

УДК 582.26/27:581.9+582.28

**А.А. ВОЙЦЕХОВИЧ, Т.И. МИХАЙЛЮК, Т.М. ДАРИЕНКО**

Ин-т ботаники им. Н.Г. Холодного НАН Украины,  
ул. Терещенковская, 2, 01001 Киев, Украина

## **ФОТОБИОНТЫ ЛИШАЙНИКОВ. 1: РАЗНООБРАЗИЕ, ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ, ВЗАИМООТНОШЕНИЯ И ПУТИ СОВМЕСТНОЙ ЭВОЛЮЦИИ С МИКОБИОНТОМ**

Приведены обобщённые литературные данные о симбиотических отношениях водорослей с лишайникообразующим грибом. В такие отношения вступает 147 видов водорослей, преимущественно *Chlorophyta* (108 видов) и *Cyanoprokaryota* (36). Большинство этих водорослей являются факультативными фотобионтами, а также встречаются в свободноживущем состоянии в наземных местообитаниях. Ряд видов водорослей (из родов *Trebouxia* Ruym., *Asterochloris* Tscherm.-Woess, *Coccomyxa* Schmidle и *Pseudococcomyxa* Korschikov) на сегодняшний день известны исключительно как фотобионты лишайников. Процесс лихенизации приводит к изменению морфологии и жизненных циклов водорослей, при этом ультраструктура как водорослевого, так и грибного компонентов существенных особенностей, связанных с лихенизацией, не имеет. Коэволюция компонентов лишайниковой ассоциации, имеющая асимметричный характер, привела к сопряжению метаболизма обоих бионтов и функционированию ассоциации как единого организма. При этом водный обмен и характер передачи органических веществ зависят от особенностей фотобионта, а тип контактов между мико- и фотобионтом, синтез и регуляция с помощью вторичных метаболитов лишайника – от микобионта. Обобщены имеющиеся данные о фотобионтах лишайников, касающиеся разнообразия, экологических и физиолого-биохимических особенностей водорослевого компонента, проблем его культивирования.

**Ключевые слова:** лишайники, фотобионт, микобионт, симбиоз, коэволюция.

### **Введение**

Лишайники – один из примеров симбиотической ассоциации, включающей в себя грибной (микобионт) и водорослёвый (фотобионт) компоненты. Согласно определению, лишайник – это устойчивая, саморегулирующаяся ассоциация гриба, являющегося внешним обитателем (экзохабитантом) одной или более водорослей и/или цианопрокариот – внутренних обитателей (эндохабитантов)<sup>1</sup> (Kirk et al., 2008). Именно бла-

© . . . , . . . , . . . , 2011

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

годаря тесному взаимодействию этих двух составляющих лишайникам удалось освоить разнообразные местообитания, зачастую характеризующиеся экстремальными условиями, неблагоприятными для других организмов. На сегодняшний день данная группа насчитывает от 17 500 до 20 000 видов, распространённых по всему земному шару — от пустынь до тропических лесов (Kirk et al., 2008). Основой лишайника является грибной компонент, который зачастую определяет его морфологический облик, а фотобионт, как правило, представляет собой слой водорослевых клеток в слоевище лишайника. Однако свои уникальные свойства (габитус, синтез лишайниковых кислот и способность существовать в экстремальных условиях) лишайниковая ассоциация приобретает только благодаря симбиозу с водорослью. Присутствие фотосинтезирующего компонента превращает грибной гетеротрофный организм в автотрофную ассоциацию, для существования которой необходимы лишь вода, воздух, минеральные соли и субстрат для прикрепления. Вероятно, именно этот факт позволил лишайникам освоить неблагоприятные местообитания — голые скалы или пустыни и превратиться в процветающую группу с высоким таксономическим разнообразием.

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

Как следствие, даже в узкоспециализированных обзорных работах, посвящённых фотобионтам (Zeitler, 1954; Tschermak-Woess, 1989; Ahmadjian, 1993; Friedl, Büdel, 2008), сведения об их разнообразии, приуроченности к конкретным микобионтам, наиболее часто встречающимся родам и видам остаются далеко неполными, а по некоторым позициям — противоречивыми и неточными. Кроме того, недостаточно обобщены данные о физиолого-биохимических особенностях водорослевого компонента, оказывающих существенное влияние на взаимоотношения бионтов ассоциации. Не разработаны вопросы облигатности/факультативности водорослевого компонента, нечётко определена корреляция видов фотобионтов и лишайникообразующих грибов, не выявлены пути получения микобионтом фотобионта и т.д. В то же время широкое использование молекулярно-филогенетических методов в последнее десятилетие способствовало заметному прогрессу в исследованиях фотобионтов лишайников и привело к накоплению значительного количества новых данных, которые нуждаются в анализе и обобщении.

Целью данной части обзора является рассмотрение, анализ и обобщение имеющихся данных о фотобионтах лишайников, касающихся разнообразия, экологических и физиолого-биохимических особенностей водорослевого компонента, проблем его культивирования, а также особенностей взаимоотношений обоих бионтов и их совместной эволюции.

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

По обобщённым данным (Zeitler, 1954; Tschermak-Woess, 1989; Ahmadjian, 1993; Friedl, Nyati, 2006; Büdel, 2008; и др.)<sup>1</sup>, на сегодняшний день известно 147 видов лишайниковых фотобионтов из 50 родов: *Cyanoprokaryota* – 35 видов (23,8 % общего разнообразия фотобионтов), *Chlorophyta* – 108 (73,4 %), *Streptophyta* – 1 (0,7 %), *Xanthophyta* – 2 (1,4 %), *Phaeophyta* – 1 (0,7 %) (см. таблицу). Цианопрокариотические фотобионты (цианобионты) в основном относятся к пор. *Chroococcales*, *Nostocales* и *Stigonematales*, зеленые – к классам *Trebouxiophyceae* и *Ulvophyceae*.

Большинство зелёных фотобионтов относятся к классу *Trebouxiophyceae*, среди которых наиболее часто представлены в лишайниках следующие роды: *Trebouxia* Puym. (отмечена в 252 видах лишайников), *Asterochloris* Tscherm.-Woess (98), *Myrmecia* Printz (22), *Dictyochloropsis* Geitler emend. Tscherm.-Woess, *Diplosphaera* Bial., *Stichococcus* Nägeli (по 17), *Pseudococcomyxa* Korschikov (9), *Coccomyxa* Schmidle, *Elliptochloris* Tscherm.-Woess, *Gloeocystis* Nägeli (по 5). Наиболее распространёнными в лишайниках видами являются *Trebouxia jamesii* (Hildreth et Ahmadjian) Gärtner, *T. simplex* Tscherm.-Woess, *T. arboricola* Puym., *T. gigantea* (Hildreth et Ahmadjian) Gärtner; *Asterochloris irregularis* (Hildreth et Ahmadjian) Skaloud et Peksa, *A. excentrica* (P.A. Archibald) Skaloud et Peksa; *Myrmecia biatorellae* (Tscherm.-Woess et Plessl) J.B. Petersen; *Diplosphaera chodatii* Bial. emend. Vischer; *Dictyochloropsis reticulata* (Tscherm.-Woess) Tscherm.-Woess.

Другая широко распространённая группа зелёных фотобионтов представлена классом *Ulvophyceae* – *Trentepohlia* Mart. (в 31 виде лишайников), *Phycopeltis* Mill. (9), *Cephaleuros* Kun. ex Fries (4), *Dilabifilum* Tscherm.-Woess (3), *Blidingia* Kylin, *Printzina* Thompson et Wujek (по 1). Наиболее типичными ульвофициевыми фотобионтами являются *Trentepohlia umbrina* (Kütz.) Bornet, *T. arborum* (C. Agardh) Hariot и *Cephaleuros virescens* Kunze ex E.M. Fries. Водоросли класса *Chlorophyceae* среди фотобионтов представлены единичными находками двух родов – *Chlorosarcinopsis* Herndon и *Trochiscia* Kütz. Стрептофитовые водоросли также представлены всего одним видом рода *Mesotaenium* Nägeli, обнаруженным в качестве одного из фотобионтов базидиального лишайника *Multiclavula mucida* (Pers.) R.H. Petersen.

<sup>1</sup>Всего проанализировано 210 литературных источников, в которых приводятся точные данные о составе фотобионтов 635 видов лишайников, что составляет около 3 % мирового разнообразия лишайникообразующих грибов. Данные о составе фотобионтов из определителей лишайников не были учтены из-за их неточности, а порой и сомнительности.

/ 2	( - )	- (%)
<b>Цианопрокaryota</b>		
<i>Chroococcales</i>	<i>Aphanocapsa</i> (1), <i>Chroococcidiopsis</i> (2), <i>Chroococcus</i> (1), <i>Gloeocapsa</i> (6), <i>Hormatonea</i> (1), <i>Hyella</i> (1), <i>Microcystis</i> (1), <i>Pleurocapsa</i> (1)	<b>14</b> (9,5)
<i>Nostocales</i>	<i>Anabaena</i> (1), <i>Calothrix</i> (6), <i>Dichothrix</i> (1), <i>Hyphomorpha</i> (2), <i>Nostoc</i> (5), <i>Rivularia</i> (1), <i>Scytonema</i> (2), <i>Tolypothrix</i> (1)	<b>19</b> (12,9)
<i>Stigonematales</i>	<i>Stigonema</i> (2)	<b>2</b> (1,4)
<b>Chlorophyta</b>		
<i>Chlorophyceae</i>	<i>Chlorosarcinopsis</i> (1), <i>Trochiscia</i> (2)	<b>3</b> (2,0)
<i>Trebouxiophyceae</i>	<i>Asterochloris</i> (14), <i>Chlorella</i> (1), "Chlorella" (1), <i>Chloroidium</i> (3), <i>Coccobotrys</i> (2), <i>Coccomyxa</i> (4), <i>Dictyochloropsis</i> (4), <i>Diplosphaera</i> (1), <i>Elliptochloris</i> (2), <i>Gloeocystis</i> (3), <i>Heterochlorella</i> (1), <i>Leptosira</i> (3), <i>Myrmecia</i> (2), <i>Nannochloris</i> (1), <i>Palmella</i> (1), <i>Prasiola</i> (2), <i>Pseudochlorella</i> (2), <i>Pseudococcomyxa</i> (10), <i>Stichococcus</i> (4), <i>Trebouxia</i> (26)	<b>87</b> (59,2)
<i>Ulvophyceae</i>	<i>Blidingia</i> (1), <i>Cephaleuros</i> (1), <i>Dilabifilum</i> (2), <i>Phycopeltis</i> (1), <i>Physolinum</i> (2), <i>Printzina</i> (1), <i>Trentepohlia</i> (10)	<b>18</b> (12,2)
<b>Streptophyta</b>		
<i>Zygnematophyceae</i>	<i>Mesotaenium</i> (1)	<b>1</b> (0,7)
<b>Xanthophyta</b>		
<i>Xanthophyceae</i>	<i>Heterococcus</i> (1), <i>Xanthonema</i> (1)	<b>2</b> (1,4)
<b>Phaeophyta</b>		
<i>Phaeophyceae</i>	<i>Petroderma</i> (1)	<b>1</b> (0,7)
		<b>147</b> (100)

1 (omárek, nagnostidis, 1989, 1998, 2005), . . . ( . . . , 2001),

([www.algaebase.org](http://www.algaebase.org)).

2

Четвертую часть фотобионтов составляют *Цианопрокaryota*, среди которых есть хроококкальные и ностокальные виды, способные к фиксации атмосферного азота (см. таблицу). Наиболее распространёнными цианобионтами являются: *Nostoc* Vaucher ex Bornet et Flahault (в 72 видах лишайников), *Stigonema* C. Agardh ex Bornet et Flahault (54), *Scytonema* C. Agardh ex Bornet et Flahault (49), *Gloeocapsa* Kütz. (35), *Calothrix* C. Agardh ex Bornet et Flahault (11), *Chroococcidiopsis* Geitler (6). Чаше

всего в лишайниках встречаются *Gloeocapsa sanguinea* (C. Agardh) Kütz., *Nostoc punctiforme* (Kütz.) Hariot, *N. commune* Vaucher и *N. sphaericum* Vaucher.

Среди желтозелёных фотобионтов лишайников известны всего две водоросли – *Heterococcus caespitosus* Visch. и *Xanthonema montanum* (Visch.) Silva. Обе были выделены из лишайников сем. *Verrucariaceae* (Tschermak, 1941; Zeitler, 1954). В литературе имеются данные только о единичных случаях, когда эти виды были зарегистрированы в роли фотобионтов. Среди бурых водорослей известна лишь одна водоросль-фотобионт – *Petroderma maculiforme* (Wollng.) Kuck. Она образует лишайниковую ассоциацию с морским аскомицетом *Verrucaria* Schrad. (Мое, 1997).

Таким образом, наиболее распространёнными группами лишайниковых фотобионтов являются зелёные водоросли и цианопрокариоты. Ряд видов водорослей (из родов *Trebouxia*, *Asterochloris*, *Coccomyxa* и *Pseudococcomyxa*) на сегодняшний день известны исключительно как фотобионты (см. раздел 2). В то же время большинство водорослей других родов, к которым относятся фотобионты, известны не только в составе лишайников, но и в свободноживущем состоянии. Как правило, это наземные водоросли, в т.ч. широко распространённые, колонизирующие различные субстраты природного и искусственного происхождения – скалы, кору деревьев, листья тропических растений, антропогенные субстраты и почвы (Костиков та ін., 2001; Lopez-Bautista et al., 2007; Войцехович та ін., 2009; Hoffmann, 1989; Ettl, Gärtner, 1995; Nienow, 1996; Rindi, Guiry, 2004).

Тенденции географического распространения наземных (особенно аэрофитных) водорослей, как свободноживущих, так и в лишайникованном состоянии, зачастую совпадают. Так, например, центром разнообразия тропиколиальных водорослей являются тропические и субтропические регионы (Rindi, Guiry, 2004; Lopez-Bautista et al., 2007; Rindi et al., 2009). Лишайники с тропиколиальным фотобионтом (*Arthoniaceae*, *Roccellaceae*, *Trypetheliaceae*, *Strigulaceae*, *Coenogoniaceae*, *Graphidaceae*, *Porinaceae* и др.) распространены преимущественно в тех же областях (Galloway, 2008).

Распространение лишайников с цианобионтом во многом определяется экологическими особенностями фотобионта. Поскольку цианобионт периодически нуждается в капельно-жидкой воде (см. раздел 4), лишайники с цианобионтом (хотя многие из них и произрастают в аридных областях) предпочитают регионы, где выпадают сезонные дожди (Lange et al., 1998; Honegger, 2006; Büdel et al., 2009), или микроместообитания в трещинах скал, на уступах, у основания камней, где возможно скопление влаги (Büdel, Lange, 1991). Многие виды с цианобионтом – это также жители лесов и холодных влажных областей (Vitikainen, 1994; Kondratyuk et al., 2003; Honegger, 2006).

В то же время лишайники с зелёным фотобионтом, особенно с *Trebouxia*, менее зависимы в своём распространении от экологических особенностей водорослей. Так, зелёные водоросли составляют основу на-

земной альгофлоры умеренной зоны и холодных регионов, в то время как в аридных и тропических областях их доля снижается (Костиков, 1991; Broady, 1996; Nienow, 1996; Neustupa, Škaloud, 2008). Лишайники с *Trebouxia* распространены практически повсеместно, а в аридных регионах они представлены значительным количеством ксерофитных видов (Wasser et al., 1995; Honegger, 2006; Galloway, 2008; Büdel et al., 2009). В данном случае, очевидно, реализуется тенденция, когда лишайник, формируя защитные покровы для водорослей, значительно расширяет их ареал. Клетки наземных требуксиефициевых водорослей, кроме того, имеют уникальную способность использовать воду в парообразном состоянии (см. раздел 4), что также благоприятствует распространению лишайников с требуксиефициевым фотобионтом в местах с дефицитом воды. Так, например, исследования свободноживущих наземных водорослей гранитных обнажений по берегам р. Южный Буг (Mikhailyuk et al., 2003) показали, что зелёные водоросли, составляющие основу видового разнообразия, развивались преимущественно на северных склонах, в затенении или в микротрещинах скал, экспонированных на юг. В то же время лишайники с *Trebouxia* обильно покрывали вертикальные поверхности скал любой экспозиции, в т.ч. южной.

Небольшая группа морских лишайников (преимущественно представители рода *Verrucaria*) также в своём составе содержат фотобионт, встречающийся на морских побережьях — *Petroderma* из бурых водорослей (Sanders et al., 2004), *Dilabifilum* — из ультрофициевых зелёных (Tschermak-Woess, 1976; Ihda et al., 1996). Некоторые виды морских *Verrucaria* содержат цианопрокарियोты, свободноживущие популяции которых также произрастают на побережьях, например *Hyella* Bornet et Flahault (Tschermak-Woess, 1976). Таким образом, эти и предыдущие примеры указывают на то, что, вероятно, эколого-географические предпочтения водорослей оказывают определённое влияние на экологию и распространение всей лишайниковой ассоциации, хотя иногда наблюдается расширение распространения водоросли за счёт формирования защитных грибных покровов.

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

почвенно-аэрофитных представителей (Костіков та ін., 2001; Ettl, Gärtner, 1995).

Причины такой тенденции на сегодняшний день неизвестны, очевидно, из-за недостаточной изученности состава фотобионтов. Вероятными причинами также могут быть особенности биологии этих групп водорослей и, возможно, определённые аспекты эволюции симбиотических отношений между лишайникообразующим грибом и водорослью.

## 2. Вопросы облигатности/факультативности водорослей-фотобионтов

Как было показано выше, большинство видов водорослей, выступающих партнёрами лишайниковой ассоциации, являются также свободноживущими наземными видами, т.е. их можно назвать факультативными фотобионтами.

В то же время ряд видов, описанных из слоевищ лишайников, до настоящего времени среди свободноживущих водорослей не выявлен. Такие виды мы предлагаем называть облигатными фотобионтами. Однако вопрос облигатности/факультативности среди фотобионтов не так прост, как кажется на первый взгляд. Существует достаточно примеров водорослей, первоначально описанных из лишайника, найденных позднее в свободноживущем состоянии. Классическими примерами такой ситуации являются: *Myrmecia biatorellae*, описанная из лишайника *Biatorella simplex* (Taylor) Branth et Rostr. как *Myrmecia pyriformis* Tscherm.-Woess (Tschermak-Woess, Plessl, 1948); *Elliptochloris bilobata* – описанная из *Catolechia wahlenbergii* (Ach.) Flot. (Tschermak-Woess, 1980), а также *Diplosphaera chodatii* Bial. emend. Vischer – из *Lecanora tartarea* (L.) Ach. (Vischer, 1960), позднее найденные как широко распространённые наземные водоросли (Ettl, Gärtner, 1995; Андреева, 1998; Костіков та ін., 2001; Войцехович та ін., 2009; Mikhailuyk et al., 2003). Наблюдается и обратная тенденция, при которой в роли фотобионтов выступают уже известные наземные водоросли, например *Nostoc punctiforme* (Linkola, 1920), *Trentepohlia umbrina* (Hérisset, 1946). В связи с этим вопрос факультативности/облигатности фотобионта зачастую является спорным.

Среди фотобионтов есть представители, которые на сегодняшний день в свободноживущем состоянии неизвестны. В первую очередь это относится к некоторым видам родов *Coccomyxa* и *Pseudococcomyxa*. Ряд их видов (*Coccomyxa peltigerae venosae* Jaag, *C. solorinae* Chod, *C. icmado-philaе* Jaag, *Coccomyxa mucigena* Jaag (= *Pseudococcomyxa mucigena* (Jaag) Kostikov et al.), *C. peltigerae* Warén (= *Pseudococcomyxa peltigerae* (Warén) Kostikov et al.), *C. solorinae croceae* Chodat и *C. tirolensis* (= *Pseudococcomyxa solorinae croceae* (Chodat) Kostikov et al.)<sup>1</sup>, *C. solorinae saccatae* Chodat, *Coccomyxa glaronensis* и *C. ovalis* Jaag (= *Pseudococcomyxa solorinae saccatae* (Chodat) Kostikov et al.), *C. solorinae bisporae* Jaag (= *Pseudococco-*

<sup>1</sup> В работе Л. Гоффманна с соавт. (Hoffmann et al., 2007) приведены находки видов, морфологически сходных с *C. solorinae croceae*, *C. solorinae saccatae*.

*myxa solorinae bisporae* (Jaag) Kostikov et al.) был описан из слоевищ лишайников в начале прошлого века (Jaag, 1933) и достоверно находки некоторых из них как фотобионтов подтверждены в наше время (Zoller, Lutzoni, 2003). К сожалению, самостоятельность данных видов не была признана исследователями, поэтому они не были включены в основные мировые сводки и определители. Мелкие размеры и близость морфологических признаков этих представителей, вероятно, благоприятствовали тому, что зачастую их отождествляли с широко распространёнными видами, имеющимися в определителях (в основном с *P. simplex* или видами рода *Choricystis* (H. Skuja) B. Fott, а иногда даже с *Monodus* Chodat (*Xanthophyta*), что может быть причиной отсутствия их находок в свободноживущем состоянии. К подобным, невыясненным до конца моментам, вероятно, следует также отнести ряд современных работ в области изучения цианобионтов (O'Brien et al., 2005; Högnabba, 2006; Stenroos et al., 2006) методами молекулярной филогении. В данных работах речь идёт о молекулярных кладах (которые могут претендовать на описание как таксоны надвидового ранга), включающих только фотобионты и обособленных от клад свободноживущих видов. Небольшое число сиквенсов свободноживущих представителей (зачастую из-за неполноты базы данных), введенных в анализ, на наш взгляд, и является причиной обособленности выше указанных клад.

Хотя на сегодняшний день вопрос облигатности/факультативности этих представителей является чрезвычайно дискуссионным, мы в рамках данного обзора склонны считать, что эти случаи следует отнести к условно облигатным фотобионтам, факультативность которых может быть доказана в будущем.

К фотобионтам, облигатность которых можно считать «проверенной временем», традиционно относят виды рода *Trebouxia* (Ahmadjian, 1987). Большинство их известно исключительно как фотобионты лишайников (Ettl, Gärtner, 1995), хотя имеются некоторые, неоднократно выявленные и в свободноживущем состоянии — *Trebouxia arboricola* (Bubrick et al., 1984), *T. corticola* (P. Archibald) Gärtner (Archibald, 1975). Известны единичные находки облигатных фотобионтов в свободноживущем состоянии (Костиков та ін., 2001; Дариенко та ін., 2004; Войцехович, 2008; Garty, 1990; Mikhailyuk et al., 2003), хотя достоверность этих находок весьма сомнительна из-за определённых методических сложностей, когда при использовании культуральных методов прорастает не свободнo живущая водоросль, а изидии, соредии или частички слоевищ лишайников, несущие этот вид водоросли.

Недавно на основе молекулярно-филогенетических и морфологических данных часть видов *Trebouxia* s.l. была отнесена к роду *Asterochloris* (Skaloud, Peksa, 2010), что во многом запутало представления об экологии *Trebouxia* s.str. Виды рода *Asterochloris*, хотя бы по значительно превосходящим темпам роста в культуре, отличаются от медленно растущих представителей *Trebouxia* s.str., которые зачастую вытесняются в накопительных культурах другими водорослями, растущими намного быстрее.

В связи с этим возникает сомнение в абсолютной облигатности этого представителя, ведь те единичные находки *Trebouxia* s.l. в свободноживущем состоянии, о которых говорилось выше, могут относиться именно к этому роду. Генетическая близость видов *Asterochloris* с представителями рода *Myrmecia* (Beck, 2002; Friedl, Büdel, 2008), являющихся факультативными фотобионтами, может указывать на некоторое сходство экологии представителей этих двух родов. Однако на данный момент находки видов *Asterochloris* в свободноживущем состоянии единичны и ограничиваются нашими оригинальными данными.

Интересной с позиции представлений об облигатности/факультативности фотобионтов является гипотеза, недавно выдвигавшаяся Т. Фридлом<sup>1</sup>. Согласно ей, все фотобионты лишайников являются отдельными видами и в свободноживущем состоянии не встречаются, т.е. относятся к облигатным фотобионтам. В свободноживущем состоянии можно найти морфологически близкие к ним, но генетически отдалённые таксоны (их виды-двойники). Подтверждение этой гипотезы во многом перевернёт представления о водорослях-фотобионтах, которые сложились на данный момент. Но существует и противоположное мнение, что генетических различий между свободноживущими и лихенизированными популяциями одного вида водоросли не существует (Hill, 2009).

Принимая во внимание всё разнообразие существующих данных и мнений по этой сложной проблеме, авторы считают уместным отнести к облигатным фотобионтам только тех представителей, облигатность которых вызывает наименьшие сомнения на данный момент — виды родов *Trebouxia* s.str. и *Asterochloris*. Некоторые виды родов *Coccomyxa* и *Pseudococcomyxa*, облигатность которых пока не доказана, мы предлагаем отнести к условно-облигатным фотобионтам, виды водорослей, характеризующиеся частыми находками как в свободноживущем, так и в лихенизированном состоянии — к факультативным фотобионтам.

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

Первый фотобионт был определён в 1849 г. как *Cystococcus humicola* Nägeli (Nägeli, 1849). В 1924 г. А. Пимали доказал (Pymaly, 1924), что это отдельный род водорослей, которому было дано название *Trebouxia* (в честь О. Требукса, который к тому времени привёл наиболее полный диагноз этого представителя (Treboux, 1912). Фотобионты лишайников являются сложным объектом для исследований вследствие многих проблем, возникающих при введении их в культуру и медленного роста отдельных представителей. Жизнеспособность фотобионтов варьирует в зависимости от типа лишайникового слоевища: в гомеомерных (лепрозного типа) слоевищах она ниже, чем в гетеромерных. Так, жизнеспособ-

<sup>1</sup>Материалы доклада “Symbiosis in Green Algae: Origin and Diversity of a Successful Life Style” (9<sup>th</sup> International Phycological Congress, Tokyo, Japan, 2-8 August 2009).

способность фотобионта в слоевище *Lepraria* sp., хранящегося при комнатной температуре, сохраняется 6 месяцев. В то же время водоросли лишайников рода *Xanthoparmelia* (Vain.) Hale могут сохраняться несколько лет (Peksa, Škaloud, 2008).

Существует несколько методов изоляции фотобионтов в культуру (Bubrick, 1989; Ahmadjian, 1993; Va kor et al., 1998; Friedl, Büdel, 2008). Для всех методов общими являются следующие этапы: разрушение слоевища лишайника (путём центрифугирования, гомогенизации и т.д.), извлечение клеток фотобионта и инокуляция их на питательную среду. На сегодняшний день широко используется метод “микропипетки” (Ahmadjian, 1993), позволяющий минимизировать контаминацию выделяемого в культуру бионта. С помощью пипетки Пастера (с сечением 50–75 мкм в диаметре) клетки фотобионта помещаются в каплю стерильной воды на предметное стекло, где из них получают разбавленную суспензию. Затем отдельные клетки фотобионта переносятся пипеткой на питательную среду. Этот метод довольно сложен, однако наиболее успешный в получении чистых культур. Он также может быть использован для изоляции аскоспор, конидий, соредий и т.д.

Для культивирования цианобионтов используют среду Болда (BBM – Bold’s Basal Medium) (Deason, Bold, 1960) или BG-11 (Waterbury, Stanier, 1978, цит. по Büdel, Henssen, 1983), для зелёных фотобионтов – модифицированные питательные среды на основе BBM: с утроенным содержанием азота – 3N BBM, а также с добавлением пептона и глюкозы (для аксеничных культур) – Trebouxia-Organic-Medium (ТОМ) (Ahmadjian, 1967). Оптимальные условия культивирования фотобионтов подбирают в зависимости от местообитания лишайника, из которого они изолированы. Так, оптимальная температура культивирования фотобионтов альпийских, арктических и антарктических лишайников составляет приблизительно +10 °С, тогда как для фотобионтов лишайников умеренной зоны температурный оптимум +18–21 °С. Культуры водорослей-фотобионтов, как правило, не нуждаются в интенсивном освещении. Кроме того, многие зелёные фотобионты способны к росту на органических средах при полном отсутствии света (Ahmadjian, 1993). Колонии цианобионтов, а также большинства зелёных водорослей-фотобионтов (*Asterochloris*, *Chlorella* Beijerinck, *Pseudococcomyxa*, *Myrmecia* и др.) появляются в течение 2–3 недель после посева, тогда как *Trebouxia* требуется 6 недель и более.

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

Морфология большинства водорослей-фотобионтов в культуре, по сравнению с лихенизированным состоянием, имеет значительные отличия. В большей степени это касается нитчатых водорослей, которые под

влиянием микобионта распадаются на отдельные клетки и часто сильно деформируются (Geitler, 1933). Слизистые обёртки, характерные для свободноживущих цианобактерий, таких, например, как *Gloeocapsa*, в слоевищах лишайников едва развиты или совсем не развиваются. Хлоропласт лишайнизированных водорослей, как правило, несколько изменён. Он более компактен и менее структурирован, а соотношение объёма хлоропласта к пиреноиду почти вдвое больше, чем у свободноживущих водорослей (Peksa, Škaloud, 2008). В лишайнизированном состоянии у большинства представителей класса *Trebouxiophyceae* (*Dictyochloropsis*, *Myrmecia*, *Trebouxia*) отсутствуют жгутиковые стадии в жизненном цикле и размножение водорослей происходит за счёт автоспорообразования. Исключением может быть *Leptosira thrombii* Tscherm.-Woess, которая способна продуцировать зооспоры даже в лишайнизированном состоянии при условии длительных ливневых дождей (Schiman, 1961). Известно, что представители класса *Ulvophyceae* (*Cephaleuros*, *Phycopeltis* и *Trentepohlia*) также способны продуцировать зооспоры и гаметы в слоевище лишайника (Santesson, 1952; Meier, Chapman, 1983; Rands, Davis, 1993). В свободноживущем состоянии бурая водоросль-фотобионт *Petroderma maculiforme* формирует небольшой дисковидный таллом с радиально расходящимися нитями (Wilce et al., 1970, цит. по Sanders, 2004). В лишайнизированном состоянии нити водоросли растут в направлении сверху вниз, внедряясь между гифами гриба. Наименее подвержены изменениям в лишайнизированном состоянии виды рода *Stichococcus* (Raths, 1938), имеющие простую морфологию и жизненный цикл.

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

Структура хлоропластов многих зелёных фотобионтов сильно варьирует в зависимости от возраста и состояния культуры (Škaloud, Peksa, 2008). Так, авторы выделили несколько стадий развития хлоропласта в ходе жизненного цикла представителей рода *Asterochloris*: осевой хлоропласт с удлинёнными Т-образными лопастями; массивный зубчатый по краю хлоропласт со многими простыми лопастями; осевой хлоропласт с уплощёнными лопастями, которые заканчиваются плоскими периферическими краями различной формы. Для видов рода *Trebouxia* было выделено 5 основных типов хлоропласта и пиреноида, каждый из которых соответствует определённой группе видов (Friedl, 1989).

Многочисленные исследования ультраструктуры как зелёных фотобионтов, так и цианобионтов (Peveling, 1973; Archibald, 1975; König,

Peveling, 1980, 1984; Hildreth, Ahmadjian, 1981; Honegger, 1984; Brunner, Honegger, 1985; Gärtner, 1985; Chapman, Henk, 1986; Friedl, 1989; Matthews et al., 1989; Ascaso et al., 1995; Van den Hoek et al., 1995), существенных особенностей, связанных с лишенизацией, не обнаружили, т.е. особенности ультраструктуры фотобионтов соответствуют особенностям тех групп водорослей, к которым они принадлежат. Кроме того, отмечено отсутствие существенных отличий ультраструктуры лишенизированных грибов по сравнению с лишенизированными (Honegger, 2008).

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

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

#### **4. Взаимоотношения бионтов лишайниковой ассоциации**

О взаимоотношениях двух компонентов одной ассоциации можно говорить только в связи с тенденциями их совместной эволюции (коэволюции). Известно, что коэволюция компонентов лишайниковой ассоциации имеет ярко выраженный асимметричный характер, который проявляется в способности к быстрым эволюционным изменениям микобионта и намного более медленным – фотобионта (Hill, 2009). Подобная «быстрота» грибного и «медлительность» водорослевого компонента доказана как на генетическом уровне (Zoller, Lutzoni, 2003), так и путём анализа опосредованных фактов – высокое видовое разнообразие лишайникообразующих грибов (около 17–20 тыс. видов) при низком раз-

нообразия их фотобионтов (около 150 видов), значительное количество «приспособлений» у микобионта к жизни с фотобионтом и отсутствие их у фотобионта, неспособность существовать в природе вне симбиотических отношений у микобионта и способность к этому у многих водорослей-фотобионтов, и, наконец, наличие полового процесса у микобионта и отсутствие его у водоросли, включённой в слоевище лишайника (Hill, 2009). Вероятно, отсюда и разная «заинтересованность» об оих партнёров в образовании ассоциации — безусловно высокая у гетеротрофного микобионта, который и развивает различные адаптации для этого, и намного более низкая у водоросли, которая, будучи автотрофом, по сути является самодостаточной.

Поскольку лишайники — полифилетическая группа, симбиоз в разных их линиях возникал независимо и, вероятно, неоднократно, а взаимоотношения с фотобионтом формировались у каждой группы по-своему. Очевидно, в связи с этим симбиотические отношения у разных групп лишайников находятся на разных ступенях специализации, от случаев паразитизма на водорослях до высокоразвитых и высокоспециализированных симбиотических отношений (Honegger, 1991). Так, большинство лишайникообразующих грибов являются облигатно-симбиотическими, потому имеются только редкие находки их нелихенизированных «заростков» в природе. Но при этом нелихенизированные грибы могут существовать в культуре, хотя и характеризуются очень медленным ростом (Honegger, 2008). Большинство фотобионтов способны существовать в природе самостоятельно. Однако представители облигатных фотобионтов (*Trebouxia*, *Asterochloris*) вне лишайников в природе встречаются редко (Nakano, 1971; Tschermak-Woess, 1978; Bubrick et al., 1984; Mikhailyuk et al., 2003; Дариенко та ін., 2004; Voytsekhovich, Darienko, 2005; Войцехович, 2008; и др.). Они способны существовать в культуре, хотя и характеризуются достаточно медленным ростом (Baker et al., 1998). Таким образом, высокий уровень специализации симбиотических отношений у лишайников с облигатным фотобионтом, вероятно, указывает на более длительную совместную эволюцию обоих бионтов, что и приводит к утрате «самостоятельности» у фотобионта.

Взаимоотношения обоих компонентов лишайниковой ассоциации на морфолого-цитологическом уровне просматриваются в виде физических контактов между гифами микобионта и клетками фотобионта. Из-за разнообразия и полифилии лишайникообразующих грибов контакты также характеризуются чрезвычайным разнообразием. Так, многие лишайники используют внутриклеточные контакты, при которых гифа микобионта (гаустория), разрывая клеточную стенку фотобионта, проникает внутрь его клетки. Иногда фотобионт окутывает проникающую гифу «обёрткой» или т.н. «воротничком», который, вероятно, представляет собой остатки клеточной оболочки водоросли (Peveling, 1973). Такого рода контакты характерны для лишайников, образующих ассоциации с трентеполияльными водорослями — *Graphis* Adans., *Pyrenula* Ach. (Brunner, 1985), некоторыми зелёными (*Pseudochlorella* Lund, *Elliptochloris*) —

*Lecidea* Ach., *Micarea* Fr. (Brunner, 1985) и цианопрокариотами (*Scytonema*) – *Dictyonema* C. Agardh ex Kunth (Oberwinkler, 1984). В случае симбиоза с нитчатыми водорослями внутриклеточные контакты становятся внутриниточными, при которых гаустории и как бы «прошивают» нить водоросли насквозь (Ahmadjian, 1993). Для разнообразных групп лишайников характерны внутристеночные (интрапариетальные) контакты, при которых гифа, внедряясь в оболочку фотобионта, не проникает в протопласт. Таким образом, оболочка водоросли является лишь частично повреждённой, в то время как протопласт остаётся нетронутым, иногда лишь немного сдавленным со стороны гаустории. Интрапариетальная гаустория является продуктом точно скоординированных ростовых процессов обоих партнёров ассоциации (Honegger, 1991). Этот тип контактов характерен для лишайников с зелёным фотобионтом, в т.ч. с *Trebouxia* и *Asterochloris* – *Lecanora*, *Usnea*, *Parmelia* Ach., *Cladonia*, *Gonohymenia* J. Steiner, *Endocarpon* Hedw. (Peveling, 1973; Honegger, 1984). Границы между внутрисклеточными и внутриклеточными контактами не всегда чёткие, более того, известно, что внутристеночные контакты на определённых этапах онтогенеза могут стать внутриклеточными (Ahmadjian, 1993). Так, в работе Р. Хонеггер (Honegger, 1984) детально рассмотрено это явление, которое возникает при образовании клеткой водоросли автоспора. При этом структура поверхности оболочки клетки, ставшей спорангием, изменяется, что, очевидно, является «сигналом» для интрапариетальной гаустории, которая врастает глубоко внутрь автоспорангия и разделяет споры. Таким путём происходит образование новых контактов с молодыми клетками фотобионта. Явление перехода внутрисклеточной гаустории во внутриклеточную, вероятно, вызвано и другими причинами, как, например, описано для *Lecanora muralis* (Schreb.) Rabenh. (Peveling, 1973).

Своеобразный тип внутрисклеточных контактов характерен для представителей *Verrucariaceae*. При этих контактах гифа частично внедряется в оболочку клетки фотобионта и в месте контакта растворяет собственную оболочку. В результате происходит контакт протопласта микобионта и неповреждённой клеточной оболочки фотобионта. Такой тип контактов обнаружен у *Placidium* A. Massal., *Verrucaria*, *Dermatocarpon* Eschw. (Galun et al., 1984). Многие лишайникообразующие грибы вместо гаусториальных выростов формируют контакты оболочка к оболочке. Контакты такого типа характерны для базидиальных лишайников, а также представителей *Peltigeraceae* и *Lobariaceae*, образующих ассоциации с *Coccomyxa*, *Pseudococcomyxa*, *Myrmecia* и *Dictyochloropsis* (Honegger, 1984; Oberwinkler, 1984; Brunner, 1985). В этом случае гифы плотно оплетают клетки фотобионта, но не проникают в него. Подобные контакты, хотя и с некоторыми отличиями, образуются при симбиозе с цианобионтами у представителей *Peltigerales*. Контакт оболочка-к оболочке образуется за счёт гифы, проникающей в слизистые обёртки водоросли и плотно прижимающейся к её оболочке. При изменении объёма слизистых обёрток в результате их высыхания или обводнения

контакт осуществляется со слизью влагалищ (Honegger, 1984). Известно, что внутривлагалищные гаустории имеют клеточные оболочки, лишённые некоторых слоев, что облегчает обмен метаболитами между бионтами (Honegger, 1991).

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

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

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

печаток на экологию цианолишайников, что подробно рассмотрено в разделе 1.

Свободноживущие цианопрокариоты распространены значительно шире, чем лишенизированные и составляют основу альгофлоры аридных областей (Новичкова-Иванова, 1980; Vinogradova et al., 1995; Wasser et al., 1995; Büdel et al., 2009). Причины ограниченности цианобиоза на данный момент не выяснены, но, вероятно, они связаны с меньшей устойчивостью микобионта к длительным периодам высыхания, по сравнению с прокариотами. Уровень приспособленности многих ксерофильных лишайников с зелёным фотобионтом к постоянному чередованию влажных и засушливых периодов настолько высок, что при переувлажнении у них наблюдается угнетение процесса фотосинтеза (Lange et al., 1998), а длительный период переувлажнения может привести к гибели лишайника (Honegger, 1991, 2006). Устойчивость этих лишайников к высоким и низким температурам, высокому уровню освещённости, условиям вакуума и т.д. характерна лишь для высушенных слоевищ, в то время как влажные слоевища более уязвимы (Honegger, 2006).

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

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

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

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

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

### Заключение

На сегодняшний день известно 147 видов водорослей-фотобионтов, большинство из них относится к *Chlorophyta* — 108 видов (преимущественно *Trebouxiophyceae* и *Ulvophyceae*, 73,4 % общего разнообразия фотобионтов) и *Cyanoprokaryota* — 36 (*Chroococcales*, *Nostocales* и *Stigonematales*, 23,8 %). Это в основном факультативные фотобионты, они также встречаются в свободноживущем состоянии в наземных местообитаниях. Свободноживущие популяции фотобионтов и родственных водорослей,

как правило, занимают те же ареалы и экологические ниши, что и лишайники с соответствующим фотобионтом. Ряд видов водорослей (из родов *Trebouxia*, *Asterochloris*, *Coccomyxa* и *Pseudococcomyxa*) на данный момент известны исключительно как фотобионты лишайников. Однако, учитывая разноречивые мнения о проблеме факультативности/облигатности фотобионтов, а также недостаточную изученность экологии многих водорослей, в рамках данного обзора к облигатным фотобионтам отнесены лишь виды родов *Trebouxia* и *Asterochloris*, остальные вышеуказанные представители рассматриваются условно как облигатные фотобионты.

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

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

Андреева В.М. Почвенные и аэрофильные зелёные водоросли (*Chlorophyta: Tetrasporales*, *Chlorococcales*, *Chlorosarcinales*). — СПб.: Наука, 1998. — 351 с.

Войцехович А.А. Фотобионты и водоросли-эпифиты литофильных лишайников Берегового хребта Карадагского природного заповедника (Крым, Украина) // Актуальні проблеми ботаніки та екології: Зб. наук. праць. Вип. 2. — К.: Фітосоціоцентр, 2008. — С. 46–51.

Войцехович А.О., Михайлюк Т.І., Дарієнко Т.М. Водорості наземних місцезростань хребта Карагач (Карадазький природний заповідник (Україна): Зб. наук. праць,

- присв. 95-річчю Карадазької наук. ст. та 30-річчю Карадазького природ. заповідника НАНУ – Севастополь: Екосі-Гідрофізика, 2009. – С. 50–60.
- Дарієнко Т.М., Войцехович А.О., Кондратюк С.Я. Фотобионти деяких представників родини *Teloschistaceae* // Укр. бот. журн. – 2004. – **61**, № 2. – С. 49–59.
- Костиков И.Ю. К вопросу о зональных особенностях состава почвенных вод орослей // Альгология. – 1991. – **1**, № 4. – С. 15–22.
- Костиков И.Ю., Романенко П.О., Демченко Е.М., Дарієнко Т.М., Михайлик Т.І., Рибчинський О.В., Солоненко А.М. Водорості ґрунтів України (історія та методи дослідження, система, конспект флори). – К.: Фітосоціоцентр, 2001. – 300 с.
- Мошкова Н.О. Визначник прісноводних водоростей Української РСР. VI. Улотриксові й кладофорові водорості. – К.: Наук. думка, 1979. – 500 с.
- Новичкова-Иванова Л.Н. Почвенные водоросли фитоценозов Сахаро-Гобийской пустынной области. – Л.: Наука, 1980. – 256 с.
- Оксер А.М. Флора лишайників України. Т. 2., вип. 2. – К.: Наук. думка, 1993. – 544 с.
- Ahmadjian V. A guide to the algae occurring as lichen symbionts: Isolation, culture, cultural physiology, and identification // Phycologia. – 1967. – **6**. – P. 127–160.
- Ahmadjian V., Heikkilä H. The culture and synthesis of *Endocarpon pusillum* and *Staurothele clopima* // Lichenologist. – 1970. – **4**. – P. 259–267.
- Ahmadjian V. The lichen alga *Trebouxia*: does it occur free-living? // Plant. Syst. Evol. – 1987. – **158**. – P. 243–247.
- Ahmadjian V. Molecular biology of lichens: a look to the future // Symbiosis. – 1991. – **11**. – P. 249–254.
- Ahmadjian V. The Lichen Symbiosis. – New York: John Wiley and Sons, Inc., 1993. – 250 p.
- Archibald P.A. *Trebouxia* de Puymaly (*Chlorophyceae*, *Chlorococcales*) and *Pseudotrebouxia* gen. nov. (*Chlorophyceae*, *Chlorococcales*) // Phycologia. – 1975. – **14**. – P. 125–137.
- Ascaso C., Valladares F., De los Rios A. New ultrastructural aspects of pyrenoids of the lichen photobiont *Trebouxia* (*Microthamniales*, *Chlorophyta*) // J. Phycol. – 1995. – **31**. – P. 114–119.
- Ba kor M., Hud k J., Ziegler W., Ba korová M. Methods for isolation and cultivation of the eukaryotic lichen photobionts – looking for a general method. A review // Thaiszia. – J. Bot., Košice. – 1998. – **8**. – P. 1–6.
- Beck A. Photobionts: diversity and selectivity in lichen symbioses // Intern. Lichenol. News. – 2002. – **35**, N 1. – P. 18–24.
- Beckett R.P., Kranner I., Minibayeva F.V. Stress physiology and the symbiosis // Lichen Symbiosis. – Cambridge: Cambridge Univ. Press, 2008. – P. 134–151.
- Broadly P.A. Diversity, distribution and dispersal of Antarctic terrestrial algae // Biodiversity and Conservat. – 1996. – **5**. – P. 1307–1335.
- Brunner U. Ultrastrukturelle und chemische Zellwanduntersuchungen an Flechten-phycobionten aus 7 Gattungen der *Chlorophyceae* (*Chlorophytina*) unter besonderer Berücksichtigung sporopollenin-ähnlicher Biopolymere // Inaugural dissertation. – Zurich: Univ. Zurich, 1985. – 144 S.
- Brunner U., Honegger R. Chemical and ultrastructural studies on the distribution of sporopolleninlike biopolymers in six genera of lichen phycobionts // Can. J. Bot. – 1985. – **63**. – P. 2221–2230.
- Bubrick P. Methods for cultivating lichens and isolated bionts // CRC Handbook of Lichenology. III. Boca Raton, Fla.: CRC Press, 1989. – P. 127–138.

- Bubrick P., Galun M., Frensdorff A. Observations on free-living *Trebouxia* de Puymaly and *Pseudotrebouxia* Archibald, and evidence that both symbionts from *Xanthoria parietina* (L.) Th. Fr. can be found free-living in nature // *New Phytol.* – 1984. – **97**. – P. 455–462.
- Büdel B., Henssen A. *Chroococciopsis* (Cyanophyceae), a phycobiont in the lichen family *Lichinaceae* // *Phycologia.* – 1983. – **22**, N 4. – P. 367–375.
- Büdel B., Lange O.L. Water status of green and blue-green phycobionts in lichen thalli after hydration by water vapor uptake: do they become turgid? // *Bot. Acta.* – 1991. – **104**. – P. 361–366.
- Büdel B., Darienko T., Deutschwitz K. et al. Southern African Biological Soil Crusts are Ubiquitous and Highly Diverse in Drylands, Being Restricted by Rainfall Frequency // *Microbiol. Ecol.* – 2009. – **57**, N 2. – P. 229–247.
- Chapman R.L., Henk M.C. Phragmoplasts in cytokinesis of *Cephaleuros parasiticus* (Chlorophyta) vegetative cells // *J. Phycol.* – 1986. – **22**. – P. 83–88.
- Deason T.R., Bold H.C. *Phycological Studies I. Exploratory Studies of Texas Soil Algae.* – Univ. Texas, 1960. – 70 p.
- DePriest P. Early Molecular Investigations of Lichen-Forming Symbionts: 1986-2001 // *Ann. Rev. Microbiol.* – 2004. – **58**. – P. 273–301.
- Elix J., Stocker-Wurgutter E. *Biochemistry and secondary metabolites* // *The Lichen Symbiosis.* Cambridge Univ. Press, 2008. – P. 104–133.
- Ettl H., Gärtner G. *Syllabus der Boden-, Luft-, und Flechtenalgen.* – Stuttgart, etc.: Gustav Fischer Verlag, 1995. – 710 S.
- Feige G. B., Jansen M. Basic carbon and nitrogen metabolism of lichens // *Algae and Symbioses: Plants, Animals, Fungi, Viruses. Interactions Explored.* Bristol: Biopress, Ltd., 1992. – P. 277–299.
- Friedl T. Comparative ultrastructure of pyrenoids in *Trebouxia* (*Microthamniales*, *Chlorophyta*) // *Plant. Syst. Evol.* – 1989. – **164**. – P. 145–159.
- Friedl T. Symbiosis in Green Algae: Origin and Diversity of a Successful Life Style // 9<sup>th</sup> Intern. Phycol. Congr. (2–8 August, Tokyo, Japan 2009): Abstracts. – P. 31–32.
- Friedl T., Büdel B. *Photobionts* // *The Lichen Symbiosis.* – Cambridge: Cambridge Univ. Press, 2008. – P. 9–26.
- Galloway D.J. *Lichen biogeography* // *The Lichen Symbiosis.* – Cambridge: Cambridge Univ. Press, 2008. – P. 315–335.
- Galun M., Bubrick P., Frensdorff A. Initial stages in fungus-alga interaction // *Lichenologist.* – 1984. – **16**, N 2. – P. 103–110.
- Gärtner G. Die Gattung *Trebouxia* Puymaly (*Chlorellales*, *Chlorophyceae*) // *Arch. Hydrobiol. Suppl. Algol. Stud.* – 1985. – **71**, N 4. – S. 495–548.
- Garty J. Re-establishment of lichens on chalk rocks after a forest fire // *Fire in Ecosyst. Dynam.* – 1990. – P. 77–84.
- Geitler L. Beiträge zur Kenntnis der Flechtensymbiose I-III // *Arch. Protist.* – 1933. – **80**. – S. 378–409.
- Geitler L. Über die Flechtenalge *Myrmecia biatorellae* // *Österr. Bot. Zeit.* – 1962. – **109**. – S. 41–47.
- Geitler L. Über Haustorien bei Flechten und über *Myrmecia biatorellae* in *Psora globifera* // *Ibid.* – 1963. – **110**. – S. 270–276.

- Greenhalgh G.N., Anglesea D.* The distribution of algal cells in lichen thalli // *Lichenologist*. – 1979. – **11**, N 3. – P. 283–292.
- Hájek J., Váczi P., Batrák M., Smejkal L., Lipavská H.* Cryoprotective role of ribitol in *Xanthoparmelia somloensis* // *Biol. Plant.* – 2009. – **53**, N 4. – P. 677–684.
- Hérisset A.* Demonstration expérimentale du rôle du *Trentepohlia umbrina* (Kg.) Born. dans la synthèse des *Graphidees corticales* // *C. R. Acad. Sci.* – 1946. – **222**. – P. 100–108.
- Hildreth K.C., Ahmadjian V.* A study *Trebouxia* and *Pseudotrebouxia* isolates from different lichens // *Lichenologist*. – 1981. – **13**. – P. 65–86.
- Hill D.* Asymmetric Co-evolution in the Lichen Symbiosis Caused by a Limited Capacity for Adaptation in the Photobiont // *Bot. Rev.* – 2009. – **75**. – P. 326–338.
- Hoffmann L.* Algae of terrestrial habitats // *Ibid.* – 1989. – **55**. – P. 77–105.
- Hoffmann L., Ector L., Kostikov I.* Algal flora from limed and unlimed forest soils in the Ardenne (Belgium) // *Syst. Geogr. Pl.* – 2007. – **77**. – P. 15–90.
- Högnabba F.* Molecular phylogeny of the genus *Stereocaulon* (*Stereocaulaceae*, lichenized ascomycetes) // *Mycol. Res.* – 2006. – **110**. – P. 1080–1092.
- Honegger R.* Cytological aspects of the mycobiont-photobiont relationship in lichens // *Lichenologist*. – 1984. – **16**, N 2. – P. 111–127.
- Honegger R.* Fine structure of different types of symbiotic relationships in lichens // *Lichen Physiology and Cell Biology*. – New York: Plenum Press, 1985. – P. 287–302.
- Honegger R.* Questions about pattern formation in the algal layer of lichens with stratified (heteromeric) thalli // *Bibl. Lichenol.* – 1987. – **25**. – P. 59–71.
- Honegger R.* Functional aspects of the lichen symbiosis // *Ann. Rev. Plant Mol. Biol.* – 1991. – **42**. – P. 553–578.
- Honegger R.* Water relations in lichens // *Fungi in the Environment*. – Cambridge: Cambridge Univ. Press, 2006. – P. 185–200.
- Honegger R.* Mycobionts // *The Lichen Symbiosis*. – Cambridge: Cambridge Univ. Press, 2008. – P. 27–39.
- Ihda T., Nakano T., Iwatsuki Z.* *Dilabifilum arthopyreniae* (*Chlorophyta*) newly found in Japan // *Nova Hedw.* – 1996. – **63**, N 1/2. – P. 195–201.
- Jaag O.* *Coccomyxa* Schmidle. Monographie einer Algengattung // *Beitr. Kryptogam. Schweiz. Bot. Ges.* – 1933. – **42**. – 132 S.
- Kinraide W.T.B., Ahmadjian V.* The effects of usnic acid on physiology of two cultured species of the lichen alga *Trebouxia* Puym. // *Lichenologist*. – 1970. – **4**. – P. 234–247.
- Kirk P.M., Cannon P.F., Minter D.W., Stalpers J.A.* *Ainsworth & Bisby's dictionary of the fungi*. 10<sup>th</sup> ed. – Trowbridge: Cromwell Press, 2008. – 771 p.
- Kondratyuk S.Ya., Popova L.P., Lackovičová A., Pišút I.A.* A Catalogue of the Eastern Carpathian Lichens. – Kiev; Bratislava, 2003. – 264 p.
- König J., Peveling E.* Vorkommen von Sporopollenin in der Zellwand des Photobionten *Trebouxia* // *Z. Pflanzenphysiol.* – 1980. – **98**. – S. 459–464.
- König J., Peveling E.* Cell walls of the photobionts *Trebouxia* and *Pseudotrebouxia*: constituents and their location // *Lichenologist*. – 1984. – **16**. – P. 129–144.
- Lange O.L., Belnap J., Reichenberger H.* Photosynthesis of the cyanobacterial soil-crust lichen *Collema tenax* from arid lands in southern Utah, USA: role of water content on light and temperature responses of CO<sub>2</sub> exchange // *Functional Ecol.* – 1998. – **12**. – P. 195–202.

- Lange O.L., T.G. Green A., Melzer B., Meyer A., Zellner H. Water relations and CO<sub>2</sub> exchange of the terrestrial lichen *Teloschistes capensis* in the Namib fog desert: Measurements during two seasons in the field and under controlled conditions // *Flora – Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*. – 2006. – **201**, N 4. – P. 268–280.
- Linkola K. Kulturen mit *Nostoc*-Gonidien der *Peltigera*-Arten // *Ann. Soc. Zool. Bot. Fenn. Vanamo*. – 1920. – **1**. – S. 1–10.
- Lopez-Bautista J.M., Rindi F., Casamatta D. The systematics of subaerial algae // *Algae and Cyanobacteria in Extreme Environments*. – Berlin: Springer Verlag, 2007. – P. 599–617.
- Meier J.L., Chapman R.L. Ultrastructure of the lichen *Coenogonium interplexum* Nyl. // *Amer. J. Bot.* – 1983. – **70**. – P. 400–407.
- Matthews S., Tucker S., Chapman R. Ultrastructural features of mycobionts and trentepohliaceous phycobionts in selected subtropical crustose lichens // *Bot. Gaz.* – 1989. – **150**, N 4. – P. 417–438.
- Mikhailiyuk T.I., Demchenko E.M., Kondratyuk S. Ya. Algae of granite outcrops from the left bank of the river Pivdennyi Bug (Ukraine) // *Biologia (Bratislava)*. – 2003. – **58**, N 4. – P. 589–601.
- Moe R. *Verrucaria traversiae* sp. nov., a marine lichen with a brown algal photobiont // *Bull. Californ. Lichen Soc.* – 1997. – **4**. – P. 7–11.
- Nägeli C. Gattungen einzelliger Algen, physiologisch und systematisch bearbeitet // *Zürich. Fried. Schulth.* – 1849. – 139 S.
- Nakano T. Some aerial and soil algae from the Ishizuchi mountains // *Hikobia*. – 1971. – **6**. – P. 139–152.
- Neustupa J., Škaloud P. Diversity of subaerial algae and cyanobacteria on tree bark in tropical mountain habitats // *Biologia*. – 2008. – **63**, N 6. – P. 806–812.
- Nienow J. A. Ecology of subaerial algae // *Nova Hedw.* – 1996. – **112**. – P. 537–552.
- Nyati Sh. Photobiont Diversity in *Teloschistaceae* (Lecanoromycetes) / Erlangung der naturwissenschaftlichen Doktorwürde. – Zürich: Univ. Zürich, 2006. – 130 p.
- Oberwinkler F. Fungus-alga interactions in basidiolichens // *Nova Hedw.* – 1984. – **79**. – P. 739–774.
- O'Brien H.E., Miadlikowska J., Lutzoni F. Assessing host specialization in the symbiotic cyanobacteria associated with four closely related species of the lichenfungus *Peltigera* // *Eur. J. Phycol.* – 2005. – **40**. – P. 363–378.
- Palmqvist K. Carbon economy in lichens // *New Phytol.* – 2000. – **148**. – P. 11–36.
- Peksa O., Škaloud P. Changes in chloroplast structure in lichenized algae // *Symbiosis*. – 2008. – **46**. – P. 1–8.
- Peveling E. Fine structure // *The Lichens*. – New York; London: Acad. Press, 1973. – P. 147–182.
- Puymaly A. Le *Chlorococcus humicola* (Nägeli) Rabenh. // *Rev. Algol.* – 1924. – **1**. – P. 107–114.
- Rands D.G., Davis J.S. Observations on lichenized and free-living *Physolinum* (*Chlorophyta*, *Trentepohliaceae*) // *J. Phycol.* – 1993. – **29**. – P. 819–825.
- Raths H. Experimentelle Untersuchungen mit Flechtengonidien aus der Familie der Caliciaeen // *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* – 1938. – **48**. – S. 13–30.
- Rindi F., Guiry M.D. Composition and spatial variability of terrestrial algal assemblages occurring at the bases of urban walls in Europe // *Phycologia*. – 2004. – **43**, N 3. – P. 225–235.

- Rindi F., Allali H.A., Lam D.W., Lopez-Bautista M. An overview of the Biodiversity and Biogeography of Terrestrial Green Algae // Biodiversity Hotspots. – Nova Sci. Publ., Inc. – 2009. – P. 1–25.
- Sanders W.B. Bacteria, algae, and phycobionts: maintaining useful concepts and terminology // Lichenologist. – 2004. – 36, N 5. – P. 269–275.
- Sanders W.B., Moe R.L., Ascaso C. The intertidal marine lichen formed by the pyrenomycete fungus *Verrucaria traversiae* (Ascomycotina) and the brown alga *Petroderma maculiforme* (Phaeophyceae): Thallus organization and symbiont interaction // Amer. J. Bot. – 2004. – 91. – P. 511–522.
- Santesson R. Follicolous lichens I. A revision of the taxonomy of the obligately follicolous, lichenized fungi // Symb. Bot. Upsal. – 1952. – 12, N 1. – P. 1–590.
- Schaper T., Ott S. Photobiont Selectivity and Interspecific Interactions in Lichen Communities. I. Culture Experiments with the Mycobiont *Fulgensia bracteata* // Plant Biol. – 2003. – 5. – P. 1–10.
- Schiman H. Über die Entwicklungsmöglichkeiten von *Leptosira thrombii* Tschermak-Woess als Algenkomponente in der Flechte *Thrombium epigaeum* // Österr. Bot. Zeit. – 1961. – 108. – S. 1–4.
- Škaloud P., Peksa O. Comparative study of chloroplast morphology and ontogeny in *Asterochloris* (*Trebouxiophyceae*, *Chlorophyta*) // Biologia. – 2008. – 63, N 5. – P. 1–8.
- Škaloud P., Peksa O. Evolutionary inferences based on ITS rDNA and actin sequences reveal extensive diversity of the common lichen alga *Asterochloris* (*Trebouxiophyceae*, *Chlorophyta*) // Mol. Phyl. and Evol. – 2010. – 54. – P. 36–46.
- Stenroos S., Hugnabba F., Myllys L., Hyvönen J., Thell A. High selectivity in symbiotic associations of lichenized ascomycetes and cyanobacteria // Cladistics. – 2006. – 22. – P. 230–238.
- The Lichen Flora of Great Britain and Ireland. – London: Nat. Hist. Mus. Publ., 1992. – 710 p.
- Treboux O. Infektionsversuche mit parasitischen Pilzen. III // Ann. Mycol. – 1912. – X. – S. 557–563.
- Tschermak E. Untersuchungen über die Beziehungen von Pilz und Alge im Flechtenthallus // Österr. Bot. Zeit. – 1941. – 90. – S. 233–307.
- Tschermak-Woess E. Algal Taxonomy and the Taxonomy of Lichens: the Phycobiont of *Verrucaria adriatica* // Lichenology: Progress and Problems. – London: Acad. Press, 1976. – P. 79–88.
- Tschermak-Woess E. *Myrmecia reticulata* as a phycobiont and free-living *Trebouxia* – the problem of *Stenocybe septata* // Lichenologist. – 1978. – 10. – P. 69–79.
- Tschermak-Woess E. *Elliptochloris bilobata*, gen. et spec. nov., der Phycobiont von *Catolechia wahlenbergii* // Plant Syst. Evol. – 1980. – 136. – S. 63–72.
- Tschermak-Woess E. The algal partner // CRC Handbook of Lichenology. – Boca Raton, Fla.: CRC Press, 1989. – P. 39–92.
- Tschermak-Woess E., Plessl A. über zweierlei Typen der sukzedanen Teilung und ein auffallendes Teilungsverhalten des Chromatophors bei einer neuen Protococcale *Myrmecia pyriformis* // Österr. Bot. Zeit. – 1948. – 95. – S. 103–109.
- Van den Hoek C., Mann D.G., Jahns H.M. Algae: an introduction to phycology. – Cambridge (UK): Cambridge Univ. Press, 1995. – 628 p.
- Vischer B. Reproduction und systematische Stellung einiger Rinden- und Bodenalgae // Schweiz. Zeitsch. Hydrol. – 1960. – XXII. – S. 329–349.

- Vitikainen O. Taxonomic revision of *Peltigera* (lichenized Ascomycotina) in Europe // Acta Bot. Fenn. – 1994. – **152**. – P. 1–96.
- Vinogradova O.N., Kovalenko O.V., Wasser S.P. et al. Algae of the Mount Carmel National Park (Israel) // Альгология. – 1995. – **5**, N 2. – P. 178–192.
- Voytsekhovich A., Darienko T. Lichen photobionts from granite outcrops of the South Ukraine / XVII Intern. Bot. Congr.: Abstracts. – Vienna, Austria (17–23 July 2005). – P. 516–517.
- Wasser S.P., Nevo E., Vinogradova O.N. et al. Contribution to study of algae, fungi and mosses in „Evolution Canyon“ at Nahal Oren, mount Carmel natural preserve, Israel // Укр. бот. журн. – 1995. – **52**, N 3. – P. 354–371.
- Zeitler I. Untersuchungen über die Morphologie, Entwicklungsgeschichte und Systematik von Flechtengonidien // Österr. Bot. Zeit. – 1954. – **101**. – S. 453–483.
- Zoller S., Lutzoni F. Slow algae, fast fungi: exceptionally high nucleotide substitution rate differences between lichenized fungi *Omphalina* and their symbiotic green algae *Coccomyxa* // Mol. Phyl. Evol. – 2003. – **29**. – P. 629–640.

Получена 12.06.09

Рекомендовал к печати И.Ю. Костиков

A.A. Voytsekhovich, T.I. Mikhailiuk, T.M. Darienko

N.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine,  
2, Tereshchenkivska St., 01001, Kiev, Ukraine

#### LICHEN PHOTOBIONTS. 1: BIODIVERSITY, ECOPHYSIOLOGY AND CO-EVOLUTION WITH THE MYCOBIONT

According to published data, 147 algal species can be lichenized with asco- and basidiomycetes. Most of these algal species belonged to the *Chlorophyta* (108 species) and *Cyanoprokaryota* (36). Two different lichenization types can be distinguished (facultative and obligate). Most photobionts are facultative and can therefore also occur free-living in terrestrial habitats. In contrast, some species of the genera *Trebouxia* Puym., *Asterochloris* Tscherm.-Woess, *Coccomyxa* Schmidle, and *Pseudococcomyxa* Korschikov are only known as lichen photobionts; however, if these species are obligate photobionts, is still under controversial discussion. The morphology and life cycle of algae changed during the process of lichenization, whereas ultrastructure of algal and fungal components had not any considerable changes. The co-evolution of both partners in the lichen association led to physiological adaptations of both mycobiont and photobiont and result that both function as single organism. It is known that the photobiont is responsible for the water exchange and the transfer of carbohydrates within the lichen association whereas the mycobiont forms the typical algal-hyphae connection and regulates the synthesis of secondary metabolites.

**Key words:** lichens, photobiont, mycobiont, symbiosis, co-evolution.