

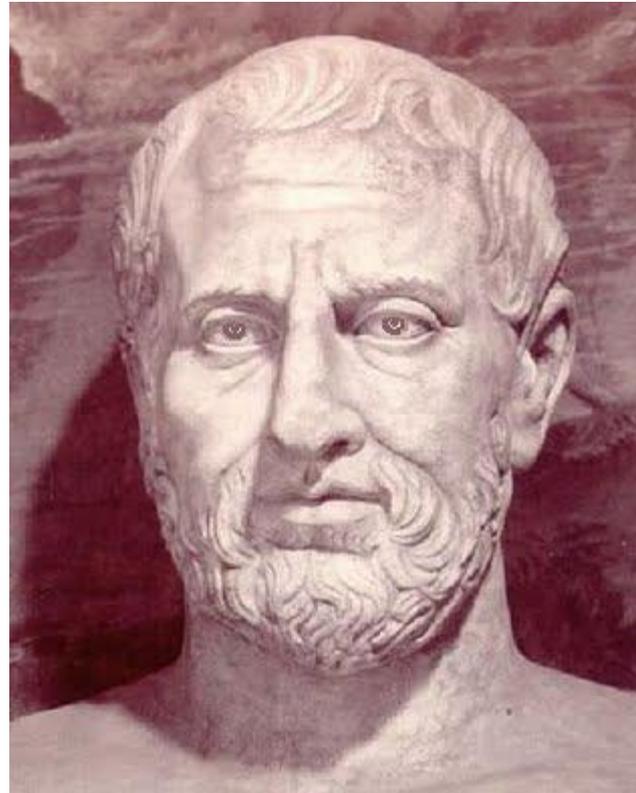
# Строение слоевища лишайников

## Лекция 1

# История лихенологии

---

Theophrastos Eresios, 371–286 до н. э.



## 3-я книга 10-томной «Истории растений»

- «То, что некоторые называют «мхом» и что напоминает лохмотья, растет только на *aigilops*<sup>1</sup>; серое, шершавое, на локоть свисающее вниз, словно большой лоскут полотна, оно растет из коры, а не из утолщения, откуда выходит желудь, и не из глазка, а из боковых сторон верхних сучьев. На «толстокором»<sup>2</sup> этот мох черноват и короток».

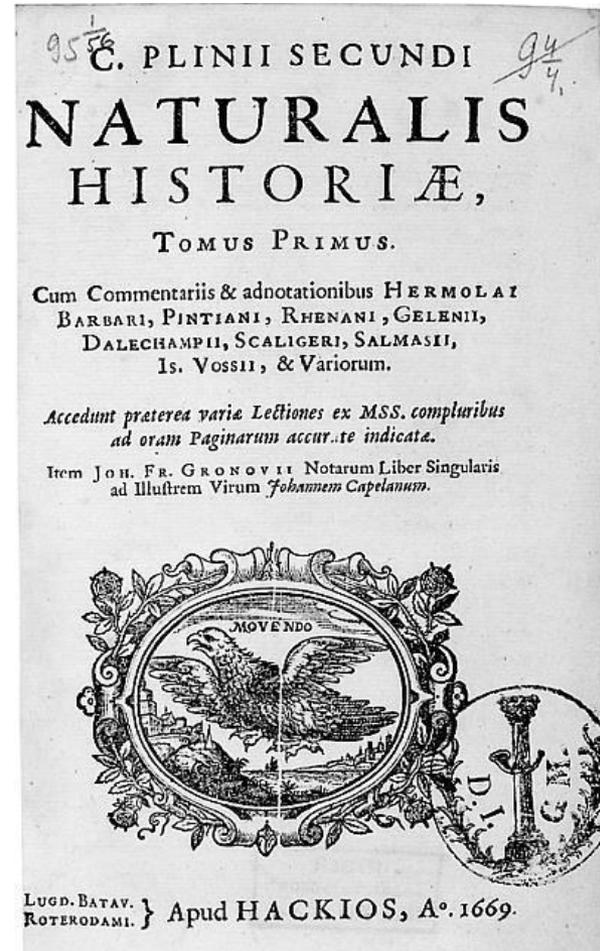
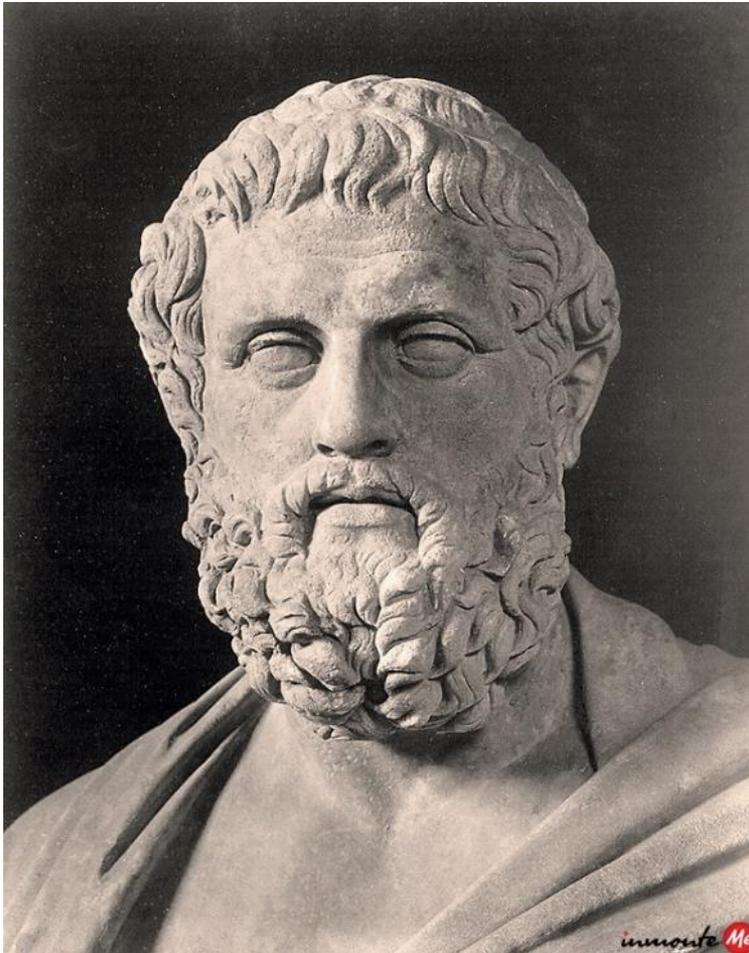
<sup>1</sup>Один из видов дуба согласно делению, принятому у древних греков. По описанию соответствует дубу скальному (*Quercus petraea*) или дубу черешчатому (*Q. robur*): считается, что древние греки эти виды не различали.

<sup>2</sup>Описание соответствует дубу пробковому ложному (*Quercus crenata*).

## 4-я книга 10-томной «Истории растений»

- *У берегов Крита на скалах растет очень много весьма красивых водорослей, которыми красят не только ленты, но и шерсть, и одежду. У краски, пока она свежа, цвет гораздо красивее, чем у пурпура. С северной стороны этих водорослей больше и они красивее, так же как губки и пр.*

# Plinius Maior, 22 или 24 – 79 н.э.



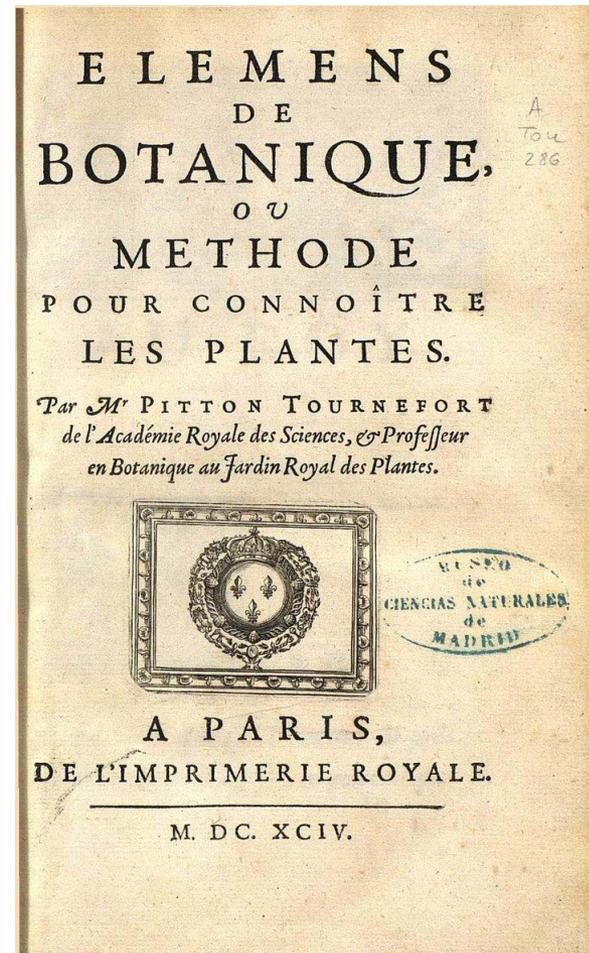
Pedanius Dioscorides, ок. 40 – ок. 90 н.э.



# Materia medica

- *Лишайник, который растет на камнях, часто называют мхом. Он прикрепляется к камням как мох. Его можно использовать для того, чтобы остановить кровотечение, облегчить воспаление и исцелить кожные заболевания. Вместе с медом помогает при желтухе. Также помогает жидкостям рта и языка.*

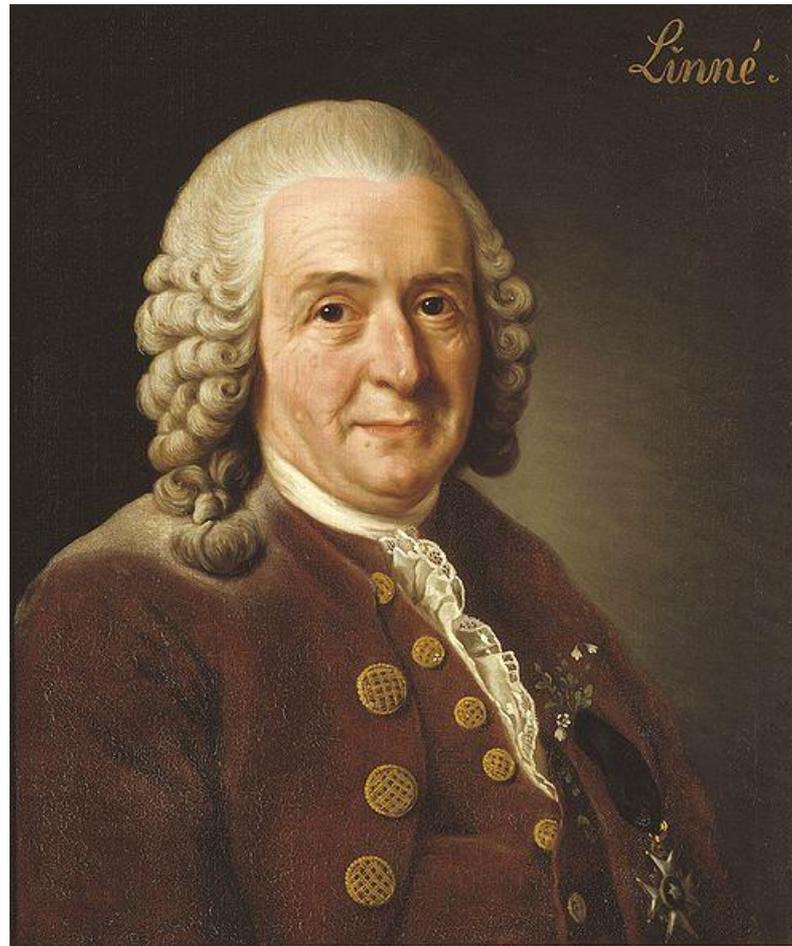
# Joseph Pitton de Tournefort, 1656–1708



# P. A. Micheli, 1679-1737



# Carl von Linné (1707–1778)



CAROLI LINNÆI  
S:Æ R:IGIÆ M:ITIS SVECIÆ ARCHIATRI; MEDIC. & BOTAN.  
PROFESS. UPSAL; EQUITIS AUR. DE STELLA POLARI;  
·NEC NON ACAD. IMPER. MONSPÆL. BEROL. TOLOS.  
UPSAL. STOCKH. SOC. & PARIS. CORESP.

SPECIES  
PLANTARUM,

EXHIBENTES

PLANTAS RITE COGNITAS,

AD

*GENERA RELATAS,*

CUM

DIFFERENTIIS SPECIFICIS,  
NOMINIBUS TRIVIALIBUS,  
SYNONYMIS SELECTIS,  
LOCIS NATALIBUS,

SECUNDUM

*SYSTEMA SEXUALE*

DIGESTAS.

TOMUS I.

---

*Cum Privilegio S. R. M:tis Sveciæ & S. R. M:tis Poloniæ ac Electoris Saxon.*

---

HOLMIÆ,  
IMPENSIS LAURENTII SALVII.  
1753.

- *«все виды растений имеют цветок и плод; даже если зрение их не улавливает»*
- *«всякое растение снабжено цветком и плодом, так что ни один вид их не лишен»*

# Erik Acharius (1757–1819)



# Дом Э. Ахариуса (Вадстена, Швеция)



# SYNOPSIS METHODICA

## LICHENUM,

SISTENS

OMNES HUIUS ORDINIS NATURALIS  
DETECTAS PLANTAS, QUAS, SECUN-  
DUM GENERA, SPECIES ET VARIETA-  
TES DISPOSUIT, CHARACTERIBUS ET  
DIFFERENTIIS EMENDATIS DEFINI-  
VIT, NEC NON SYNONYMIS ET  
OBSERVATIONIBUS SELECTIS  
ILLUSTRAVIT

AUCTOR

ERIK ACHARIUS

EQUES AUR. REG. ORDINIS DE WASA.  
MED. DOCT. PROF. REG. PHYSIC. PROVINC. OSTRO-GOTH.  
AD REG. NOSOC. VADSTEN. INSP. REGG. ACAD. SCIENT. ET  
COLLEG. SANIT. STOCKH. SOCIETT. SCIENT. UPSAL. PHYSIO-  
GRAPH. LUNDENS. PHYSIC. GOTTING. LINN. LONDIN. PHY-  
TOGR. GORENK. HIST. NAT. BEROLIN. MEDIC. SVEC.  
ETC. SODALIS. SOCIETT. HIST. NAT. MOSCOV.  
WETTERAW. ET PHYTOGR. GOTTING.  
MEMBR. HONOR.



LUNDÆ.

LITTERIS ET SUMTIBUS SVANBORG ET Soc.

1814.

# Роды лишайников, описанные Э. Ахариусом

- Alectoria
- Arthonia
- Biatora
- Cetraria
- Coniocybe
- Cyphelium
- Evernia
- Gyalecta
- Lecanora
- Lecidea
- Lepraria
- Leptogium
- Nephroma
- Opegrapha
- Parmelia
- Pyrenula
- Ramalina
- Solorina
- Thamnolia
- Thelotrema

# William Nylander (1822–1899)



A. B. Massalongo (1824–1860)

G. W. Körber 1817–1885



# Heinrich Anton de Bary (1831–1888)



# «Морфология и физиология грибов, лишайников и миксомицетов» (1866)

- некоторые из «слизистых» лишайников (представителей семейства Collemaceae) были «...либо зрелыми стадиями тех растений, чьи молодые стадии признаются как формы *Nostoc*, *Chroococcus* и т.д., или что эти организмы являются настоящими водорослями, атакуемыми некоторыми аскомицетами, чьи гифы внедряются в водоросли и формируют таллом лишайника».

# Simon Schwendener (1829-1919)



- *«Зеленые клетки, или гонидии, являются, как всем известно, боковыми образованиями гиф и аналогичны ветвям. Подобно последним ... они никогда не развиваются из верхушечных клеток и при раннем развитии не отличаются от них».*
- *«То, что гонидии развиваются из клеток гиф является фактом, открытым Bayrhammer и проверенным Speerschneider и др. Действительно, не составляет никакого труда убедить самого себя путем собственных исследований, что гонидии связаны короткими черешками с гифами».*

## «Типы водорослей гонидий лишайников» (1869)

- *Согласно моим исследованиям, эти наросты не простые растения, не индивиды в обычном смысле этого слова, они, скорее, являются колониями, состоящими из сотен и тысяч индивидов. Из них, однако, только один все контролирует, в то время как другие, навсегда заключенные в темнице, обеспечивают себя и своего хозяина питанием. Этот хозяин, гриб класса *Ascomycetes*, паразит, привык жить за счет работы других, его рабов – зеленых водорослей, которых он собрал вокруг себя и удерживает силой на службе. Он облачает их, словно паука свою жертву, тонкой ячеистой сетью, которая постепенно превращается в непреодолимый покров, однако, в то время как паук высасывает свою жертву и бросает ее в сторону после гибели, гриб побуждает водоросли в своей сети к более оживленной деятельности, по сути, вынуждая их расти крупнее и вызывая тем самым буйный рост и процветающий вид всей колонии».*

## «Лишайники окрестностей Парижа» (1896)

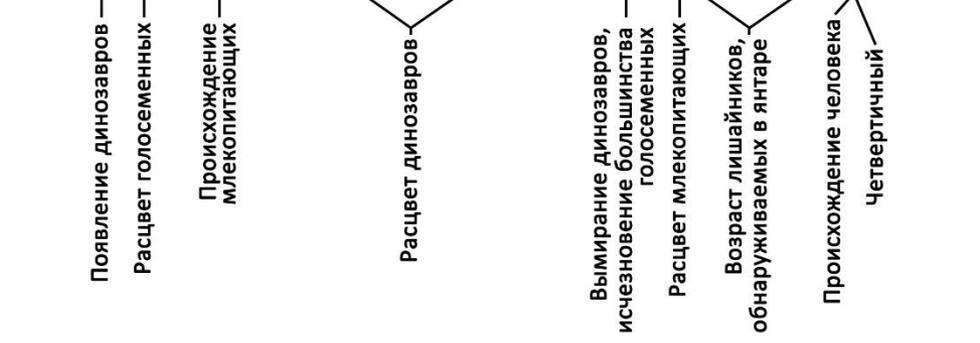
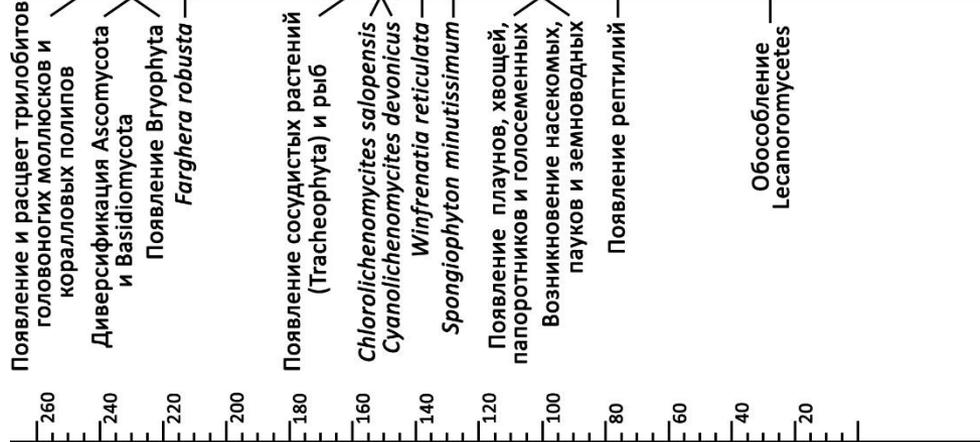
- *«Сегодня с уверенностью можно сказать, что утверждение «Лишайники – это грибы, живущие в симбиозе с водорослью» является либо сущей фантазией, либо клеветой. Полностью доказано, что лишайники представляют собой величественный и древний класс растений, не имеющий никаких существенных общих черт ни с грибами, ни с водорослями. ... С биологической точки зрения лишайники четко отличаются неопределенной продолжительностью жизни, которая характеризует их».*

# Toby Spribille



# Происхождение лишайников

---

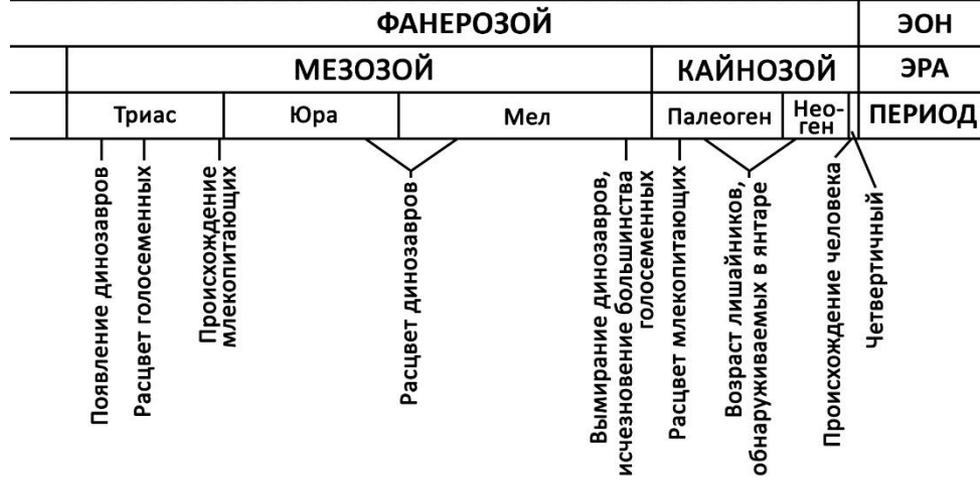
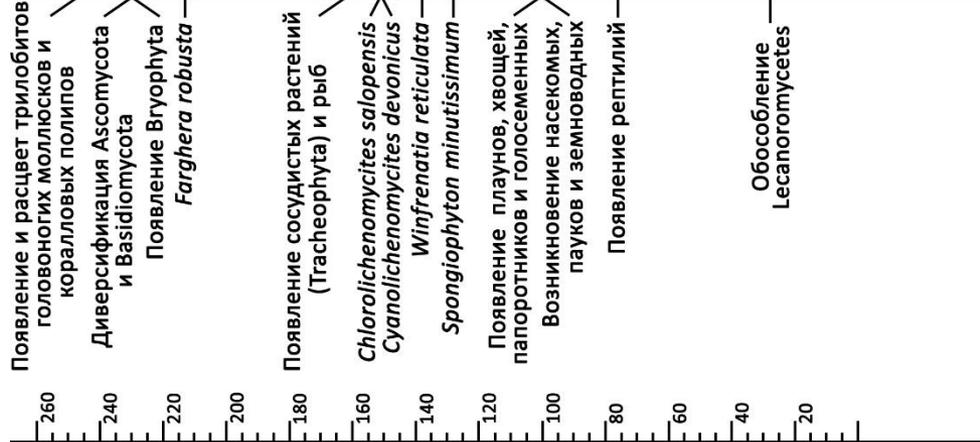


- *Farghera robusta* (485 – 481 млн. лет)

- *Farghera robusta* (485 – 481 млн. лет)
- *Spongiophyton minutissimum* (409 – 386 млн. лет)

- *«Это одна из важных деталей того, как мы пришли от бесплодной земли к тому, что мы имеем сегодня. Это открытие показывает нам путь биологического развития, который был наиболее эффективен в самом начале: путь лишайника, а не мха».*

- *Farghera robusta* (485 – 481 млн. лет)
- *Spongiophyton minutissimum* (409 – 386 млн. лет)
- *Chlorolichenomyces salopensis* (415 млн. лет)
- *Cyanolichenomyces devonicus* (415 млн. лет)



Лишайник семейства Parmeliaceae  
в биттерфельдском янтаре (фото J. Rikkinen)



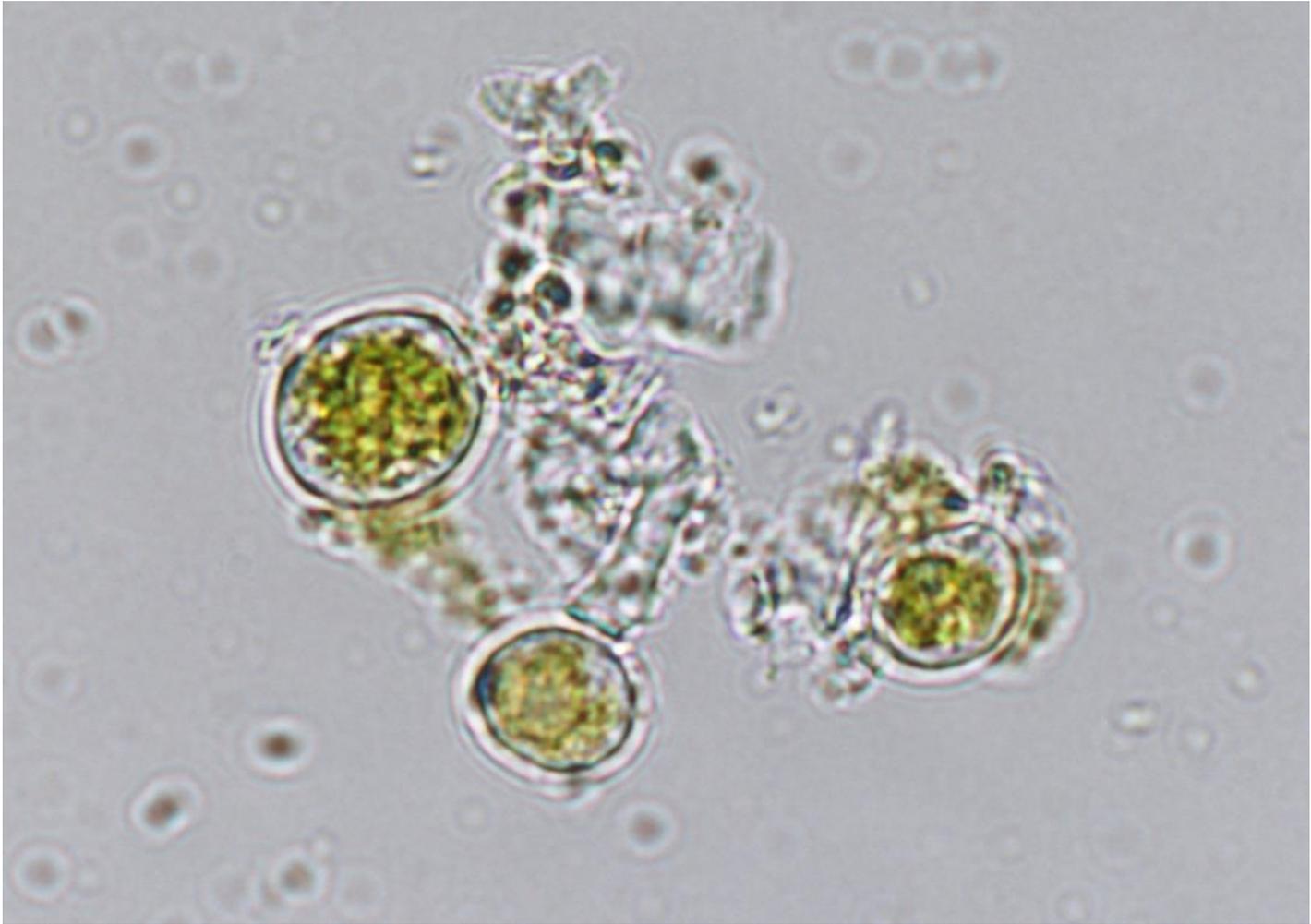
# Фотобионты лишайников

---

# Систематическая характеристика известных фотобионтов лишайников (по Войцехович 2013 с изменениями)

Порядок	Род	Число видов, шт (%)
<b>Цуанопхита</b>		
<b>Chroococcales</b>	Aphanocapsa, Chroococciopsis, Chroococcus, Gloeocapsa, Gloeocapsopsis, Hormatonea, Hyella, Microcystis, Pleurocapsa	14 (8,9)
<b>Nostocales</b>	Anabaena, Calothrix, Dichothrix, Hyphomorpha, Nostoc, Rivularia, Scytonema, Tolypothrix	19 (12,1)
<b>Stigonematales</b>	Stigonema	2 (1,3)
<b>Хлорофита</b>		
<b>Charophyceae</b>	Mesotaenium, Interfilum	3 (1,9)
<b>Chlorophyceae</b>	Chlorosarcinopsis, Neocystis, Radiococcus, Trochiscia	4 (3,8)
<b>Trebouxiophyceae</b>	Apatococcus, Asterochloris, Chlorella, Chloroidium, Coccobotrys, Coccomyxa, Dictyochloropsis, Diplosphaera, Elliptochloris, Gloeocystis, Heterochlorella, Leptosira, Myrmecia, Nannochloris, Palmella, Prasiola, Pseudochlorella, Pseudococcomyxa, Stichococcus, Trebouxia	92 (58,6)
<b>Ulvophyceae</b>	Blidingia, Cephaleuros, Dilabifilum, Phycopeltis, Physolinum, Printzina, Trentepohlia	18 (11,5)
<b>Хантофита</b>		
<b>Xanthophyceae</b>	Heterococcus, Xanthonema	2 (1,3)
<b>Феофита</b>		
<b>Phaeophyceae</b>	Petroderma	1 (0,6)
<b>Всего</b>	55	157 (100)

# Trebouxia



# Типы таллома фотобионтов

- Одноклеточные
  - Коккоидные представители: *Asterochloris*, *Chlorella*, *Coccomyxa*, *Dictyochloropsis*, *Diplosphaera*, *Elliptochloris*, *Myrmecia* и др.
- Многоклеточные
  - Сарциноидный тип таллома: *Coccobotrys* и *Desmococcus*.
  - Нитчатые видоросли: *Trentepohlia*, *Leptosira terrestris*, *Dilabifilium*.

# Цефалодии у *Peltigera aphthosa*



# При образовании слоевищ:

- Слизистые чехлы развиваются слабо или отсутствуют
- Нитчатые виды распадаются на отдельные клетки
- Увеличение размеров клеток по сравнению со свободноживущими экземплярами
- Изменяется прохождение жизненного цикла
- Размножение происходит путем деления клеток или неподвижными спорами (автоспорами или апланоспорами)
- Подвижные стадии (зооспоры и гаметы), как правило, отсутствуют (отмечены единично для некоторых представителей родов *Cephaleuros*, *Leptosira*, *Phycopeltis* и *Trentepohlia*)
- В монокультуре восстанавливают свой первоначальный облик

# «Облигатные» фотобионты

- *Asterochloris*
- *Coccomyxa*
- *Trebouxia*
- *Pseudococcomyxa*.

- Все фотобионты лишайников являются отдельными видами, а в свободноживущем состоянии встречаются их генетически отдаленные виды-двойники
- Генетических различий между свободноживущими водорослями и фотобионтами нет.

# Микобионты лишайников

---

- Лихенизация – широко распространенный способ питания.

- Лихенизация – широко распространенный способ питания.
- Каждый пятый из известных видов грибов – лишайник-образующий.

---

# Fungal Diversity Revisited: 2.2 to 3.8 Million Species

DAVID L. HAWKSWORTH<sup>1</sup> and ROBERT LÜCKING<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Department of Life Sciences, The Natural History Museum, London SW7 5BD, United Kingdom, and Comparative Plant and Fungal Biology, Royal Botanic Gardens, Kew, Richmond, Surrey TW9 3DS, United Kingdom; <sup>2</sup>Botanischer Garten und Botanisches Museum, Freie Universität Berlin, 14195 Berlin, Germany

**ABSTRACT** The question of how many species of *Fungi* there are has occasioned much speculation, with figures mostly posited from around half a million to 10 million, and in one extreme case even a sizable portion of the spectacular number of 1 trillion. Here we examine new evidence from various sources to derive an updated estimate of global fungal diversity. The rates and patterns in the description of new species from the 1750s show no sign of approaching an asymptote and even accelerated in the 2010s after the advent of molecular approaches to species delimitation. Species recognition studies of (semi-)cryptic species hidden in morpho-species complexes suggest a weighted average ratio of about an order of magnitude for the number of species recognized after and before such studies. New evidence also comes from

to be as the bicentenary of his prediction approaches. By the 1960s a few mycologists were speculating that there might be as many fungal as plant species, but almost no attempts to calculate estimates from the available data were made. As concern over the conservation of biodiversity in general grew in the subsequent decades, culminating in the signing of the Convention on Biological Diversity in 1992, more precise figures on species numbers of all kinds of organisms were required. A series of estimates of the number of fungi settled on figures ranging from 500,000 to almost 10 million species, with 1.5 to perhaps 5 million receiving most support among

- Лихенизация – широко распространенный способ питания.
- Каждый пятый из известных видов грибов – лишайник-образующий.
- *Winfrenatia reticulata* – лишайник, относящийся к отделу Zygomycota?

# Отличия микобионтов от свободноживущих грибов

- Оболочки клеток лишайниковых гиф толще
- Наблюдается сильное утолщение поперечных перегородок между клетками с одновременным утолщением самих гиф в этих местах
- Химические вещества клеточных стенок лишайник-образующих и свободноживущих грибов идентичны
- Раньше предполагалось, что гифы микобионтов отличаются наличием концентрических телец. Однако они были обнаружены у некоторых патогенов высших растений и сапротрофов. Предполагается, что такие органеллы имеются в цитоплазме клеток, испытывающих стресс при резкой смене циклов увлажнения и засухи.
- Септы гиф сердцевинного слоя некоторых видов лишайников имеют множественные поры, что не характерно для представителей отдела *Ascomycota*. Однако они отмечены не во всех септах и к настоящему времени остается неизвестным, имеются ли различия в функциональной нагрузке между септами с одной и с множественными порами.

# Контакты между мико- и фотобионтом

- внутриклеточные
- нутристеночные
- оболочка-к-оболочке

# Уровни избирательности микобионта

- I – очень высокий уровень избирательности включает лишайник-образующие грибы, образующие таллом строго с определенным штаммом водоросли. К таким видам лишайников относится, например, *Toninia sedifolia*, образующая, по-видимому, ассоциацию только с одним штаммом водоросли *Trebouxia asymmetrica*.
- II – высокий уровень избирательности объединяет грибы, формирующие ассоциацию с одним видом водоросли. В качестве примеров можно привести лишайник *Fulgensia fulgida*, который содержит клетки двух разных штаммов одного вида водоросли – *Trebouxia asymmetrica*, а также *Phlyctis argena*, всегда ассоциированный с водорослью *Dictyochloropsis splendida*.

# Уровни избирательности микобионта

- III – средний уровень избирательности. К таким видам относят лишайник-образующие грибы, формирующие ассоциации с разными видами одного рода водоросли-фотобионта. Этот уровень характерен, например, для лишайников родов *Cladonia* (ассоциированы с *Asterochloris*), *Collema* (с *Nostoc*) и др.
- IV – низкий уровень избирательности характерен для грибов, избирающих фотобионты в пределах одного семейства, например, для представителей семейств *Coenogoniaceae*, *Graphidaceae* и *Rocellaceae*, формирующих слоевища с водорослями семейства *Trentepohliaceae*.

# Уровни избирательности микобионта

- V – очень низкий уровень избирательности объединяет грибы, формирующие лишайниковый таллом с водорослями из групп высшего таксономического уровня. Примером лишайника с очень низкой избирательностью микобионта является *Chaenotheca chrysocephala*, образующая талломы с фотобионтами родов *Trebouxia* (Trebouxiales, Trebouxiophyceae) и *Stichococcus* (Microthamniales, Trebouxiophyceae).

# Определение уровня специфичности двухбионтного лишайника

		Бионт 1				
		Очень высокая	Высокая	Средняя	Низкая	Очень низкая
Бионт 2	Очень высокая	Специфичный		Не специфичный		
	Высокая	Специфичный				
	Средняя	Средне специфичный				
	Низкая					
	Очень низкая					

Листоватое



Накипное



Кустистое

Чешуйчатое слоевище

*Нуросенотусе scalaris*



# Лепрозное слоевище *Lepraria incana*



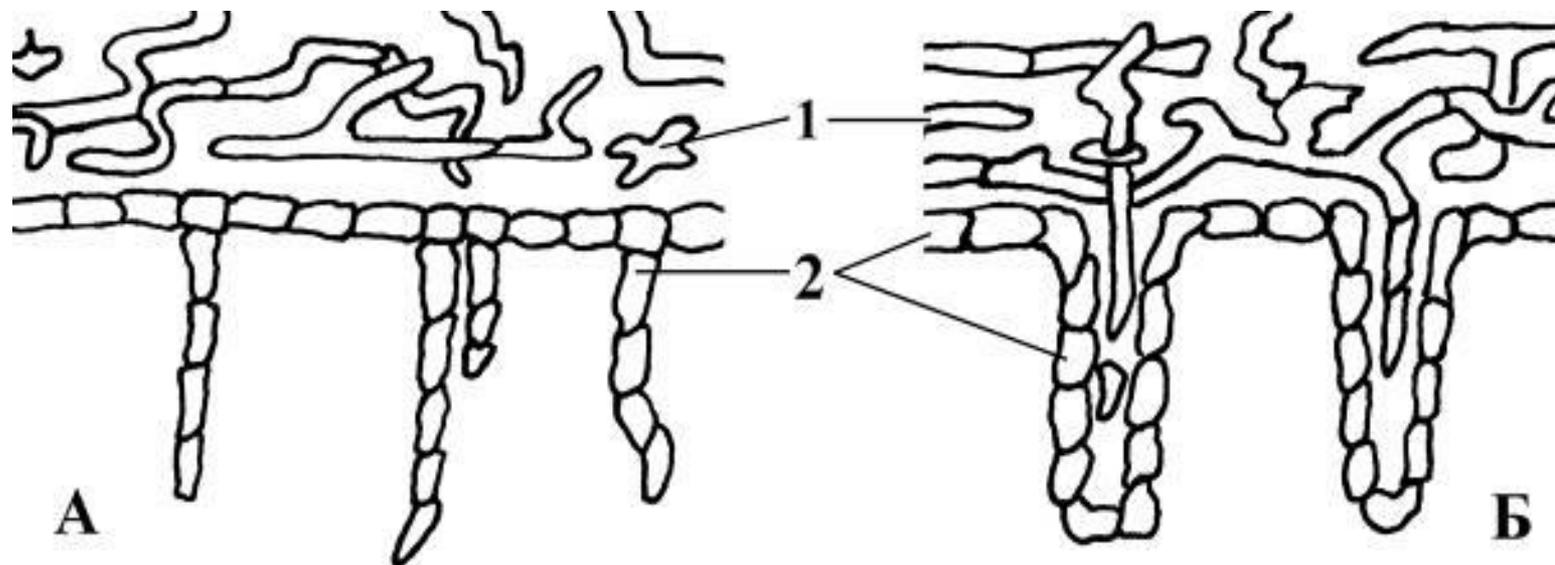
# Темная кайма подсроевища



# Дорсо-вентральное строение листоватого слоевища



А – ризоиды, Б – ризины



А – ризины, Б, В – ризоиды



Γομφ *Umbilicaria hyperborea*



# Подеции кладоний



# Evernia prunastri



# Псевдогомф *Usnea*

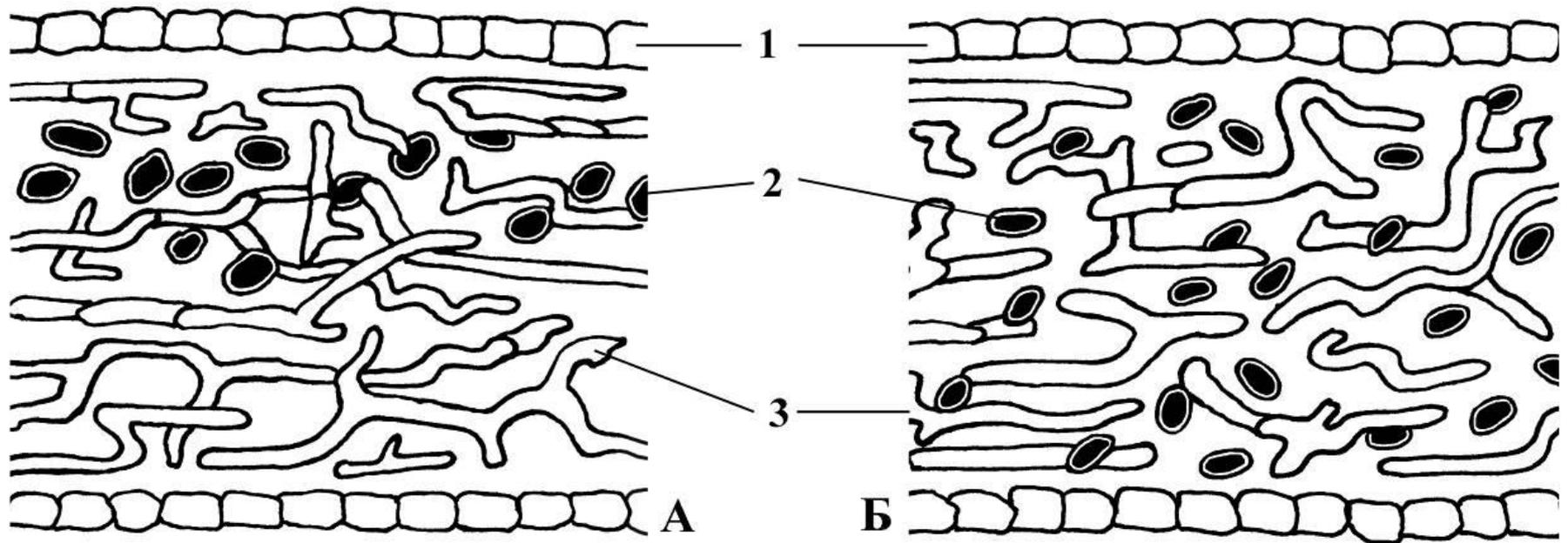


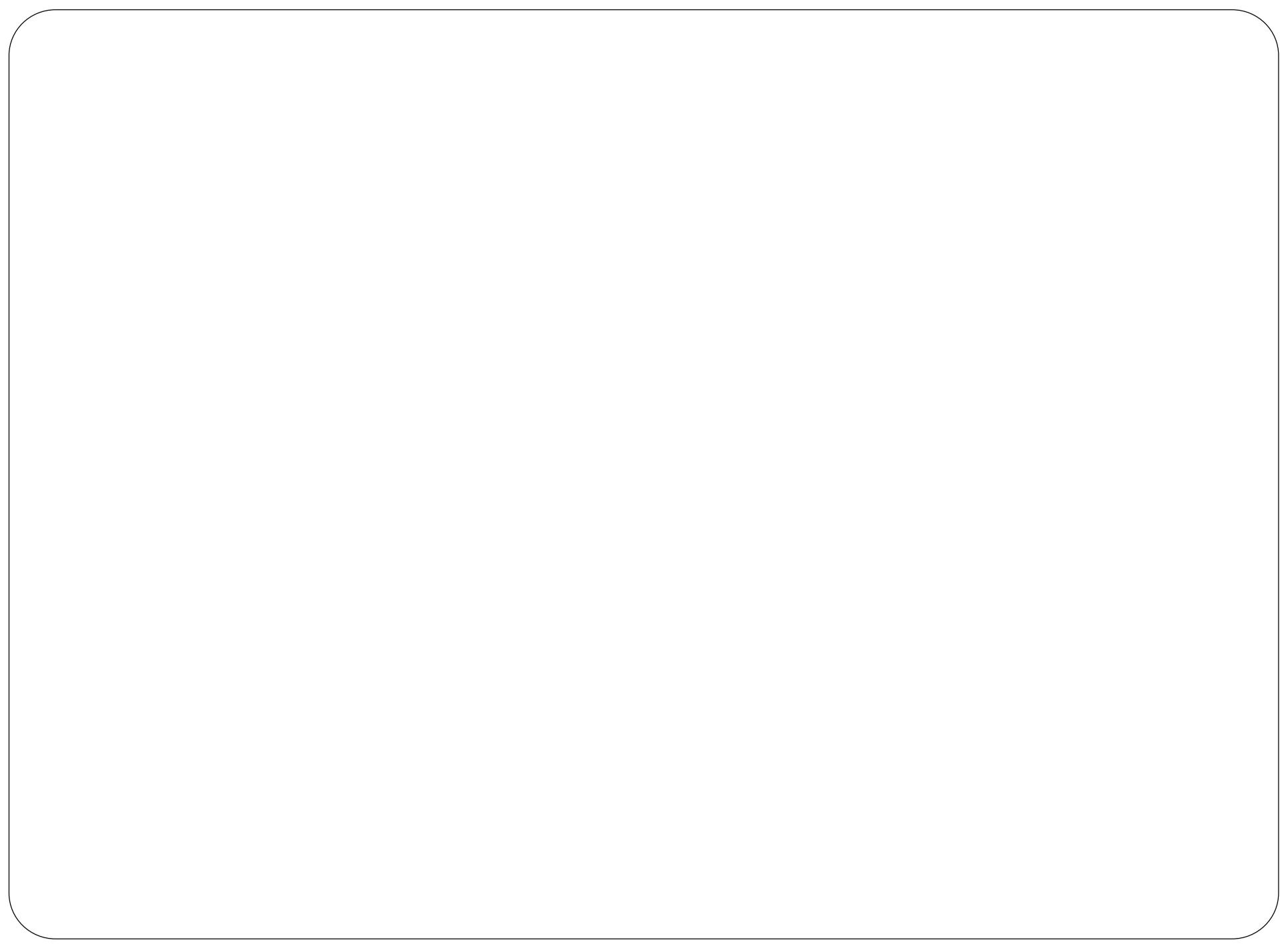
Схема строения гетеро- (А) и  
гомеомерного (Б) слоевищ:

1 – коровой слой,

2 – клетки водорослей,

3 – гифы сердцевины





# Перфорации *Menegazzia terebrata*



# Псевдоцифеллы *Cetraria islandica*



# Темы рефератов

- 1. История лихенологии в России
- 2. Лишайники класса Arthoniomycetes
- 3. Лишайники класса Dothideomycetes
- 4. Лишайники класса Eurotiomycetes
- 5. Лишайники класса Lecanoromycetes
- 6. Лишайники класса Lichinomycetes
- 7. Базидиальные лишайники