



# **ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ ЛИШАЙНИКОВ: ВЗГЛЯДЫ, СИСТЕМЫ, ЭВОЛЮЦИЯ**

**Мучник Е.Э.**

**Институт лесоведения Российской  
академии наук**

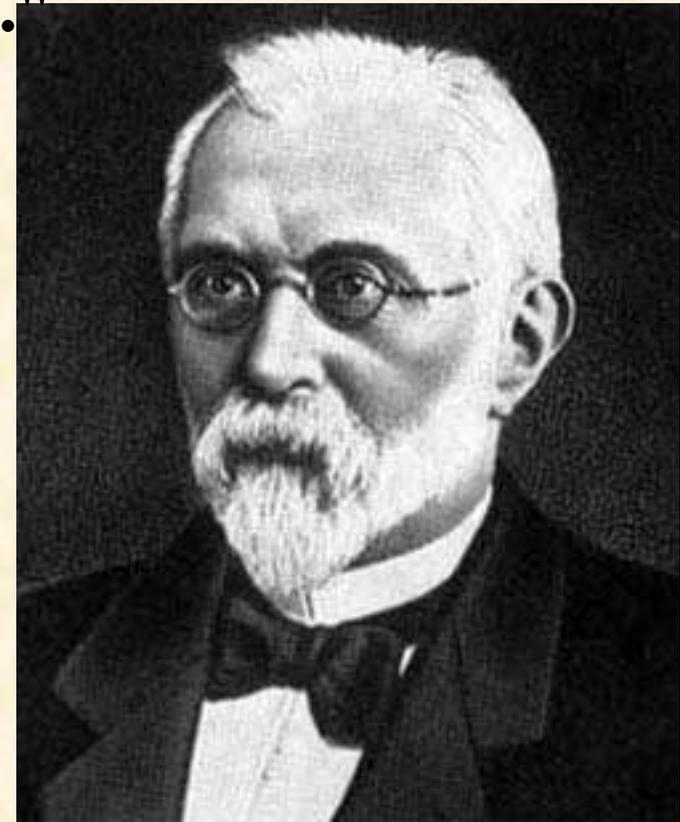
**[eugenia@lichenfield.com](mailto:eugenia@lichenfield.com)**



**Александр Гумбольдт  
(1769 – 1859)**

**Дал определение жизненной форме как «форме, в которой вегетативное тело растения (индивида) находится в гармонии с внешней средой в течение всей его жизни от колыбели до гроба, от семени до отмирания»**

**Выделил 19 основных типов растений, понимая их как структурные элементы, "... распределением и группировкой которых определяется физиономия растительности страны... и которые массой общего впечатления индивидуализируют местность."**



**Йоханнес Эугениус Варминг  
(1841 – 1924)**

**Жизненная форма** – общий облик (габитус) растения, обусловленный своеобразием системы его надземных и подземных органов, формирующихся в результате роста и развития в определенных условиях среды (Миркин, Наумова, 2014)



Одна из первых систем жизненных форм лишайников  
(конец XIX в.)

«Полулишайники»

«Настоящие»  
лишайники

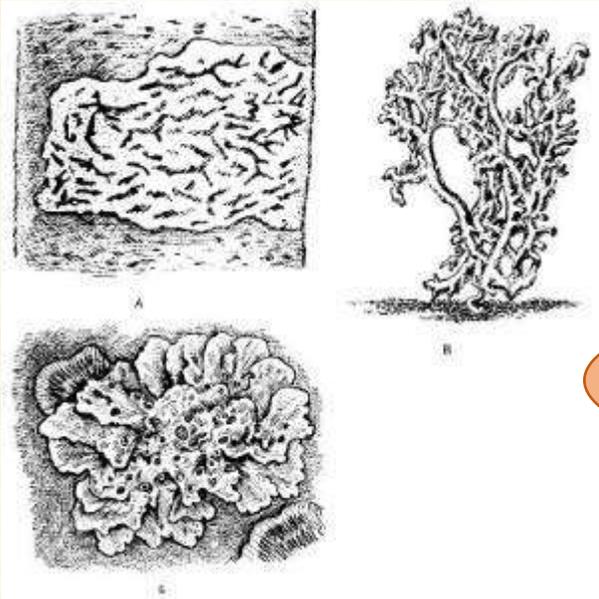
«Утилитарная» система жизненных форм лишайников  
(XX в.)

Накипные

Листоватые

кустистые

Слизистые



# Различные базовые подходы к созданию системы жизненных форм лишайников (1)

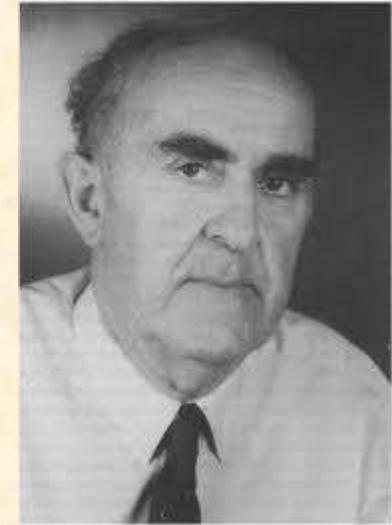
- «Морфолого-таксономический», когда жизненные формы получают название наиболее «типичного» таксона (как правило, рода), например, формы *Parmelia*, *Umbilicaria* etc. (Frey, 1924; Klement, 1955; и др.).
- Некоторые авторы (Mattick, 1951; Barkman, 1958) различали понятия «форма роста» и «жизненная форма», относя к первому, в основном, «габитуально-физиономические» признаки, а ко второму – способы прикрепления таллома к субстрату, иногда, высоту, а в отдельных случаях, как в одной из двух классификаций жизненных форм, разработанных J.J. Barkman (1958), – влагоемкость талломов, измеряемую в процентах.

# Различные базовые подходы к созданию системы жизненных форм лишайников (2)

- «Морфолого-анатомический» (Еленкин, 1926, 1929 и др.; Poelt, 1958, 1973; Окснер, 1971, 1974; и др.), когда внутреннее, анатомическое строение логично рассматривается как основа «внешнего выражения» – морфологии таллома. Высказанные авторами предположения относительно вероятных путей формирования различных жизненных форм и их эволюции являются предпосылкой для следующего, более современного подхода.



А.А. Еленкин  
(1873 – 1942)



Ж. Польт  
(1924 – 1995)



А.Н. Окснер  
(1898 – 1973)

# Различные базовые подходы к созданию системы жизненных форм лишайников (3)

- «Эволюционно-экобиоморфологический», рассматривающий анатомо-морфологические признаки как проявление эколого-биологических особенностей (т.е., адаптаций к условиям среды) различных видов лишайников и учитывающий эволюционные отношения разных жизненных форм, что позволило Н.С. Голубковой (1983) разработать иерархическую систему биоморф (или экобиоморф) лишайников:

Отделы → Типы → Классы → Группы → Подгруппы



Н.С. Голубкова  
(1932 – 2009)

**ОТДЕЛЫ жизненных форм выделяются по расположению талломов относительно субстрата:**

**Эндогенные**

**Эпигенные**

**ТИПЫ жизненных форм выделяются согласно ориентации таллома по отношению к субстрату:**

**ПЛАГИОТРОПНЫЕ**

**ПЛАГИО-  
ОРТОТРОПНЫЕ**

**ОРТОТРОПНЫЕ**

**СВОБОДНОЖИВУЩИЕ**

Эндогенные

ПЛАГИОТРОПНЫЕ

НАКИПНЫЕ

ЭНДОФЛЕОИДНЫЕ

ЭНДОЛИТНЫЕ



*Arthopyrenia analepta*  
(Ach.) A. Massal.

*Bagliettoa calciseda*  
(DC.) Gueidan & Cl. Roux

Эпигенные

ПЛАГИОТРОПНЫЕ

ПЛАГИО-  
ОРТОТРОПНЫЕ

ОРТОТРОПНЫЕ

СВОБОДНОЖИВУЩИЕ

**ПЛАГИОТРОПНЫЕ**

**УМБИЛИКАТНЫЕ**

**УМБИЛИКАТНО-  
НАКИПНЫЕ**

**УМБИЛИКАТНО-  
ЛИСТОВАТЫЕ**

**НАКИПНЫЕ**

**ОДНООБРАЗНО-  
НАКИПНЫЕ**

**ДИМОРФНЫЕ**

**ЧЕШУЙЧАТЫЕ**

**ЛИСТОВАТЫЕ**

**ШИРОКОЛОПАСТНЫЕ  
РИЗОИДАЛЬНЫЕ**

**МЕЛКОЛОПАСТНЫЕ**

**РАССЕЧЕННО-  
ЛОПАСТНЫЕ  
РИЗОИДАЛЬНЫЕ**

**ВЗДУТОЛОПАСТНЫЕ  
НЕРИЗОИДАЛЬНЫЕ**

**ЛИСТОВАТО-  
КУСТИСТЫЕ**

*Lobaria pulmonaria*

*Peltigera didactyla*

*Xanthoria parietina*

*Hypogymnia physodes*



*Rhizoplaca peltata*



*Dermatocarpon minutum*



*Pseudevernia furfuracea*

ОДНООБРАЗНО-  
НАКИПНЫЕ

ЛЕПРОЗНЫЕ



*Lepraria jackii*

ПЛОТНОКОРКОВЫЕ



*Acrocordia gemmata*

ЗЕРНИСТО-  
БОРОДАВЧАТЫЕ



*Bacidia rubella*

АРЕАЛИРОВАННЫЕ



*Placopyrenium fuscillum*

И ДРУГИЕ

ДИМОРФНЫЕ

РАДИАЛЬНЫЕ



*Dimelaena oreina*

РОЗЕТОЧНЫЕ



*Caloplaca decipiens*

ЛОПАСТНЫЕ



*Fulgensia fulgens*

СУБФОЛИАТНЫЕ



*Lecanora saxicola*

ЧЕШУЙЧАТЫЕ

ОДНООБРАЗНО-  
ЧЕШУЙЧАТЫЕ



*Hypocenomyce scalaris*

ЧЕШУЙЧАТО-  
ЛОПАСТНЫЕ



*Acarospora sinopica*

ТОНИНИЕ-  
ОБРАЗНЫЕ



*Toninia sedifolia*

# Плагиио-ортотропные

Бородавчато- или чешуйчато-кустистые

Кустисто-разветвленные



*Cladonia arbuscula*



*Stereocaulon paschale*



*Cladonia bacilliformis*



*Cladonia floerkeana*



*Cladonia fimbriata*

Шило- или сцифовидные

Шиловидные

Палочковидные

Сцифовидные

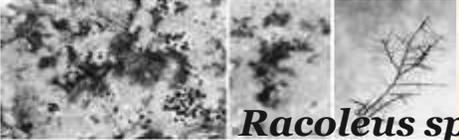
# Ортотропные

## Карликово-кустистые

*Leptogium schraderi*



КАРЛИКОВО-КУСТИСТЫЕ



*Racoleus sp.*

ФИЛАМЕНТОЗНЫЕ



*Aspicilia transbaicalica*

ПУЛЬВИНАТНЫЕ

## Кустистые

### ПРЯМОСТОЯЧИЕ



*Cetraria ericetorum*

ПЛОСКОЛОПАСТНЫЕ



*Thamnia vermicularis*

РАДИАЛЬНО-ЛОПАСТНЫЕ

### ПОВИСАЮЩИЕ



*Ramalina farinacea*

ПЛОСКОЛОПАСТНЫЕ



*Usnea subfloridana*

РАДИАЛЬНО-ЛОПАСТНЫЕ

*Evernia divaricata*

РАДИАЛЬНО-УГЛОВАТО-ЛОПАСТНЫЕ

### СТЕЛЮЩИЕСЯ

РАДИАЛЬНО-УГЛОВАТЫЕ



*Pseudephebe pubescens*



# Д.Е. Гимельбрант и Е.С. Кузнецова, 2014:

## Сопоставление наиболее распространенных систем жизненных форм лишайников

Тривиальная система	Неиерархическая система	Иерархическая система Н. С. Голубковой	Иллюстрация
<b>ПРИКРЕПЛЕННЫЕ ФОРМЫ</b>			
<b>НАКИПНЫЕ</b>	Эндосубстратные (эндогенные, криптоталлические)	ЭНДОГЕННЫЕ (отдел)	
		ПЛАГИОТРОПНЫЕ (тип)	
		<b>Накипные</b> (класс)	
		Эндолитные (группа)	Рис. 8, 1
		Эндофлеодные (группа)	
	Эписубстратные (эпигенные)	ЭПИГЕННЫЕ (отдел)	
		ПЛАГИОТРОПНЫЕ (тип)	
		<b>Накипные</b> (класс)	
		Однообразно-накипные (группа)	
	Аталлические	Аталлические	Рис. 8, 2
	Лепрозные (leprose)	Лепрозные	Рис. 8, 3, а, б
	Гониоцистные (гониоцистальные)	нет аналога	Рис. 8, 4
	Зернисто-бородавчатые	Зернисто-бородавчатые	Рис. 8, 5
	Пленчатые (film-like)	нет аналога	Рис. 8, 6
	Плотнокорковые (однообразно-накипные)	Плотнокорковые	Рис. 8, 7
Трещиноватые	Ареолированные	Рис. 9, 1	
Трещиновато-ареолированные		Рис. 9, 2	
Ареолированные (включая бородавчато-ареолированные)		Рис. 9, 3	
	Чешуйчатые (группа)		
Булавовидно-ареолированные (булаво-видно-чешуйчатые, вздуто-бородавчатые, тониниеобразные, bullate)	Тониниеобразные	Рис. 9, 4	
Чешуйчато-ареолированные (пельгатные — peltate)	Однообразно-чешуйчатые	Рис. 9, 5	
Чешуйчатые (squamulose)		Рис. 9, 6	

# Развитие «эволюционно-экобиоморфологического подхода» – два дополнительных тезиса, ранее принятых для систем жизненных форм сосудистых растений:

- один вид может быть представлен разными жизненными формами в различных частях ареала или в разных экологических условиях (Серебряков, 1962);
- индивидуум в процессе онтогенеза может сменить несколько жизненных форм (Хохряков, 1981).



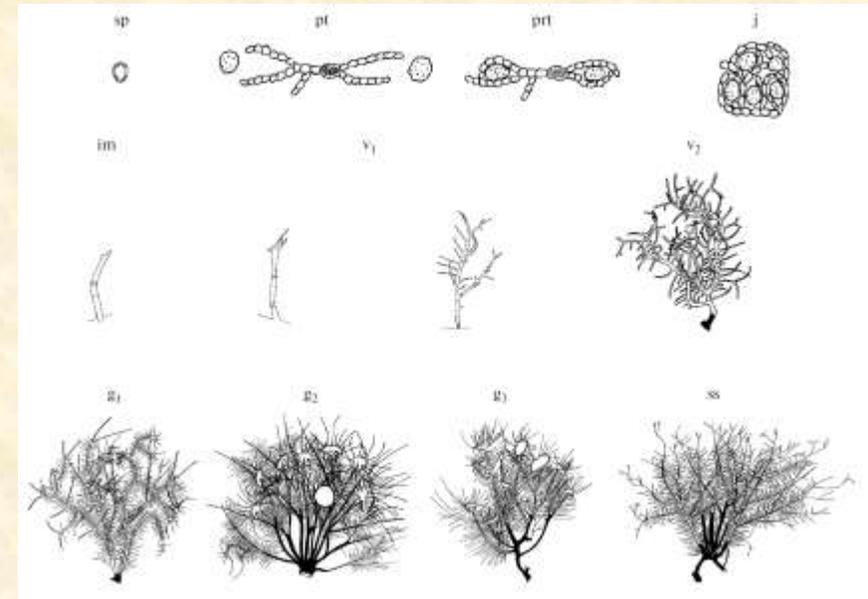
А



Б

Рис. 1. Кустистая (А) и листоватая (Б) формы *Pseudevernia furfuracea*.

по: Суетина и др., 2007



Онтогенез *Usnea florida*

по: Суетина, Готов, 2010

# Происхождение и эволюция жизненных форм современных лишайников

Достоверные сведения относятся к ископаемым лишайникам нижнего девона и имеют возраст около 400 млн. лет (Taylor et al., 1977, 1995; Юрина и Красилов, 2002), а уже лишайники мезозоя не слишком отличаются от современных (Криштофович, 1957).



Отпечаток *Lobaria* sp. из Калифорнии, датируемый миоценом  
<http://www.ucmp.berkeley.edu/fungi/lichens/lichenfr.html>

**ЖИЗНЕННАЯ ФОРМА** – понятие скорее биоморфологическое, чем генетическое, а понятие «эволюция жизненных форм лишайников», в первую очередь означает эволюцию адаптаций, определяющих общее строение таллома (Котлов, 1995).

- В современном понимании, анатомия и морфология лишайников есть наивысшая адаптация мутуалистического симбиоза, состоящего из мико- и фотобионта, к условиям среды (Büdel, Scheidegger, 2008).
- В подавляющем большинстве случаев разнообразная форма талломов лишайников обусловлена эволюцией микобионта. Однако, несмотря на принадлежность к Царству Мусота, жизненные формы лишайников проявляют гораздо большую близость к таковым у сосудистых растений. Причина – автотрофное питание лишайников.
- Предположительно, основной стимул для образования различных жизненных форм у лишайников – борьба за свет (Голубкова, Бязров, 1989), в то время как у грибов это борьба за субстрат или хозяина (Пармасто, 1968), а у сосудистых растений – борьба за влагу (Серебряков, 1962).

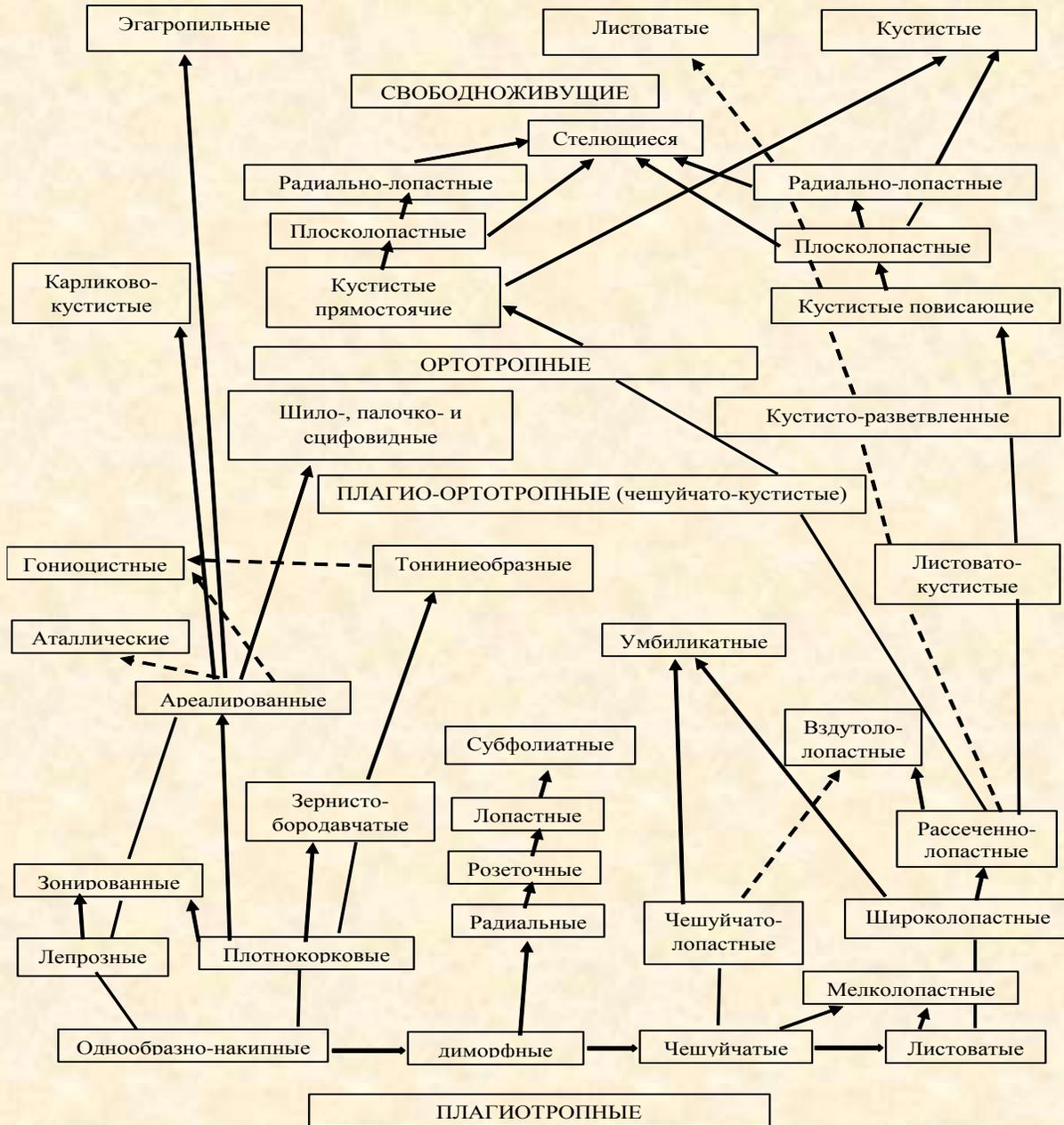
# Генеральные направления эволюции жизненных форм лишайников

## **I – УМЕНЬШЕНИЕ ПЛОЩАДИ ПРИКРЕПЛЕНИЯ К СУБСТРАТУ**

В ряду «Плагитропные – Плагео-ортотропные – Ортотропные – Свободноживущие» площадь соприкосновения таллома с субстратом падает от практически 100 % (в случае эндогенных талломов) до нуля.

## **II – ОПТИМИЗАЦИЯ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ СОЛНЕЧНОЙ РАДИАЦИИ**

Заключается в увеличении отношения площади фотосинтезирующей поверхности к общему объему таллома ( $S_{фп}/V$ ). Прослеживается на нескольких уровнях, от классов до групп и подгрупп, что показывают схемы эволюционных связей жизненных форм лишайников.



**Основное направление развития: от плагиотропных к ортотропным (накипные – чешуйчатые – листоватые – кустистые). Начальный этап эволюции связан с переходом отдельных таксонов грибов к биотрофному питанию и образованием вокруг свободноживущих водорослей или цианобактерий мицелиальной плектенхимы (Окснер, 1974; Голубкова, 1993 и др.). Это таллом, вероятно, внешне напоминал лепрозный.**

Обобщенная схема эволюционных связей жизненных форм лишайников (Голубкова, 1983; Котлов, 1995), с некоторыми дополнениями.

СВОБОДНОЖИВУЩИЕ  
(КОЧУЮЩИЕ)

ЭГАГРОПИЛЬНЫЕ

*Circinaria  
gyrosa*



БОРОДАВЧАТО-ЧЕШУЙЧАТЫЕ



*Circinaria  
emiliae*

ПЛАСТИНЧАТЫЕ

*Circinaria  
hispida*



СУБФРУТИКОЗНЫЕ

ЛИСТОВАТЫЕ



*Xanthoparmelia camtschadalis*

КУСТИСТЫЕ



*Seirophora lacunosa*

ПЛОСКОЛОПАСТНЫЕ



*Cetraria aculeata*

РАДИАЛЬНО-УГЛОВАТО-ЛОПАСТНЫЕ

# Место эндогенных биоморф в филогенетических рядах жизненных форм лишайников – ???



*Leptorhaphis epidermidis*

Первая ступень лихенизации – среди рр. *Leptorhaphis*, *Mycotrothelia*, *Arthonia* и др. встречаются нелихенизированные, факультативно-лихенизированные и облигатно-лихенизированные представители.



*Leptorhaphis confertior*



*Polyblastia albida*

Адаптация к определенным экологическим условиям – эндогенные талломы некоторых видов *Bagliettoa*, *Polyblastia*, *Verrucaria*, *Sarcogyne* и др.



*Sarcogyne regularis*



*Спасибо за внимание!*

**Подводя некоторые итоги, биоморфологическое разнообразие лишайников нельзя считать достаточно изученным, а проблема происхождения и путей эволюции различных жизненных форм содержит пока больше предположений и вопросов, чем ответов. Возможно, они будут получены в будущем, с развитием в лихенологии эколого-физиологических, молекулярно-генетических и популяционно-онтогенетических методов.**