф (Zopf, 1907) опубликовал большую монографию, в которой описал все уже известные и много новых (всего более 150) химических соединений, затем методы их извлечения, их особенности, формы кристаллов и перечень лишайников с указанием свойственных им химических субстанций, а также предложил классификацию последних. Хотя современными учеными было внесено много исправлений, труд Цопфа и в настоящее время не потерял значения настольной книги для лихенолога-химика. В последнее время эти экстрацеллюлярные соединения перестали называть лишайниковыми кислотами, так как среди них, кроме довольно большого числа соединений, имеющих кислотные свойства, немало соединений, не обладающих таковыми (нейтральные зеорин, стиктаурин, каперин и т. п.).

Изучение химизма лишайников все больше развивалось. Принципиально новый вклад, значительно углубивший и изменивший направление исследований, сделан известным японским лихенологом и биохимиком Асахина. В большой серии своих статей он предложил и широко применил новый микрохимический метод, позволяющий обнаружить определенное лишайниковое вещество, используя для этого очень небольшие кусочки слоевища (Asahina, 1936—1940). Метод этот состоит в кристаллизации лишайниковых веществ путем воздействия на них некоторых реактивов и изучения под микроскопом формы кристаллов. В его многочисленных работах подняты новые вопросы в связи с оценкой значения лишайниковых веществ для систематики лишайников и необычайно раздвинуты границы проблемы химизма этой группы растений. Асахина обнаружил множество новых химических соединений, дал свою классификацию их и ввел реактивы, широко используемые в настоящее время в систематике лишайников.

Количество лишайниковых веществ в слоевище очень различно не только у разных видов, но даже в пределах одного и того же вида. Оно зависит от условий местообитания (от степени сухости), от положения на слоевище (наиболее богатыми являются более молодые части, иногда плодоношения, сородии, часто вершины парафиз), от некоторых особенностей лишайников (слизистые лишайники и полулишайники вовсе не имеют этих химических соединений). Если слоевище лишайника содержит щавелевокислый

¹ Позднее эта кислота была определена как очень распространенная у лишайников фумарпроцеттаровая кислота (Hesse, 1898, 1904).

² Возможность практического использования этих соединений в медицине и промышленности изучена еще весьма слабо. Только некоторые, в первую очередь усниновая кислота, известная как сильный антибиотик, теперь подробно изучены и находят практическое применение.

кальций, то с увеличением его количества снижается продукция лишайниковых веществ и т. д. Наиболее существенным фактором, способствующим образованию лишайниковых веществ, является свет (однако имеются и отрицательные указания). Поэтому части слоевища у *Xanthoria parietina*, экспонированные на солнце, отличаются гораздо более интенсивной оранжевой окраской, чем затемненные его участки. В условиях слабого освещения слоевище *X. parietina* полностью теряет оранжевую окраску (парие-тин) и становится серовато-зеленоватым. Именно условия освещения являются причиной того, что лишайники высокогорного пояса и Арктики чрезвычайно ярко окрашены.

Обычно количество лишайниковых веществ в среднем колеблется в пределах 2.5—5% сухой массы слоевища, но у некоторых видов количество их не превышает 0.16%, например криптохлорофеевой кислоты у *Cladonia cryptochlorophaea* (= *C. chlorofaea* f.), по данным Шибата и Чанга (Shibata and Chiang, 1965), или 0.28% мерохлорофеевой кислоты у *Cladonia merochlorophaea* (= *C. chlorofaea* f.), норстиктовая кислота может достигать у *Buellia sororioides* 6%, по данным Гунека и Зигеля (Huneck und Siegel, 1963) и т. д. Что касается леканоровой и псоромовой кислот, то количество первой достигает 36% в слоевище *Parmelia tinctorum* (Hale, 1961), а количество второй — 42%, у скального чилийского лишайника *Pentagenella fragillima* (Follmann, 1969).

Относительно накопления лишайниковых веществ в слоевище нет ясности. Есть указания, что они интенсивно образуются и больше всего сосредоточены в молодых участках с наиболее активным ростом (Федосеев и Якимов, 1960); но имеются сведения о том, что с возрастом концентрация лишайниковых веществ не изменяется (Culberson and Culberson, 1958).

В холодной воде лишайниковые вещества растворяются плохо или совсем не растворяются, благодаря чему в природных условиях они не вымываются из слоевища росой и дождем. Для их извлечения потребляют бензол, эфир, едкие щелочи, серную кислоту и др. Но лучше всего растворять лишайниковые вещества в ацетоне, этаноле, метаноле, бензоле, уксусной кислоте и эфире. Растворы щелочей и спирты могут воздействовать на структуру этих соединений, в связи с чем хлороформ менее рекомендуется как растворитель, поскольку он содержит, хотя и в малых количествах, спирт. Серная кислота имеет тот недостаток, что может изменять окраску кристаллов.

Лишайниковые вещества легко кристаллизуются при выпаривании растворителей. Точка плавления большинства этих соединений лежит в пределах 125—250° С. Форма кристаллов у большинства лишайниковых веществ постоянна, а потому ее используют для определения последних. Следует только иметь в виду, что на форму кристаллов влияет растворитель, из которого они выпадают.

Биологическое значение лишайниковых веществ еще полностью не выяснено. Их своеобразие, специфичность, отложение на гифах в довольно значительном количестве — все это требует объяснения их роли в жизни лишайников.

Цопф (Zopf, 1907) был, по-видимому, первым, поставившим этот вопрос. Он считал, что все лишайниковые вещества являются отходами обмена веществ и лишайниками больше не используются. Однако различное биологическое действие этих крайне разнообразных в химическом отношении веществ, появление некоторых из них у далеких друг от друга в родственном и экологическом отношениях лишайников опровергает такое мнение. Только для очень немногих видов с высокой концентрацией некоторых лишайниковых веществ можно допустить, что они являются отходами, если не резервными веществами. Можно предполагать, соглашаясь с Хейлом (Hale, 1967), что органические соединения в условиях недостатка углерода являются источником дополнительного питания лишайника, подобно тому как это часто имеет место в отношении отдельных продуктов обмена веществ у нелихенизированных грибов. Но такое предположение ничем не подтверждается, тогда как против него имеются серьезные возражения. Так, данные Мерки (Merka, 1951) показывают, что гифы лишайника не резорбируют отложенных на них веществ. В его исследованиях концентрация гирофоровой кислоты в слоевище *Umbilicaria pustulata* оставалась неизменной в благоприятных и в неблагоприятных условиях, вплоть до условий, вызывавших отмирание этого лишайника. К такому же выводу приходят Ч. Калберсон и В. Калберсон (Culberson and Culberson, 1958), согласно данным которых содержание гирофоровой кислоты в процентном отношении к сухому весу слоевища *Umbilicaria papulosa* оставалось постоянным во все периоды жизни. Это же известно и для *U. pustulata*. Сравнительные анализы эпилитного южноамериканского вида *Roccella portentosa* показали, что концентрация в нем леканоровой кислоты, равная 15% от сухой массы слоевища, остается константной на всем протяжении его ареала в различные фазы развития и в разные времена года, отклоняясь в среднем только на 0.9% (Follmann, 1969). Нет никаких оснований полагать, что лишайниковые вещества резорбируются и снова включаются в обмен веществ. Существует также широко распространенное мнение, что лишайниковые вещества защищают слоевище лишайников от поедания разными животными (Bachmann, 1890; Zuka, 1896; Stahl, 1904). Но эти соображения менее всего вероятны. Считать, как это иногда утверждают, что горький вкус лишайниковых кислот (свойственный только

ляется единственно возможным объяснением противодействия, которое оказывает эндолитное слоевище *Verrucaria calciseda* некоторым накипным эпилитным видам. Рост слоевища этих последних при этом задерживается. В то же время растущие рядом лишайники беспрепятственно поселяются на отмирающих или мертвых слоевищах *V. calciseda*.

Данные (Heilman and Sharp, 1963), приводимые в качестве примера возможного антибиотического воздействия со стороны лишайников *Ocellularia subtilis* и *Lecidea albo-coerulescens*, нарастающих на некоторые мхи и печеночники, значительно менее убедительны. Наблюдения этих авторов, вероятно, относятся к простому нарастанию указанных лишайников на мохообразные в процессе конкуренции за жизненное пространство. Антибиотическим действием, тормозящим развитие грибов, бактерий и высших растений, обладают многие лишайниковые вещества. С этим связывают, между прочим, следующие факты: на участках, покрытых лишайниками, отмечено значительное уменьшение развития почвенных гифомицетов (Harder und Nobelmesser, 1958), далее наблюдалось сильное подавление и отмирание эктотрофной микоризы на корнях семян хвойных (Leibundgut, 1952). Возможно, от этого зависит более слабое и медленное возобновление сосновых насаждений на участках Pinetum cladiripium. Впрочем, это же может объясняться чрезвычайно сильным затенением сплошными коврами кладоний поверхности почвы с прорастающими семенами светлюбивой сосны. Высказанные нами соображения, к сожалению, по идее дальше научных догадок, и вопрос о роли лишайниковых веществ ждет решения путем экспериментов и стационарных исследований.

Очень убедительные доводы существуют в пользу того, что лишайниковые вещества защищают фикобионт лишайников от сильного освещения. Это особенно понятно в случае окрашенных лишайниковых веществ, отлагающихся большей частью на оболочках гиф верхнего корового слоя и уменьшающих его светопрозрачность. Такое затенение прежде всего важно для водорослей с малым светодовольствием, из которых по сравнению со свободноживущими водорослями в первую очередь можно назвать *Trebouxia*. Оно дает возможность лишайнику с фикобионтом *Trebouxia* расти на чрезвычайно неврастительных, сильно освещаемых местообитаниях (Hale, 1967) и при этом особенно в континентальных районах, в которых не только водный режим, но и сильные температурные амплитуды снижают фотосинтез (Follmann, 1969). С другой стороны, как было показано Рао и Лебланом (Rao and Le Blanc, 1965), флюоресцирующие лишайниковые вещества, такие как депсид атранорин, отлагающийся в верхнем коровом слое, вероятно, играют в слоевище лишайников роль дополнительных абсорбентов света. Их исследования выяснили, что спектр флюоресценции атранорина (максимум 425 мкм) совпадает с «сипим» максимумом хлорофилла. Поэтому это и некоторые другие лишайниковые вещества могут, по-видимому, повышать способность фикобионта использовать свет слабой интенсивности с волнами короткой длины. Фолльманн обращает внимание на то, что у многих фотофобных и фототолерантных видов лишайников обнаружен атранорин, и, таким образом, пытается подтвердить гипотезу Рао и Леблана. Фолльманн указывает на *Lepraria latebrarum*, *Parmelia olivaria*, *Peltigera canina* как на теневыносливые лишайники, которые продуцируют атранорин. Однако, проверив виды, для которых многочисленными авторами указывается атранорин, мы не можем подтвердить того, что он особенно характерен для фотофобных и фототолерантных видов. Если его можно указать из этой группы лишайников (кроме приводимых Фолльманном) для *Lepraria neglecta*, *Menegazzia terebrata*, *Stereocaulon nanodes* и др., то атранорин продуцируется и такими фотофильными видами, как *A. napychia ciliaris*, *Evernia prunastri*, *Buellia canescens*, *Lecanora rupicola*, *Parmelia acetabulum*, *P. saxatilis*, *Umbilicaria pustulata* и рядом других.

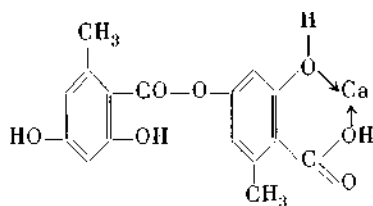
В отношении роли лишайниковых веществ, вероятно, реальны предположения, что благодаря этим веществам, отлагающимся на внешней поверхности гиф, последние не смачиваются водой, и в связи с этим в слоевище всегда имеется свободный доступ воздуха, который беспрепятственно проникает к водорослям.

Были высказаны также предположения, что лишайниковые вещества, отличаясь малой растворимостью в воде, защищают фикобионт от большой потери воды, а вместе с тем водоросли от чрезмерного разбухания (Galloe, 1908; Senft, 1916; Goebel, 1926). Чем содействуют стабилизации водного режима лишайников. Однако исследования водного режима показали, что все особенности лишайников, которым приписывается роль регуляторов водного режима, практического значения в этом процессе не имеют (Блюм, 1965а, 1965б). Прямые, точные сравнительные исследования, поставленные Фолльманном (Follmann, 1969) над содержащей лсканоровую кислоту кустистой *Roccella portentosa* и над лишенной лишайниковых веществ кустистой *Tornabenia eplieba*, не обнаружили никакой гидратурной защиты симбиозного единства.

Фолльманн полагает, что лишайниковые вещества способствуют обмену веществ между партнерами в симбиозе. Он выяснил экспериментально, что протопласт клеток фикобионта *Cladonia furcata*, содержащей атранорин и фумарпротоцтаровую кислоту,

сравнительно с протопластом этой же свободноживущей или изолированной водоросли показывает повышенную водопроницаемость для неэлектролитов (Follmann, 1960). Вместе с тем клетки свободноживущей водоросли *Spirogyra juergensii* и цветковых растений — *Alium sepa* и *Elodea canadensis* — при добавке в опытную среду леановой, усниновой кислот, церухиноля, т. е. α-гидроксикаурана, обнаружили повышение проницаемости (Follmann und Villagran, 1965). Именно этим Фолльманн объясняет наблюдения Дрю и Смита (Drew and Smith, 1966, 1967) относительно быстрой отдачи в опытную жидкость ассимилятов фикобиоптами *Peltigera polydactyla* и *Xanthoria aureola*. Так как у исследованных объектов фикобионты родственно не связаны — у *Peltigera* это синезеленая водоросль *Nostoc*, а у *Xanthoria* — зеленая *Trebouxia*, то Фолльманн допускает, что здесь, возможно, речь идет об общих для лишайников особенностях. Еще, конечно, слишком мало данных для какого бы то ни было категорического суждения. Ч. Калберсон (Culberson, 1969) считает, что изменение проницаемости могло быть вызвано и другими факторами.

Несомненна роль лишайниковых веществ в разрушении горных пород и этим самым в прикреплении слоевища на таких твердых субстратах, как гранит, гнейс и даже базальт. Дезинтегрируются лишайниковыми кислотами горные породы, на которых растут лишайники, в результате хелатирования, при котором из кристаллов удаляются некоторые металлы, кальций, магний и др. Хейл (Hale, 1961) показал возможный механизм хелатирования кальция лсканоровой кислотой:



Процесс хелатирования сказывается и на подготовительных этапах образования почв.⁵

Совершенно очевидно, что не может быть единой роли (а потому и единого объяснения значения) у всех очень различных в химическом отношении лишайниковых веществ. Некоторые из них оказывают фильтрующее действие и снижают светопроницаемость корового слоя, что крайне важно для фикобионта, особенно когда он отличается невысоким светодовольствием, другие представляют антибиотические вещества, предохраняющие лишайники от разрушения микроорганизмами, грибами, некоторые интенсифицируют обмен веществ, возможно, повышая проницаемость клеток фикобионта и т. д. Однако, пока почти все эти трактовки не выйдут из области гипотез и необходимы многочисленные дальнейшие исследования, чтобы выяснить многообразное истинное значение лишайниковых веществ.

Особенно активизируется изучение химизма лишайников в последнее десятилетие. Поднимаются новые вопросы о связи химизма лишайников с их таксономией, вопросы о новых легко применимых методах микрохимической идентификации лишайниковых кислот, значительно облегчающих определение многих видов. Изучается размещение особых, химических рас лишайников, исследуются чисто химические аспекты лишайниковых веществ, создаются их новые, биогенетические классификации.

Естественно, что из громадного количества работ, посвященных химизму лишайников, в настоящей книге отмечаются только единичные, в которых можно найти более подробные ссылки на литературу по различным вопросам этой крупнейшей и все расширяющейся области лихенологии.

Из обзорных работ отметим большой обобщающий труд Лсахины и Шибаты (Asahina and Shibata, 1954), а также работы Шибаты, освещающие различные аспекты лишайниковых веществ (Shibata, 1958, 1963). В обзорной работе Неелакантана (Neelakantan, 1965) подведен итог различным новейшим лихенологическим исследованиям по

⁵ Почвообразовательному процессу способствует и постепенный отрыв мельчайших частиц горной породы в результате постоянного изменения массы слоевища лишайника, увеличивающейся во влажные периоды и сжимающейся при высыхании. Что касается широко распространенного мнения о том, что лишайниковые кислоты участвуют в почвообразовательном процессе, растворяя горную породу в результате водородно-ионного обмена, то процесс этот в силу очень низкой кислотности лишайниковых веществ крайне незначителен; Хейлом эта идея вообще не поддерживается.

данном многочисленных (около 170) статей. Эта работа знакомит с современными микрохимическими методами, используемыми в лихенологии. Подробное изложение метода хроматографии на бумаге в применении к лишайникам дает работа Вахмейстера (Wachtmeister, 1959), метода тонкослойной хроматографии — работа Сантессона (Santesson, 1967), более ограниченно используемого метода газовой хроматографии лишайниковых веществ — работа Шибаты и др. (Shibata, Furuya and Iizuka, 1965). Что касается классификации лишайниковых кислот, то первую классификацию предложил Цопф (Zopf, 1907). Монография его до настоящего времени не потеряла своего большого значения, но принципы его классификации уже устарели. Цопф распределил известные ему органические лишайниковые вещества в два ряда: жирный и бензольный. Вещества жирного ряда включают 5 групп: 1) растворимые в щелочах бесцветные вещества; 2) нейтральные бесцветные вещества, не растворимые в щелочах, но растворимые в спиртах; 3) дериваты пульвиновой кислоты; 4) усниновая кислота; 5) тиофаниновая кислота. Бензольный ряд, гораздо более богатый, разделен на 2 подряда — производных орсина и производных антрацена. Первый подряд дериватов орсина охватывает 5 групп: 1) орселлиновой кислоты; 2) оливеторовой кислоты; 3) эверновой кислоты; 4) псоромовой кислоты; 5) атранорина. Вторым подрядом дериватов антрацена, отличающиеся яркой окраской. В добавлении к классификации указана серия цветных лишайниковых веществ неизвестного еще положения.

Уже к началу 30-х годов химия лишайников настолько разрослась и обогатилась такой массой новых данных, что необходимо было создание принципиально новой классификации лишайниковых веществ. Такую классификацию и предложил Асахино (Asahina, 1934). Он полностью преобразовал классификацию Цопфа и особенно кардинально первый подряд, охватывающий производные орсина, которые распределил в две группы: депсидов и установленную им группу депсидонов. Схематически классификация Асахины может быть представлена в следующем виде.

Соединения жирного ряда
(включая алициклический ряд)

Группа 1. Жирные кислоты и лактоны. Неокрашенные вещества, растворимые в карбонатах щелочных металлов или омыляемые щелочами, не окрашивающиеся $\text{Ca}(\text{ClO})_2$.

Группа 2. Нейтральные вещества, не омыляемые щелочами, нерастворимые в щелочах, не окрашивающиеся $\text{Ca}(\text{ClO})_2$ и образующие бесцветные кристаллы, зорин — $\text{C}_{30}\text{H}_{62}\text{O}_8$.

Группа 3. Полиспирты, маннит — $\text{C}_6\text{H}_{14}\text{O}_6$, вещество сладкого вкуса.

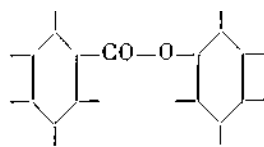
Соединения бензольного ряда

Группа 1. Дериваты пульвиновой кислоты. Кристаллы желтые, слабо растворяются в эфире и спиртах, лучше — в хлороформе и сероуглероде, например вильшшова кислота ($\text{C}_{19}\text{H}_{14}\text{O}_6$).

Группа 2. Дериваты кумарона. К ним принадлежит усниновая кислота — $\text{C}_{18}\text{H}_{16}\text{O}_7$.

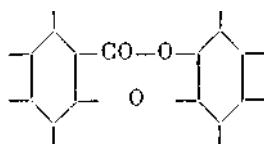
Группа 3. Дериваты тиофаниновой кислоты. Это кислые и нейтральные вещества сернисто-желтого цвета — тиофановая кислота ($\text{C}_{14}\text{H}_6\text{S}_4\text{O}_6$) и др.

Группа 4. Депсиды. Они легко омыляются щелочами или расщепляются под действием энзимов (такадиастаза, танназа), неокрашены. Скелет их имеет следующее строе-



ние: Они образуют две подгруппы: дериваты орсина, леканоровая кислота ($\text{C}_{16}\text{H}_{14}\text{O}_7$) и дериваты β -орсина, атранорин ($\text{C}_{19}\text{H}_{18}\text{O}_8$).

Группа 5. Депсидоны. Не омыляются щелочами. Скелет их молекулы имеет следующее строение:



ние:

Депсидоны также делятся на подгруппу дериватов орсина и подгруппу дериватов β-орсина. К веществам первой подгруппы принадлежит физодовая кислота ($C_{26}H_{30}O_8$). Из представителей второй подгруппы можно назвать протоцетраровую кислоту ($C_{18}H_{14}O_6$).

Группа б. Дериваты антрахинона. Кристаллы ярко окрашены в желтый, красный до бурого цвета и становятся пурпурными до синевато-фиолетовых от щелочей. Из веществ этой подгруппы отметим очень распространенный парпетин ($C_{16}H_{12}O_5$) оранжевого цвета.

Свою классификацию Асахина заканчивает группой лишайниковых веществ еще неизвестного положения. Такая группа, конечно, не может быть разделом классификации.

Позднее была предложена широко принимавшаяся классификация Асахины и Шибаты (Asahina and Shibata, 1954).

Алифатические вещества по группам: 1) кислоты; 2) нейтральные вещества, позитивные по отношению к реакции Либермана (зеориновая серия); 3) полиспирты.

Ароматические вещества по группам: 1) производные пурвиновой кислоты; 2) депсиды; 3) депсидоны; 4) хиноны; 5) производное ксантона; 6) производные дибензофурана; 7) производное дикетопиперазина.

Спустя десять лет Шибата (Shibata, 1965) предложил принципиально новую, биогенетическую классификацию лишайниковых веществ вместо классической системы органической химии. В ней лишайниковые вещества располагаются соответственно тем четырем направлениям, по которым эти своеобразные соединения синтезируются. Эти направления синтеза и послужили главными разделами классификации Шибаты.

По Шибата, согласно современным исследованиям, в биосинтезе лишайниковых веществ можно признать главными следующие направления: ацетатно-малолатное — для высших жирных кислот, фенолов и соединений, производных полнкетометилена; шикимо-кислотное — для ароматических соединений фенилпропанового типа или их производных; мевалоново-кислотное — для изопреноидов (стероидов и терпеноидов); аминокислотное конденсационное — для некоторых алкалоидов и пептидов.

Исходя из этого, Шибата дает свою новую классификацию. Приводим ее в слегка измененном Хейлом (Hale, 1967) виде.

- I. Вещества шикимо-кислотного происхождения:
 - 1) терфенилхиноны;
 - 2) производные тетровой кислоты.
- II. Вещества мевалоново-кислотного происхождения:
 - 1) тритерпеноиды.
- III. Вещества ацетатно-малолатного происхождения:
 - 1) высшие жирные кислоты,
 - 2) фенолкарбоновые кислоты: а) производные орсинола: депсиды, дибензофураны, депсоны, депсидоны, хроманоны; б) производные β-орсинола: депсиды, депсидоны; в) производные флороглюцинола, г) хиноны.
- IV. Вещества аминокислотного происхождения:
 - 1) производные дикетопиперазина.

В классификации Шибаты, в отличие от приведенной (измененной Хейлом), включены еще углеводы и близкие соединения: полигидрические спирты и полисахариды.⁶ Сюда относятся D-арабит, $C_6H_{12}O_5$, который, по-видимому, встречается только (?) у дисколихенов и известен также у несимбиотических грибов — *Boletus bovinus*, *Fistulina hepatica*, эритрит, $C_4H_{10}C>4$, — у некоторых представителей сем. *Roccellaceae* и отмечен также для водорослей, несимбиотических грибов и цветковых растений, D-маннит ($C_6H_{14}O_6$), довольно распространенный у лишайников, а также водорослей, несимбиотических грибов и цветковых растений, волемит ($C_7H_{16}O_7$), главным образом у некоторых видов пиренолихенов, у водорослей, несимбиотических грибов и у некоторых цветковых растений, и ряд других соединений.

Не останавливаясь подробно на рассмотрении каждой группы,⁷ приведем лишь некоторые вещества, свойственные лишайникам в СССР.

⁶ Хейл (Hale, 1967) не приводит эту группу, так как она содержит интрацеллюлярные, а не экстрацеллюлярные лишайниковые вещества.

⁷ Более подробно и глубоко о химизме лишайников см.: Zopf, 1907; Asahina, 1936—1940; Krog, 1951; Dahl, 1952; Asahina and Shibata, 1954; Wachtmeister, 1958b; Haie,

I. Вещества шикимово - кислотного происхождения

1. Терфенилхстоны, например телефоровая кислота, $C_{20}H_{12}O_9$ (представляет пигмент красного цвета), очень редкая, известная в ризинах *Lobaria retigera* и у некоторых видов нелихенизированных грибов из родов *Hydnum*, *Phlebia*, *Polyporus*, *Thelephora* и др.

2. Производные тотроновой кислоты, например вульпиновая кислота ($C_{19}H_{14}O_5$) (обладает ядовитыми свойствами для некоторых млекопитающих), известна у *Cetraria juniperina*, *C. pinastri*, *Letharia vulpina* и др. Калинин ($C_{18}H_{10}O_5$), содержится в слое вищах лишайников видов *Candelaria*, *Candelariella* и др. Ризокарповая кислота ($C_{28}H_{23}O_6$) — у *Acarospora chlorophana*, *A. oxytona*, видов *Rhizocarpon* и др.

К этой же группе относятся лепраровая кислота — $C_{18}H_{18}O_8$, пинастровая кислота — $C_{20}H_{16}O_6$, пульвиновый дилактон — $C_{18}H_{10}O_4$ и эпанорин — $C_{25}H_{26}NO_6$. Все это желтые пигменты, не изменяющиеся при действии КОН и $Ca(CO)_2$, окрашивающие слоевище видов *Candelaria*, *Candelariella*, *Cetraria*, *Pseudocyphellaria*, *Rhizocarpon* и др.

II. Вещества мевалоново - кислотного происхождения

К ним относятся некоторые тритерпеноиды: зеорин ($C_{30}H_{62}O_2$) — у видов *Anaptychia*, *Cladonia deformis*, *Haematomma coccineum*, *Nephroma arcticum*, *Placolecanora saxicola* и др., урсоловая кислота ($C_{30}H_{48}O_3$) — у *Cladonia sylvatica*, *C. impexa* (известна также и у ряда цветковых растений) и др.

III. Вещества ацетат и о-малонатного происхождения

1. Высшие жирные кислоты. Каператовая кислота ($C_{21}H_{38}O_7$), известна у *Cetraria oakesiana*, *Parmelia caperata* и др., протолихестериновая кислота ($C_{19}H_{32}O_4$) — у *Cetraria cucullata*, *Cladonia papillaria*, *Nephromopsis ciliaris* и др., рангиформовая кислота ($C_{21}H_{38}H_6$) — у *Cladonia mitis*, *C. rangiformis* и др., а также другие кислоты.

2. Фенолкарбоновые кислоты, а) Производные орсинола. Депсиды: анциевая кислота ($C_{24}H_{30}O_7$), у видов *Anzia*, у некоторых видов *Cetrelia* (не нашей флоры); гиروفоровая кислота ($C_{24}H_{20}O_{10}$) — у *Cetraria delisei*, *Dactylina arctica*, *Umbilicaria* и др.; гломеллифоровая кислота ($C_{25}H_{30}O_8$) у *Parmelia glomellifera*; диварикатовая кислота ($C_{21}H_{24}O_7$) — у *Evernia divaricata*, *E. mesomorpha*, *Haematomma ventosum*, *Parmeliopsis ambigua* и др.; гомосекиковая кислота ($C_{24}H_{30}O_8$) у *Cladonia rangiformis* и др.; диплосхистовая кислота ($C_{16}H_{14}O_8$) у *Diploschistes*; имбрикарповая кислота ($C_{23}H_{28}O_7$) у некоторых представителей темноцветных пармелий; криптохлорофеевая кислота ($C_{25}H_{32}O_8$) у *Cladonia chlorophaea* (ее химической расы); леканоровая кислота ($C_{16}H_{14}O_7$) широко распространена у лишайников *Diploschistes scruposus*, *Parmelia boreri*, *P. subaurijera*, *P. ulophylloides*, *Pseudevernia furfuracea*, *Psora scalaris* и мн. др.; мерохлорофеевая кислота ($C_{24}H_{30}O_8$) у *Cladonia chlorophaea* (у ее химической расы — *Cladonia merochlorophaea*); обтузатовая кислота ($C_{18}H_{18}O_7$) — у *Ramalina pollinaria*; оливеторовая кислота ($C_{26}H_{32}O_8$) у *Cornicularia divergens*, *Nephromopsis ciliaris*, *Pseudevernia furfuracea* var. *olivatorina* и др.; перлатоловая кислота ($C_{25}H_{32}O_7$) — у *Cladonia decorticata*, *Cetrelia cetrarioides*; сферофорин ($C_{23}H_{28}O_7$) — у видов *Sphaerophorus*; тепуйорпп ($C_{26}H_{24}O_{10}$) у *Lobaria Uniata* — у видов *Peltigera*; умбиликарповая кислота ($C_{25}H_{22}O_{10}$) — у видов *Umbilicaria*. Эритрип ($C_{20}H_{22}O_{11}$) у видов *Roccellaceae*; эверповая кислота ($C_{17}H_{16}O_7$) — у *Evernia prunastri*, *Ramalina pollinaria*. Дибензофураны: дидимовая кислота ($C_{22}H_{21}O_5$) известна у *Cladonia baccillaris*, *C. floerkeana*, *C. incrassata*, *C. macilentia* и др.; папнарвовая кислота ($C_{16}H_{12}O_7$) у видов *Geococcyx*; порфирилловая кислота ($C_{16}H_{10}O_7$) известна у видов *Haematomma*; стрепсилин ($C_{16}H_{10}O_5$) — у *Cladonia strepsilis* (отличается своеобразной реакцией — зеленеет от $CaCl_2O_2$). Депсоны: у лишайников известен единственный представитель этой группы соединений — пикролихеповая кислота ($C_{25}H_{30}O_7$) у *Pertusaria amara*. Депсидоны: алектороновая кислота ($C_{28}H_{32}O_9$) у некоторых видов *Alectoria*, *Asahinea chrysantha*, видов *Cetrelia*, *Nephromopsis ciliaris*, *Parmelia arnoldii*, *P. centrifuga*, *P. incurva*; вариоларовая кислота ($C_{16}H_{10}O_7$) — у ряда видов *Pertusaria*; граяновал кислота ($C_{23}H_{26}O_7$) — у *Cladonia grayi*; а-коллатоловая кислота ($C_{29}H_{34}O_9$) — у *Asahinea chrysantha*, *Lecanora atraii* др.; лобаровая кислота ($C_{25}H_{28}O_8$) — у *Parmelia omphalodes*, *Stereocaulon paschale* и др.; физодовая кислота ($C_{26}H_{30}O_8$) — у видов *Cavernularia*, у многих видов *Hypogymnia*, *Pseudevernia furfuracea*. Хроманоны: Снфулин ($C_{24}H_{28}O_7$) известен только у *Siphula ceratites*.

1961, 1967; Shibata, 1963; Culberson, 1969. В этих работах имеются также и большие списки литературы по химизму лишайников.

б) Производные β-орсинола. Деспиды: атранорин (C₁₉H₁₈O₈) известен у *Anaptychia ciliaris*, *A. speciosa*, у видов *Anzia*, *Asakinea chrysantha*, у ряда видов *Cetraria*, у многих видов *Cladonia*, *Evernia prunastri*, *Haematomma coccineum* и очень многих других лишайников; бдрбдтовая кислота (C₁₉H₂₀O₇) — у *Cladonia amaurocraea*, *C. bacillaris*, *C. floerkeana*, *Parmelia laevigata*, *Usnea ceratina*, беомицетовая кислота (C₁₉H₁₈O₉) — у *Baeomyces roseus*, *Cladonia strepsilis*, *Thamnolia vermicularis*, скваматовая кислота (C₁₉H₁₈O₉) — у ряда видов *Cladonia*, *Sphaerophorus globosus*; тамноловая кислота (C₁₉H₁₆O₁₁) — у некоторых видов *Cladonia*, *Parmeliopsis aleurites*, *Usnea florida*. ДспсИ-доиы: норстиктовая кислота (C₁₈H₁₂O₉) — у *Cladonia subcariosa*, *Lobaria pulmonaria*, *Menegazzia terebrata*, *Parmelia acelabulum* и некоторых других лишайников; прототе-траровая кислота (C₁₈H₁₄O₉) — у *Cetraria islandica*, *Hypogymnia encausta*, *Parmelia caperata*, *P. olivacea*, *P. sulcata* и др.; псоромовая кислота (C₁₈H₁₄O₈) — у *Cladonia alpestris*, *C. alpicola*, *C. mitis*, *Rhizocarpon geographicum*; салациновая кислота (C₁₈H₁₂O₁₀) — у ряда видов *Parmelia*, *Ramalina farinacea*, *Usnea comosa* и др.; стиктовая кислота (C₁₉H₁₄O₉) у *Cetraria commixta*, *Lecidea albocoeulescens*, *Lobaria pulmonaria*, *Menegazzia terebrata*, некоторых видов *Parmelia*, *Rhizocarpon grande*, фумарпротоцетраровая кислота (C₂₂H₁₆O₁₂) — у *Alectoria nidulifera*, *Cetraria islandica*, очень многих видов *Cladonia*, *Parmelia conspersa*.

в) Производные флороглюцинола. Усшпювая кислота (C₁₈H₁₆O₇) — у очень многих лишайников: ряда видов *Alectoria*, *Catolechia pulchella*, ряда видов *Cetraria*, много численных видов *Cladonia* — у видов *Dactylina*, *Evernia*, некоторых видов *Parmelia*, *Parmeliopsis ambigua*, некоторых видов *Ramalina*, многих видов *Usnea* и мн. др.; свой ственна очень многим лишайникам также и не нашей флоры; привлекла к себе внимание благодаря антибиотическим свойствам, а также из-за своеобразия химической структуры.

г) Хиноны. Антрахиноны: париетип (фисцион) (C₁₆H₁₂O₅) — у видов *Caloplaca*, *Fulgensia*, представителем семейства *Teloschistaceae*, известен также у неплененизированных грибов в сем. *Aspergillaceae* и у некоторых цветковых растений; париетиповая кислота (C₁₆H₁₀O₇) — у видов *Xanthoria*; родокладоповая кислота (C₁₇H₁₂O₉) — у всех видов *Cladonia* (группы *Cocciferae*) в красноцветных апотециях; солорпиповая кислота (C₁₇H₂₀O₇) — у *Solorina crocea* в сердцевинном слое, кристаллы оранжево-красного цвета; телосхистин (фадлаиноль) (C₁₈H₁₂O₆) — у видов рода *Xanthoria*.

IV. Вещества аминокислотного происхождения

Производные дикетопиперазина. Пикророччелип (C₂₀H₂₂N₂O₄) известен только у *Roccella fuciformis*, вида не нашей флоры. Отмечается здесь как содержащее азот вещество своеобразной структуры, которое, возможно, будет обнаружено и у *Roccella fucoides*, растущей в СССР, на скалах южного побережья Крыма.

В самое последнее время вышел в свет обширный труд Ч. Калберсон (Culbprson, 1969), в котором она подводит итоги современных знаний о химии лишайниковых веществ. Ч. Калберсон критически суммировала данные громадной и чрезвычайно рассеянной в различных периодических изданиях литературы по различным вопросам, связанным с лишайниковыми веществами. Особенно велик ее вклад в изучение чисто химических аспектов лишайниковых веществ, в познание их биогенеза, выяснение их отношения к веществам, продуцируемым по симбиотирующими грибами. В результате исследований она развивает биогенетическую классификацию лишайниковых веществ на основе созданной Шибатой (Shibata, 1905), и здесь не приводится.

К о н с т р у к т а ц и я э к с т р а ц е л л ю л я р н ы х лишайниковых веществ. Состав экстрацеллюлярных химических веществ лишайников, как правило, постоянен для определенных видов, однако более глубокое изучение показало, что у ряда лишайников не все вещества одинаково постоянно присутствуют. Некоторые вещества отмечаются у растений на всем протяжении их ареала, другие — только в определенных частях его (Dálil, 1950; Окспор, 1956; Трасс, 1968). Даль в связи с этим обращает внимание на два вида *Cladonia coccifera* и *C. chlorophaea*. У *C. coccifera* различаются две разновидности: var. *stemmatina* и var. *pleurota*. Ужо Цопф (Zopf, 1907) нашел, что в Европе var. *stemmatina* всегда содержит барбатовую кислоту, тогда как var. *pleurota* — зеорип. Так как выяснилась полная корреляция между химическими и морфологическими особенностями этих разновидностей, то Цопф считал их отдельными видами, что на основании морфологических признаков делали некоторые лишайники и до него. Однако Асахипа (Asahina, 1939), изучая японские растения *C. coccifera*, нашел зеорин у представителей обеих разновидностей. На гренландском материале Даль отметил еще более сложную картину. Зеорип был обнаружен у обеих разновидностей, барбатовая кислота была найдена только у var. *stemmatina*. Кроме того, var. *pleurota* один раз показала скваматовую кислоту, а также еще одну неидентифицированную кислоту. Все эти измененные химические отношения не имеют параллельных

себе морфологических особенностей. Анализируя эти комбинации, Даль приходит к странному выводу, что в Европе эти разновидности представляют два хороших вида, а в других областях (Япония, Гренландия) их нельзя рассматривать иначе, чем разновидности. Отмеченные химические особенности, по его мнению, имеют ценность в Европе, по малоценны в Японии и Гренландии.

Другой пример, приводимый Далем, относится к *Cladonia Morophaca*, у которой известно несколько лишайниковых кислот. В хорошо определенных эксикатах Зандштеде (Sandstede, *Cladoniae exsiccatae*). Даль отметил морфологически неотличимые, но различающиеся химически растения *Cladonia chlorophaea*. Оказалось, что у одной и той же разновидности одного и того же номера эксикат, принадлежащих Асахина, последний обнаруживает в своем экземпляре одну кислоту, а Даль у кладонии этого же номера эксикат в гербарии, находящемся в Осло, — другие лишайниковые кислоты. В связи с этим Асахица (Asahina, 1940) выделяет как самостоятельные виды, различающиеся только химически, следующие кладонии: *Cladonia chlorophaea* с фумарпротоцетраровой кислотой, *C. cryptochlorophaea* с криптохлорофеевой кислотой, *C. merochlorophaea* с мерохлорофеевой кислотой и присоединяет к этой группе *C. grayi* (выделенную еще Зандштеде) с гряновой кислотой.

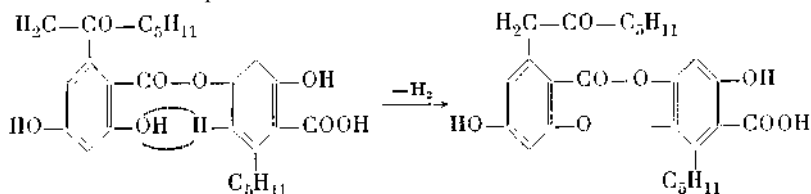
Даль обнаружил сверх этого у *C. chlorophaea* (Sandstede, Clad, exs., № 238 и 975 в гербарии Осло) еще одну новую кислоту, которую он назвал новохлорофеевой.

Результаты изучения ряда растений *C. chlorophaea* из упомянутого издания, находящегося в Осло (тех же номеров, которыми в Японии пользовался Асахина), позволили Далу в одних случаях подтвердить данные Асахицы, в других — обнаружить иные кислоты. Так, по Асахице, в растениях из № 235 указанных эксикат, содержится гряновая кислота, а Даль обнаружил в своем экземпляре эксикат у одних растений под тем же номером мерохлорофеевую, у других — криптохлорофеевую кислоту; растения под № 238 у Асахицы содержали мерохлорофеевую кислоту, а у Даля — некоторые мерохлорофеевую, другие новохлорофеевую; растения под № 975 у Асахицы содержали гряновую кислоту, у Даля — новохлорофеевую. Такое же расхождение наблюдалось и в некоторых других номерах эксикат. Отметим еще, что содержание фумарпротоцетраровой кислоты, по Асахице, у *Cladonia chlorophaea* очень незначительно и притом изменчиво.

В настоящее время изменчивый состав лишайниковых веществ известен по Хейлу (Hale, 1961) у 40—50 видов лишайников. Так, указывают (Hale, 1961, 1967; Asahina, 1937) (отметим только известные у нас виды), что *Cetraria islandica* имеет одну популяцию с фумарпротоцетраровой и протолихестериновой кислотами, а другие только с протолихестериновой кислотой; *Lobaria pulmonaria* имеет стиктовую или норстиктовую кислоты; *Nephromopsis ciliaris* — протолихестериновую, оливеторовую или алектроповую; *Parmelia borrieri* — леканоровую или гирофоровую; *P. conspersa* — салЩщнуюЮ, стиктовую или же фумарпротоцетраровую; *P. laevigata* — леканоровую или барбатовую; *Pseudevernia furfuracea* — физодовую, оливеторовую или леканоровую; *Rinodina oreina* — фумарпротоцетраровую или гирофоровую; *Stereocaulontomentosum* — лобаровую или стиктовую; *Thamnia vermicularis* — скваматовую или тамполовую, *Usnea longissima* — салациновую или барбатовую кислоты и др.

Лишайниковые вещества определенных химических форм (рас) бывают в большей или меньшей степени близкими. Так, Даль (Dahl, 1952) показал, что кислоты скваматовая, барбатовая, беомицетовая или тамполовая могут легко превращаться одна в другую в результате одних только процессов восстановления или окисления боковых цепей. Поэтому, как отмечает Даль, в тех группах кладоний, у которых встречается скваматовая кислота, некоторые виды могут содержать барбатовую, беомицетовую или тамполовую кислоты. Хейл (Halo, 1961) обращает внимание также на малое различие между физодовой и оливеторовой кислотами, содержащимися в разных слоевищах *Pseudevernia furfuracea*.

Хейл показал, что превращение оливеторовой кислоты в физодовую может происходить вследствие дегидрогенизации.



Шибата (Shibata, 1965) определил пути происхождения целого ряда лишайниковых веществ и вместе с Чиангом (Shibata and Chiang, 1965) выяснил биогенез известной уже нам серии лишайниковых кислот *Cladonia chlorophaea* (кислоты криптохлорофеевая, мерохлорофеевая и гряновая).

Некоторые из химически отличающихся форм одного и того же вида бывают связаны с определенной географической областью; в литературе их часто называют химическими расами. Примером такого вида с несколькими химическими расами может служить только что упомянутая *Pseudevernia furfuracea*, которая в Сев. Америке содержит леканоровую, а в Европе либо физодовую, либо оливоветоровую кислоту (Hale, 1956, 1961, 1967). Популяции расы, содержащей оливоветоровую кислоту, обильны в более северных частях Европы, особенно в Великобритании, в Норвегии, а к югу постепенно их встречаемость уменьшается (табл. 1). Популяций с физодовой кислотой здесь значительно меньше. Далее к юго-западу в Европе возрастает количество популяций оливоветоровой расы, и соответственно ее увеличению падает количество популяций физодовой расы. В Сев. Африке имеется только физодовая раса. Хейл (Hale, 1956, 1967) на основании анализа гербарных образцов *Pseudevernia furfuracea* высчитал процент встречаемости оливоветоровой и физодовой рас в различных странах.

	Раса с оливоветоровой кислотой	Раса с физодовой кислотой
Великобритания	80	20
Норвегия	67	33
Швеция	47	53
Финляндия	40	60
Дания	36	64
Нидерланды	27	73
ГЛР и ФРГ	35	65
Австрия	38	62
Франция	18	82
Северная Африка	0	100

Образование лишайниковых веществ, в большинстве своем неизвестных в естественных условиях ни у свободноживущих водорослей, ни у грибов, является свойством, которое появилось у лишайников в связи с определенными условиями питания, с особенностями обмена веществ.⁸ До последнего времени считали, что лишайниковые вещества образуются только грибом лишайника в симбиозе с водорослями. Как подтверждение приводились опыты Меллера (Möller, 1887) и значительно более поздние опыты Тоблера (Tobler, 1909, 1925) над *Xanthoria parietina*. Слоевнице этого лишайника, выращенное в культуре и не содержащее водорослей, не давало реакции на КОН. Однако при внесении в слоевище свойственной этому лишайнику водоросли эта реакция происходила. Результаты более поздних опытов Квиспела (Quispel, 1945) над *Xanthoria* и некоторыми несовершенными лишайниками опровергают возможность образования лишайниковых веществ грибами в чистых культурах при отсутствии водорослей. Однако Томас (Thomas, 1936, 1939), изолировавший грибы из некоторых видов *Caloplaca* и четырех видов *Xanthoria*, отметил, что и в чистых культурах они образовывали паристий. Касл и Кабш (Castle and Kubsch, 1949) также отмечают образование усниновой, дидимовой и родокладоновой кислот в чистых культурах гриба *Cladonia cristatella*. Впрочем, последующие исследования Ахмаджяна, проведенные на большом материале, показали негативные результаты (Ahmadjian, 1964). Гриб, изолированный Томасом из *Candelariella vitellina*, образовывал стиктаурин. Эти эксперименты доказывают, что лишайниковые вещества образует гриб, и притом иногда даже в отсутствие водорослей.

Изменяя условия культуры, Томас установил, что образование лишайниковых кислот зависит от типа питания гриба, например, у гриба *Candelariella vitellina* на пептон-агаре, -глюкоз-о-агаре и агаре со средой Кнопа образование стиктаурин было угнетенным, но тот же гриб при обогащении культуры сахарами и органическим азотом продуцировал большое количество стиктаурин.

Что касается образования париедина ксанторией постенной, то культуры Томаса не дали такой четкой картины, но подтвердили, что при определенных условиях питания (которые были созданы в опытах Тоблера) париедин не продуцировался. Зависимость образования париедина от наличия сахара в культурах лишайниковых грибов можно наблюдать, сопоставляя опыты Тоблера на средах, бедных сахаром, с опытами Вернера (Werner, 1925, 1927) на средах, богатых им: с увеличением количества сахара в культурах увеличивается и продукция париедина. Что касается лишайников, то они, по мнению Моро, образуют париедин за счет сахаров, которые продуцируют водоросли

⁸ В чистых культурах в искусственных условиях развития известно образование лишайниковых веществ у несимбиотических грибов. Так, например, в чистых культурах *Bulgaria inquinans* на среде, богатой сахаром, супруги Моро (Moreau F. et Mme, 1937) наблюдали образование болгарина, который, очевидно, идентичен париедину.

ХИМИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ЛИШАЙНИКОВ

в процессе фотосинтеза. По-видимому, у лишайников гриб образует лишайниковые вещества из синтезируемых водорослью углеводов.

Эксперименты Мосбаха и Якобссон показывают, что водоросли иногда могут участвовать и в конечных этапах формирования лишайниковых веществ (Culberson, 1969).

В своих опытах Томас показал основное значение обмена веществ для образования лишайниковых веществ определенного типа: гриб продуцирует в культуре определенное лишайниковое вещество, если его обмен веществ в результате правильно составленной питательной среды приближается к нормальному. Таким образом, образование лишайниковых веществ зависит от особенностей питания, характеризующих симбиотические отношения данного лишайника.

До настоящего времени известен лишь один случай, когда лишайниковое вещество не образуется или очень слабо продуцируется при наличии водорослей и, напротив, синтезируется в большом количестве в отсутствии последних. Слоевище тропического эпифитного *Herpothallon sanguineum* окрашено хиодектоновой кислотой в различные оттенки красного цвета — от пурпурно-красного и алого до оранжево-красного и красно-бурого. При этом окрашено оно не равномерно, а главным образом на периферии, где нет водорослей, а также на других бедных водорослями участках. В местах же, где водоросли (*Trentepohlia*) хорошо развиты, слоевище имеет серовато-зеленоватый цвет и на гифах можно заметить только редкие, одиночные кристаллы этой кислоты (Tobler, 1931, 1937b). Гриб *Herpothallon sanguineum* встречается в свободном живущем состоянии, и в этом случае он также образует кристаллы кислоты. Таким образом, и тут симбиотические отношения изменяют обмен веществ гриба, хотя совершенно иначе, нежели обычно.

В связи с тем, что определенный вид или род лишайников, как правило, содержит определенное вещество или несколько веществ, большое значение для систематики лишайников приобретает химический метод. Нередко близкие виды, с большими трудностями различаемые на основе морфологических особенностей, имеют разные лишайниковые кислоты и использование определенных реактивов является единственным легким способом их быстрого определения.

Значение химического метода для систематики оценено довольно давно. Впервые для систематики лишайников он был предложен выдающимся финским систематиком и флористом Нюландером (Nylander, 1866), обратившим внимание на то, что многие виды лишайников по-разному относятся к таким реактивам, как КОН, Са(СЮ)₂, J₂, С₆Н₄(NH₂)₂, FeCl₃ и др. Благодаря постоянным четко различающимся цветным реакциям применение химического метода сыграло большую роль в систематике лишайников, хотя необходимо подчеркнуть, что Нюландер, а за ним и многие другие лишайники-логи переоценили этот метод, часто описывая виды только на основе их химических реакций. Таким образом, разные слоевища одного и того же вида, которые имели в результате различных условий местообитания неодинаковое количество лишайниковых веществ, а потому различно реагировали на определенные реактивы, Нюландер описывал как разные, самостоятельные виды. Например, слоевище основной формы *Placo-lecanora radiosa* от КОН не изменяется или слабо краснеет, а f. *subcircinatum* от КОН краснеет. Больше ничем они не отличаются. Однако эти формы Нюландер считал самостоятельными видами. К сожалению, среди формальных систематиков еще до сих пор немало ученых, абсолютизирующих химический метод.

В настоящее время этот метод значительно разработан и углублен. Многочисленные превосходные биохимические исследования значительно обогатили наши знания о химических особенностях многих лишайниковых веществ, их структуре, их биосинтезе, о закономерностях в размещении этих веществ в связи с географическим распространением лишайников. Хемотаксономия («химическая таксономия») лишайников составляет уже целый и притом важный раздел.

Химический метод как один из удобных, быстрых и надежных, как дающий дополнительную информацию в суждениях о виде и других таксонах, следует широко использовать, но непременно вместе с другими методами систематики (особенно морфологическим). В вопросах различения близких видов или, наоборот, отождествления видов, считающихся близкими на основании химических особенностей, большое значение приобретает тот факт, что эти виды могут иметь разные лишайниковые кислоты. Каждый, кто работал с лишайниками, знает, что нельзя сделать одного общего вывода для всех случаев о таксономическом значении наличия какого бы то ни было лишайникового вещества. Какие же соображения могут привести нас к более правильному решению вопроса о таксономическом значении наличия или отсутствия определенного химического соединения в каждом конкретном случае? Рассмотрим некоторые примеры.

Уже указывалось на непостоянство химических веществ у некоторых лишайников. Мы уже знаем, что, например, *Pseudevernia furfuracea* в Сев. Америке всегда содержит леканоровую кислоту, тогда как европейские растения этого вида ее не имеют. Известно, что некоторые лишайники одного и того же вида из разных отдаленных друг

ХИМИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ЛИШАЙНИКОВ

от друга областей не только могут иметь разные кислоты, но в некоторых случаях у пары близких форм цветные реакции бывают взаимно противоположными. Асахиин (Asahina, 1934) исследовал содержание фумарпротоцетраровой кислоты у *Cetraria islandica*, у которой он различает два типа форм: *vulgaris* и *subtubulosa*.

Сердцевинный слой европейских растений типа *vulgaris* от безпидиана и парафенилендиамин сразу же становится оранжево-красным. Что касается европейских растений типа *subtubulosa*, то фумарпротоцетраровая кислота присутствует у них в очень незначительном количестве или вовсе отсутствует, о чем свидетельствует соответствующая реакция на указанные два реактива. У японских растений наблюдаются как раз противоположные реакции. Растения типа *vulgaris* (с узкими долями — *f. angustifolia* Kremppln.) не давали заметной реакции ни с парафенилендиамин, ни с бензидином, тогда как растения типа *subtubulosa* давали с этими реактивами оранжево-красную до красной реакцию.

Таким образом, эти растения, принадлежащие к одной и той же форме, имеют в Европе и Японии противоположные показатели относительно фумарпротоцетраровой кислоты. Для формального систематика присутствие или отсутствие фумарпротоцетраровой кислоты — достаточная причина для обособления соответствующих форм в отдельный вид. Однако, если сравнить японские растения *Cetraria islandica* типа *vulgaris* с аналогичными формами из Европы, мы не заметим между ними никакой существенной разницы, тогда как вообще все виды *Cetraria* довольно сильно отличаются друг от друга.

Широко известная *Lobaria pulmonaria* также может быть примером непостоянства количества в ее слоевище стиктовой кислоты. Оказалось, что в исследованных Асахиной европейских растениях этого вида стиктовая кислота откладывается в различных количествах. Лишь наиболее тонкие диаминовые реакции (парафенилендиамин и бензидин) обнаруживали стиктовую кислоту; что же касается КОП, то он давал как позитивную, так и негативную реакцию. У японских растений этого вида реакция была еще более различной, так как и КОН, и парафенилендиамин давали и положительную, и отрицательную реакции. Такие колебания в характере реакций свидетельствуют, по видимому, не о неравномерности распределения стиктовой кислоты в сердцевинном слое лобарии, как полагает Асахина, а об изменчивом количестве этого депсидона, и о почти полном или полном отсутствии его в слоевище. Такие колебания свойственны даже отдельным незначительным в систематическом отношении формам *Lobaria pulmonaria*. Понятно, что далеко не всегда отсутствие или малое количество определенного специфического химического вещества дает достаточное основание для выделения в отдельный вид лишайника, другие формы которого обычно отличаются наличием этого вещества.

Более сложные отношения представляют собой случаи, когда морфологически тождественные или очень близкие растения имеют разные кислоты. Так, известно, что аркто-альпийская *Thamnolia vermicularis* содержит тамноловую кислоту. Однако, как выяснилось, существуют формы, морфологически тождественные с первыми, которые не имеют тамноловой кислоты, но содержат скваматовую и беомицетовую, отсутствующие у первых, обычных форм. Такие формы Асахина описал как отдельный вид *Thamnolia subvermicularis*.

Анализируя возможные причины появления близких или идентичных форм, отличающихся химизмом, Асахина (Asahina, 1937) делает вывод, что у этих форм гриб один и тот же, но различны водоросли. Дез Аббей (des Abbayes, 1951) допускает, что в таком случае два морфологически идентичных или близких лишайника, но с разными химическими свойствами, состоят из разных пар компонентов, т. е. из очень близких, но физиологически различных рас гриба, которые вследствие иных своих потребностей в питании ассоциируются с разными водорослями. Не удивительно поэтому, что в симбиотических соединениях каждой пары компонентов, которые принадлежат, по крайней мере, к различным расам, образуются и различные химические вещества.

Обе гипотезы несомненно соответствуют реально существующим в природе отношениям. Наиболее частыми, вероятно, являются те, о которых говорит Асахина. Действительно, лишайники известны как организмы с очень широкой экологической амплитудой: один и тот же вид часто селится и развивается в разнообразнейших условиях, на чрезвычайно различных субстратах. Однако если первые стадии развития лишайникового гриба могут проходить в очень разнообразных условиях и гриб может питаться (до включения водоросли) от различных субстратов, т. е. проявляет свою широкую эколого-физиологическую основу, то вполне понятно, что он может вступать в симбиотические отношения не только с определенными, но и с близкими видами водорослей.

Вместе с тем нам известно, что старые представления о постоянстве определенного вида водоросли в каждом виде лишайника давно опровергнуты. Это было ясно уже из экспериментов Борне, Трейба, Арчера, Борци, Боннье и других по синтезу лишайников и убедительно доказывалось исследованиями Боннье, Ланж, Томаса и т. д. по подмене фикобионта, а также прямыми наблюдениями в природе Форсселла, Гармана, Томаса.

Все это убедительно говорит о том, что в природе замена одного вида водоросли другим, близким видом, несомненно довольно частое явление, тем более в географически различных областях.

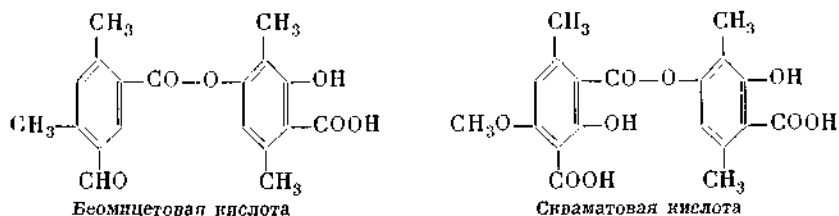
Вернемся к вопросу о таксономическом значении химических особенностей близких видов лишайников.

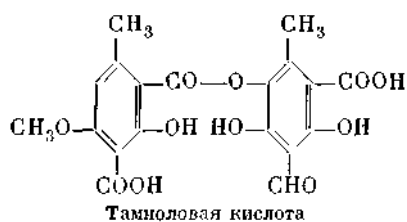
Пока лишайниковые вещества изучены слишком недостаточно, не выяснены широко ни условия их образования, ни корреляция с морфологическими признаками, неясна биологическая роль и другие аспекты, в том числе и чисто химические, очень трудно при таксономическом анализе лишайников сопоставлять химические показатели с морфологическими, которые являются основными в вопросах разграничения видов. Поэтому сделанную ниже попытку использовать химические данные в качестве показателей для определения общих низших таксономических рангов следует рассматривать как провизорную. Кроме того, каждый из представившихся случаев необходимо обсуждать отдельно.

Известные нам близкие формы лишайников, отличающиеся своими химическими особенностями, можно свести главным образом к следующим основным группам, которым одновременно предлагается сравнительная таксономическая оценка.

1. Лишайники определенного вида, обнаруживающие непостоянное количество специфического лишайникового вещества; изредка у них наблюдается полное исчезновение последнего. Это легко выясняется даже обычными в лишайнологической практике реактивами. Как гриб, так и водоросль остаются при этом идентичными для данного вида. Это говорит лишь о том, что растения, которые отличаются некоторым отклонением от нормальной реакции, т. е. незначительно измененным процессом обмена веществ, можно рассматривать только как модификации или иногда при большем постоянстве цветной реакции как формы. К такой группе принадлежит много пертузарий, например, те растения *Pertusaria isidioides*, которые от КОН не желтеют, а становятся слабо-желтыми или буро-желтыми, *P. leucostoma*, которые от КОН изменяются в широких пределах от слабо- до интенсивно-желтой, *P. dactylina*, *Lobaria pulmonaria*, для которых известна непостоянная реакция на КОН, на парафенилендиамин, виды *Xanthoria*, которые в затененных местах почти, а иногда совсем не образуют паретина.

2. Формы определенного вида лишайника, морфологически не отличающиеся одна от другой, но имеющие разные лишайниковые вещества, которые легко получаются одно из другого в результате окисления или восстановления боковых цепей, т. е. в результате процессов, не требующих коренной морфолого-физиологической перестройки организма. Такой случай может встретиться, когда условия для образования при существующем данному виду вещества сильно изменены, т. е. когда лишайниковый гриб будет ассоциироваться с несвойственным ему, хотя и очень близким, видом водоросли. Труднее допустить, что образование иного вещества зависит от условий местообитания, от личных от обычных для этого вида. Гриб остается тем же самым у лишайника с обычно присущим данному виду и с иным лишайниковым веществом. Из описанных опытов Боннье, Ланж, Томаса и других мы убедились в том, что лишайниковый гриб может ассоциироваться с различными близкими видами водорослей. Рассматривая лишайник с систематической точки зрения как гриб, который является сапрофито-паразитом водоросли, мы должны согласиться, что нет никаких оснований признавать за отдельный вид лишайник, морфологически идентичный определенному виду, отличающемуся лишь иными, но близкими лишайниковыми веществами. Однако его следует выделить в отдельную разновидность, чтобы отметить его специфическую физиологическую особенность, которая в дальнейшем может привести эту форму к более коренным, уже морфологическим перестройкам. К лишайникам такого типа относятся *Thamnolia vermicularis* и *Th. vermicularis* var. *subvermicularis*, которые, не отличаясь морфологически, имеют различные кислоты: первая — тамноловую, вторая — скваматовую и беомницетовую. Их формулы действительно указывают на возможность легкого превращения этих кислот одна в другую в результате восстановительных или окислительных реакций:





3. Сложнее обстоит дело, если у морфологически однообразного вида лишайника обнаруживаются группы форм, отличающиеся друг от друга продуцируемым ими химическим веществом, возможность образования которого из другого не является очевидной. Мы еще очень мало знаем о механизме биохимических процессов, происходящих в лишайниках, и о степени легкости преобразования их специфических веществ одного в другое, но само возникновение различных веществ говорит о некоторой физиологической перестройке организма, которая в результате более глубокого исследования может выявиться как коренное преобразование. Поэтому такие лишайники с такими разными химическими веществами следует отличать как разновидности, а при самом малейшем, по постоянном морфологическом различии, как виды.

4. Если такие группы форм отличаются не одним, а несколькими продуцируемыми ими химическими веществами, возможность превращения которых одного в другое не является очевидной, то такие группы форм можно считать видами.

5. Если в пределах одного морфологически совершенного однообразного вида различаются географически обособленные группы форм, продуцирующие разные химические вещества, то эти лишайники следует различать в качестве рас (подвидов). Трасс (1967) полагает, что такие географически обособленные химические расы лишайников должны считаться самостоятельными видами. Нам, однако, представляется, что химизм таких форм свидетельствует не о глубокой физиолого-морфологической перестройке растения, а лишь о некотором, правда константном, изменении его метаболизма, связанного с определенными условиями внешней среды. Когда дальнейшая дивергенция этих форм скажется хотя бы в небольшом морфологически устойчивом различии, их следует считать видами.

Химический метод используют не только для различения видов, но и для характеристики высших таксономических единиц. Уже давно выделена в роде *Cladonia* группа *Cocciferae*, которая отличается наличием родокладоновой кислоты, обуславливающей красный цвет апотециев. Наличие паретина рассматривается как один из главных признаков в диагнозе калоплаковых и телосхистовых. Подрод *Cetraria* рода *Cetraria* характеризуется протолихестериновой кислотой, подрод *Platysma* — атранорином. Род *Parmelia*, как показала Крэг (Krog, 1951), легко отличается от рода *Hypogymnia* химическими особенностями. Связывая данные о химизме лишайников с их морфологическими особенностями, Даль (Dahl, 1952) внес важные и интересные коррективы в систему рода *Cladonia*. Некоторые изменения в систему этого рода на основании также и химических особенностей внесли Трасс (1967) и Окснер (1968).

Несомненно, что дальнейшее глубокое изучение химизма лишайников, при тесном сопоставлении его с историей развития, морфологией и анатомией этой интереснейшей группы даст лихенологам важные новые материалы для построения филогенетической системы лишайников.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ ЛИШАЙНИКОВ

Работы лихенологов прошлого столетия почти полностью были посвящены систематическому и флористическому изучению лишайников. Можно указать лишь на единичные попытки отметить основные черты их размещения. Прежде всего заслуживает внимания книга Э. Фриза (Fries, 1831), небольшой раздел которой посвящен флоре лишайников нескольких основных выделенных им областей. Так, он выделял лишайники тропической области, относя к ней и Средиземноморскую, далее «морскую область (Атлантика в Европе), или западную», «горную область», которую он называл также «континентальной, или восточной», вероятно, потому, что флора лишайников горных районов Швеции включает много видов, общее распространение которых вытянуто далеко на восток. Наконец, он отмечает также «альпийскую, или гиперборейскую область». Беглые указания о распространении некоторых лишайников можно найти в работах Кербера, а также Шерера, но они не могли еще ставить перед собой задачу дать хотя бы краткий очерк географии лишайников. Только Нюландер, которому посылались чуть ли не все сборы лишайников из самых различных областей Земли, через руки которого прошло громадное количество видов и который сам описал множество видов, дал в своем незаконченном труде «Synopsis Methodica Lichenum» (Nylander, 1858—1860) интересный краткий лихеногеографический очерк. В нем приводятся данные о замечательных и несомненных дизъюнкциях ареалов некоторых лишайников, таких как *Acroscyphus sphaerophoroides*, который был ему известен из Гималаев и высокогорий Мексики; *Neuropogon melaxanthus*, отмеченный в ту пору только для Шпицбергена, арктических районов Сев. Америки, перуанских Анд и для крайней оконечности Южн. Америки; далее, *Tornabenia atlantica* и *Teloschistes villosus*, которые Нюландер знал из лесов Испании, Алжира и Перу; *Nephroma arcticum*, географическое распространение которой он сравнивал с таковым *Neuropogon melaxanthus*, но полагал, что первый более широко распространен.

Для характеристики флоры лишайников арктической области им перечисляются свойственные Арктике виды и среди них, кроме нескольких действительно арктических, указываются бореальные, монтаные и пр.: *Calicium byssaceum*, *Phylliscum demangeonii*, *Vaeomycetes placophyllus*, *Psora cinereorufa*, *Lecidea panaeola*, *Cornicularia odontella* и др. К альпийским и субальпийским видам он причисляет *Cornicularia divergent*, *Alectoria bicolor*, *A. ochroleuca*, *Cetraria nivalis*, *C. cucullata*, *Solorina crocea*, *Parmelia encausta*, *Umbilicaria proboscidea*, *U. cylindrici*, *Lecidea arctica*, *L. armeniaca*, *Parmelia stygia*, *Cetraria fahlunensis*, *Aspicilia verrucosa* и др. Характерными для Южн. Европы Нюландер считает *Psora opaca*, *Pertusaria caesiocalva*, *Dirina repanda*, *Acarospora schlei-J chert*, *Squamarina lamarckii* (монтанный вид), *Diploschistes ocellatus*, *Peltula euploca*, *Letariella soleirolii* и ряд других, часть которых нельзя отнести к южным видам.

Флору умеренной зоны Европы особенно отмечают частые представители калициевых и графидовых (особенно виды *Opegrapha*), а также *Pachyphiale carneola*, *Aspicilia prevostii*, *Catalechia canescens*, *Microphiale lutea*, *Chiodecton petraeum*, *Leptogium schraederi* и др.

Некоторые виды, по мнению Нюландера, можно назвать западными, *Normandina pulchella*, *Lecidea lutra*, *Graphina anguina*, *Stirta aurata* и др. Он приводит несколько лишайников, характерных также для Австралии, для Капской земли, Полинезии, Антарктики и пр. В этом же труде обращено внимание на зависимость лишайников от особенностей субстрата и от таких факторов, как степень освещения, биотические факторы (близость жилья). Нюландер сопоставляет количество видов различных триб лишайников в целом ряде стран и областей и анализирует географический характер триб. В другой таблице он сравнивает обычные виды лишайников Франции и Скандинавии. Нюландер проводит очень интересное сравнение числа видов лишайников и явнотрачных растений во Франции и Скандинавии и развивает известное положение Гумбольдта (Humboldt, 1817) о закономерности количественных отношений низших растений к высшим в различных широтах, о возрастании этого отношения по напра-

влению к северу и даже о преобладании низших растений в областях «холодной зоны». Подтверждая это положение на примере лишайников, он говорит, что отношение числа видов лишайников к числу явнорачных к северу возрастает, и напротив, число видов лишайников в теплых странах, по сравнению с явнорачными, представлено незначительной цифрой. Мысль эта в настоящее время шире развита Маттиком и легла в его положение о «лишайниковом коэффициенте». Географические обобщения Нюландера приобретают еще большее значение, если учесть низкий уровень лихенофлористических знаний, а также то, что всякой попытке выявления основных географических закономерностей препятствовала идея о неограниченном распространении низших растений, а также мохообразных и папоротникообразных. Споры их будто бы переносятся ветром на громадные расстояния и потому они не обнаруживают никаких ареалогических правильностей. Господству ятой идеи, которая не оставляла места для географических и историко-флористических закономерностей, способствовал ряд причин. Прежде всего — очень многие лишайники действительно отличаются чрезвычайно широким (но, конечно, не беспредельным) распространением. Далее, лихенофлора многих областей была очень слабо исследована, кроме того, многие лишайники были изучены недостаточно тонко и за один вид принималось несколько морфологически близких видов. Наконец, ареалы лишайников вообще не были обобщены и не было известно крупных дизъюнкций, вполне подобных известным уже у высших растений, что полностью опровергло бы «ветровую» концепцию.

Господствующим представлениям о безграничном распространении споровых растений был нанесен удар значительно позднее. Христ (Christ, 1910) показал, что размещение папоротников не является беспорядочным, что проявилось бы, если бы оно зависело от случайного дальнего переноса спор ветром, а, напротив, совпадает с определенными чертами распространения цветковых растений.

Почти полвека после указанной работы никто не затрагивал лихеногеографических вопросов; и вот Э. Вайнио, выдающийся финский лихенолог, которому после Нюландера направлялось громадное количество коллекций лишайников из разных частей Земли, публикует трехтомную монографию рода *Cladonia* (Vainio, 1887, 1894, 1897), в третьей части которой уделяет главу их географическому размещению. На основе огромного материала дается очерк распространения и устанавливаются такие географические группы, как «космополитные» кладонии, виды с очень широким распространением, виды с узким распространением, свойственные флорам Европы, Азии, Сев. Америки, Южп. Америки, Африки, Австралии. Он указывает также ряд эндемичных видов для более ограниченных областей. Географический очерк Вайнио носит формальный характер, но для своего времени несомненно представлял большой интерес. К сожалению, им не сделано выводов, которые позволяют сделать приведенные данные, об общем характере распространения лишайников.

В начале настоящего столетия Еленкин посвятил вопросу о викарных видах статьи, в которых приводит некоторые лишайники, замещающие в Сибири близкие им «европейские» виды (Еленкин, 1903а, 1903б, 1903в). В большинстве своем, как отмечал Еленкин, они не встречаются восточнее Уральского хребта. Это заключение было сделано с натяжкой, так как ему было известно, что *Cetraria oaj-esiana* была указана для горных районов Европы. Нельзя согласиться и с тем, что главной областью распространения *Cetraria complicata* является Сибирь, а не Европа и только на том основании, что этот вид встречается в Зап. Сибири и в большом количестве — на лиственнице в лесах Саян. Многие из приводимых Еленкиным видов не являются близкими к «европейским» ни в генетическом отношении, ни в морфологическом (*Dermatocarpon minutum*, *D. villosum*, *Xanthoria candelaria* и *X. parietina*), а потому нельзя все указанные лишайники относить к викарным видам. И совсем нет оснований присоединять к *Cetraria glauca* в качестве подвидов такие далекие от нее морфологически отлично оформленные виды, как *C. complicata*, *C. septentrionalis* и *C. chrysantha*. Последняя выделена недавно в отдельный независимый род *Asahinea* (Culberson and Culberson, 1965). Кроме того, некоторые из указанных лишайников являются симпатрическими, т. е. растут в одной и той же области (*Dermatocarpon villosum* и *D. minutum* и др.). Несмотря на некоторые неверные высказывания, объяснимые недостаточностью данных в то время, эти статьи сыграли весьма большую положительную роль, так как побуждали лихенологов к географическим обобщениям. Надо отметить также важные работы Еленкина (1901а), посвященные особой пустынной и степной жизненной форме кочующих лишайников, затем некоторым географическим отношениям лишайников Крыма и Кавказа (1901б), а также Саян (1904а).

Несколько позднее появляются статьи Савича (1909, 1913, 1914), в которых, кроме флористико-систематических данных, имеется много наблюдений над лишайниковой растительностью в восточной части Прибалтики (Ленинградская обл., Эст. ССР),

¹ Симпатрическим видам противопоставляются аллопатрические, т. е. виды, не растущие вместе в одной и той же области, географически исключают друг друга.

в Псковской и Новгородской областях. Очень точно отмечены им характернейшие представители лишайникового покрова на различных древесных породах, на торфяниках, на почве и приведены результаты наблюдений по экологии и размещению лишайников.

Развитие географических представлений осуществляется медленно, но уже в 20-х годах XX в. скандинавские лишайнологи начинают отмечать «южные», «восточные», «западные» виды и т. п. В ряде работ Лунге, Дю Рие, затем Дегелиус (Degelius, 1930a, 1930b, 1931, 1932, 1945, 1956), Альнер (Ahlner, 1937, 1948), Альмборн (Almborn, 1948) и др. исходят из распространения этих видов только в пределах узко определенной территории (Скандинавия) независимо от общего ареала этих видов. Так же дифференцирует флора лишайников и в некоторых работах польских авторов (Tobolewski, 1958), американских (Lamb, 1949; Brodo, 1963), немецких (Mattick, 1953) и пек. др.

Такая неполная ареологическая характеристика видов сама по себе не могла стать основой для более глубокого фитогеографического анализа и была полезной лишь для выяснения некоторых частных вопросов новейшей (последнединовой) истории страны. Однако необходимо оговориться, что данные о распространении видов, отмеченных в работах европейских лишайниковедов как «западные виды» или «виды западного побережья», представляют большой интерес, так как под этими обозначениями скрываются океанические (или атлантические) виды, дальнейшему изучению которых были посвящены многие исследования, приведшие к важным ботанико-географическим выводам. Все чаще начинают подниматься вопросы об особенностях географического распространения того или иного лишайника. Все более и более широкий круг лишайногеографических вопросов затрагивается скандинавскими лишайниками, в результате чего их общий вклад в познание географии лишайников становится очень значительным. Надо отметить работы Лунге (Lynge, 1926, 1928, 1931, 1932, 1933, 1934, 1938) и совместно с Шоландером (Lynge and Sholander, 1932, 1937), в которых он выяснял ряд интересных проблем распространения арктических лишайников, проследил развитие их ареалов в связи с оледенениями, изучал роль нунатаков в переживании лишайниками периодов оледенений и др. Работы Дю Рие (Du Rietz, 1921, 1925a, 1925b, 1926a, 19261), 1929, 1931, 1932, 1932a, 1936 и др.) во многом помогают при выяснении географического распространения лишайников, вводят в изучение развития лишайниковой растительности, дают представления об основных закономерностях ее, о структуре лишайниковых группировок, предлагают метод фитоценологических исследований (метод социаций), устанавливают терминологию для супузиальных терминологических единиц и др. Надо отметить также работы Альмборна (Almborn, 1955), Хассельрота (Hasselrot, 1953), Сернандер-Дю Рие (Sernander-Du Rietz, 1923, 1926). Из финских лишайниковедских трудов необходимо указать на работы Ахти, особенно на монографию, посвященную подроду *Cladina*, в которой в результате всестороннего глубокого анализа представителей этой группы сделаны выводы об их географическом распространении (Ahti, 1961). Очень важны для выяснения лишайногеографических отношений работы Дегелиуса (Degelius, 1928, 1929, 1935, 1936, 1939 и др.), в которых широко освещены также проблемы исторической географии лишайников и широко применен метод их точечных ареалов. В Чехословакии выходит небольшая, но очень интересная статья Сузы (Suza, 1923), освещающая вопрос о появлении некоторых арктических лишайников в Высоких Татрах в связи с найденной им здесь *Nephroma arcticum*. Вслед за этой статьей появляется ряд других работ, оказавших большое влияние на изучение географии лишайников (Suza, 1925, 1936, 1937, 1944, 1948). Эти вопросы продолжают изучаться в Чехословакии (Cernohorsky, 1963, 1965, 1966).

Возникает необходимость детального географического анализа лишайнофлоры определенных районов, особенно естественных физико-географических областей, подразделение ее на однородные основные географические элементы. Особенный интерес проявляется лишайниками к океаническому (атлантическому) элементу, которому посвящены содержательные статьи Сузы (Suza, 1933, 1950); и большая, чрезвычайно важная вообще для ботанической географии, основополагающая монография Дегелиуса (Degelius, 1935), в которой подверглись всестороннему изучению листоватые и кустистые океанические лишайники Скандинавии; его небольшие статьи (Degelius, 1934, 1936); затем посвященная океаническим лишайникам различных стран статья Сульмы (Sulma, 1938), а позже — исследование Вернера (Werner, 1951a), Митчела (Mitchell, 1961), Клемента (Klement, 1964), Шауера (Schauer, 1965). Большое внимание уделено лишайникам западного побережья Норвегии (являющихся в подавляющем большинстве своем океаническими) в работах Гавоса (Haväs., 1909), Лунге (Lynge, 1921), лишайникам побережья ФРГ, омываемого Балтийским и Северным морями, — Эриксона (Erichsen, 1928—1930), лишайникам Арморикенского массива в Сев.-Зап. Франции — дез Аббея (des Abbayes, 1931, 1934).

В последние десятилетия появилось много лишайногеографических работ, так что здесь можно указать только на некоторые из них.

Из польских исследователей надо отметить работы Мотыки (Motyka, 1926, 1927; Kobendza et Motyka, 1929) по изучению группировок лишайников, по размещению их в горах. В последнее время вопросы географии лишайников изучаются в Польше и другими исследователями (Glanc, Tobolewski, 1960; Nowak, 1961; Fabiszewski, 1963; Kuziel, 1964; Glanc, 1965; Halicz, Kuziel, 1965; Zielinska, 1967, и др.). Много работ по географии лишайников, изучению ареалов, по их картированию, реликтовым лишайникам и различным другим вопросам лихеногеографии опубликовано в ГДР, ФРГ, Швейцарии (Erichsen, 1916, 1928—1930; Sandstede, 1932, 1936; Frey, 1936b, 1959, 1968—1969; Klement, 1952, 1960, 1965, 1969; Mattick, 1953, 1954; Krause, Klement, 1958, 1962; Willmanns und Bibinger, 1966, и др.).

Из французских лихенологов отметим много потрудившегося над изучением географических отношений лишайников, главным образом Сев. Африки — Вернера (Werner, 1937a, 1937b, 1939, 1941 — 1942, 1949, 1951), укажем работы дез Аббея (des Abbaies, 1951, 1959), особенно его уже упоминавшуюся монографию о лишайниковой растительности Арморикенского массива в Бретани (des Abbaies, 1931, 1934). Лишайниковая растительность различных районов Южн. Франции изучается Клозодом и Рондоном (Clauzade et Rondon, 1953, 1955, 1959, 1961; Rondon, 1963). Из бельгийских работ следует указать Дювиньо (Duvigneaud, 1939).

В США после большого перерыва со времени работ Финка (отметим особо: Fink, 1904) вопросами географии лишайников занимаются Лам (Lamb, 1949), Хейл (Hale, 1952, 1956), Калберсон (Culberson, 1952, 1955), Бродо (Brodo, 1961a, 1963), Калберсон и Хейл (Culberson and Hale, 1966).

Особенно большое внимание уделяется лишайниковой растительности, группировкам, их структуре, классификации, экологии их компонентов, динамическим отношениям, сукцессиям, изучению жизненных форм и др., причем наиболее энергично проводятся фитоценологические исследования во второй половине нашего столетия. Отшлифовались интересующие к следующим работам: Du Rietz, 1921, 1925b, 1930, 1932a, 1945; Frey, 1921, 1923, 1927, 1933a, 1937, 1959; Frey et Ochsner, 1926; Motyka, 1926, 1927; Ochsner, 1928; Galle, 1930, 1933, 1956, 1960a, 1960b, 1961, 1964, 1965a, 19651), 1968; Moruzi, 1931h; Almborn, 1948, 1955; Mattick, 1951; 1952, 1956; Klement, 1952, 1959; Clauzade et Rondon, 1953, 1955; Duvigneaud, 1954; Culberson, 1955, 1956; Willmanns, 1958, 1966; Robinson, 1959; Schubert und Klement, 1961; Krause, Klement, 1962; Fabiszewski, 1963; Moruzi si Mantu, 1963; Glanc, 1965; Kärenlampi, 1966; Willmanns und Bibinger, 1966; Zielinska, 1967; Halicz i Godlewski, 1968; Ritter-Studnicka und Klement, 1968; Wirth, 1968, 1969, и мн. др.

Наибольшее внимание обратили на себя группировки эпифитных лишайников, что особенно сказалось после опубликования фундаментального труда Баркмана (Barkman, 1958). Необходимо отметить ряд работ по размещению апицитов, их синузильным отношениям (Hilitzer, 1925; Frey et Ochsner, 1926; Duvigneaud, 1942; Almborn, 1953; Willmanns, 1958, 1962; Kimel, 1964).

Капитальную сводку всех описанных лишайниковых группировок—ассоциаций (с указанием их синонимов) составил Клемент (Klement, 1955).

В СССР после некоторого перерыва снова появляются работы по географическому размещению, строению и особенностям лишайникового покрова. Очень интересны работы Миняева (1936, 1940, 1949), посвященные главным образом вопросу о реликтовых лишайниках в Ленинградской обл. и изучению поздней истории развития лихенофлоры восточной части Прибалтики. Группировки лишайников на выходах горных пород в Киевской, Житомирской и Хмельницкой обл. изучаются в работе Окснера (1927), не подтверждающей «закона констант» Дю Рие. Никольский (1928) описывает боровые лишайниковые группировки в Кировской обл., характеризуя лишайниковый покров различных древесных пород (сосна, ель, пихта, осина) и наземные группировки. Исследования Никольского также не подтверждают «закона констант».

Был проведен флористический анализ и дан очерк происхождения и развития лихенофлоры советского сектора Арктики (Окснер, 1941—1942). Некоторые элементы лихенофлоры советского сектора Арктики были рассмотрены отдельно (Окснер, 1944, 1946, 1948). Лихенофлора Укр. Карпат была подвергнута тщательному и подробному географическому анализу, был дан краткий очерк ее развития (Макаревич, 1963a). Самым различным сторонам географии лишайников, особенно вопросам лихенопенологическим, посвящены многие работы Трасса (1957, 1959, 1962, 1963, 1964, 1965a, 1965b, 1965в, 1966), в частности его чрезвычайно интересная и очень важная для ботанической географии монография, посвященная анализу лихенофлоры Эстонии (1967). В этом труде подвергнуты всестороннему обсуждению все основные аспекты географии лишайников и выдвинуто много принципиально новых конструктивных положений. Эта работа недавно опубликована в сокращенном виде (Трасс, 1970).

Распространение тропогенных форм в Талыше (из числа эпифилльных) рассматривает Бархалов (1965). Размещение лишайников Иссык-Кульской котловины исследовала Андреева (1959). Вопросы классификации географического элемента и географи-

адского анализа были затронуты в работах Голубковой (1959, 1965, 1966), Роме (1965), Рябковой (1965в), Питеранса (1965) и др. Местобитания лишайников горных лесов Крыма подробно обследовала Копачевская (1961). Лишайниковую растительность горного узла Денежкин Камень на Сев. Урале тщательно изучала Рябкова (1965а). Краткие обзоры размещения лишайников побережья Байкала и горных поясов Алтая приведены Рассадиной (1936, 1938). Различным вопросам географии лишайников посвящены также статьи Макарович (1963а, 1963б), Окснера (1939, 1944, 1946, 1948).

Последние годы большое внимание уделялось синузиям лишайников, их структуре, формированию, сукцессиям, конкурентным отношениям компонентов, учету в синузиях фитомассы лишайников и другим вопросам (Андреева, 1961, 1963; Копачевская, 1961; Окснер, 1961, 1962; Трасс, 1964, 1965а, 1966, 1967; Мартин, Волкова, 1965; Рябкова, 1965б; Мартин, 1967; Блэров, 1969а, 1969б, 1970).

В этом очень кратком обзоре упоминаются основные исследования по изучению географического размещения и группировок лишайников. Цель его — дать общее представление о направлениях, по которым проводились лишайногеографические исследования, и указать самые основные работы желающим глубже познакомиться с вопросами географии лишайников.²

Рассмотрим некоторые общие понятия географии лишайников.

АРЕАЛЫ

Области распространения видов (или рода, семейства и др.), т. е. их ареалы, чрезвычайно различны по величине и конфигурации, форме, по цельности или разрывам, плотности населения, темпам, степени и направлению (прогрессивному и регрессивному) развития, по происхождению и другим особенностям и служат одним из основных признаков вида. Растения какого-либо вида могут быть распространены в пределах его ареала компактно или рассеянно; иногда в пределах одного ареала имеется не один хорошо отграниченный район наибольшей компактности вида, а несколько. В таких случаях говорят об уницентрических, бицентрических и полицентрических ареалах.

В ареале различают центр обилия, где вид наиболее обилен, и массовый центр, где вид представлен наибольшим количеством и разнообразием форм. Кроме того, в результате всестороннего изучения не только современного распространения, но и истории развития ареала, можно установить центр ареала, т. е. район вероятного возникновения вида. Ввиду отсутствия в большинстве случаев палеоботанического материала по лишайникам этот вопрос обычно приходится решать путем оценки сложных флорогенетических отношений.

Расширение ареала обусловлено множеством факторов, к влиянию которых каждый вид растения относится по-разному в зависимости от своих потребностей, наличия удовлетворяющих его требования станций, способности противостоять неблагоприятным условиям, способности к массовому размножению, скорости и дальности переноса своих зачатков — у лишайников спор, соредий, изидий, фрагментов слоевища и других диаспор. Ареал зависит не только от современных, действующих факторов абиотического (климатические, эдафические) или биотического (влияние других растительных организмов, животных, человека) характера, но и от возраста и от самых разнообразных исторических факторов. В областях, отличающихся более однообразным климатом, мы встречаем лишайники с широким распространением, с громадным ареалом. В Арктической обл. много циркумполярных или почти циркумполярных видов, встречающихся во всем или почти во всем арктическом кольце (*Aspicilia perradiata*, *A. proserpens*, *Acarospora molybdina*, *Bacidia subfuscula*, *Caloplaca subolivacea*, *Leciophysma finmarkicum*, *Placolecanora contractula*, *Polyblastia bryophila*, *Verrucaria ceuthocarpa* и др.). Среди лишайников нередки виды с еще большим ареалом (эврихорные виды), не ограниченным одной флористической областью, а занимающим несколько областей; из известных в СССР: у *Rhizocarpon geographicum*, распространенного на силикатных горных породах по всей Европе, в Африке, Сев. Америке, Гренландии, Южн. Америке, Австралии, Антарктике; у *R. geminatum* ареал занимает всю Европу, Кавказ, Азию, Сев. Америку, Гренландию, Вост. Африку, Нов. Зеландию, Антарктику (северные районы до Земли Грейама), также и у многих видов кладоний: *Cladonia bacillaris*, *C. chlorophaea*, *C. deformis*, *C. floerkeana*, *C. furcata*, *C. gracilis*, *C. pyxidata* и др. Среди стереокаулонов можно указать на *Stereoraulon dactylophyllum*, распространенного столь же широко, но неизвестного в Африке, на *S. vesuvianum* с таким же обширным ареалом, но неизвестного в Южн. Америке. Ареал *Pannaria rubiginosa* занимает с боль-

* В работах лишайнофлористического характера или касающихся других вопросов лишайнологии, часто даются небольшие обзоры размещения лишайников в изучаемых районах. Таких работ много, и нет возможности перечислить их здесь.

япими промежутками Приатлантическую, западную часть Центр, и Южн. Европу на восток до ФРГ, ЧССР, балканского побережья Адриатического моря, Зап. Греции, Укр. Карпат, Ср. Урала (?), Вост. и Южн. Азию, Африку (от Канарских о-вов до Капской земли) и о-ва св. Елены, Мадагаскар, Маврикия, Сев., Центр, и Южн. Америку, Фолклендские о-ва, Австралию, Нов. Каледонию, Таити, Гавайские о-ва. Не менее велик ареал *Leptogium cyanescens*, *Lobaria amplissima*, *Sticta fuliginosa* и множества других лишайников.

В областях с резко меняющимся уже на небольших расстояниях климатом, напротив, много лишайников с очень ограниченным ареалом, в горных странах можно отметить только в пределах рода *Verrucaria* такие известные только в Альпах виды, как *V. alpicola*, *V. annulata*, *V. davosiensis*, *V. dejormis*, *V. dlaphragmata*, *V. erubescens*, *V. fischeri*, *V. hegetschweileri* и т. д., и т. п.

В отличие от многих других растений лишайники отличаются тем, что могут расселяться в пределах самых широких климатических поясов. Среди лишайников поэтому немало видов, которые можно встретить, начиная от субтропических и тропических областей вплоть до Арктики, — *Cladonia rhlorophaea*, *C. coccifera*, *C. fimbriata*, *C. furcata*, *C. verticillata*, *Diploschistes scruposus*, *Peltigera canina*, *Rhizocarpon geographicum*, *Stereocaulon vesuvianum* и др.

Развитие ареала во многом зависит от наличия непреодолимых барьеров на пути расселения лишайников, препятствий климатических или эдафических, таких как отсутствие необходимых стадий с выходами определенных горных пород для литотических лишайников, более стенопотных форм, требующих строго ограниченных условий местообитания и субстрата.³ Серьезной преградой для развития ареала служат выходящие на пути расселения (миграции) вида высокие горные цепи, широкие моря, биотические барьеры, антропогенные, связанные с деятельностью человека, а также исторические, — которые в настоящее время могут уже отсутствовать, но, остановленное некогда продвижение вида, часто позднее уже не возобновляется, например, из-за более слабой конкурентной способности его по сравнению с позднейшими заселенцами, уже захватившими территорию.

Ареалы могут быть различной формы, большей частью неопределенной, с неправильными и неравномерно развитыми лопастями или с почти ровной линией границы. Изредка ареал образует вытянутые ровные или извилистые фигуры, повторяющие береговую линию реки или моря — это ленточные ареалы, известные и у некоторых лишайников. Они формируются также у некоторых высокогорных видов, с ареалом, протягивающимся вдоль по вершинам вытянутых хребтов. Чаще всего такие ленточные формы представлены у лишайников не на всем ареале, а возникают на его границе. Это эксклавы, являющиеся своего рода желобами, по которым вид с развивающимся ареалом проникает в новые для него, несколько отличающиеся по физико-географическим условиям территории. Такие ленточные эксклавы образуют вдоль западного побережья Скандинавии, *Lobaria amplissima*, *L. laetevirens*, *Nephroma lusitanicum*, *Pannaria rubiginosa*, *Sticta limbata* и некоторые другие океанические виды. Подобная же картина наблюдается на североскандинавском участке ареалов *Pertusaria iculfenii*, *Opegrapha atra* и др.

Иногда на некоторых участках вытянутых эксклавов вид вымирает, в результате чего образуется несколько островных (элементарных) участков ареала.

Видовое население ареала у некоторых лишайников бывает с значительными промежутками из-за отсутствия подходящих стадий, у эпифитов — за отсутствием сплошных лесов, у напочвенных видов — из-за огромных, используемых под культуру земельных площадей, неподходящих физических или химических свойств почв, а иногда и в силу исторических причин. У других лишайников ареал не имеет заметных промежутков в заселении, однако плотность населения лишайников местами весьма сильно

³ В противоположность стенопотным эвритопные лишайники имеют широкую экологическую амплитуду и довольствуются самыми разнообразными местообитаниями и субстратами. Так, *Xanthoria parietina*, кроме свойственного ей древесного субстрата, реже выходов горных пород, отмечена на старом линолеуме, просмоленной материи, на старых плодовых телах грибов, на слоевище различных лишайников, на печеночных мхах, железе, костях, рогах, черепице, кусках свинца, на стекле, картоне, шлаке, клинкере и т. п. *Caloplaca citrina* встречается на коре деревьев, камнях, кирпиче, железе, костях, картоне, просмоленной материи, на старой шелковой материи, кусках веревки, древесном угле, овечьем навозе; *Physcia tenella* — на коре деревьев, обработанной древесине, гончарных изделиях, фарфоре, стекле, костях, рогах, линолеуме, резине, веревках, шлаке и клинкере. Можно было бы указать еще немало других примеров. Много разнообразных, необычных для определенных лишайников субстратов указывали Арнольд (Arnold, 1858—1885), Ришар (Richard, 1883). В монографии, посвященной лишайникам окрестностей Дюнкерка, этому же вопросу уделит большое внимание Були де Леден (Bouly de Lesdain, 1910).

колеблется. Виды, не имеющие равномерно сплошного ареала, распределенные с заметными перерывами, называются спорадическими, а распространение такого типа — спорадическим. К числу таких видов относятся *Coniocybe furfuracea*, *Pachyphiale fagicola*, *Peltii>era lepidophora*, *P. venosa*.

Что касается ареалов (или участков ареалов) видов с неравномерно распределенным населением, то очень важно бывает выяснить плотность размещения этого вида в различных частях его ареала (или участка ареала). Не имея существенного значения для решения общих ботанико-географических вопросов, а также для познания ареала и его развития в целом, изучение неравномерности дает важные материалы для анализа локальных флор. Неравномерность населения ареала (или его участка), если она закономерно проявляется, да к тому же еще у ряда видов, может дать указания на направленные расселения их, иммиграцию на данную территорию. Такое исследование выполнено Пальмгреном (Palmgren, 1927) для установления путей иммиграции растений на Аландские о-ва.

Ареал вида может не только увеличиваться, но, как уже было отмечено, также и сокращаться (более редкое явление). Сокращение (регрессия) и расширение ареала достоверно установлено прямыми наблюдениями для высших растений. Впрочем, и для лишайников имеются точные указания о расширении ареала. Так, на основании исследований показано, что широко распространенная нитротическая *Xantkoria parietina* в течение последних двухсот лет значительно расширила в связи с деятельностью человека часть своего ареала в Финляндии и продвинулась на север (Linkola, 1937).

О сокращении ареала можно судить и косвенно по характеру размещения лишайника в тех случаях, когда ареал не является сплошным, а разбит на ряд островных, не связанных между собой участков, элементарных ареалов, которые могли возникнуть в результате сокращения одного обширного, сплошного в прошлом ареала. О сокращении ареала говорят и большие разрывы его, дизъюнкции. С течением времени сокращение ареала или элементарного участка, изолированного от основной части ареала, может привести к образованию реликтового ареала (или реликтового элементарного участка). Такие остаточные ареалы известны у целого ряда лишайников. Они обычно отличаются малыми размерами, дизъюнкциями, редкостью образующих ареал видов и часто их систематической обособленностью по сравнению с представителями основной флоры данного района.

Таким реликтовым ареалом у лишайников является ареал *Polystroma ferdinandezii*, необычайно своеобразного в морфологическом отношении вида с разветвленными плодоношениями, представителя монотипного рода, известного только на юге Испании и в приэкваториальной части Южн. Америки (на территории бывшей Французской Гвианы). В Европе можно указать такие реликтовые ареалы (или у некоторых видов европейские реликтовые участки ареалов) для *Erioderma mollissimum* в Сев. Португалии, для *Carlusia lusitanica*, представляющей вид монотипного рода, известного только в Португалии, для *Leptotrema leiospodium* с местонахождениями только в Португалии, для тропической *Glyphis cicatricosa*, которая в Европе ограничена Португалией, для *Letariella intricata*, средиземноморского вида, ограниченного в распространении овами Сардинией, Корсикой, Канарскими о-вами, Южн. Францией и Южн. Крымом. Род *Letariella* (или подрод *Usnea*), по мнению Мотыки (Motyka, 1936, 1938), представлен всего двумя видами. Ареал его дизъюнктивен и остается только в нескольких, далеко отстоящих друг от друга районах Средиземноморья.

Реликтовый вид, попадая в благоприятные условия, может несколько расширить участок своего ареала. Так, некоторые океанические и средиземноморские виды расширяют свой ареал к Британским о-вам, образуя там в различной степени развитые элементарные участки. Так, *Roccella fucoides* дизъюнктивно распространена в Средиземноморской обл., где участки ее ареала несомненно реликтовые — Алжир, Корсика, Сицилия, Сардиния, побережье Адриатического моря, побережье Румынии, Крыма, а на севере — побережье Британских о-вов, затем Канарские о-ва, Южн. Африка, Калифорния, Южн. Америка, Австралия. Лишайников с подобным распространением в Европе, заходящих на Британские о-ва, много.

РЕЛИКТЫ

•i''' Понятие реликта имеет не только географическое значение (реликтовый ареал, определяющийся историей его развития), оно очень часто употребляется и в систематическом значении, относящимся к таксонам различного ранга — вида, рода, семейства. Такие реликтовые виды Шретер (Schrotet, 1913) предложил называть релстанцами, оставляя термин «реликт» только для реликтового ареала. Релстанцы,⁴ естественно

⁴ К сожалению, этот термин используется не всеми ботанико-географами.

могут быть останцами флоры самых различных геологических эпох, т. е. могут иметь самый различный возраст: они могут быть плейстоценовыми, ранне- или поздне-третичными или еще более древнего возраста.⁶ То же можно сказать и о реликтовых ареалах.

Наиболее древние релестанцы сохранились во флоре тропиков и субтропиков, где известны такие представители лишайников, как *Compsocladium archboldianum*, описанный Ламом (Lamb, 1956), из субальпийских лесов Нов. Гвинеи. К таким релестанцам надо отнести новозеландский монотипный род из семейства сферофоровых — *Calycidium* (с видом *C. cuneatum*) с листоватым слоевищем и мадагаскарский монотипный род *Pleurocybe* (с видом *P. madagascarea*) с кустистым слоевищем, полыми веточками и шаровидными от темно-фиолетовых до синевато-черных спорами. Очень древними релестанцами являются несомненно *Argopsis megalospora* па Кергеленских о-вах, *Spirographa spiralis* бразильский эпифит из графидовых с двуклетными обвивающими друг друга спорами, бразильский же ортотропный гомемерный, но содержащий пальмелле-видные водоросли монотипный род *Sphaerophoropsis* (с видом *S. stereocauloides*), с наземным низеньким слоевищем с плотными округло-цилиндрическими вертикальными выростами, далее *Acrosyphus sphaerophoroides*, с радиально-кустистым слоевищем, известный из Мексики, Перу, Гималаев, и мл. др.

В Европе, в основном на крайнем юге, также сохранилось немало древних релестанцев. К числу их надо отнести такие уже упомянутые лишайники, как *Leplorema leiospodium* (Сев. Португалия), представитель в основном тропического рода, насчитывающего около 75 видов, из которых только около 10 распространены за пределами тропических районов. В субтропических условиях западной части Средиземноморья, в Португалии, вообще много палеорелестанцев, таких как *Carlosia lusitanica*, *Erioderma mollissimum*, *Chiodecton spilocarpon*, *Arthonia polymorpha*, являющихся, по-видимому, свидетелями Полтавской флоры (Окснер, 1960). К таким же древним релестанцам относится *Bombylispora pachycarpa*, известная, кроме Южп. Европы, южных районов Британских о-вов, а на востоке в Шварцвальде и в Баварских Альпах, в основном в ряде тропических и субтропических районов (Окснер, 1965). К палеорелестанцам в Европе и па Кавказе следует отнести также *Strigula elegans*, встречающуюся в СССР в Закавказье; *Dirina repanda*, *D. ceratoniae* — в Средиземноморской области (первый вид также и в южных районах Британских о-вов), *Blastodesmia nitida* — на юге Центр. Европы и Средиземноморье, и нек. др.

В растительном мире существуют различные типы реликтов — геоморфологические, формационные, экологические, климатические. Из этих типов у лишайников довольно легко можно выделить климатические реликты, представляющие останцы флоры, существовавшей при других климатических отношениях, и сохраняющихся до настоящего времени в районах, климатические условия которых в известной степени приближаются к соответствующим условиям того времени. Особенно много таких климатических реликтов известно в лишайнофлоре СССР в областях, которые выделены Коржинским (1899) как области третичных и реликтовых лесов. Первые сохранили в значительной мере ту флористическую основу, которую они имели в конце третичного периода, как это имеет место в Приморском крае, в Приамурье или в Закавказье — в Колхиде и Талыше. Вторые, реликтовые леса, сохранили третичные реликты, но в меньшем числе, например в горных лесах Южн. Крыма и на северном склоне Кавказского хр.

Из таких реликтов, климатические потребности которых находятся в некотором противоречии с современными климатическими отношениями наших широт и которые сохранились в СССР в лесах третичного типа, отметим из лишайников *Anzia colpodes*, *Bombylispora japonica*, *Cetrelia collata*, *Hypogymnia delavayi*, *Nephromopsis ornata*, *Parmelia rudecta*, *Puxine soreliata*, *Sticta crocata*, *Teloschistes flavicans* и др. (Окснер, 1928; ~1930~ 1934, 1965). Таким же реликтом является и *Anthracotheceum speciosum*, обнаруженный недавно на юге Приморской обл. (Блюм, 1971). Все ли они относятся к реликтам третичного времени в Приморской обл., или часть их (и какая именно) должна быть синхронизирована с помской теплой эпохой уже четвертичного времени, пока еще неясно.

В области реликтовых лесов Крыма из таких реликтов можно указать *Leitariella intricata*, *L. arboricola*, *Teloschistes villosus*, *Tornabenia atlantica*, *Rocella fucoides* и др.

⁵ Палеоботанические данные о находках лишайников крайне скудны. Поэтому о географии их происхождения можно судить почти исключительно по их современному распространению. Наиболее древние достоверные палеоботанические остатки лишайников известны из мезозоя (мел), но так как самые ранние палеоботанические остатки грибов, синезеленых и зеленых водорослей известны значительно раньше, а условия для образования симбиотических организмов (именно лишайников) были, по-видимому, не менее благоприятными, чем в меловой период, то можно предполагать возникновение лишайников в более ранние периоды. Это тем более вероятно, что, по Криштофовичу (1957), все самые древние палеоботанические остатки незначительно отличаются от современных лишайников.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ ЛИШАЙНИКОВ

Гляциальными реликтами, свидетелями начавшегося отхода вюрмского ледника в северо-восточной части Прибалтики (глинта), являются такие виды, как *Cetraria nivalis*, *Nephroma arcticum*, *Parmelia centrifuga*, *P. fraudans*, *Umbilicaria hyperborea*. Возможно, что в период раннего голоцена с его сухим климатом проник сюда и такой ксеротический лишайник, как *Parmelia stenophylla* (Миняев, 1940, 1965). В горах Центр. Европы гляциальными реликтами следует считать, вслед за Сузой (Suza, 1923, 1936), *Cetraria delisei*, *Nephroma arcticum*, *N. expallidum*, *Parmelia centrifuga*, *Peltigera scabrosa*. Во всяком случае это несомненно для указанных видов нефром.

К гляциальным реликтам в горах Европы (Южн. Урала) следует отнести также *Asahinea chrysantha*, известную в Арктической области из северо-восточного угла европейской части СССР, Нов. Земли, всего азиатского сектора, из Аляски. На юг от арктической обл. *A. chrysantha* встречается в горах Южн. Урала, в Саянах, горах Дальн. Востока СССР, на юг до Камчатки, Приморского кр., затем в горах Японии (о-ва Хоккайдо, Хонсю). К гляциальным реликтам в горах Центр. Европы (Альпы Швейцарские, Баварские, Борсиоские, Тироль, Каринтия) и в Скалистых горах Сев. Америки относится также *Dactylina ramulosa*, циркумполярно распространенная в Арктике.

Восточные реликты ксеротической фазы раннего послеледниковья, а частично, может быть, еще более ранних ксеротических фаз плейстоцена, на Украине представлены таким лишайником южных степей, пустынных степей, как *Teloschistes lacunosus*, известным на ракушняках на косах в Азовском море.

Из реликтов фазы расселения тепло- и влаголюбивых широколиственных пород — первой половины позднего голоцена («атлантической» фазы схемы Блитта-Сернандера) на равнинной территории Украины можно указать для Полесья *Parmelia revoluta*.

От реликтов в узком смысле отличаются странствующие реликты (Schröter, 1913), которые в определенной области растут не на территории своего реликтового ареала, а в результате различных условий, создавшихся естественным путем (без участия человека), перешли на новую территорию в более позднее время. К таким странствующим реликтам в Эстонии Трасс (1967) относит *Cetraria cucullata*.

ЭНДЕМИКИ (ЭНДЕМЫ)

К ним относятся виды, образующие только ограниченные ареалы, свойственные какой-либо естественной области. При рассмотрении очень больших областей увеличивается и число свойственных только им видов. Такие виды обычно не называют эндемиками. Но иногда, расширяя понятие об эндемиках, говорят об узких (занимающих очень ограниченный район) и широких эндемиках, эндемиках Азии, Сев. Америки, Австралии и т. п. Однако последний термин употребляют скорее для краткости — вместо того, чтобы говорить, например, о «растениях, свойственных Сев. Америке» и т. п.

Явление эндемизма объясняется в одних случаях тем, что ставший эндемом вид не распространяется дальше за пределы небольшой области, как это часто бывает с видами на изолированных горах, одиноко возвышающихся в условиях обширных равнин, либо с растениями островов, далеко отстоящих от материка, с растениями территорий, климатически изолированных от соседних, а также с молодыми видами, еще не успевшими расширить свой ареал. В других случаях эндемизм обусловлен тем, что эндемичный вид в прошлые геологические эпохи имел обширный ареал, но постепенно вымер на большей его части, сохранившись только в небольшом районе. В связи с этим можно различать две формы эндемизма: неоэндемизм и древний эндемизм. Неоэндемизмом (Engler, 1901) или прогрессивным эндемизмом (Schröter, 1913) называют приуроченность видов к ограниченному, как правило, сравнительно недавно обособленному району; при этом границы ареала эндемичного вида продолжают развиваться. Неоэндемики чаще всего генетически пластичные растения. Как недавно возникшие виды, они обычно в морфологическом отношении очень близки к видам, широко распространенным на этой же или на соседней с ней территории.

Реликтовому эндемизму (Drude, 1890), древнему (Engler, 1901) или консервативному эндемизму (Schröter, 1913) присущи палеоэндемики, не имеющие близких связей в окружающей флоре и отличающиеся большей частью реликтовым ареалом.⁸ Древний эндемизм связан с областями, которые в течение долгих геологических эпох не испытывали сильных климатических изменений, а если таковые и испытали, то пережили их. В зависимости от особенностей истории развития флоры и растительного покрова области число эндемичных видов сильно колеблется.

⁸ Довольно удачно также предложение Ридлея (Riddley, 1925) дать каждой из этих групп эндемиков особое название — молодых называть эндемиками, а древних эписбиотиками. Однако эта терминология не вошла в широкую практику.

В горных районах эндемичных форм лишайников (как и высших растений) несравненно больше, чем на равнинах. Выше было отмечено, что далеко отстоящие от материка острова богаты эндемичными видами лишайников, хотя их несравненно меньше, чем островных эндемиков у высших растений. Если для Гавайских о-вов насчитывается около 82% эндемичных высших растений (Вульф, 1932), то эндемичных лишайников там всего 38%, по данным Магнуссона (Magnusson and Zahlbruckner, 1943—1945), который приводит для Гавайских о-вов 485 видов. Если из этого числа вычесть 47 видов, которые Магнуссон считает недостоверно определенными старыми исследователями, то и в этом случае процент эндемиков повысится только до 42. Очень низким представляется процент эндемиков также и на Галапагосских островах (Weber, 1966): он составляет, по нашим подсчетам, всего 16%. Однако число собранных отсюда видов лишайников слишком мало и далеко от действительного, чтобы можно было установить достоверный процент эндемиков.

Для Нов. Земли, хорошо изученная лихенофлора которой слагается из 413 видов, количество эндемичных видов лишайников составляет, по нашим подсчетам, 12.6%.

ДИЗЬЮНКЦИЯ АРЕАЛОВ

В процессе развития ареал вида претерпевает различные изменения, зависящие от изменений условий существования на протяжении долгой истории, от изменений климатической обстановки (ледниковый период и пр.), от развития других видов растений, конкурентно более сильных, от геологических событий и пр. Все это часто обуславливает разрыв первоначально сплошного ареала вида, рода или семейства на две или несколько частей, т. е. приводит к образованию пространственного разъединения ареала (дизъюнкции его). Конечно, в образовании дизъюнкции дальний перенос ветром или другими факторами диаспор полностью не исключается, но анализ особенностей разъединений показывает, что такая возможность исключительно редка. Иногда наблюдаются так называемые гетерогенные дизъюнкции, когда разъединенные части ареала занимают не идентичные, а очень близкие виды, еще мало дивергировавшие. мало изменившиеся в морфологическом отношении, как например вид светлохвойных лесов *Cornicularia aculeata* и степной вид *Cornicularia steppae*.

Дизъюнкции ареалов относятся к числу редких явлений, но изучение их, так же как и изучение эндемизма и вопросов, связанных с возникновением и возрастом реликтов, обычно дает много ценного для познания истории растительного покрова страны.

Дизъюнкции очень различны по величине и типу. Ареал *Aspicilia hispida*, лишайника, вначале прикрепленного к почве, а позднее свободноживущего в условиях южных степей СССР, представлен двумя разобщенными частями — в Крыму, в Заволжье и Казахской ССР, а затем после огромного разъединения снова встречающегося в изолированных местонахождениях в Северной Америке — в Южн. Канаде (Южн. Саскачеван) и в США (Колорадо). Столь же велик разрыв ареала в континентальной части Еипразии у *Normandina pulchella*, которая в Зап. Европе связана с Атлантической обл. С удалением от побережья Атлантики *N. pulchella* встречается почти исключительно в горных районах, в местообитаниях, отмеченных частыми туманами и большим количеством осадков. К востоку от Карпат *N. pulchella* известна в одном местонахождении во Львовской обл. (Окснер, 1956), а затем ареал ее прерывается и после громадного разобщения она появляется на востоке, на Алтае, в Горной Шории, а далее после нового перерыва в Приморском и южной части Хабаровского кр. и в Японии. Отдельные, крайне разобщенные элементарные участки ареала *N. pulchella* известны в нескольких районах Сев. Америки, на Антильских о-вах, в нескольких местонахождениях Южн. Америки и ряда прилегающих островов, затем в Африке — в Алжире, Абиссинии, Капской обл., на Азорских, Канарских о-вах, Мадагаскаре и др., затем на Гавайских о-вах, Таити, Нов. Зеландии. Таким образом, этот в настоящее время в основном океанический вид сохранил ряд реликтовых третичных участков ареала в резко континентальных областях, главным образом в горных районах, отличающихся ш>т-сокой влажностью воздуха и большим количеством осадков.

Таких разъединений можно указать у лишайников немало.

У других дизъюнктивных видов разрыв ареала гораздо менее значителен. Укажем *Arthonia helvola*, которая известна в Скандинавии, а затем в южной части ФРГ; *Encephalographacerebrina* — на Британских о-вах и в Баварских Альпах; *Gongylia nadvornikii* — в юго-западной Норвегии, ФРГ (Тюрингия, Оденвальд, Швабско-Франконская Юра), ГДР (Саксония), в Чехословакии (Карпаты), СССР (Закарпатье); *Thelopsis melathelia* — на Британских островах, в Скандинавии, в Карельской АССР, в Бавар-

⁷ При этом были учтены некоторые виды, которые долгое время считались эндемиками Нов. Земли, но позднее были найдены в некоторых северных районах Швеции.

ских Альпах. Ареал таких видов или его наиболее сокращающаяся часть нередко представляют ряд островных участков, которые, как уже было отмечено, называются элементарными ареалами. Дизъюнкцию такого ареала называют диффузной, или диффузным разьединением.

Типы дизъюнкций ареалов лишайников повторяют типы разьединений сосудистых растений. Можно указать следующие типы дизъюнкций ареалов лишайшшоь.

Арктические дизъюнкции обнаружены у многих лишайников, ареал которых разьединен между арктической частью материка и островами Северного Ледовитого океана и полярных морей, у *Sticta arctica*, собранной в Якутии в низовьях р. Л сим. на Чукотской земле (в районе м. Шмидта), на Алеутских о-вах, затем па Баффиновой Земле; *Polyblastia septentrionalis*, известной на Шпицбергене, на Нов. Земле (па Северном Крестовом о-ве) и в Сев. Швеции (Торне Лаппмарк).

Аркто-альпийской дизъюнкцией отличается распространение видов, одна часть ареала которых находится в Арктике, другая — в более южных широтах в альпийской зоне гор. Аркто-альпийская дизъюнкция ареала присуща *Cetraria cucullata*, *C. fahlunensis*, *C. nivalis*, *Parmelia stygia*, *Solorina crocea*, *S. saccata*, циркумполярно распространенным в Арктике и обычным в высокогорном поясе Европы, Азии, Сев. Америки. Этот тип дизъюнкции свойствен очень многим видам лишайников. Некоторые аркто-альпийские лишайники отличаются, кроме того, еще и широтной дизъюнкцией. Одни из них отсутствуют в Сев. Америке (*Belonia russula*, *Jonaspis odora*, *Lecidea pilatii*). Другая группа аркто-альпийцев отсутствует в Азии и размещена только в европейско-американском секторе Арктики и в высокогорном поясе Европы и Сев. Америки (*Lecidea elata*, *Pannaria lepidota* и пр.).

Аркто-альпийско-антарктическую дизъюнкцию обнаруживают виды, у которых одна часть ареала размещена в Арктике, другая — в высокогорьях умеренной области и, наконец, третья часть — в Антарктике. В качестве примера приведем *Alectoria nigricans*, *Cladonia carneola*, *C. delessertii*, *C. elongata*, *Lecanora badia*, *L. intricate*, *Lecidea dicksonii*, *L. lactea*, *ffaematomma ventosum*, *Umbilicaria vellea*. Арктическая часть ареала многих аркто-альпийско-антарктических видов протягивается циркумполярно, но у ряда лишайников она, в свою очередь, имеет также и в Арктике большие разьединения, у *Lecidea atrobrunnea*, *L. pseudocongrua*, *L. tessellata*.

Довольно близка к предыдущей ното-бореальная дизъюнкция у видов, одна часть ареала которых размещена в бореальной зоне, а другая — в холодно умеренной области южного полушария (нотальной области). Такая дизъюнкция известна у *Catocarpon polycarpum*, *Cetraria chlorophylla*, *Cornicularia aculeata*, *Lecanora polytropa*, *Lecidea auriculata*, *Nephroma parile*, *Parmeliopsis hyperopta*, *Ramalina roesleri*, *Varicellaria rhodocarpa*.

Североатлантическая дизъюнкция наблюдается у видов, ареал которых разьединен северной частью Атлантического океана. Таким образом, часть, их ареала размещена в Европе или Евразии, а другая — в Сев. Америке. Такая дизъюнкция свойственна многим лишайникам: *Acarospora molybdina*, *A. lanthophana*, *Alectoria fremontii*, *Baeomyces placophyllus*, *Biatorella ochrophora*, *Calicium viride*, *Cladonia mitis*, *Endocarpon ascendens*, *Lecanora chlarona*, *Lecidea sylvicola*, *Microthelia micula*, *Ochrolechia pallescens*, *Pertusaria amara*, *Physcia grisea*, *Ramalina calicaria*, *Stereocaulon paschale*.

Соверотихоокеанекая дизъюнкция определяется разьединением северной частью Тихого океана областей Сев. Америки и северной части Вост. Азии. Ареалы с подобным разьединением можно отметить у *Cetraria richardsonii* (восточно-азиатская часть СССР и северные области Сев. Америки), *Haematomma ochrophaeum* (Сев. Америка и Япония), *Rinodina milliaria* (Сев. Америка и Япония).

Северно-Южно-Американская дизъюнкция встречается у видов, часть ареала которых размещена в Сев., а часть — в Южн. Америке. Такой разрыв ареала известен у *Acarospora chrysops*, *A. terricola*.

Средиземноморская дизъюнкция насчитывает много типов. Ареал может быть развит только в отдельных разьединенных европейских районах Средиземноморья, например *Epiphloea ierrena*, — Португалия, Южн. Франция, о-ва Далматские в Адриатическом море. У других представителей ареал захватывает европейские районы Средиземноморья и после разьединения некоторые районы Сев. Африки: *Ramalina panizzei* — Португалия, сев.-зап. Италия, Корсика, южная часть Балканского п-ва, Алжир. Иногда ареал значительно сильнее дизъюнктивирован, например, у *Teloschista brevier*, известного только из Египта и Туркменской ССР. Наконец, у некоторых видов ареал захватывает материковые районы Средиземноморья и после разьединения острова Средиземного моря или Атлантического океана — Азорские, Мадейру, Канарские либо европейские районы Средиземноморья и побережье Мал. Азии, например, *Lecanora sulphurata*, известная с Канарских о-вов, Пиренейского п-ва, Южн. Франции, Италии, южной части Балканского п-ва, Крыма, Турции. Иногда ареал размещается только в двух-трех разьединенных районах Средиземноморья.

(в Италии и на Адриатическом побережье Югославии) или же в разбеденных европейских районах Средиземноморья и Алжира, например *Psorotichia numidella* — в Португалии, на юге Балканского полуострова, в Алжире. Иногда, кроме Средиземноморской обл., дизъюнктивные средиземноморцы встречаются на Британских о-вах и в южной части Скандинавского п-ва, в Прибалтике или в Сев. Америке, например *Tornabenia mtricata* — на Канарских о-вах, Пиренейском п-ове, в Южн. Франции, на Корсике, Сардинии, Сицилии, в Италии, Крыму, на Сев. Кавказе, в Сев. Африке (Алжир, Марокко, Тунис) и Британских о-вах или, например, *Thyrea girardii*, известная на известковых скалах в западной и южной части Франции, в Италии, Алжире и в Сев. Америке (Алабама).

Из тропических дизъюнкций отметим следующие типы: ⁸ а) между Центр. Америкой и Африкой, *Teloschistes costatus* размещен в Мексике и в Вост. и Южн. Африке; *P. kysela sparsa* — ареал распределен между Кубой и тропической Африкой; *Asterothyrium leucophthalnum* — в тропической (Центр, и Южн.) Америке и Африке (Того, Уганда, Кения); б) между тропической Африкой и Малазией, *Phylloblastia dolichospora* распределена между Малазией (Суматра, Калимантан, Филиппины, Молуккские о-ва, Новая Гвинея) и тропической Африкой (Камерун), *Chroodiscus myriicis* — между Малазией (Суматра, Малайский п-в, Калимантан, Филиппины, Сулавеси, Новая Гвинея) и тропической Африкой (Золотой Берег, Камерун); в) между тропической Африкой, Малазией и Австралией, *Aulaxina epiphylla* — тропическая Африка, Малазия (Суматра, Ява, Филиппины, Нов. Гвинея) и Австралия (Южп. Квинсленд); г) между Малазией и Австралией или Нов. Зеландией, например, *Porina lucida* — Малазия (Суматра, Ява, Филиппины, Молуккские о-ва, Новая Гвинея), Австралия; *Porina čerina* — Малазия (Филиппины, Новая Гвинея), Новая Зеландия; д) между Индией и Малазией, *Bombyliospora coccodes* — Индия и Нов. Каледония; е) между Мадагаскаром, Маскарпскими о-вами и Филиппинами — *Bombyliospora melanocarpa*; ж) между Мадагаскаром и Малазией, например, *Sticta lingulata* — Мадагаскар и Филиппины; з) между островами Малазии — *Dictyonema phyllogenum*, известная на Калимантане и на Филиппинах, а также ряд других типов тропических разъединений.

Высокогорья Юго-Вост. Азии—Мексики—Анд. К этой удивительной дизъюнкции относится распространение *Acroscyphus sphaerophoroides*, образующее четыре главных членистых ареала — в Гималаях, в Японии, Мексике и в Андах. Подобный ареал указывается и для некоторых родов мхов (Herzog, 1926), особенно неполный, например, для *Pylaisiadelphina* (Гималаи—Мексика), *Morinia* (Юньнань, Сечуан — Мексика), *Rosea* (Юньнань—Гималаи—Мексика), *Leptopterygynandrum* (Гималаи—Анды).

Южнотихоокеанская дизъюнкция определяется разрывом ареалов между Южп. Америкой и островами Тихого океана, а также между Австралией и Нов. Зеландией. Величина разрывов может быть самой различной. Рассмотрим некоторые из них, начиная с небольших. *Chiodecton congestulum*, *Ch. mammatum*, *Graphina platyleuca*, *Heterodea muelleri*, *Sticta cyphellulata* и другие известны из Австралии и Нов. Каледонии. Ареалы многих видов распределены между Австралией и Нов. Зеландией (*Hypogymnia billardieri*, *Parmelia reparatu*, *Xanthoria spinosa*). Между Австралией, Тасманией и Нов. Зеландией распределен ареал *Sticta colensol*. Между Австралией и Малазией (Калимантан, Филиппины, Молуккские о-ва, Нов. Гвинея) размещен ареал *Porina multipunctata*; между Южн. Америкой и островами Тихого океана, например, *Enterographa angustissima* — Бразилия и Филиппины, *Bacidia gabrielis* — Бразилия и Малазия (Суматра, Филиппины, Нов. Гвинея), *Platygraphopsis interrapt* — Троп. Америка и Нов. Гвинея, *Thelotrema leucohymentum* — между Бразилией и Нов. Каледонией, *Sticta freycinetii* — между Южн. Америкой, Малазией, Тасманией. Между Южн. Америкой и Австралией разъединены ареалы *Biatorella conspersa*, *Parmelia euplecta*, *Phaeographis leiogrammodes'*, между Южн. Америкой, Нов. Зеландией и Тасманией — *Sticta granulatu*.

Южноатлантическая дизъюнкция свойственна ареалам видов, разъединенных южной частью Атлантического океана так, что одна часть ареала размещается в Южп. Америке, а другая (или несколько остальных) — в Африке или иногда на Мадагаскаре. Такова дизъюнкция ареалов у *Buellia xantholepis*, *Pertusaria limbata* — Бразилия и тропическая Африка, *Echinoplaca pachyparaphysata* — Бразилия и Мадагаскар, *Tapellaria möllert* — Бразилия и Зап. Африка (Золотой берег, Нигерия, о-в Сан-Томе). Возможно, к этой же дизъюнкции относится *Tornabenia hypoglausa*, которая, вероятно, довольно широко распространена в Южн. Америке (Колумбия, Боливия, Аргентина) и Африке (Эфиопия, м. Доброй Надежды).

⁸ Так как флора лишайников тропической обл. изучена еще далеко не достаточно, а существующая литература рассеяна во многих редких, зачастую труднодоступных журналах, возможно, в дальнейшем для некоторых видов характер дизъюнкции будет уточнен и они окажутся несколько иными.

Антарктические дизъюнкции известны у видов, часть ареала которых размещена на антарктическом материке, а другая часть на антарктических (субантарктических) островах, затем иногда также в Нов. Зеландии, в Австралии, реже и на южной оконечности Африки. Таким разъединением отличается ареал *Psoroma soccatum* — Огненная Земля, Австралия, Нов. Зеландия; *Neuropogon strigulosus* — южная часть Чили, Огненная Земля, Южные Шетландские о-ва, Земля Грейама, Южные Оркнейские о-ва, Южная Георгия.

ЭЛЕМЕНТЫ ФЛОРЫ

К изучению ареалов растений ботаники обратились уже давно так как было очевидным, что оно позволит глубже заглянуть в историю флоры и растительного покрова страны. Однако, как уже отмечалось, пет ареалов, совершенно идентичных по форме, размерам и по географическому положению. Это весьма усложняет их изучение. Понятно, что такое громадное количество разнообразных ареалов не может изучаться без их предварительной классификации. К числу важнейших признаков, по которым можно объединять ареалы в определенные группы, относится их большее или меньшее подобие в географическом отношении, в соответствии с их территориальным размещением в одной растительно-климатической зоне или в одной ботанико-географической области. Группирование ареалов по этому признаку дает возможность расчленить флору любой страны на группы видов со сходными ареалами, т. е. на ботанико-географические элементы, иначе говоря, провести ее флористико-географический анализ. Такие «подобные» ареалы имеют *Biatora fusca* и *Psora scalaris*, которые распространены в Голарктике главным образом в бореальной зоне. Но ареал первой в северной своей части доходит до Арктики (хотя в нее заходит не глубоко) и более ограничен на юге, а ареал второй не заходит в Арктику и не доходит до северной границы хвойных пород, но на юге спускается до Мексики включительно.

«Подобные» ареалы имеют также *Cetraria nivalis* и *Rhizocarpon phalerosporum*, у которых одна часть ареала размещена в Арктике, а другая в высокогорьях умеренной зоны. Их ареалы, схожие в основном, несколько отличаются в более мелких особенностях. Так, *Cetraria nivalis* циркумполярно распространена в Арктике и встречается в высокогорьях всей Голарктики, тогда как *Rhizocarpon phalerosporum* размещен только в евразийской части Арктики и высокогорьях Евразии, при этом он не выходит на запад за пределы гор Вост. Европы.

Подобными ареалами обладают *Staurothele ventosum* и *Rinodina oreina*. Их ареалы размещены в лесных поясах гор умеренной области, хотя они несколько различны у обоих видов. Ареал *Staurothele ventosum* известен в горах только альпийской системы (до Карпат включительно), тогда как *Rinodina oreina* встречается в горах умеренной области всей Голарктики.

Понятие «элемент» введено одновременно и независимо друг от друга Христом (Christ, 1867) для флоры Альп и Арешугом (Areschoug, 1867) для флоры Скандинавии. Первый придавал понятию «элемент» географическое значение (элементы: североазиатский равнинный, североамериканский равнинный, средиземноморский и др.), второй — географо-генетическое (северосибирский, кавказский, средиземноморский), отмечая этим происхождение данного растения в Скандинавии.

Таким образом, вначале флористический анализ был ограничен исследованием географического элемента. В дальнейшем рамки анализа были расширены и отмечены его новые стороны, которые должны еще яснее определять изучаемый вид. Гайек (Hayek, 1926) различает уже три категории элементов флоры: исторический, географический и генетический. Исторический элемент¹⁰ определяется по времени иммиграции растений и объединяет те из них¹, которые одновременно иммигрировали в данную область. Иногда такой элемент очень трудно определить, так как иммигранты, попавшие в новые условия, дают ряд новых молодых видов. Появление в западных районах шропейской части нашей страны субокеанических видов связано с наиболее влажной и теплой фазой конца среднего и первой половиной позднего голоцена. К ним относятся *Nf/rmandina pulchella*, заходящая на востоке во Львовскую обл.; *Cladonia impexa*, встречающаяся как редкий вид в Укр. Карпатах и заходящая в Калининградскую обл., Прибалтику, БССР и, кроме того, вне связи с этим историческим элементом, встречающаяся на Камчатке; далее *C. ottemq crispum*, *C. nigrescens*, *Nephroma lusitanicum* и др.

Генетический элемент объединяет виды, имеющие общую родину. Установление принадлежности к генетическому элементу представляет значительные трудности

• Позднее Йерош (Jerusch, 1903) показала, что и у Христа элемент имел не всегда чисто географическое содержание. В ее же работе элементы всегда были чисто географическим понятием.

¹⁰ Позднее исторический элемент некоторые называют хронологическим.

и вообще возможно либо на основании точно документированных палеоботанических свидетельств, либо на основании глубокого систематического анализа и данных монографического критико-систематического исследования отдельных таксономических групп растений. Зато выводы, к которым может привести генетический анализ, многодают для изучения истории развития определенных элементов, а часто и для истории развития растительного покрова изучаемой области. Не меньшие трудности представляет иногда определение географического и исторического элементов. Дегелиус (Degelius, 1935) предложил изучать также особенности размещения видов в локальных пределах, в пределах границ изучаемой области. Для географического анализа такое изучение несущественно, но оно бывает иногда очень полезным для выяснения путей миграции растений, т. е. для миграционного анализа, для определения миграционного элемента. Под последним понимают виды, пришедшие в изучаемую область одним и тем же путем, хотя и в разное время. Так, было показано, что лишайники мигрировали в прошлом на Нов. Землю несколькими путями (Окснер, 1948). Таким образом, в лишайнофлоре Нов. Земли существует несколько миграционных элементов, например, фенноскандский миграционный элемент, т. е. совокупность лишайников, мигрировавших из Фенноскандии на эти острова, а именно: *Aspicilia dendroplaca*, *Catocarpon inarense*, *C. cinereonigrum*, *Jonaspis annularis*, *Lecidea dolosula*, *L. lygaeiza*, которые известны только в арктической Фенноскандии и на Нов. Земле.

Для флористического анализа был предложен дополнительно к установленным и такой критерий размещения видов, как ценоотический (Клеопов, 1938), определяющий ценоотический элемент. Флористический аГГшз*¹¹ привлечением этих критериев, т. е. с соответствующим изучением географического, генетического, хронологического, миграционного и ценоотического элементов (сокращенно — гео-, гено-, хроно-, мигро- и ценоэлементы) позволяют глубоко вскрыть особенности историко-географических и флорогенетических отношений изучаемых областей. Подпера (Podpěra, 1925) предложил различать и такие элементы, как экологический и эволюционный. Однако эти идеи не были дальше развиты автором. Экологический элемент является совершенно изолированным, не укладывающимся в общую схему отмеченных элементов. Он охватывает огромное разнообразие самых различных сторон жизни растения, его отношения к разным факторам физико-географического процесса (среды), богатейшие особенности адаптационных форм, которые и должны быть положены в основу экологического анализа. Что касается эволюционного элемента, Подпера, то он очерчен довольно неявно и, по-видимому, очень близок к ценоотическому.

Так как было установлено, что термин «элемент» не только в работах Арешуга, но и у Христа употреблялся в географическом и одновременно в генетическом отношении, то для внесения ясности и четкого разграничения Рейхертом (Reichert, 1921) было предложено употреблять термин «компонент» для чисто географических составных групп флоры, характеризующихся определенным ареалом, термин «элемент» — для растений общего происхождения и «мигрант» — для растений, пришедших одним путем. Кроме того, по Рейхерту, «элемент» делится еще на исторический элемент (объединяющий растения по времени возникновения) и локативный (по месту происхождения). «Мигрант» также делится на исторический (в отношении времени проникновения) и локативный (в смысле проникновения одними и теми же путями).¹¹ Схема Рейхерта была принята только единичными исследователями. В последующих работах советские и зарубежные авторы почти исключительно пользуются как наиболее удобными терминами «элемент», «географический элемент», которые прочно укоренились в ботанической географии.

В последнее время Трасс (1967, 19686) оставляет термин «элемент» только для географического элемента, а другие, связанные со временем или направлением миграции, экологической, ценоотической приуроченности и т. д., он называет историческими, миграционными, экологическими, ценоотическими группами флоры, или, кратко, кронантами, мигрантами, экантами и ценантами. В тех случаях, когда на ограниченной территории устанавливаются закономерности местного, локального распределения видов, такие местные географические комплексы видов Трасс обозначает как локальные элементы, локанты или компоненты конкретной флоры. Вряд ли, однако, необходимо основные фитогеографические единицы флористического анализа, называть разными терминами, отказываясь от общего — элемент флоры, тем более, что некоторые из этих терминов уже употреблялись в ином значении и в ином объеме. Как уже указы-

¹¹ Отметим еще, что Вангерин (Wangerin, 1932) во избежание путаницы также предложил отказаться от термина «флористический элемент», а употреблять для географического расчленения флоры термин «тип ареала», несколько меньшего таксономического значения, чем «элемент».

¹² Здесь приведены только некоторые основные моменты истории термина «элемент», насколько это нужно для данного пособия.

валось, под термином, «компонент» Рейхерт (Reichert, 1921) и последователи понимали географический элемент, а не местный локальный географический комплекс видов. За понятием «мигрант» в ботанической географии также закрепилось вполне четкое представление о растениях — переселенцах в новую для них область. Экологический элемент является единицей не флористического анализа, а экологического и т. д. Что же касается термина «ценант», то он вполне удобен как сокращенное обозначение ценотического элемента (ценоэлемента), как и термин «хроиант» (лучше, чем кронант) — сокращенное обозначение исторического элемента, однако такое образование термина для флористического анализа не согласуется с остальными, в основу которых положено указание на элемент (геоэлемент, геноэлемент и пр.).

Изучение распространения лишайников показывает, что формирование большинства их ареалов довольно тесно связано с определенными растительно-климатическими зонами. Это и понятно, так как растительно-климатические зоны на протяжении долгого времени формировались на территориях, отличающихся наибольшим разнообразием условий в отношении основных климатических факторов. Это принудило нас построить классификацию элементов на зональной основе, как это было сделано Лазаренко для мхов.

Деление флоры только на элементы было бы довольно грубым и не вскрывало бы многих тонкостей ее сложения. Поэтому элемент делят на более мелкие классификационные единицы. Если флористические различия в далеко отстоящих участках ареалов одного элемента очень значительны, то такой элемент можно делить на субэлементы. Элементы (и субэлементы) делят на типы ареалов, определяющиеся характером размещения видов в пределах данной растительно-климатической зоны или обобщенного ареала элемента. В свою очередь типы ареалов делят на группы ареалов (Окснер, 1941—1942) или группы распространения (Макаревич, 1963а).

Географические элементы некоторые авторы выделяют, базируясь не только на зональном, но и на региональном принципе, а иногда используют в какой-то мере оба принципа. При региональном принципе выделение географических элементов основывается на тесной связи распространения видов с определенной флористической областью или регионом, являющимся оптимальным для развития этих видов и отличающимся высоким флористическим своеобразием, т. е. большим количеством только ему свойственных видов. Географический элемент определяется Браун-Бланке (Braun-Blanquet, 1923) как флористическое и фитосоциологическое выражение определенной обширной территории и включает в себя характерные для этой области виды или сборные единицы. Однако неопределенность понятия «область» допускает самые произвольные трактовки ее в отношении размеров. В связи с этим выделяют столь ограниченные, как колхидский, гиркапский, сарматский элементы, а наряду с ними такие крупные, как центральноазиатский, европейский, евразийский и т. д. Такое выделение географических элементов основывается в значительной степени на субъективном подходе к пониманию флористических областей и, следовательно, на различном объеме элементов. Одни, как Хегги (Hegi, 1905—1928), выделяют множество региональных, часто несравнимых элементов, из-за чего их классификация теряет основную цель — обзорность. Другие ограничиваются небольшим количеством элементов, как Подпера, который во флоре Чехословакии выделяет 8, притом не сравнимых между собой элементов. Отметим, что некоторые исследователи относят, например, к понтийскому элементу виды, которые связаны в основном со степями как в СССР, так и в Венгрии, Румынии, тогда как другие понтийский элемент понимают уже, выделяя из него виды, встречающиеся главным образом в венгерских степях в качестве самостоятельного паннонского элемента. Европейский элемент некоторые толкуют как средне-европейский, другие расчленяют его на отдельные более мелкие элементы, как западно-европейский, средневропейский, иллирийский и т. д. Такая путаница вызвана также несогласованностью в понимании одного и того же термина. Так, предложенное Энглером понятие сарматских растений для видов, занимающих область от бассейна рек Эльбы, Одера до северо-западной части Украины (Вольни), было позднее мнргими авторами (Браун-Бланке, Гаевский и др.) перенесено на степные растения. Буш понимал их как виды флоры, развившейся на территории выскохшего Сарматского моря, а Гроссгейм (1936) — как совокупность ареалов степных видов, населяющих восточную часть Понтийской провинции, т. е. от Волги или Дона и далее, главным образом, территории Сев. Казахстана и частично Южн. Сибири. Таких примеров произвольного толкования объема выделенных элементов можно привести много.

Очень способствует-искусственному дроблению региональных географических элементов переоценка флористического значения некоторых малых районов при исследовании небольших областей и неправильная оценка районов массового центра распространения вида.¹³

¹³ Подробный анализ недостатков, обуславливающих разноречивую и необзорность региональных элементов, дает Вангерин (Wangerin, 1932).

Отметим, что Эйг (Eig, 1931) вводит понятие о «связующих растениях», т. е. о связующих видах; к ним должны быть отнесены все виды, распространение которых не ограничивается одним определенным районом, а охватывает примерно с той же степенью обилия два или несколько соседних районов.

Наконец, классификации, основанные на зональном и на региональном принципах, являются, как правило, результатом нечеткого представления о значении определяющих их критериев. Однако зональная классификация географических элементов среди тех групп растений, физиологические требования которых к влажности климата будут большими, чем к теплообмену, несомненно требует особых поправок. В ареалах таких растений проявление влияния зональности (широтности) нарушается, и с закономерным увеличением влажности климата эти группы в широтном направлении изменяются во флористическом отношении значительно резче, чем по зонам с севера на юг.

Что касается классификаций, основанных на зональном принципе, то основная категория — географический элемент выделяется в зависимости от растительно-климатической зоны, в которой этот элемент является наиболее распространенным. Рассмотрим в качестве примера следующие географические элементы, выделенные во флоре лишайников Советской Арктики (Окснер, 1941—1942, 1948). К арктическому элементу относятся лишайники, ареал которых в основном связан с арктической областью. Виды арктического элемента могут продвигаться и в северную часть южнее расположенной бореальной зоны, но массовое распространение их лежит в пределах Арктической обл. Гипоарктический (субарктический) элемент чрезвычайно характерен для южной части арктической области и северной окраины таежной. Будучи близок к бореальному элементу и являясь связующим между арктическим и бореальным, он ясно выделяется своим компактным и ограниченным распространением. К югу и северу от населяемой гипоарктическими видами полосы они быстро редуют, хотя некоторые их представители заходят далеко в Арктику и в северную часть лесной области. Бореальный элемент состоит из видов, ареал которых связан с таежной зоной (зоной хвойных лесов). Неморальный элемент образуют виды, массовое распространение которых связано с зоной голарктических широколиственных лесов. Ксеромеридиональный элемент состоит из видов, ареал которых размещен в засушливых областях, к югу от неморальной зоны. Этот элемент некоторые авторы называют аридным (Лазаренко, 1956) или ксероконтинентальным (Трасс, 1967, 1970). В качестве отдельного элемента некоторые выделяют отсутствующий в Арктике средиземноморской элемент (Окснер, 1956; Макаревич, 1963а).

Ряд географических элементов размещен дизъюнктивно, — одна часть их ареала расположена в Арктике или в гипоарктических районах, а другая в горах, соответственно в альпийском и субальпийском поясах или в поясах горных лесов. К таким элементам относятся аркто-альпийский, гипоаркто-монтанный, аркто-альпино-антарктический (часть ареала которого расположена в Арктике, другая часть — в горах от умеренного до тропического климата и третья часть — в Антарктике), нотобореальный (одна часть ареала которого размещена в потальной зоне южного полушария,¹⁴ а другая — в бореальной зоне). В горных лесных поясах размещен монтанный элемент с представителями, близкими по характеру к представителям лесной зоны, но эти пояса отличаются своеобразными экологическими особенностями и соответственно составом флоры. Эвриголарктический элемент охватывает виды с дисперсно распределенными ареалами, которые, по-видимому, в силу их широкой экологической амплитуды более или менее равномерно размещены в нескольких зонах Голарктики. Центр массового обилия их, крайне неясен. Наконец, мультирегиональный элемент включает ареалы видов, размещенные на трех и более континентах, причем по крайней мере один из них находится вне Голарктики.

Для более детального ознакомления с элементами и их более дробными подразделениями (типы ареалов) удобнее использовать один из элементов, выделенных в лихенофлоре Советской Арктики, которая подверглась более полному анализу (Окснер, 1941—1942). Рассмотрение арктического элемента позволит ознакомиться не только с различными типами ареалов этого географического элемента, но и с миграционным и генетическим элементом.

Как известно, растения арктической области еще в большей мере, чем растения других флористических областей, обнаруживают стремление к распространению в широтном направлении, что приводит к образованию циркумполярных или почти циркумполярных ареалов. Из изучения ареалов видов, входящих в другие элементы, ясно, что эта общая тенденция растений, отмеченная еще Декандаллем, находит свое яркое выражение и у лишайников. Тем более неожиданным представляется относи-

¹⁴ Нотальная зона размещена в умеренной области южного полушария и по особенностям климата в известной мере является аналогом бореальной зоны северного полушария.

16 Определитель лишайников, вып. 2

тельно слабое развитие циркумполярного типа ареала у лишайников арктического элемента. Отметим некоторые циркумполярные и почти циркумполярные виды арктического элемента (почти циркумполярные виды отмечены значком «плюс»): *Verrucaria ceuthocarpa*, *V. riparia*, *Vestergrenopsis elaeina*, *Leciophysma finmarkicum*, *-|Collema arcicum*, *Acarospora molybdina*, *Aspicilia perradiata*, *-|Lecanora behringii*, *-|Caloplaca mbolivacea* и др.

Впрочем, несомненно, что со временем число арктических циркумполярных видов значительно увеличится, так как многие виды лишайников, известные пока только из немногих или из единичных местонахождений, при дальнейшем изучении Арктики будут, вероятно, обнаружены во всей полярной части Голарктики. В этом предположении нас укрепляет история нахождения ряда арктических лишайников, казавшихся узкими эндемиками некоторых районов, а в последнее время открытых во всем или почти во всем полярном кольце. Из подобных лишайников назовем *Leciophysma finmarkicum*, еще недавно известную только из Скандинавии, а ныне оказавшуюся циркумполярной. *Aspicilia perradiata*, которая еще недавно казалась эндемичной, известна теперь из всей евразийской части Арктики. *Evernia arctica* (*E. perfragilis?*), которую находили только на Нов. Земле, теперь известна уже из нескольких местонахождений в арктических районах Европы, Азии, Канады.

Для многих видов с почти циркумполярным распространением можно с большой долей вероятности предполагать уже сейчас, при неполных данных, циркумполярный ареал. Так, *Verrucaria riparia* из арктической области пока неизвестна в Сев. Америке, но, по всей вероятности, можно ожидать ее нахождения на Аляске. *Vestergrenopsis elaeina* в арктическом кольце неизвестна лишь для среднесибирского отрезка, что легко можно объяснить редкостью этого вида вообще и малой флористической изученностью указанного участка. Множество примеров полного изменения наших представлений об ареале в результате исследований, проведенных в последние 50 лет, можно указать и для других элементов.

Можно полагать, что циркумполярный и почти циркумполярный типы распространения относятся к числу одних из древнейших арктических ареалов и возраст их в большинстве случаев определяется как доледниковый. На чрезвычайную важность изучения ареалов почти циркумполярных видов для выяснения истории происхождения видов флоры и динамики размещения растений арктической области указал Толмачев (1932). Исследование непройденного видом отрезка полярного кольца, всестороннее изучение и сопоставление с территорией, занятой ареалом, оказалось очень плодотворным методом и привело Толмачева к интереснейшим выводам о древнейшей полярной области — Эоарктике. Однако следует учитывать и делать выводы на основании только таких разрывов ареалов, которые размещены в хорошо изученной области и, по всей вероятности, отражают действительные особенности распространения рассматриваемых видов. Среди лишайников Арктики (из других элементов) можно найти прекрасные примеры закономерно обусловленных разрывов ареалов. Укажем на *Dactylina arctica*, которая действительно отсутствует в Арктике только в европейском отрезке к востоку от болонеземельской тундры и Нов. Земли. Европейская дизъюнкция ареала часто обусловлена исторически и согласуется с выводами, сделанными Толмачевым на основании изучения ареалов цветковых растений, с его заключениями об эоарктических формах. Разрыв же ареалов у многих (но не у всех) почти циркумполярных лишайников арктического элемента чаще всего объясняется слабой изученностью территории, где обнаружена дизъюнкция. Поэтому формально подчеркивая у этих видов несомненность ареала, приходится отказаться от заведомо ложных построений.

Арктический элемент в лишайнофлоре СССР складывается из ряда типов ареала; рассмотрим некоторые из них.

Европейский тип ареала охватывает исключительно европейский отрезок арктической области, покрывая как материковую часть, так и арктические острова. Разобщенные участки ареала на островах могут рассматриваться только как остаток бывшей материковой иррадиации или материкового фронтального распределения, на погруженной теперь, но прежде более развитой полярной части материка. В частности, особый интерес представляет этот тип для решения вопроса об истории заселения Нов. Земли. Из 8 видов, входящих в этот тип, 6 размещены, кроме Нов. Земли, только в определенном районе Фенноскандии и Кольского п-ва. На связь флоры Нов. Земли с северной Фенноскандией указывают ареалы *Ionaspis annularis*, *Lecidea lygeiza*, *Catocarpon inarense*, *C. cinereonigrum*. О такой же очевидной связи флоры Нов. Земли с флорой Кольского п-ва свидетельствуют ареалы *Lecidea kolaensis*, *L. dolosula*.

Очень близок к предыдущему Кольский тип ареала. Поскольку эти виды с ареалом Кольского типа до сих пор не встречены в наиболее изученном из полярных районов — в Сев. Скандинавии, то мало шансов рассчитывать обнаружить их там и в дальнейшем. Не найдены эти виды и на Шпицбергене и Нов. Земле, также подвергшихся довольно тщательному изучению. Таким образом, ограниченное размещение этих

ЭЛЕМЕНТЫ ФЛОРЫ

видов, вероятно, не является только кажущимся, а скорее всего они действительно являются эндемиками Кольского п-ва.

Не приходится искать объяснения ограниченности ареала Кольского типа в плохой обеспеченности относящихся к нему видов средствами размножения или в отсутствии подходящих субстратов. На самом деле эти виды обильно фруктифицируют, растут на выходах твердых горных пород, хорошо представленных в Сев. Скандинавии и в других странах Арктики и относятся к числу эпилитных накипных форм, наиболее приспособленных к арктическим условиям. Все это не позволяет допустить, что ареалы видов Кольской группы являются обломками былых более широких ареалов. Кольский тип ареала представлен видами *Verrucaria grosso*., *Lecidea farinosa*, *Catocarpon intercalens*.

Атлантико-арктический тип ареала включает виды, размещенные в атлантическом секторе арктической области, главным образом на островах. Но перечисляя всех видов, отметим только *Verrucaria arctica*, *Polyblastia septentrionalis*, *Parmeliella arctophila*, *Lecidea koellii*, *L. nansenii*. Последние два лишайника — эндеми Земли Франца-Иосифа.

Евразийский тип ареала охватывает территорию начиная от европейской части арктической области и до восточной оконечности Чукотки. Все относящиеся к этому типу виды являются редкими, и в азиатской части они известны только из наиболее изученных районов, главным образом с Чукотского п-ва. Это создает видимость дизъюнкции в ареалах этих видов, но суть несомненно кроется в недостаточной изученности азиатского сектора Арктики. Более внимательное исследование даже европейской арктической лишайнофлоры открыло в ней виды, считавшиеся до последнего времени азиатскими, «чукотскими» эндемиками. Можно указать на «чукотскую» *Verrucaria halophiloides*, которая позднее была обнаружена в сборах с Нов. Земли и Шпицбергена. К евразийскому типу ареала относятся ареалы *Arctomia interfixa*, *Catocarpon chioneum*, *Lecidea laurentiana*.

Новоземельский тип ареала включает ареалы эндемичных для Нов. Земли и видов, заходящих также на Колгуев. Число эндемиков очень велико, к ним мы относим 54 вида. Отметим из их числа *Acarospora novae-zemliae*, *Aspicilia lacteorosulans*, *Belonina arctica*, *Parmelia striata*, *Polyblastia quartzina*, *Rhizocarpon anseris*, *Thelidium microsporium*.

Таймырский тип ареала очерчивается ареалами видов, распространенных в части арктической области к северо-востоку от нижнего течения Енисея и северо-западу от Хатанги. К этому типу относятся 10 видов различных генетических корней. Наиболее заметными является горный генетический элемент. Таймырский тип ареала представлен 9 родами всего с 10 видами. К нему относятся *Acarospora angusta*, *Buellia arctica*, *Lecanora vegae*, *Lecidea tolstoyi*, *Lopadium tolstoyi*.

Якутский тип ареала представлен относительно очень слабо, всего 6—7 видами. Можно было бы ожидать в северной Якутии, отдельные участки которой не пережили опустошающего влияния оледенения и ингрессии моря, большего богатства автохтонными формами. Возможно, это все же и имеет в действительности место в ее северной части, но эта область пока изучена слишком слабо.

Обращает внимание наличие среди эндемичных лишайников якутского отрезка арктической области *Evernia esorediosa* var. *tundrae* — пример перехода эпифитной кустистой формы к наземному существованию. Этот переход позволил лучше защищенной от уничтожающего действия леденящих ветров *E. esorediosa* var. *tundrae* выжить в трудных арктических условиях и в дальнейшем послужить исходной формой для *E. arctica* (*E. perfragilis?*), проникшей северным путем, по ныне опустившейся материковой связи до Нов. Земли и отсюда по Баренцевой суше до Гренландии. Появление исходной формы — *E. esorediosa* в арктической области объясняется, вероятно, осцилляцией лесного предела на Севере.

К якутскому типу арктического элемента относятся *Cetraria microphylla*, *Evernia esorediosa* var. *tundrae*, *Lecidea gorodkovii*.

Чукотский тип ареала арктического элемента представлен большим комплексом, включающим 71 вид. Если даже учесть, что дальнейшие исследования арктической области переведут немало видов из этого типа в другие, то все же основная масса останется эндемичной для Чукотки.

Высокий эндемизм арктического элемента Чукотского п-ва, естественно, обращает на себя внимание. Из всех прочих участков арктической области наибольшей концентрацией эндемиков отличается именно чукотский сектор (31%). Это приводит к выводу, что богатство и разнообразие чукотского типа является результатом особо благоприятных условий и длительной истории развития флоры северо-восточной оконечности Азии. Отсутствие сплошного тяжелого оледенения Чукотки в четвертичном периоде, общая орографическая обстановка глубоко рассеченной горной страны — все это благоприятствовало усиленному видообразованию. Вместе с тем

продолжительность истории развития арктического элемента в этом районе Восточной Азии сказывается на связях целой серии чукотских арктических видов.

Просматривая список арктических эндемиков чукотского сектора, нельзя не отметить очень невысокий процент видов, которые можно отнести к арктическим и наличие большого числа эндемиков из арктиков явно более умеренного характера.

Из лишайников арктического элемента чукотского типа ареала укажем *Collema subhumosum*, *Catocarpon semotulum*, *Buellia tschuctschorum*, *Psora chlorophanoides*, *Thelelenella aeruginosa*.

Американо-восточноазиатский тип ареала насчитывает всего один вид — *Sticta arctica*.

Несмотря на свою скромность, тип этот представляет большой интерес, свидетельствуя о проникновении в Арктику антарктических форм и о дальнейшей их переработке в новых условиях. *S. arctica* известна пока на о. Уналашка (Алеутские о-ва), затем на Баффиновой Земле, а в пределах советского сектора Арктики — в низовьях р. Лены и на Чукотском п-ве (в районе м. Шмидта). Вместе с тем самые тесные родственные связи этот арктический вид обнаруживает с австрало-антарктическим видом *Sticta gaudichaldia*. Близость этих двух видов настолько велика, что у многих может возникнуть сомнение, не является ли *S. arctica* только формой *S. gaudichaldia*. Однако постоянные, хотя и незначительные морфологические отличия при крайне разобширенном ареале говорят о самостоятельности этих видов, а вместе с тем и о небольшом возрасте такой видовой дивергенции.

S. arctica — единственный арктический представитель рода *Sticta*, насчитывающего всего 245 видов. Подавляющее большинство видов рода *Sticta* свойственно только южному полушарию; в северное полушарие заходят лишь десятка два видов, относящихся к числу океанических, мультирегиональных, монтанных и неморальных. Субантарктическая Америка и острова субантарктических районов Тихого, Атлантического и Индийского океанов исключительно богаты видами *Sticta*. Ряд этих видов, вероятно, проникает по Андам далее к северу. Так, в Мексике известна форма, которую Вайнио отнес к субантарктической *S. gaudichaldia*, хотя это и оспаривается Дегелиусом (Degelius, 1937). Вряд ли можно сомневаться, однако, в чрезвычайной близости ее к этой стикте. Этот мексиканский вид, очевидно, следует рассматривать как сохранившийся здесь реликт от мигрировавших к северу представителей *S. gaudichaldia*, позднее несколько изменившийся в новых условиях. Отсюда понятно, что *S. arctica*, также ближайший родственник *S. gaudichaldia*, появилась в арктической области несомненно в результате миграции к северу субантарктического вида *S. gaudichaldia*, подвергнувшегося в новых условиях незначительным морфологическим преобразованиям. На всех промежуточных стациях огромного пути миграции особи данного вида были полностью элиминированы.

Наконец, азиатский тип ареала охватывает часть арктической области от Полярного Урала до Берингова пролива. Виды этого типа ареала очень разнообразны в историческом и генетическом отношении. В нем обнаруживаются формы, начиная от молодых арктических, видимо, еще недавно преобразованных из числа бореальных, до видоизмененных арктических и видоизмененных арктоальпийских форм, как *Parmelia marginalis*, *Ochrolechia grimmiae*. Этот тип ареала составляют *Bacidia xylophila*, *Buellia microplaca*, *Caloplaca subfruticulosa*, *Parmelia marginalis*, *P. sibirica* и др.

Для типов ареала Макаревич (1963а) использует громадные и однообразные по размещению участки континентов в широтном направлении. В лихенофлоре Укр. Карпат, географический анализ которой она провела, ею выделяются для неморального элемента европейский, евразийский, еврафриканский, евразоафриканский, еврамериканский и паннеморальный¹⁵ типы ареалов; на такие же типы ареалов Макаревич дифференцирует и другие элементы, где с необходимыми изменениями для бореального элемента вместо подобного паннеморальному устанавливается тип панбореальный и т. д. При более ограниченном распространении какого-либо вида количество типов ареала естественно сокращается.

В связи с весьма большой протяженностью типа ареала Макаревич выделяет в каждом из них большое число групп распространения.

Группы распространения в пределах каждого типа ареала Макаревич характеризует по географическому распределению изучаемого вида как в горных областях, так и в равнинной части ареала. Такой способ обозначения приводит к очень сложным и часто неуклюжим сочетаниям,¹⁶ но они сразу дают общее представление о географическом размещении группы или вида, входящего в нее. Так, в европейском типе аре-

¹⁵ Приставка «пан» к названию типа ареала означает, что он размещен в данной зоне всей Голарктики. Таким образом, отнесение вида к паннеморальному типу ареала показывает, что вид распространен в неморальной области всей Голарктики.

¹⁶ Такие сочетания, как средневропейско-североафриканская горная группа распространения или гипоарктоеврамериканско-голарктическо-горная и т. п.

ала неморального элемента, включающем в лихенофлоре Укр. Карпат 5 групп распространения, имеются горно-среднеевропейско-неморальная, горно-южноевропейско-неморальная и европейско-неморальная группы распространения. Обозначения таких групп показывают, что виды первой размещены в нижнем горном лесном поясе и в предгорьях Центр. Европы, а также и в лесах неморального типа на равнинах, второй — в нижнегорных лесах неморального типа и в неморальных лесах на равнинах, а третьей — распространены в широколиственных лесах на равнинах Европы, лишь изредка встречаясь в нижнем горно-лесном поясе.

Однако если устанавливать более мелкие, но хорошо ограниченные типы ареала с высоким флористическим единством, как например выделенные нами в арктическом элементе, чукотский, новоземельский, таймырский и др., то при географическом анализе флоры не возникает необходимости в выделении групп распространения. Не возникает она и для характеристики ареалов видов, размещенных в равнинных условиях, когда достаточно ограничиться, кроме указания элемента, выяснением типа ареала.

Применяется и другой способ обозначения групп распространения или групп ареала (Окснер, 1941—1942). Для характеристики ареала видов, размещенных в равнинных условиях, как уже указывалось, достаточно ограничиться выяснением типа ареала. Для тех же групп, виды которых встречаются также и в горных условиях, необходимо учесть его размещение и на равнинах, и в горах. Чтобы избежать сложных комплексных географических сочетаний, название группе ареалов (группе распространения) дается по наиболее характерному виду, лучше отражающему особенности распространения всей группы. В арктоальпийском элементе одна из групп ареала с наибольшим (циркумполярным) распространением в Арктике и с широким голарктическим в горах умеренной области названа группой *Cetraria cucullata*. К этой группе ареалов относятся ареалы видов *Aspicilia alpina*, *Cetraria nivalis*, *Psora demissa*, *Solorina crocea*, *S. saccata* и др. (Окснер, 1941—1942). Или группа ареала *Nephroma ex-pallidum* арктоальпийского элемента отличается в Арктике циркумполярным распространением, тогда как в горах умеренной области она ограничена Азией, Сев. Америкой и восточной частью Европы и очень редко заходит в горы восточной части Центр. Европы. Напротив, в горах умеренной области Азии виды этой группы часто широко распространены и встречаются в обилии. В группу входят *Cornicularia divergens*, *Lecidea tornoensis*, *Nephroma arcticum* и др. Недостатком такого обозначения групп ареала является то, что по одному названию обычно (кроме широко известных) нельзя представить себе особенностей их распространения. Такие группы труднее сопоставлять с близкими группами других элементов или с ареалами растений других отделов. Преимущество же этого обозначения в его простоте.

Следует, по-видимому, устанавливать группы распространения (группы ареала) только в случае несомненной необходимости, когда одни элементы и типы ареалов недостаточно характеризуют общее распространение вида. Группы распространения, (группы ареала) более желательно обозначать для унификации номенклатуры и общезримости размещения ареала не по модельному виду, а используя географические названия или особенности, т. е. указывая группу восточноевропейскую или южноевропейско-горную или циркумполярную. Однако следует по возможности упростить название группы; так, незачем в неморальном элементе обозначать группу распространения как восточноевропейско-неморальную или горно-среднеевропейско-неморальную, достаточно указать восточноевропейская, т. е. вообще отбрасывать название элемента флоры.

„7

СТАТИСТИКО-ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ МЕТОДЫ

Для выяснения общих ботанико-географических отношений и для чисто флористических целей очень желательно использовать метод, примененный Александром Гумбольдтом (Humboldt, 1817) и названный им «ботанической арифметикой». В настоящее время этот метод обозначается как статистико-флористический. Для него необходим точный подсчет числа видов, родов и семейств изучаемой флоры. Эти численные показатели позволяют сделать точные выводы о большем или меньшем флористическом богатстве сравниваемых флор вообще, а особенно флор различных, но близких по своим особенностям и по площади территорий (флор аналогов). Необходимо, чтобы флоры эти были примерно в одинаковой степени хорошо изучены и объем таксонов в них понимался одинаково. Такое сравнительное изучение позволяет уточнить флористический характер этих территорий. Такие флористические показатели косвенно служат также и для подкрепления некоторых выводов исторической географии растений. Так, у более древних флор отношение числа семейств и родов к видам выражается большим числом, чем у молодых флор, и пр.

Если исследуемая область очень велика, то следует выяснять флористическое богатство для установленных отдельных естественных флористических его районов. Это позволит выяснить их флористическую насыщенность и причины недонасыщенности некоторых из них (Гроссгейм, 1936).

Флористико-систематические данные необходимы для установления лихенофлористического спектра изучаемой области, показывающего значение во флоре лишайников различных семейств или родов. Для составления флористического спектра вычисляют процентное отношение видов данного семейства (или рода) к числу видов (или родов) всей лишайнофлоры изучаемой территории. Так, во флоре лишайников Нов. Земли по обобщенной сводке Лунге (Lunge, 1928), если не учитывать мелких работ некоторых других авторов, известно всего 413 видов. Ниже приводится полный лишайнофлористический спектр Нов. Земли.

	Число видов	% от общего числа видов на Нов. Земле		Число видов	% от общего числа видов на Нов. Земле
<i>Lecideaceae</i>	113	27.6	<i>Physciaceae</i>	7	1.7
<i>Lecanoraceae</i>	56	13.6	<i>Stereocaulaceae</i>	5	1.2
<i>Verrucariaceae</i>	36	8.8	<i>Gyalectaceae</i>	4	0.9
<i>Parmeliaceae</i>	30	7.2	<i>Candelariaceae</i>	3	0.7
<i>Buelliaaceae</i>	25	6.0	<i>Dermatocarpaceae</i>	3	0.7
<i>Caloplacaceae</i>	23	5.6	<i>Nephromataceae</i>	2	0.5
<i>Cladoniaceae</i>	21	5.1	<i>Pvrenopsidaceae</i>	2	0.5
<i>Acarosporaceae</i>	14	3.4	<i>Placynthiaceae</i>	2	0.5
<i>Peltigeraceae</i>	13	3.1	<i>Arthopyreniaceae</i>	1	0.25
<i>Collembaceae</i>	12	3.0	<i>Sphaerophoraceae</i>	1	0.25
<i>Pertusariaceae</i>	10	2.4	<i>Stictaceae</i>	1	0.25
<i>Umbilicariaceae</i>	10	2.4	<i>Teloschistaceae</i>	1	0.25
<i>Usneaceae</i>	10	2.4	<i>Thelotremaaceae</i>	1	0.25
<i>Pannariaceae</i>	7	1.7			
			Всего видов	413	

Обычно приводят и сравнивают не полные флористические спектры, а в зависимости от особенностей флор, только первые 10 или 15 семейств.

Гумбольдт (Humboldt, 1817) впервые указал во флоре на постоянные и характерные количественные отношения низших растений к цветковым. Он отметил, что в тропических странах (по данным Броуна) это отношение составляет примерно 1 : 5, в странах умеренной зоны (по данным Докапдоля для Франции) оно близко 1 : 2, а в областях «холодной зоны» (из которых он называет Лапландию, Гренландию, Исландию и Шотландию) низшие растения по числу видов уравниваются или даже превышают цветковые.

Маттик (Mattick, 1953) предложил для выяснения значения и роли лишайников во флоре определенной области использовать лишайниковый коэффициент (ЛК). Так Маттик называет отношение числа видов лишайников области к числу известных оттуда видов сосудистых растений. Определение ЛК полезно, конечно, не только для флористических исследований, но и для собственно ботанико-географических. Лишайники, которые используют многие самые неблагоприятные для произрастания местообитания, часто вовсе незаселяемые другими растениями (поверхности застывших потоков лав, свежие обнажения горных пород и др.) являются прекрасными показателями общих условий развития растительности изучаемой области. Лишь вблизи населенных мест резко падает массовость развития и сокращается видовой состав до полного исчезновения лишайников, крайне чувствительных к загрязнению атмосферы.

Маттик даст таблицу, в которой приводит ЛК для различных областей в различных зонах (в ней приведены не все эти данные). Для всей Земли Маттик принимает число известных лишайников равным 16 000, а число сосудистых растений — 160 000 (обе цифры значительно занижены), а потому ЛК для флоры всей Земли он определяет в 0.1.

Нельзя забывать при этом, что на величину ЛК оказывают влияние сухость климата, хозяйственная деятельность человека и другие обстоятельства и снижают величину ЛК. В Сев. Европе (Швеция, Исландия) ЛК поднимается до 1. В арктических районах, где конкуренция высших растений сильно снижается, значение ЛК быстро возрастает, число лишайников превышает число известных там сосудистых растений. В Антарктике с ее крайне неблагоприятным для развития высших растений климатом ЛК достигает 100. Позднее Маттик (Mattick, 1954) внес маленькую поправку — он поднимает число известных лишайников до 18 000, но и это теперь не соответствует действительности — в настоящее время известно около 26 000 видов лишай-

Лишайниковый коэффициент по различным географическим областям (по: Mattick, 1953)

Области	Число видов лишайников	Число видов сосудистых растений	Лишайниковый коэффициент (ЛК)
пики:			
Бразилия	2—3 тыс.	20—30 тыс.	0.1
Ява	600	9600	0.06
тропики:			
Нов. Зеландия	740	1800	0.41
Гавайские о-ва	500	1200	0.41
Канарские о-ва	585	1400	0.42
Мадейра	451	700	0.64
н. и Центр. Европа:			
Италия	1500	3450	0.43
Бранденбург	429	1250	0.34
Тюрингия	550	1500	0.37
Шлезвиг-Гольштейн	700	1350	0.52
Силезия	915	1616	0.56
Британские о-ва	1300	2463	0.55
Европа:			
Швеция	2000	2100	
Исландия	600	600	0.95
Антарктика:			
Гренландия	800	400	
Новая Земля	420	200	2.2
Медвежий о-в	190	60	3.2
Шпицберген	450	130	3.5
Земля Франца Иосифа	94	23	4.1
Антарктика:			
О-в Кергелен	124	33	3.8
О-в Херд	34	7	5
Антарктика	200	2	100

ников. Вместе с тем и число сосудистых растений соответственно возросло, так что величина среднего для всей Земли ЛК остается приблизительно равной 0.1.

В этой работе Маттик приводит еще некоторые новые данные. Так, для Индии ЛК, по Маттику, равен 0.03, для Китая также 0.03, для Южн. Африки (только наполовину лежащей в тропической области) он составляет 0.06. В горах тропической области быстро возрастает богатство лишайниковой флоры и также быстро увеличивается ЛК.

Трасс (Trass, 1959) приводит таблицу Маттика и отмечает, что для Кавказа ЛК равен 0.15 (цифра, конечно, несколько занижена, так как Кавказ далеко еще недостаточно изучен в лихенофлористическом отношении). Для Эстонии ЛК составляет 0.45: она относится к флористическим районам умеренной области со средним значением ЛК.

Для характеристики флоры сравниваемых областей, как известно, представляет интерес также и показатель родового сходства (Szymkiewicz, 1934), который свидетельствует о степени родственности флор этих областей. Однако этот показатель определяется по родам с ограниченным распространением, а потому он не может быть использован при сравнительном-изучении флор лишайников, так как они отличаются чрезвычайно высоким числом широко распространенных по земному шару родов.

Для общей характеристики лихенофлоры изучаемой области полезно составление спектров географического, генетического и других элементов.

СБОР И ОБРАБОТКА ЛИШАЙНИКОВ

Собирать лишайники значительно проще, чем другие растения: обычно не приходится терять много времени на сушку собранных растений, на расправление отдельных частей, на просушку прокладочного материала, не нужно возить в экспедиции много сушильной бумаги; условия произрастания и характер развития многих форм лишайников позволяют коллекционировать их в любое время года. Даже зимой сборы могут дать интересные материалы.

Для сборов лишайников надо иметь лупу, лучше всего с десяти- или восьмикратным увеличением. Под лупой надо внимательно рассмотреть поверхность субстрата — обнажения горной породы или ствола дерева и т. п., с которых производится сбор лишайников, так как мелкие накипные формы без лупы очень легко просмотреть. Лупа нужна также и для того, чтобы выбрать хорошо развитые растения, с плодоношениями, потому что часто некоторые формы, особенно накипные, без плодоношений нельзя определить.

Нужно иметь при себе садовый нож с кривым лезвием, зубило хорошей стали, молоток, струг или маленький топорик и гербарную папку, а также рюкзак для упаковки собранного материала. Зубило и молоток нужны, чтобы отбивать от каменного субстрата куски породы с лишайниками. Надо научиться отбивать по возможности тонкие куски камня и именно такие, чтобы на них было все слоевище. Иногда, чтобы собрать интересный лишайник, растущий на неудобном для отбивки участке камня, приходится зубилом предварительно выдалбливать вокруг слоевища желобок, а уже затем выбивать ограниченный им участок с лишайником. Крупные куски камня, где необходимый для сбора вид занимает только небольшую площадь, а остальная поверхность камня голая или же покрыта неинтересными для сбора видами, только усложняет дальнейшее размещение материала в гербарии, так как пакеты (конверты) с такими большими кусками нельзя аккуратно вложить в гербарную папку. Об этом следует помнить также, собирая лишайники с деревьев. Кусочки коры с лишайниками нужно срезать ножом или стругом как можно тоньше. С тех деревьев, которые имеют толстую кору, удобнее срубить образцы маленьким топориком, но нужно стараться не повредить при этом камбиального кольца ствола. Рубец от среза следует по возможности замазывать влажной землей.

Крупные листоватые и кустистые лишайники можно собирать и без субстрата, подрезая их ножом или отрывая рукой у самого основания.

Собранные лишайники необходимо сразу же на месте упаковать. Для этого их вкладывают в заранее заготовленные пакеты (конверты) таким образом, чтобы в один пакет вмещались лишайники только из одного местообитания — с одного участка ствола, с одного участка скалы и т. д. Таких пакетов с лишайниками из одного местообитания может быть много.

Пакеты легко изготавливаются. Для этого лист бумаги перегибается почти пополам, так чтобы меньшая часть его легла на большую. Далее полоску нижнего полулиста, которая осталась непокрытой, загибают на верхний полулист, а края по бокам загибают на противоположную, нижнюю сторону. На пакете сразу же записывают место сбора, субстрат, кратко условия местообитания, дату, фамилию сборщика (рис. 119). Пакеты с лишайниками лучше всего закладывать между листами бумаги в папку, которой пользуются и при сборе цветковых растений, или прямо в рюкзак. В таких полевых пакетах (полевых конвертах) собранные лишайники обычно хорошо сохраняются в экспедиционных (экскурсионных) условиях.

Труднее собирать и сохранять мелкие накипные наземные лишайники. Их приходится брать вместе со слоем земли, на котором они растут. Но земля, подсыхая, легко рассыпается при сдавливании, при трении, когда они в пакетах лежат между другими пакетами, часто даже содержащими лишайники на камнях. Поэтому такие формы лучше заворачивать в мягкую бумагу и плотно укладывать в пустые спичечные или папиросные коробки. Можно упаковывать наземные накипные лишайники

еще и другим способом, накладывая куски почвы с лишайниками с одного края листа бумаги, но с боков оставляя свободное место, а потом заворачивать этот ряд образцов на ту часть бумаги, которая осталась свободной. Завернув первый ряд образцов несколько раз в бумагу, можно положить на него еще ряд кусков почвы с лишайниками и снова обернуть уже эти два ряда лишайников остальной бумагой. Затем оба конца такого свертка надо загнуть, завязать его тонкой веревкой и обязательно заэтикетировать. Такой плотно упакованный свертки хорошо переносит даже длительные перевозки.

Если материал собран влажным, то его просушивают, расстелив пакеты с лишайниками в один слой в сухом помещении или на солнце. Лишайники высыхают очень быстро, в течение нескольких часов, но часто их собирают вместе со мхами или влажной землей, что задерживает просыхание. В этом случае пакеты надо раскрывать. Достаточно 1—2 дней, чтобы собранные влажные лишайники вместе со мхом и землей были вполне сухими.

Иногда рекомендуют при сборах лишайников в сухую погоду смачивать их, а затем сушить, чтобы они не ломались. Но практика показывает, что собранные в сухих условиях лишайники хорошо сохраняются и без предварительного смачивания; кроме того, сушка собранного и смоченного материала очень задержала бы исследователя.

Собранный материал не следует класть под пресс, можно слегка прессовать только кустистые лишайники, чтобы они не занимали в гербарии слишком много места и чтобы гербарная пачка с такими толстыми пакетами не стала бы бугристой, однобокой.

Чтобы пакеты были не очень толстыми, можно брать у кустистых лишайников не всю подушку или большую плотную дерновинку, как например у некоторых видов *Cladonia*, а только часть подушки или дерновинки. Лучше всего, отбрасывая боковые части лишайника с двух сторон дерновинки, взять только средний тонкий слой его, который будет содержать все части слоевища и плодородия. Такой слой дает полное представление о лишайнике, и пакет с ним будет достаточно плоским для удобного хранения в гербарии.

После определения лишайников в лаборатории образцы из экскурсионных пакетов перекладывают в чистовые — гербарные пакеты, изготовленные так же, как и экскурсионные, но из хорошо проклеенной плотной бумаги для монтирования их в гербарий.

Для размещения (монтирования) пакетов в гербарий их приклеивают на гербарный лист толстой и плотной бумаги. Можно рекомендовать удобные небольшие гербарные листы, размером 29X21 см, принятые в гербарии Института ботаники АН УССР (Киев) или большие гербарные листы размером 47X31 см, принятые в гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (Ленинград). На один лист небольшого размера наклеиваются 1—2, иногда и 3 пакета (если они маленькие) одного вида, желателен даже одной разновидности лишайника. На лист большого размера можно наклеивать несколько пакетов. Следует при этом, чтобы такие листы с наклеенными пакетами были равномерной толщины. Затем листы по видам складываются либо в гербарные папки, либо укладываются в пачки, помещаемые в гнезда гербарного шкафа. Папки (или пачки) с определенными видами размещаются в гербарии по системе.

Собирать нужно все группы лишайников. Определение же лучше начинать с листоватых видов, потому что определять их намного легче, чем другие лишайники (по крайней мере определять до рода); затем надо переходить к кустистым и, наконец, к накипным формам. При определении необходимо оставлять в пакете коротенькие заметки о главных особенностях изученного образца: размер спор, их форма, число их в сумках, высота и окраска гимениального слоя (который измеряется вместе с эпитецием), эксципула, гипотеция, характер реакции слоевища или определенных

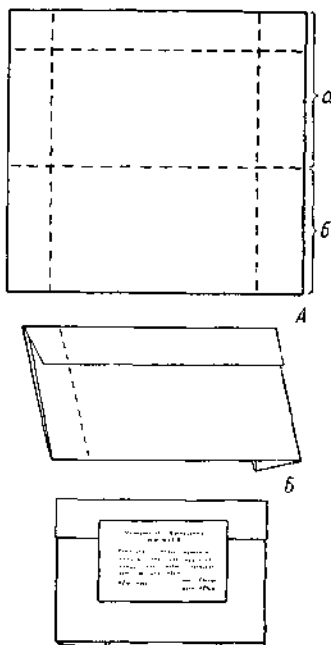


Рис. 119. Пакет (конверт) для сбора и хранения лишайников.

A — лист бумаги, который следует согнуть на две неравные части, большую (*a*) и меньшую (*b*). *B* — почти готовый пакет, лишь левый край его следует отогнуть назад (по прерывистой линии) — так, как отогнут и правый край. *B* — готовый пакет с наклеенной этикеткой.

частей апотеция на КОН, на иод и др. Измерение спор и отдельных частей апотеция нужно проводить только в чистых водных препаратах, потому что при прибавлении разных реактивов (едкий калий, спирт, кислоты и др.) размер (и окраска) исследуемых объектов изменяется.

Для изготовления микроскопических препаратов нужно иметь препаровальную лупу, бритву, ланцет, препаровальные иглы, сердцевину бузины, предметные и покровные стекла.

Для изготовления среза нужно объект, например плодовое тело или часть слоевища, прежде всего очистить от земли и пыли и размочить его, положив на 3—4 мин. на предметное стекло в каплю воды. Когда объект размокнет, его переносят на лист фильтровальной бумаги, чтобы убрать лишнюю воду с его поверхности, затем помещают в расщепленную сердцевину бузины. Резать объект нужно, проводя бритвой в направлении к себе и наискось, притом так, чтобы срез проходил через него. Из сделанных срезов выбирают самые тонкие, на которых всегда лучше видны детали строения и правильнее можно определить цвет необходимых частей объекта. Срезы переносят с бритвы препаровальной иглой, смоченной в воде или в капле глицерина, на другое чистое предметное стекло в каплю воды и накрывают покровным стеклом. Сначала рассматривают объекты при малом увеличении, а затем при большом. Часто срезы содержат пузырьки воздуха, которые мешают рассматривать препарат. Тогда под покровное стекло добавляют спирт, причем с противоположного конца покровного стекла постепенно отсасывают воду кусочком фильтровальной бумаги, а когда объект освободится от пузырьков воздуха, нужно снова добавить в препарат воды.

При исследовании препарата под микроскопом обычно приходится употреблять различные химические реактивы. Особенно часто употребляют 10%-й раствор едкого калия (КОН), который у некоторых видов окрашивает разные части объекта, например эпитеций, экципул и др., большей частью в красный, фиолетовый или желтый цвет. Это окрашивание постоянно для определенных видов и потому является надежным признаком для определения. Для цветных реакций употребляется 10%-й раствор едкого калия, но для специальных целей 15—20%-й.

Для обнаружения цветных реакций на КОН слоевище смачивают его каплей раствора. Такая реакция обычно происходит очень быстро, иногда внезапно. Наличие цветной реакции слоевища на КОН кратко обозначают КОН + или чаще К + и указывают цвет реакции, например К + желтеет или К + краснеет и т. д. Отсутствие цветной реакции слоевища с КОН обозначается К—. Часто коровой и сердцевинный слои по-разному реагируют на КОН и окрашивается только коровой слой, это обозначают К + ; иногда, наоборот, реагирует только сердцевинный слой — это обозначают К + . В некоторых случаях едкий калий употребляют также для просветления препарата. Для этой цели можно пользоваться также молочной кислотой или хлорал-гидратом, особенно в тех случаях, когда препарат от КОН окрашивается в красный цвет.

Гипохлорит кальция $\text{Ca}(\text{ClO})_2$, который для краткости обозначают С, довольно часто употребляют при определении, потому что он иногда вызывает цветное окрашивание слоевища (большой частью красное). Гипохлорит кальция * высыпают в небольшую бутылочку (почти до половины) и доливают водой почти до верха. Перед использованием сосуд с раствором взбалтывают, а потом стеклянной палочкой, смоченной в нем, касаются слоевища. Наличие или отсутствие цветной реакции обозначают соответственно С-Ж- или С—. У некоторых видов лишайников применение одного только гипохлорита не вызывает цветной реакции, так же как и применение только КОН; напротив, при предварительном смачивании того же самого места слоевища КОН, а потом сразу же $\text{Ca}(\text{ClO})_2$, цветная реакция появляется, хотя иногда на очень непродолжительное время. Такая реакция обозначается кратко К(С)+. Если при этом положительно реагирует только сердцевина, реакцию надо обозначать К(С) + .

Гипохлорит кальция сравнительно быстро теряет свою силу, особенно если сосуд закрыт не плотно. Чтобы быть уверенным в годности гипохлорита, нужно перед употреблением испробовать его на слоевище какого-нибудь обычного вида, например *Prosa scalaris*, которая с С сразу дает прекрасную розовую реакцию. Рекомендуется всегда иметь некоторый запас этого обычного в сосновых лесах лишайника. В степных областях таким пробным лишайником может быть *Diploschistes scruposus*.

Часто при микроскопическом исследовании употребляют раствор иода в йодистом калии. Для получения водного раствора иода в йодистом калии растворяют в 25 г дистиллированной воды «иода 0.05 г и йодистого калия 0.15 г. Спиртовый раствор иода нередко употребляют для обнаружения амилоидной реакции гиф или гимениального слоя. При наличии амилоидной реакции сердцевинный или гимениальный слои синеют от указанных йодных реактивов, при отсутствии ее они желтеют или почти

¹ Его всегда можно купить в аптеке и в хозяйственных магазинах. При отсутствии его можно пользоваться гипохлоритом натрия.

не изменяются. Иногда предварительное синее окрашивание изменяется впоследствии на красно-бурое (винно-красное), а иногда синее окрашивание быстро переходит в зеленоватое, а затем в бледно-буроватое или буровато-желтое. Для обнаружения амилоидной реакции сердцевинного слоя следует осторожно срезать небольшой участок верхнего корового слоя и по оголенной сердцевине провести тонкой стеклянной палочкой, смоченной в водном растворе иода в йодистом калии. Наличие или отсутствие синего окрашивания от иода кратко обозначается J+ или J—. Иодные реактивы нужно хранить в темном месте.

Значительно реже употребляют HNO_3 , NH_3 , H_2SO_4 , HCl и другие реактивы для определенных цветных реакций. Некоторые лишайниковые пигменты приобретают от этих реактивов яркое окрашивание. Для получения цветной реакции у некоторых лишайников иногда употребляют FeCl_3 .

В последнее тридцатилетие начали широко применять диаминовые реактивы (чаще всего парафенилендиамин), которые были введены в практику определения лишайников известным японским лишайником Асахина (Asahina, 1934). С помощью этих реактивов обнаруживаются большинство депсидов и депсидонов и ряд других лишайниковых веществ, которые дают от парафенилендиамина яркое окрашивание.

Парафенилендиамин, $\text{C}_6\text{H}_4(\text{NH}_2)_2$, употребляют в спиртовом растворе (0.1 г на 5 г спирта). Кратко его обозначают P или Pd. Он быстро изменяется, и его раствором можно пользоваться только на протяжении одного дня, но указанной пропорции хватает на сотни реакций. Реактив этот токсичен, после пользования им необходимо тщательно мыть руки. При приготовлении новой порции раствора посуду надо хорошо вымыть и ополоснуть спиртом. Парафенилендиамин несравненно дольше сохраняет свои свойства в так называемом реактиве Штейнера, изготовляемом следующим образом: 1 г парафенилендиамина, 10 г сульфата натрия, 100 г воды. Полученный раствор необходимо отфильтровать. Годность парафенилендиамина проверяют по реакции его на *Cladonia rangiferina* (интенсивно краснеет).

Соляная кислота употребляется редко, главным образом для раствора известняка, в который бывают погружены плодовые тела или слоевища эндолитных видов. Ее употребляют также для обработки микроскопических препаратов, а именно для детального изучения характера корового слоя амфитеция, например, на апотециях видов *Lecanora* и др.

Для детального изучения оболочек спор употребляют хлор-цинк-иод, каплю которого прибавляют в препарат.

Препараты, изготовленные указанным способом (т. е. в капле воды), нельзя долго хранить, так как они быстро высыхают и деформируются. Препарат долго сохраняется, если под покровное стекло добавить каплю глицерина. Через некоторое время этот разведенный глицерин, смешавшийся под покровным стеклом с водой, нужно заменить чистым концентрированным глицерином. Для этого с одной стороны покровного стекла подносят кусочек фильтровальной бумаги, которая понемногу вбирает в себя разведенный глицерин, а с противоположной стороны наносят каплю концентрированного глицерина так, чтобы она касалась края покровного стекла, и тогда концентрированный глицерин постепенно будет проходить под стекло. Иногда полезно немного наклонить препарат, чтобы глицерин быстрее заполнял его. Лишний глицерин, который остался у края препарата, надо отсосать фильтровальной бумагой и ею же осторожно почистить края покровного стекла. Приготовленный таким образом препарат оставляют на сутки просохнуть, чтобы испарились остатки воды, и тогда по краю его заклеивают лаком. Еще лучше сохраняются препараты в глицеринжелатине, которые делают следующим образом: приготовленный срез помещают на непродолжительное время на предметное стекло в каплю смеси из 1 части глицерина, 3 частей спирта и 2 частей воды, а затем этот срез переносят уже на новое предметное стекло с каплей жидкого глицеринжелатина, для чего подогревают маленький кусочек его.

Что касается приготовления тонких микротомных препаратов, то его проводят по обычной методике микроскопической техники.

Описанные постоянные препараты можно долгое время сохранять в специальной обычной типа папке (или коробке) для препаратов.

Недостатками таких препаратов является то, что объект несколько сжимается и обесцвечивается.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ СЕМЕЙСТВ ЛИШАЙНИКОВ ФЛОРЫ СССР

Таблица не охватывает несовершенных лишайников (*Lichenes imperfecti*), т. е. такие всегда стерильные роды, как *Dendriscoaulon*, *Racodium*, или при этом всегда соредиозные виды *Lepraria* (*L. membranacea*, *L. neglecta* и др.). Поэтому для определения несовершенных лишайников необходимо просмотреть описания видов этой весьма ограниченной группы.

Иногда по этой таблице можно определить не все семейство, а только один его род. В таком случае после названия семейства в скобках стоит название такого рода.

1. Плодоношения — апотеции.....2.
- Плодоношения — перитеции..... 63.
2. Слоевище гомеомерное, т. е. водоросли расположены равномерно по всей толще слоевища. Водоросли в слоевище большей частью синезеленые, редко относятся к зеленым протококкового типа *Cladophora* и *Trentepohlia* (их окраска зеленая или желтовато-зеленая до желтой). Во влажном состоянии слоевище разбухшее и студенистое или, реже, не разбухшее и не студенистое 3.
- Слоевище гетеромерное, т. е. водоросли расположены в одной, отчетливо выраженной зоне. Водоросли в слоевище зеленые или, реже, синезеленые. Во влажном состоянии слоевище не разбухает и не становится студенистым . . . 14.
3. Во влажном состоянии слоевище разбухает и становится студенистым 4.
- Во влажном состоянии слоевище не разбухает и не становится студенистым . . 10.
4. Водоросли в цепочках или же нитчатые..... 5.
- Водоросли одиночные, рассеянные, не соединены в цепочки, не нитчатые и не размещены по нескольку в слизистой обертке..... 9.
5. Водоросли соединены в цепочки 6.
- Водоросли нитчатые 7.
6. Слоевище карликово-кустистое. Апотеции почти шаровидные, глубоко погружены во вздутые концы веточек, редко диск поверхностный, но очень узкий. Споры одноклеточные. Водоросли *Rivularia* **Lichinaceae.**
- Слоевище накипное, чешуйчатое, листоватое или карликово-кустистое. Апотеции поверхностные с широко открытым диском. Споры двухклеточные, поперечно-многоклеточные, муральше. Водоросли *Nostoc* **Collemaaceae.**
- 7 (5). Слоевище карликово-кустистое 8.
- Слоевище накипное, чешуйчатое или мелколистоватое. Водоросли *Scytonema*, *Nostoc* или, реже, протококкового типа **Pannariaceae.**
8. В слоевище зеленая водоросль *Trentepohlia* или *Cladophora* . . . **Coenogoniaceae.**
- В слоевище синезеленая водоросль *Scytonema* или *Stigonema* . . . **Ephelaceae.**
- 9 (4). Все слоевище насквозь параплектенхимного строения **Herpiaceae.**
- Слоевище не параплектенхимного строения или только иногда местами параплектенхимное **Pyrenopsidaceae.**
- 10 (3). Слоевище с зелеными водорослями..... И.
- Слоевище с синезелеными водорослями 13.
11. На кожистых листьях вечнозеленых древесных и кустарниковых пород. (На Кавказе) **Asterothyriaceae.**
- На другом субстрате..... 12.
12. Слоевище с водорослями, относящимися к нитчатым зеленым водорослям (*Cladophora*, *Trentepohlia*) **Coenogoniaceae.**
- Слоевище с водорослями, относящимися к одноклеточным зеленым водорослям (типа протококковых) **Chrysothrichaceae.**
- 13 (10). Слоевище мелколистоватое, прикрепляется к субстрату при помощи гомфа, ризин или гифами нижней поверхности. Споры одноклеточные . . . **Herpiaceae.**
- Слоевище накипное, ареолированно-чешуйчатое или мелколистоватое, прикрепляется к субстрату всей нижней поверхностью. Споры от одноклеточных до поперечно-многоклеточных **Pannariaceae.**

- 14 (2). Парафизы высовываются далеко над сумками, образуя так называемый капиллий, который вместе с большим количеством спор, выпавших из сумок, образует на поверхности дисков порошистую массу — мазедий..... 15.
 — Парафизы не высовываются над сумками или немного превышают сумки, не образуют капиллия. Мазедия нет 17.
15. Слоевище кустистое. Плодоношения сидячие, на веточках слоевища
 **Sphaerophoraceae.**
 — Слоевище накипное. Плодоношения на ножках или сидячие 16.
16. Апотеции большей частью на ножках. Слоевищного края нет . . . **Caliciaceae.**
 — Апотеции сидячие, часто со слоевищным краем **Cypheliaceae.**
- 17 (14). Апотеции удлиненные, эллиптические, линейные, в виде черточек, простых или разветвленных линий, иногда звездчато-лучистые или в виде неправильной формы пятен, реже округлые, но тогда без краев. Водоросли почти всегда желтоватые (*Trentepohlia*), очень редко зеленые 18.
 — Апотеции круглые, с краями. Водоросли почти всегда зеленые, редко синезеленые, очень редко желтоватые 20.
18. Апотеции расположены на утолщенных (стромовидных) участках слоевища . . .
 **Chiodectonaceae.**
 — Апотеции одиночные, на равномерно утолщенном слоевище 19.
19. Апотеции без края, большей частью звездчатые или в виде пятен . . . **Arthoniaceae.**
 — Апотеции с краями, большей частью в виде черточек или в виде простых или разветвленных линий **Graphidaceae. i**
- 20 (17). Слоевище с синезелеными водорослями 21.
 — Слоевище с зелеными или желтоватыми водорослями 22.
21. Слоевище накипное, чешуйчатое, или мелколистоватое **Pannariaceae.**
 (см. также род *Petractis*)
 — Слоевище крупнолистоватое 23.
- 22 (20) Слоевище с желтоватыми водорослями..... 25.
 — Слоевище с зелеными водорослями 31.
- 23 (21). Апотеции без края, расположены на оттянутых кончиках долей (лопастей). Реже апотеции расположены в центре слоевища, но тогда они погруженные. Растет на земле, редко на пнях или у основания деревьев 24.
 — Апотеции (со слоевищным или собственным краем) по всей поверхности слоевища или по краю лопастей или долей (но не на их вытянутых кончиках). Апотеции круглые, не загнуты трубчато. На коре деревьев **Stictaceae.**
24. Апотеции расположены на кончиках верхней стороны долей (лопастей) или погружены в центре слоевища **Peltigeraceae.**
 — Апотеции расположены на кончиках нижней стороны долей (лопастей), которые позднее заворачиваются на 180° и потому кажется, что они размещены на верхней поверхности долей (лопастей)..... **Nephromataceae.**
- 25 (22). Слоевище кустистое **Roccellaceae.**
 — Слоевище накипное 26.
26. Парафизы разветвленные **Lecanactidaceae.**
 — Парафизы не разветвленные 27.
27. Слоевище с зелеными водорослями **Diploschistaceae.**
 — Водоросль в слоевище желтоватозеленая *Trentepohlia* или синезеленая 28.
28. Водоросль в слоевище синезеленая (*Scytonema*) . . . **Gyalectaceae** (*Petractis*).
 — Водоросль в слоевище *Trentepohlia* 29.
29. Споры темные, муральные **Diploschistaceae** (*Leptotrema*).
 — Споры бесцветные, поперечно-многоклеточные или муральные 30.
30. Диск апотециев долго остается почти закрытым, нависающим над ним эксципулом; позднее эксципул широко прорывается над диском, но его остатки всегда заметны вокруг края последнего. Главным образом на коре деревьев
 **Diploschistaceae** (*Thelotrema*).
 — Диск апотециев рано становится широко открытым; вокруг диска нет остатков эксципула. На коре деревьев и на мхах **Gyalectaceae.**
- 31 (22). Апотеции без края. Слоевище широколистоватое 32.
 — Апотеции со слоевищным или собственным краем, или они глубоко погружены в плодовые бородавочки на слоевище. Слоевище накипное, чешуйчатое, кустистое или листоватое..... 33.
32. Апотеции расположены на кончиках верхней стороны долей (лопастей) или погружены в центре слоевища **Peltigeraceae.**
 — Апотеции расположены на кончиках нижней стороны долей (лопастей), которые

¹ Только у семейств *Peltigeraceae* и *Nephromataceae* апотеции удлиненные и без края.

- заворачиваются на 180° и поэтому на первый взгляд кажется, что апотеции расположены на верхней поверхности долей (лопастей) . . . **Nephromataceae.**
- 33 (31). Апотеции лецидеевого или биаторового типа, без слоевищного края . . . 34.
— Апотеции леканорового типа (со слоевищным краем) или глубоко погружены в плодовые бородавочки на слоевище . . . 46.
34. Слоевище листоватое . . . 35.
— Слоевище накипное, чешуйчатое, иногда по краю с лопастями, или кустистое . . . 36.
35. Слоевище прикрепляется к субстрату всей нижней поверхностью или боковым псевдогомфом . . . **Stictaceae.**
— Слоевище прикрепляется к субстрату настоящим центральным гомфом (пупком) . . . **Umbilicariaceae.**
- 36 (34). Слоевище чешуйчатое или накипное, иногда незаметное, с вертикальными выростами (подециями или псевдоподециями) . . . 37.
— Слоевище накипное или чешуйчатое, иногда с лопастями по краю, без вертикальных выростов (подециев или псевдоподециев) . . . 38.
37. Вертикальные выросты слоевища (подеции) внутри с полостью. Цефалодиев нет. Споры одноклеточные, очень редко впоследствии четырехклеточные . . . **Cladoniaceae.**
— Вертикальные выросты слоевища (псевдоподеции) заполнены плотной плектенхимой, без полости. Цефалодии на псевдоподециях или на слоевище. Споры четырехклеточные до поперечно-многоклеточных . . . **Stereocaulaceae.**
- 38 (36). Внешняя часть эксципула паутинистая, состоит из очень рыхло расположенных гиф. Водоросль *Chlorococcum* . . . **Lecideaceae** (Byssoloma).
— Эксципул плотный как снаружи, так и в середине . . . 39.
39. Апотеции от КОН становятся красными или фиолетовыми. Споры биполярные или одноклеточные, очень редко четырехклеточные . . . **Caloplacaceae.**
— Апотеции не становятся красными от КОН. Споры не биполярные . . . 40.
40. Споры одноклеточные . . . 41.
— Споры двух- или многоклеточные . . . 42.
41. Споры в сумках по 8 или меньше . . . **Lecideaceae.**
— Споры в сумках многочисленные . . . **Acarosporaceae.**
- 42 (40). Подеции маленькие, 1—2 см вые. и 0.5—2.5 мм толщ., сперва бородавчатовидные, затем булавовидные или короткоцилиндрические, без кубков, простые или разветвленные, не покрыты коровым слоем. Споры сначала одноклеточные, затем поперечно двух-, четырехклеточные . . . **Cladoniaceae.**
— Подециев нет . . . 43.
43. Апотеции при госновании сильно сужены, иногда образуют короткую ножку. Водоросли *Coccomyxa* . . . **Cladoniaceae.**
— Апотеции не образуют ножки. Водоросли *Trebouxia*, реже протококковидные *Pseudochlorella*, *Coccomyxa* и др. . . 44.
44. Споры бесцветные . . . **Lecideaceae.**
— Споры темные . . . 45.
45. Парафизы нитевидные, вверху слегка утолщенные, разветвленные . . . **Lecideaceae.**
— Парафизы не разветвлены, вверху булавовидно или головчато утолщены . . . **Buelliaceae.**
- 46 (33). Апотеции глубоко погружены в слоевищные бородавочки и заметны на их поверхности часто лишь как точки. Споры очень крупные, часто с толстой оболочкой. Парафизы нежные, разветвленные . . . **Pertusariaceae.**
— Апотеции сидячие или лишь основой погружены в слоевище, а если довольно глубоко погружены, то в слоевище, а не в слоевищные (плодовые) бородавочки. Споры не очень большие . . . 47.
47. Слоевище накипное, цельное или по краю с лопастями или чешуйчатое . . . 48.
— Слоевище кустистое или листоватое (иногда мелколистоватое) . . . 54.
48. Эксципул черный . . . **Diploschistaceae.**
— Эксципул бесцветный, иногда он не развит . . . 49.
49. Апотеции желтые, оранжевые или оранжево-красные, от КОН становятся пурпурными или фиолетовыми. Споры биполярные, редко одноклеточные, очень редко поперечно-четырёхклеточные . . . **Caloplacaceae.**
— Апотеции другого, редко такого же цвета, но никогда не становятся пурпурными или фиолетовыми от КОН. Споры никогда не бывают биполярными . . . 50.
50. Споры темные . . . **Buelliaceae.**
— Споры бесцветные . . . 51.

² Только у *Cladonia papillaria* (= *Pycnothelia papillaria*).

51. Споры очень многочисленные, в сумках **Acarosporaceae**.
 — Споры по 1—8, очень редко до 32 в сумках 52.
52. Апотеции глубоко погружены в слоевищные бородавочки и заметны часто только как точки. Споры очень большие. Парафизы разветвленные . . . **Pertusariaceae**.
 — Апотеции сидячие или погруженные в слоевище, но специальные слоевищные бородавочки не образуются. Споры обычно не очень большие (только у *Ochrolechia* крупные). Парафизы обычно простые (у *Ochrolechia* разветвленные) . . . 53.
53. Слоевище накипное, однообразное или с лопастями (долями) по краю (фигурное) **Lecanoraceae**.
 — Слоевище мелкочешуйчатое до мелколистоватого **Pannariaceae**.
- 54 (47). Слоевище листоватое 55.
 — Слоевище кустистое 60.
55. Споры биполярные **Teloschistaceae**.
 — Споры не биполярные 56.
56. Споры темные 57.
 — Споры бесцветные 58.
57. Споры двухклеточные, на концах широко округленные, оболочка спор очень утолщена **Physciaceae**.
 — Споры двух-, поперечно-многоклеточные с тонкой оболочкой, к концам суживающиеся **Stictaceae**.
58. Сумки с многочисленными спорами **Acarosporaceae** (*Glypholecia*)
 • — Сумки с 8 спорами 59.
59. Споры одноклеточные **Parmeliaceae**.
 — Споры двухклеточные или поперечно-многоклеточные **Stictaceae**.
- 60 (54). Споры биполярные **Teloschistaceae**.
 — Споры не биполярные 61.
61. Споры темные **Physciaceae**.
 — Споры бесцветные 62.
62. Слоевище образует подтепии, которые несут чешуйки **Cladoniaceae**.
 — Слоевище не образует подтепиев и чешуеек **Usneaceae**.
63. (1). Перитеции в середине разделены на камеры или отсеки . . . **Mycogonaceae**.
 — Перитеции одиночные, внутри не разделены на камеры или отсеки, вверху с точковидным выводным отверстием 64.
64. Сумки с очень многочисленными спорами **Thelocarpaceae**.
 — Сумки с 1—8 спорами 65.
65. Слоевище накипное 66.
 — Слоевище чешуйчатое, листоватое 72.
66. Водоросль в слоевище *Cephaleuros*, пластинчатая, состоящая из нескольких слоев зеленых клеток. Лишайник на кожистых листьях вечнозеленых растений. На Кавказе **Strigulaceae**.
 — Водоросль в слоевище иного типа 67.
67. Споры одноклеточные **Verrucariaceae**.
 — Споры двухклеточные до поперечно-многоклеточных и муральных 68.
68. Споры муральные **Polyblastiaceae**.
 — Споры двухклеточные до поперечно-многоклеточных 69.
69. Перитеции на стромовидных образованиях слоевища (растет на *Fraxinus ornus*) **Trypetheliaceae** (*Tomasellia*).
 — Стромовидных образований нет. Перитеции на слоевище 70.
70. Водоросль *Protococcus* **Thelidiaceae**.
 — Водоросль *Trentepohlia*, реже синезеленые или вовсе отсутствуют . . . 71.
71. Споры всегда бесцветные **Arthopyreniaceae**.
 — Споры сначала бесцветные, затем бурые **Pyrenulaceae**.
- 72 (65). Слоевище листоватое. Споры одноклеточные 73.
 — Слоевище чешуйчатое. Споры многоклеточные 74.
73. Слоевище гетеромерное. Водоросли протококкового типа или *Myrmecia*, *Hyalococcus* **Dermatocarpaceae**.
 — Слоевище гомеомерное. Водоросли *Prasiola* пластинчатые или лентовидные, однослойные, с различимыми участками (с несколькими или многими, кратными четырем, зелеными клетками), сросшимися между собой. Хроматофор звездчатый. На земле. Азиатский сектор Советской Арктики . . . **Mastodiaceae**. 74 (72). Слоевище из мелких, до 1—1.5 мм шир. чешуек. Споры двухклеточные или поперечно-многоклеточные. Гимениальных водорослей нет . . . **Normandinaceae**.
 — Чешуйки слоевища значительно крупнее. Споры муральные. Гимениальные водоросли есть **Endocarpaceae**.

ЛИТЕРАТУРА

- А н д р е е в В. Н. 1952. О приросте кустистых лишайников. — Докл. АН¹ СССР, 85.
- А н д р е е в В. Н. 1954. Прирост кормовых лишайников и приемы его регулирования. — Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 3, Геоботаника, 9.
- А н д р е е в а Е. И. 1959. Лишайники Иссык-Кульской котловины и их географическое распределение. — Тр. Инст. геогр. АН СССР, 75.
- А н д р е е в а Е. И. 1961. Лишайники бояльчевой и биюргуновой формаций пустыни Бетпак-Дала. — Матер. Каз. конфер. по пробл.: Виол. компл. районов нов. освоен., их рац. использ. и обогащ., М.—Л.
- А н д р е е в а Е. И. 1963. Лишайники мелкосопочной части пустыни Бетпак-Дала. — Тр. Инст. бот. АН Каз. ССР, 15.
- (А р т а р и А.) А г т а г и А. 1902. Zur Frage der physiologischen Rassen einiger grüner Algen. — Ber. Deutsch. Bot. Ges., 20.
- (В а б и к о в И.) В а б и к о в И. 1878. Du développement des céphalodies sur le thallus du liehen *Peltigera aphthosa* Hoffm. — Bull. Acad. Sei. Petersb., 24.
- (Баранецкий И.) Baranetsky J. 1868. Beitrag zur Kenntniss des selbständigen Lebens zur Flechtengonidien. — Bull. Acad. Sei. Petersb., 12.
- Б а р х а л о в Ш. О. 1965. О тропических лишайниках в Тальше. — Матер. Закавказск. конфер. спор. раст., Баку.
- Блюм О. Б. 1965а. Водный режим лишайников. (Обзор литературы). — Укр. бот. журн., 22, 2.
- Блюм О. Б. 1965б. Водный режим мезо- и ксеротических групп лишайников как индикатор их экологических особенностей. Автореф. канд. дисс. Инст. ботаники АН УССР, Киев.
- Блюм О. Б. 1970. О новом для флоры СССР роде лишайников *Anthracothecium* Natre. — Нов. системат. низш. раст., 8, Л.
- Бородин И. П. 1880. Новейшие успехи ботаники (1877—1879). СПб.
- Б я з р о в Л. Г. 1969а. Синузии эпифитных лишайников в широколиственно-еловых лесах Подмосковья. — Бот. журн., 54, 2.
- Б я з р о в Л. Г. 1969б. Фитомасса эпифитных лишайников в некоторых типах лесных биогеоценозов подзоны широколиственно-еловых лесов. — Растит. ре., 5.
- Б я з р о в Л. Г. 1970. Синузии эпифитных лишайников в некоторых типах лесных биогеоценозов Марийской АССР. — Бот. журн., 55, 8.
- В а р л и х В. К. 1892. К анатомии клетки у грибов и нитчатых водорослей. — Бот. зап. (*Scripta botanica*), 4, 1, СПб.
- Воронин М. С. 1871. Исследования над гонидиями лишайника *Parmelia pulverulenta* Ach. — Тр. 3-го съезда русск. естествоисп. в Киеве, бот. отд. Предв. сообщ.
- Воронин М. С. 1872. Исследования над гонидиями лишайника *Parmelia pulverulenta* Ach. — Тр. Петерб. общ. естествоисп., Протоколы, 29, 1.
- Вульф Е. В. 1932. Введение в историческую географию растений. Л.
- Г е н к е л ь П. А. 1938. О лишайниковом симбиозе. — Бюлл. МОИП, отд. биол., 47, 1.
- Г е н к е л ь П. А. 1946. Новые наблюдения по тройной природе лишайников. — Бюлл. МОИП, отд. биол., 51, 6.
- Генкель П. А. и Л. А. Ю ж а к о в а. 1936. Азотофиксирующие бактерии в лишайниках. — Изв. Виол. инст. Пермск. гос. унив., 10, 9—10.
- Гоби Х. 1883. Низшие споровые растения или глеофиты (*Gleophyte*). СПб.
- Г о л л е р б а х М. М. 1930. К морфологии и биологии *Leptogium issatschenkoii* Elenk. в естественных условиях обитания. — Изв. Главн. бот. сада СССР, 29, 3—4. Л.
- Г о л л е р б а х М. М. и В. И. Полянский. 1951. Пресноводные водоросли и их изучение. — В кн.: Определитель пресноводных водорослей СССР. 1. Общая часть. М.

- Г о л у б к о в а Н. С. 1959. Очерк флоры лишайников Московской области и смежных районов. — Бот. журн., 44, 2.
- Голубкова Н. С. 1965. Географический анализ лишайнофлоры верхневолжского флористического района. — Нов. системат. Изв. раст. Л.
- Г о л у б к о в а Н. С. 1966. Определитель лишайников средней полосы европейской части СССР. М.—Л.
- Г р о с с г е й м А. А. 1936. Анализ флоры Кавказа. Баку.
- Данилов А. Н. 1920. О взаимоотношениях между гонидиями и грибным компонентом лишайникового симбиоза. — Изв. Петерб. бот. сада, 10, 2.
- Данилов А. Н. 1929. Введение в синтез *Leptogium issatschenkoii* Elerik. — Изв. Главы, бот. сада СССР, 28, 3—4.
- Е л е н к и н А. А. 1901а. О кочующих лишайниках пустынь и степей. — Тр. Петерб. общ. естествоисп., 32, 4.
- Б л е н к и н А. А. 1901б. Лишайниковые формации в Крыму и на Кавказе. — Тр. Петерб. общ. естествоисп., Протоколы, 22, 1.
- Е л е н к и н А. А. 1901в. Факультативные лишайники (1). — Изв. Петерб. бот. сада, 1, 4.
- Еленкин А. А. 1901г. Факультативные лишайники. — Тр. Петерб. общ. естествоисп., 32, 1.
- Еленкин А. А. 1902а. Лишайниковая манна (*Lichen esculentus* Pall.). — Тр. Петерб. бот. сада, 19.
- Е л е н к и н А. А. 1902б. К вопросу о «внутреннем сапрофитизме» (эндосапрофитизме) у лишайников. — Изв. Петерб. бот. сада, 2.
- Е л е н к и н А. А. 1902в. К вопросу об эндосапрофитизме у лишайников. Тр. Петерб. общ. естествоисп., Протоколы, 33, 4—5.
- Е л е н к и н А. А. 1903а. О «замещающих» видах. I. — Изв. Петерб. бот. сада, 3.
- Е л е н к и н А. А. 1903б. О «замещающих» видах. — Тр. Петерб. общ. естествоисп., Протоколы, 34, 1.
- Е л е н к и н А. А. 1903в. О «замещающих» видах. II. — Изв. Петерб. бот. сада, 3.
- Е л е н к и н А. А. 1904а. Лишайниковые формации в Саянах. — Тр. Петерб. общ. естествоисп., 35, 1—2.
- Е л е н к и н А. А. 1904б. Новые наблюдения над явлениями эндосапрофитизма у лишайников. — Изв. Петерб. бот. сада, 4.
- Е л е н к и н А. А. 1906. Флора лишайников Средней России, ч. 1. Юрьев.
- Е л е н к и н А. А. 1912. О лишайнике *Saccomorpha arenicola* Elenk., образующем новый род и новое семейство. — Тр. пресноводн. биол. ст. Петерб. общ. естествоисп., 3.
- Е л е н к и н А. А. 1922. О связи между синезеленой водорослью *Nostoc Zetterstedtii* Aresch. и глубоководным лишайником *Collema gamenskii* Elenk. — Бот. матер. Инст. спор. раст. Главн. бот. сада РСФСР, 1, 3.
- Еленкин А. А. 1927. О принципах классификации лишайников. — Журн. Русск. бот. общ. (1926), 11, 3—4.
- Еленкин А. А. 1929а. Фактические обоснования комбинативной системы лишайников. — Журн. Русск. бот. общ., 14, 2.
- Еленкин А. А. 1929б. О теоретических принципах детализации основных рядов комбинативной системы лишайников. — Изв. Главн. бот. сада СССР, 28, 3—4.
- Еленкин А. А. 1929в. О некоторых теоретических следствиях комбинативного принципа в системе лишайников. — Изв. Главн. бот. сада СССР, 28, 5—6.
- Еленкин А. А. 1930. О взаимоотношениях генеалогической и комбинативной систем на основе классификации лишайников. — Журн. Русск. бот. общ. (1929), 14, 3.
- Е л е н к и н А. А. 1936. Сипезеленые водоросли СССР. Монография пресноводных и наземных *Cyanoophyceae*, обнаруженных в пределах СССР. М.—Л.
- Еленкин А. А. и Н. Н. Ворони х и н. 1908а. Эпифилльные лишайники на Кавказе. — Болезни раст., 2, 3—4.
- Еленкин А. А. и Н. Н. Ворони х и н. 1908б. Эпифилльные лишайники на Кавказе. — Тр. Петерб. общ. естествоисп., 39, 1.
- З а т у л о в с к и й Б. Г. 1954. Вплив усніної кислоти на туберкульозну паличку й експериментальну туберкульозну інфекцію. — Мікробіол. журн., 14, 2.
- З а х а р о в а Н. Д. 1938. О роли биоса в лишайниковом симбиозе. — Изв. Биол. инст. Пермск. гос. унив., 11, 4.
- З е р о в Д. К. 1951. Філогенія мохоподібних і їх місце в системі рослинного світу. — Бот. журн. АН УРСР, 8.
- И с к и н а Г. Е. 1938. К вопросу об азотофиксирующих бактериях в лишайниках. — Изв. Биол. инст. Пермск. гос. унив., 11, 4.
- К л е о п о в Ю. Д. 1938. Реликты во флоре широколиственных лесов европейской части СССР. — Проблема реликтов во флоре СССР, 2, Тез. совещ., М.—Л.

ЛИТЕРАТУРА

- К о п а ч е в с ь к а Е. Г. 1961. Основні угруповання епіфітних лишайників головних деревних порід Кримського державного заповідно-мислівського господарства. — Укр. бот. журн., 15, 6.
- К о р ж п с к и й С. 1899. Растительность России. Словарь Брокгауза и Эфрона, 59. СПб.
- К р а в ч у к С. В. 1969. К флоре факультативных лишайников Западного Саяна. — Изв. Сиб. отд. АН СССР, сер. биол., 15, 3.
- К р а с и л ь н и к о в Н. А. 1949а. Существует ли азотобактер в лишайниках? — Микробиология, 18, 1.
- К р а с и л ь н и к о в Н. А. 1949б. Микрофлора лишайников. — Микробиология, 18, 3.
- К р и ш т о ф о в и ч А. Н. 1957. Палеоботаника. Л.
- Л а з а р е н к о А. С. 1956. Основні засади класифікації ареалів листяних мохів Радянського Далекого Сходу. — Укр. бот. журн., 13, 1.
- М а к а р е в и ч М. Ф. 1963а. Аналіз ліхенофлори Українських Карпат. Вид. АН УРСР, Київ.
- М а к а р е в и ч М. Ф. 1963б. Монтанні лишайники в ліхенофлорі Українських Карпат. — В сб.: Флора и фауна Карпат, 2, М.
- М а р т и п Ю. 1967. Формирование лишайниковых синузий на моренах ледников Полярного Урала. Автореф. канд. дисс. Инст. экологии раст. и животн. Свердловск.
- М а р т и н Ю., А. М. В о л к о в а. 1965. Математическое выделение элементарных единиц эпилитных лишайниковых сообществ. — В сб.: Пробл. изуч. грибов и лишайников, Тарту.
- М е ж д у н а р о д н ы й кодекс ботанической номенклатуры. 1959. М.—Л.
- (М е й е р А.) М е у е г А. 1902. Die Plasmaverbindungen und die Fusionen der Pilze der Floridenreihe. — Bot. Zeit., 60.
- М и и я е в Н. А. 1936. Новые лишайники для флоры окрестностей Ленинграда. — Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 2. Спорые растения, 3.
- М и н я о в Н. А. 1940. Реликтовые элементы в современной флоре лишайников восточной Прибалтики. — Бот. журн., 25, 4—5.
- М и н я е в Н. А. 1949. Основные проблемы географии лишайников. — Тр. Второго Всес. геогр. съезда, 3, М.
- М и н я е в Н. А. 1965. Арктические и арктоальпийские элементы во флоре Северо-Запада европейской части СССР. — В сб.: Ареалы растений флоры СССР, Л.
- Н и к о л ь с к и й П. Н. 1928. Лишайниковые формации Медводского бора. — Изв. Глави, бот. сада СССР, 27, 5—6.
- Новый антибиотик Б и н а н, или натриевая соль усниновой кислоты. 1957. (Ботанические и медицинские исследования). Под редакцией Н. В. Лазарева и В. П. Савича. М.—Л.
- Н о в о г р у д с к и й Д. М. 1949. Лишайники и целлюлозоразрушающие микроорганизмы. — Микробиология, 18, 6.
- О к с н е р А. М. 1927. До вивчення флори обрiсникiв каменистих виходiв України. — Вісн. Київськ. бот. саду, 5 — 6.
- О к с н о р А. М. 1928. Нові для СРСР та рідкі види обрiспикiв. — Вісн. Київськ. бот. саду, 4.
- О к с п е р А. М. 1930. Нові маловідомі види обрiсникiв для СРСР. — Вісн. Київськ. бот. саду, 11.
- О к с н е р А. М. 1934. Реликтові обрiсики з Далекого Сходу. — Вісн. Київськ. бот. саду, 17.
- О к с н е р А. М. 1939. Епіфільні лишайники Кавказа на фоні їх загального поширення. — Журн. Інст. бот. АН УРСР, 21—22 (29—30).
- О к с н е р А. Н. 1041—1942. Анализ лишенофлоры Советской Арктики. Рукопись. Инст. бот. АН УССР. Киев.
- О к с н е р А. Н. 1944. О происхождении ареала биполярных лишайников. — Бот. журн., 29, 6.
- О к с н е р А. Н. 1946. Неморальный элемент в лишенофлоре Советской Арктики. — Матер. по ист. флоры и растит. СССР, 2, М.—Л.
- О к с н е р А. Н. 1948. Арктичний елемент в ліхенофлорі радянського сектора Полярної області. — Бот. журн. АН УРСР, 5, 1.
- О к с н е р А. М. 1956. Флора лишайників України, 1. Київ.
- О к с н е р А. М. 1960. Новий лишайник *Leptotrema lithophila* sp. n. у флорі СРСР. — Укр. бот. журн., 17, 4.
- О к с п е р А. М. 1961. Взаємовідношення між лишайниками в літотичних угрупованнях степових заповідників України. — Укр. бот. журн., 18, 6.
- О к с н е р А. М. 1962. Епілітні угруповання лишайників степового заповідника Кам'яні Могили на Україні. — Укр. бот. журн., 19, 1.

- Окснер А. М. 1965. Новый для флоры СРСР рід *Bombyliospora*. — Укр. бот. журн., 4, 4.
- Окснер А. М. 1968. Флора лишайників України. 2, 1. Київ.
- Питеранс А. 1965. Флора лишайников долины нижнего течения реки Даугавы. Автореф. канд. дисс. БИН АН СССР, Л.
- Рассадин К. А. 1936. Лихенологический очерк Байкальских берегов. — Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 2, Споровые растения, 3.
- Рассадин К. А. 1938. Материалы к флоре лишайников Алтая. — Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 2, Споровые растения, 5.
- Роме Е. Г. 1965. Порошкоплодные лишайники Украины. Автореф. канд. дисс. Инст. бот. АН УССР, Киев.
- Рябкова К. А. 1965а. Лихенологический очерк северо-восточного склона «Денежкин Камень». — Бот. журн., 50, 1.
- Рябкова К. А. 1965б. Основные эпифитные лишайники горного узла Урала «Денежкин Камень». — Нов. системат. низш. раст., М.—Л.
- Рябкова К. А. 1965в. Лишайники горного узла «Денежкин Камень», (Северный Урал). — Автореф. канд. дисс. ВИН АН СССР, Л.
- Савич В. П. 1909. Из жизни лишайников юго-западной части Петербургской губернии и прилегающей части Эстляндской — Тр. Петерб. общ. естествоисп., 40, 2.
- Савич В. П. 1913. К изучению лишайниковых формаций и лишайников флоры восточного болотного района Псковской губернии. — Изв. Петерб. бот. сада, 13, 5—6.
- Савич В. П. 1914. К изучению лишайников Новгородской губернии. — Изв. Петерб. бот. сада, 14, прил. I.
- Савич В. П. 1950. Конспект к флоре лишайников сем. *Umbilicariaceae* в СССР. — Бот. матер. отд. спор. раст. БИН АН СССР, 6, М.—Л.
- Салазкин А. С. 1937. Быстрота роста кормовых лишайников. — Советское оленеводство, 11.
- Тимирязев К. А. 1888. Растение-сфинкс. Лекция, читанная в Политехническом музее весной 1885 г. — В кн.: Тимирязев К. А. Публичные лекции и речи. М.
- Тимофеев"-Ржевский Н. В., Н. Н. Воронцов, А. В. Яблоков. 1969. Краткий очерк теории эволюции. М.
- Толмачев А. И. 1932. Флора центральной части Восточного Таймыра, ч. 1. Тр. Полярн. комиссии АН СССР, 8.
- Трасс Х. Х. 1957. К распространению северных видов лишайников в Эстонской ССР. Тез. докл. делегатск. съезда ВБО, 7, Л.
- (Трасс Х.) Трасс Н. 1957. Eesti NSV lihenofloora haruldaste ja huvitavate liikide Levik. I. — Ежегодн. Общ. естествоисп. АН Эст. ССР, 50.
- (Трасс Х.) Трасс Н. 1959. Samblikest ja nende levikust. — Eesti Loodus.
- Трасс Х. Х. 1962. Современное состояние изученности лишенофлоры Эстонской ССР, краткая характеристика ее состава и дальнейшие задачи изучения. — В сб.: Бот. иссл., 2, Тарту.
- Трасс Х. Х. 1963. О типологии доминантов растительных сообществ. — Бюлл. МОИП, отд. биол., 48, 5.
- Трасс Х. Х. 1964. Вопросы теоретического обоснования метода синузий и фитоценологии. — В сб.: Изуч. раст. покрова о. Сааремаа, Тарту.
- Трасс Х. Х. 1965а. Лишайниковые синузий как компонент биоценозов (экосистем). — В сб.: Пробл. изуч. грибов и лишайников, Тарту.
- Трасс Х. Х. 1965б. Лишайники альваров Эстонии. — В сб.: Пробл. изуч. грибов и лишайников, Тарту.
- Трасс Х. Х. 1965в. О значении доминантов растительных сообществ для классификации растительного покрова. — В сб.: Пробл. совр. бот., 1, М.—Л.
- Трасс Х. Х. 1966. Некоторые вопросы фитоценологического изучения лишайников. — Уч. зап. Латв. унив., 74, Ботаника, 2, Рига.
- Трасс Х. Х. 1967. Анализ лишенофлоры Эстонии. — Докт. дисс. БИН АН СССР.
- Трасс Х. Х. 1968а. Вопросы химической таксономии в современной лишенологии. — Уч. зап. Тарт. гос. унив., 211, Тр. по бот., 8.
- Трасс Х. Х. 1968б. Анализ лишенофлоры Эстонии. Автореф. докт. дисс. БИН АН СССР, Л.
- Трасс Х. Х. 1970. Элементы и развитие лишенофлоры Эстонии. — Уч. зап. Тарт. гос. унив., 268, Тр. по бот., 9.
- Фаминцын А. И. Баранецкий. 1867. К истории развития гонидий и образования зооспор у лишайников. — Изв. Акад. наук, сер. 7, 11, 9.

- Федосеев К. Г. и П. А. Якимов. 1960. Получение усниновой кислоты из лишайников. Сообщение 1. Изучение условий химического выщелачивания усниновой кислоты из кладоний. — Тр. Ленингр. хим.-фарм. инст., 9.
- Ячевский А. А. 1913. Определитель грибов. СПб.
- Ячевский А. А. 1933. Основы микологии. М.—Л.
- Abbays H., des. 1931. Essai sur l'ecologie des Lichens du Massif Armoricaïn. Station sylvatique. — Bull. Soc. Sei. Bretagne, 1—2.
- Abbays H., des. 1934. La vegetation lichénique du Massif Armoricaïn. Etude chorologique et écologique. — Bull. Soc. Sei. Nat. Quest France, sér. 5, 3 (1933).
- Abbays H., des. 1939. Revision monographique des Cladonia du sous-genre Cladina (Lichens). — Bull. Soc. Sei. Bret., 16.
- Abbays H., des. 1951. Traité de lichenologie. — Encycl. Biol., 41, Paris.
- Abbays H., des. 1959. L'aire géographique de Cladonia mediterranea Duv. et des Abb. (Lichens) et son écologie d'après de nouvelles observations. — Rev. Bryol. et Lichénol., 28.
- Acharius E. 1794. Försock till en förbättrade Lafvarnes indelning (Dianome Lichenum). — Nova Acta Reg. Acad. Sei. Suec., 14, Holmiae.
- Acharius E. 1798. Lichenographiae Suecicae Prodrömus. Linköpie.
- Acharius E. 1803. Methodus qua omnes detectos lichenes secundum organa carpomorpha ad genera, species et varietates redigere atque observationibus illustrare. Stockholmiae.
- Acharius E. 1810. Lichenographia Universalis. Gottingae.
- Acharius E. 1814. Synopsis methodica Lichenum. Lundae.
- Agardh C. A. 1820. Dissertatio de Metamorphosi Algarum. Lundae.
- Agardh C. A. 1821. Aphorismi botanici. . . . 6, 7. Lundae.
- Ahlander S. 1937. Flechten aus Nordfinnland. — Ann. Bot. Soc. Zool.-Bot. Fenn. Vanamo, 9.
- Ahlander S. 1948. Utbredningstyper bland nordiska barrträds-lavar. — Acta Phytogeogr. Suec., 22.
- Ahmadjian V. 1958. A guide for the identification of algae occurring as lichen symbionts. — Bot. Not., 111.
- Ahmadjian V. 1959a. Experimental observations on the algae genus Trebouxia de Püymaly. — Sv. Bot. Tidskr., 53.
- Ahmadjian V. 1959b. A contribution toward lichen synthesis. — Mycologia, 51.
- Ahmadjian V. 1960. Some new and interesting species of Trebouxia, a genus of lichenized algae. — Amer. Journ. Bot., 47.
- Ahmadjian V. 1961. Studies on lichenized fungi. — Bryologist, 64.
- Ahmadjian V. 1962. Investigation on lichen synthesis. — Amer. Journ. Bot., 49.
- Ahmadjian V. 1963. The fungi of lichens. — Sei. Amer., 208, 2.
- Ahmadjian V. 1964. Further studies on lichenized fungi. — Bryologist, 67.
- Ahmadjian V. 1966. Lichens — In: Symbiosis, 1. N. Y.
- Ahmadjian V. 1967a. A guide to the algae occurring as lichen symbionts: isolation, culture, cultural physiology, and identification. — Phycologia, 6.
- Ahmadjian V. 1967b. The lichen symbiosis. A Blaisdell book in the pure and applied Sciences. Waltham, Massachusetts—Toronto—London.
- Ahltie T. 1961. Taxonomie studies on reindeer lichens (Cladonia, subgenus Cladina). — Ann. Bot. Soc. Fenn. Vanamo, 32.
- Alexopoulos C. J. 1966. Einführung in die Mykologie. Jena.
- Almborn O. 1948. Distribution and ecology of some south Scandinavian Lichens. — Bot. Not., Suppl., 1, 2.
- Almborn O. 1953. Some aspects of the sociology of epiphytic lichen communities. — Proc. 7th Int. Bot. Congr., Stockholm, 1950.
- Almborn O. 1955. Lavvegetation och lavflora pa Hallands Väderö. — Sv. Vetenskapsak. Avhandl. Naturskyd, 11.
- Allman P. L. and D. S. Dillmer. 1962. Growth, including reproduction and morphological development. Washington.
- Archer W. 1873. A résumé of recent views respecting the nature of Lichens. — Quart. Journ. Microsc. Sei., 13.
- Archer W. 1874. A further résumé of recent observations on the «Gonidia-Question». — Quart. Journ. Microsc. Sei., 14.
- Areschoug F. W. C. 1867. Sidrag till den Skandinaviska Vegetationens Historia. — Lunds Univ. Arsskr., 1866.
- Ark P., A. Bollen and J. P. Thompson. 1960. Sodium usnate as an antibiotic for plant diseases. — Plant. Dis. Repr., 44.
- Arnau G. 1925. Les Asterinées. — Ann. Sei. Nat. Bot., 10 sér., 7.
- Arnold F. 1858—1885. Die Lichenen des Fränkischen Jura. — Flora, 41—68, Regensburg.

- Asahina Y. 1934. Über die Reaktion von Flechten—Thallus. — Acta Phytochim., 8.
- Asahina Y. 1936—1940. Mikrochemischer Nachweis der Flechtenstoffe. I—XI. — Jpurn. Jap. Bot., 12—16.
- Asahina Y. 1937. Über den taxonomischen Wert der Flechtenstoffe. — Bot. Mag., 51.
- Asahina Y. 1939. Über den Chemismus der Flechten der Cocciferae (Cladonia subg. Cenomyce). — Journ. Jap. Bot., 15. Asahina Y. 1940. Chemismus der Cladonien unter besonderer Berücksichtigung der japanischen Arten. 1. Cladonia chlorophaea und verwandte Arten. — Journ. Jap. Bot., 16.
- Asahina Y. and S. Shibata. 1954. Chemistry of Lichen Substances. Tokyo.
- Asahina Y. und M. Yanagita. 1933. Untersuchungen über Flechtenstoffe. — Chem. Berichte, 66. Bachmann E. 1890. Über nicht kristallisierte Flechtenfarbstoffe, ein Beitrag zur Anatomie und Chemie der Flechten. — Jahrb. Wiss. Bot., 21. Bachmann E. 1892. Der Thallus der Kalkflechten. — Ber. Deutsch. Bot. Ges., 10. Bachmann E. 1907. Die Rhizoidenzone granitbewohnender Flechten. — Jahrb. Wiss. Bot., 44. Bachmann E. 1911. Die Beziehungen der Kieselplechten zu ihrer Unterlage. II. Granit und Quarz. — Ber. Deutsch. Bot. Ges., 29. Bachmann E. 1912. A new type of spermogonium and fertilization in Collema. — Ann. Bot., 26. Bachmann E. 1913. Der Thallus der Kalkflechten. II. Flechten mit Chroolepusgonidien. — Ber. Deutsch. Bot. Ges., 31. Bachmann E. 1917. Die Beziehungen der Kieselplechten zu ihrer Unterlage. III. Bergkristall und Flint. — Ber. Deutsch. Bot. Ges., 35. Bachmann E. 1918. Neue Flechtengebilde. — Ber. Deutsch. Bot. Ges. 36. Bachmann E. 1919. Der Thallus der Kalkflechten mit Chroolepus, Scytonema- und Xanthocapsa-Gonidien. — Nova Acta Acad. Leop.—Carol., 100.
- Bachmann E. 1923. Über das Verhältnis der Gonidien zum Flechtenpilz. — Hedwigia, 64. Bachmann E. 1924. Adventivsprossung im Innern eines Cladonia fruchtstiels. — Ber. Deutsch. Bot. Ges., 42.
- Bachmann E. 1926. Die Moriolaceen. — Nyt Magaz. Naturvidenskab, 64.
- Bachmann F. M. 1913. The origin and development of the apothecium in Collema pulposum (Bernh.) Ach. — Arch. Zellforsch., 10. Bailey R. H. 1966. Notes upon the germination of lichen ascospores. — Rev. Bryol. et Lichénol., 34. Bailey R. H. and R. M. Garré 11. 1968. Studies on the discharge of ascospore from lichen apothecia. — Lichenologist, 4. Barbalié L. 1963. Beitrag zur Kenntnis der Einwirkung von L—Usninsäure auf höhere Pflanzen. — Qual. Plant. Mat. Veg., 9.
- Barkman J. J. 1958. Phytosociology and ecology of cryptogamic epiphytes. — Assen.
- Bartsch H. 1931. Beiträge zur Kenntnis der Lebensgeschichte des Xanthoria-Pilzes. — Ark. Mikrobiol., 3. Barry A., de. 1866. Morphologie und Physiologie der Pilze, Flechten und Myxomyceten. Leipzig. Barry A., de. 1866—1867. Über die Keimung einiger großspüriger Flechten. — Jahrb. Wiss. Bot. 5.
- Barry A., de. 1879. Die Erscheinung der Symbiose. Strassburg. Barry E. 1898. Zur Frage nach der Sexualität der Collemaceen. — Ber. Deutsch. Bot. Ges., 16. Barry E. 1904. Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Flechtenapothecien. I. Bot. Zeit., 62.
- Beckmann P. 1907. Untersuchungen über Verbreitungsmittel von gesteinsbewohnenden Flechten im Hochgebirge mit Beziehung zu ihrem Thallusbau. — Engl. Bot. Jahrb., 38. Berg Th. 1873. Zur Kenntnis des in der Cetraria islandica vorkommenden Lichenins und jodbläuenden Stoffes. — RUSS. Zeitschr. Pharm.; Jahresber. Chemie (1873) 1875.
- Bertsch A. und H. Butin. 1969. Die Kultur der Erdflechte Endocarpon pusillum in Labor. — Bull. Soc. Bot. Fr. (Mémoires, 1968). Berzelius J. J. 1813. Versuche über die Mischung des Islandischen Moores und seine Anwendung als Nahrungsmittel. — Sweigger Journ., 7. Beschel R.E. 1955. Individuum und Alter bei Flechten. — Phytion, 6. Beschel R.E. 1957a. Lichenometrie im Gletschervorfeld. — Ver. Schütze Alpenpfl. u. -Tiere, 22.

- B e s c h e l R. E. 1957b. A project to use Lichens as indicators of climate and time. —> Arctic, 10. B e s c h e l R. E. 1958. Flechtenvereine der Städte, Stadtflechten und ihr Wachstum. — Ber. Naturwiss. Mediz. Ver. Innsbruck, 52.
- B e s c h e l R. E. 1959. Lichenometrical studies in West Greenland. — Arctic, 11 (1958), B e s c h e l R. E. 1961a. Botany and some remarks on the history of vegetation and glacierization. — In: Jacobsen—McGill Arctic Research Expedition to Axel Heiberg Island. Preliminary Report 1959—1960. Montreal. Beschel R. E. 1961b. Dating rock surfaces by Lichen growth and its application to glaciology and physiography (lichenometry). — In: G. O. Raasch (ed.). Geology of the Arctic, 2. Toronto. B e s c h e l R. E. 1963. Observation on time factor in interactions of permafrost and vegetation. — Proc. 1st Can. Conf. Permafrost, Assoc. Comm. Soil Snow Mechan., Techn. Memorand., 76. Beyerinck M. W. 1890. Culturversuche mit Zoochlorellen, Lichenengonidien und anderen niederen Algen. — Bot. Zeit., 48. B e y e r i n c k M. W. 1904. Das Assimilationsprodukt der Kohlensäure in den Chromatophoren der Diatomeen. — Rec. Trav. Bot. Neerl., 1. B i a l o s u k n a W. 1909. Sur un nouveau genre de Pleurococcacées. — Bull. Soc. Bot. Geneve, sér. 2, 1.
- B i o r e t G. 1921. Les Graphidées corticoles. — Ann. Sei. Nat. Bot., 10 sér., 4.
- B i t t e r G. 1899a. Ueber das Verhalten der Krustenflechten beim Zusammentreffen ihrer Ränder. — Pringsh. Jahrb. Wiss. Bot., 33.
- B i t t e r G. 1899b. Ueber maschenförmige Durchbrechungen der unteren Gewebeschichten oder des gesamten Thallus bei verschiedenen Laub- und Strauchflechten. — Bot. Unters., Festschr. Schwendener. Berlin. B i t t e r G. 1901. Ueber die Variabilität einiger Laubflechten und über den Einfluss äußerer Bedingungen auf ihr Wachstum. — Pringsh. Jahrb. Wiss. Bot., 36.
- B i t t e r G. 1904. Zur Soredienbildung. — Hedwigia, 43.
- B o i s s i e r e J. C. 1969. La chitine chez quelques Lichens: mise en evidence, localisation. — Bull. Soc. Bot. Fr., (Mémoires, 1968).
- B o n n i e r G. 1889. Recherches sur la Synthèse des Lichens. — Ann. Sei. Nat., sér. 7, 9.
- B o r n e t E. 1873. Recherches sur les gonidies des Lichens. — Ann. Sei. Nat., sér. 5, 17.
- B o r z i A. 1875. Intorno agli uffici dei Gonidii de Licheni. — Nuovo Giorn. Bot. Ital., 7.
- B o u l y d e L e s d a i n M. 1910. Recherches sur les lichenes des environs de Dunkerque. Dunkerque.
- B o u r r e l l y P. 1966. Les Algues d'eau douce. I. Algues vertes. Paris. B r a n d t Th. 1906. Beiträge zur anatomischen Kenntnis der Flechtengattung Ramalina. — Hedwigia, 45.
- B r a u n - B l a n q u e t J. 1923. L'origine et le developpement des flores dans le Massif Central de France. Paris—Zürich. B r o d o I. M. 1961a. A study of Lichen ecology in Central Long Island, New York. — Amer. Midi. Natural., 65, 2. B r o d o I. M. 1961b. Transplant experiments with corticolous lichens using a new technique. — Ecology, 42. B r o d o I. M. 1963. A phytogeographic analysis of the lichens of Long Island, New York. — Bryologist, 66, 4. B r o d o I. M. 1965. Studies of growth rates of corticolous lichens of Long Island, New York. — Bryologist, 68, 4. Brown R. M., D. A. Larson and H. C. B o l d. 1964. Airborne algae: their abundance and heterogeneity. — Science, 143. Burkholder P. R. and A. W. Evans, 1945. Further studies on the antibiotic activity of Lichens. — Bull. Torrey Bot. Club., 72. B u r k h o l d e r P. R., A. W. Evans, J. M c W e i g h and H. K. T h o r n t o n, 1944. Antibiotic activity of lichens. — Proc. Nat. Acad. Sei. Wash., 30.
- B u r z l a f f D. 1950. The effects of extracts from the lichen *Parmelia molliuscula* upon seed germination and upon growth rate of fungi. — Journ. Cplo.-Wyo. Acad. Sei., 4.
- B u s t i n z a F. 1951a. Addendum to my note on the antibacterial activity of *Cladonia rangiferina* Web., *Cladonia sylvatica* (L.) Hoffm. emend. Sandst. and *Cladonia impexa* Harm. — Revr.—Bryol. et Lichénol., N. S., 20. B u s t i n z a F. 1951b. A note on the antibacterial activity of *Cladonia rangiferina* Web., *Cladonia sylvatica* (L.) Hoffm. emend. Sandst. and *Cladonia impexa* Harm. — Rev. Bryol. et Lichénol., N. S., 20.
- B u s t i n z a F. 1951c. Antibacterial substances from Lichens. — Endeavour, 10.
- B u s t i n z a F. 1952. Antibacterial substances from Lichens. — Econ. Botany, 6.
- B u s t i n z a F. 1954. Antibiotics from Lichens. — Seme Congr. Internat. Bot., Comm. Sect., 24.

- C a s s i n i H. 1817. Doutes sur l'origine et la nature du Nostoc. — Journ. Phys. Chim. Hist. Nat., 84, Paris. C a s t l e H. and F. K u b s c h. 1949. The production of Ušnic, Didymic and Rhododactylonic acids by the fungal component in the lichen *Cladonia cristatella*. — Arch. Biochem., 23. C e n g i a Sambo M. 1922. Note di biochimica sui licheni. — Nuovo Giorn. Bot. Ital., N. S., 29. Cengia Sambo M. 1923. Polisimbiosi nei licheni a cianoficee e significato biologico del cefalodi note di biochimica del licheni. — Atti Soç. Ital. Sei. Nat., 62. C e n g i a Sambo M. 1925. Ancora della polisimbiosi nei licheni ad alghe cianoficee. I. Batteri simbiozo. — Atti Soç. Ital. Sei. Nat., 64. C h a d e f a u d M. 1942. Etudes d'asques. II: Structure et anatomie comparée de l'apex apical des asques chez divers Disco- et Pyrénomycètes. — Rev. Mycolog., N. S., 7. C h a d e f a u d M. 1944. Biologie des Champignons. — Aven. Sei., 19, Paris. Chadefaud M. 1960. Les végétaux non vasculaires (Cryptogamie). — In: M. Chadefaud et L. Emberger. Traité de Botanique systématique. Paris. C h a d e f a u d M., M. A. L e t r o u i t - G a l i n o u et M. C. F a v r e, 1963. Sur l'évolution des asques et du type archaéscé chez les Discomycètes de l'ordre des Lécánorales. — Compt. Rend. Acad. Sci., Paris, 257. C h a d e f a u d M., M. A. L e t r o u i t - G a l i n o u et M. C. J a n e x - F a v r e. 1969. Sur l'origine phylogénétique et révolution des Ascomycètes des Lichens. — Bull. Soç. Bot. Fr. (Mémoires, 1968). C h o d a t R. 1913. Monographie d'algues en culture pure. — Beitr. Kryptog. der Schweiz, 4, Berne. C h o i s y M. 1949—1954. Catalogue des Lichens de la Région Lyonnaise. — Bull. Soc. Linn. Lyon. C h o i s y M. 1962. Classification et nomenclature des Parmeliales. Les Collematales ou Collemataceae. — Bull. Soc. Linn. Lyon. C h r i s t H. 1867. Ueber der Verbreitung der Pflanzen in der alpinen Region der europäischen Alpenkette. — Neue Denkschr. Schweiz. Nat. Gesellsch., 22. Christ H. 1910. Geographie der Farne. Jena. Church A. H. 1919. Thalassiphyta and the subaerial transmigration. — Bot. Mem., 3. Church A. H. 1921. The Lichen as transigrant. — Journ. Bot., 59. C i f f e r i R. e V. G i a c o m i n i. 1948. Contributo allo studio dell'attività antibiotica di Licheni essiccata. — II farmacomagguigno. C l a u z a d e G. et Y. R o n d o n. 1953. Observations sur la végétation lichénique aux environs de Saint-Didier d'Allier (Haute-Loire). — Bull. Mus. Hist. Nat. Marseille, 13. C l a u z a d e G. et Y. R o n d o n. 1955. Observations sur la végétation lichénique aux environs de Saint-Didier d'Allier (Haute-Loire). — Bull. Mus. Hist. Nat. Marseille, 15. C l a u z a d e G. et Y. R o n d o n. 1959. Aperçu sur la végétation lichénique alpine dans la région Lautaret et du Galibier. — Rev. Bryol. et Lichénol., 28. Clauzade G. et Y. Rondo n. 1961. Notes sur la végétation lichénique du Mont-Aigoual. Groupements saxicoles. Groupements corticoles et lignicoles. — Bull. Soc. Hort. Hist. Nat. Hérault, 1—2. Clements F. E. 1909. The Genera of Fungi. Minneapolis. C o r n u M. 1876. Reproduction des Ascomycètes. Stylospores et spermaties. Étude morphologique et physiologique. — Ann. Sei. Nat. Bot., sér. 6, 3. C r o m b i e J. M. 1874. On the lichen — Gonidia question. — Pop. Sei. Rev. C u l b e r s o n Gh. F. 1966. Confluentinic acid, its microchemical identification, and its occurrence in *Herpothallon sanguineum*. — Bryologist, 69. C u l b e r s o n Ch. 1969. Chemical and botanical guide to lichen products. University of North Carolina Press. Chapel Hill. C u l b e r s o n Ch. F. and W. L. C u l b e r s o n. 1958. Age and chemical constituents of individuals of the lichen *Lasallia papulosa*. — Lloydia, 21. C u l b e r s o n W. L. 1952. Etude systématique et phytogéographique de l'*Enterographa crassa* (DC.) Fee. — Rev. Bryol. et Lichénol., 21. C u l b e r s o n W. L. 1965. Qualitative and quantitative studies on the distribution of corticolous lichens and bryophytes in Wisconsin. — Lloydia, 18. C u l b e r s o n W. L. 1956. Note sur la nomenclature, repartition et phytosociologie du *Parmeliopsis placorodia* (Ach.) Nyl. — Rev. Bryol. et Lichénol., 24 (1955). C u l b e r s o n W. L. 1964. The range of *Herpothallon sanguineum* in the United States. — Bryologist, 67. C u l b e r s o n W. L. and Ch. F. C u l b e r s o n. 1965. *Asahinea*, a new genus in the Parmeliaceae. — Brittonia, 17.

- Culberson W. L. and Ch. F. Culberson. 1968. The Lichen genera *Cetrelia* and *Platismatia* (Parmeliaceae). — *Contrib. Unit. Stát. Nation. Herbar.*, 34, Washington. Culberson W. L. and M. E. Hale. 1966. The range of *Nordmandina pulchella* in North America. — *Bryologist*, 69. € z a p e k Fr. 1905. Biochemie der Pflanzen. Jena. Č e r n o h o r s k ý Z. 1963. Survival of lichens during the glacial age in the North Atlantic Basin. — In: A. L ö v e et D. L ö v e. North Atlantic Biota and their history. N. Č e r n o h o r s k ý Z. 1965. Die Verbreitung der Flechte *Rhizocarpon lecanorinum* Anders in der Tschechoslowakei. — *Preslia*, 37. Č e r n o h o r s k ý Z. 1966. Die Verbreitung der Flechte *Rhizocarpon viridiatum* (Wulf.) Koerb. in der Tschechoslowakei. — *Preslia*, 38. D a h l E. 1950. Studies in the macrolichen flora of South West Greenland. — *Medd. Grönland*, 150. D a h l E. 1952. On the use of lichen chemistry in lichen systematics. — *Rev. Bryol.* et *Lichénol.*, 21. D a r b i s h i r e O. V. 1895. Kritische Bemerkungen über das *Microgonidium*. — *Hedwigia*, 34. D a r b i s h i r e O. V. 1897. Die deutschen *Pertusariaceae* mit besonderer Berücksichtigung ihrer Soredienbildung. — *Engl. Bot. Jahrb.*, 22. D a r b i s h i r e O. V. 1898. *Monographia Rocelleorum*. — *Bibl. Bot.*, 45. D a r b i s h i r e O. V. 1912. The Lichens of the Swedish Antarctic Expedition. — *Wissensch. Ergebn. Schwed. Südpol.-Expedit.* 1901—1903, 4. D a r b i s h i r e O. V. 1926. The structure of *Peltigera* with especial reference to *P. praetextata*. — *Ann. Bot.*, 40. D a r b i s h i r e O. V. 1927. Über das Wachstum der Cephalodien von *Peltigera apthosa*. — *Ber. Deutsch. Bot. Ges.*, 45. D a r b i s h i r e O. V. 1932. Weiteres über das Wachstum der Cephalodien von *Peltigera apthosa*. — *Ber. Deutsch. Bot. Ges.*, 50. D a r b i s h i r e O. V. 1933. Beobachtungen an der Flechte *Solorina crocea* (L.) Ach. — *Festschr. Rarsten, Flora*, 128. D e C a n d o l l e A. P. 1813. *Theorie élémentaire de la botanique*. Paris. D e g e l i u s G. 1928. *Cetraria norvegica* (Lyngé) DR. in Fennoscandia. Eine Übersicht anlässlich der Auffindung der Art in Schweden. — *Sv. Bot. Tidskr.*, 22, Upps. D e g e l i u s G. 1929. *Lichenologiska bidrag*. II. — *Bot. Not. D e g e l i u s G.* 1930a. *Lichenologiska bidrag*. III. — *Bot. Not. D e g e l i u s G.* 1930b. Bemerkungen über *Cyphelium notarisii* (Tul.) Blomb. et Forss. und *C. tigillare* Ach. — *Bot. Not.* D e g e l i u s G. 1931. Zur Flechtenflora von Angermanland. — *Ark. Bot.*, 24A, 3, Upps. D e g e l i u s G. 1932. Zur Flechtenflora des südlichsten Lapplands (Asele Lappmark). I. Strauch- und Laubflechten. — *Ark. Bot.*, 25A, 1. D e g e l i u s G. 1934. Flechten aus Nordfjord und Sunnfjord (Norwegen). *Borgens Museum Arb.*, Naturv. rekke, 3, Bergen. D e g e l i u s G. 1935. Das ozeanische Element der Strauch- und Laubflechtenflora von Skandinavien. — *Acta Phytogeogr. Suec.*, VII, Upps. D o g e l i u s G. 1936. Zwei bemerkenswerte Funde ozeanischer Flechten an der norwegischen Westküste. — *Nors. Videnskab. Selsk. Forhandl.*, 9. D e g e l i u s G. 1937. Lichens from Southern Alaska and the Aleutian Islands, collected by Dr. E. Hultén. — *Meddel. Göteborgs Bot. Trädg.*, 12. D e g e l i u s G. 1939. Die Flechten von Norra Skaftön. Ein Beitrag zur Kenntnis der Flechtenflora und Flechtenvegetation im äusseren Teil der Schwedischen Westküste. — *Upps. Univ. Årsskr.*, II. D e g e l i u s G. 1945. EU sydberg i Kebnekajse — området och dess lavflora. — *Bot. Not.*, 4. D e g e l i u s G. 1954. The Lichen genus *Collema* in Europe. *Morphology, Taxonomy, Ecology*. — *Symb. Bot. Ups.*, 13. D e g e l i u s G. 1956. Om lavfloran i övre Setesdalen (Syd Norge). — *Bot. Not.*, 109. D e g e l i u s G. 1964. Biological studies of the epiphytic vegetation of twigs of *Fraxinus excelsior*. — *Aeta Horti Goteburg.*, 27. D h a r M. L., S. N e e l a k a n t a n , S. R a m a n u j a m and T. R. S e s h a d r i . 1959. Chemical investigation of Indian lichens. Part XXII. *Journ. Sei. Ind. Res.*, 18B. D i l l e n i u s J. J. 1740. *Historia muscorum. Oxonii*. D o p p e l b a u r H. W. 1959. Studien zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte einiger endolitischen pyrenocarpen Flechten. — *Planta*, 53.

- D o p p e l b a u r H. 1960. Ein Beitrag zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte von *Dermatocarpon miniatum* (L.) Mann. — *Nova Hedwigia*, 5. Drew E. A. and D. G. S m i t h. 1966. The physiology of the symbiosis in *Peltigera polydactyla* (Neck.) Hoffm. — *Lichenologist*, 3. Drew E. A. and D. C. Smith. 1967. Studies in the physiology of the Lichens. VII. The physiology of the Nostoc symbiont of *Peltigera polydactyla* compared with cultured and free-living forms. — *New Phytol.*, 66. D r o u e t F. and W. A. D a i l y. 1956. Revision of the coccoid Myxophyceae. — *Butler Univ. Bot. Stud.*, 12.
- D r u d e O. 1890. Handbuch der Pflanzengeographie. Stuttgart. Duff G. H. 1922., Development of the Geoglossaceae. — *Bot. Gaz.*, 74. D u g h i R. 1936. Étude comparée du *Dendriscoaulon bolacinum* Nyl. et de la cephalodie fruticuleuse du *Ricasolia amplissima* (Scop.) Leight. — *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 83. D u g h i R. 1937. Une céphalodie libre lichénogène le *Dendriscoaulon bolacinum* Nyl. — *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 84. D u g h i R. 1944. Sur le vacuome de l'élément fongique des Phycolichens. — *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 91. D u g h i B. 1952. Un problème de lichénologie non résolu: l'origine et la signification! de l'apothécie lécanorine. — *Ann. Fac. Sei. Marseille*, 21. D u g h i R. 1954. L'excipulum proprium des apothécies des Discolichens. — *Rev., Bryol. et Lichénol.*, 23.
- D u r b e l l L. W. 1967. An electron microscopy study of algal hyphal contact in lichens. — *Mycopath. Mycologia Appl.*, 31.
- D u R i e t z G. E. 1921. Zur methodologischen Grundlage der modernen Pflanzensoziologie. Wien.
- D u R i e t z G. E. 1924a. Flechtensystematische Studien, III. — *Bot. Not. Du R i e t z G. E. 1924b. Die Soredien und Isidien der Flechten. — Sv. Bot. Tidskr.*» 18, 3. D u R i e t z G. E. 1925a. Gotländische Vegetationsstudien. — *Sv. Växtsoc. Sällsk.* Handl., 2. D u R i e t z G. E. 1925b. Zur Kenntnis der flechtenreichen Zwergstrauchheiden im kontinentalen Südnorwegen. — *Sv. Växtsoc. Sällsk. Handl.*, 4. D u R i e t z G. E. 1926a. Vorarbeiten zu einer «Synopsis Lichenum». I. Die Gattungen! *Alectoria*, *Oropogon* und *Cornicularia*. — *Ark. Bot.*, 20A, 11. D u R i e t z G. E. 1926b. Den subantarktiska florans bipolära element i lichenologisk belysning. — *Sv. Bot. Tidskr.*, 20. D u R i e t z G. E. 1929. The discovery of an arctic element in the Lichenflora of New Zealand and its plantageographical consequences. — *Austral. Ass. Adv. Sei., Report Hobart Meeting (1928). Tasmania.* D u R i e t z G. E. 1930. Vegetationsforschung auf soziationsanalytischer Grundlage. — In: *Abderhalden, Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden*, Abt. XI, 5. Berlin—Wien. D u R i e t z G. E. 1931. Studier over vinddriften på snöfält i de skandinaviska fjällen. Ett Bidrag till de nordiska fjäll-lavarnas spridningsbiologi. — *Bot. Not. Du R i e t z G. E. 1932a. Zur Vegetationsökologie der ostschwedischen Küstenfelsen. — Beih. Bot. Central.*, 49, Erg. Bd. D u R i e t z G. E. 1932b. The problem of bipolar plant distribution. — *Brit. Ass. Adv. Sei., Rep. Ann. Meet. London.* D u R i e t z G. E. 1936. Classification and nomenclature of vegetation unita 1930—1935. — *Sv. Bot. Tidskr.*, 30.
- D u R i e t z G. E. 1945. Om fattigbark och rikbarksamhällen. — *Sv. Bot. Tidskr.*, 39.
- D u v i g n e a u d P. 1939. La vegetation lichenique des Hautes-Fagnes. — *Bull. Soc. Roy. Belg.*, 71. D u v i g n e a u d P. A. 1942. Les associations épiphytiques de la Belgique. — *Bull. Soc. Roy. Belg.*, 74. D u v i g n e a u d P. A. 1954. Rapport sur l'étude phytogéographique et phytosociologique des Lichens. — 8-eme Congr. Internat. Bot., sect. 18. E i g A. 1931. Les éléments et les groupes phytogéographiques auxiliaires dans la flora palestinienne. — *Feddes Repert. spec. nov.*, Beih., 63. E l f v i n g Fred. 1903. Über die Flechtengonidien. — *Compt. Rend. Congr. Nat. Med. Nord Helsingf.*, Bot. Helsingfors. E l f v i n g Fred. 1913. Untersuchungen über die Flechtengonidien. — *Acta Soc. Sei. Fenn.*, 46. E l f v i n g Fred. 1931. Weitere Untersuchungen über Flechtengonidien. — *Acta Soc. Sei. Fenn.*, N. S., 1. E l f v i n g F. 1934. Zur Gonidienfrage. — *Ber. Deutsch. Bot. Ges.*, 52.

- Engler A. 1901. Die Pflanzenformationen und die pflanzengeographische Gliederung der Alpenkette. — Not. Bot. Gart. Berl. App. VII. Leipzig.
- Erbisch F. H. 1969. Ascus and ascospore development of five species of the lichen-forming genus *Pertusaria*. — *Bryologist*, 72.
- Ericksen C. F. E. 1916. Flechten des Dünengerölls beim Pelzerhaken. — *Festschr. Bot. Ver. Hamb., Allgem. Bot. Zeitschr.*, 5—8.
- Ericksen C. F. E. 1928—1930. Die Flechten des Moränengebiets von Ostschleswig mit Berücksichtigung der angrenzenden Gebiete. — *Verh. Bot. Vereins Brandenb.*, 70, 71, 72.
- Ericksen C. F. E. 1936. *Pertusariaceae*. — In: Rabenhorst's Krypt. Fl. Deutschl., Österr., Schweiz, 9, 5, Leipzig.
- Eschweiler G. 1824. *Systema Lichenum, genera exhibens rite distincta, pluribus novis adaucta. Norimbergiae*.
- Escombe F. 1896. Chemistry of Lichenic and Fungal Membranes. — *Ann. Bot.*, 10.
- Fabiszewski J. 1963. Porosty epiphytyczne masywu Słqzy. — *Acta Univ. Wratisl.*, 14.
- Falk R. 1923. Über die Sporenverbreitung bei den Ascomyceten — *Mykol. Untersuch., u. Berichte*, 1.
- Feldmann J. 1939. Le *Blodgettia confervoides* Harv. est-il un Lichen? — *Rev. Bryol. et Lichénol.*, 11.
- Fink B. 1904. A lichen society of a sandstone Rip-rape. — *Bot. Gáz.*, 38.
- Fink B. 1911. The nature and classification of Lichens. — *Mycologia*, 3.
- Fink B. 1913. The nature and classification of Lichens. II. *Mycologia*, 5.
- Flotow J. 1850. Mikroskopische Flechtenstudien. — *Bot. Zeit.*, 8.
- Follmann G. 1960. Die Durchlässigkeitseigenschaften der Protoplasten von Phykobionten aus *Cladonia furcata* (Huds.) Schrad. — *Naturwiss.*, 47.
- Follmann G. 1964. Inhibición del desarrollo de los organos reproductores de criptogamas y fanerogamas por substancias liquépicas y su analisis causal. — *Res. Com. Libr. Congr. Asoc. Latinoam., Ci fisiol.*
- Follmann G. 1969. Flechtensymbiose und Flechtenstoffe. — *Bull. Soc. Bot. Fr. (Memoires, 1968)*.
- Follmann G. und M. Nakagawa. 1963. Keimhemmung von Angiospermen-samen durch Flechtenstoffe. — *Naturwiss.*, 50.
- Follman G. und V. Villagran. 1964. Flechtenstoffe als Virusinhibitoren. — *Naturwiss.*, 51.
- Follman G. und V. Villagran. 1965. Flechtenstoffe und Zellpermeabilität. — *Zeitschr. Naturforsch.*, 20b.
- Forssell K. B. J. 1882. Studier öfver Cephalodierna. — *Bin. Sv. Vet.-Akad. Handl.*, 8.
- Forssell K. B. J. 1884. Lichenologische Untersuchungen. I. Ueber die Cephalodien. — *Flora*, 67.
- Forssell K. B. J. 1885. Anatomie und Systematik der Gloeolichenen. — *Nova Acta Reg. Soc. Sci. Ups.*, ser. 3.
- Forssell K. B. J. 1886. Ueber der-Polymorphismus der Algen (Flechtengonidien). — *Flora*, 49.
- Frank A. B. 1876. Ueber die biologischen Verhältnisse des Thallus einiger Krustenflechten. — *Cohn's Beitr. Biol. Pflanz.*, 2.
- Frey E. 1921. Die Vegetationverhältnisse der Grimselgegend im Gebiet der zukünftigen Stauseen. Ein Beitrag zur Kenntnis der Besiedlungsweise von kalkarmen Silikatfels- und Silikatschuttböden. — *Jahrb. Philos. Fakul. II. Univ. Bern*, 1.
- Frey, E. 1923. Die Berücksichtigung der Lichenen in der Sociologischen Pflanzengeographie, speciell in den Alpen. — *Verh. Naturf. Ges. Basel*, 35.
- Frey E. 1927. Bemerkungen über die Flechtenvegetation Scandinaviens, verglichen mit derjenigen der Alpen. — *Ergebn. der Internat. Pflanzengeogr. Exkursion durch Schweden und Norwegen*. — *Veröff. Geobot. Inst. Rubel*, 4.
- Frey E. 1929. Beiträge zur Biologie, Morphologie und Systematik der Umbilicariaceen. — *Hedwigia*, 69.
- Frey E. 1931. Weitere Beiträge zur Kenntnis der Umbilicariaceen. — *Hedwigia*, 71.
- Frey E. 1933a. Die Flechtengesellschaften der Alpen. Vorläufige Mitteilung. — *Ber. Geobot. Inst. Rubel, Zürich*.
- Frey E. 1933b. *Cladoniaceae* (unter Ausschluss der Gattung *Cladonia*). — *Umbilicariaceae*. — In: Rabenhorst's Kryptogamen Flora von Deutschland, Österreich und der Schweiz, 9, 4, Leipzig.
- Frey E. 1936a. Vorarbeiten zu einer Monographie der Umbilicariaceen. — *Ber. Schweiz. Bot. Ges.*, 45, Zürich.
- Frey E. 1936b. Die geographische Verbreitung der Umbilicariaceen. — *Ber. Schweiz. Bot. Ges.*, 46.

- V r e y E. 1937. Die Flechtenvogctation des Aletschreservates. — Bull. Murith. Soc. Valais. Sei. Nat., 54, St. Maurice.
- F r e y B. 1959. Die Flechtenflora und -Vegetation dos Nationalparks im Unterengadin. II Teil. Die Entwicklung der Flechtenvegetation auf photogrammetrisch Kontrollierten Dauerflächen. — *Ergebn. Wiss. Untersuch. Schweiz. Nationalparks, N. F.*, 6.
- F r e y E. 1968—1969. Alpin—nivale Flechten der Tauernketten mit Vergleichen aus den Silikatketten der übrigen Alpen. — *Verhandl. Zool.-Bot. Ges. Wien*, 108—109.
- F r e y E. et. F. O c h s n e r, 1926. Contribution à la connaissance de la vegetation lichénique et muscinale. *Études phytosociologiques en Auvergne.* — Arvernia, 2.
- F r e y - W y s s l i n g A. 1959. Die pflanzliche Zellwand. Berlin—Göttingen—Heidelberg.
- F r i e d r i c h A. 1906. Beiträge zur Anatomie der Silikatflechten. — *Fünfstücks Beitr. Wiss. Bot.*, 5.
- F r i e s E. 1821. *Conspectus Lichenum.* — *Vetensk. Akad. Handl.*
- F r i e s E. 1831. *Lichenographia Europaea Reformata.* Lund.
- F r i e s E. 186. *Summa Vegetabilium Scandinaviae.* Holmia et Lipsiae.
- F r i e s Th. M. 1858. *Monographie Stereocaulorum et Pilophorum.*—*Acta Soc. Sei. Ups.*, ser. 3, 2.
- F r i e s Th. M. 1861. *Genera Heterolichemim Europaea recoghita.* Upsaliao.
- F r i e s Th. M. 1866. Beiträge zur Kenntnis der sogenannten Cephalodien bei den Flechten. — *Flora*, 49.
- F r y E. 1922. Some types of endolithic limestone Lichens. — *Ann. Bot.*, 136.
- F u i s t i n g W. 1868. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Lichenen. — *Bot. Zeit.*, 26.
- F ü n f s t ü c k M. 1899. Weitere Untersuchungen über die Fettabcheidung der Kalkflechten. — *Bot. Unters., Festschr., Schwendener.* Berlin.
- F ü n f s t ü c k M. 1907. Lichenes (Allgemeiner Teil.). — In: Engler A. und K. Prantl, *Die natürlichen Pflanzenfamilien*, 1, I. Leipzig.
- F ü n f s t ü c k M. 1926. Lichenes (Allgemeiner Teil.). — In.: Engler A. und K. Prantl, *Die natürlichen Pflanzenfamilien*, 8. Leipzig.
- G a l i n o u M. A. et M. C h a d e f a u d. 1953. Sur l'asque des Lichens du genre *Pertüsaria* et son importance phylogénétique. — *Compt. Rend. Acad. Sei. Paris*, 237.
- G a l l é L. 1930. Lichenassoziationen aus Szeged. — *Folia Crypt.*, 1.
- G a l l é L. 1933. Lichenassoziationen aus Szeged. II. Flechten-assoziationen aus dem Baron Gerliczyschen Park zu Deszk. — *Acta Biol. Szeged.*, 2.
- G a l l é L. 1956. Adatok Keszthely es környéke zuzmóflórájához.
- G a l l é L. 1960a. Die Flechtengesellschaften dos Tisza-Maroswinkels. — *Acta Bot. Acad. Sei. Hung.*, 6.
- G a l l é L. 1960b. A zombói lapordö zuzmóflórája. — *Móra Ferenc Muž. Évkon.* (1958—1959).
- G a l l é L. 1961. Ujabb adatok Keszthely es környékének zuzmóflórájához. — *Bot. Kozlem.*, 49.
- G a l l é L. 1964. Uj loszlakó zuzmótársulás a tokaji Kopaczhegyon : *Endocarpetum pusilli.* — *Bot. Kozlem.*, 51.
- G a l l é L. 1965a. A Tisza menti Kovessgátak zuzmóconózisai. — *Móra Ferenc Muž. Evkon.* (1964—1965).
- G a l l é L. 1965b. Über das Vorkommen der *Parmelietum conspersae cricum* Flechten Assoziation in der Ungarischen Tiefebene. *Tiscia.*
- G a l l é L. 1968. Deutung und richtige Bezeichnung der aus Ungarn beschriebenen Flechtenzönosen. — *Acta Bot. Acad. Sei. Hung.*, 14.
- G a l i n ě , O. 1908. Dánsko likeners Ökologie. — *Dansk. Bot. Tidskr.*, 28.
- G a l l o e, O. 1913—1915. Forberedendo Undersogelser til on almindelig Likenologie—*Dansk Bot. Ark.*, 1.
- G a r n s H. 1962. Die Halfflechten Botrydina und Coriscium als Basidiolichenen. — *Österr. Bot. Zeitschr.*, 109.
- G a m s H. 1967. Flechten (Lichenos). *Kleine Kryptogamenflora*, 3. Jena.
- G ä u m a n n E. 1949. Die Pilze. Grundzüge ihrer Entwicklungsgeschichte und Morphologie. Basel.
- G ä u m a n n E. 1964. Die Pilze. Grundzüge ihrer Entwicklungsgeschichte und Morphologie. 2 Aufl., Basel—Stuttgart.
- G e i t l e r L. 1932. *Cyanophyceae.* Rabenhorst's Krypt. F1. Deutschl., Österr., Schweiz, 14, Leipzig.
- G e i t l e r L. 1933. Beiträge zur Kenntnis der Flechtensymbiose. I. Über eine Synalissa mit violetten Hüllen. II. Das Verhalten der Haustorien von *Lempholemma*

- (Physma). III. Die Inhaltkörper der in Flechten lebenden Blaualgen. — Arch. Protistenk., 80.
- G e i t l e r L. 1934. Beiträge zur Kenntnis der Flechtensymbiose. IV. Obligate, permanente Haustorien bei Lecidca. V. Eine Rivulariaceae (Dichot'irix orsiniana!) als Gonidie von Placynthium nigrum und dessen Verhalten im Freiland und in Kultur. — Arch. Protistenk., 82. G e i t l e r L. 1937. Beiträge zur Kenntnis den Flechtensymbiose. VI. Die Verbindung von Pilz und Alge bei den Pyrenopsidaceen Synalissa, Thyrea, Peccania und Psorotichia. — Arch. Protistenk., 88. G e i t l e r L. 1938. Beiträge zur Kenntnis der Flechtensymbiose. VII. Über Hymenialgonidien. — Arch. Protistenk., 90. G e i t l e r L. 1955. Gehäufte Haustorien bei einer Collemataceae. — Österr. Bot. Zeitschr., 102. G e i t l e r L. 1963. Über Haustorien bei Flechten und über Myrmecia biatorellae in Psora globifera. — Österr. Bot. Zeitschr., 110. G e r o l a F. M. 1947. Pressati lichenici e mitosi cellulare. — Rend. Accad. Naz. Lincei, 3, 3.
- G e r t i g H. 1961. Oznaczenie zawartosci kwasu usninowego w porostach. — Acta Polon. Pharmacol., 18. G e r t i g H. i Z. B a n a s i e w i c z . 1961. Rozpowszechnienie kwasu usninowego w niektórych porostach krajowych. — Acta Polon. Pharm., 18. G i l s o n E. 1893. La cristallisation de la cellulose et la composition chimique de la membrane cellulaire végétale. — La Cellule, 9, 2. G l a n c K. 1965. Ugrupowania porostów epiphytycznych w zespołach leśnych nadleśnictwo doswiadczalnego zielomka pod Poznaniem. — Práce Kom. biol. Pozn. tow. przyjaciel. nauk, 24. G l a n c K., Z. Tobolewski. 1960. Porosty Bieszczadów zachodnich. — Poznań. Tow. Pozyjac. Nauk. wyd. matem.-przyr., Práce Kom. Biol., 21. G l ü c k H. 1899. Entwurf zu einer Vergleichenden Morphologie der Flechten-Spermogonien. — Verh. Nat.-Med. Vër. Heidelb., 6. G o e b e l K. 1926. Morphologische und biologische Studien. VII. Die Wasseraufnahme der Flechten. — Ann. Jard. Bot. Buitenz., 36. G r o e n h a r t P. 1938a. Einige Cryptotheciaceae von Java. — Natuurk. Tijdschr. Nederl.-Ind., 98.
- G r o e n h a r t P. 1938b. Einige Cryptotheciaceae von Java. — Handel. 8. Nederl.-Ind. Naturw. Congr. Soerabaja.
- H a b e r l a n d t G. 1896. Physiologische Pflanzenanatomie. 2 Aufl., Leipzig.
- H a i e M. E. Jr. 1952. Studies on the lichen Rinodina oreina in North America. — Bull. Torrey Bot. Club., 79. H a l e M. E. Jr. 1956. Chemical strains of the lichen Parmelia furfuracea. — Amer. Journ. Bot., 43. H a l e M. E. Jr. 1959. Studies on Lichen growth rate and succession. — Bull. Torrey Bot. Club., 86. H a l e M. E. Jr. 1961. Lichen Handbook. A guide to the Lichens of Eastern North America. Washington.
- H a l e M. E. Jr. 1967. The Biology of Lichens. London. H a l i c z B. i M.
- G o d l e w s k i . 1968. Flora i stosunki fitosocjologiczne naziemnych porostów Zielonej Puszczy Kurpiowskiej. — Soc. Sei. Lodziensis, Prace Wyzd., 3, nauk. mat. przyrt., Lodz, 104. H a l i c z B., S. K u z i e l. 1965. Research on the distribution and ecology of lichens occurring in the Swiqtokrzyskie Montains. — Bull. Soc. Sei. Lettr. Lodz., 16.
- H a l l E. A., F. K a v a n a g h and I. N. A s h e s h o v. 1951. Action of forty-five antibacterial substances on bacterial viruses. — Antibiot. and Chaemotherapy, 1.
- H a l l e r A. V. 1768. Historia stirpium indigenarum Helvetiae. 3. Bernae.
- H a r d e r R. 1917. Ernährungsphysiologische Untersuchungen an Cyanophyceen, hauptsächlich dem endophytiscieri Nostoc punctiforme. — Zeitschr. Bot., 9.
- H a r d e r R. und E. N e b e l m e s s e r. 1958. Über die Beeinflussung niederer Erdphycomyceten durch Flechten. — Arch. Mikrobiol., 31. H ä r d t l H. 1935. Über die baumechanischen Eigenschaften der Thaliustränge von Usnea longissima Ach. — Bot. Arch., 37. H a r m a n d J. 1913. LicTTens de France, 5. Espinal. H a s s a l C. H. 1950. The antibakterial activity of usnic acid and related compounds. — Experientia, 8, 12. H a s s e l r o t T. E. 1953. Nordliga lavar i Syd och Mellansverige. — Acta phytogeogr. Suec., 33, Upps. H f t v ä s J. J. 1909. Beiträge zur Kenntnis der Westnorigischen Flechtenflora. I. — Borgens Mus. Aarbok.

- Hayek A. 1926. Allgemeine Pflanzengeographie. Berlin.
- Hedlund J.T. 1892. Kritische Bemerkungen über einige Arten der Flechtengattungen Lecanora, Lecidea und Micarea. — Bih. Sv. Vet.-Akad. Handl., 18, Aft., III.
- Hedlund J.T. 1899. Om polymorphismen hos aerobioliska klorophyceet. — Öfver. Vet.-Akad. Stockholm, 5.
- Hedlund J.T. 1949. A contribution to the knowledge of the development of the aerophile Chlorophyceae. — Bot. Not., 43.
- Hedwig J. 1784. Theoria generationis et fructificationis plantarum cryptogamicarum. St. Petersburg.
- Hedwig J. 1798. Theoria generationis et fructificationis plantarum cryptogamicarum. Leipzig.
- Hegi G. 1905—1928. Illustrierte Flora von Mitteleuropa. München.
- Heilmann A. L. and A. Y. Sharp. 1963. A probable antibiotic effect of some lichens and bryophytes. — Rev. Bryol. et Lichénol., 32.
- Henrikssohn E. 1958. Studies in the physiology of the lichen Collema. II. A preliminary report on the isolated fungal partner with special regard to its behavior when growing together with the symbiotic alga. — Sv. Bot. Tidskr., 52.
- Henrikssohn E. 1963. The occurrence of carotenoids in some lichen species belonging to the Collemaaceae. — Physiol. Plantarum, 16.
- Henssen A. 1963. Eine Revision der Flechtenfamilien Lichinaceae und Ephebaeae. Symb. Bot. Ups., 18.
- Hérisset A. 1946. Demonstration expérimentale du rôle du Trentepohlia umbrina (Kg.) Born, dans la synthèse des Graphidées corticoles. — Compt. Rend. Acad. Sci., Paris, 222.
- Herre A. C. 1904. The growth of Ramalina reticulata. — Bot. Gáz., 38.
- Herzog Th. 1926. Geographie der Moose. Jena.
- Hess D. 1960. Untersuchungen über hemmende Wirkung von Extrakten aus Flechtenpilzen auf das Wachstum von Neurospora crassa. — Zeitschr. Bot., 48.
- Hesse O. 1898. Beitrag zur Kenntnis der Flechten und ihrer charakteristischen Bestandteile. — Jahrb. Prakt. Chemie, 57.
- Hesse O. 1904. Beitrag zur Kenntnis der Flechten und ihrer charakteristischen Bestandteile. — Journ. Prakt. Chemie.
- Hilítzer A. 1925. Etude sur la végétation epiphyte de la Bohême. — Spisy Přír. Fak. Karl. Univ., 41.
- Hilítzer A. 1926. Notes sur la production et l'éjaculation des spores chez le Solorina saccata. — Acta Bot. Bohem., 4.
- Höhnelf F. 1907. Fragmente zur Mykologie, III, № 128.—Wettsteinina n. g. Sitzber. Acad. Wiss. Wien, 116.
- Höhnelf F. 1918a. Mycologische Fragmente CCXXII. Über die Gattung Parodiella Spegazzini. — Ann. Mycol., 16.
- Höhnelf F. 1918b. Mycologische Fragmente CCLII. Über die allantoidsporigen Sphaeriaceen. — Ann. Mycol., 16.
- Howe R. H. 1912. Classification de la famille des Usneaceae dans l'Amerique du Nord. Paris.
- Hue A. M. 1898. Causerie sur les Parmelia. — Journ. Bot., 12.
- Hue A. M. 1906. Lichenes morphologique et anatomice disposuit. — Nouv. Arch. Mus. Hist. Nat. Paris., ser. 4, 8.
- Hue A. M. 1911. Monographiam generis Solorinae Ach. morphologique et anatomice addito de genera Psoromaria Nyl. appendice. — Mem. Soc. Sci. Nat. Cherbourg, 38.
- Humboldt A. 1817. De distributione geographica plantarum. . . Lutetiae Parisiarum et Lübeck.
- Hunec S. and G. Follmann. 1964. Das Vorkommen von Usninsäure in Lecanora melanophthalma Ram. und Ramalina terebrata Hook, et Tayl. — Naturwiss., 51.
- Hunec S. and M. Siegel. 1963. Über das Vorkommen von Norstictsäure in Buellia sororioides. Erichsen. — Naturwiss., 50.
- Istvánffy Gy. 1895. Über die Rolle der Zellkerne bei der Entwicklung der Pilze. — Ber. Deutsch. Bot. Ges., 13.
- Itzigsohn H. 1850. Die Antheridien und Spermatozoen der Flechten. — Bot. Zeit., 8.
- Jaag O. 1929. Recherches expérimentales sur les gonidies des Lichens appartenant aux genres Parmelia et Cladonia. — Bull. Soc. Bot. Geneve, 21.
- Jaag O. 1933. Coccomyxa Schmiedle. Monographie einer Algengattung. — Beitr. Kryptogamenfl. Schweiz, 8.
- Jaag O. 1945. Untersuchungen über die Vegetation und Biologie der Algen des nackten Gesteins in den Alpen, im Jura und im Schweizerischen Mittelland. — Beitr. Kryptogamenfl. Schweiz, 9.

- J a n e x - F a v r e M.C. 1964. Sur les ascocarpes, les asques et la position systématique des Lichens du genre Graphis. — Rev. Bryol. et Lichénol., 33. J e r o s c h M. Gh. 1903. Geschichte und Herkunft der Schweizerischen Alpenflora. Leipzig. J o h n s o n G. Th. 1938. The taxonomic importance and phylogenetic signification of the cephalodia of Stereocaulon. — Ann. Miss. Bot. Gard., 25.
- K ä r e n l a m p i L. 1966. The succession of the lichen vegetation on the rocky shore geolittoral and adjacent parts of the epilittoral in the southwestern archipelago of Finland. — Ann. Bot. Fenn., 3.
- K a u l e A. 1931. Die Cephalodien der Flechten. — Flora, 26. K e i s s l e r K. 1930. Die Flechtenparasiten. — In: Rabenhorst's Krypt. Fl. Deutsch., Österr., Schweiz. 8, Leipzig.
- K e r s h a w K. A. 1963. Lichens. — Endeavour, 22. K i e n i t z - G e r l o f f F. 1902. Neue Studien über Plasmodiesmen. — Ber. Deutsch. Bot. Ges., 20.
- Klement O. 1952. Cetraria nivalis, die Schneeflechte, ein bemerkenswertes Eiszeitrelikt der Lüneburger Heide. — Beitr. Naturk. Niedersachsens, 5. Klement O. 1955. Prodnomus der mitteleuropäischen Flechtengesellschaften. — Feddes Repert., Spec. nov., Beih., 135. Klement O. 1958. Die Stellung der Flechten in der Pflanzensoziologie. — Vegetatio, 8. Klement O. 1959. Zur Flechtenvegetation der Achtermannshöhe im Harz—Ber. Naturh. Ges., 104. Klement O. 1960. Die Flechtenvegetation des Naturschutzgebietes Romberg bei Lohr/M. — Nachr. Naturw. Mus. Stadt Aschaffenburg, 64. Klement O. 1964. Das ozeanische Element in der Flechtenflora von Niedersachsen. — Ber. Naturh. Ges., 108. Klement O. 1965. Flechtenflora und Flechtenvegetation der Pityusen. — Nova Hedwigia, 9.
- Klement O. 1969. Zur Flechtenvegetation der Äolischen Inseln. — Herzogia, 1.
- K l o s a J. 1948. Antibiotika in Flechten. — Naturwiss., 35. K l o s a J. 1951. Über die antibiotische Wirkung der Flechtenstoffe. — Hoppe-Seyl. Zeitschr. Physiol. Chem., 287.
- Knapp E. 1933. Über Geosiphon pyriforme Fr. Wettst., eine intrazelluläre Pilz-Algen-Symbiose. — Ber. Deutsch. Bot. Ges. K o b e n d z a R. et J. Motyka. 1929. La végétation des éboulis des Monts de Ste Croix. — Bull. Acad. Polon. Sei. Lett., Cl. Sei. Matern. Natur., Ser. B., Cracovie.
- K o c h W. 1962. Die Gonidie von Racodium rupestre Pers. — Vart. Gesamtgeb. Bot. Deutsch. Bot. Ges., N. F., 1.
- K o e r b e r G. W. 1848. Grundriss der Kryptogamenkunde. Breslau. K o e r b e r G. W. 1855. Systema Lichenum Germaniae. Breslau. K o e r b e r G. W. 1865. Parerga lichenologica. Ergänzungen zum Systema Lichenum Germaniae. Breslau. K o f i e r L. et F. Bouzon. 1960. Facteurs influencant remission et la germination des spores chez quelques champignons des Lichens. — 85e Congr. Soc. Sav., Chambéry. K o l l e J. 1909. Einige neue Fälle von Nebensymbiose (Parasymbiose). — Centralbl. Bakteriol., II Abt., 24.
- Krabbe G. 1891. Entwicklungsgeschichte und Morphologie der polymorphen Flechtengattung Cladonia. Leipzig. K r a u s e W., O. Klement. 1958. Zur Kenntnis der Flora und Vegetation auf Serpentinstandorten des Balkans. 3. Felsflechtengesellschaften im Gastovic-Gebiet (Bosnien) und Zlatibor-Gebirge (Serbien.) — Vegetatio, 8. Krause W., O. Klement. 1962. Flechten und Flechtengesellschaften auf Nord-Euböa (Griechenland). — Nova Hedwigia, 4. K r e m p e l h u b e r A., von. 1869. Geschichte und Literatur der Lichenologie von den ältesten Zeiten bis zum Schlusse des Jahres 1865. 2. München.
- Krog H. 1951. Microchemical studies on Parmelia. — Nytt. Magaz. Naturvid., 88.
- K u p f f e r K. R. 1924. Stereonema chthonoblastes, eine lebende Urflechte. — Korrespondenzbl. NaturL_Ver. Riga, 58. K u z i e l S. 1964. Zespoly porostów epifytycznych na drzewach owocowych w sadách doliny Dunajca. — Acta Agrobot., 16. Lamarck J. B. K., et A. P. D e C a n d o l l e. 1805. Flore Francaise, 3 ed., 2, Paris. Lamb J. M. 1949. La importance de los liquenos como indicadores fitogeographicos en el hemisfero austral. — Lilloa, 20.

- Lamb J. M. 1951. On the morphology, phylogeny and taxonomy of the lichen genus *Stereocaulon*. — *Canad. Journ. Bot.*, 29.
- Lamb J. M. 1954. Studies in frutescent Lecideaceae. — *Rhodora*, 56-Lamb J. M. 1956. *Compsocladium*, a new genus of lichenized Ascomycetes. — *Lloydia*, 19. Lang E. 1906. Beiträge zur Anatomie der Krustenflechten. — Fünfstücks Beitr. *Wiss. Bot.*, 5. Lange O. L. 1953. Hitze — und Trockenresistenz der Flechten in Beziehung zu ihrer Verbreitung. — *Flora*, 140. Lange dela Camp M. 1933. Kulturversuche mit Flechtenpilze (*Xanthoria parietina*). — *Arch. Microbiol.*, 4. Lazo W. R. 1961 (1960). Growth of green algae with myxomycete plasmodia. — *Amer. Midi. Nat.*, 65. Leibundgut H. 1952. Flechtenrasen als Hindernis für die Ansamung. — *Schweiz; Zeitschr. Forstw.*, 103. Letellier A. 1917. Etüde de quelques gonidies de lichens. — These Inst. Bot. Univ. Genève, sér., 9, 7. Letrouit-Galinou M. A. 1957. Monographie du genre *Laurera*. — *Rev. Bryol. et Lichenol.*, 26. Letrouit-Galinou M. A. 1962. Recherches sur le développement des apothécies du liehen *Lecanora subfuscata* Magn. — *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 109. Letrouit-Galinou M. A. 1966. Recherches sur l'ontogenie et l'anatomie-comparées des apothécies de quelques Discolichens. — *Rev. Bryol. et Lichenol.*, 34. Letrouit-Galinou M. A. 1968. The Apothecia of the Discolichens. — *Bryologist*, 71. Letrouit-Galinou M. A. 1969. Les Algues des Lichens. — *Bull. Soc. Bot. Fr* (Memoires, 1968). Letrouit-Galinou M. A. et D. Ambroise. 1963. Sur l'ascocarpe, les asques et la position systématique des Lichens du g. *Opegrapha* Ach. — *Compt. Rend. Acad. Sei. Paris*, 256.
- Leillaug 1912. Beiträge zur Lichenographie von Thüringen. — *Hedwigia*, 51—52.
- Lettau G. 1937. Monographische Bearbeitung einiger Flechtenfamilien, — *Feddes Report., Spec. nov., Beih.*, 69. Lindau G. 1888. Ueber die Anlage und Entwicklung einiger Flechtenapothecien. — *Flora*, 71. Lindau G. 1895. Lichenologische Untersuchungen. I. Über Wachstum und Anheftungsweise der Rindenflechten. — *Dresden. Lindau G.* 1899. Beiträge zur Kenntnis der Gattung *Gyrophora*. — *Bot. Unters.*, Festschr. Schwendener. Berlin.
- Lindau G. 1913. Die Flechten. — In: Lindau G. *Kryptogamenflora für Anfänger*, 3. Lindau G. 1923. Die Flechten. — In: Lindau G. *Kryptogamenflora für Anfänger*, 3.
- Linkola K., A. Misiorny and G. A. Wachtmeister. 1953. Studies on the chemistry of lichens. IV. Investigation of the lowmolecular carbohydrate constituents of different lichens. — *Acta Chem. Scand.*, 7. Linkola K. 1913. Über die Thallusschuppen bei *Peltigera lepidophora*. — *Ber. Deutsch. Bot. Ges.*, 31. Linkola K. 1922. Über die Isidienbildungen der *Peltigera praetextata* (Flk.) Zopf. — *Ann. Soc. Zool. Bot. Fenn., Vanamo*, 1.
- Linkola K. 1937. Über den Einfluss der menschlichen Haushaltung auf der Verbreitung gewisser Epiphytenflechten in Finnland. — *Sitzungsber. Finnisch. Akad. Wissensch.*
- Linnaeus C. 1737. *Flora Lapponica*. Amsterdam. Linnaeus C. 1753. *Species plantarum*. Stockholm. Linnaeus C. 1767. *Systema Naturae*. Holmiae.
- Llano G. A. 1950. A Monograph of the Lichen family Umbilicariaceae in the Western Hemisphere. — *Off. Naval Res.*, Washington.
- Lohwag H. 1941. Anatomie der Asco- und Basidiomyceten. — In: Linsbauer, *Handbuch der Pflanzenanatomie*, 6. Lühnemann Dr. 1869. Versuch einer genaueren Bestimmung von Cryptogamen, nebst einer neuen systematischen Eintheilung dieser Gewächse. — *Schrad. Journ. Bot.*, 3—4.
- Lund J. W. G. 1955. *Pseudochlorella* nov. nom. — *Österr. Bot. Zeitschr.*, 102.
- Luttrell E. S. 1951. Taxonomy of the Pyrenomycetes. — *Univ. Missouri Stud.*, 24.
- Luttrell E. S. 1953. Development of the ascocarp in *Glonium stellatum*. — *Amer. Journ. Bot.*, 40, 8.

- L y n g e B. 1921. Studies on the Lichen Flora of Norway. — Videnskapsselskap, Skrift., I, Mat.-Nat. Klasse, 7. L y n g e B. 1926. Lichenes from Bear Island (Björnøya) collected by Norwegian and Swedish Expeditions, chiefly by Th. M. Fries during the Swedish Polar Expedition of 1868. — Result. Norské Statsunderst. Spitsberg., 1, 9. L y n g e B. 1928. Lichens from Novaya Zemlya (excl. of Acarospora and Lecanora). — Rep. Scient. Res. Norw. Exped. Nov. Zeml. 1921, 43. L y n g e B. 1931. Lichens collected on the Norwegian Scientific Expedition to Franz Josef Land 1930. — Norg. Svalbard-og Ishavs-Undersök., 38.
- L y n g e B. 1932. Om utbredelsen av endel arktiske lavar. — Sv. Bot. Tidskr., 26. L y n g e B. 1933. On Dufourea and Dactylina three Arctic Lichens. — Norg. Svalbard-og Ishavs-Undersök., Skrift. Svalb. og Ishav., 59. L y n g e B. 1934. Some general results of recent Norwegian research work on Arctic Lichens. — Rhodora, 36.
- L y n g e B. 1938. Lichens from the west and north coasts of Spitsbergen and the north-east Land collected by numerous expeditions. I. Macrolichens. — Skrift. Norské Videnskaps-Akad. Oslo, I. Mat.-Nat. Klasse, 6. L y n g e B. and P. F. S c h o l a n d e r . 1932. Lichens from North East Greenland collected on the Norwegian Scientific Expeditions in 1929 and 1930. — Norg. Svalbard-og Ishavs-Undersök., 41. L y n g e B. and P. F. S c h o l a n d e r . 1937. Lichens from Southeast Greenland collected chiefly by Dr. P. F. Sholander on 1932 during the Norwegian Expedition in the s/s «Polaris». — Norg. Svalbard-og Ishavs-Undersek., 70. Maas G e e s t e r a n u s R. A. 1947. Revision of the Lichens of the Netherlands. I. Parmeliaceae. — Blumea, 6. M a g n e F. 1946. Anatomie et morphologie comparée des asques de quelques Lichens. — Rev. Bryol. et Lichénolog., 15. M a g n u s s o n A. H. 1924. A monograph of the Scandinavian species of the genus Acarospora. — Göteb. Vet.-och Vitterh.-Samhäll. Handl., 28.
- Magnusson A. H. 1926. Studies on boreal Stereocaula. — Göteb. Vet.-och Vitterh.-Samhäll. Handl., 30.
- M a g n u s s o n A. H. 1929. A monograph of the genus Acarospora. — Sv. Vet.-Akad. Handl., 3 ser., 7. Magnusson A. H. 1939. Studies in species of Lecanora mainly the *Aspicilia gibbosa* group. — Sv. Vet.-Akad. Handl., 3 ser., 17. Magnusson A. H. and A. Z a h l b r u c k n e r . 1943—1945. Hawaiian Lichens, I—III. — Ark. Bot., 31A, 1, 6; 32A, 2. M a l i n o w s k i E. 1911. Sur la biologie et l'ecologie des lichens épilithiques. — Bull. Acad. Sei. Cracovie, sér. B, Sei. Nat. M a m e l i E. 1920. Note critiche ad alcune moderne teorie sulla natura del consorzio lichenio. — Atti Ist. Bot. Univ. Pavia, N. S., 17.
- M a r s h a k A., W. S c h a e f e r , S. R a j a g o p a l a n , 1949. Antibacterial activity of d-Utric acid and related compounds on *M. tuberculosis*. — Proc. Soc. Exper. Biol. Medic., 70.
- M a s s a l o n g o A. 1855. Schedulae criticae in lichenes exsiccatas Italiae. Veronae.
- M a t t i c k F. 1951. Wuchs- und Lebensformen, Bestand- und Gesellschaftsbildung der Flechten. — Bot. Jahrb., 75. M a t t i c k F. 1953. Lichenologische Notizen, I. Der Flechten-Koeffizient und seine Bedeutung für Pflanzengeographie. — Ber. Deutsch. Bot. Ges., 66.
- M a t t i c k F. 1954. Lichenologische Notizen, 7. Die Flechten der Tropen. — Ber. Deutsch. Bot. Ges., 67. M c C a l l u m A. B. 1895. On the distribution of assimilated iron compounds other than haemoglobin and haematins in animal and vegetable cells. — Quart. Journ. Microbiol. Sei., 38. Měrka V. 1951. Změny regulačních schopnosti a obsahu gyrophorove kyseliny v odmirajícím lišejníku *Umbilicaria pustulata* (L.) Hoffm. — Spisy Vydav. Přírod. Fak. Masaryk. Univ., 327.
- Meyer G. F. W. 1825. Die Entwicklung, Metamorphose und Fortpflanzung der Flechten. Göttingen. M i c h e l i u s P. A. 1729. JMova plantarum genera juxta Tournefortii methodum disposita. Florentiae., M i l l b a n k J. W., K. A. K e r s h a w . 1969. Nitrogen metabolism in lichens. I. Nitrogen fixation in the cephalodia of *Peltigera aphthosa*. — New Phytol., 68.
- M i l l e r E. V., R. G r e e n e , A. S. C a n c i l l a and C. C u r r a y . 1963. Antimetabolites in lichens. — Proc. Penn. Acad. Sei., 37. M i n k s A. 1878. Die Microgonidium. — Flora, 61.

- Mitchell M. E. 1961. L'elcment eu-océanique dans la floře lichénique du sud-ouest de l'Irlande. — *Revista da Biol.*, 2. M ö l l e r A. 1887. Ueber die Cultur flechtenbildender Ascomyceten ohne Algen. — *Unters. Bot. Inst. Acad. Münster.*
- M ö l l e r A. 1888. Ueber die sogenannten Spermation der Ascomyceten. — *Bot. Zeit.*, 47.
- M ö l l e r A. 1893. Ueber eine Telephoree, welche die Hymenolichenen Cora, Dictyonema und Laudatea bildet. — *Flora*, 77. Moore R. T. and J. H. McAlear. 1960. Fine structure of Mycota. Demonstration of the haustoria of Lichens. — *Mycologia*, 52. M o r e a u F. 1927. Les Lichens. Morphologie, biologie, systématique. — *Encycl. biol.* > 2, Paris.
- M o r e a u F. 1953. Les Champignons. — *Encycl. Mycol.*, 23, Paris. M o r e a u F. et Mme. 1919. Recherches sur les lichens de la famille des Peltigéracées. — *Ann. Sei. Nat. Bot.*, sér. 10, 1. M o r e a u F. et Mme. 1921. Recherches sur les lichens de la famille des Stictacées. — *Ann. Sei. Nat. Bot.*, sér. 9, 3. M o r e a u F. et Mme. 1925. Recherches sur quelques lichens des genres *Parmelia*, *Physcia*, et *Anaptychia*. — *Rév. Gen. Bot.*, 37. M o r e a u F. et Mme. 1926. Les accidents homosymbiotiques de la surface des lichens. — *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 73. M o r e a u F. et Mme. 1932. Recherches sur les Lichens du genre *Dermatocarpon*. — *Rev. Gen. Bot.*, 44.
- M o r e a u F. et Mme. 1937. Bulgarine et pariétine. — *Bull. Soc. Mycol. Fr.*, 53.
- M o r i s o n R. 1699. *Plantarum Historiae Universalis Oxoniensis*. III. Oxford.
- M o r i s s e t E. 1963. Recherches sur le Pyrénomycete *Sporormia leporina* Niessl. (Pléosporale sordarioïde). — *Rév. Gen. Bot.*, 70. M o r u z i C. 1931a. Remarques sur quelques lichens récoltés en Roumanie dans les districts de Neamtz et Bucegi. — *Bull. Sect. Sei. Acad. Roum.*, 14. M o r u z i C. 1931b. Sur la vegetation lichénologique comparée terricole et corticole, des forêts des districts de Neamtz et Bucegi en Roumanie et des forêts des Monts-Dore en France. — 64e Congr. Soc. Sáv., Paris. M o r u z i C. 1932. Etude cytologique de la formation des périthèces chez quelques lichens crustacés. — *Rev. Gen. Bot.*, 517. M o r u z i C. si E. M a n t u 1963. Asociaci epipetrice de licheni din nordul Dobrogei. — *Anal. Univ. Bucur.*, ser., St. Natur. Biol., 38. Moser-Rohrhofer M. 1960. Homologe Geflechte der Flechtenpilze mit orthogonal-trajektorischem Thallusbau. — *Österr. Bot. Zeitschr.*, 107. M o s e r - R o h r h o f e r M. 1965. Der Anteil des Pilzes und der Alge am Aufbau der Gallerte von *Collema*. — *Česká Mykol.*, 19. M o s e r - R o h r h o f e r M. 1966a. Senker, Haustorien, Impressorien und Appressorien. — *Acta Rer. Natur. Mus. Nat. Slov.*, Bratislava, 12. Moser-Rohrhofer M. 1966b. *Maronella laricina* Steiner. — *Acta Rer. Natur. Mus. Nat. Slov.*, Bratislava, 12. Motyka J. 1926. Pflanzenassoziationen des Tatragebirges, VI. Studien über epilithischen Flechtengesellschaften. — *Bull. Intern. Acad. Pol.*, ser. B. Motyka J. 1927. Studia nad nadrzewnymi zespoiami porostów w lasach okolic Grybowa. — *Sylwan*, 14. Motyka J. 1936—1938. *Lichenum generis Usnea studium monographicum. Pars systematica*. Leopoli.
- Motyka J. 1964. Porosty (Lichenes), 4, 2. Warszawa. M o y c h o W., M. Gubański and T. K e d z i o r a . 1960. Tobacco Mosaic Virus (TMV) inhibitors in Lichens. — *Bull. Acad. Polpn. Sei., Ser. Biol.*, 8.
- M u l d e r G. J. 1838. Ueber das Inulin und die Moosstärke. — *Erdm. Journ. Chem.*, 15.
- M ü l l e r J. 1885. Lichenologische Beiträge, XXI. — *Flora*, 68. M ü l l e r S. 1862. Principes de classifications des Lichens et enumeration des Lichens des environs de Geneve. Geneve. M u r t y T. K. and S. S. Subramanian. 1958. Carotene content of *Roccella montagnei*. — *Journ. Sei. Ind. Res.*, 17C. M u r t y T. K. and S. S. Subramanian. 1959a. Carotene from lichens. — *Res. Ind.*, 4.
- M u r t y T. K. and S. S. Subramanian. 1959b. Isolation of carotene from *Roccella montagnei*. — *Journ. Sei. Ind. Res.*, 18B. N a n n f e l d t J. A. 1932. Studien über die Morphologie und Systematik der nichtlichenisierten, inoperculaten Discomyceten. — *Nova Acta Soc. Sei. Ups.*, ser. IV, 8.
- N e e l a k a n t a n S. 1965. Recent developments in the chemistry of lichen substances. — In: *Adv. Frontiers in the Chem. Nat. Prod.*, 7, Delhi. N e u b n e r E. 1893. Beiträge zur Kenntnis der Caliciaceen. — *Flora*, 66.

- Nienburg W. 1908. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte einiger Flechtenapothecien. — *Flora*, 98. Nienburg W. 1917. Über die Beziehungen zwischen den Algen und Hyphen im Flechtenthallus. — *Zeitschr. Bot.*, 9.
- Nienburg W. 1919. Studien zur Biologie der Flechten, I—III. — *Zeitschr. Bot.*, 11.
- Nienburg W. 1926. Anatomie der Flechten. In: K. Linsbauer. *Handbuch der Pflanzenanatomie*, 6, Berlin.
- Nilson-Kajanus B. 1903. Zur Entwicklungsgeschichte, Morphologie und Systematik der Flechten. — *Bot. Not.*
- Nilson-Kajanus B. 1911. Morphologische Flechtenstudien. — *Ark. Bot.*, 10.
- Norman J. M. 1872. Fuligines lichenosae Moriolei. — *Bot. Not. Notaris G., de*, 1846. Frammenti lichenografici di un lavoro inedito. — *Giorn. Bot. Ital.*, 2.
- Nowak J. 1961. Porosty Wyżyny (Jury) Krakowsko-Cze, stochowskiej. — *Monograph. Bot.*, 11, 2.
- Nylander W. 1854. Essai d'une nouvelle classification des Lichens. — *Mém. Soc. Sei. Nat. Cherbourg*, 2.
- Nylander W. 1855. Essai d'une nouvelle classification des Lichens. (2^e Mémoire). — *Mém. Soc. Sei. Nat. Cherbourg*, 3.
- Nylander W. 1858—1860. Synopsis methodica Lichenum omnium hucusque cognitorum. . . I. Parisiis. Nylander W. 1861. Lichenes Scandinaviae sive Prodrömus Lichenographiae Scandinaviae. Helsingforsiae. Nylander W. 1866. Circa novum in studio Lichenum criterium chemicum. — *Flora*, 49.
- Nylander W. 1869. Exemplum cephalodiorum in Sphaerophoro. — *Flora*, 52.
- Nylander W. 1870. Animadversio de theoria gonidiorum algologica. — *Flora*, 53.
- Nylander W. 1878. Cephalodies. *Baillons Dictionnaire de Botanique*, 9.
- Ochsner F. 1928. Studien über die Epiphytenvegetation der Schweiz. — *Jahrb. Naturf.-Ges. St. Gallen*.
- Ott E. 1961. Über den Einfluss von Flechtensäuren auf die Keimung verschiedener Baumarten. — *Schweiz. Zeitschr. Forstw.*, 112.
- Ozenda P. 1963. Lichens. — *Handbuch der Pflanzenanatomie*, 6. Teil 9. Berlin—Nikolassee.
- Palm B. T. 1932. Clavarien und Algen. — *Sv. Bot. Tidskr.*, 26.
- Palmgren A. 1927. Die Einwanderungswege der Flora nach den Alandsinseln. — *Acta Bot. Fenn.*, 11.
- Paulson R. and S. Hastings. 1920. The relation between the alga and fungus of a Lichen. — *Journ. Linn. Soc.*, 44.
- Peat S., W. J. Whelan and J. G. Roberts. 1957. The structure of lichenin. — *Journ. Chem. Soc. Pierce* G. J. 1899. The nature of the association of Alga and Fungus in lichens. — *Proc. Californ. Acad. Sei.*, 3 Ser., Bot., 1.
- Persoon C. H. 1794. Einige Bemerkungen über die Flechten etc. — *Usteri's Ann. Bot.*, 7.
- Zürich. Peveling E. 1968. Die Feinstruktur vegetativer Flechtenthalli nach Untersuchungen mit dem Durchstrahlungs- und Oberflächen-Raster-Elektronenmikroskop. — *Habilitationsschrift der Math.-Nat. Fak. Univ. Münster*.
- Peveling E. 1969a. Elektronenoptische Untersuchungen an Flechten III. Cytologische Differenzierungen der Pilzzellen im Zusammenhang mit ihrer symbiotischen Lebensweise. — *Zeitschr. Pflanzenphysiol.*, 61.
- Peveling E. 1969b. Elektronenoptische Untersuchungen an Flechten IV. Die Feinstruktur einiger Flechten mit Cyanophyceen — *Phycobionten*. — *Protoplasma*, 68.
- Pfaff C. H. 1826. Ueber eine neue eigentümliche Säure in dem isländischen Moose (*Cetraria islandica*). — *Schweigg. Journ. Chem. Phys.*, 47.
- Pfeffer W. 1877. Die Oelkörper der Lebermoose. — *Flora*, 57.
- Platt R. B. and F. P. Amsler. 1955. A basic method for the immediate study of Lichen growth rates and succession. — *Journ. Tennessee Acad. Sei.*, 30.
- Pleššić A. 1949. Beziehungen von Organisationshöhe und Haustorientypus bei Lecanora und anderen JK.rustenflechten. — *Österr. Bot. Zeitschr.*, 96.
- Plessl A. 1963. Über die Beziehungen von Haustorientypus und Organisationshöhe bei Flechten. — *Österr. Bot. Zeitschr.*, HO.
- Podpěra J. 1925. Versuch einer epiontologischen Gliederung des europäischen Waldes. — *Veröffentl. Geobot. Institut. Rubel*, 3.
- Poelt J. 1958. Die lobaten Arten der Flechtengattung Lecanora. (Ach) sensu ampl. in der Holarktis. — *Mitteil. Bot. Staatssaml. München*, 19—20.
- Poelt J. 1959. Eine Basidiolichene in den Hochalpen. — *Planta*, 52.

- P o e l l J. 1962. Die Basidiolichene *Lentaria mucida* in Bayern. — Ber. Bayer. Bot. Gesellsch., 35.
- P o e l l J. 1969. Bestimmungsschlüssel europäischer Flechten. Lehre. P o e l l J. und F. Oberwinkler. 1964. Zur Kenntnis der flechtenbildenden Blatterpilze der Gattung *Omphalina*. — Österr. Bot. Zeitschr., 111. P o e l l J. und H. Wunder. 1967. Über biatorinische und lecanorinische Berandung von Flechtenapothecien untersucht am Beispiel der *Caloplaca ferruginea*—Gruppe. — Bot. Jahrb., 86. Porter L. 1919. On the attachment organs of some common Parmeliae. — Proc. Roy. Irish Acad., 34.
- Pringsheim E.G. 1946. Pure cultures of Algae. London.
- P r i n t z H. 1927. Ghlorophyceen. — In: E n g l e r A. und K. P r a n l l. Die natürlichen Pflanzenfamilien, 3, Leipzig.
- P u y m a l y A., de. 1924. Le *Chlorococcum humicola* (Nag.) Rabenh. — Rev. Algol., 1.
- Q u i s p e l A. 1945. The mutual relations between Algae and Fungi in lichens. — Rec. Trav. Bot. Néerl., 40.
- R a j u s J. 1724. Synopsis methodica Stirpium Britannicarum. London. R a o D. N. and F. Le B l a n c. 1965. A possible role atranorin in the lichen thallus. — Bryologist, 68.
- R ä s ä n e n V. 1943. Das System der Flechten. — Acta Bot. Fenn., 33. R a t h s H. 1938. Experimentelle Untersuchungen mit Flechtengonidien der Familie der Caliciaceen. — Ber. Schweiz. Bot. Ges., 48.
- R e d i n g e r K. 1933. Epigene Cephalodien auf *Opegrapha*. — Arch. Microbiol., 50.
- R e d o n A. 1940. Recherches sur la coloration vitale et la formation des précipités vacuolaires. Morphologie du système vacuolaire des hyphes lichéniques. — Rev. Cytol. Cytophys. Végét., 4. R e e s s M. 1871. Ueber der Flechte *Collema glaucescens* Hoffm. — Monatsber. Acad. Wiss. Berlin. R e i c h e r t J. 1921. Die Pilzflora Aegyptens. — Eine mycogeographische Studie. — Engl. Bot. Jahrb., 56.
- R e i n k e J. 1873. Morphologische Abhandlungen. Untersuchungen über die Morphologie der Vegetationsorgane von *Gunnera*. Leipzig.
- R e i n k e J. 1894. Abhandlungen über Flechten, I, II. — Jahrb. Wiss. Bot., 26. R e i n k e J. 1895. Abhandlungen über Flechten, III, IV. — Jahrb. Wiss. Bot., 28. R e i s i g l H. 1964. Zur Systematik und Ökologie alpiner Boden—Arten. — Österr. Bot. Zeitschr., 111., R i c h a r d O. J. 1883. Etüde sur les substratums des Lichens. — Acta Soc. Linn. Bord., 37.
- R i d d l e L. W. 1910. The North American species of *Stereocaulon*. — Bot. Gaz. R i d d l e y H. N. 1925. Endemic Plants. — Journ. Bot., 63. R i e d l H. 1965. Bemerkungen über *Psathyrella candolleana* (Fr.) Maire. — Österr. Bot. Zeitschr., 112. R i t t e r - S t u d n i c k a H. und O. Klement. 1968. Über Flechtenarten und deren Gesellschaften auf Serpentin in Bosnien. — Österr. Bot. Zeitschr., 115.
- R o b i n s o n H. 1959. Lichen succession in abandoned fields in the Piedmont of North Carolina. — Bryologist, 62. R o n d o n Y. 1963. Vue sur vegetation lichénique de la Grau quaternaire. — Bull. Soc. Linn. Provence, 23. R o q u e s H. 1948. Sur la presence d'un principe antibiotique. — Lecanorine A chez un Lichen du genre *Lecanora* et ses consequences biologiques. — Compt. Rend. Soc. Biol., 142. Rosendahl F. 1907. Vergleichende anatomische Untersuchungen über die braunen Parmelien. — Nova Acta Acad. Leop.-Carol., 87. R y d z a k J. 1961. Investigations on the growth rate of Lichens. — Ann. Univ. M. Curie-Sklodowska, sect. C., 16. Sachs J. 1855. Zur Entwicklungsgeschichte des *Collema bulbosum* Ach. — Bot. Zeit., 13.
- S a l t e r J. H. 1902. Protoplasmic connections in Lichens. — Journ. Bot., 40.
- S a n d s t e d e H. 1932. Cladoniaceae, I. — In: Die Pflanzenareale 6, Karte 51—60.
- S a n d s t e d e H. 1936. Cladoniaceae, II. — In: Die Pflanzenareale, 7, Karte 61—70.
- S a n t e s s o n J. 1967. Chemical studies on lichens. 4. Thin layer chromatography of lichen substances. — Acta Chem. Scand., 21. S a n t e s s o n R. 1945. Notes on the *Cryptotheciaceae*, the most primitive lichens. — Sv. Rot. Tidskr., 39. S a n t e s s o n R. 1949. Lichenes. Svenska växter: text och bild (II). Kryptogamer, Stockholm.

- S a n t e s s o n R. 1952. Follicolous Lichens I. A revision of the taxonomy of the obligately follicolous lichenized fungi. — *Symb. Bot. Ups.*, 12. S c h a e d e A. 1955. Zur sächsischen Flechtenflora insbesondere aus der Familie der Umbilicariaceen. — *Nova Acta Leop.*, Leipzig. S c h a e d e A. 1957. Anomale Erscheinungen an Zweigenden der Cladonia-Arten au» der U. G. Cladina (Nyl.) Vain. — *Decheniana*, HO. S c h a e d e R. 1948. Die pflanzlichen Symbiosen. 2 Aufl., Jena. S c h a e c h t e l i n J. et R. G. Werner. 1926. Developpement et biologie de ΓAbrothallus parmiliarum Smlft. — *Bull. Soc. Mycol. Fr.*, 42.
- S c h a e c h t e l i n J. et R. G. Werner. 1928. Un cas foudroyant de parasymbiose. Le Homostegia Piggotii (Berk, et Br.) Karst., son developpement biologique et physiologique. — *Bull. Soc. Mycol. Fr.*, 44. S c h a e c h t e l i n J. et R. G. Werner. 1935. Bisothecium gyrophorarum (Arn.) J. Schaechtelin et R. G. Werner, nov. comb., parasymbionte de l'Umbilicaria cylindrica Del. — *Bull. Assoc. Philom. Als. Lorr.*, 8. S c h a e r e r L. E. 1823—1842. Lichenum Helveticorum spicilegium. Bernae. S c h a e r e r L. E. 1850. Enumeratio critica Lichenum Europaeorum quos ex nova methodo digerit. . . Bernae. S c h a u e r T. 1965. Ozeanische Flechten in Nordalpenraum. — *Portug. Acta Biol.*, B, 8. S c h i m a n H. 1957. Beiträge zur Lebensgeschichte homoeomerer und heteromerer Cyanophyceen Flechten. — *Österr. Bot. Zeitschr.*, 104. S c h m i d E. 1933. Die Verpilzung aereophiler Luftalgen. Zum Flechtenproblem. — *Flora*, 128.
- S c h m i d d l e W. 1901. Über drei Algengenera. — *Ber. Deutsch. Bot. Ges.*, 19. S c h n e i d e r A. 1897. A Text-Book of General Lichenology. Binghampton, N. Y. S c h o l a n d e r P. F. 1934. On the apothecia in the liehen Family Umbilicariaceae. — *Nyt. Magaz. Naturvid.*, 75. S c h r e b e r C. D. 1791. Lichens. — In: C. L i n n a e u s. *Genera Plantarum*, 2, ed. 8. Frankfurt a/M.
- S c h r ö t e r C. 1913. Genetische Pflanzengeographie. — *Handwörterb. Naturwiss.*, 4. S c h u b e r t R. und O. Klement. 1961. Die Flechtenvegetation des Brocken-Blockmeeres. — *Arch. Natursch. Landschaftsforsch.*, 1. S c h u l t e F. 1904. Zur Anatomie der Flechtengattung Usnea. — *Beih. Bot. Centralbl.*, 18. S c h w e n d e n e r S. 1860. Untersuchungen über den Flechtenthallus. — *Beitr. Wiss. Bot. Naegeli*, 2. S c h w e n d e n e r S. 1863. Untersuchungen über den Flechtenthallus. II. Laub- und Gallertflechten. — *Beitr. Wiss. Bot. Naegeli*, 3. S c h w e n d e n e r S. 1867a. Ueber der Natur der Flechten. — *Verh. Schweiz Naturf. Ges. Rheinfelden*, 51.
- Schwendener S. 1867h. Ueber den Bau des jFlechtenthallus. — *Verh. Schweiz. Naturf. Ges. Aarau*.
- S c h w e n d e n e r S. 1868. Ueber die Beziehung" zwischen Algen und Flechtengoni-dien. — *Bot. Zeit.*
- S c h w e n d e n e r S. 1869. Die Algentypen der Flechtengonidien. Basel.
- S c h w e n d e n e r S. 1873. Die Flechten als Parasiten der Algen. — *Verh. Schweiz. Naturf. Ges. Basel.*, 5.
- S c h w e n d e n e r S. 1874. Das mechanische Princip im anatomischen Bau der Monocotylen. Leipzig.
- S c o t t G. D. 1959. Observations on spore discharge and germination in Peltigera praetextata. — *Lichenologist*, 1.
- S c o l l G. D. 1964. Studies of the Liehen symbiosis. 2. Ascospore germination in the genus Peltigera. — *Zeitschr. Allgem. Mrcrobiol.*, 4.
- S e n f t E. 1916. Beitrag zur Anatomie und zur Chemismus der Flechte Chrysothrix noli-tangere Mont. — *Ber. Deutsch. Bot. Ges.*, 34.
- S e r n a n d e r R. 1901. Om de buskartade lafvarnes hapterer. — *Bot. Not.*
- S e r n a n d e r R. 1907. Om några former for art-och varietetsbildning hos lafvarna. — *Sv. Bot. Tidskr.*, 1.
- S e r n a n d e r - D u R i e t z G. 1923. Parmelia acetabulum (Neck.) Dub. i Skandinavien. — *Sv. Bot. TidSür.*, 17.
- S e r n a n d e r - D u R i e t z G. 1926. Parmelia tiliacea, en kustlav och marin Inlandsrelikt i Skandinavien. — *Sv. Bot. Tidskr.*, 20.
- S e r v i t M. 1954. Československé lišejníki čeledi Verrucariaceae. Lichenes familiae Verrucariacearum. Praga.
- S h i b a t a S. 1958. Especial compounds of lichens. — In: W. R u l a n d. *Handbuch der Pflanzphysiologie*, X. Berlin.

- S h i b a t a S. 1963. Lichen substances. — In: L i n s k e n s H. F. and F r a c e y M. V. (eds.). Modern methods of plant analysis, 6. Berlin.
- S h i b a t a S. 1965. Biogenetical and chemotaxonomical aspects of lichen substances. — In: Beiträge zur Biochemie und Physiologie von Naturstoffen. Festschrift Kurt Mothes zum 65. Geburtstag, Jena. S h i b a t a S. and H. Gh. Chiang. 1965. The structures of cryptochlorophaeic acid and merochlorophaeic acid. — Phytochemistry, 4. S h i b a t a S., T. Furuya and H. I i z u k a. 1965. Gasliquid chromatography of lichens substances I. Studies on zeorin. — Chem. Pharm. Bull. (Tokyo), 13.
- S m i t h A. L. 1921. Lichens. Cambridge. S m i t h A. L. 1926. Cryptotheciaceae. A family of primitive lichens. — Trans. Brit. Mycol. Soc., 9. S m i t h D. C. 1961. The physiology of *Peltigera polydactyla* (Neck.) Hoffm. — Lichenologist, 1, 5. S m i t h D. C. 1969. The movement of carbohydrate from alga to fungus in lichens. — Bull. Soc. Bot. Fr. (Mémoires, 1968). S p e e r s c h n e i d e r J. 1853. Zur Entwicklungsgeschichte der *Hagenia ciliaris*. — Bot. Zeit., 11. S t a h e l G. 1911. Stickstoffbildung durch Pilze bei gleichzeitiger Ernährung mit gebundenem Stickstoff. — Jahrb. Wiss. Bot., 49.
- S t a h l E. 1877. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Flechten, 1, 2. Leipzig.
- S t a h l E. 1904. Die Schutzmittel der Flechten gegen Tierfrass. — Festschr. 70. Geburst. E. Haeckel. Jena. S t a h l e c k e r E. 1906. Untersuchungen über Thallusbau und Thallusbildung in ihren Beziehungen zum Substrat bei siliciseden Krustenflechten. — Fünfstück Beitr. wiss. Bot., 4.
- S t a l f e l t M. G. 1939. Das Gasaustausch der Flechten. — Planta, 29.
- S t e i f e n H. 1937. Das pontische Florenelement in Ostpreussen. Schriften Phys. — Oekon. Ges. Königsberg, 69. S t e i n e r J. 1881. *Verrucaria calciseda*, *Petractis exanthematica*, ein Beitrag zur Kenntnis des Baues und der Entwicklung der Krustenflechten. — Programm Staatsobergymn...Klagenfurt, 31. S t e i n e r J. 1901. Über die Function und den systematischen Wert der Pycnoconidien der Flechten. — Festschr. Feier 200-jähr. Best. and. Staatsgymn. VIII Bez. Wiens. S t e i n e r M. 1957. *Maronella laricina* n. gen. n. sp. (Acarosporaceae), eine neue Flechte aus Tirol. — Österr. Bot. Zeitschr., 106. S t e v e n s R. B. 1941. Morphology and ontogeny of *Dermatocarpon aquaticum*. — Amer. Journ. Bot., 28.
- S t i r t o n J. 1876. Lichenes. In: On the Fauna and Flora of the West. Scotland. Glasgow. S t i r t o n J. 1878. Lichens growing on living leaves from the Amazonas. — Proč. Philos. Soc. Glasgow, 10. S t i z e n b e r g e r E. 1862. Beitrag zur Flechtensystematik. — Ber. Thätigkeit St. Gall. Naturwiss. Ges. (1861). S t o l í A., A. B r a c k und J. R e n z. 1947. Die antibakterielle Wirkung der Usninsäure auf Mycobakterien und andere Mikroorganismen. — Experimentia, 3.
- S t o l l A., J. R e n z und A. Brack. 1947. Antibiotica aus Flechten. — Experimentia, 3.
- ^ t r a t o C. 1921. Über Wachstum und Regeneration des Thallus von *Peltigera canina*. — Hedwigia, 63.
- S t u r g i s W. C. 1890. On the carpologic structure and development of the Collema-ceae and allied groups. — Proc. Amer. Acad. Arts Sei., 25.
- S u b r a m a n i a n S. S. and S. Ramakrishnan. 1964. Amino-acids of *Peltigera canina*. — Current Sei., 33.
- S u l m a T. 1938. O rozmieszczeniu niektórych oceanicznych i kilku innych porostów w Polsce i Rumunu. — Acta Soc. Bot. Poloniae, 15.
- S u z a J. 1923. Nový zástupce arktické vegetace lišejníkové na Vysokých Tatrách. (*Nephroma expallidum* Nyl.). — Časop. Mor. Musea Zemsk., 21.
- S u z a J. 1925. Nástin zeměpisného rozšíření lišejníků na Moravě vzhledem k poměrům Evropským. Srovnávací studie fytogeografická. — Spisy vyd. Přírodov. Fakult. Masar. Univ., 55.
- S u z a J. 1933. Oceanische Züge in der epiphytischen Flechtenflora der Ost-Karpaten (ČSR) bzw. Mitteleuropas. — Věstn. Král. České Spol. Nauk.

- S u z a J. 1936. Das arktische Element als Glacialrelikt in der Flechtenflora der alpinen Vegetationstufe der West-Karpaten (ČSR) bzw. Mitteleuropa. — Věstn. Kral. České Spol. Nauk. S u z a J. 1937. Einige wichtige Flechtenarten der Hochmoore in Böhmischem Massiv und in den Westkarpathen. Ein Beitrag zur Analyse des cirkumborealen Florenelementes in Mitteleuropa. — Věstn. Kral. České Spol. Nauk. S u z a J. 1944. K lichenologickému rázu středoevropských vřesovin, především xerothermních obvodů. — Věstn. Kral. České Spol. Nauk. S u z a J. 1948. *Parmelia incurva* v lišejníkové flóře Střední Evropy. — Věstn. Kral. České Spol. Nauk. S u z a J. 1950. Další příspěvky k povaze ozeanského elementu v lišejníkové flóře Střední Evropy (*Parmelia Mougeotii* a *Buellia canescens*). — Věstn. Kral. české Spol. Nauk. S w i n s c o w T. D. V. 1968. Pyrenocarpous Lichens. 13. Fresh-water species of *Verucaria* in the British Isles. — Lichenologist, 4. S z y m k i e w i c z D. 1934. Une contribution statistique à la géographie floristique. — Acta Soč. Bot. Polon., 11.
- T a v e l J. 1892. Vergleichende Morphologie der Pilze. Jena. Thomas E. A. 1936. Die Spezifität des *Parietins* als Flechtenstoff. — Ber. Schweiz. Bot. Ges., 45. Thomas E. A. 1939. Über die Biologie von Flechtenbildern. — Beitr. Kryptogamfl. Schweiz, 9. Thomson J.W. 1948. Experiments upon the regeneration of certain species of *Peltigera* and their relationship to the taxonomy of this genus. — Bull. Torrey Bot. Club., 75. T h w a i t e s G. H. K. 1849. On the gonidia of Lichens. — Ann. Mag. Nat. Hist., Ser. 2, 3. T i c h ý V. 1955a. O fungistatických vlastnostech lišejníku *Parmelia furfuracea* (L.) Ach. — Přírodov. Sbor. Ostravsk. Kraje, 14. T i c h ý V. 1955b. Podíl kyseliny usninové na fungistatických vlastnostech lišejníku *Usnea hirta* Hoffm. — Spisy Vydav. Přírodov. Fak. Masar. Univ., 364. T i c h ý V. a V. Rypáček. 1952. O fungistatickém účinku lišejníkových kyselin druhu *Parmelia physodes* (L.) Ach. — Spisy Vydav. Přírodov. Fak. Masar. Univ., 335.
- T o b l e r F. 1909. Das physiologische Gleichgewicht von Pilz und Alge in den Flechten. — Ber. Deutsch. Bot. Ges., 27. T o b l e r F. 1911. Zur Biologie von Flechten und Flechtenpilzen. — Ber. Deutsch. Bot. Ges., 29.
- T o b l e r F. 1925. Biologie der Flechten. Berlin. T o b l e r F. 1931. Der Fall von *Chiodecton sanguineum* (Sw.) Wainio. Ein Beitrag zur Stoffwechselphysiologie der Flechten. — Ber. Deutsch. Bot. Ges., 49.
- T o b l e r F. 1934. Die Flechten. Eine Einführung in ihre allgemeine Kenntnis. Jena. T o b l e r F. 1937a. Entwicklungsgeschichtliche Lage der Basidiomycetenflechten. — Ber. Deutsch. Bot. Ges., 55. T o b l e r F. 1937b. Über den Bau der Hymenolichenen und eine Neue zu ihnen gehörende Gattung. — Flora, 131. T o b l e r F. 1954. Flechtenähnliche Symbiose einer Polyporacee mit Algen. — Ber. Deutsch. Bot. Ges., 67. T o b o l e w s k i Z. 1958. Porosty Pienin. — Pozn. Tow. Przyjac. Nauk., wydz. mat.-przr. — Práce Kom. Biol., 17. T o m a s e l l i R. 1950. Appunti sulla sistematica e distribuzione geographica dei Basidiolicheni. — Arch. Bot., ser. 3, 26.
- T o m a s e l l i R. 1954. Nuovo appunti sulla distribuzione geographica dei Basidiolicheni. — Atti Ist. Bot. Lab. Crittog. Univ. di Pavia, ser. 5, 10.
- T o u r n e f o r t J. P., de. 1700. Institutiones Rei Herbariae. Paris.
- T r e b o u x O. 1912. Die freilebende Alge und die Gonidie *Cystococcus humicola* in bezug auf die Flechtensymbiose. — Ber. Deutsch. Bot. Ges., 30. T r e u b M. 1873. Lichenencultur. — Bot. Zeit., 31. T s c h e r m a k E. 1941. Untersuchungen über die Beziehungen von Pilz und Alge in Flechtenthallus. — Österr. Bot. Zeitschr., 90. T s c h e r m a k E. 1943. Weitere Untersuchungen zur Frage des Zusammenlebens von Pilz und Alge in den Flechten. — Österr. Bot. Zeitschr., 92.
- T s c h e r m a k - W o e s s E. 1953. Die Entwicklungsgeschichte von *Leptosira thrombii* nov. sp., der Gonidie von *Thrombium epigaeum*. — Österr. Bot. Zeitschr., 100.
- T s c h e r m a k - W o e s s E. 1964. Die systematische Zugehörigkeit der Gonidien von *Maronella laricina* Steiner. — Österr. Bot. Zeitschr., 111.

- Tuckerman E. 1882. A Synopsis of the North American Lichens. I. Boston.
- Tulasne L. R. 1851. Note sur l'appareil reproducteur dans les Lichens et les Champignons. — Compt. Rend., 32.
- Vainio E. A. 1880. *Tatkimus Cladonietin Phylogenetillisesta*. Inaug. Diss. Helsingfors.
- Vainio E. A. 1887, 1894, 1897. *Monographie Cladoniarum universalis*. I, II, III. — Acta Soc. Fauna Fl. Fenn., 4, 10, 14.
- Vainio E. A. 1890. Etude sur la classification naturelle et la morphologie des Lichens du Brasil. — Acta Soc. Fauna Fl. Fenn., 7.
- Vainio E. 1899. Lichenes in Caucaso et in peninsula taurica annis 1884—1885-ab H. Lojka et M. a Dechy collecti. — Természetr. Füzetek, 22.
- Vainio E. 1921. *Lichenographia Fennica*. I. Pyrenolichenes iisque proximi Pyrenomyces et Lichenes imperfecti. — Acta Soc. Fauna Fl. Fenn., 49.
- Ventenat E. P. 1794. *Tableau du regne vegetal*, 2, Paris.
- Verseghy K. 1961. *A Graphis scripta* Ach. (Lichenes) gonidiumara vonatkozó vizsgálatok. — Bot. Közlem., 49.
- Vězda A. 1969. *Leucocarpia* gen. nov., eine neue Gattung der Flechtenfamilie Verucariaceae. — Herzogia, 1.
- Virtanen O. E., H. Virtanen and A. E. Kortekangas. 1954. The antibiotic activity of some amino compound derivatives of 1-Usnic acid (II). — Suomen Kemistilehti, 27.
- Vischer W. 1945. Heterokonten aus alpinen Böden, speziell dem Schweizerischen Nationalpark. — *Ergebn. Wiss. Untersuch. Schweiz. Nat. Parks*, 1.
- Vischer W. 1953. Mutationen bei der Algengattung *Diplosphaera* Bial — *Dreiz. Jahresb. Schweiz. Ges. Vererbungsf. Arch. Jul. Klaus. Stift.*, 28.
- Vischer W. 1960. Reproduktion und systematische Stellung einiger Rinden- und Bodenalgeln. — *Schweiz. Zeitschr. Hydrol.*, 22, 1.
- Wachtmeister C. A. 1956. Identification of lichen acids by paper chromatography. — *Bot. Not.*, 109.
- Wachtmeister C. A. 1958a. Studies on the chemistry of lichens. XI. Structure of picrolichenic acid. — *Acta Chem. Scand.*, 12.
- Wachtmeister C. A. 1958b. Studies on the chemistry of lichens. — *Sv. Bot. Tidskr.*, 70.
- Wachtmeister C. A. 1959. Flechtensäuren. — In: H. F. Linsken's *Papierchromatographie in der Botanik*. 2 Aufl., Berlin.
- Wallert K. 1931. Beiträge zur Symbiose von Hyphen und Gonidien in Lichenthallus. — *Bot. Arch.*, 33.
- Wallroth F. W. 1825—1827. *Naturgeschichte der Flechten*. I—II. — Frankfurt a/M.
- Wallroth F. W. 1831. *Flora Cryptogamica Germaniae*. 2. Norimbergae.
- Wangerin W. 1932. Florenelemente und Arealtypen. (Beiträge zur Arealgeographie der deutschen Flora). — *Beih. Bot. Centralbl.*, 39, Erg.-Bd.
- Waren H. 1920. Reinkulturen von Flechtengonidien. — *Öfvers. Finsk. Vetensk. Soc. Forhandl.*, 61, A.
- Watson W. 1912. The classification of Lichens, I. — *New Phytol.*, 11.
- Watson W. 1929. The classification of Lichens, II. — *New Phytol.*, 28.
- Weber W. A. 1966. Lichenology and bryology in the Galapagos Islands with check list of the lichens and bryophytes thus far reported. — In: Bowman R. *The Galapagos*. — *Proč. Galáp. Intern. Sei. Proj. Univ. Calif. Press*.
- Weber W. A. 1968a. A taxonomic revision of *Acarospora* subgenus *Xanthothallia*. — *Lichenologist*, 4, 1.
- Weber W. A. 1968b. Environmental modification in crustose lichens. II. Fruticose growth forms in *Aspicilia*. — *Aquilo*, ser. Botanica, 6.
- Wehmer C. 1891. Entstehung und physiologische Bedeutung der Oxalsäure im Stoffwechsel einiger Pilze. — *Bot. Zeit.*, 49.
- Werner R. G. 1925. *Xanthoria parietina*. Lichen, son champignon en culture "pure". — *Bull. Soc. Mycol. Fr.*, 41.
- Werner R. G. 1927. *Recherches biologiques et expérimentales sur les Ascomycetes des Lichens*. These, Paris.
- Werner R. G. 1928. Etude biologique et physiologique du *Celidium stictarum* (DNot.) Tul. — *Bull. Soc. Mycol. Fr.*, 44.
- Werner R. G. 1928—1929. Nouvelle contribution à la flore cryptogamique de l'Alsace. La Parasymbiose. — *Bull. Assoc. Philom. Als. Lorr.*, 7.
- Werner R. G. 1931. Histoire de la Synthèse lichénique. — *Mém. Soc. Sei. Nat. Maroc.*, 27.
- Werner R. G. 1935. Etude d'un nouveau cas pathologique de parasymbiose combinée avec du parasitisme et de la pseudoparasymbiose. — *Bull. Soc. Mycol. Fr.*, 51.

- Werner R. G. 1937a. Cryptogamie et phytogéographie. — Compt. Rend. Acad. Sci., 205.
- Werner R. G. 1937b. Essai d'une syntese phytogéographique dès Cryptogames en montagne marocaine d'après nos connaissances actuelles. — Bull. Soc. Sei. Nat. Maroc., 17.
- Werner R. G. 1939. Aperçu phytogéographique sur la flore cryptogamique méditerranéenne de l'Afrique du Nord. L'endémisme et les caractères propres au Maroc, à l'Algérie et à la Tunisie. — 4-me Congr. Fed. Soç. Sáv. Afr. Nord. I.
- Werner R. G. 1941—1942. Prodrome pour une phytogéographie des Lichens, I—II. — Bull. Soc. Sei. Natur. Maroc., 21, 22.
- Werner R. G. 1949. Les origines de la flore lichénique de l'Algérie d'après nos connaissances actuelles. — Soc. Hist. Nat. Afr. Nord, 11.
- Werner R. G. 1951a. Element bryologique et lichénologique dît «océanique» en Tunisie. — Congr. Ass. Franc. Avanc. Sei., 70.
- Werner R. G. 1951b. Les origines de la flore lichénique de la Tunisie d'après nos connaissances actuelles. — Rev. Bryol. et Lichénol., 20.
- Werner R. G. 1953. Étude de la migration de quelques lichens. — Bull. Soc. Sei. Nancy, 14.
- Werner R. G. 1965. Une union singulière dans le Monde vegetal. — Bull. Acad. Soc. Lorr. Sei., 5.
- Werner R. G. 1969. Coup d'oeil sur les diverses espèces des symbioses chez les Lichens. — Bull. Soc. Bot. Fr. (Mémoires, 1968).
- Wester D. A. 1909. Studien über das Chitin. — Arch. Pharm., 247.
- Wiggers F. H. 1780. Primitiae Florae Holsaticae. Kiliae.
- Willmanns O. 1958. Zur standörtlichen Parallelisierung von Epiphyten- und Waldgesellschaften. — Beitr. Naturk. Forsch. Südwestdeutschl., 17.
- Willmanns O. 1962. Rindenbewohnende Epiphytengemeinschaften in Südwestdeutschland. — Beitr. Naturk. Forsch. Südwestdeutschl., 21.
- Willmanns O. 1966. Die Flechten- und Moosvegetation des Spitzbergs. — Der Spitzberg bei Tübingen, 3.
- Willmanns O. und H. Bibinger. 1966. Methoden der Kartierung kleinflächiger Kryptogamengemeinschaften. — Bot. Jahrb., 85.
- Winter G. 1876. Über die Gattung Sphaeromphale und Verwandte. Ein Beitrag zur Anatomie der Krustenflechten. — Pringsh. Jahrb. Wiss. Bot., 10.
- Winter G. 1877. Lichenologische Notizen. II. Flechtenparasiten. — Flora, 60v.
- Winterstein E. 1893. Zur Kenntnis der Pilzcellulose. — Ber. Deutsch. Bot. Ges., 11.
- Wirth V. 1968. Soziologie, Standortsökologie und Areal des *Lobaria pulmonaria* in Südschwarzwald. — Bot. Jahrb., 87.
- Wirth V. 1969. Neue und wenig beachtete Silikatflechten-Gemeinschaften Mitteleuropas. — Herzogia, 1.
- Wisselingsh C., van. 1898. Mikroskopische Untersuchungen über Zellwände der Fungi. — Pringsh. Jahrb. Wiss. Bot., 31.
- Wright E. P. 1881. On *Blodgettia confervoides* of Harvey forming a new genus and species of Fungi. — Transact. R. Irish Acad., 28.
- Wynne M. J. 1969. Life history and systematic studies of some Pacific North American Phaeophyceae (brown algae). — Univ. California Publ. Bot., 50.
- Zabka G. G. and W. R. Lazo. 1962. Reciprocal transfer of materials between algal cells and myxomycete plasmodia in intimate association. — Amer. Journ. Bot., 49.
- Zahlbruckner A. 1907. Lichenes (Spezieller Teil.). — In: Engler A. und K. Prantl. Die natürlichen Pflanzenfamilien, 1, Leipzig.
- Zahlbruckner A. 1922—1940. Catalogue Lichenum Universalis, 1—10. Leipzig.
- Zahlbruckner A. 1926. Lichenes (Spezieller Teil.) In: Engler A. und K. Prantl. Die natürlichen Pflanzenfamilien, 2 Aufl., 8, Leipzig.
- Zahlbruckner A. 1928. Neue und ungenügend beschriebene javanische Flechten. — Ann. Crypt. Exot., 1, Paris.
- Zeidler J. 1954. Untersuchungen über die Morphologie, Entwicklungsgeschichte und Systematik von Flechtengonidien. — Österr. Bot. Zeitschr., 101.
- Ziegenspeck H. 1926. Sichelmechanismen von Askomyzeten. — Bot. Arch., 13.
- Zielińska J. 1967. Porosty puszczy Kampinoskiej. — Monograph. Bot., 24. Warszawa.
- Zoog H. 1943. Untersuchungen über die Gattung *Hysteroglyphium Corda* insbesondere über *Hysteroglyphium fraxini* (Pers.) de Not. — Phytopath. Zeitschr., 14.
- Zoog H. 1944. Zur Systematik einiger Pilze inklusive Flechtenpilze mit langgestreckten Fruchtkörpern. — Ber. Schweiz. Bot. Ges., 54.

- Zopf W. 1897. Über Nebensymbiose (Parasymbiose). — *Ber. Deutsch. Bot. Ges.*, 15.
- Zopf W. 1903. Vergleichende Untersuchungen über Flechten in Bezug auf ihre Stoffwechselprodukte. — *Beih. Bot. Centralbl.*, 14.
- Zopf W. 1904. Zur Kenntnis der Flechtenstoffe. — *Liebig's Ann. Chemie*, 336.
- Zopf W. 1905a. Vielkernigkeit grosser Flechtensporen. — *Ber. Deutsch. Bot. Ges.*, 23.
- Zopf W. 1905b. Biologische und morphologische Beobachtungen an Flechten. I. Über *Pseudevernia olivetorina* Zopf. — *Ber. Deutsch. Bot. Ges.*, 23.
- Zopf W. 1907. Die Flechtenstoffe in chemischer, botanischer, pharmakologischer und technischer Beziehung. Jena.
- Zukal H. 1884. Flechtenstudien. — *Denkschr. Acad. Wiss., Math. — Naturw. KL, Wien.*, 68.
- Zukal H. 1886. Ueber das Vorkommen von Reservestoffbehältern bei Kalkflechten. — *Bot. Zeit.*, 44.
- Zukal H. 1891. Halflechten. — *Flora*, 74.
- Zukal H. 1895. Morphologische und biologische Untersuchungen über die Flechten. — *Sitzungsber. Akad. Wiss., Math.-Naturw. KL, Wien.*, 104.
- Zukal H. 1896. Morphologische und biologische Untersuchungen über die Flechten. — *Sitzungsber. Akad. Wiss., Naturw. KL, Wien.*, 105.

О Г Л А В Л Е Н И Е

	Стр.
П р е д и с л о в и е	3
Общая характеристика лишайников	4
Компоненты лишайников	11
Гриб лишайников (микобионт).....	—
Гифы.....	—
Пигменты	13
Жировые клетки	15
Двигающие гифы	16
Плектенхимы	18
Водоросли лишайников (фикобионт).....	20•
Таблица I для определения отделов водорослей, представители которых встречаются в слоевище лишайников	21
Таблица II для определения родов синезеленых водорослей, виды которых известны как фикобионты лишайников	22
Таблица III для определения зеленых водорослей, виды которых известны как фикобионты лишайников	25
Гимениальные и эпителлиальные водоросли	34
Взаимоотношения компонентов лишайника	36•
Гаустории	45
Гаусториальные нити и зенкеры.....	46
Импрессории	—
Аппрессории	47
Абсорбционные, поражающие и обволакивающие гифы	—
Морфология и анатомия вегетативных органов лишайников	51
Типы слоевищ и их особенности	—
Слоевище накипных лишайников	53
Эпигенные лишайники	—
Гониоцистальный тип слоевища.....	54
Лепрозный и пыlistый типы слоевищ.....	56
Зонированное слоевище	58
Эгагропильное слоевище.....	63
Пластинчатое слоевище	64
Ареолированное слоевище	65
Слоевище лишайников, развивающихся внутри субстрата	69
Эндотлеодные лишайники	70
Эндолитные лишайники	72
Особенности ризоидной зоны накипных лишайников.....	75
Слоевище листоватых лишайников	76
Слоевище кустистых лишайников.....	82
Слоевище слизистых лишайников.....	89
Коровой слой.....	94
Механические плектенхимы корового слоя	98
Выросты корового слоя.....	99
Органы прикрепления	100
Зона водорослей (альгальная зона)	104
Сердцевинный слой	106
Цефалодии	116
Парасимбиоз	124

	Стр.
Размножение лишайников	128
Половое размножение	—
Апотеции, их типы и строение.....	134
Перитеции	140
Парафизы	144
Сумки	—
Споры	148
Онтогенез плодовых тел.....	153
Прорастание спор и развитие слоевища.....	156
Бесполое размножение	159
Пикнидии	—
Пикноконидии	164
Стилоспоры.....	165
Конидии	—
Вегетативное размножение	167
Соредии	—
Сорали	172
Изидии.....	174
Таксономическое значение соредий и изидий.....	179
Туберкули	180
Почки	—
Оидии	182
Фрагментация	—
Отводки	183
Систематическое положение лишайников и основные направления их эволюции	185
Химические особенности лишайников.....	209
Распространение лишайников	226
Ареалы	230
Реликты	232
Эндемики (эндемы)	234
Дизъюнкция ареалов.....	235
Элементы флоры	238
Статистико-флористические методы	245
Сбор и обработка лишайников	248
Таблица для определения семейств лишайников флоры СССР	252
Л и т е р а т у р а	256

Определитель лишайников СССР

Вып. 2

Альфред Николаевич Окснер

**МОРФОЛОГИЯ, СИСТЕМАТИКА И ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ
РАСПРОСТРАНЕНИЕ**

*Утверждено к печати Научным советом
«Биологические основы рационального использования,
преобразования и охраны растительного жира»*

Редактор издательства С. Д. В и х р е в

Художник Д. С. Данилов

Технический редактор М. Н. К о н д р а т ь е в а

Корректоры Г. А. Мошкина и А. Х. Салтанаева

Сдано в набор 10/X 1973 г. Подписано к печати 19/11 1974 г.
Формат бумаги 70x1081/16- Бумага № 2. Печ. л. 17³/₄+
+1 вкл. (1/в печ. п.) = 25,02 усл. печ. л. Уч.-изд. л. 33.52.
Изд. J* 4733. Тип. аак. № 645. М-08098. Тираж 2100.
Цена 2 р. 60 к.

Ленинградское отделение издательства «Наука»
199164, Ленинград, В-164, Менделеевская линия, д. 1.

1-я тип. издательства «Наука»
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, д. 12