

КОНВЕРГЕНТНАЯ ЭВОЛЮЦИЯ ЭПИФИТНЫХ
ЛИШАЙНИКОВ *CALOPLACA HOLOCARPA* КОМПЛЕКСА
(TELOSCHISTALES, ASCOMYCOTA) СТЕПНОЙ ЗОНЫ ЕВРОПЫ

А. Е. Ходосовцев¹, Я. Вондрак², Я. Шоун²

¹Херсонский государственный университет

(ул. 40 лет Октября 27, Херсон, 73000, Украина, e-mail: khodosovtsev@ksu.ks.ua)

²Университет Южной Богемии,

(ул. Бранишовска, 31 Ческе Будейовице, CZ-37005, Республика Чехия, e-mail:

j.vondrak@seznam.cz)

Род *Caloplaca* Th.Fr. представлен в мировой лишенобиоте более чем 1000 видами, которые большей частью приурочены к аридным и семиаридным ландшафтам. Не исключением является и степная зона Европы, где сосредоточено около 10% представителей рода. К *Caloplaca holocarpa* комплексу относят накипные лишайники с редуцированным, обычно серовато-зеленоватым тонким слоевищем, небольшими ярко-окрашенными, от желтого до оранжево-красноватого цвета, апотециями, окруженными выраженным собственным краем и аскоспорами с относительно широкой поперечной перегородкой. В степной зоне Европы большое распространение получили небольшие ксерофитные полукустарнички из родов *Arthemisia*, *Halocnemum*, *Kochia*, *Limonium*, *Thymus* на одревесневших многолетних побегах которых часто можно встретить представителей данного комплекса. Морфологическая гомогенность с незначительным количеством ключевых, на первый взгляд, анатомо-морфологических признаков, к удивлению, была опровергнута молекулярными исследованиями, которые показали значительную полифилию в *Caloplaca holocarpa* комплексе.

Материалы и методы

Материалами для данной работы послужили образцы собранные авторами в пределах степной зоны Европы (Украина, Россия) и сохраняющиеся в гербариях Херсонского государственного университета (КНЕР) и университета Южной Богемии (CBFS). Было проанализировано 30 анатомо-морфологических признаков: толщина слоевища, собственного края, слоевищного края, диаметр зрелого апотеция и его основания (n=5-15); длина и ширина аскоспоры, ширина поперечной перегородки аскоспоры, отношение

длины аскоспоры к его ширине, отношение длины аскоспоры к ширине перегородки, толщина парафизы и диаметр её апикальной клетки (n=16-48); длина и ширина сумки, толщина гипотеция и диаметр клетки его прозоплектенхимы, толщина гимения, ширина клетки эксципула и амфитеция, толщина корового слоя амфитеция, эпикортекса ареол, корового слоя ареол, водорослевой зоны и альгонекаральной зоны, диаметр водорослевой клетки, толщина сердцевины и диаметр клетки ее псевдоплектенхимы (n=5-10); диаметр пикниды, ширина и длина пикноконидии (n=0-5). Такие качественные признаки как цвет апотеция, его собственного края и слоевища были также проанализированы. Параметры признаков статистически обработаны и представлены их средние значения, стандартные отклонение ($\pm 0,95$), минимальные и максимальные экстремумы. Экстракция ДНК, амплифицирование, секвенирование и последующий филогенетический анализ проводилось с использованием выработанной методологии [3] в университете Южной Богемии.

Результаты исследований

На небольших кустарничках и отмерших растительных остатках в степной зоне Европы произрастает семь видов *Caloplaca holocarpa* комплекса, среди которых *C. pyracea* (Ach.) Th Fr., *C. cerinelloides* (Erichsen) Poelt, *C. cerinella* (Nyl.) Flagey уже были известны из различных частей Европы и являются обычными представителями эпифитной лишенобиоты коры лиственных пород деревьев [1, 2]; *C. raesaenenii* Bredk. и *C. ferrugineoides* H. Magn. относят к слабо изученным таксонам, которые были описаны из степей восточной Европы и континентальной Азии [1]; виды *Caloplaca syvashica* Khodosovtsev, Vondrak & Soun ined. и *C. skii* Khodosovtsev, Vondrak & Soun ined. будут предложены как новые для науки. Лишайники *Caloplaca holocarpa* комплекса имеют слабые отличия на анатомо-морфологическом уровне, однако четко выделяются на молекулярных кладах (рис. 1), поэтому могут быть отнесены к группе «скрытых» (cryptic) таксонов, уже известных в *Caloplaca citrina* группе [4].

Caloplaca pyracea, *C. cerinelloides*, *C. cerinella* довольно редко поселяются на веточках степных кустарничков в естественных рефугиумах. Обычно это происходит в зоне нитрофильного влияния искусственных древесных пород, образующих лесополосы в степной зоне. Вся эта группа хорошо отличается наличием более широкой поперечной перегородкой аскоспоры (среднее значение для *Caloplaca pyracea* и *C. cerinelloides* от 5 до 5,2 мкм) и большим отношением длины аскоспоры к ее поперечной перегородке (от 0,43 до 0,5) (рис. 1). Характерной же особенностью «аридных» таксонов *C. raesaenenii*, *C. ferrugineoides*, *C. syvashica* и *C. skii* является более узкая поперечная перегородка аскоспор

(среднее значения от 3,3 до 3,7 мкм) и меньшее отношение длины аскоспоры к ее поперечной перегородке (от 0,28 до 0,32) (рис. 1). Среди морфологически близких таксонов, связанных с древесным субстратом, самая узкая септа (1-2 мкм толщиной) характерна для вида *Caloplaca luteoalba* (Turner) Th. Fr., который отсутствует в степных ландшафтах Европы.

Среди таксонов, находящихся на востоке Европы на западной границе своего ареала, заслуживает внимание *Caloplaca ferrugineoides*. Отличительным признаком данного вида является суженное в ножку основание апотеция и рыхлая сердцевина. Подобную структуру имеют *C. lobulata* (Flörke) Hellb., *C. polycarpoides* (J. Steiner) M. Steiner & Poelt и *C. persica* (J. Steiner) M. Steiner & Poelt (пород *Xanthoriella* M. Steiner & Poelt), однако все они образуют короткие лопасти по краю слоевища.

Caloplaca syvashica образует монофилетическую группу с средиземноморским таксоном *C. "aegatica"* и характеризуются наличием ареолированного серовато-зеленоватого слоевища, образованием слабого, но постоянного кристаллического налета на апотециях, приуроченностью к солончаковому кустарничку *Halocnemum strobilaceum* и узким ареалом, охватывающим Присивашье (Украина) и Таманский полуостров (Россия).

Наиболее удаленными по молекулярным данным (рис.3), но наиболее близкими по анатомо-морфологическим характеристикам являются *Caloplaca raesaenenii* и *C. skii*. Первый вид произрастает на почве, и мёртвых запыленных веточках *Artemisia spp.*, *Limonium subfruticosum* и растительных остатках, второй вид предпочитает живые тонкие веточки *Thymus spp.*, редко переходя на мертвые растительные остатки, обычно того же вида. Отличительными морфологическими признаками, отличающими *C. skii* от *C. raesaenenii*, являются меньший диаметр апотециев (рис. 3), тенденции к образованию биаториновых апотециев и сужению их основания, а также преобладание желтых тонов в окраске диска и собственного края.

Следует отметить, что у всех изученных видов не были найдены типичные пикниды, характерные для большинства лишайников рода *Caloplaca*, хотя были обнаружены редуцированные, закрытые, мелкие (20-30 мкм в диаметре) пикнидиальные спороношения в водорослевой зоне слоевища *C. syvaschica*, а также несколько типов редуцированных спороношений не пикнидиального типа у *C. pyracea*. Скорее всего большинство обнаруженных структур выполняют функцию спермогониев и спермациев и не участвуют в процессах бесполого размножения.

Гипотетически можно предположить, что эволюция различных филогенетических групп лишайников в *Caloplaca holocarpa* комплексе была конвергентной и направлена на максимальную редукцию как слоевища, так и бесполой репродуктивных структур в

различных эволюционных линиях. Возможно, что лишайники таким образом приспособлялись к быстрой колонизации недолговечных и нестабильных субстратов, как одревесневающие веточки степных кустарничков и растительные остатки, свойственные степным ландшафтам. Разная скорость эволюции субстратов, в частности степных кустарничков, а также возможный различный временной диапазон вхождения видов рода *Caloplaca* в степные ландшафты, могли привести к тесной приуроченности удаленных филогенетических линий к определенным родам высших растений степной зоны, например, *C. skii* к *Thymus*, а *C. syvashica* к *Halocnemum*.

Авторы выражают благодарность заведующему кафедрой социально-экономической географии Херсонского государственного университета, кандидату географических наук, доценту И.О. Пилипенко за помощь в статистической обработке полученных данных. Работа Я. Вондрака и Я. Шоуна была поддержана Грантовым Агентством Академии наук Республики Чехия (KJB 601410701, AV0Z60050516) и Министерством образования, молодежи и спорта Республики Чехия (MSM 6007665801).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Кондратюк С.Я., Ходосовцев А.Е., Окснер А.Н. Род *Caloplaca* Th.Fr. – Калоплака // В кн. Определитель лишайников России. – Т.9. – Скт-Птб: Наука, 2004. – С. 38-235.
2. Arup U. The *Caloplaca holocarpa* group in the Nordic countries, except Iceland // The Lichenologist. – 2009. – Vol. 41, N 2. – (in press).
3. Vondrák J., Šoun J., Hrouzek P., Říha P., Kubásek J., Palice Z., Søchting U. *Caloplaca subalpina* and *C. thracopontica*, two new saxicolous species from *Caloplaca cerina* group (Teloschistales) // Lichenologist. – 2008. – Vol. 40, N 5. – P. 375-386.
4. Vondrák J., Říha P., Arup U., Søchting U. The taxonomy of the *Caloplaca citrina* group (*Teloschistaceae*) in the Black Sea region; with contributions to the cryptic species concept in lichenology // The Lichenologist. – 2009. – Vol. 41, N 3. – (in press).

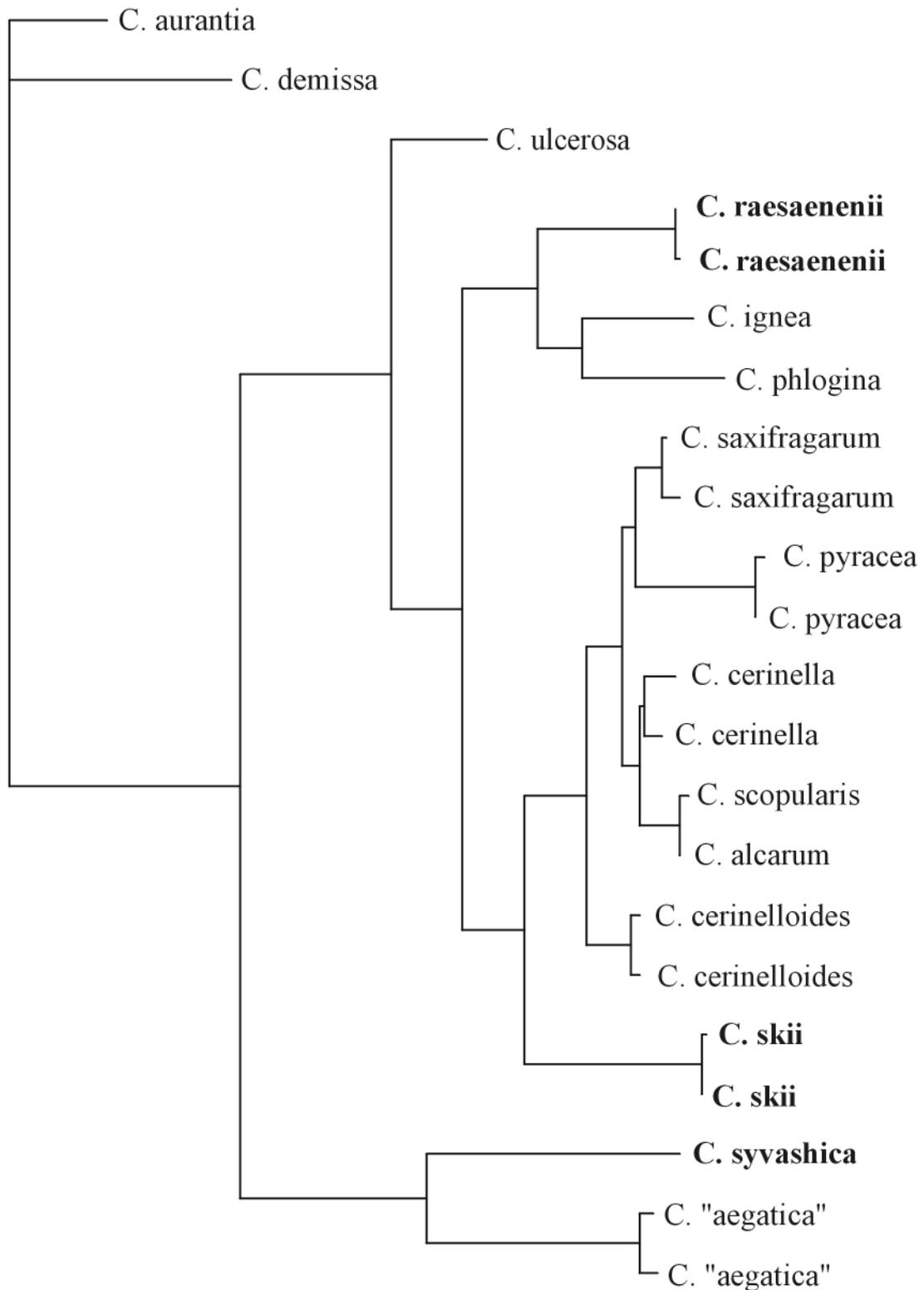


Рис. 1. Предварительная схема филогенетических связей лишайников *Caloplaca holocarpa* комплекса степной зоны Европы основанная на рДНА ITS секвенсах (жирным шрифтом выделены «аридные» таксоны с узкой перегородкой аскоспор).

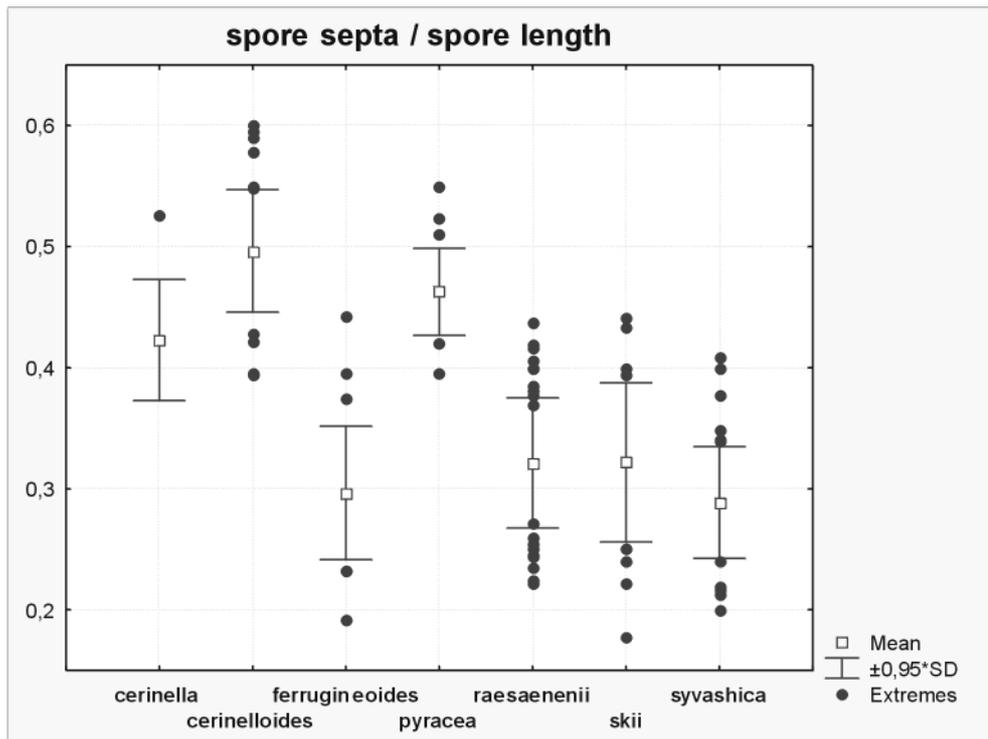


Рис. 2. Отношение длины аскоспор к ширине поперечной перегородки аскоспор эпифитных лишайников *C. holocarpa* комплекса степной зоны Европы.

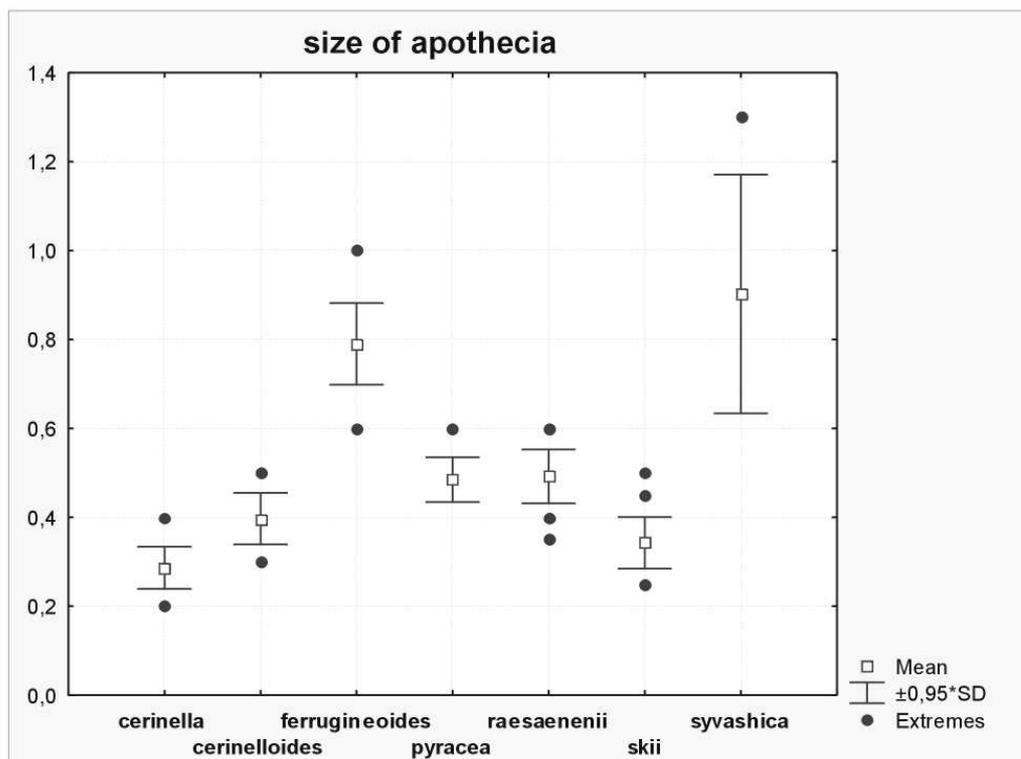


Рис. 3. Размер апотециев (в миллиметрах) эпифитных лишайников *C. holocarpa* комплекса степной зоны Европы.