

УДК 582.29

О ТАКСОНОМИЧЕСКОМ РАЗНООБРАЗИИ КУСТИСТЫХ ЛИШАЙНИКОВ

Нотов А.А.

ФГБОУ ВПО «Тверской государственный университет», Тверь, e-mail: anotov@mail.ru

Проведен таксономический анализ кустистых и близких к ним биоморф у лишайников. Выявлена их встречаемость в разных таксонах современной системы лишайников. Достаточно широкое распространение кустистые и близкие к ним биоморфы получили в порядках Lecanorales, Teloschistales, Lichinales, Arthoniales. Выявлены основные признаки, характеризующие структурное разнообразие кустистых форм. В различных таксонах кустистые варианты возникали параллельно на разной структурной основе.

Ключевые слова: лишайники, кустистые лишайники, жизненные формы, биоморфология, таксономическое разнообразие

THE TAXONOMIC DIVERSITY OF FRUTICOSE LICHENS

Notov A.A.

Tver State University, Tver, e-mail: anotov@mail.ru

A taxonomical analysis of fruticose and similar growth forms in lichens was made. Found their occurrence in different taxa of the modern system of lichens. The wide spread fruticose and similar growth forms received the order Lecanorales, Teloschistales, Lichinales, Arthoniales. The main characteristics of the structural diversity were identified. In various taxa fruticose variants arose concurrently on different structural basis.

Keywords: lichens, fruticose lichens, life form, biomorphology, taxonomic diversity

Кустистые лишайники характеризуются значительным морфологическим разнообразием и представлены в разных систематических группах [1, 2, 4, 5, 7, 8]. Изучение этой группы биоморф имеет особое значение для понимания основных направлений эволюции лишайников [4, 8]. Все это повышает актуальность специального фронтального анализа кустистых и близких к ним форм в разных таксонах лишайников. Такой анализ стал целью данной работы.

Материалы и методы исследования

Морфология разных видов изучена на материале гербария лишайников Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (LE). Использованы таксономические обзоры, работы по филогении разных групп лишайников, флористические сводки по тропическим регионам [см. 8]. Изучены фотоматериалы, представленные в наиболее крупных интернет-ресурсах (EOL; Enlichenment; Pictures of tropical lichens; Sharnoff photos и др.). За основу взята система, приведенная в 10 издании «Dictionary of the Fungi» [6]. Номенклатура таксонов дана по Index Fungorum. Проанализировано распространение не только кустистой форм, но и близких к ней биоморф во всех группах современной системы лишайников. Рассмотрены также формы с тенденций к формированию ортотропных и разветвленных структур.

Результаты исследования и их обсуждение

Вместе с кустистыми формами целесообразно анализировать и близкие к ним биоморфы. Среди них нередко выделяют неявнокустистые и карликово-кустистые [1, 2, 5]. Близки к кустистым борадавчато- или чешуйчато-кустистые и листовато-кусти-

стые. В более детальных общих классификациях жизненных форм наиболее значимым биоморфологическим признаком считают обычно характер расположения слоевища (эндогенное, эпигенное) [1, 2, 5]. Типичные кустистые формы встречаются только среди эпигенных лишайников. Следующее подразделение связано с оценкой способности к ортотропному росту, учитывается также ориентация в пространстве и степень разветвленности [1, 2, 4, 5]. Однако выделяемые при этом группы представляют разнообразие кустистых и близких к ним форм не полно.

При анализе структурного разнообразия кустистых и близких к ним форм в разных таксонах лишайников, на наш взгляд, необходимо учитывать большее число признаков. Определяющее значение имеют характеристики, связанные с особенностями структурной дифференциации слоевища. Следует учитывать наличие или отсутствие горизонтальной и вертикальной подсистем, структуру элементарных осей, наличие или отсутствие их дифференциации по продолжительности роста и функциям, строение латеральных образований. Ниже отмечены основные признаки с учетом возможных вариантов их проявления:

1) выраженность кустистой биоморфы (неявнокустистые, карликово-кустистые, кустистые);

2) степень разветвленности слоевища (слабоветвящиеся, сильноразветвленные);

3) структура осей (радиально-кустистые, уплощенно-кустистые, листовато-кустистые, с плотными и полыми осями);

4) наличие или отсутствие вертикальной и горизонтальной подсистем;

5) наличие латеральных структур и их тип (филлокладии, филлокладииодные веточки, фибриллы, цефалодии и т.д.);

6) положение в пространстве (ортотропные, повисающие, стелющиеся);

7) прикрепленность к субстрату (прикрепленные, свободноживущие).

Многие из этих признаков могут комбинироваться относительно независимо [8].

В новом варианте системы лишайники и близкие к ним грибы отнесены к 5 классам Ascomycota и одному классу Basidiomycota [6]. Тенденция к формированию кустистых форм проявилась не во всех таксонах группы Ascomycota (см. таблицу). Широкое распространение кустистые формы получили в классе Lecanoromycetes в порядках Lecanorales, Teloschistales.

Наиболее сложные, сильно разветвленные слоевища распространены в некоторых семействах порядка Lecanorales. Среди них Cladoniaceae (род *Cladonia*), Stereocaulaceae (род *Stereocaulon*), Parmeliaceae (рода *Bryoria*, *Usnea*), Ramalinaceae (род *Ramalina*). В порядке Teloschistales кустистые формы образуются у видов *Anaptychia*, *Heterodermia* (семейство Physciaceae), *Teloschistes* (семейство Teloschistaceae). Некоторые карликово-кустистые и неявнокустистые формы есть в разных группах порядков Pertusariales, Teloschistales (таблица). В классах Arthoniomycetes, Lichinomycetes близкие к кустистым биоморфы встречаются значительно реже. Некоторые виды с кустистыми, карликово-кустистым или неявнокустистым слоевищами есть в родах *Roccella*, *Pentagenella*, *Combea*, *Ingaderia* (Arthoniomycetes), *Lichina*, *Ephebe*, *Synalissa* (Lichinomycetes). У нелихенизированных грибов из класса Eurotiomycetes (Chaetothyriomycetes), традиционно рассматриваемых вместе с лишайниками, в порядке Mucoscales есть представители, образующие апотеции на ножках (подеции), которые иногда ветвятся (род *Stenocybe*). Эта особенность сближает такие формы с неявнокустистыми и карликово-кустистыми. В классе Dothiodesomycetes распространены только накипные формы.

Отмеченный характер распределения кустистых и близких к ним форм в таксонах лишайников связан с независимым проявлением в разных систематических группах основной тенденции их структурной эволюции, которая выразилась в усилении способности к ветвлению и к ортотропному росту [3, 4, 8]. Она обусловила значительный параллелизм в появлении основных групп биоморф лишайников и, прежде всего, ва-

риантов кустистой жизненной формы. Они могли формироваться на разной структурной основе, на базе накипных и листоватых биоморф [3, 4, 8], о чем свидетельствуют биоморфологические спектры целого ряда значительных по объему таксонов лишайников.

Например, в семействе Megasporaceae у некоторых видов, представляющих накипные или субфолиатные формы, проявилась тенденция к образованию ортотропных элементов слоевища. Их можно рассматривать как начальные стадии формирования карликово-кустистых и неявнокустистых форм на базе накипной биоморфы.

Вертикальные бородавчатые, дисковидные или воронковидные структуры есть у некоторых видов рода *Aspicilia*. Более четко ортотропные элементы выражены у *A. trambaicalica* Oхner. Структура слоевища *A. hispida* Mereschk. уже близка к карликово-кустистому варианту.

Следующая стадия дифференциации элементов вертикального слоевища связана с образованием четко обособленных ортотропных структур – подециев. У видов со слаборасчлененным слоевищем они могут быть неразветвленными или слабоветвящимися. Во многих случаях подеции завершаются апотециями. Вертикальные подеции встречаются в разных классах лихенизированных и близких к ним нелихенизированных грибов. Среди них Arthoniomycetes, Lecanoromycetes, Chaetothyriomycetes (см. таблицу). Неразветвленные, реже вильчатые подеции, формируются, например, у видов *Baeomyces* (Baeomycetaceae), *Dibaeis* (Icmadophilaceae), *Calicium* (Caliciaceae), *Chaenotheca*, *Sclerophora* (Coniocybaseae), *Mycocalicium*, *Chaenothecopsis* (Mycocaliciaceae). Разветвленные вертикальные элементы слоевища образуются у представителей родов *Roccella* (Roccellaceae), *Synalissa* (Lichinaceae). Они могут быть радиальными и уплощенно-радиальными.

Наиболее полно структурные возможности кустистой биоморфы реализованы на базе вариантов с разветвленными древовидными элементами слоевища. Они также формировались на разной структурной основе. Общей тенденция их развития была связана с усилением числа порядков ветвления и дифференциацией осей. Оси отличаются по длительности роста и выполняемым функциям. Такая дифференциация могла осуществляться на базе слоевищ с плотными цилиндрическими, полыми трубчатыми, пластинчатыми, сцифовидными, сетчатыми осями, что определило значительное структурное разнообразие кустистых биоморф [8].

Распространение кустистых и близких к ним форм в таксонах лишайников

Класс	Таксоны
ART	ARTHONIALES Henssen ex D. Hawksw. & O.E. Erikss. Roccellaceae Chevall.: <i>Combea</i> De Not.; * <i>Dendrographa</i> Darb.; <i>Dolichocarpus</i> R. Sant; * <i>Hubbsia</i> Weber; <i>Ingaderia</i> Darb.; <i>Pentagenella</i> Darb.; <i>Roccella</i> DC.; * <i>Roccellina</i> Darb.; <i>Simonyella</i> J. Steiner
LIC	LICHINALES Henssen & Büdel Lichinaceae Nyl.: * <i>Ephebe</i> Fr.; * <i>Jenmania</i> W. Wächt.; * <i>Lichina</i> C. Agardh; * <i>Peccania</i> A. Massal. ex Arnold; * <i>Synalissa</i> Fr.; * <i>Thermutis</i> Fr.
LEC	BAEOMYCETALES Lumbsch, Huhndorf & Lutzoni Baeomycetaceae Dumort.: * <i>Baeomyces</i> Pers. CANDELARIALES Miadl., Lutzoni & Lumbsch Candelariaceae Hakul.: * <i>Candelaria</i> A. Massal. LECANORALES Nannf. Cladoniaceae Zenker: <i>Carassea</i> S. Stenroos; <i>Cladia</i> Nyl.; * <i>Cladonia</i> P. Browne; * <i>Notocladonia</i> S. Hammer; * <i>Metus</i> D.J. Galloway & P. James; * <i>Pilophorus</i> Th. Fr.; * <i>Pycnothelia</i> (Ach.) Dufour; * <i>Sphaerophoropsis</i> Vain.; * <i>Thysanothecium</i> Mont. & Berk. Calycidiaceae Elenkin: * <i>Calycidium</i> Stirt. Parmeliaceae Zenker: <i>Alectoria</i> Ach.; * <i>Allocetraria</i> Kurok. & M.J. Lai; * <i>Anzia</i> Stizenb.; <i>Bryoria</i> Brodo & D. Hawksw.; * <i>Arctoparmelia</i> Hale; * <i>Brodoa</i> Goward; * <i>Cavernularia</i> Degel.; * <i>Cetraria</i> Ach.; * <i>Coelocaulon</i> Link; <i>Cornicularia</i> (Schreb.) Hoffm.; * <i>Dactylina</i> Nyl.; <i>Davidgallowaya</i> Aptroot; * <i>Evernia</i> Ach.; * <i>Everniastrum</i> Hale; * <i>Flavocetraria</i> Kärnefelt & A. Thell; <i>Gowardia</i> Halonen, Myllys, Velmala & Hyvärinen; * <i>Hypogymnia</i> (Nyl.) Nyl.; * <i>Kaernefeltia</i> A. Thell & Goward; <i>Letharia</i> (Th. Fr.) Zahlbr.; <i>Lethariella</i> (Motyka) Krog; * <i>Neofuscelia</i> Essl.; <i>Oropogon</i> Th. Fr.; * <i>Pannoparmelia</i> (Müll. Arg.) Darb.; * <i>Platismatia</i> W.L. Culb. & C.F. Culb.; * <i>Pseudephebe</i> M. Choisy; * <i>Pseudevernia</i> Zopf; * <i>Punctelia</i> Krog; <i>Sulcaria</i> Bystrek; * <i>Tuckermanopsis</i> Gyeln.; <i>Usnea</i> Dill. ex Adans.; * <i>Vulpicida</i> J.-E. Mattsson & M.J. Lai; * <i>Xanthomaculina</i> Hale; * <i>Xanthoparmelia</i> (Vain.) Hale Ramalinaceae C. Agardh: * <i>Krogia</i> Timdal; * <i>Niebla</i> Rundel & Bowler; * <i>Phyllopsora</i> Müll. Arg.; * <i>Ramalina</i> Ach.; * <i>Ramalinopsis</i> (Zahlbr.) Follmann & Huneck Sphaerophoraceae Fr.: <i>Bunodophoron</i> A. Massal.; * <i>Leifidium</i> Wedin; <i>Sphaerophorus</i> Pers. Stereocaulaceae Chevall.: <i>Stereocaulon</i> Hoffm. PELTIGERALES Walt. Watson Collemaaceae Zenker: * <i>Leptogium</i> (Ach.) Gray Lobariaceae Chevall.: * <i>Dendriscoaulon</i> Nyl.; * <i>Lobaria</i> Chevall.; * <i>Pseudocyphellaria</i> Vain. Stictaceae Stizenb.: * <i>Sticta</i> (Schreb.) Ach. Placynthiaceae Å.E. Dahl: * <i>Polychidium</i> (Ach.) Gray PERTUSARIALES M. Choisy ex D. Hawksw. & O.E. Erikss. Icmadophilaceae Triebel: * <i>Siphula</i> Fr.; * <i>Dibaeis</i> Clem.; * <i>Thamnotia</i> Ach. ex Schaer. Megasporaceae Lumbsch: * <i>Aspicilia</i> A. Massal.; * <i>Circinaria</i> Link Pertusariaceae Körb. ex Körb.: * <i>Loxosporopsis</i> Henssen; * <i>Pertusaria</i> DC. Ochrolechiaceae R.C. Harris ex Lumbsch & I. Schmitt: * <i>Ochrolechia</i> A. Massal. TELOSCHISTALES D. Hawksw. & O.E. Erikss. Caliciaceae Chevall.: * <i>Calicium</i> Pers. Physciaceae Zahlbr.: * <i>Acroschyphus</i> Lév.; * <i>Anaptychia</i> Körb.; * <i>Heterodermia</i> Trevis., * <i>Santessonia</i> Hale & Vobis; <i>Tornabea</i> Østh. Teloschistaceae Zahlbr.: * <i>Caloplaca</i> Th. Fr.; * <i>Teloschistes</i> Norman; * <i>Xanthodactylon</i> P.A. Duvign.; * <i>Xanthoria</i> (Fr.) Th. Fr. INCERTAE SEDIS Leprocaulaceae Lendemer & B.P. Hodk.: * <i>Leprocaulon</i> Nyl. Coniocybaeae Reichenb.: * <i>Chaenotheca</i> (Th. Fr.) Th. Fr.; * <i>Sclerophora</i> Chevall.
EUR	MYCOCALICIALES Tibell & Wedin Mycocaliciaceae A.F.W. Schmidt: <i>Chaenothecopsis</i> Vain.; * <i>Phaeocalicium</i> A.F.W. Schmidt; * <i>Stenocybe</i> Nyl. ex Körb.

Примечание. Полу жирным шрифтом выделены рода и семейства, в которых широко распространены кустистые биоморфы. * – таксоны, в которых встречаются неяснокустистые, карликово-кустистые, куститсто-листоватые биоморфы, формы с вертикальными подециями или проявляется тенденция к их формированию. Классы: ART – Arthoniomycetes; LIC – Lichinomycetes; LEC – Lecanoromycetes; EUR – Eurotiomycetes.

Наиболее полные спектры вариантов кустистых биоморф представлены в семействах Parmeliaceae, Cladoniaceae, Ramalinaceae, Roccellaceae. На примере этих групп возможно выявление основных тенденций структурных преобразований. В семействе Parmeliaceae представлены радиально-кустистые и уплощенно-кусти-

стые биоморфы. Образование радиально-кустистых вариантов могло осуществляться на базе форм с радиальными ортотропными осями и листоватых форм. Первая тенденция получила очень широкое распространение. Благодаря значительному увеличению числа порядков ветвления и усиливающейся дифференциации осей в родах *Alectoria*, *Letharia*, *Bryoria*, *Usnea* сформировались сложно разветвленные формы. В некоторых случаях радиально-кустистые слоевища могли образовываться в результате скручивания в трубку листовидных осей и срастания их краев. Такой вариант реализовался, например, у *Flavocetraria cucullata* (Bellardi) Kamefelt et Thell. Широкое распространение в семействе Parmeliaceae получили уплощенно-кустистые и близкие к ним листоватые формы с дифференцированными лопастями. Уплощенно-кустистые биоморфы представлены в роде *Cetraria*. Они встречаются также во многих группах с преобладанием листоватых и субфолиатных биоморф. Например, в родах *Hypogymnia*, *Pseudevernia*, *Xanthoparmelia* некоторые виды имеют сильно разветвленные уплощенно-кустовидные слоевища (*Hypogymnia imshaugii* Krog, *H. duplicata* (Ach.) Rasm., *Pseudevernia cladonia* (Tuck.) Hale et Culb., *Xanthoparmelia chlorochroa* (Tuck.) Hale). Такие формы встречаются и в некоторых таксонах семейств Teloschistaceae (*Teloschistes*), Physciaceae (*Heterodermia*, *Santessonia*).

Листоватые формы в некоторой степени сходные с уплощенно-кустистыми вариантами представлены в семействах Lobariaceae, Teloschistaceae. Сильно разветвленные листоватые слоевища образуются у *Lobaria fendleri* (Tuck. ex Mont.) Lindau. На базе листоватых и субфолиатных форм сформировались карликово-кустистые биоморфы с радиальными и уплощенно-радиальными осями в семействе Teloschistaceae (*Xanthoria candelaria* (L.) Th. Fr., *Teloschistes exilis* (Michaux) Vainio).

Кустистые биоморфы с радиальными и плоскими осями могли быть связаны взаимными переходами. Например, в семействе Ramalinaceae, в котором преобладают радиально-кустистые формы, представлены также виды с плоскими плотными осями (*Ramalina fraxinea* (L.) Ach. и др.). На основе пластинчатых осей в этом роде сформировались сетчатые оси (*Ramalina menziesii* Taylor).

В семействах Stereocaulaceae и Cladoniaceae возникновение кустистых форм было сопряжено с дифференциацией слоевища на вертикальные и горизонтальные элементы. При внешнем сходстве верти-

кальные элементы (подеции) в этих группах имеют разную морфологическую природу. У Stereocaulaceae они слоевищного происхождения. Об этом свидетельствует наличие центрального тяжа и удлинение всех имеющихся в слоевище плектенхим. У Cladoniaceae подеции являются частью спороношений (выросты эксципула) [5]. В связи с этим вертикальные структуры у видов рода *Stereocaulon* часто называют псевдоподециями [5].

В некоторых таксонах сформировались кустистые формы с необычной структурой осей. Сильно разветвленные биоморфы с плоскими сетчатыми осями у *Ramalina menziesii* сходны с кустистыми формами. Сходство это проявляется в обильном ветвлении и дифференциации осей. Полые цилиндрические и сцифовидные сетчатые оси характерны для *Cladonia fuliginosa* Fils. Подеции этой кладонии кустовидные. У некоторых южноамериканских видов *Cladonia* образовались оригинальные формы с пролиферирующими сцифовидными подециями [7]. При этом по краям сцифовидных структур формируются многочисленные разветвленные цилиндрические или уплощенно-цилиндрические кустовидные оси. Такие подеции характерны для *Cladonia calycantha* Delise ex Nyl., *C. imperialis* Ahti et Marcelli, *C. penicillata* (Vain.) Ahti et Marcelli, *C. crinita* (Delise ex Pers.) Ahti.

Вертикальные элементы слоевищ в некоторых таксонах имеют латеральные структуры, которые способствуют увеличению общей площади ассимилирующей поверхности [9]. К таким структурам можно отнести филлокладии у *Cladonia* и *Stereocaulon*, короткие боковые оси, выросты, фибриллы у *Usnea*, цефалодии у *Stereocaulon*. Как правило, более высокая степень их развития наблюдается у форм с более крупными слоевищами. В некоторых таксонах возникло значительное разнообразие латеральных структур. У видов рода *Stereocaulon* кроме филлокладиев образуются филлокладиоидные веточки, ось которых сходна по анатомическому строению с типичными осями псевдоподециев. Филлокладиоидные веточки несут многочисленные филлокладии. Особыми латеральными структурами *Stereocaulon* являются цефалодии, в которых находятся синезеленые водоросли. У кладоний с крупными филлокладиями нередко наблюдается их ветвление и образование боковых лопастей, что еще больше увеличивает площадь ассимилирующей поверхности.

На примере Roccellaceae было убедительно показано, что кустистые формы параллельно и неоднократно возникали

в разных группах семейства [10]. Сходные процессы происходили, по-видимому, в семействах Parmeliaceae, Cladoniaceae, Teloschistaceae [8]. У Parmeliaceae можно выделить несколько клад, в которых представлены кустистые биоморфы, возникшие на разной структурной основе.

Заключение

При таксономическом анализе кустистых и близких к ним форм лишайников следует учитывать также значительное структурное разнообразие этой биоморфологической группы. Ее представители отличаются положением слоевища в пространстве, степенью прикрепленности к субстрату, особенностями структурной дифференциации осей, наличием или отсутствием горизонтальной и вертикальной подсистем, строением элементарных осей.

Широкое распространение кустистые и близкие к ним биоморфы получили в классе Lecanoromycetes, особенно в порядках Lecanorales, Teloschistales. Кустистые формы представлены также в классе Arthoniomycetes и Lichinomycetes в порядках Arthoniales и Lichinales.

Образование кустистых форм в разных таксонах было связано с реализацией тенденции к ветвлению и к ортотропному росту. Кустистые биоморфы могли возникнуть на базе накипной и листоватой форм. В разных систематических группах они возникали параллельно на разной структурной основе. Наиболее полные спектры вариантов кустистых биоморф представле-

ны в семействах Parmeliaceae, Cladoniaceae, Ramalinaceae, Roccellaceae. Вертикальные элементы слоевища в семействах Stereocaulaceae и Cladoniaceae имеют латеральные структуры разного происхождения и строения. Они увеличивали площадь ассимилирующей поверхности и интенсивность фотосинтеза.

Список литературы

1. Гимельбрант Д.Е., Кузнецова Е.С. Таллом и репродуктивные структуры лишайников // Флора лишайников России: биология, экология, разнообразие, распространение и методы изучения лишайников. – М.; СПб.: КМК, 2014. – С. 61–123.
2. Голубкова Н.С., Бязров Л.Г. Жизненные формы лишайников и лихеносинузии // Бот. журн. – 1989. – Т. 74, № 6. – С. 794–805.
3. Еленкин А.А. О взаимоотношениях генеалогической и комбинативной систем на основе классификации лишайников // Журн. рус. бот. о-ва. – 1929. – Т. 14, № 3. – С. 233–254.
4. Котлов Ю.В. О моделировании эволюции основных жизненных форм лишайников // Бот. журн. – 1995. – Т. 80, № 3. – С. 26–30.
5. Окснер А.Н. Морфология, систематика и географическое распространение. – Л.: Наука, 1974. – 284 с. (Определитель лишайников СССР; Вып. 2).
6. Anisworth et Bisby's dictionary of the fungi / Ed. P. M. Kirk et al. 10th ed. Wallingford: CABI B, Europe-UK, 2008. – 771 p.
7. Hammer S. Lateral growth patterns in the Cladoniaceae // Am. J. Bot. – 2001. – Vol. 88. – № 5. – P. 788–796.
8. Notov A.A. Fruticose lichens: structural diversity, taxonomic characteristics and evolution // Wulfenia. – 2014. – Vol. 21. (in press).
9. Sanders W.B. Lichens: the interface between mycology and plant morphology // BioScience. – 2001. – Vol. 51. – № 12. – P. 1025–1035.
10. Tehler A., Irestedt M. Parallel evolution of lichen growth forms in the family Roccellaceae (Arthoniales, Ascomycota) // Cladistics. – 2007. – Vol. 23. – № 5. – P. 432–454.