

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. 2: ПРОИСХОЖДЕНИЕ И КОРРЕЛЯЦИЯ С МИКОБИОНТОМ

Данная работа представляет собой продолжение обзора, посвящённого фотобионтам лишайников (Войцехович и др., 2011). Установлено, что их состав тесно коррелирует с определёнными таксономическими группами лишайникообразующих грибов. Не менее 55 % их видов ассоциируются с *Trebouxia* Puym. и *Asterochloris* Tscherm.-Woess, около 40 % – с *Cyanoprokaryota*, около 8 % – с *Trentepohliales*, около 20 % – с остальными зелёными водорослями. При этом известны случаи нестабильного состава фотобионтов и временного наличия нескольких видов фотобионтов в одном слоевище. Некоторые лишайники постоянно содержат несколько видов фотобионтов, относящихся к разным таксономическим группам. Поскольку симбиотические отношения у разных групп лишайников находятся на разных ступенях специализации, их избирательность различна. Наиболее высоких ступеней специфичности состава фотобионтов достигли лишайники с *Trebouxia* и *Asterochloris*. Обсуждаются происхождение фотобионта в лишайниковом слоевище и основные пути его получения в процессе размножения лишайников – от материнского слоевища (при вегетативном размножении) и из окружающей среды (при размножении с помощью спор). Состав фотобионтов лишайников определяет основные жизненные стратегии лишайниковой ассоциации, а также существенно влияет на их эколого-географические особенности. Кроме основного фотобионта в слоевище могут присутствовать дополнительные фотобионты (в цефалодиях), а также гимениальные и эпителиальные водоросли. Водоросли лихеноэпифиты обрастают слоевище лишайника, могут проникать в его структуры и, вероятно, служить источником «потенциальных» фотобионтов.

Ключевые слова: лишайники, фотобионт, микобионт, симбиоз, коэволюция, избирательность, специфичность, паразитизм, дополнительный фото бионт.

### Введение

Целью данной части обзора является выявление взаимосвязи между таксономической принадлежностью обоих бионтов лишайниковой ассоциации, уровня избирательности микобионта различных групп лишайников, происхождения и способов получения фотобионта лишайникообразующим грибом, а также рассмотрение вопросов, связанных с дополнительными и «потенциальными» фотобионтами.

© А.А. Войцехович, Т.И. Михайлюк, Т.М. Дариенко, 2011

## 1. Существует ли корреляция между таксономическим положением мико- и фотобионта?

Долгое время считалось, что каждому виду лишайника соответствует отдельный вид фотобионта, однако позже было установлено, что разнообразие водорослей-фотобионтов значительно ниже разнообразия лишайникообразующих грибов, поскольку один и тот же вид фотобионта может встречаться в разных лишайниках (Tschermak-Woess, 1989). Более того, состав фотобионтов одного и того же вида лишайникообразующего гриба может быть непостоянным или включать несколько видов (или даже родов) фотобионтов одновременно (Geitler, 1955). Эти и другие вопросы, связанные со специфичностью фотобионтного состава и избирательностью микобионта, являются наиболее актуальными, т.к. их решение позволит установить особенности коэволюции обоих компонентов лишайниковой ассоциации.

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

Отдельные работы посвящены исследованию разнообразия трентеполиальных фотобионтов определённых видов, родов и семейств лишайников (Skuja, Ore, 1933; Meier, Chapman, 1983; Rands, Davis, 1993). Более подробные данные об основных семействах лишайников и их фотобионтах представлены в таблице. Система порядков и семейств лишайников дана в соответствии с «Outline of Ascomycota» (Lumbsch, Nuhndorf, 2007).

Анализ имеющихся данных о составе фотобионтов 635 видов лишайников показал, что около 40 % видов лихенизированных грибов ассоциируются с *Trebouxia*, 15,4 % — с *Asterochloris*, 38,7 % — с представителями *Cyanoprokaryota* (в основном с *Nostoc* Vaucher ex Bornet et Flahault (11,3 %), *Stigonema* C. Agardh ex Bornet et Flahault (8,5 %), *Scytonema* C. Agardh ex Bornet et Flahault (7,7 %), 7,6 % — с видами *Trentepohliales* (в основном с *Trentepohlia* Mart. (4,9 %), 20,4 % — с остальными зелёными водорослями (чаще всего с *Myrmecia* (3,5 %), *Diplosphaera* Bial. emend. Vischer, *Stichococcus* Nägeli, *Dictyochloropsis* Geitler emend. Tscherm.-Woess (по 2,7 %)¹. Такое распределение нельзя

---

¹Приведенное соотношение в сумме превышает 100 %. Это объясняется способностью некоторых лишайникообразующих грибов к формированию слоевища с несколькими фотобионтами одновременно, а также непостоянством состава фотобионтов у определённых грибов с низкой избирательностью.

считать окончательным, т.к. оно во многом отражает степень изученности фотобионтов, точные данные относительно которых известны только для 3 % видов лишайников. Так, по некоторым данным (Tschermak-Woess, 1989), соотношение следующее: около 90 % видов лишайников ассоциированы с зелёными водорослями и 10 % – с цианопроکاریотами. Непосредственно на *Trebouxia* (вероятно, *Trebouxia* s.str. + *Asterochloris*), по данным разных авторов, приходится более 20 % (DePriest, 2004), до 40 % (Honegger, 1991) и 50-70 % (Ahmadjian, 1982). Таким образом, несмотря на достаточно высокое разнообразие фотобионтов, большинство лишайнизированных грибов избирает виды, являющиеся облигатными фотобионтами.

Однако, как показано в таблице, *Trebouxia* и *Asterochloris* не являются типичными фотобионтами для большинства классов лишайников. Так, виды класса *Arthoniomycetes* вступают в симбиоз с трентеполиальными водорослями, *Lichinomycetes* – с цианопроکاریотами. Виды базидиальных лишайников ассоциируются с цианопроکاریотами (*Scytonema*) и зелёными водорослями (*Coccomyxa* Schmidle, *Gloeocystis* Nägeli, *Mesotaenium* Nägeli и *Pseudococcomyxa* Korschikov). Наиболее разнообразен состав фотобионтов сем. *Verrucariaceae* (*Eurotiomycetes*), среди которых отмечены зелёные (*Diplosphaera*, *Dilabifilum* Tscherm.-Woess, *Myrmecia* Printz, *Stichococcus* и др.), бурые (*Petroderma* Kuck.) и желтозелёные (*Xanthonema* P.C. Silva, *Heterococcus* Chodat) водоросли. Центральным классом, включающим наибольшее число видов лишайников, является *Lecanoromycetes* (Ainsworth ..., 2007). Значительная часть его видов из семейств *Thelotremataceae* (*Ostropales*), *Pertusariaceae* (*Pertusariales*), *Lecanoraceae*, *Parmeliaceae* (*Lecanorales*), *Physciaceae*, *Teloschistaceae* (*Teloschistales*), *Candelariaceae* (*Candelariales*), *Umbilicariaceae* (*Umbilicariales*) ассоциирована с *Trebouxia*. Часть видов, относящихся к семействам *Cladoniaceae* и *Stereocaulaceae* (*Lecanorales*) – с *Asterochloris*. Представители семейств *Coenogoniaceae*, *Graphidaceae*, *Gyalectaceae* и *Porinaceae* (*Ostropales*) формируют ассоциации преимущественно с трентеполиальными водорослями. Однако есть семейства, у представителей которых состав фотобионтов очень разнообразен и часто различные образцы одного и того же вида лишайника содержат разные фотобионты. К таким семействам относятся *Acarosporaceae* (*Acarosporales*), *Agyriaceae* (*Agyriales*), *Pilocarpaceae*, *Ramalinaceae* и *Stereocaulaceae* (*Lecanorales*), а также *Lecideaceae* (*Lecanoromycetidae* families incertae sedis). Интересен в этом отношении порядок *Peltigerales*, содержащий лишайники, ассоциированные в основном с цианобионтом. В семействах *Lobariaceae*, *Nephromataceae* и *Peltigeraceae* цианобионт дополняет зелёный фотобионт, роль которого выполняют *Dictyochloropsis* (*Lobariaceae*) или *Coccomyxa* и *Pseudococcomyxa* (*Nephromataceae* и *Peltigeraceae*). Итак, эта ассоциация содержит 2 фотобионта, один из которых образует фотобионтный слой лишайника, а другой находится в специализированных структурах – цефалодиях. У видов рода *Lobaria* зелёная водоросль формирует

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

Таким образом, микобионт, как правило, проявляет избирательность по отношению к фотобионту, потому определённую корреляцию между мико- и фотобионтом можно найти уже на уровне классов, порядков и семейств лишайников. В то же время, уровни избирательности микобионта у разных групп лишайников могут быть разными. Так, в работе А. Бэка с соавт. (Beck et al., 2002) представлено 5 уровней избирательности микобионта лишайников. К I (очень высокому) и II (высокому) уровням отнесены лишайникообразующие грибы, формирующие ассоциацию с одним штаммом или с одним видом водоросли-фотобионта. К лишайникам с такими уровнями избирательности можно отнести *Xanthoria parietina* (L.) Th.Fr., который формирует слоевище с *Trebouxia arboricola*<sup>2</sup> или ближайшими видами той же подгруппы (Nyati, 2006); изученные виды рода *Pertusaria* DC., ассоциирующиеся с *T. potteri* (Ahmadjian, 1993) и *Umbilicaria* – с *T. simplex* (Beck, 2002; Romeike et al., 2002). К лишайникообразующим грибам III (среднего) уровня избирательности относятся те, которые формируют постоянные ассоциации с разными видами одного рода водоросли-фотобионта. Этот уровень характерен для видов *Cladonia* P. Browne (ассоциированы с *Asterochloris* (Ahmadjian, 1993; Piercey-Normore, De Priest, 2001; Yahr et al., 2004), *Megalospora* Meyen (с *Dictyochloropsis* (Tschermak-Woess, 1984), *Collema* F.H. Wigg. (с *Nostoc* (Degelius, 1954) и др. Этот уровень избирательности, вероятно, также характерен для цефалодиальных лишайников, например для *Peltigera aphthosa* (L.) Willd., который формирует ассоциацию с видами *Coccomyxa* (Jaag, 1933) и *Nostoc* (O'Brien et al., 2005).

IV (низкий) и V (очень низкий) уровни характерны для лишайников, избирающих фотобионты в пределах одного семейства или порядка (IV) или групп высшего таксономического уровня (V). Примерами низкой избирательности могут служить *Stereocaulon ramulosum* Rauschel (ассоциируется с видами родов *Gloeocapsa* Kütz., *Nostoc*, *Scytonema*, *Stigonema* (Lamb, 1951) или виды семейств *Coenogoniaceae*, *Graphidaceae*, *Rocellaceae* (формируют слоевище с представителями *Trentepohliaceae* (Santesson, 1952; Uyenko, 1965; Meier, Chapman, 1983)). Очень низкий уровень избирательности фотобионта характерен для видов рода *Verrucaria* Schrad., которые ассоциируются с

<sup>2</sup> Авторы видов водорослей приведены в таблице.

*Dilabifilum incrustans* (Ettl, Gärtner, 1995), *Diplosphaera chodatii* (Geitler, 1960), *Heterococcus caespitosus* (Tschermak, 1941; Zeitler, 1954; Sanders, 2004), *Petroderma maculiforme* (Wynne, 1969; Мое, 1997; Sanders, 2004). Кроме того, известны лишайники, например базидиолишайник *Multiclavula mucida* (Pers.) R.H. Petersen, которые могут содержать несколько фотобионтов одновременно – виды родов *Mesotaenium*, *Coccomyxa*, *Gloeocystis* (Geitler, 1955).

Наивысшим уровнем избирательности к фотобионту обладают преимущественно лишайникообразующие грибы, ассоциированные с облигатными фотобионтами. Само явление избирательности микобионта легко объясняется различными физиолого-биохимическими и экологическими особенностями водорослей, которые значительно отличаются у цианопрокариотических и эвкариотических представителей (Войцехович и др., 2011), потому многие лишайникообразующие грибы проявляют избирательность, в первую очередь в рамках принадлежности фотобионтов к определённой таксономической группе водорослей. Высокая степень избирательности фотобионта, вероятно, указывает на высокую специализацию симбиотических отношений у этих лишайников и является следствием достаточно продолжительной коэволюции обоих компонентов лишайниковой ассоциации.

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

организации слоевища, объединяющего в себе двух фотобионтов с принципиально разными свойствами и жизненными стратегиями, представители *Peltigerales* смогли приспособиться к условиям меняющейся среды обитания.

Достаточно простая организация слоевища характерна также для многих лишайников с трентеполияльным фотобионтом. Так, у некоторых родов (*Coenogonium* Ehrenb., *Racodium* Fr.) формируется лишь футляр гиф, оплетающих нити водорослей (Honegger, 2008). Лишайники с трентеполияльными фотобионтами наиболее разнообразны в местах с влажным тропическим климатом, где также находится центр разнообразия свободноживущих представителей *Trentepohliales* (Rindi et al., 2009). Эти лишайники колонизируют кору и листья тропических растений, часто являются эндофитами и эндопаразитами высших растений, а также образуют разрастания на скалах и фасадах зданий (Lakastos et al., 2006).

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

Гетеромерное слоевище в наиболее простых своих вариантах может быть характерным для некоторых лишайников с трентеполияльным (*Graphis* Adans., *Dirina* Fr., *Rocella* DC.), или другим зелёным фотобионтом. Однако наиболее сложно устроенное гетеромерное слоевище характерно для лишайников, содержащих *Trebouxia* и *Asterochloris*. Исключение составляют лишь некоторые цефалодиальные лишайники. При гетеромерном типе слоевища слой фотобионта четко очерчен, имеются в разной степени развитые коровые слои, а также сердцевинная часть и, часто, специальные органы прикрепления к субстрату. Среди них традиционно выделяют лишайники с накипным, листоватым и кустистым слоевищем, хотя между ними также существуют переходные типы. Наиболее сложные с анатомической точки зрения тела лишайников имитируют листья высших растений. В их слоевищах выделяют параплектенхимные слои (нижний и верхний коровые), которые по строению напоминают паренхиму цветковых растений (Кондратюк, Мартиненко, 2006), слои гиф, окутывающие клетки фотобионтов наподобие губчатой паренхимы листьев растений (Honegger, 2008) и специальные органы — цифеллы и псевдоцифеллы, по функциям близкие к устьицам (Кондратюк, Мартиненко, 2006). Уровень симбиотических отношений у таких лишайников также следует

считать высокоорганизованным, по сложности близким к эктомикоризе высших растений и базидиальных грибов (Honegger, 1991). Такие симбиотические отношения являются следствием длительного совместного проживания водоросли и гриба (Honegger, 1991). Лишайники с *Trebouxia*, как правило, колонизируют поверхности скал, хотя ряд видов растёт на коре деревьев, а реже – на почве. Эти лишайники распространены очень широко. Они колонизируют субстраты не только умеренной зоны, но и аридных, и холодных регионов (Galloway, 2008).

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

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

## 2. Способы получения водоросли-фотобионта лишайникообразующим грибом

Каково происхождение фотобионтов, что является источником фотобионта и существует ли какой-либо обмен фотобионтами в лишайниковых популяциях – эти вопросы впервые были подняты более 20 лет назад (Friedl, 1987; Ott, 1987; Ihda et al., 1993; Beck et al., 1998; Helms, 2003), но до сих пор остаются нераскрытыми в полном объёме. Как было показано выше, для большинства лишайников характерна определённая коспецифичность компонентов, что обуславливает присутствие в слоевище лишь одного определённого вида фотобионта. Между тем, известны случаи, когда в одном и том же слоевище представлено несколько фотобионтов одновременно. Например, некоторые виды семейств *Parmeliaceae* (Bhattacharya et al., 1996) и *Physciaceae* (Helms et al., 2001) могут содержать в своём слоевище несколько разных видов рода *Trebouxia*. Существуют также сведения о некоторой нестабильности состава фотобионтов у одного и того же вида лишайника. Чтобы объяснить этот и другие случаи, необходимо рассмотреть основные пути получения фотобионта микобионтом.

Так, существует два основных пути получения фотобионта – от материнского слоевища лишайника и из окружающей среды (Окснер,

1937). Первый случай реализуется в процессе вегетативного размножения лишайников, при формировании изидий и соредий, представленных в виде грибных гиф, оплетающих несколько клеток фотобионта. Такой способ получения фотобионта является наиболее простым и продуктивным для многих видов лишайников. Однако вегетативное размножение встречается далеко не у всех лишайников и служит для распространения лишайника на близкие расстояния с целью колонизации уже освоенной территории (Ott, 1987).

Второй путь получения фотобионта — из окружающей среды, осуществляется при половом и бесполом размножении лишайников, когда спора, попав в благоприятную среду, прорастает в ростовую трубку. Разрастаясь, ростовая трубка разветвляется и формирует гифы первичного слоевища. Если вблизи первичного слоевища нет подходящих водорослей, то оно обычно быстро отмирает. Отыскав соответствующую водоросль в окружающем пространстве, гифы первичного слоевища обволакивают её и начинают процесс релихенизации, т.е. формирования тела лишайника. Существует определённая закономерность: виды, которые продуцируют соредии, редко имеют плодовые тела и, наоборот, виды с плодоношением обычно редко формируют соредии (Окснер, 1937; Poelt, 1970, 1972). Таким образом, в реализации этих двух путей размножения, а значит и получения фотобионта, существует некоторая специализация среди лишайников.

Для лишайников, ассоциированных с факультативным фотобионтом, оба пути получения фотобионта являются эффективными. Для таких лишайникообразующих грибов источником фотобионтов могут выступать популяции свободноживущих водорослей. Так, например, жизненный цикл тропического лишайника *Strigula* sp. проходит стадию, на которой он колонизирует свободноживущую водоросль рода *Cephaleuros* Kunze ex E.M. Fries (Chapman, Waters, 2001). Во многих случаях нелихенизированные водоросли встречаются в тех же биотопах, что и лишайники, в состав которых они входят (Ahmadjian, 1962; Tschermak-Woess, 1976; Galun et al., 1984). Для многих лишайников совместное произрастание с потенциальными фотобионтами в одних и тех же биотопах связано с необходимостью их поиска в окружающей среде, а также совпадением экологических оптимумов лишенизированных и свободноживущих популяций одного и того же вида фотобионта. Таким образом, биология фотобионта в какой-то степени определяет распространение и экологические предпочтения всей лишайниковой ассоциации, что особенно ярко проявляется у лишайников с факультативным фотобионтом.

У лишайников, ассоциированных с облигатным фотобионтом, например *Trebouxia*, также реализуются два пути получения фотобионта, однако с некоторыми особенностями. Поскольку фотобионт таких лишайников очень редко встречается в свободноживущем состоянии в природе, то получить его из окружающей среды непросто. Наиболее реальным путём получения фотобионта для плодоносящих лишайников



с *Trebouxia* является получение его из слоевища другого лишайника – т.е. лишайниковый паразитизм, широко распространённый среди лихенизированных грибов (Friedl, 1987; Ott, 1987, Timdal, 1991; Ott et al., 1995; Beck et al., 1998; и др.). Спора лишайника, попадающая на субстрат, где нет представителей *Trebouxia*, прорастает и формирует подслоевище. В этом состоянии лишайник может находиться длительное время, иногда до нескольких лет, как это происходит у некоторых видов *Aspicilia* A. Massal. (Окснер, 1937). Может даже временно быть сапрофитом, как это описано для *Xanthoria parietina* (Ott, 1987), пребывая в ожидании подходящего источника фотобионта – чужой соредии или изидии. В другом случае, если спора попадает на слоевище другого лишайника, ассоциированного с *Trebouxia*, разрастаясь, гифы молодого микобионта внедряются в слоевище лишайника-хозяина и используют часть клеток его фотобионта для формирования собственного слоевища.

Вероятность того, что спора попадёт на слоевище лишайника с совместимым фотобионтом невелика, потому в литературе приводится значительное количество фактов непостоянства фотобионтного состава одного и того же вида лишайника. Так, например, из 32 исследованных образцов лишайника *X. parietina* были выделены 5 видов фотобионтов, из которых 3 вида – это группа видов морфологически и генетически близких к *Trebouxia arboricola* и два других вида – представители рода *Asterochloris* (Ahmadjian, 1993; Archibald, 1975; Friedl, 1993; Nyati, 2006). Виды *X. parietina* и *X. polycarpa* (Hoffm.) Rieber, формирующие слоевища с *T. arboricola* и *T. decolorans*, на начальных стадиях своего развития используют фотобионт лишайника *Physcia* (*Trebouxia impressa*), на котором они поселяются (Nyati, 2006). *Caloplaca coronata* (Krempelh. ex Körber) J. Steiner паразитирует на слоевищах лишайников *Aspicilia* (фотобионт – *Trebouxia*), *Catapyrenium* Flot. (*Myrmecia*), *Rinodina* (Ach.) Gray (*Trebouxia*) и *Verrucaria* (*Dilabifilum*, *Diplosphaera*, *Myrmecia* и др.); *Caloplaca tetraspora* (Nyl.) H. Olivier определена как паразит лишайника *Cladonia pyxidata* (L.) Hoffm. (Ходосовцев и др., 2004). *Diploschistes muscorum* (Scop.) R. Sant. на ранних стадиях своего развития поселяется на эпигейном лишайнике *Cladonia* sp., захватывает его фотобионт, относящийся к роду *Asterochloris*, а затем формирует слоевище с *Trebouxia showmanii* (Friedl, 1987).

Таким образом, довольствуясь «случайным» фотобионтом, молодой микобионт паразитирует на взрослом лишайнике-хозяине. Так может продолжаться до тех пор, пока вблизи его слоевища не появится источник подходящего фотобионта (будь-то слоевище другого лишайника или изидии и соредии).

Следовательно, один и тот же лишайник на различных стадиях своего развития характеризуется разным уровнем избирательности фотобионта, поэтому в его слоевище в процессе онтогенеза могут сменяться несколько разных видов фотобионтов.

Приуроченность видов фотобионтов к семействам, порядкам, классам и отделам лишайникообразующих грибов

Семейство лишайников	Вид фотобионта*
<b>Ascomycota</b>	
<b>Arthoniomycetes</b>	
Порядок <b>Arthoniales</b>	
<b>Arthoniaceae</b>	<i>Phycopeltis</i> sp. <sup>119</sup> , <i>Trentepohlia umbrina</i> (Kütz.) Bornet. <sup>82</sup> , <i>Trentepohlia</i> sp. <sup>93, 119</sup>
<b>Chrysotrichaceae</b>	<i>Trentepohlia</i> sp. <sup>23,78</sup> , <i>Chlorella ellipsoidea</i> Gerneck (= <i>Chloroidium</i> cf. <i>ellipsoideum</i> (Gerneck) Darienko et al.) <sup>2, 145</sup>
<b>Roccellaceae</b>	<i>Phycopeltis</i> sp. <sup>23, 119, 153, 160, 209</sup> , <i>Trentepohlia umbrina</i> <sup>23, 82</sup> , <i>T.</i> cf. <i>odorata</i> (F.H. Wigg.) Wittr. <sup>175</sup> , <i>Trentepohlia</i> sp. <sup>75, 76, 77, 93, 203</sup>
<b>Dothideomycetes families incertae sedis</b>	
<b>Arthopyreniaceae</b>	<i>Hyella caespitosa</i> Bornet et Flahault <sup>2, 96, 100, 101, 166, 183</sup>
<b>Mycoporaceae</b>	<i>Palmella</i> sp. <sup>2</sup>
<b>Microhyhiaceae</b>	<i>Cephaleuros</i> sp. <sup>153</sup>
<b>Pyrenotrichaceae</b>	<i>Scytonema</i> sp. <sup>44, 71, 148, 188</sup>
<b>Trypetheliaceae</b>	<i>Trentepohlia</i> sp. <sup>114</sup>
<b>Eurotiomycetes</b>	
Порядок <b>Pyrenulales</b>	
<b>Monoblastiaceae</b>	<i>Trentepohlia</i> sp. <sup>119</sup>
<b>Pyrenulaceae</b>	<i>Trentepohlia</i> cf. <i>umbrina</i> <sup>8, 119</sup>
Порядок <b>Verrucariales</b>	
<b>Verrucariaceae</b>	<i>Chlorella luteoviridis</i> Chodat (= <i>Heterochlorella</i> cf. <i>luteoviridis</i> ) <sup>129</sup> , <i>Chlorella</i> sp. <sup>129</sup> , <i>Cocobotrys verrucariae</i> Chodat emend. Vischer <sup>31, 196</sup> , <i>Diplosphaera chodatii</i> Bial. emend. Vischer <sup>4, 9, 11, 64, 165, 191, 197, 210</sup> , <i>Dilabifilum incrustans</i> (Vischer) Tscherm.-Woess <sup>22, 45, 96, 181</sup> , <i>D. arthopyreniae</i> (Vischer & K.W. Klem.) Tscherm.-Woess <sup>183</sup> , <i>Heterococcus caespitosus</i> Vischer <sup>136, 137, 151, 175, 210</sup> , <i>Myrmecia biatorellae</i> (Tscherm.-Woess & Plessl) J.B. Petersen <sup>2, 4, 26, 64, 65, 146, 186, 210</sup> , <i>Myrmecia</i> sp. <sup>21</sup> , <i>Petroderma maculiforme</i> (Wollng.) Kuck. <sup>123, 138, 151, 152, 204</sup> , <i>Stichococcus mirabilis</i> Lagerh. <sup>10</sup> , <i>S. bacillaris</i> Nägeli <sup>62</sup> , <i>Stichococcus</i> sp. <sup>2, 165, 210</sup> , <i>Trochiscia granulata</i> (Reinsch) Hansg. <sup>2, 175, 191</sup> , <i>Trochiscia</i> sp. <sup>4, 191</sup> , <i>Xanthonema montanum</i> (Vischer) P.C. Silva <sup>136, 137, 151, 210</sup>
<b>Strigulaceae</b>	<i>Cephaleuros virescens</i> Kunze ex Fr. <sup>2, 30, 117, 119, 153</sup>
Порядок <b>Mycocaliciales</b>	
<b>Mycocaliciaceae</b>	<i>Chlorella</i> cf. <i>ellipsoidea</i> (= <i>Chloroidium</i> cf. <i>ellipsoideum</i> ) <sup>145</sup> , <i>Dictyochloropsis symbiontica</i> Tscherm.-Woess <sup>186</sup>
<b>Lecanoromycetes</b>	
Порядок <b>Acarosporales</b>	
<b>Acarosporaceae</b>	<i>Dictyochloropsis reticulata</i> (Tscherm.-Woess) Tscherm.-Woess <sup>185</sup> , <i>Myrmecia biatorellae</i> <sup>2, 177, 185</sup> , <i>Trebouxia gigantea</i> (Hildreth et Ahmadjian) G. Gärtner <sup>13</sup> , <i>T. incrustata</i> Ahmadjian ex G. Gärtner <sup>20</sup> , <i>T. jamesii</i> (Hildreth et Ahmadjian) G. Gärtner <sup>18</sup> , <i>T. simplex</i> Tscherm.-Woess <sup>20</sup>

Порядок <b>Agyriales</b>	
<b>Agyriaceae</b>	<i>Asterochloris phycobiontica</i> Tscherm.-Woess <sup>153, 155, 186</sup> , <i>Chlorella ellipsoidea</i> (= <i>Chloroidium ellipsoideum</i> ) <sup>159</sup> , <i>Ch. cf. ellipsoidea</i> (= <i>Chloroidium cf. ellipsoideum</i> ) <sup>33</sup> , <i>Ch. saccharophila</i> Gerneck (= <i>Ch. saccharophilum</i> (Gerneck) Darienko et al.) <sup>45</sup> , <i>Coccobotrys lecideae</i> Warén <sup>45</sup> , <i>Coccomyxa</i> sp. <sup>2</sup> , <i>Diplosphaera chodatii</i> <sup>210</sup> , <i>Nostoc</i> sp. <sup>108</sup> , <i>Pseudochlorella pyrenoidosa</i> (Zeitler) J.W.G. Lund <sup>26, 210</sup> , <i>Scytonema</i> sp. <sup>108</sup> , cf. <i>Stigonema</i> <sup>108</sup> , <i>Trebouxia</i> sp. <sup>39</sup>
Порядок <b>Baeomycetales</b>	
<b>Baeomycetaceae</b>	<i>Coccomyxa</i> sp. <sup>139, 143</sup> , <i>Coccomyxa icmadophilae</i> Jaag <sup>89</sup> , <i>Elliptochloris bilobata</i> Tscherm.-Woess <sup>190</sup>
Порядок <b>Ostropales</b>	
<b>Coenogoniaceae</b>	<i>Physolinum</i> sp. <sup>121, 144</sup> , <i>P. monile</i> (De Wildeman) Printz <sup>193</sup> , <i>Trentepohlia abietina</i> (Flot.) Hansg. <sup>193</sup> , <i>T. arborum</i> (C. Agardh) Har. <sup>193</sup> , <i>T. aurea</i> (L.) Mart. <sup>193</sup> , <i>T. elongata</i> (Felles) De Toni <sup>193</sup> , <i>T. odorata</i> <sup>193</sup> , <i>T. umbrina</i> <sup>193</sup> , <i>Trentepohlia</i> sp. <sup>23, 161</sup>
<b>Graphidaceae</b>	<i>Phycopeltis</i> sp. <sup>119</sup> , <i>Printzina lagenifera</i> (E.M. Hildebr.) Tompson et Wujek <sup>125</sup> , <i>Trentepohlia annulata</i> F. Brand <sup>195</sup> , <i>T. umbrina</i> <sup>82</sup> , <i>Trentepohlia</i> sp. <sup>191</sup>
<b>Gyalectaceae</b>	<i>Gloeocystis</i> sp. <sup>4, 194</sup> , <i>Trentepohlia aurea</i> <sup>147, 175</sup>
<b>Porinaceae</b>	<i>Phycopeltis</i> sp. <sup>119, 150</sup> , <i>Trentepohlia</i> sp. <sup>93</sup>
<b>Styctidaceae</b>	<i>Scytonema</i> sp. <sup>74</sup> , <i>Trentepohlia</i> sp. <sup>99</sup>
<b>Thelotremataceae</b>	<i>Trebouxia excentrica</i> P.A. Archibald (= <i>Asterochloris excentrica</i> (P.A. Archibald) Skaloud et Peksa) <sup>169</sup> , <i>T. irregularis</i> Hildreth et Ahmadjian (= <i>Asterochloris irregularis</i> (Hildreth et Ahmadjian) Skaloud et Peksa) <sup>13, 50</sup> , <i>Trebouxia asymmetrica</i> Friedl et G. Gärtner <sup>13, 50, 53</sup> , <i>T. crenulata</i> P.A. Archibald <sup>13, 50</sup> , <i>T. gigantea</i> <sup>13, 50</sup>
<b>Phlyctidaceae</b>	<i>Dictyochloropsis reticulata</i> <sup>180, 185</sup>
Порядок <b>Pertusariales</b>	
<b>Coccotremataceae</b>	<i>Calothrix</i> sp. <sup>24</sup>
<b>Icmadophilaceae</b>	<i>Coccomyxa icmadophilae</i> <sup>89, 209</sup> , <i>Trebouxia impressa</i> Ahmadjian <sup>87</sup>
<b>Megasporaceae</b>	<i>Trebouxia gigantea</i> <sup>13</sup>
<b>Ochrolechiaceae</b>	<i>Asterochloris phycobiontica</i> <sup>45</sup> , <i>Diplosphaera chodatii</i> <sup>45</sup>
<b>Pertusariaceae</b>	<i>Trebouxia cf. asymmetrica</i> <sup>159</sup> , <i>T. jamesii</i> <sup>159</sup> , <i>T. potteri</i> Ahmadjian et Gärtner <sup>13, 85, 167</sup> , <i>Trebouxia</i> sp. <sup>68</sup>
<b>Ostropomycetidae families incertae sedis</b>	
<b>Hymeneliaceae</b>	<i>Trebouxia jamesii</i> ssp. <i>angustilobata</i> Beck <sup>20</sup> , <i>T. australis</i> Beck <sup>20</sup> , <i>T. jamesii</i> <sup>19</sup> , <i>T. simplex</i> <sup>20</sup> , <i>Trentepohlia aurea</i> <sup>2, 175</sup>
<b>Protothelenellaceae</b>	<i>Elliptochloris bilobata</i> <sup>190</sup> , <i>Leptosira thrombii</i> Tscherm.-Woess <sup>157, 179, 182</sup>
<b>Schaereriaceae</b>	<i>Trebouxia jamesii</i> <sup>13</sup>
Порядок <b>Lecanorales</b>	
<b>Catillariaceae</b>	<i>Dictyochloropsis reticulata</i> <sup>178</sup> , <i>Gongrosira</i> sp. <sup>141</sup> , <i>Myrmecia biatorrellae</i> <sup>45</sup> , <i>Trebouxia simplex</i> <sup>20</sup>
<b>Cladoniaceae</b>	<i>Trebouxia erici</i> Ahmadjian (= <i>Asterochloris erici</i> (Ahmadjian) Skaloud et Peksa) <sup>6, 13</sup> , <i>T. excentrica</i> (= <i>Asterochloris excentrica</i> ) <sup>13, 169, 207</sup> , <i>T. glomerata</i> (Warén) Ahmadjian (= <i>Asterochloris glomerata</i> (Warén) Skaloud et Peksa) <sup>14, 85, 120, 126, 168, 197, 198</sup> , <i>T. irregularis</i> (= <i>Asterochloris irregularis</i> ) <sup>13</sup> , <i>T. magna</i> P.A. Archibald (=

	<i>Asterochloris magna</i> (P.A. Archibald) Skaloud et Peksa) <sup>14</sup> , <i>T. pyriformis</i> P.A. Archibald (= <i>Asterochloris glomerata</i> (Warén) Skaloud et Peksa) <sup>14, 120</sup> , <i>Asterochloris</i> sp. <sup>34, 140, 205</sup> , <i>Chlorella</i> cf. <i>ellipsoidea</i> (= <i>Chloroidium</i> cf. <i>ellipsoideum</i> ) <sup>31</sup> , <i>Nostoc</i> sp. <sup>91</sup> , <i>Stigonema</i> sp. <sup>91, 92</sup> , <i>Trebouxia impressa</i> <sup>13</sup>
<b>Gypsoplacaceae</b>	<i>Trebouxia impressa</i> <sup>140</sup>
<b>Lecanoraceae</b>	<i>Trebouxia arboricola</i> Puym. <sup>17</sup> , <i>T. australis</i> <sup>20</sup> , <i>T. gigantea</i> <sup>13</sup> , <i>T. jamesii</i> <sup>18</sup> , <i>T. incrustata</i> <sup>14, 20, 66, 68</sup> , <i>T. showmanii</i> (Hildreth et Ahmadjian) G. Gärtner <sup>45</sup> , <i>T. simplex</i> <sup>20, 67</sup> , <i>T. suecica</i> Beck <sup>20</sup> , <i>T. potteri</i> <sup>5, 85</sup> , <i>Trebouxia</i> sp. <sup>39, 66</sup>
<b>Parmeliaceae</b>	<i>Trebouxia excentrica</i> (= <i>Asterochloris excentrica</i> ) <sup>13, 51</sup> , <i>T. irregularis</i> (= <i>Asterochloris irregularis</i> ) <sup>13, 51</sup> , <i>Trebouxia</i> sp. (= <i>Asterochloris</i> sp.) <sup>140</sup> , <i>Trebouxia aggregata</i> (P.A. Archibald) G. Gärtner <sup>45</sup> , <i>T. arboricola</i> <sup>13, 19, 52, 53</sup> , <i>T. anticipata</i> Ahmadjian ex P.A. Archibald <sup>45</sup> , <i>T. crenulata</i> <sup>13, 14, 57, 120</sup> , <i>T. corticola</i> (P.A. Archibald) G. Gärtner <sup>132</sup> , <i>T. gigantea</i> <sup>13, 51, 52, 85</sup> , <i>T. gelatinosa</i> Ahmadjian ex P.A. Archibald <sup>12, 13, 14, 51, 52, 53, 120, 162</sup> , <i>T. jamesii</i> <sup>13, 41, 51, 106, 149</sup> , <i>T. higginsiae</i> (Hildreth et Ahmadjian) G. Gärtner <sup>132</sup> , <i>T. impressa</i> <sup>13, 41, 53, 58, 87, 149</sup> , <i>T. incrustata</i> <sup>20</sup> , <i>T. showmanii</i> <sup>86</sup> , <i>T. simplex</i> <sup>67, 133</sup> , <i>T. suecica</i> <sup>20</sup> , <i>T. usneae</i> (Hildreth et Ahmadjian) G. Gärtner <sup>13</sup>
<b>Pilocarpaceae</b>	<i>Elliptochloris</i> sp. <sup>26</sup> , <i>Pseudochlorella pyrenoidosa</i> <sup>210</sup> , <i>Scytonema</i> sp. <sup>153</sup>
<b>Psoraceae</b>	<i>Myrmecia biatorellae</i> <sup>55, 63, 200</sup>
<b>Ramalinaceae</b>	<i>Dictyochloropsis reticulata</i> <sup>2, 210</sup> , <i>D. splendida</i> Geitler <sup>189</sup> , <i>Gloeocystis</i> sp. <sup>2</sup> , <i>Myrmecia biatorellae</i> <sup>2, 45</sup> , <i>Nostoc</i> sp. <sup>33</sup> , <i>Scytonema</i> sp. <sup>110</sup> , <i>Trebouxia asymmetrica</i> <sup>21</sup> , <i>T. corticola</i> <sup>13</sup> , <i>T. galapagensis</i> (Hildreth et Ahmadjian) G. Gärtner <sup>57, 85</sup> , <i>Trebouxia</i> sp. <sup>34</sup> , <i>T. jamesii</i> <sup>34</sup> , <i>T. potteri</i> <sup>146</sup>
<b>Stereocaulaceae</b>	<i>Anabaena</i> sp. <sup>42</sup> , <i>Aphanocapsa</i> sp. <sup>42</sup> , <i>Calothrix parietina</i> (Nägeli) Thur. <sup>112</sup> , <i>Gloeocapsa</i> sp. <sup>23, 109</sup> , <i>Microcystis</i> sp. <sup>9</sup> , <i>Nostoc</i> sp. <sup>74, 109, 112, 113, 134</sup> , <i>Pseudochlorella</i> sp. <sup>26, 191</sup> , <i>Scytonema</i> sp. <sup>56, 74, 109, 112, 113, 134, 191</sup> , <i>Stigonema mesentericum</i> Geitler <sup>124</sup> , <i>Stigonema</i> sp. <sup>23, 42, 74, 109, 112, 113, 134, 191</sup> , <i>Stichococcus bacillaris</i> <sup>145</sup> , <i>Trebouxia arboricola</i> <sup>13</sup> , <i>T. excentrica</i> (= <i>Asterochloris excentrica</i> ) <sup>13</sup> , <i>T. glomerata</i> (= <i>Asterochloris glomerata</i> ) <sup>6, 9, 14, 85</sup> , <i>T. irregularis</i> (= <i>Asterochloris irregularis</i> ) <sup>13, 21</sup> , <i>Trebouxia</i> sp. (= <i>Asterochloris</i> sp.) <sup>140</sup>
	Порядок <b>Peltigerales</b>
<b>Coccocarpiaceae</b>	<i>Hyphomorpha antillarum</i> Borzi <sup>70, 191</sup> , <i>H. perrieri</i> Fremy <sup>70, 191</sup> , <i>Nostoc</i> sp. <sup>77</sup> , <i>Rivulariaceae</i> <sup>77</sup> , <i>Scytonema</i> sp. <sup>16, 23, 54, 153</sup> , <i>Stigonema</i> sp. <sup>70</sup>
<b>Collemataceae</b>	<i>Nostoc commune</i> Vaucher sensu Elenkin <sup>38</sup> , <i>N. muscorum</i> C. Agardh. <sup>38</sup> , <i>N. sphaericum</i> Vaucher <sup>36, 38</sup> , <i>Nostoc</i> sp. <sup>21</sup>
<b>Pannariaceae</b>	<i>Myrmecia biatorellae</i> <sup>2</sup> , <i>Nostoc sphaericum</i> <sup>156</sup> , <i>Nostoc</i> sp. <sup>47, 74, 94, 98</sup> , <i>Scytonema</i> sp. <sup>2, 9, 15, 23, 142</sup>
<b>Placynthiaceae</b>	<i>Calothrix orsiniana</i> Thur. <sup>2, 60</sup> , <i>Calothrix</i> sp. <sup>80</sup> , <i>Nostoc</i> sp. <sup>70</sup> , <i>Scytonema</i> sp. <sup>2, 70, 79, 80</sup> , <i>Tolypothrix</i> sp. <sup>80</sup>
<b>Lobariaceae</b>	<i>Chlorella sphaerica</i> Tscherm.-Woess <sup>45</sup> , <i>Dictyochloropsis reticulata</i> <sup>185, 192</sup> , <i>D. symbiontica</i> <sup>189</sup> , <i>Dictyochloropsis</i> sp. <sup>206</sup> , <i>Myrmecia biatorellae</i> <sup>26</sup> , <i>Nostoc commune</i> <sup>97</sup> , <i>N. muscorum</i> <sup>97</sup> , <i>N. punctiforme</i> (Kütz.) Hariot <sup>131</sup> , <i>Nostoc</i> sp. <sup>95</sup>

<b>Nephromataceae</b>	<i>Coccomyxa</i> sp. <sup>201</sup> , <i>Nostoc</i> sp. <sup>201</sup>
<b>Peltigeraceae</b>	<i>Pseudococcomyxa ellipsoidea</i> Hindák <sup>209</sup> , <i>Coccomyxa glaronensis</i> Jaag (= <i>Pseudococcomyxa solorinae-saccatae</i> (Chodat) Kostikov et al.) <sup>26, 89</sup> , <i>C. mucigena</i> Jaag (= <i>Pseudococcomyxa mucigena</i> (Jaag) Kostikov et al.) <sup>89</sup> , <i>C. ovalis</i> Jaag (= <i>Pseudococcomyxa solorinae saccatae</i> (Chodat) Kostikov et al.) <sup>89</sup> , <i>C. peltigerae variolosae</i> Jaag (= <i>Pseudococcomyxa peltigerae variolosae</i> (Jaag) Kostikov et al.) <sup>89, 209</sup> , <i>C. peltigerae venosae</i> Jaag <sup>89</sup> , <i>C. peltigerae</i> Warén (= <i>Pseudococcomyxa peltigerae</i> (Warén) Kostikov et al.) <sup>89, 197</sup> , <i>C. simplex</i> Mainx (= <i>Pseudococcomyxa simplex</i> (Mainx) Fott) <sup>2</sup> , <i>C. solorinae</i> Chodat <sup>45</sup> , <i>C. solorinae bisporeae</i> Jaag (= <i>Pseudococcomyxa solorinae bisporeae</i> (Jaag) Kostikov et al.) <sup>89</sup> , <i>C. solorinae croceae</i> Chodat (= <i>Pseudococcomyxa solorinae croceae</i> (Chodat) Kostikov et al.) <sup>31, 89</sup> , <i>C. solorinae saccatae</i> (= <i>Pseudococcomyxa solorinae saccatae</i> (Chodat) Kostikov et al.) <sup>31, 89</sup> , <i>C. tirolensis</i> Jaag (= <i>Pseudococcomyxa solorinae croceae</i> (Chodat) Kostikov et al.) <sup>26, 89</sup> , <i>Nostoc commune</i> <sup>131</sup> , <i>N. punctiforme</i> <sup>115, 120, 122, 131, 199</sup> , <i>N. muscorum</i> <sup>122</sup> , <i>Nostoc</i> sp. <sup>116</sup>
<b>Порядок Teloschistales</b>	
<b>Megalosporaceae</b>	<i>Dictyochloropsis reticulata</i> <sup>45</sup> , <i>D. symbiontica</i> <sup>189</sup>
<b>Physciaceae</b>	<i>Stichococcus bacillaris</i> <sup>145</sup> , <i>Trebouxia arboricola</i> <sup>35</sup> , <i>T. corticola</i> <sup>13</sup> , <i>T. decolorans</i> Ahm. <sup>6, 13</sup> , <i>T. flava</i> P.A. Archibald <sup>13, 45, 105</sup> , <i>T. higginsiae</i> <sup>13, 53</sup> , <i>T. impressa</i> <sup>6, 13, 17, 18, 35, 149</sup> , <i>T. incrustata</i> <sup>68</sup> , <i>Trebouxia</i> sp. <sup>68, 174</sup>
<b>Teloschistaceae</b>	<i>Trebouxia italiana</i> P.A. Archibald (= <i>Asterochloris italiana</i> (P.A. Archibald) Skaloud et Peksa) <sup>14</sup> , <i>T. irregularis</i> (= <i>Asterochloris irregularis</i> ) <sup>13</sup> , <i>T. aggregata</i> <sup>14, 45</sup> , <i>T. asymmetrica</i> <sup>21</sup> , <i>T. arboricola</i> <sup>13, 127, 128</sup> , <i>T. crenulata</i> <sup>13, 14</sup> , <i>T. decolorans</i> <sup>6, 40, 127, 128</sup> , <i>T. gelatinosa</i> <sup>128</sup> , <i>T. gigantea</i> <sup>13, 53</sup> , <i>T. impressa</i> <sup>128</sup> , <i>T. potteri</i> <sup>128</sup>
<b>Lecanoromycetidae families incertae sedis</b>	
<b>Brigantiaceae</b>	<i>Dictyochloropsis reticulata</i> <sup>45</sup> , <i>Nostoc</i> sp. <sup>108</sup> , <i>Stigonema</i> sp. <sup>111</sup>
<b>Lecideaceae</b>	<i>Trebouxia excentrica</i> (= <i>Asterochloris excentrica</i> ) <sup>13</sup> , <i>T. glomerata</i> (= <i>Asterochloris glomerata</i> ) <sup>85</sup> , <i>T. irregularis</i> (= <i>Asterochloris irregularis</i> ) <sup>13</sup> , <i>T. magna</i> (= <i>A. magna</i> ) <sup>20</sup> , <i>Chlorella</i> sp. <sup>2, 191, 209</sup> , <i>Coccobotrys lecideae</i> Warén <sup>2, 31, 45</sup> , <i>Chlorosarcinopsis minor</i> (Gerneck) Herndon <sup>141, 191</sup> , <i>Gloeocapsa sanguinea</i> (C. Agardh) Kütz. <sup>25, 47</sup> , <i>Gloeocapsa</i> sp. <sup>74, 83, 84</sup> , <i>Gloeocystis botryoides</i> (Kütz.) Nägeli <sup>107</sup> , <i>Stigonema</i> sp. <sup>25, 74, 83, 84</sup> , <i>Trebouxia jamesii</i> ssp. <i>angustilobata</i> <sup>20</sup> , <i>T. aggregata</i> <sup>85</sup> , <i>T. arboricola</i> <sup>13</sup> , <i>T. jamesii</i> <sup>18, 149</sup> , <i>T. simplex</i> <sup>20</sup> , <i>T. suecica</i> <sup>20</sup> , <i>Trentepohlia</i> sp. <sup>23</sup>
<b>Rhizocarpaceae</b>	<i>Elliptochloris bilobata</i> <sup>186</sup> , <i>Trebouxia australis</i> <sup>20</sup> , <i>T. gigantea</i> <sup>13</sup> , <i>T. incrustata</i> <sup>20</sup> , <i>T. jamesii</i> <sup>20</sup> , <i>T. potteri</i> <sup>146</sup> , <i>T. simplex</i> <sup>20</sup> , <i>T. suecica</i> <sup>20</sup>
<b>Veizdaeeae</b>	<i>Leptosira obovata</i> Vischer <sup>184</sup>
<b>Порядок Candelariales</b>	
<b>Candelariaceae</b>	<i>Trebouxia suecica</i> <sup>20</sup>

Порядок Umblicariales	
<b>Umblicariaceae</b>	<i>Trebouxia brindabellae</i> Beck <sup>20</sup> , <i>T. impressa</i> <sup>149</sup> , <i>T. jamesii</i> <sup>149</sup> , <i>T. simplex</i> <sup>20</sup> , <i>Trebouxia</i> sp. <sup>149</sup>
Lecanoromycetes genera incertae sedis	
<i>Maronella laricina</i>	<i>Myrmecia biatorellae</i> <sup>2</sup>
Lichinomycetes	
Порядок Lichinales	
<b>Heppiaceae</b>	<i>Gloeocapsa</i> sp. <sup>70, 103</sup> , <i>Scytonema hoffmannii</i> C. Agardh <sup>202</sup> , <i>Scytonema</i> sp. <sup>9, 118, 142, 164</sup>
<b>Lichinaceae</b>	<i>Chroococcaceae</i> <sup>28, 29, 48, 69, 70, 81</sup> , <i>Chroococcidiopsis</i> sp. <sup>28, 29, 48</sup> , <i>Chroococcidiopsis-Myxosarcina</i> -group <sup>29</sup> , <i>Calothrix pulvinata</i> (Mert.) C. Agardh <sup>7</sup> , <i>C. scopulorum</i> (Weber et D. Mohr) C. Agardh <sup>23</sup> , <i>C. crustacea</i> Schousboe ex Thur. <sup>7</sup> , <i>Calothrix</i> sp. <sup>2, 70, 72</sup> , <i>Chroococcus muralis</i> L.N. Gardner <sup>59</sup> , <i>Dichothrix baueriana</i> (Grunow) Bornet et Flahault <sup>72</sup> , <i>Dichothrix</i> sp. <sup>72, 81</sup> , <i>Entophysalidaceae</i> <sup>27, 29</sup> , <i>Gloeocapsa alpina</i> (Nägeli) F. Brand <sup>2</sup> , <i>G. kuetzingiana</i> Nägeli <sup>2, 59, 90, 176</sup> , <i>G. magma</i> (Bréb.) Komárek et Anagn. <sup>2</sup> , <i>G. rupestris</i> Kütz. <sup>2</sup> , <i>G. sanguinea</i> (C. Agardh) Kütz. <sup>23, 59, 61, 90, 156, 158, 189</sup> , <i>Gloeocapsa</i> sp. <sup>23, 74, 135, 163, 191, 208</sup> , <i>Hormatonema</i> sp. <sup>29, 69</sup> , <i>Pleurocapsa</i> sp. <sup>69</sup> , <i>Rivularia</i> sp. <sup>2, 73</sup> , <i>Scytonema</i> sp. <sup>70, 75</sup> , <i>Stigonema</i> sp. <sup>37, 59, 70</sup> , <i>Trebouxia arboricola</i> <sup>13</sup>
<b>Peltulaceae</b>	<i>Gloeocapsa</i> sp. <sup>118</sup> , <i>Scytonema</i> sp. <sup>142</sup>
Ascomycota families incertae sedis	
<b>Coniocybaceae</b>	<i>Dictyochloropsis splendida</i> <sup>181</sup> , <i>Nostoc</i> sp. <sup>95</sup> , <i>Stichococcus bacillaris</i> Nägeli <sup>145, 170, 175</sup> , <i>S. pallescens</i> Chodat (= <i>Stichococcus bacillaris</i> ) <sup>145</sup> , <i>Stichococcus</i> sp. <sup>170, 171, 172</sup> , <i>Trebouxia arboricola</i> <sup>173</sup> , <i>T. jamesii</i> <sup>13, 173</sup> , <i>T. simplex</i> <sup>191</sup> , <i>Trebouxia</i> sp. <sup>174</sup> , <i>Trentepohlia umbrina</i> <sup>2, 145, 174, 191</sup>
<b>Epigloeaceae</b>	<i>Gloeocystis polydermatica</i> (Kütz.) Hindák <sup>88</sup>
<b>Mastodiaceae</b>	<i>Blidingia minima</i> var. <i>vextata</i> <sup>102</sup> , <i>Prasiola crispa</i> (Lighthf.) Kütz. <sup>104</sup> , <i>Prasiola</i> sp. <sup>102</sup>
Ascomycota genera incertae sedis	
<i>Normandina pulchella</i>	<i>Nannochloris normandinae</i> Tscherm.-Woess <sup>187</sup>
Basidiomycota	
Basidiomycetes	
Порядок Agaricales	
<b>Clavariaceae</b>	<i>Coccomyxa</i> sp. <sup>64, 191</sup> (вероятно, <i>Radiococcaceae</i> gen. sp.) <sup>130</sup> , <i>Mesotaenium</i> sp. <sup>64</sup> , <i>Gloeocystis</i> sp. <sup>64</sup>
<b>Tricholomataceae</b>	<i>Coccomyxa icmadophilae</i> <sup>130, 141</sup> , <i>C. pringsheimii</i> Jaag (= <i>Pseudococcomyxa pringsheimii</i> (Jaag) Kostikov et al.) <sup>2, 3, 89, 190</sup> , <i>C. subellipsoidea</i> E. Acton (= <i>Pseudococcomyxa subellipsoidea</i> (E. Acton) Kostikov et al.) <sup>2, 3, 89, 191</sup>
<b>Agaricomycetidae</b>	<i>Scytonema</i> sp. <sup>130, 188, 191, 208</sup>

<sup>1</sup> Войцехович, 2008a	<sup>70</sup> Henssen, 1963	<sup>142</sup> Poelt, 1969
<sup>2</sup> Окснер, 1974	<sup>71</sup> Henssen, 1964	<sup>143</sup> Pott, 1972**
<sup>3</sup> Acton, 1909	<sup>72</sup> Henssen, 1969	<sup>144</sup> Rands, Davis, 1993
<sup>4</sup> Ahmadjian, 1958	<sup>73</sup> Henssen, 1973	<sup>145</sup> Raths, 1938
<sup>5</sup> Ahmadjian, 1959	<sup>74</sup> Henssen, Jahns, 1974	<sup>146</sup> Rehakova, 1968**
<sup>6</sup> Ahmadjian, 1960	<sup>75</sup> Henssen, 1977	<sup>147</sup> Reinke, 1896
<sup>7</sup> Ahmadjian, 1962	<sup>76</sup> Henssen et al., 1979	<sup>148</sup> Riddle, 1917
<sup>8</sup> Ahmadjian, 1964	<sup>77</sup> Henssen, James, 1982	<sup>149</sup> Romeike et al., 2002
<sup>9</sup> Ahmadjian, 1967	<sup>78</sup> Henssen et al., 1982	<sup>150</sup> Sanders, 2002
<sup>10</sup> Ahmadjian, Heikkia, 1970	<sup>79</sup> Henssen, 1984	<sup>151</sup> Sanders, 2004
<sup>11</sup> Ahmadjian, 1975 **	<sup>80</sup> Henssen, 1985	<sup>152</sup> Sanders et al., 2004
<sup>12</sup> Ahmadjian, 1987	<sup>81</sup> Henssen et al, 1985	<sup>153</sup> Santesson, 1952
<sup>13</sup> Ahmadjian, 1993	<sup>82</sup> Hérisset, 1946	<sup>154</sup> Scheidiegger, 1983**
<sup>14</sup> Archibald, 1975	<sup>83</sup> Hertel, 1981	<sup>155</sup> Scheidiegger, 1985
<sup>15</sup> Arvidsson, Galloway, 1981	<sup>84</sup> Hertel, 1985 **	<sup>156</sup> Schiman, 1958
<sup>16</sup> Arvidsson, 1982	<sup>85</sup> Hildreth, Ahmadjian, 1981	<sup>157</sup> Schiman, 1961
<sup>17</sup> Beck et al., 1998	<sup>86</sup> Ihda et al., 1993	<sup>158</sup> Schiman, 1985 **
<sup>18</sup> Beck, 1999	<sup>87</sup> Ihda, Nakano, 1995	<sup>159</sup> Schmitt, Lumbsch, 2001
<sup>19</sup> Beck, Koop, 2001	<sup>88</sup> Jaag, Thomas, 1934	<sup>160</sup> Serusiaux, 1985
<sup>20</sup> Beck, 2002	<sup>89</sup> Jaag, 1933	<sup>161</sup> Skuja, Ore, 1933
<sup>21</sup> Beck et al., 2002	<sup>90</sup> Jaag, 1945	<sup>162</sup> Slocum et al., 1980
<sup>22</sup> Binz, Vischer, 1956	<sup>91</sup> Jahns, 1970	<sup>163</sup> Snyder, Wullstein, 1973
<sup>23</sup> Bornet, 1873	<sup>92</sup> Jahns, 1972	<sup>164</sup> Schwendener, 1869**
<sup>24</sup> Brodo, 1973	<sup>93</sup> James, Coppins, 1979	<sup>165</sup> Stahl, 1877**
<sup>25</sup> Brodo, 1984 **	<sup>94</sup> James, Henssen, 1975	<sup>166</sup> Swinscow, 1965
<sup>26</sup> Brunner, 1985	<sup>95</sup> James, Henssen, 1976	<sup>167</sup> Takeshita et al., 1989
<sup>27</sup> Bubrick, 1978	<sup>96</sup> Johnson, John, 1990	<sup>168</sup> Takeshita et al., 1991
<sup>28</sup> Büdel, Henssen, 1983	<sup>97</sup> Jordan, 1972	<sup>169</sup> Takeshita et al., 1992
<sup>29</sup> Büdel, 1985	<sup>98</sup> Jorgensen, 1978	<sup>170</sup> Tibell, 1980
<sup>30</sup> Chapman, 1976	<sup>99</sup> Jorgensen, Vezda, 1984	<sup>171</sup> Tibell, 1982
<sup>31</sup> Chodat, 1913	<sup>100</sup> Klement, Doppelbauer, 1952	<sup>172</sup> Tibell, 1985
<sup>32</sup> Coppins, James, 1979	<sup>101</sup> Klement, 1962	<sup>173</sup> Tibell, Beck, 2001
<sup>33</sup> Coppins, James, 1984	<sup>102</sup> Kohlmeyer, Kohlmeyer, 1979	<sup>174</sup> Tibell, 2001
<sup>34</sup> Cordeiro et al., 2005	<sup>103</sup> Kofarago-Gyelnik, 1940	<sup>175</sup> Tschermak, 1941
<sup>35</sup> Dahlkild et al., 2001	<sup>104</sup> Kovacic, Pereira, 2001	<sup>176</sup> Tschermak-Woess, 1943
<sup>36</sup> Danilov, 1927	<sup>105</sup> Kroken et al., 2003	<sup>177</sup> Tschermak-Woess, Plessl, 1948
<sup>37</sup> De Bary, 1866	<sup>106</sup> Kroken, Taylor, 2000	<sup>178</sup> Tschermak-Woess, 1951
<sup>38</sup> Degelius, 1954	<sup>107</sup> Kupffer, 1924	<sup>179</sup> Tschermak-Woess, 1953
<sup>39</sup> De Los Rios et al., 2002	<sup>108</sup> Lamb, 1947	<sup>180</sup> Tschermak-Woess, 1969
<sup>40</sup> De Nicola, Di Benedetto, 1962	<sup>109</sup> Lamb, 1951	<sup>181</sup> Tschermak-Woess, 1970
<sup>41</sup> Doering, Piercey-Normore, 2009	<sup>110</sup> Lamb, 1956	<sup>182</sup> Tschermak-Woess, 1974**
<sup>42</sup> Duvigneaud, 1955	<sup>111</sup> Lamb, 1974**	<sup>183</sup> Tschermak-Woess, 1976
<sup>43</sup> Ellis, 1975	<sup>112</sup> Lamb, 1977	<sup>184</sup> Tschermak-Woess, Poelt, 1976
<sup>44</sup> Eriksson, 1981	<sup>113</sup> Lamb, 1978	<sup>185</sup> Tschermak-Woess, 1978
	<sup>114</sup> Lambright, Tucker, 1980	<sup>186</sup> Tschermak-Woess, 1980
	<sup>115</sup> Linkola, 1920	<sup>187</sup> Tschermak-Woess, 1981
	<sup>116</sup> Lohtander et al., 2003	

45 Ettl, Gärtner, 1995	117 Marche-Marchad, 1981	188 Tschermak-Woess et al., 1983
46 Follmann, Huneck, 1968	118 Marton, Galun, 1976	189 Tschermak-Woess, 1984
47 Forssell, 1884	119 Matthews et al., 1989	190 Tschermak-Woess, 1985
48 Friedmann, 1982	120 Meisch, 1981	191 Tschermak-Woess, 1989
49 Friedl, 1987	121 Meier, Chapman, 1983	192 Tschermak-Woess, 1995
50 Friedl, Gärtner, 1988	122 Miao et al., 1997	193 Uyenko, 1965
51 Friedl, 1989	123 Moe, 1997	194 Vezda, 1965
52 Friedl, 1993	124 Nakano, 1971	195 Verseggy, 1961
53 Friedl et al., 2000	125 Nakano, 1988	196 Vischer, 1960
54 Fujita, 1968	126 Nakano, Iguchi, 1994	197 Warén, 1918/1919**
55 Galun et al., 1971	127 Nyati, 2006	198 Warén, 1920**
56 Galloway et al., 1976**	128 Nyati et al., 2006	199 Watanabe, Kiyohara, 1963
57 Gärtner, 1985	129 Nyati et al., 2007	200 Weber, 1965
58 Gärtner, Ingolić, 1987	130 Oberwinkler, 1984	201 Wetmore, 1960
59 Geitler, 1933	131 O'Brien et al., 2005	202 Wetmore, 1970
60 Geitler, 1934	132 Ohmura et al., 2006	203 Withrow, Ahmadjian, 1983
61 Geitler, 1937	133 Opanowich, Grube, 2004	204 Wynne, 1969
62 Geitler, 1938	134 Ozenda, Clauzade, 1970**	205 Yahr et al., 2004
63 Geitler, 1963	135 Paron et al., 1971	206 Yoshimura, 1971
64 Geitler, 1955	136 Parra, Redon, 1977	207 Yoshimura et al., 1987
65 Geitler, 1960	137 Pereira, 1992	208 Zahlbruckner, 1926
66 Guzov-Krzheminska, 2006	138 Peters, Moe, 2001	209 Zehnder, 1949**
67 Hauck et al., 2007	139 Peveling, Galun, 1976	210 Zeitler, 1954
68 Helms et al., 2001	140 Piercey-Normore, De Priest, 2001	
69 Henssen, Büdel, 1984	141 Plessl, 1963	

\* Видовые названия водорослей приведены таким образом: оригинальные названия из соответствующей публикации (= современное название, приведенное согласно <http://www.algabase.org/>), а также отдельным публикациям (Костиков та ін., 2001; Darienko et al., 2010; Skaloud, Peksa, 2010); \*\* цит. по Tschermak-Woess, 1989.

В пользу гипотезы о получении фотобионта лишайниками с *Trebouxia* в результате паразитического образа жизни свидетельствует широкое распространение паразитизма именно среди леканоромицетовых лишайников (Ott, 1987), непостоянство их фотобионтного состава (Helms, 2003; Nyati, 2006; и др.), случаи развития нескольких фотобионтов в одном слоевище (Friedl, 1987; Friedl et al., 1988), а также находки паразитирующих лишайников, имеющих тот же вид фотобионта, что и их хозяева (Gorbushina et al., 2006). В результате анализа и обобщения более 40 литературных источников (Ott, 1987; Timdal, 1991; Hafellner, 2004; Nadyeina, 2009; и др.) выявлено 34 рода лишайникообразующих грибов, которые в своём развитии имеют паразитическую стадию и поселяются на слоевищах других лишайников с целью получения фотобионта. Среди этих паразитических лишайников преобладают представители класса *Lecanoromycetes* и его порядков



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

Интересной в плане иллюстрации поиска облигатного фотобионта является работа С. Отт (Ott, 1987), посвящённая исследованию жизненного цикла *Xanthoria parietina*. Автор описывает и экспериментально доказывает несколько путей релихенизации лишайника с совместимым фотобионтом. Проросшая спора лишайника образует сеть гиф. При встрече совместимого фотобионта рода *Trebouxia* (из чужой изидии или соредии) развивается нормальное слоевище. Если такой случай не представился, гриб вступает в ассоциацию с любой другой найденной водорослью, образуя зачаточное слоевище – ареолированную корку. В частности автором детально проиллюстрирована такая ассоциация с широко распространёнными аэрофитными водорослями рода *Pleurococcus* Meneghini (= *Apatococcus* Brand emend. Geitler, *Desmococcus* Brand emend. Vischer). В таком состоянии микобионт может существовать до тех пор, пока не встретит подходящий фотобионт в виде чужой изидии или соредии. Наконец, третий путь – прямая атака слоевища другого лишайника (в данном случае, представителя рода *Physcia*), несущего необходимый фотобионт. Так, при прорастании споры *X. parietina* на слоевище *Physcia* молодое слоевище *Xanthoria* формируется с клетками фотобионта атакуемого лишайника (лишайника-хозяина), образуя химерное слоевище. Описаны интересные случаи паразитизма, при которых на слоевище *Physcia* образовывались апотеции *Xanthoria* или же в апотециях, сформированных *Physcia*, происходило замещение спор лишайника-хозяина спорами *Xanthoria*. И, наконец, при формировании соредий наблюдалось обволакивание клеток фотобионта гифами *Xanthoria* и распространение таким образом соредий паразитирующего лишайника, а не лишайника-хозяина.

Таким образом, жизненный цикл *X. parietina* показывает, что лишайники с облигатным фотобионтом проявляют низкую избирательность к фотобионту на ранних этапах развития и в дальнейшем получают совместимый фотобионт из чужой соредии или изидии, или прямой атакой другого лишайника.

В отличие от лишайников с факультативным фотобионтом, лишайники с облигатным не следуют в своём распространении за свободноживущей популяцией водоросли. Более того, эколого-географическое распространение ближайших родственников облигатных фотобионтов – представителей класса *Trebouxiophyceae*, не всегда совпадает с распространением лишайников, обладающих этим фотобионтом. Так, исследование криптогамных растений Эволюционного каньона (Израиль) показало очень высокое разнообразие цианопрокариот среди свободноживущих водорослей (около 77 %) и низкое –

зелёных (17 %), среди которых лишь один вид относится к классу *Trebouxiophyceae*, что является характерным для аридных регионов (Wasser et al., 1995). Тогда как лишайники с *Trebouxia*-образным фотобионтом (семейств *Teloschistaceae* и *Lecanoraceae*) составляют около 46 % исследованной лишайнофлоры, а найденные виды *Caloplaca* приводятся как характерные для аридных местообитаний (Wasser et al., 1995). Таким образом, за счёт симбиоза с лишай-никообразующим грибом виды рода *Trebouxia*, вероятно, расширяют свои эколого-географические возможности, намного более ограниченные у других требуксиефициевых водорослей. Другой пример. Исследование криптогамной биоты пустынь Африки (Büdel et al., 2009) показало значительное преобладание цианопрокариот в выявленной альгофлоре (66,7 %), тогда как на зелёные водоросли приходилось лишь 33,3 % найденных видов, из них на *Trebouxiophyceae* – 8 %. Между тем, среди лишайников из наиболее засушливого района преобладали виды родов *Caloplaca*, *Melanelia* Essl., *Ramalina* Ach., *Teloschistes* Norman, *Xanthoria* и *Lecidella* Körb., ассоциированные с фотобионтом *Trebouxia*.

Следовательно, выделение двух групп лишайников – ассоциированных с облигатным или факультативным фотобионтом, основывается не только на различии их фотобионтного состава, но и на принципиально разных жизненных стратегиях. В ассоциациях с факультативным фотобионтом взаимоотношения водоросли и гриба не являются взаимозависимыми (Tschermak-Woess, 1989; Stenroos et al., 2006; Myllys et al., 2007). Водоросль может существовать самостоятельно, тогда как поведение микобионта может выходить за рамки симбиотических отношений, в некоторых случаях приводя к гибели фотобионта (Charman, 1976). Такие примеры свидетельствуют о невысокой специализации обоих компонентов ассоциации, а также об относительной примитивности лишайнообразующих грибов (Honnegger, 1991). Лишайниковые ассоциации с факультативным фотобионтом преимущественно населяют поверхность почвы (*Collema*, *Peltigera*, *Placynthium* (Ach.) Gray и др.), а также кору и листья деревьев (*Coenogonium*, *Graphis*, *Opegrapha* Ach., *Strigula* Fr. и др.).

Лишайники с *Trebouxia*, микобионт которых считается наиболее прогрессивным среди лишайнизированных грибов (Hibbett et al., 2007; Hofstetter et al., 2007), содержат облигатный фотобионт. В таких ассоциациях симбиотические отношения являются не просто высоко-специализированными, но и взаимозависимыми. В случае образования спор (при бесполом и половом размножении) основной жизненной стратегией является паразитизм на других лишайниках, обусловленный высокой конкуренцией за субстрат и обладание фотобионтом. Основное место произрастания требуксиеидных лишайников – каменистый субстрат и кора деревьев, где они образуют обширные пёстрые много-видовые разрастания, в которых чётко прослеживаются активные конкурентные взаимоотношения между представителями нескольких видов.

### 3. Дополнительные и «потенциальные» фотобионты

Кроме водоросли-фотобионта в слоевище лишайника могут присутствовать также другие водоросли, часто не являющиеся фотобионтами. Так, при попытках выделения фотобионта из слоевища лишайника часто в первую очередь активно прорастают сопутствующие виды, а лишь затем – фотобионт, скорость роста которого часто невысока, особенно видов *Trebouxia*.

Среди сопутствующих видов следует отметить водоросли, присутствующие в цефалодиях. В образовании цефалодиев чаще всего принимают участие цианопрокариоты – *Nostoc*, *Stigonema* и значительно реже – зелёные водоросли – *Coccomyxa*, *Pseudococcomyxa* (Vitikainen, 1994; Lohtander et al., 2003), вероятно, являющиеся дополнительными фотобионтами. Однако состав водорослей в цефалодиях непостоянен, поэтому наряду с характерными для этих структур видами в них могут присутствовать и другие представители – *Stichococcus*, *Diplosphaera* и т.д. Существует предположение, что образование цефалодиев обусловлено внедрением в слоевище лишайника свободноживущих лишеноэпифитных водорослей, которые, раздражая грибной компонент, вызывают местные разрастания ткани (Окснер, 1937, 1974).

Особый интерес представляют т.н. «гимениальные» и «эпителиальные» водоросли, обнаруженные в перитециях, в слизи между сумками и эпителиальном слое апотециев некоторых лишайников. Эти водоросли характерны для лишайников с многоклеточными, муральными, спорами и являются неотъемлемым компонентом слоевища многих видов. Считается, что их клетки распространяются вместе со спорами и при их прорастании гифы микобионта уже имеют необходимые водоросли для формирования слоевища (Кондратюк, 2008). В то же время, состав гимениальных и эпителиальных водорослей неизвестен. Есть лишь данные, что по размеру и цвету они существенно отличаются от тех, что расположены в фотобионтном слое. Чаще всего гимениальные водоросли представлены родами *Diplosphaera* или *Stichococcus* (Ahmadjian, 1969; Ahmadjian, Heikkilä, 1970; Ahmadjian, Jacobs, 1970). Таким образом, на сегодняшний день неясно, что представляют собой эти водоросли – клетки из фотобионтного слоя или другие виды водорослей, и какова их роль в лишайниковой ассоциации.

Наконец, слоевище лишайников – благоприятный субстрат для свободноживущих водорослей. Наши исследования показали, что на лишайниковом слоевище развивается много лишеноэпифитных водорослей. Их видовой состав сходен с таковым водорослей-эпилитов, развивающихся на близлежащих субстратах (Михайлюк та ін., 2003; Дарієнко та ін., 2004; Войцехович та ін., 2009). Возможно, водоросли-лишеноэпифиты находят защиту в трещинах и складках слоевища лишайника от чрезмерной инсоляции и сухости. Сравнение видowego состава водорослей-эпифитов литофильных лишайников показало, что количество видов и их обилие зависят от строения слоевища, т.е.

степени его трещиноватости и гигроскопичности (Mikhailyuk, Kondratyuk, 2005). Вероятно, лишеноэпифитные водоросли отчасти являются источником цефалодиальных, эпитециальных и гимениальных водорослей, а также «потенциальными» фотобионтами лишайников с факультативным фотобионтом. Однако роль их в лишайниковой ассоциации до сих пор окончательно не выяснена.

### Заключение

Состав фотобионтов лишайниковой ассоциации тесно коррелирует с определёнными группами лишайникообразующих грибов. Не менее 55 % их видов ассоциируются с *Trebouxia* и *Asterochloris* (по предварительным данным – до 70 %), около 40 % – с *Cyanoprokaryota*, около 8 % – с *Trentepohliales*, около 20 % – с остальными зелёными водорослями. Приведенное соотношение в сумме превышает 100 %. Это объясняется способностью некоторых лишайникообразующих грибов к формированию слоевища с несколькими фотобионтами одновременно, а также непостоянством состава фотобионтов у некоторых грибов с низкой избирательностью. Симбиотические отношения у разных групп лишайников находятся на разных ступенях специализации, их избирательность по отношению к фотобионту различна. Наиболее высоких ступеней специализации и специфичности фотобионта, очевидно, достигли лишайники с *Trebouxia* и *Asterochloris*, хотя достаточно сложно устроенные ассоциации существуют и среди цефалодиальных лишайников, а также некоторых лишайников с трентеполиальным фотобионтом.

Получение фотобионта в процессе размножения и развития лишайника, вероятно, реализуется двумя путями: от материнского слоевища (при вегетативном размножении лишайников) и из окружающей среды (при бесполом и половом размножении с помощью спор). При реализации второго пути микобионт, ассоциирующийся с факультативным фотобионтом, имеет возможность его поиска среди свободноживущих популяций наземных водорослей. Лишайники с облигатным фотобионтом могут получать его, паразитируя на слоевищах других лишайников. Многочисленные примеры непостоянства фотобионтного состава и случаи паразитизма среди лишайников с *Trebouxia*, а также исследования жизненных циклов некоторых видов лишайников подтверждают данную гипотезу. Состав фотобионтов лишайников определяет основные жизненные стратегии лишайниковой ассоциации и существенно влияет на их эколого-географические особенности.

Кроме основного фотобионта в слоевище некоторых лишайников присутствуют дополнительные фотобионты (в цефалодиях), а также гимениальные и эпитециальные водоросли, состав и роль последних неизвестны. Водоросли лишеноэпифиты, использующие слоевище лишайника как субстрат для прикрепления, вероятно, могут проникать в цефалодии, гимениальный и эпитециальный слой, а также служить источником «потенциальных» фотобионтов.

- Войцехович А.О., Михайлюк Т.І., Дарієнко Т.М. // Зб. наук. праць. – Севастополь: Екосі-Гідрофізика, 2009. – С. 50–60.
- Войцехович А.А., Михайлюк Т.І., Дарієнко Т.М. // Альгологія. – 2011. – **21**, № 1. – С.
- Дарієнко Т.М., Войцехович А.О., Кондратюк С. Я. // Укр. бот. журн. – 2004. – **61**, № 2. – С. 49–59.
- Кондратюк С.Я., Мартиненко В.Г. Ліхеноіндикація. – Київ; Кіровоград, 2006. – 260 с.
- Кондратюк С.Я. Індикація стану навколишнього середовища України за допомогою лишайників. – К.: Наук. думка, 2008. – 335 с.
- Костіков І.Ю., Романенко П.О., Демченко Е.М. та ін. Водорості ґрунтів України (історія та методи дослідження, система, конспект флори). – К.: Фітосоціоцентр, 2001. – 300 с.
- Михайлюк Т.І., Дарієнко Т.М., Демченко Э.Н. // Новости системат. низш. раст. – 2003. – **37**. – С. 53–71.
- Окснер А.М. Визначник лишайників УРСР. – К.: Вид-во АН УРСР, 1937. – 341 с.
- Окснер А.М. Определитель лишайников СССР. Вып. 2: Морфология, систематика и географическое распространение. – Л.: Наука, 1974. – 284 с.
- Ходосовцев О.Є., Кондратюк С.Я., Макарова І.І., Окснер А.Н. Определитель лишайников России. 9. *Fuscideaceae*, *Teloschistaceae*. – СПб.: Наука, 2004. – 339 с.
- Acton E. // Ann. Bot. (London). – 1909. – **23**. – P. 573–578.
- Ahmadjian V. // Bot. Not. – 1958. – **111**. – P. 632–644.
- Ahmadjian V. // Ph.D. Thesis. – Cambridge; Mass.: Harvard Univ. – 1959. – 300 p.
- Ahmadjian V // Amer. J. Bot. – 1960. – **47**. – P. 677–683.
- Ahmadjian V. // Physiology and Biochemistry of Algae. – New York; London: Acad. Press, 1962. – P. 817–822.
- Ahmadjian V. Further studies on lichenized fungi // Bryologist. – 1964. – **67**. – P. 87–94.
- Ahmadjian V. // Phycologia. – 1967. – **6**. – P. 127–160.
- Ahmadjian V. Lichen Synthesis // Ösrerr. Bot. Z. – 1969. – **116**. – P. 306–311.
- Ahmadjian V. // Progress in Phycological Research. Vol. 1. – Amsterdam: Elsevier Biomed. Press, 1982. – P. 179–233.
- Ahmadjian V. // Plant Syst. Evol. – 1987. – **158**. – P. 243–247.
- Ahmadjian V. The Lichen Symbiosis. – New York: John Wiley and Sons, Inc., 1993. – 250 p.
- Ahmadjian V., Heikkilä H. // Lichenologist. – 1970. – **4**. – P. 259–267.
- Ahmadjian V., Jacobs J.B. The ultrastructure of lichens. III. *Endocarpon pusillum* // Ibid. – P. 268–270.
- Ainsworth et Bisby's Dictionary of Fungi. – CAB Intern., 2007. – 616 p.
- Archibald P.A. // Phycologia. – 1975. – **14**. – P. 1–125.
- Arvidsson L. // Opera Bot. – 1982. – **67**. – P. 1–96.
- Arvidsson L., Galloway D.J. // Lichenologist. – 1981. – **13**. – P. 27–39.
- Beck A. // Lichenologist. – 1999. – **31**, N 5. – P. 501–510.
- Beck A. // Graz. – 2002. – **35**, N 1. – P. 18–24.
- Beck A., Koop H.U. // Symbiosis. – 2001. – **31**. – P. 57–67.
- Beck A., Friedl T., Rambold G. // New Phytol. – 1998. – **139**. – P. 709–720.
- Beck A., Kasalicky T., Rambold, G. // New Phytol. – 2002. – **153**. – P. 317–326.
- Bhattacharya D., Friedl T., Damberger S. // Mol. Biol. Evol. – 1996. – **13**. – P. 978–989.
- Binz A., Vischer W. // Verh. Natur. Ges. Basel. – 1965. – **67**. – S. 195–217.
- Blaha J., Baloch E., Grube M. // Biol. J. Lin. Soc. – 2006. – **88**, N 2. – P. 283–293.
- Bornet E. Recherches sur les Gonidies des Lichens Ann. Sci. Nat. 5<sup>e</sup> ser., Bot. – 1873. – **17**. – P. 45–110.

- Brodo I.M.* // The Lichens. – New York: Acad. Press, 1973. – P. 401–441.
- Brunner U.* // Inaugural Dissert. Zurich. – Univ. Zurich., 1985. – 144 S.
- Bubrick P.* // Thesis. – Florida State Univ. Tallahassee, 1978. – 120 p.
- Büdel B., Henssen A.* // Phycologia. – 1983. – **22**, N 4. – P. 367–375.
- Büdel B.* // Arch. Hydrobiol. Suppl. 71, Algol. Stud. – 1985. – **38**. – P. 335–339.
- Büdel B., Darienko T., Deutschwitz K. et al.* // Microbiol. Ecol. – 2009. – **57**, N 2. – P. 229–247.
- Chapman R.L.* // Phycologia. – 1976. – **67**. – P. 191–196.
- Chapman R.L., Waters D.A.* // Symbiosis: Mechanisms and Model Systems. – Kluwer Acad. Press, 2001. – P. 361–371.
- Chodat R.* // Beitr. Kryptogam. Flora der Schweiz. – 1913. – **4**, N 2. – 266 p.
- Coppins B.J., James P.W.* // Lichenologist. – 1979. – **11**. – P. 27–34.
- Coppins B.J., James P.W.* // Ibid. – 1984. – **16**. – P. 241–248.
- Cordeiro L.M.C., Reis R.A., Cruz L.M. et al.* // FEMS Microbiol. Ecol. – 2005. – **54**. – P. 381–390.
- Dahkild A., Källersjö M., Lohtander K., Tehler A.* // Bryologist. – 2001. – **104**, N 4. – P. 527–536.
- Danilov A.N.* Le *Nostoc* en ñtat de symbiose // Rus. Arch. Protist. – 1927. – **6**. – P. 83–92.
- Darienko T., Gustavs L., Mudimu O. et al.* *Chloroidium*, a common terrestrial coccoid green alga previously assigned to *Chlorella* (*Trebouxiophyceae*, *Chlorophyta*) // Eur. J. Phycol. – 2010. – **45**, N 1. – P. 79–95.
- De Bary A.* // Handbuch der Physiologischen Botanik. – Leipzig: Wilhelm Engelmann, 1866. – **2**. – S. 136–170.
- Degelius G.* // Symb. Bot. Upsal. – 1954. – **13**, N 2. – P. 1–499.
- De Los Rios A., Ascaso C., Grube M.* // Mycol. Res. – 2002. – **106**. – P. 946–953.
- De Nicola G.M., Di Benedetto G.* // Boll. Ist. Bot. Univ. Catania Ser. – 1962. – **3**, N 3. – P. 22–35.
- De Priest P.* // Ann. Rev. Microbiol. – 2004. – **58**. – P. 273–301.
- Doering M., Piercey-Normore M.* // Lichenologist. – 2009. – **41**, N 1. – P. 69–80.
- Duvigneaud P.* // Lejeunia Mem. – 1955. – **14**. – P. 1–9.
- Ellis E.A.* // Bryologist. – 1975. – **78**. – P. 471–482.
- Eriksson O.* // Opera Bot. – 1981. – **60**. – P. 1–108.
- Ettl H., Gärtner G.* Syllabus der Boden-, Luft-, und Flechtenalgen. – Stuttgart, etc.: Gustav Fischer, 1995. – 710 S.
- Follmann G., Huneck S.* // Willdenowia. – 1968. – **5**. – S. 3–29.
- Forsell K.B.J.* Lichenologische Untersuchungen // Flora. – 1884. – **67**. – S. 177–189.
- Friedmann E.I.* // Science. – 1982. – P. 1045–1053.
- Friedl T.* // Lichenologist. – 1987. – **19**. – P. 183–191.
- Friedl T.* // Plant. Syst. Evol. – 1989. – **164**. – P. 145–159.
- Friedl T.* // Arch. Protist. – 1993. – **143**. – P. 153–161.
- Friedl T., Gärtner G.* // Arch. Protist. – 1988. – **135**. – P. 147–158.
- Friedl T., Besendahl A., Pfeiffer P., Bhattacharya D.* // Mol. Phyl. Evol. – 2000. – **14**. – P. 342–352.
- Fujita M.* Fine structure of lichens // Misc. Bryol. Lichenol. – 1968. – **4**. – P. 157–160.
- Galloway D. J.* // The Lichen Symbiosis. – Cambridge Univ. Press, 2008. – P. 315–335.
- Galun M., Paran N., Ben-Shaul Y.* // Protoplasma. – 1971. – **73**. – P. 457–468.
- Galun M., Bubrick P., Frensdorff A.* // Lichenologist. – 1984. – **16**, N 2. – P. 103–110.
- Gärtner G.* // Arch. Hydrobiol. Suppl., Algol. Stud., 1985. – **71**, N 4. – S. 495–548.
- Gärtner G., Ingolić E.* // Plant. Syst. Evol. – 1987. – **158**. – S. 225–234.
- Geitler L.* // Arch. Protist. – 1933. – **80**. – S. 378–409.
- Geitler L.* // Ibid. – 1934. – **82**. – S. 64–90.

- Geitler L. // Arch. Protist. — 1937. — **88**. — S. 161–179.
- Geitler L. // Ibid. — 1938. — **90**. — S. 101–112.
- Geitler L. // Biol. Zentr. Band. — 1955. — **74**. — S. 145–159.
- Geitler L. // Encyclopedia of Plant Anatomy. — Berlin: Borntraeger, 1960. — P. 98–112.
- Geitler L. // Österr. Bot. Z. — 1963. — **110**. — S. 270–276.
- Gorbushina A.A., Beck A., Schulte A. // Mycol. Res. — 2006. — **109**. — P. 1288–1296.
- Goward T. // Evansia. — 2009. — **26**, N 4. — P. 153–162.
- Guzow-Krzehemska B. // Lichenologist. — 2006. — **38**, N 5. — P. 469–476.
- Hafellner J. // Fritschiana (Graz). — 2004. — **49**. — P. 29–41.
- Hauck M., Helms G., Friedl T. // Lichenologist. — 2007. — **31**, N 2. — P. 195–204.
- Helms G. Taxonomy and symbiosis in associations of *Physciaceae* and *Trebouxia*: Dis. — Univ. Göttingen, Germany. — 2003. — 155 p.
- Helms G., Friedl T., Rambold G., Mayrhofer H. // Lichenologist. — 2001. — **33**. — P. 73–86.
- Henssen A. // Symb. Bot. Ups. — 1963. — **18**, N 1. — S. 1–123.
- Henssen A. // Ber. Dtsch. Bot. Ges. — 1964. — **77**. — S. 317–322.
- Henssen A. // Nova Hedw. — 1969. — **15**. — S. 543–550.
- Henssen A. // Lichenologist. — 1973. — **5**. — P. 444–456.
- Henssen A. // Ibid. — 1977. — **9**. — P. 17–29.
- Henssen A. // Ibid. — 1984. — **16**. — P. 265–271.
- Henssen A. // Mycotaxon. — 1985. — **22**. — P. 381–386.
- Henssen A., Büdel B. // Nova Hedw. — 1984. — **79**. — P. 381–410.
- Henssen A., Jahns H.M. / Stuttgart, 1974. — 467 S.
- Henssen A., James P.W. // Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. Bot. — 1982. — **10**. — P. 227–234.
- Henssen A., Büdel B., Wessels D. // Mycotaxon. — 1985. — **22**. — P. 169–180.
- Henssen A., Renner B., Vobis G. // Lichenologist. — 1979. — **11**. — P. 263–271.
- Henssen A., Vobis G., Renner B. // Nord. Jord. Bot. — 1982. — **2**. — P. 587–604.
- Hérisset A. // C. R. Acad. Sci. — 1946. — **222**. — P. 100–108.
- Hertel H. // Bestimmungsschlüssel Europäischer Flechten. Ergänzungsheft II. — J. Cramer. Vaduz, 1981. — S. 111–118.
- Hibbett D.S., Binder M., Bischoff J.F. et al. // Mycol. Res. — 2007. — **111**. — P. 509–547.
- Hildreth K.C., Ahmadjian V. // Lichenologist. — 1981. — **13**. — P. 65–86.
- Hofstetter V., Miadlikowska J., Kauff F., Lutzoni F. // Mol. Phyl. Evol. — 2007. — **44**. — P. 412–426.
- Honegger R. // Ann. Rev. Plant Mol. Biol. — 1991. — **42**. — P. 553–578.
- Honegger R. // Fungi in the Environment. — Cambridge Univ. Press, 2006. — P. 185–200.
- Honegger R. // The Lichen Symbiosis. — Cambridge Univ. Press, 2008. — P. 27–39.
- Honegger R., Zippler U., Gansner H., Scherrer S. // Mycol. Res. — 2004. — **108**. — P. 480–488.
- Ihda T., Nakano T., Yoshimura I., Iwatsuki Z. // Arch. Protist. — 1993. — **143**. — P. 163–172.
- Ihda T., Nakano T. // Proc. NIPR Symp. Polar Biol. — 1995. — **8**. — P. 205.
- Jaag O. // Beitr. Kryptogamenflora Schweiz. Bot. Ges. — 1933. — **42**. — 132 S.
- Jaag O. // Beitr. Kryptogamenflora Schweiz. — 1945. — **9**, N 3. — S. 1–560.
- Jaag O., Thomas E. // Ber. Schweiz. Bot. Ges. — 1934. — **43**. — S. 77–89.
- Jahns H.M. // Lichenologist. — 1970. — **4**. — P. 199–213.
- Jahns H.M. // Ber. Deutsch. Bot. Ges. — 1972. — **85**. — S. 10–12.
- James P.W., Coppins B.J. // Lichenologist. — 1979. — **11**. — P. 253–262.
- James P.W., Henssen A. // Ibid. — 1975. — **7**. — P. 143–156.

- James P.W., Henssen A.* // Lichenology: Progress and Problems. – London: Acad. Press, 1976. – P. 22–77.
- Johnson R.L., John D.M.* // Brit. Phycol. J. – 1990. – **25**. – P. 53–61.
- Johrdan W.P.* // J. Phycol. – 1972. – **8**. – P. 112–117.
- Jorgensen P.M.* // Opera Bot. – 1978. – **45**. – P. 1–19.
- Jorgensen M., Vezda A.* // Nova Hedw. – 1984. – **79**. – P. 501–507.
- Klement O.* // Ber. Nat. Ges. Hann. – 1962. – **106**. – S. 57–63.
- Klement O., Doppelbauer H.* // Ber. Deutsch. Bot. Ges. – 1952. – **65**. – S. 129–144.
- Kohlmeyer J., Kohlmeyer E.* // Marine Mycology: The Higher Fungi. – New York: Acad. Press, 1979. – P. 70–78.
- Kofarago-Gyelnik V.* // Rabenhorst's Kryptogamenflora. – Leipzig: Akad. Verlag., 1940. – Vol. **9**. – S. 2–54.
- Kovačik L., Pereira A.B.* // Nova Hedw. – 2001. – **123**. – P. 465–478.
- Kroken S., Taylor J.W.* // Bryologist. – 2000. – **103**, N 4. – P. 645–660.
- Kroken S., Glass N.L., Taylor O.C. et al.* // Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A. – 2003. – **100**. – P. 15670–15675.
- Kupffer K.R.* // Natur. Ver. Riga. – 1924. – **58**. – S. 111–123.
- Lakastos M., Rascher U., Büdel B.* // New Phytol. – 2006. – **172**, N 4. – P. 679–695.
- Lamb I.M.* // Lilloa. – 1947. – **13**. – P. 151–189.
- Lamb I.M.* // Can. J. Bot. – 1951. – **29**. – P. 522–536.
- Lamb I.M.* // Lloydia. – 1956. – **19**. – P. 157–162.
- Lamb I.M.* // J. Hatt. Bot. Lab. – 1977. – **43**. – P. 191–200.
- Lamb I.M.* // Ibid. – 1978. – **44**. – P. 209–216.
- Lambricht D.D., Tucker S.C.* // Bryologist. – 1980. – **83**. – P. 170–178.
- Lange O.L., Belnap J., Reichenberger H.* // Functional Ecol. – 1998. – **12**. – P. 195–202.
- Linkola K.* // Ann. Soc. Zool. Bot. Fenn. Vanamo. – 1920. – **1**. – S. 1–10.
- Lohtander K., Oksanen I., Rikkinen J.* // Lichenologist. – 2003. – **35**. – P. 325–339.
- Lumsch H.T., Huhndorf S.M.* // Myconet. – 2007. – **13**. – P. 1–58.
- Marche-Marchad J.* // Cryptogam. Algol. – 1981. – **2**. – P. 289–294.
- Marton K., Galun M.* // Protoplasma. – 1976. – **87**. – P. 135–143.
- Matthews S., Tucker S., Chapman R.* // Bot. Gaz. – 1989. – **150**, N 4. – P. 417–438.
- Meier J.L., Chapman R.L.* // Amer. J. Bot. – 1983. – **70**. – P. 400–407.
- Meisch J.-P.* // Dissert., Univ. Innsbruck, Austria. – 1981.
- Miao V.P.W., Rabenau A., Lee A.* // Lichenologist. – 1997. – **29**, N 6. – P. 571–586.
- Mikhailyuk T., Kondratyuk S.* // XVII Intern. Bot. Congr. – Abstracts. – Vienna, Austria (17–23 July 2005). – P. 445.
- Moe R.* // Bull. California Lichen Soc. – 1997. – **4**. – P. 7–11.
- Myllys M., Stenroos S., Thell A., Kuusinen M.* // New Phytol. – 2007. – **173**. – P. 621–629.
- Nadyeina O.* // Mycol. Balcan. – 2009. – **6**. – P. 37–53.
- Nakano T.* // Hikobia. – 1971. – **6**. – P. 139–152.
- Nakano T.* // Lichenologist. – 1988. – **20**, N 4. – P. 353–360.
- Nakano T., Iguchi K.* // Symbiosis. – 1994. – **17**. – P. 65–73.
- Nyati Sh.* // Erlangung der naturwissenschaftlichen Doktorwürde. – Univ. Zürich, 2006. – 130 p.
- Nyati Sh., Scherrer S., Honegger R.* // Photobiont Diversity in *Teloschistaceae* (*Lecanoromycetes*): Erlang. Naturwiss. Doktor. – Univ. Zürich, 2006. – P. 14–45.
- Nyati Sh., Beck A., Honegger R.* // Plant Biol. – 2007. – **9**. – P. 390–399.



- Oberwinkler F. // Nova Hedw. – 1984. – 79. – P. 739–774.
- O'Brien H.E., Miadlikowska J., Lutzoni F. // Eur. J. Phycol. – 2005. – 40. – P. 363–378.
- Ohmura Y., Kawachi M., Kasai F., Watanabe M.M., Takeshita S. // Bryologist. – 2006. – 109. – P. 43–59.
- Opanowich M., Grube M. // Lichenologist. – 2004. – 36. – P. 125–131.
- Ott S. Reproductive strategies in lichens // Progress and problems in lichenology in the eighties. – Bibl. Lichenol. – 1987. – 25. – P. 81–93.
- Ott S., Meier T., Jahns H.M. // Canad. J. Bot. – 1995. – 73. – P. 595–602.
- Paran N., Ben-Shaul Y., Galun M. // Arch. Microbiol. – 1971. – 76. – P. 103–113.
- Parra O.O., Redon J. // Bol. Soc. Biol. Concept. – 1977. – 51. – P. 219–224.
- Pereira I. Flora, Vegetacion y Ecologia de los Liqueenes Acuaticas de Espana: Doctor. Thesis, Univ. Barcelona. – 1992. – 110 p.
- Peters A., Moe R. // Bull. California Lichen Soc. – 2001. – 8. – P. 41–43.
- Peveling E., Galun M. // New Phytol. – 1976. – 77. – P. 713–721.
- Piercey-Normore M., De Priest P.T. // Amer. J. Bot. – 2001. – 88, N 8. – P. 1490–1498.
- Plessl A. // Österr. Bot. Z. – 1963. – 110. – S. 194–269.
- Poelt J. // J. Cramer, Lehre. – 1969. – S. 1–757.
- Poelt J. // Dtsch. Bot. Ges. Neue Folge. – 1970. – 4. – S. 187–198.
- Poelt J. // Bot. Notis. – 1972. – 25, N 1. – S. 77–81.
- Rands D.G., Davis J.S. // J. Phycol. – 1993. – 29. – P. 819–825.
- Raths H. // Ber. Schweiz. Bot. Ges. – 1938. – 48. – S. 13–30.
- Reinke J. // Ver. Jahrb. Wiss. Bot. – 1896. – 29. – S. 171–179.
- Riddle L.W. *Pyrenothrix nigra* gen. et spec. nov. // Bot. Gaz. – 1917. – 64. – P. 513–515.
- Rindi F., Allali H.A., Lam D.W., Lopez-Bautista M. // Biodiversity Hotspots. – Nova Sci. Publ., Inc., 2009. – P. 1–25.
- Romeike J., Friedl T., Helms G., Ott S. // Mol. Biol. Evol. – 2002. – 19. – P. 1209–1217.
- Sanders W.B. // Amer. J. Bot. – 2002. – 89. – P. 1741–1746.
- Sanders W.B. // Lichenologist. – 2004. – 36, N 5. – P. 269–275.
- Sanders W.B., Moe R.L., Ascaso C. // Amer. J. Bot. – 2004. – 91. – P. 511–522.
- Santesson R. // Symb. Bot. Upsal. – 1952. – 12, N 1. – P. 1–590.
- Scheidigger C. // Nova Hedw. – 1985. – 41. – P. 191–218.
- Schiman H. // Österr. Bot. Z. – 1958. – 104. – S. 409–430.
- Schiman H. // Ibid. – 1961. – 108. – S. 1–4.
- Schmitt I., Lumbsch H.T. // Mycotaxon. – 2001. – LXXVIII. – P. 407–411.
- Serusiax E. // Lichenologist. – 1985. – 17. – P. 1–19.
- Skaloud 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.
- Skuja H., Ore M. // Acta Horti Bot. Univ. Latv. – 1933. – 8. – S. 21–26.
- Slocum R.D., Ahmadjian V., Hildreth K.C. // Lichenologist. – 1980. – 12. – P. 173–187.
- Snyder J.M., Wullstein L.H. // Bryologist. – 1973. – 76. – P. 196–204.
- Stenroos S., Hugnabba F., Myllys L. et al. // Cladistics. – 2006. – 22. – P. 230–238.
- Swinscow T.D.V. // Lichenologist. – 1965. – 3. – P. 55–64.
- Takeshita S., Nakano T., Iwatsuki Z. // Plant Syst. Evol. – 1989. – 165. – P. 49–54.
- Takeshita S., Handa S., Nakano T., Iwatsuki Z. // Hikobia. – 1991. – 11. – P. 1–4.
- Takeshita S., Okamoto T., Nakano T., Iwatsuki Z. Phycobionts of *Diploschistes diacapsis* (Lichenes) // J. Jap. Bot. – 1992. – 67, N 6. – P. 338–341.

- Tibell L.* // Symb. Bot. Upsal. – 1980. – **23**. – P. 1–65.
- Tibell L.* Caliciales of Costa Rica // Lichenologist. – 1982. – **14**. – P. 219–254.
- Tibell L.* / Flora of New Zealand lichens. – Hasselberg, Govern. Printer, 1985. – 662 p.
- Tibell L.* // Bryologist. – 2001. – **104**. – P. 191–198.
- Tibell L., Beck A.* // Nord. J. Bot. – 2001. – **21**, N 6. – P. 651–660.
- Timdal E.A.* // Opera Bot. – 1991. – **110**. – P. 1–137.
- Tschermak E.* // Österr. Bot. Z. – 1941. – **90**. – S. 233–307.
- Tschermak-Woess E.* // Wien. Bot. Z. – 1943. – **92**. – S. 123–138.
- Tschermak-Woess E.* // Österr. Bot. Z. – 1951. – **98**. – S. 213–226.
- Tschermak-Woess E.* // Ibid. – 1953. – **100**. – S. 203–216.
- Tschermak-Woess E.* // Ibid. – 1969. – **116**. – S. 167–171.
- Tschermak-Woess E.* // Ibid. – 1970. – **118**. – S. 443–455.
- Tschermak-Woess E.* // Lichenology: Progress and Problems. – London: Acad. Press, 1976. – P. 79–88.
- Tschermak-Woess E.* // Lichenologist. – 1978. – **10**. – P. 69–79.
- Tschermak-Woess E.* // Plant Syst. Evol. – 1980. – **136**. – P. 63–72.
- Tschermak-Woess E.* // Ibid. – 1981. – **137**. – S. 317–323.
- Tschermak-Woess E.* // Ibid. – 1984. – **147**. – S. 299–307.
- Tschermak-Woess E.* // Herzogia. – 1985. – **7**. – S. 105–109.
- Tschermak-Woess E.* The algal partner // CRC Handbook of Lichenology / Boca Raton, Fla.: CRC Press, 1989. – P. 39–92.
- Tschermak-Woess E.* // Bibl. Lichenol. – 1995. – **58**. – P. 433–438.
- Tschermak-Woess E., Plessl A.* // Österr. Bot. Z. – 1948. – **95**. – S. 103–109.
- Tschermak-Woess E., Poelt J.* // Lichenology: Progress and Problems. – London: Acad. Press, 1976. – P. 89–105.
- Tschermak-Woess E., Bartlett J., Peveling E.* // Plant. Syst. Evol. – 1983. – **143**. – P. 109–115.
- Uyenko F.R.* // Trans. Amer. Microscop. Soc. – 1965. – **84**. – P. 1–14.
- Verseghy K.* // Bot. Kozl. – 1961. – **49**. – P. 95–102.
- Vezda A.* // Preslia. – 1965. – **37**. – S. 237–249.
- Vischer B.* // Schweiz. Zeitsch. Hydrol. – 1960. – **XXII**. – S. 329–349.
- Vitikainen O.* // Acta Bot. Fenn. – 1994. – **152**. – 96 p.
- Wasser S.P., Nevo E., Vinogradova O.N. et al.* // Укр. бот. журн. – 1995. – **52**, N 3. – P. 354–371.
- Watanabe A., Kiyohara T.* / Studies in Microalgae and Photosynthetic Bacteria. – Tokyo: Japan Soc. Plant Physiol., 1963. – 189 p.
- Weber W.A.* // Univ. Colo. Stud. Ser. Biol. – 1965. – **16**. – P. 1–26.
- Wetmore C.M.* // Publ. Mus. Mich. State Univ. Biol. Ser. – 1960. – **1**. – P. 369–380.
- Wetmore C.M.* // Ann. Miss. Bot. Gard. – 1970. – **57**. – P. 158–209.
- Withrow K., Ahmadjian V.* // Mycologia. – 1983. – **75**. – P. 337–349.
- Wynne L.* // Univ. Calif. Publ. Bot. – 1969. – **50**. – P. 1–16.
- Yahr R., Vilgalys R., DePriest P.T.* // Mol. Ecol. – 2004. – **13**. – P. 3367–3378.
- Yoshimura I.* // J. Hatt. Bot. Lab. – 1971. – **34**. – P. 231–364.
- Yoshimura I., Kurokawa T., Nakano T., Yamamoto Y.* // Bull. Kochi Gakuen College. – 1987. – **18**. – P. 335–343.
- Zahlbruckner A.* Lichenes (Flechten) // Die Natürlichen Pflanzenfamilien. II – Leipzig: Engelmann, 1926. – **8**. – S. 61–270.
- Zeitler I.* // Österr. Bot. Z. – 1954. – **101**. – S. 453–483.

Получена 12.06.09

Рекомендовала к печати О.Н. Виноградова

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

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

## LICHEN PHOTOBIONTS. 2: ORIGIN AND CORRELATION WITH MYCOBIONT

Composition of lichen photobionts closely correlates with some taxonomic groups of lichen-forming fungi. More than 55 % of these fungi are associated with *Trebouxia* Puym. and *Asterochloris* Tscherm.-Woess, around 40 % with Cyanoprokaryota, about 8 % with Trentepohliales, and 20 % with other green algae. However, not all lichen associations are stable in long terms and therefore several photobiont species can be present in the same lichen thallus. Some lichens constantly include several photobiont species belonging to different taxonomic algal groups. Selectivity of various lichen groups is different because symbiotic relations of various lichens are situated on diverse specialization levels. Lichens with *Trebouxia* and *Asterochloris* reached the highest photobiont specificity levels. The origin of photobiont in lichen thallus and main ways of its obtainment in the process of lichen reproduction (from mother thallus (vegetative reproduction) and from environment (reproduction by spores)) are discussed. Lichen photobiont composition determines the main life strategies of lichen association as well as essentially influences on their eco-geographical peculiarities. Additional photobionts (in cephalodia) as well as hymenial (in hymenium) and epithelial (in epithecium) algae may be present in the thallus side by side with the main photobiont. Algae-lichenoeipiphytes grown on lichen thalli, may penetrate into above mentioned lichen structures and perhaps serve source of “potential” photobionts.

**Key words:** lichens, photobiont, mycobiont, symbiosis, coevolution, selectivity, parasitism, additional photobionts.