

PAWEŁ CZARNOTA

*Katedra Agroekologii
Wydział Biologiczno-Rolniczy Uniwersytetu Rzeszowskiego
Ćwiklińskiej 2, 35-601 Rzeszów
E-mail: pawczarnota@poczta.onet.pl*

SYMBIOZY POROSTOWE W ŚWIETLE INTERAKCJI POMIĘDZY GRZYBAMI I FOTOBIONTAMI

WSTĘP

Symbioza jest często utożsamiana z obligatoryjnym związkiem między partnerami, w którym obaj, odnosząc korzyści i nie szkodząc sobie nawzajem, stają się od siebie zależni (mutualizm). Wzajemne relacje w przyrodzie są najczęściej bardziej skomplikowane i mogą zmieniać się w czasie, w zależności od okoliczności. Wówczas zgodne współżycie komponentów tego związku zostaje zakłócone, a jeden z nich może stać się dominantem nad drugim, regulując jego procesy życiowe, a nawet doprowadzając go do śmierci (pasożytnictwo). Znane są również mnogie przykłady takich asocjacji, w których jeden z partnerów wykorzystuje drugiego, nie czyniąc mu żadnej szkody (komensalizm). W odniesieniu do związków między grzybami i fotosyntetyzującymi komponentami zielonymi szerokie ujęcie symbiozy, obejmującej zarówno troficznie korzystne, jak i antagonistyczne relacje, nabiera szczególnego znaczenia (HAWKSWORTH 1988a i literatura tam cytowana).

W tytule niniejszego artykułu użyto umyślnie sformułowania symbiozy porostowe, celem oddzielenia związków porostowych, będących rezultatem symbiozy pomiędzy grzybem lichenizującym zwanym mikobiontem a autotroficznym komponentem zielonym (glonem lub sinicą) zwanym fotobiontem, od związków życiowych między grzybami a roślinami wyższymi, przejawiających się choćby w postaci asocjacji mikoryzowych.

Kiedy w 1867 r. szwajcarski badacz S. Schwendener, wraz z nastaniem ery mikro-

skopu, ogłosił koncepcję dualistycznej natury porostów, nie pozostawało nic innego, jak zweryfikować tą hipotezę, oddzielając oba komponenty i dokonać ponownej relichenizacji. Od 1877 r., kiedy to E. Stahl rozpoczął ten rozdział eksperymentalnej lichenologii, do dnia dzisiejszego w warunkach laboratoryjnych wielokrotnie udawało się rozdzielić i wyhodować bionty porostowe, potwierdzając obserwacje Schwendenera (STOCKER-WÖRGÖTTER 2001). Zaskoczeniem przy pierwszych hodowlach obu komponentów okazał się fakt, że wyizolowany z plechy grzyb, jakkolwiek często stanowi o kształcie plechy, jest morfologicznie całkowicie odmienny od porostu macierzystego i przypomina raczej włóknistą pleśń niż jakkolwiek wyraźnie ograniczoną strukturę plechową (zobacz np. BEHERA i MAKHIJA 2001, ZOCHER i STOCKER-WÖRGÖTTER 2005). Mimo to, doświadczenia z udaną resyntezą porostu całkowicie podobnego do swojego „naturalnego” odpowiednika, w pełni potwierdziły tezę, że porost to topowy i troficzny związek między mikobiontem i fotobiontem. Resynteza plech porostowych okazała się jednak o wiele trudniejszym przedsięwzięciem niż rozdział komponentów, głównie przez problemy z doбором odpowiedniej pożywki oraz konieczności hodowli odtwarzanego porostu w specyficznych dla niego warunkach fizjologicznego i środowiskowego stresu (np. STOCKER-WÖRGÖTTER 2001, STOCKER-WÖRGÖTTER i HAGER 2008).

Przez długi czas prawda o dwubiontowej naturze porostów nie znajdowała swojego odniesienia w systematyce; wielu lichenologów,

począwszy od XIX. wiecznych sław – W. Nylandera i G. Körbera aż niemal do końca ubiegłego wieku, traktowało porosty jak swoiste rośliny, podobnie zresztą jak pozostałych przedstawicieli z wyróżnianego dziś królestwa *Fungi* (BYSTREK 1997). W dobie biologii molekularnej wyzbyto się wątpliwości co do przynależności systematycznej grzybów tworzących porosty (ang. lichen-forming fungi, lichenized fungi) (JAMES i współaut. 2006, HIBBETT i współaut. 2007) i przypisując im (niekiedy niesłusznie) główną rolę kreatora całej struktury utożsamiono taksonomiczną nazwę gatunkową mikobionta z nazwą gatunkową całej życiowej formy – grzyba lichenizowanego, czyli porostu. Ponad 98% znanych dotychczas „gatunków” porostów tworzą grzyby workowe Ascomycota, spośród których wszystkie należą do podgromady Pezizomycotina [=Euascomycotina (TEHLER i WEDIN 2008)] i pięciu, spośród dziesięciu wyróżnianych dzisiaj klas workowców: Lecanoromycetes, Eurotiomycetes, Lichinomycetes, Dothideomycetes i Arthoniomycetes (JAMES i współaut. 2006, HIBBETT i współaut. 2007). Na szczególną uwagę zasługuje klasa Lecanoromycetes, bowiem tu właśnie grupuje się największa liczba przedstawicieli grzybów formujących porosty. Ma to swoje odzwierciedlenie w filogenezie grzybów i w podstawowym dla biologa pytaniu, kiedy doszło do pierwszej lichenizacji, czyli powstania związków porostowych między grzybem i komponentem zielonym, i czy przedstawiciele innych klas bądź podgromad grzybów też kiedyś miały lichenizowanych reprezentantów. Jest obecnie coraz więcej dowodów, skłaniających ku tezie, że przynajmniej część wyróżnianych dzisiaj grzybów autonomicznych miało wspólnych z mikobiontami porostowymi lichenizujących przodków, lecz te, utraciwszy w toku ewolucji zdolność tworzenia stałych symbioz z glonami lub sinicami, stały się klasycznymi saprotrofami lub pasożytami (LUTZONI i współaut. 2001, LUMBSCH i współaut. 2004). Mało tego, wyniki analiz molekularnych i badania fizjologiczne sugerują, że przejście z nielichenizującej do lichenizującej formy życiowej zdarzało się rzadko, podczas gdy odwrotne, liczniejsze przypadki były bardziej prawdopodobne (LUTZONI i współaut. 2001). A zatem, lichenizacja mogła odegrać kluczową rolę w ewolucji grzybów i wyjściu roślin i ich samych z wody na ląd. TEHLER i WEDIN (2008) idą o krok dalej sugerując, że symbiozy między grzybami i fotosyntetyzującymi roślinami (glonami) mia-

ły miejsce w środowisku wodnym na długo przed skolonizowaniem lądów przez rośliny, czego dowodem mają być ostatnie odkrycia paleontologiczne (YUAN i współaut. 2005).

Przedstawicielami grzybów lichenizowanych są również niektóre grzyby podstawkowe Basidiomycota, należące do podgromady Agaricomycotina.

Próbując prześledzić ewolucyjny tok powstawania porostów, należy cofnąć się o minimum 500 mln lat (RAVEN 2002, SCHÜSSLER 2007). Do dzisiaj żyje na świecie prawdopodobny relikwit tamtych czasów – *Geosiphon pyriformis* (Kütz.) F. Wettst., należący do usystematyzowanej ostatnio gromady grzybów Glomeromycota, klasy Glomeromycetes i rzędu Archeosporales (HIBBETT i współaut. 2007). Jest to przykład endosymbiozy, w jakiej mikroskopijny, naziemny grzyb na drodze fagocytozy „wchłania” wolno żyjące nici sinicy *Nostoc pyriforme*, które odtąd spełniają rolę autotroficznego symbionta. Uwięzione w specjalnie do tego celu powstałych jednokomórkowych bulkach wiążą dla swojego gospodarza wolny azot z powietrza i produkują asymilaty w drodze klasycznej fotosyntezy. Poszczególne bulki egzystują około 6 miesięcy. Przynależność *G. pyriformis* do gromady mikoryzowych (ang. arbuscular mycorrhizal forming) Glomeromycota pozwala sądzić, że grzyb najprawdopodobniej wykorzystuje i ten rodzaj symbiozy, a w okresie inicjacji swojego rozwoju polega tylko na nim (KLUGE 2002). Wiele na to wskazuje, że w podobny sposób, na drodze endosymbiotycznej lichenizacji, mógł przebiegać proces wychodzenia roślin zielonych na ląd, a nawet ewoluowanie plastydów u eukariotów (SCHÜSSLER 2007).

Odwrotnym przykładem endosymbiozy jest przypadek, kiedy to fotobiont spełnia rolę zewnętrznego gospodarza, np. dużych rozmiarów, wielokomórkowy, brunatny glon morski *Ascophyllum nodosum* (L.) Le Jolis (Chromalveolata, Phaeophyceae), występujący pospolicie w strefie litoralnej w północnej Holarktyce, w którego plesze żyje niewielkich rozmiarów grzyb *Stigmatidium ascophylli* (Cotton) Aptroot [= *Mycosphaerella ascophylli* Cotton (APTROOT 2006)], wytwarzający drobniotkie, punkcikowate i zagłębione w glonowej plesze peritecjia oraz strzępki, bezinwazyjnie penetrujące wewnątrz glonu. Związek między oboma partnerami jest rezultatem ścisłej koewolucji, na co wskazuje fakt, że niezainfekowane plechy *A. nodosum* prawdopodobnie nie są w stanie przeżyć w naturze (WEBBER 1967). Jednocześnie, asocjacja ta jest na tyle młoda, że

odbiega od pozostałych, utrwalonych w procesie ewolucji symbioz między glonami i grzybami, w których grzyb ma większy lub mniejszy wpływ na kształt „wspólnej” plechy oraz ogranicza zdolność generatywnej propagacji zielonego partnera. Takie mutualistyczne asocjacje, w których rolę dominującego komponenta przejmuje autotroficzny glon, zachowujący swoją morfologię i zdolność do płciowego rozmnażania, zwane są przez lichenologów mikofykobiozami „*mycophycobioses*” (KOHLMAYER i KOHLMAYER 1972) i nie są traktowane jako klasyczne porosty. Przykładami podobnego związku życiowego, są relacje między anamorficznym grzybem *Blodgettia confervoides* Harv. (Dothideomycetes, Ascomycota) a glonami z rodzaju *Cladophora* Kütz. (Chlorophyta) oraz endosymbioza *Phaeospora lemaneae* (Cohn ex Woronin) D. Hawksw. (Verrucariales, Ascomycota) w cieple nitkowatego, słodkowodnego krasnorostu *Lemanea fluviatilis* (L.) A. Agardh. (HAWKSWORTH 2000). W obu przypadkach jednakże glon, mimo że pełni rolę nadrzędną, jest w większym stopniu „kolonizowany” przez związanego z nim grzyba.

Wobec różnorodności naturalnych związków między grzybami i fotobiontami zasadnym staje się pytanie: czym wobec tego są porosty? Próby wypracowania jednoznacznej definicji były podejmowane od lat (HAWKSWORTH 1988a i literatura tam cytowana); wszystkie jednak miały swoje nomenklatoryczne mankamenty. Przyjęta dziś powszechnie definicja, zaproponowana przez HAWKSWORTH (1988a) określa porosty jako: „stabilną, samowystarczającą asocjację mikobionta i fotobionta, w której mikobiont jest partnerem zewnętrznym”.

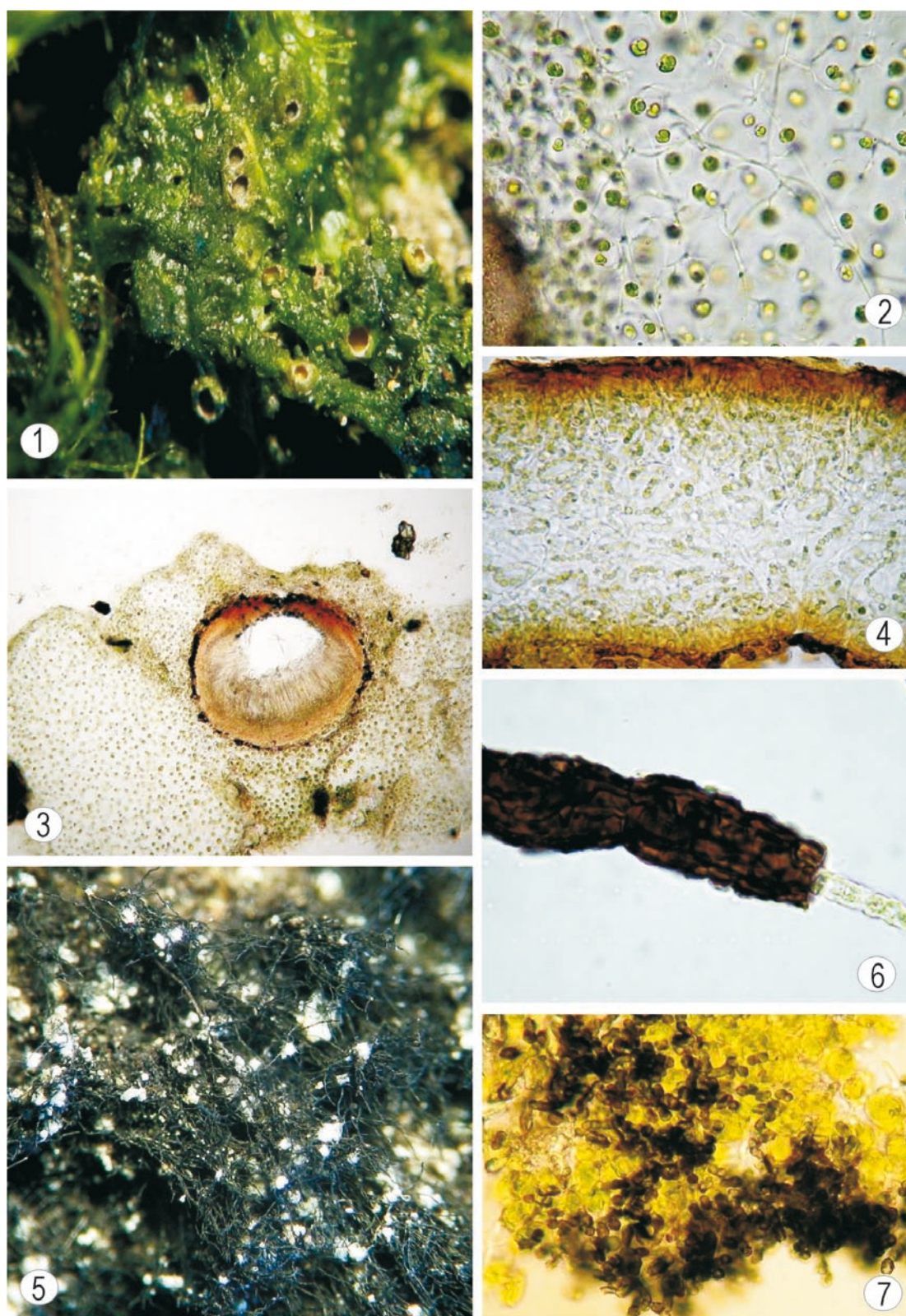
Proces powstawania porostu, od kiełkującego zarodnika grzyba, przez odnalezienie właściwego partnera zielonego, do czasu uformowania rokującej nadzieję na przeżycie plechy, jest niezwykle skomplikowany. Zanim oczy nasze rozradają się widokiem różnokolorowej mozaiki plech pokrywających nagie skały, pnie drzew, powalone, butwiejące kłody, itd. upływa wiele czasu, w trakcie którego kiełkujący zarodnik przyszłego mikobionta wchodzi w kontakt z pojedynczymi komórkami wolno żyjących (lub związanych z innymi porostami) glonów

ładź sinic. Bardzo często związki te są przypadkowe, pozwalające jedynie na krótkotrwały rozwój takiego niespecyficznego stadium przedplechowego, które w razie niemożności połączenia się właściwych symbiontów po prostu ginie. Dalej rozwijają się tylko asocjacje specyficzne i powstaje związek życiowy, który można już nazwać porostem. W najbardziej typowym przypadku, z chwilą podjęcia kontaktu specyficznego między biontami następuje różnicowanie plechy. Wykształca się zewnętrzna warstwa okrywowa zbudowana ze strzępek grzyba, poniżej której pobudzane do produkcji autospor komórki glonu tworzą odrębną strefę. Jeszcze niżej strzępki mikobionta luźno splatają się we włóknistą medulę (HONEGGER 1993). Z chwilą nawiązania kontaktu żywieniowego między grzybem a autotroficznym fotobiontem rozpoczyna się proces produkcji wtórnych metabolitów, właściwych temu mutualistycznemu związkowi, odkładanych zwykle w górnej warstwie plechy (HONEGGER 1986, 1993). Ich rola, choć w wielu przypadkach nie do końca jeszcze wyjaśniona, wydaje się niezbędna do prawidłowego funkcjonowania całej symbiozy porostowej (OPANOWICZ 2003 i literatura tam cytowana). Wzmocniona działalność mikobionta w części apikalnej, stymulująca namnażanie komórek fotobionta, powoduje wydłużanie się mikroskopijnej plechy, w charakterystyczny dla każdego „gatunku” porostu sposób. Z chwilą osiągnięcia dojrzałości płciowej przez grzyba proces rozpoczyna się od nowa. Ze względu na ogromne ryzyko, jakie wiąże się ze znalezieniem kompatybilnego partnera i zbudowaniem trwałej mutualistycznej symbiozy, w drodze ewolucji porosty opanowały sposób propagacji wegetatywnej. Dzięki sorediom, izidiom oraz fragmentacji plechy mogą klonować swoje organizmy macierzyste, bez konieczności poszukiwania specyficznych komponentów. W rzeczywistości wielokrotnie mamy do czynienia z przykładami symbiotycznych asocjacji, w których dochodzi do mnogich związków między mikobiontem a zielonymi partnerami, jednym fotobiontem i kilkoma lichenizującymi grzybami, bądź kilkoma grzybowymi i glonowymi komponentami naraz.

JEDEN MIKOBIONT + JEDEN FOTOBIONT

W najprostszym przypadku, który pozornie może przypominać wspomniany powyżej endosymbiotyczny związek pomiędzy *Ascohyllum nodosum* a *Stigmidium ascophylli*,

dwubiontowa symbioza może prowadzić do wykształcenia bliżej nieokreślonej, galaretowatej struktury plechowej, kształtowanej jedynie pośrednio przez strzępki mikobionta.



Ryc. 1-7: 1. *Bryophagus gloeocapsa* – pokrój; 2. *B. gloeocapsa* – przykład plechy homeomerycznej z cyjanobiontem *Gloeocapsa*; 3. *B. gloeocapsa* – przekrój owocnika; 4. *Collema flaccidum* – przykład plechy homeomerycznej z cyjanobiontem *Nostoc* sp.; 5. *Cystocoleus ebeneus* – pokrój; 6. Nitkowata postać *Trenthepolia* sp. w pochewce symbiotycznego mikrobionta *C. ebeneus*; 7. Kulista postać fotobionta *Trenthepolia* sp. w symbiozie z *Reihlingia leopoldi* (Fot. 1-7. P. Czarnota).

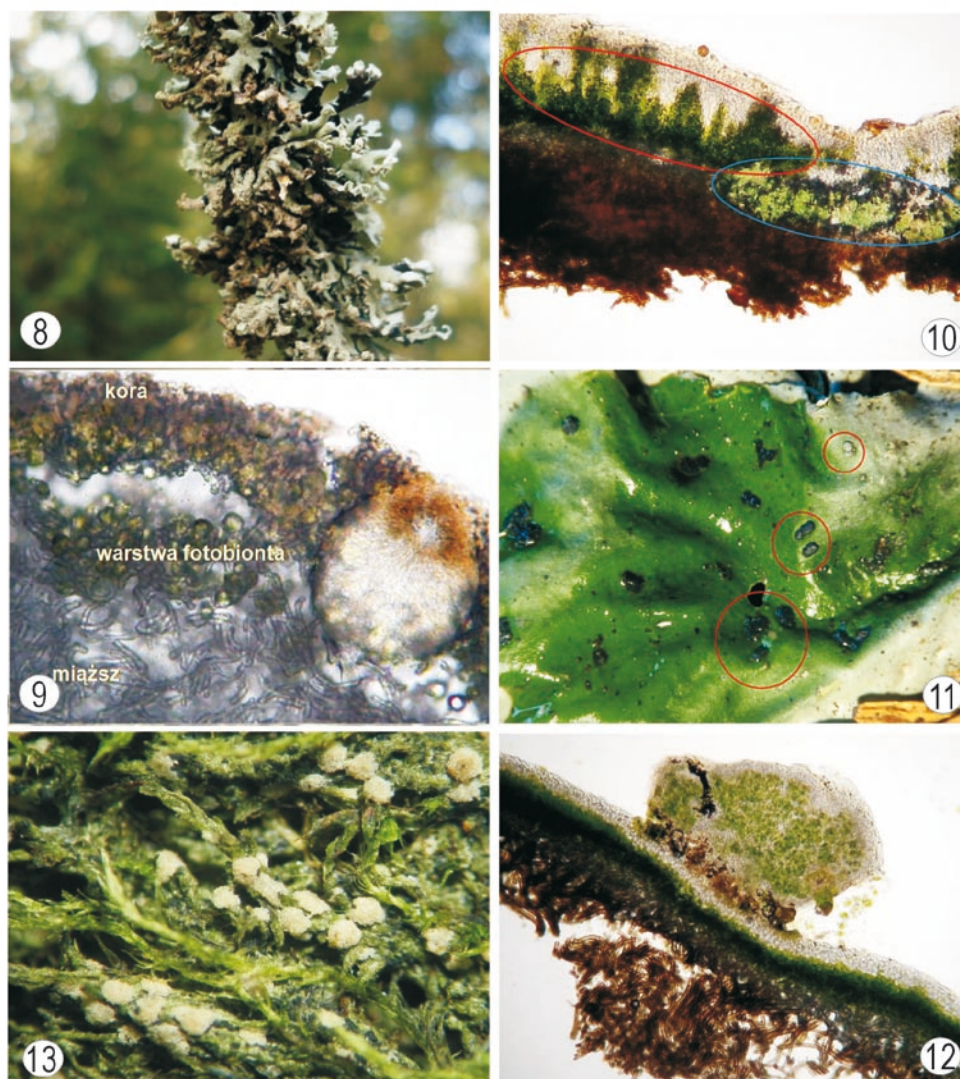
Bryophagus gloeocapsa Nitschke ex Arnold (który właśnie tworzy tego typu porosty) penetruje głębokimi haustoriami poszczególne komórki fotobionta – sinicy z rodzaju *Gloeocapsa* (Ryc. 1, 2) – wpływając na ich rozwój i pomnażanie. Jednocześnie wytwarza apotecja zawieszona w galaretowatych otoczkach fotobionta, niczym zarodki żabie unoszące się na białkowych poduchach skrzeku (Ryc. 3). Podobnym przykładem są endosymbiotyczne grzyby z rodzaju *Epigloea*, które, w zależności od sytuacji, komensalicznie lub pasożytniczo wiążą się z zielonymi glonami zasiedlającymi rozmaite podłoża, np. w wilgotnych otoczeniach jezior lobeliowych w Borach Tucholskich (CEYNOWA-GIEŁDON 2002), czy w piętrze turniowym Wysokich Tatr (CYKOWSKA i FLAKUS 2005). Symbiozy takie przez niektórych określane są mianem pół-porostów (ang. semi-lichens) (GRUMMANN 1968), dla odróżnienia od tego rodzaju związków, w których grzyb całkowicie determinuje morfologię porostu. Niewątpliwie bliższe klasycznego pojęcia „porost” są związki symbiotyczne między wolno żyjącymi sinicami z rodzaju *Nostoc* a lichenizującymi grzybami z rodzaju *Collema*. W podobnych jak te przypadkach mikobiont nie uzyskał na tyle silnej przewagi w relacji do fotobionta, aby wykształcić typową dla wielu porostów zewnętrzną warstwę kory. Jego luźne strzępki przenikają galaretowate wnętrze plechy, nie formując żadnych zwartych struktur, a kolonie sinic zachowują swój nitkowaty charakter (Ryc. 4). Plechę taką określamy mianem homeomeryczna, w odróżnieniu od warstwowanej, heteromerycznej, jaką wykształca większość znanych powszechnie porostów.

Specyficzny przypadek porostu warstwowanego reprezentuje związek *Cystocoleus ebeneus* (Dillwyn) Thwaites (Ryc. 5) z nitkowatą zielenicą z rodzaju *Trentepohlia*, żyjącą wolno w naturze. Mikobiont wykształca rurkowatą otoczkę służącą za swoistego rodzaju mieszkanie dla swojego autotroficznego partnera (Ryc. 6). Symbioza, w której grzyb, jako dominant posiadający ściany silnie wysyczone ciemnym barwnikiem (melaniną) ograniczającym fotosyntetyczne funkcje fotobionta, jest o tyle zagadkowa, że dodatkowo siedliska opanowywane przez ten porost są z reguły silnie ocienione. Być może barwnik ten ma większe znaczenie dla całej symbiozy, jako związek chemiczny ułatwiający kolonizację skalnego podłoża i jest „ewolucyjnym wymogiem” istnienia gatunku na wzór wie-

lu epilitycznych grzybów nielichenizujących, zwanych „czarnymi drożdżami” (CHLEBICKI 2007).

Wolno żyjący glon *Trentepohlia* (przedstawiciel Chlorophyta; mógłby być błędnie postrzegany jako przynależny do innej grupy glonów, ze względu na dominujące w wizualnym odbiorze żółte i pomarańczowe karotenoidy) rośnie powszechnie na różnych podłożach w postaci nitkowatych kolonii i w takiej też morfologicznej formie wchodzi w symbiozę z *Cystocoleus ebeneus*. Z reguły jednak *Trentepohlia*, będąca fotobiontem, w licznych związkach porostowych traci swoją pierwotną, nitkowatą strukturę i pod wpływem działalności mikobionta rozpada się na pojedyncze, kuliste komórki, w pełni oplecione i kontrolowane przez symbiotycznego grzyba. Dobrym tego typu przykładem jest mutualistyczny związek tego glonu z grzybem *Reichlingia leopoldii* Diederich & Scheid. (anamorficzne Ascomycota; Ryc. 7), jakkolwiek, ten ostatni, z racji wielokrotnego notowania w towarzystwie innych grzybów lichenizowanych, głównie z rodzaju *Lepraria*, może być często postrzegany jako grzyb naporostowy (KOCOURKOVÁ 2000).

Większość powszechnie dostrzeganych przez „niewtajemniczone” oko mutualistycznych związków między mikro- i fotobiontami realizuje w pełni zaproponowaną powyżej definicję D. Hawkswortha. Porosty, które moglibyśmy nazwać „właściwe”, reprezentowane np. przez najpospolitszy w północnej Holarktyce, listkowaty gatunek nadrzewny *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl., czy pospolity w tym rejonie *Pseudevernia furfuracea* (L.) Zopf, mają wyraźnie strefową strukturę (Ryc. 8, 9), determinowaną działalnością grzyba. Podobną anatomią plechy cechują się wielokoplechowe porosty, tworzone m. in. przez liczne grzyby z rodzajów *Nephroma*, *Lobaria* i *Peltigera*, w których rolę fotobionta, w odróżnieniu od poprzednich, gdzie występowały eukariotyczne zielenice, pełnią prokariotyczne sinice. We wszystkich tych przykładach grzyb wytwarza zewnętrzną kore, pod którą gromadzą się w oddzielnej warstwie komórki fotobionta, a poniżej splecione strzępki grzyba formują luźny miąższ spełniający wielokrotnie funkcję przyczepu, w wielu przypadkach przybierający postać chwytników. Nie ma tutaj wątpliwości, że mikobiont jest partnerem zewnętrznym i dominującym, stymulującym żywieniowe funkcje i pomnażanie fotobionta.



Ryc. 8-13: 8. *Hypogymnia physodes* – pokrój; 9. *H. physodes* – obraz plechy heteromerycznej z fotobiontem *Trebouxia* sp.; 10. *Solorina crocea* – przykład symbiozy z dwoma fotobiontami (czerwona obwódka – zielenica *Coccomyxa* sp., niebieska – cyjanobakteria *Nostoc* sp.); 11. *Peltigera leucophlebia* – fragment plechy z zewnętrznymi cefalodiami zawierającymi cyjanobionta *Nostoc* sp.; 12. *P. leucophlebia* – przekrój przez plechę i cefalodium; 13. *Vezdaea aestivalis* – pokrój (Fot. 8-13. P. Czarnota).

Wspomniano już, że zdecydowaną większość porostów na świecie tworzą grzyby workowe Ascomycota, jednak ok. 2% z ogólnej liczby blisko 15 000 znanych dzisiaj gatunków grzybów lichenizowanych stanowią grzyby z gromady Basidiomycota [wg TEHLERA i WEDINA (2008) grupę tą stanowi zaledwie około 20 gatunków]. Część tych podstawczaków pełni rolę klasycznego, zewnętrznego mikrobionta w symbiozach dwubiontowych, wytwarzając przy tym (jakby „z innej bajki”) kapeluszowe lub konsolowe owocniki, do złudzenia przypominające te,

jakie znamy u właściwych grzybów kapeluszowych [np. *Lichenomphalia hudsoniana* (H.S. Jenn.) Redhead, Lutzoni, Moncalvo & Vilgalys (Agaricales, *Tricholomataceae*)]. Inne, jak np. *Lichenomphalia umbellifera* (L.) Redhead, Lutzoni, Moncalvo & Vilgalys i *Multiclavula corynoides* (Peck) R.H. Petersen (Agaricales, *Clavariaceae*) tworzą z tym samym glonowym fotobiontem *Coccomyxa* zupełnie odmienną plechę, przypominającą mikroskopijne kuleczki lub śluzowate pakićki, w których trudno dopatrzeć się charakterystycznego dla klasycznych porostów war-

stwowania. Zupełnie innym przykładem, w którym rolę fotobionta pełni włóknista sinica z rodzaju *Scytonema*, są szeroko rozprze-strzone w tropikalnych i subtropikalnych obszarach świata, nadrzewne lub epibryofityczne, lichenizujące podstawczaki *Dictyonema* spp., z jedynym europejskim przedstawicielem – *D. interruptum* (Carmich. ex Hook.) Parmasto (PURVIS i COPPINS 1992, ETAYO i współaut. 1995). W przeciwieństwie do poprzednich, fotobiont jest tutaj integralną częścią łuskowatego lub nawet drobno-listkowatego owocnika (hymenoforu), który częściej pojawia się nawet przy absencji plechy. Do okazjonalnych związków z glonami dochodzi prawdopodobnie także u nielicznych saprotroficznych Basidiomycota, zwanych powszechnie hubami, jak np. *Stereum subtomentosum* Pouz. o charakterystycznym dla hub wachlarzowatym hymenoforze, czy *Pentophora viridis* (Preuss) Bres. oraz *Resinicium bicolor* (Alb. & Schwein.) Parmasto o skórzastopodobnych, rozlanych i przylegających do drewna owocnikach (NOWAK i TOBOLEWSKI 1975).

Zwykle naturalne związki porostowe między biontami są wyłączne. Zdarzają się jednak niekiedy (choć najprawdopodobniej tylko dlatego, że nie potrafimy jeszcze precyzyjnie zidentyfikować przynależności

gatunkowej fotobionta) przypadki, kiedy jeden i ten sam mikobiont tworzy identyczny porost z różnymi fotosyntetyzującymi partnerami. Sztuki tej potrafi dokonać np. pospolity w całej Europie złotorost ścienny *Xanthoria perietina* (L.) Th. Fr., który w oddzielnych symbiotycznych związkach z kilkoma nawet gatunkami glonów z rodzaju *Trebouxia* wykształca identyczną, żółtopomarańczową plechę, jednoznacznie identyfikowaną jako przynależną do tego samego gatunku (HAWKSWORTH 1988a). Podobną strategię życiową reprezentuje pospolity, choćby w naszych miastach, naskalny gatunek *Prototrematiopsis muralis* (Schreb.) M. Choisy (GUZOW-KRZEMIŃSKA i STOCKER-WÖRGÖTTER 2007). Jest wielce prawdopodobne, że stwierdzone w takich plechach różne gatunki fotobiontów są także pozostałością po wczesnych etapach formowania porostu (faza plechy pierwotnej *pre-thalli*), w których kiełkujący zarodnik grzyba wykorzystuje różne, nie koniecznie kompatybilne, autotroficzne bionty, nawet jeśli pochodzą z innego, sąsiadującego porostu, czy też żyją wolno w jego otoczeniu (np. OTT 1987, HONEGGER 1993). W czasie formowania ostatecznej plechy może dojść zatem do sytuacji, kiedy mamy do czynienia z porostem wielobiontowym.

JEDEN MIKOBIONT + DWA FOTOBIONTY

Już w 1976 r. znanych było na świecie co najmniej 500 „gatunków” porostów (HAWKSWORTH 1988a), które reprezentują 3-biontowe interakcje, z mikobiontem w roli dominującego exhabitanta. W porostach powstałych w drodze takich symbioz najczęściej rolę fotobiontów spełniają jednocześnie glony (przynależne do eukariotycznych roślin *Plantae*) i sinice (prokariotyczne *Cyanobacteria*), a więc autotrofy powstałe na odległych etapach ewolucji świata żywego (SIMPSON i ROGER 2004, WALSH i DOOLITTLE 2005).

Glon i sinica mogą żyć obok siebie we wnętrzu plechy, tworząc oddzielne warstwy „zielone”, jak w symbiozie z *Solorina crocea* (L.) Ach. (Ryc. 10), lub cyjanobiont może występować w formie wewnętrznych pakietów zwanych cefalodiami, jak to ma niekiedy miejsce w plechach granicznika płucnika *Lobaria pulmonaria* (PURVIS 1992). Oba fotobionty, otoczone strzępkami, utrzymywane są we wzajemnej izolacji przez mikobionta,

który zdaje się nad nimi panować i kontrolować wymianę substancji odżywczych.

Na świecie żyje wiele porostów, w których sinicowy fotobiont skoncentrowany jest w zewnętrznych, okorowanych cefalodiach, podczas gdy w roli podstawowego fotobionta, formującego zasadniczą plechę, występuje zielenica. Spektakularnym przykładem tego typu interakcji 3-biontowej są porosty tworzone przez rozproszone po całym świecie grzyby z rodzaju *Placopsis* Nyl. [np. żyjący w polskich górach *P. gelida* (L.) Linds.], w których ceglastobrązowe cefalodia odróżniają się istotnie od szarej, plakodiowej plechy podstawowej. Podobne, lecz mniej wyraziste, zewnętrzne cefalodia z sinicami występują na wielkoplechowych porostach, formowanych przez kilka gatunków grzybów z rodzaju *Peltigera* Willd. [np. rzadko u nas spotykanej *P. leucophlebia* (Nyl.) Gyeln. (Ryc. 11), czy spokrewnionej z nią, pospolitej w obszarach borealnych północnej Europy, *P. aphto-*

sa (L.) Willd.]. Podobnie jak w poprzednim przypadku, oba fotobionty utrzymywane są przez grzyba w izolacji (Ryc. 12) i oba przeznaczone do innych, żywieniowych celów. Ciekawostką jest właśnie taka rola mikobionta, w której zdaje się być menadżerem „zarządzającym fabryką zwaną 3-biontowym porostem”. Grzyb w tym przypadku wpływa istotnie na funkcję cyjanobionta, enzymatycznie stymulując powstawanie heterocystów, czyli komórek zdolnych do asymilacji wolnego azotu. Jednocześnie ogranicza pozostałym komórkom zdolność wiązania węgla w procesie fotosyntezy. U wolno żyjących sinic oraz w tych 2-biontowych porostach, gdzie sinica jest jedynym fotobiontem, heterocysty są rozmieszczone regularnie i reprezentują ok. 5–10% wszystkich komórek w populacji. U cyjanobiontów występujących w 3-biontowych porostach zmienia się sposób rozmieszczenia heterocyst, a ich frekwencja wzrasta do 15–35%. W 2-biontowych cyjanoporostach 70–80% związanego CO₂ jest przekazywane przez sinicę w postaci glukozy na potrzeby mikobionta. Cyjanobionty w 3-biontowych plechach przekazują zaledwie do 5% „produkcji cukru” lub nie czynią tego wcale (RAI i BERGMAN 2002). Funkcją wiązania węgla i produkcją asymilatów mikobiont obarcza drugiego fotobionta – glon.

Godnymi uwagi są grzyby lichenizowane, które moglibyśmy określić mianem „inteligentne” (ang. phycosymbiodeme, morphotype pair) (zobacz RENNER 1982, HONEGGER 1993)]. Reprezentują je takie gatunki (np. z rodzajów *Nephroma*, *Lobaria*, *Peltigera*, *Pseudocyphellaria* i *Sticta*), które, w zależności od układu warunków siedliskowych i dostępności kompatybilnego fotobionta, tworzą różne plechy, tzw. fototypy. Trudno bowiem inaczej dobrać nazwę dla tego typu fizjologicznych adaptacji (GALLOWAY 2001), w której np. mikobiont o nazwie *Peltigera britannica* (Gyeln.) Holt.-Hartw. & Tønsberg, w środowisku wilgotnym preferuje związek z wolno żyjącą sinicą z rodzaju *Nostoc*, tworząc w konsekwencji „liściowate”, sinoszare cyjanomorfy. Najczęściej jednak, zwłaszcza na mniej wilgotnym siedlisku, dochodzi z czasem do wymiany zasadniczego fotobionta na glon z rodzaju *Coccomyxa*, z którym ten sam grzyb formuje odmienne, żywozielone chloromorfy, pozostawiając jednakże sinicę na swoich usługach. Rolą cyjanobionta staje się wówczas jedynie wiązanie wolnego azotu, a jego kontakt z mikobiontem zostaje ograniczony do niewielkich, ze-

wewnętrznych cefalodiów, podobnych do tych, jakie występują u wspomnianej już *Peltigera leucophlebia*. Wielokrotnie dochodzi przy okazji takiej wymiany fotobiontów do powstania swoistych himer (ang. himeroid association), łączących oba morfologicznie odmienne fototypy, z których każdy może przemienne dominować w zależności od zmieniających się warunków wilgotnościowych i nasłonecznienia (TØNSBERG i HOLTAN-HARTWIG 1983).

Podobne morfotypy można obserwować w przypadku 2-fotobiontowych związków z mikobiontem *Psorula rufonigra* (Tuck.) Gotth. Schneid., ale szczególną odmiennością morfologii chloro- i cyjanomorf odznacza się kilka australazjatyckich gatunków lichenizowanych grzybów z rodzaju *Sticta* [np. *S. pedunculata* Kremp., *S. sayeri* Müll. Arg., *S. stipitata* C. Knight w Australii oraz *S. latifrons* A. Rich. i *S. filix* (Sw.) Nyl. w Nowej Zelandii]. Każdy z tych mikobiontów, na wilgotnych, silnie ocienionych stanowiskach (np. wśród epifitycznych mszaków w lasach deszczowych lub skałach spryskiwanych wodą w pobliżu wodospadów) ma, oprócz zwykłych plech z zielenicami, także zdolność tworzenia dendroidalnych, miejscami kutnerowatych cyjanomorf, które wielokrotnie stwierdzano także jako symbiozy wolno żyjące (GALLOWAY 2001). Są one na tyle różne od typowego porostu z komponentem glonowym, że nadana jeszcze w 1885 r. dla takich krzaczkowatych, sinicowych stadiów nazwa *Dendrisocaulon* Nyl., choć ze względów taksonomicznych nieformalnie, funkcjonuje do dziś [np. *D. dendriothamnodes* Dughi ex D.J. Galloway dla cyjanomorfy *Sticta stipitata* (GALLOWAY 2001)]. Badania molekularne dowodzą jednak, że taką parę morfotypów może tworzyć jeden i ten sam mikobiont (np. ARMALEO i CLERC 1990), stąd obecnie traktuje się takie cyjanomorfy jako duże cefalodia zewnętrzne (patrz HONEGGER 1993).

Wybór fotobionta ma jednak często pewne konsekwencje fizjologiczne dla lichenizującego grzyba, wymuszając na nim produkcję nieco odmiennych wtórnych metabolitów, właściwych dla każdej z tych interakcji (RENNER 1982). Dla pary fototypów tworzonych dla przykładu przez *Nephroma arcticum* (L.) Torss., substancje porostowe są niemal identyczne, za wyjątkiem tego, że kwas usninowy produkowany jest tylko w chloromorfach, a tridepsyd (ang. methyl gyrophorate) pojawia się tylko w obecności cyjanomorf (TØNSBERG i HOLTAN-HARTWIG 1983). U *Lobaria amplissii*

ma (Scop.) Forss. z kolei, wtórne metabolity stwierdzone zostały tylko w plechach z glonowym fotobiontem. Taka reakcja metaboliczna nie jest jednak regułą, o czym świadczy ten sam skład substancji u obu form rostowych *Peltigera britannica* (TØNSBERG i HOLTAN-HARTWIG 1983).

Specyficznym przykładem symbioz trójbiontowych są również porosty nalistne (ang. follicolous fungi), obecne szczególnie obficie w tropikalnych lasach deszczowych oraz porosty naglonowe (ang. algicolous fungi). Nie ma wątpliwości, że w tego typu związkach żywieniowych, poza tradycyjnymi, 2-biontowymi symbiozami porostowymi, chodzi o dostęp mikobionta do metabolicznych produktów swojego siedliskowego gospodarza, nawet bez konieczności aktywnej penetracji jego fotosyntetyzujących komórek.

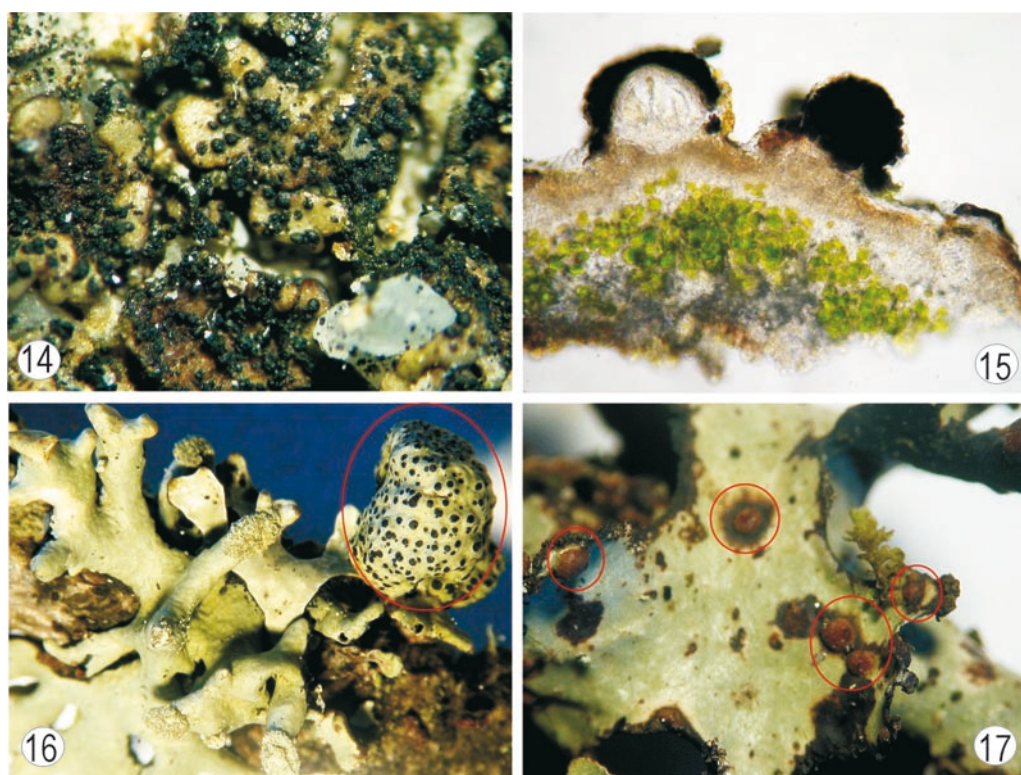
W gronie reprezentantów porostów naglonowych często wymienia się *Collempsidium pelvetiae* (G.K. Sutherl.) Kohlm., D. Hawksw. & Volkm.-Kohlm., epifityczny, sinicowy porost obligatoryjnie związany z wielokoplechową brunatnicą *Pelvetia canaliculata* (L.) Dcne. & Thur. (Phaeophyta). Mutualistyczna symbioza obu biontów porostowych wsparta jest przy tym symbiozą komensaliczną ze swoim glonowym gospodarzem (HAWKSWORTH 1988a, 2000).

Duża liczba porostów nalistnych, należących np. do rodziny *Gomphillaceae* i *Ectolechiaceae*, rozwijających plechę między kutikulą a epidermą liścia, może wykorzystywać jego produkty fotosyntezy i niewątpliwie korzystać z zasobów wody swojego gospodarza. Ułatwia to przetrwanie w okresach mniejszej wilgotności i pozwala zasiedlać tereny w suchszym klimacie (PINOKIYO i współaut. 2006). Relacje między dwubiontowym porostem a rośliną, mimo że nie wpływają destrukcyjnie na liście spełniające funkcje siedliska, zaliczane są do pasożytniczych (HAWKSWORTH 1988a). Klasyfikacja taka może budzić kontrowersje, gdyż w toku koewolucji liście roślin spełniające funkcje forofitów przystosowały się do swoich porostowych „pasożytów”, rekompensując sobie straty wzmożoną produkcją chlorofilu i przemieszczając asymilaty w dolną partię liścia. Wielokrotnie zdarzają się przypadki niemal całkowitego pokrycia powierzchni liścia przez porosty, przez które ilość dostępnego światła, wykorzystywanego w procesie fotosyntezy, spada tu nawet o 70% (ANTHONY i współaut. 2002). Jednak, jak wykazały badania tych samych autorów, generalna opinia, że nalistne

porosty i inne epifyle, ograniczając dostęp użytecznego światła, redukują poziom fotosyntezy w liściach, nie koniecznie musi być uzasadniona.

Szczególnym przypadkiem porostów nalistnych są epibryofity, obecne także w krajowej biocie. Ścisłejsze interakcje żywieniowe zachodzą wyraźniej między mszakami i takimi dwubiontowymi porostami, w których mikobiont przerasta skórę gospodarza, wprowadzając porostowego fotobionta do jego wnętrza. Przedstawiciele obligatoryjnych epibryofitów znajdziemy w przynajmniej 19 rodzajach grzybów tworzących porosty (POELT 1985). Duża część z nich związana jest z poszczególnymi gatunkami mszaków na zasadach wyłączności. HAWKSWORTH (1988a) uważa, że relacje takie należy traktować jako pasożytnicze, w wielu wypadkach doprowadzające w konsekwencji do śmierci gospodarza. Występujący w niemal całej Europie gatunek lichenizowanego grzyba *Vezdaea aestivalis* (Ohl.) Tscherm.-Woess & Poelt (Ryc. 13) „wprowadza” swojego porostowego fotobionta *Leptosira obovata* Vischer pod skórę mszaka i funkcjonuje w takiej trójbiontowej symbiozie zanim ten ostatni z czasem obumrze. Obserwacje autora pozwalają wnioskować także, że z tym gatunkiem grzyba w roli mikobionta dochodzi niekiedy do fakultatywnych 4-biontowych interakcji, poprzez dodatkowe włączenie do żywieniowego układu wolno żyjących sinic, często kolonizujących wilgotne, omszone stanowiska. Jednocześnie wyjątkowa selektywność w poszukiwaniu przez tego i inne epibryofityczne gatunki z rodzaju *Vezdaea*, żywych mchów jako jedynego siedliska, zostaje podważona w świetle doniesień o ich odnajdywaniu na plechach innych porostów (HAWKSWORTH i MIADLIKOWSKA 1997, KOCOURKOVÁ 2000). Nie można jednak wykluczyć, że i w takich wypadkach dochodzi ostatecznie do symbioz wielobiontowych.

Innym przykładem obligatoryjnych asocjacji epibryofitycznych są grzyby zasiedlające wątrobowce. Wśród niewielu znanych dotychczas przypadków mutualistycznych symbioz tego typu wymieniane są kapeluszo-we podstawczaki z rzędu Hymenochaetales (Agaricomycetes) *Loreleia marchantiae* (Singer & Cléménçon) Redhead, Moncalvo, Vilgalys & Lutzoni i *Blasiphalia pseudogrisella* (A.H. Smith) Redhead rosnące odpowiednio na *Marchantia polymorpha* L. i *Blasia pusilla* L. (LUTZONI i PAGEL 1997) oraz *Coenogonium luteum* (Ascomycota), formujący swo-



Ryc. 14–17: 14. *Stigmidium fuscatae* – naporostowy, komensaliczny grzyb na *Acarospora fuscata* – pokrój; 15. *S. fuscatae* – przekrój przez peritecjum i plechę gospodarza; 16. *Nesolechia oxy-spora* – naporostowy, pasożytniczy grzyb na *Hypogymnia tubulosa* formujący galasy; 17. *Tremella coppinsii* – naporostowy przedstawiciel Basidiomycota na *Platismatia glauca* (Fot. 14–17. P. Czarnota).

ją plechę we wnętrzu nadrzewnej *Frullania dilatata* (HONEGGER 1993). DÖBBELER i POELT (1981) odkryli z kolei w Brazylii innego workowca, *Arthopyrenia endobrya* Döbbeler & Poelt, który, wraz z nitkowatymi koloniami

swojego symbiotycznego glonowego fotobionta (*Trentepohlia*), rozwija się także endofitycznie we wnętrzu komórek wątrobowców z rodziny *Lejeuneaceae*.

DWA MIKOBIONTY + JEDEN FOTOBIONT

Związki 3-biontowe związane są także z zasiedlaniem porostów przez grzyby naporostowe (ang. lichenicolous fungi). Znanych jest współcześnie ok. 1500 gatunków grzybów wykorzystujących plechy porostów jako substrat i jednocześnie źródło węgla niezbędnego do budowania swojego ciała (LAWREY i DIEDERICH 2003). Biorąc jednak pod uwagę fakt, że wiedza na temat różnorodności taksonomicznej grzybów związanych z plechami porostów jest przede wszystkim ograniczona do kontynentu europejskiego, a na innych kontynentach dalece niewystarczająca, możemy się spodziewać, że liczba ta może sięgnąć wkrótce 2500 gatunków, a nawet jej wielokrotności (LAWREY i DIEDERICH 2003).

Silne związki z lichenizującymi grzybami formującymi porosty wykazywać muszą przede wszystkim te grupy grzybów, które w toku swoich własnych ewolucyjnych przystosowań wyspecjalizowały się w opanowywaniu naporostowego siedliska. Przede wszystkim ewolucja ta musiała dotyczyć strategii korzystania ze związków organicznych produkowanych przez plechowego fotobionta w „tolerancyjnym” lub „wrogo nastawionym” towarzystwie bądź co bądź konkurencyjnego mikobionta porostowego. Jeśli miarą sukcesu ewolucyjnego byłaby liczba gatunków specjalizujących się w zasiedlaniu plech porostów, to z pewnością rodzaje *Nesolechia*, *Carbonea*, *Rimularia*, *Dactylospora* i *Miriquidica*

(HAFELLNER 2006) byłyby dobrym przykładem osiągnięcia takiego szczytu. Wiele gatunków spośród tych lecideowych rodzajów workowców jest bowiem wyłącznymi grzybami naporostowymi, a inne formują swoje własne, naporostowe plechy.

Duża część 3-biontowych interakcji życiowych z udziałem dwóch grzybów ma charakter patogeniczny, prowadzący w krótkim czasie do całkowitej zagłady porostu-gospodarza. Dobrym przykładem takiej strategii życiowej, zwłaszcza na obszarach zdegradowanych skutkami silnych zanieczyszczeń powietrza, jest polifagiczny, „pajęczynowaty” podstawczak *Athelia arachnoidea* (Berk.) Jülich. Grzyba tego często spotykamy pasożytującego na wolno żyjących glonach epifitycznych oraz wielu toksytolerancyjnych, nadrzewnych porostach, w których mikobiontami są przedstawiciele różnych rodzajów lichenizujących grzybów, np. *Lecanora conizaeoides* Nyl. ex Cromb., *Scoliciosporum chlorococcum* (Graewe ex Stenh.) Vězda czy *Micarea micrococa* s.lat. (KOCOURKOVÁ 2000).

Wiele przykładów komensalicznych symbioz porostów i grzybów naporostowych podali m.in. HAWKSWORTH (1988a) oraz LAWREY i DIEDERICH (2003), wskazując jednocześnie, że takie i typowo pasożytnicze relacje pojawiały się w ewolucyjnym rozwoju grzybów wielokrotnie, skoro dotyczą wielu taksonów, zarówno odległych filogenetycznie, jak też blisko ze sobą spokrewnionych. W niektórych przypadkach koewolucja współżyjących trzech biontów być może przebiegała na tyle skutecznie, że np. reprezentujący klasę Eurotiomycetes, naporostowy *Chaenothecopsis epithallina* Tibell, upodobnił się morfologicznie do swojego żywiciela *Chaenotheca trichialis* (Ach.) Th. Fr. z odległej klasy Lecanoromycetes. Oba gatunki wytwarzają podobnego typu trzonkowate apothecia, przy czym obecność tego pierwszego nie powoduje żadnych chorobowych zmian w pleśze porostowego gospodarza. Koewolucyjny związek między tymi naporostowymi grzybami a wytwarzającymi trzonkowate owocniki rodzajami *Calicium* i *Chaenotheca* pozostaje niewyjaśniony, ale w niektórych wypadkach musi być istotnie silny, skoro oprócz wolno żyjących gatunków *Chaenothecopsis*, są i takie, związane troficznie wyłącznie z porostami tworzonymi przez te mikobionty (np. KOCOURKOVÁ 2000).

Innym przykładem niech będzie komensaliczny związek peritecjowego workowca *Stigmidium fuscatae* (Arnold) R. Sant. z kla-

sy Dothideomycetes, notowanego niemal wyłącznie na naskalnych plechach *Acarospora fuscata* (Nyl.) Arnold z Lecanoromycetes [wg DIEDERICHA (2003) ponadto na brunatnych plechach innych *Acarospora*]. Pomimo, że koegzystujący grzyb opanowuje znaczną część porostowej plechy, a ilość wytwarzanych owocników niemal w całości może ją pokrywać, mutualistyczna symbioza gospodarza nie wykazuje oznak nekrotycznych (Ryc. 14, 15).

Większość grzybów, także tych komensalicznych, rozwija się w (lub na) plechach porostów, a przynajmniej tam wykształcają widoczne dla oka owocniki. Są jednak i takie przypadki, jak choćby *Arthonia galactinaria* Leight. (Arthoniomycetes) czy *Vouxiella lichenicola* (Linds.) Pert. & Syd. (coelomycetes), które rozwijają się tylko, albo przede wszystkim na (w) apotecjach porostowego mikobionta; odpowiednio są nimi naskalna (np. *L. dispersa* s.lat. i *L. albescens*) i nadrzewna (np. *L. chlarotera*, *L. pulicaris*, *L. allophana*) reprezentacja odległego filogenetycznie rodzaju *Lecanora* (Lecanoromycetes) (np. KOCOURKOVÁ 2000, KUKWA i CZARNOTA 2006).

Nieco odmienną sytuację reprezentuje *Nesolechia oxyspora* (Tul.) A. Massal., grzyb pasożytujący na plechach porostów, w których mikobiontami są przedstawiciele tej samej rodziny *Parmeliaceae* (np. DIEDERICH 2003). Podobnie jak w przypadku około 80 innych gatunków naporostowych grzybów (najczęściej jednak nie związanych filogenetycznie z gospodarzem), rezultatem jego troficznych relacji jest formowanie galasów (GRUBE i DE LOS RÍOS 2001), które na wzór tych, znanych w świecie roślin, mogłyby być przejawem reakcji obronnej porostowego mikobionta (Ryc. 16). Tworzenie takiego zniekształcenia wydaje się jednak kontrolować pasożytniczy grzyb, ograniczając rozwój jednych i stymulując wzrost innych struktur, czego najczęstszym przejawem jest przemieszanie komórek porostu i pasożyta (LAWREY i DIEDERICH 2003). Być może tego typu działanie jest wypracowanym w toku ewolucji sposobem opanowania niszy zapewniającej nie tylko źródło pokarmu, ale też miejsce życia i rozwoju. Kontrola morfogenezy galasów może mieć z pewnością podłoże metaboliczne, a niektórzy byli nawet skłonni sądzić, że przynajmniej część grzybów naporostowych formujących galasy sprawuje kontrolę chemiczną nad tym procesem na odległość (LAWREY i DIEDERICH 2003 i literaturą tam cytowaną).

HAWKSWORTH (1982) zauważył jednak, że najpowszechniejszymi grzybami naporostowymi są te, które wykazują ścisłą specjalizację w doborze gospodarza, ograniczając wybór partnera do jednego czy najwyżej kilku i rzadko doprowadzając do zniszczenia całej jego plechy. Ten stan rzeczy przypisuje rozciągniętej w czasie koewolucji związanych ze sobą komponentów. LUTZONI i PAGEL (1997) (co prawda w odniesieniu do klasycznych porostów) idą o krok dalej sugerując, że przejście grzybów na mutualizm w związkach porostowych przyspieszyło specjację symbiotycznych organizmów. LAWREY i DIEDERICH (2003) pod wpływem tych sugestii stawiają podobną tezę, zastanawiając się, czy tego typu związki życiowe nie odegrały podobnej roli w ewolucji grzybów naporostowych. Jest rzeczą powszechnie znaną, że pasożytnicze organizmy są o wiele bardziej wyspecjalizowane niż te wolno żyjące (np. TOFT 1991) i że jakiegokolwiek wydarzenia prowadzące do specjacji gospodarza wymuszają procesy przystosowawcze zakończone ostatecznie także specjacją pasożyta. Z pewnością zjawisko to zauważalne jest wśród grzybów naporostowych, u których wg szacunków LAWREYA i DIEDERICHA (2003) nawet 95% gatunków przywiązanych jest do monofiletycznych grup porostów (pojedynczego gatunku, rodzaju czy o wiele rzadziej kilku spokrewnionych ze sobą rodzajów). Wobec postępu w badaniach taksonomicznych tzw. grup krytycznych grzybów naporostowych i zawężeniu koncepcji gatunku w oparciu o skompilowane cechy morfologiczne, chemiczne i molekularne, wiele z grzybów dotychczas uważanych za polifagiczne okazało się zbiorem gatunków wyspecjalizowanych w doborze gospodarza. Dla przykładu *Endococcus rugulosus* (Borrer ex Leight.) Nyl. wymieniany (jako *E. perpusillus* Nyl.) przez TRIEBEL (1989) jako grzyb naporostowy na reprezentantach Lecanorales z rodzajów *Lecidella*, *Miriquidica*, *Porpidia*, *Protoblastenia*, *Rhizocarpon* oraz przedstawicielach odległego filogenetycznie rodzaju *Schaereria* (Ostropomycetidae, Agyriales), okazał się być zbiorczym taksonem wysoce selektywnych gatunków, związanych co najwyżej z poszczególnymi rodzajami porostów (SÉRUSIAUX i współaut. 1999, KOCOURKOVÁ 2000). Podobny problem dotyczy być może wielu innych kosmopolitycznych taksonów, na przykład anamorficznym workowców z rodzaju *Lichenocodium* i *Lichenodiplis*, a także kilku rodzajów z rzędu Verrucariales: *Merrismatium*, *Muellerella*, *Phaeospora* i *Stigmi-*

dium (KOCOURKOVÁ 2000, DIEDERICH 2003, LAWREY i DIEDERICH 2003).

Co prawda znajomość naporostowych Basidiomycota nie przekracza na dzień dzisiejszy 100 gatunków [63 wg LAWREYA i DIEDERICHA (2003)], to jednak ich wybiórczość w doborze gospodarza wydaje się jeszcze bardziej ograniczona niż u Ascomycota, tak jak ma to miejsce u przedstawicieli najliczniejszego w grzyby naporostowe rodzaju *Tremella* (DIEDERICH 1996, 2003; co najmniej 46 gatunków). Te koegzystujące mikobionty tworzą często na plechach gospodarzy charakterystyczne, półkuliste bazydiokarpy. Z czasem wokół nich pojawiają się nekrotyczne plamy rozszerzające swój zasięg, co świadczy zapewne o zmianie życiowej strategii pasożyta i jego agresywniejszej wirulencji. Przykładem niech będzie *Tremella coppinsii* Diederich & G. Marson rosnąca wyłącznie na listkowatych plechach *Platismatia glauca* (L.) W.L. Culb. & C.F. Culb. (Ryc. 17).

Wydaje się, że niektóre grupy porostów są szczególnie często preferowane do roli gospodarzy takich 3-biontowych związków. Podczas gdy u lichenizowanych Arthopyreniaceae i Thelotremales znaleźć można zaledwie kilka gatunków żywiących obligatoryjnie naporostowe grzyby, na przedstawicielach Peltigeraceae z sinicami w roli fotobionta pasożytują dziesiątki tego typu grzybów (HAWKSWORTH 1982). Szczególnie wiele gatunków stwierdzono na porostach z rodzaju *Pseudocyphellaria*, *Menegazzia* czy *Thamnolia*, których ograniczone rozprzestrzenienie na kuli ziemskiej zdaje się zaprzeczać teorii dryftu symbiotycznego, być może słusznej w odniesieniu do grzybów pasożytujących na roślinach naczyniowych (CHLEBICKI i OLEJNICZAK 2007). W myśl tej teorii, wraz z kurczącym się zasięgiem gospodarza maleje liczba związanych z nim symbiontów. Tymczasem pierwsze dwa z wymienionych rodzajów, wyłączając kilka gatunków szeroko rozprzestrzenionych po świecie, zasiedla bardzo ograniczony obszar Australazji i Ameryki Południowej, a wiele jest endemitami (np. liczne gatunki *Menegazzia* na Papua Nowa Gwinea). Rodzaj *Thamnolia* natomiast ma zasięg występowania ograniczony przede wszystkim do rejonów wysokogórskich i arktycznych (JAMES i GALLOWAY 1992, GALLOWAY i współaut. 2001, LAWREY i DIEDERICH 2003).

Poznanie sposobu kolonizowania plechy porostu przez dodatkowego grzyba jest w wielu aspektach jeszcze niewyjaśnione. Wiele wskazuje na to, że największą rolę w inicjacji

i regulacji tego procesu odgrywają wtórne metabolity porostowe i zdolności naporostowego bionta do adaptacji w tych warunkach. Choć wnioski wyciągnięte na podstawie badań terenowych i laboratoryjnych nie zawsze są jednoznaczne i porównywalne (patrz np. LAWREY 1986, STARK i współaut. 2007), to generalnie właściwości allelopatyczne, antybiotyczne i grzybobójcze, przynajmniej niektórych, tzw. „kwasów porostowych”, przejawiające się m.in. w inhibicji kiełkowania zarodników czy rozwoju plechy pasożyta, nie budzą wątpliwości (np. VARTIA 1973, WHITON i LAWREY 1982, YAMAMOTO i współaut. 1993, HALAMA i van HALUWIN 2004, TAY i współaut. 2004). Z pewnością również zaistnienie takiej 3-biontowej asocjacji odbywać się może na trzy generalne sposoby:

- 1) grzyb naporostowy ma zdolność neutralizowania wtórnych metabolitów (przynajmniej niektórych) wytwarzanych przez porost,

- 2) kolonizowane są porosty tylko takie, które nie są antagonistami w stosunku do grzyba naporostowego,

- 3) wyspecjalizowane grzyby naporostowe pojawiają się na plechach gospodarzy dopiero po usunięciu metabolicznej bariery uniemożliwiającej jego rozwój.

Wydaje się rzeczą oczywistą, że pierwszy sposób kolonizacji symbiotycznej plechy wynika z większej, niż w przypadku innych grzybów, tolerancji w stosunku do „obronnych” właściwości metabolitów wtórnych, nabytej w procesie koewolucji lub zdolności naporostowego grzyba do enzymatycznej degradacji substancji porostowych (LAWREY i współaut. 1999). Wszędobylskie grzyby saprotroficzne z rodzaju *Aspergillus*, *Penicillium* i *Trichoderma*, znajdujące wielokrotnie w towarzystwie porostów, rzadko rozwijają się na plechach produkujących grzybobójcze metabolity (LAWREY i DIEDERICH 2003 i literatura tam cytowana). Jak pokazały badania laboratoryjne, produkcja substancji wtórnych i ich koncentracja w plechach może podlegać pewnym fluktuacjom uwarunkowanym czynnikami edaficznymi i ekologicznymi (np. BEHERA i MAKHIJA 2001, STOCKER-WÖRGÖTTER 2001, HAGER i współaut. 2008). Ekspansja wielu mniej wyspecjalizowanych grzybów naporostowych może więc przebiegać ze szczególnym nasileniem właśnie w takich „bezbrownych” okresach. Najbardziej zadziwiający jest jednak sposób opanowywania plechowego siedliska przez wykorzystanie działalności innych patogenicznych grzybów. Odkryto, że

naporostowy *Nectriopsis parmeliae* (Berk. & M.A. Curtis) M.S. Cole & D. Hawksw. pojawia się na plechach *Punctelia subflava* (Taylor) Elix & J. Johnst. tylko w towarzystwie jakiegoś gatunku z rodzaju *Fusarium* Link ex Gray (LAWREY 2000), a *Marchandiomyces corallinus* (Roberge) Diederich & D. Hawksw. rośnie na plechach *Lasallia* spp. także tylko wtedy, gdy *Fusarium* sp. jest tam obecny (LAWREY i współaut. 1999). W obu przypadkach „przodujący” pasożyt rozkłada kwas lekanorowy, a być może także inne inhibujące substancje produkowane przez plechy porostów, stwarzając w ten sposób niszę możliwą do zasiedlenia przez swoich współplemieńców. W takich sytuacjach, przynajmniej przejściowo, mamy do czynienia z symbiozami 4-biontowymi, w których trzy niezależne mikobionty (pośrednio lub bezpośrednio) korzystają z asymilatów porostowego fotobionta. Być może także inny naporostowy grzyb związany z rodzajem *Parmelia* – *Abrothallus parmeliarum* (Sommerf.) Arnold, rosnący często na galasach powodowanych przez *Nesolechia oxyspora* (DIEDERICH 2003), jest przykładem strategii życiowej prowadzącej do 4-biontowej interakcji.

Dość spektakularnym, choć być może wcale nie wyjątkowym zjawiskiem jest tworzenie przejściowych, 3-biontowych asocjacji z udziałem dwóch mikobiontów w inicjalnej fazie tworzenia plech porostów. Zaobserwowano, że niektóre gatunki lichenizujących grzybów budują właściwy sobie mutualistyczny związek z fotobiontem tylko w obecności innych porostów, co dało podstawy by sądzić, że na wstępnym etapie formowania swojej własnej, 2-biontowej plechy dochodzi do „kradzieży” symbiotycznego fotobionta i sukcesywnej eliminacji grzybowego konkurenta (HAWKSWORTH 1988a). Spośród kilku przykładów podanych przez HAWKSWORTH (1988a, 1992) wymieniłyby należałoby występujący w Polsce, górski gatunek *Arthrorhaphis citrinella* (Ach.) Poelt [na *Baeomyces rufus* (Huds.) Rebert.] oraz znany głównie z zachodniej i południowej części Europy, naskalny, kserofilny *Diplo-schistes caesioplumbeus* (Nyl.) Vanio [na *Lecanora gangaloides* Nyl. czy *Tephromela atra* (Huds.) Hafellner]. Z naszej bioty NOWAK (1998) wymienia ponadto *Diplotomma nivalis* (Bagl. & Carestia) Hafellner, początkowo osiedlający się na plechach *Xanthoria elegans* (Link.) Th. Fr., *X. sorediata* (Vain.) Poelt lub na *Caloplaca* sp., a po sformowaniu własnej symbiozy z przejętym glonowym

fotobiontem, wybielający plechę żywicielską i w końcu autonomiczny.

Tego typu strategię życiową reprezentuje także *Fulgensia bracteata* (Hoffm.) Räsänen (rośnie w Polsce na specyficznych, naziemnych siedliskach bogatych w związki wapnia), lichenizujący grzyb, który inicjację własnego, samowystarczalnego związku rozpoczyna dzięki pasożytnictwu na innych porostach, w tym między innymi *Toninia sedifolia* (Scop) Timdal. Infekcji plechy gospodarza dokonuje przez askospory, a zawiązek przyszłej, mutualistycznej symbiozy z *Fulgensia* w roli mikobionta można stwierdzić przez obecność wtórnych metabolitów, charakterystycznych

dla tego porostu, rozwijającego się czasowo w zainfekowanej plesze *Toninia* (OTT i współaut. 1995).

Także wśród lichenizujących grzybów anamorficznych, zdarzają się przypadki formowania własnej struktury porostowej na zasadzie eliminacji dotychczasowego, symbiotycznego mikobionta z plechy-gospodarza. *Blarneya hybernica* D. Hawksw., Coppins & P. James (hyphomycetes, Moniliales), na przykład, po infekcji zabija *Enterographa crassa* (DC.) Fée, *Lecanactis abietina* (Ach.) Körb. czy *Cresponea pramnea* (Ach.) Egea & Torrente, przejmując zielenicę *Trentepohlia* sp. na własne potrzeby (Hawksworth 1978).

DWA MIKOBIONTY + DWA FOTOBIONTY

Bywają takie szczególne przypadki, kiedy po zainicjowaniu symbiotycznego związku dodatkowy mikobiont nie rozpoczyna bezpośredniej eliminacji swojego grzybowego konkurenta, lecz dokonuje sukcesywnie „wymiany” fotobionta na właściwego sobie. Dochodzi wówczas do rozciągniętych w czasie relacji między czterema komponentami, których finalnym rezultatem jest sformowanie niezależnej plechy nowego porostu w miejsce poprzedniej. Jako klasyczny tego typu przykład wymienia się wielokrotnie *Diploschistes muscorum* (Scop.) R. Sant. (np. HAWKSWORTH 1988a, LAWREY i DIEDERICH 2003), mikobionta, który początkowo pasożytuje na łuskach kieliszkowatych chrobotków *Cladonia*, formując inicjalną, aposymbiotyczną asocjację z fykobiontem gospodarza – *Trebouxia irregularis* Hildr. & Ahm. Z czasem *D. muscorum* „odnajduje” swojego kompatybilnego komponenta zielonego – *T. showmanii* (Hildr. & Ahm.) Gärtner, z którym może stworzyć niezależny porost (FRIEDL 1987).

Podobną strategię życiową reprezentuje także *Chaenothecopsis consociata* (Nádv.) A. Schmidt, który rozwijając się na plesze tworzonej przez *Chaenotheca chrysocephala* (Turner ex Ach.) Th. Fr. wymienia fotobionta gospodarza (*Trebouxia simplex* Tsch.-Woess) na kompatybilnego sobie symbiotycznego glona *Dictyochloropsis symbiontica* Tsch.-Woess (TSCHERMARK-WOESS 1980).

Być może ten sposób inicjacji swojej własnej plechy jest rozpowszechniony także wśród obligatoryjnych, naporostowych porostów (ang. lichenicolous lichens), które jednakże nie eliminują do końca swojego gospodarza, pozostając w trwałych 4-bion-

towych symbiozach. W takim wypadku porost osiedlający się na plesze innego porostu wykształca niezależną plechę, wyposażoną w odrębnego fotobionta. Wydawałoby się, że dodatkowy autotrof powinien wpłynąć korzystnie na żywotność całego układu. Ponieważ jednak korzyści z takiego związku są dla porostu-gospodarza niezauważalne (zainfekowane plechy nie wykazują oznak wzmożonej żywotności, a niekiedy w strefie styku pojawiają się nekrotyczne przebarwienia), asocjacje takie traktuje się najczęściej jako pasożytnicze lub co najwyżej komensaliczne (HAWKSWORTH 1988a). Pogląd ten popierają niedawne, ultrastrukturalne badania takiej 4-biontowej formy życiowej tworzonej przez naporostowy porost z mikobiontem *Rimularia insularis* (Nyl.) Rambold & Hertel i typowy, naskalny porost z *Lecanora rupicola* s.lat. w roli gospodarza (RIOS DE LOS i współaut. 2002). Autorzy nie potwierdzili obecności strzępek *L. rupicola* w warstwie glonowej swojego naporostowego towarzysza, w przeciwieństwie do *R. insularis*, którego strzępki penetrowały wewnątrz gospodarza docierając aż do skalnego podłoża.

Wiele naporostowych porostów, jak np.: tworzone przez *Buellia badia* (Fr.) A. Massal. [na plechach skorupiastych naskalnych porostów (WIRTH 1995: 196)], *B. miriquidica* Scheid. i *B. uberior* Anzi [na *Schaereria fuscocinerea* (Nyl.) Clauzade & Cl. Roux (WIRTH 1995, NOWAK 1998)] oraz *Cecidonia umbonella* (Nyl.) Triebel & Rambold [na *Lecidea lapicida* s.lat. (WIRTH 1995)] czy wspomniana wyżej *Rimularia insularis*, wykształca plechę zewnętrzną, odcinając się wyraźnie od plechy porostu-gospo-

darza. Wiele jest jednak i takich asocjacji, w których niezależna plecha naporostowego pasożyta ukryta jest pod korą swojego „chlebobawcy”, a na zewnątrz widoczne są niemal jedynie owocniki (HAWKSWORTH 1988a). Przykładem niech będzie *Caloplaca epithallina* Lynge, spotykana na kilku gatunkach naskalnych porostów (WIRTH 1995) czy *Buellia pulverulenta* (Anzi) Jatta, rozwijająca plechę we wnętrzu listkowatych, nadrzewnych taksonów z rodzajów *Physconia*, *Physcia* i *Anaptychia* (NOWAK 1998).

Odrębnym przypadkiem układu 2 + 2 jest sytuacja, w której 3-biontowy porost z glonowym i sinicowym fotobiontem, np. wspomniane już *Solorina crocea*, czy *Peltigera leucophlebia*, zostają zainfekowane przez naporostowe grzyby z rodzaju *Thelocarpon* spp. (KOCOURKOVÁ 2000). Wielokrotnie zapewne do związków takich dochodzi przypadkowo, a znane z dużej plastyczności ekologicznej i małej selektywności w doborze gospodarza gatunki *Thelocarpon* pojawiają się częściej na obumierających fragmentach plech, w zasadzie jako saprotrofy.

TRZY MIKOBIONTY + JEDEN FOTOBIONT

Niekiedy dochodzi do sytuacji, w których pasożytnicze grzyby osiedlają się na innym naporostowym grzybie. Powstaje wówczas 4-biontowy układ z jednym porostowym fotobiontem w roli żywiciela trzech pozostałych komponentów. Wśród raczej wyjątkowych przykładów tego typu niespecyficznych asocjacji można wymienić za HAFELLNEREM (2006) przypadek *Intralichen christiansenii* (D. Hawksw.) D. Hawksw. & M. S. Cole, pasożytującego na owocnikach grzyba *Carbonea intrudens* (H. Magn.) Hafellner, obligatoryjnie związanego z plechami żółto zabarwionych reprezentantów rodzaju *Rhizocarpon* Ramond ex DC. [w tym wypadku *R. geographicum* (L.) DC.]. IHLEN (1998) i KOCOURKOVÁ (2000) podają natomiast fakultatywnie na-

porostowe gatunki *Thelocarpon* spp. [*T. epibolum* Nyl., *T. epithallinum* Leight. ex Nyl., *T. lichenicola* (Fuckel) Poelt & Hafellner] rosnące na plechach *Baeomyces rufus* (Huds.) Rebert. zainfekowanych innym, tym razem obligatoryjnym grzybem naporostowym – *Arthrorhaphis grisea* Th. Fr.

HAWKSWORTH (1988a), podając przykład asocjacji między anamorficznym *Trichocoonis lichenicola* D. Hawksw. (hyphomycetes), rozwijającym się w galasach powodowanych przez *Pyrenidium actinellum* Nyl. na listkowatym poroście *Peltigera collina* (Ach.) Schrader, zaznacza jednak, że tego typu 4-biontowe relacje zdarzają się niezmiernie rzadko.

INNE WIELOBIONTOWE ASOCJACJE

Zważywszy na to, że wymienieni poprzednio reprezentanci rodzaju *Thelocarpon* mają także zdolność kolonizowania wolno żyjących glonów *Coccomyxa* spp. (KOCOURKOVÁ 2000) (niejednokrotnie z pewnością obecnych na plechach innych porostów), może dochodzić nawet do luźnych żywieniowych relacji między trzema mikobiontami i dwoma fotobiontami lub dwoma mikobiontami i trzema fotobiontami (przypadek z np. *Solorina crocea*), o ile naporostowe *Coccomyxa* w tym wydaniu można traktować w kategoriach porostowego komponentu.

Zupełnie innych charakter wielobiontowych interakcji ujawnił się w zasadzie dopiero niedawno, w erze biologii molekularnej. Okazało się bowiem, że komponentami morfologicznie podobnych porostów, którym

przypisywana jest ta sama nazwa gatunkowa mikobionta, mogą być różne gatunki fotobionta. Wobec szacunków, że w zaledwie 3% porostów potrafimy określić przynależność taksonomiczną zielonych komponentów (BECK i współaut. 2002), trudno mówić o dokładnym rozeznaniu w ilości rzeczywistych fotobiontów budujących ich poszczególne plechy. Wiadomo jednak, że dobór tych biontów nie musi być selektywny i że przynajmniej na wstępnym etapie formowania symbiotycznego związku może dochodzić do wielobiontowych interakcji, a te same klonny czy gatunki fykobiontów (jednakowych genotypów) mogą być identyfikowane jako ko-symbionty z różnymi gatunkami lichenizujących grzybów (BECK i współaut. 2002, GUZOW-KRZEMIŃSKA 2004). Potwierdzeniem tego

mogłoby być np. porównanie topologii partnerów glonowych do ich grzybowych odpowiedników porostowych z rodziny Cladonia-ceae (PIERCEY-NORMORE i DE PRIEST 2001), prezentujące brak istotnego związku między liniami filogenetycznymi obu partnerów. S. ALTERMANN (2004) z kolei, podsumowując wyniki badań nad zmiennością genetyczną komponentów, tworzących tzw. parę gatunków (ang. species pair) (morfologicznie podobnych, lecz prezentujących odmienny typ reprodukcji) *Letharia vulpina* (L.) Hue i *L. columbiana* (Nutt.) J. W. Thomson, wskazuje na obecność kilku genetycznie odmiennych linii rozwojowych zarówno u jednego, jak i drugiego mikobionta oraz kilku klonów (najprawdopodobniej gatunków) symbiotycznych glonów *Trebouxia* spp. Partnerzy porostowi wiążą się ze sobą w wielu kombinacjach, w których jednemu genotypowi mikobionta odpowiada kilka klonów fotobionta i vice versa. Po wpływie tych wyników autorka stawia tezę o poroście jako możliwej, przejściowej kombinacji odpowiadających sobie miko- i fotobiontów, dopasowujących się po wpływie odmiennych warunków środowiska. Według niej, jeżeli różni partnerzy wypracowali w toku ewolucji różne możliwości adaptacji do ekstremalnych warunków świetlnych, wilgotnościowych, itp., to możliwość „przełączania” partnerów z generacji do generacji może dać porostom jakieś pole manewru w dobie gwałtownych zmian klimatycznych. Podobnego zdania jest także PIERCEY-NORMORE (2006), która w badaniach populacyjnych nad *Evernia mesomorpha* Nyl. wykazała pięć glonowych genotypów *Trebouxia jamesii*, występujących samodzielnie lub wspólnie z innymi u 45% spośród 290 przebadanych plech. Jednocześnie w tych i innych badaniach wykazano, że w pojedynczej plesze ilość różnych glonowych fotobiontów związanych z pojedynczym mikobiontem jest bardzo ograniczona (np. PIERCEY-NORMORE 2006 i literatura tam cytowana).

Wszystkie te molekularne badania rzucają nowe światło na koncepcje gatunku i zmienności genetycznej obu komponentów porostowych wraz z ich praktycznym stosowaniem w identyfikacji i nazewnictwie (nie jest to jednak przedmiotem tego artykułu). Niewątpliwie wyjaśnianie tych spraw wiąże się również z poszukiwaniem odpowiedzi na pytanie, czy osobnikiem w przypadku porostu (przynajmniej czasami) nie jest aby hybryda mniej lub bardziej spokrewnionych ze sobą,

ale jednak odmiennych genetycznie indywidualności?

Namacalne dowody fuzji różnych biontów w jedną plechę istnieją. Do fenomenów należą te mechaniczne hybrydy, które powstają przez połączenie odmiennych morfologicznych mikobiontów z różnych rodzajów, jak np. fuzja *Xanthoria perietina* (L.) Th. Fr. z *Phaeophyscia orbicularis* (Neck.) Moberg, dająca w konsekwencji plamiastą, żółto-zieloną, himeryczną plechę (PURVIS 1997) lub w podobnej fuzji, żółte owocniki tego pierwszego grzyba na zielonej plesze formowanej przez *Physcia tenella* (OTT 1987). Znane są także mechaniczne hybrydy między gatunkami tego samego rodzaju. W szczególności dotyczy to tych porostów, u których nie sposób wyróżnić pojedynczego osobnika. U gatunków z rodzaju chrobotek *Cladonia*, rosnących w skupiskach, dochodzi do fuzji różnych osobników, czego rezultatem jest rozpoznawalny przez nas fenotyp porostu zbudowany z różnorodnego materiału genetycznego wszystkich strzępek; wymiana materiału genetycznego tam jednak najprawdopodobniej nie zachodzi (PURVIS 1997). Mechaniczne połączenia między *C. rangiferina* (L.) Weber ex F.H. Wigg. i *C. mitis* Sandst. czy też jeszcze bardziej spektakularne między *C. rangiferina* i *C. squamosa* Hoffm. również zostały odnotowane. Ta ostatnia hybryda daje się poznać po obecności łuskowatych podcepców, normalnie niewystępujących u *C. rangiferina* (JAHNS 1987).

Do powstania mechanicznych hybryd dochodzi wówczas, gdy bionty z różnych propagul rozwijają się razem, tworząc wspólną plechę. Tym zjawiskiem tłumaczyć można występujące zwykle kompleksy nitkowatych plech u porostów tworzonych przez mikobionty z rodzajów *Bryoria*, *Usnea* i *Alectoria*. Zapewne także wiele porostów skorupiatych, jak np. *Rhizocarpon geographicum* (L.) DC. (PURVIS 1997) czy pospolity w naszym kraju, listkowaty epifit *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl., formuje plechy niejednorodnie genetycznie (SCHUSTER i współaut. 1985). Powstawanie takich hybryd nie jest jedynie ograniczone do fazy inicjacji plech, ale może się także dokonywać na skutek fuzji już wykształconych, niezależnych struktur porostowych, jak w przypadku *Lecanora gangaleoides* Nyl. (HAWKSWORTH 1988a). Jest wielce prawdopodobne, że „odradzanie” się wieloletnich plech (jak choćby wspomnianego *Rhizocarpon geographicum*, czy wielko-

plechowej *Lobaria pulmonaria*), następuje w wyniku przechwytywania propagul pochodzących z odmiennych genetycznych źródeł. W ten sposób właśnie tłumaczyć można fakt zmiany pojedynczych, początkowo jednorodnych fizjologicznie, młodych plech *Umbilicaria vellea* (L.) Ach. i *U. mammulata* (Ach.) Tuck. na polimorficzne w późniejszym wieku (LARSON i CAREY 1986).

O wiele rzadsze są przykłady istnienia „prawdziwych”, generatywnych hybryd wśród porostów. HAWKSWORTH (1988b) cytuje za innymi lichenologami kilka prac o naturalnych hybrydach powstałych najprawdopodobniej w konsekwencji wymiany ma-

teriału genetycznego między *Cladonia grayi* G. Merr. ex Sandst. i *C. merochlorophaea* Asahina oraz *C. cryptochlorophaea* Asahina i *C. perlomera* Kristinsson, a także *Aspicillia contorta* (Hoffm.) Kremp. i *A. hoffmannii* (Ach.) Flagey. Jednakże, wobec wysuwanych dzisiaj wątpliwości co do poprawności wyróżniania odrębnych, chemicznych gatunków w grupie *Cladonia chlorophaea* (wymienionych powyżej) oraz traktowania *A. contorta* i *A. hoffmannii* jako spokrewnionych taksonów w ramach tego samego gatunku (patrz Index Fungorum; <http://indexfungorum.org>), informacje o generatywnych hybrydach należałoby poddać krytycznej rewizji.

PODSUMOWANIE

Natura symbioz porostowych między grzybowym a glonowym lub/i sinicowym komponentem jest skomplikowana. Wypracowana została w drodze ewolucji trwającej co najmniej 600 mln lat, a jej początki miały miejsce w środowisku wodnym. Zdolność grzybów do lichenizowania była najprawdopodobniej zjawiskiem powszechnym, utraconym jednak przez część z nich z chwilą skolonizowania lądu. Grzyby formujące porosty (ok. 15 000 gatunków) obecne są dziś w odległych filogenetycznie grupach systematycznych; najwięcej wśród workowców Ascomycota z klasy Lecanoromycetes.

Najprostsze dwubiontowe związki prowadzą do powstania klasycznych porostów, definiowanych jako stabilna, samowystarczalna asocjacja mikobionta i fotobionta, w której mikobiont jest partnerem zewnętrznym. W sytuacji odwrotnej, kiedy to komponent zielony spełnia rolę wiodącą, mamy do czynienia z endosymbiotycznymi mykofykobiozami i nie zaliczamy ich do porostów. W niektórych przypadkach nie można określić dominanta takiej wspólnoty życiowej, jednak rola grzyba (np. *Bryophagus*, *Collema*, *Lempholemma*) w kształtowaniu morfologii plechy pozostaje bezsporna.

Symbiozy między jednym mikobiontem a dwoma komponentami zielonymi dotyczą co najmniej 500 gatunków lichenizujących grzybów. Wyrażają się w formowaniu plech z zewnętrznymi lub wewnętrznymi cefalodiami skupiającymi cyjanobakterie, których głównym zadaniem staje się asymilacja wolnego azotu. Wiązanie węgla i jego transformacja do przyswajalnych dla grzyba alkoholi cukrowych (sorbitol, mannitol i erytritrol) staje się wówczas domeną komponentu glonowego.

W nielicznych przypadkach poszczególne części plechy z odmiennymi fotosyntetyzującymi biontami przybierają postać odrębnych fototypów znacznie odbiegających od siebie morfologią. Porosty epibryofityczne i nalistne są również przypadkiem takiej asocjacji, w której grzyb wykorzystuje asymilaty pochodzące z dwóch autotroficznych źródeł. Związki trójbiontowe, w których dodatkowy grzybowy komensal lub pasożyt długotrwale korzysta z metabolitów swego porostowego gospodarza są różnorodne i licznie reprezentowane (ok. 1500–2000 gat. grzybów naporostowych).

Typowym odzwierciedleniem symbiozy czterobiontowej jest obecność na plechach porostów innych, związanych z nimi klasycznych porostów (tzw. porostów naporostowych; ponad 100 gat.). Wynikiem takiego układu jest formowanie odrębnych plech na plesze macierzystej gospodarza. Relacje tego typu mają najczęściej komensaliczny charakter. Do związków między trzema mikobiontami a jednym fotobiontem dochodzi wówczas, gdy pojawia się pasożyt grzyba już pasożytującego na dwubiontowej plesze porostu.

W wielu wypadkach rzeczywista ilość komponentów plech porostowych jest większa niż można by wywnioskować z cech morfologicznych całej struktury, a powstała asocjacja ma postać mechanicznej hybrydy. O wielu aspektach tego zjawiska jeszcze nie wiemy, ale faktem jest, że podobne morfotypy mogą być formowane przez mikobionta z różnymi gatunkami lub szczepami komponentów zielonych. Stwarza to okazję do spekulacji, że przynajmniej czasami, na niektórych etapach rozwoju porostu mamy do czynienia z wielobiontową symbiozą.

LICHEN SYMBIOSES IN THE LIGHT OF RELATIONSHIPS BETWEEN MYCOBIONTS AND FOTOBIONTS

Summary

Nature of lichen symbioses involving fungi, green algae or/and cyanobacteria is varied. It has been worked out during the evolution lasting at least 600 million years and its beginnings had place in water environment. Ability of fungi to the lichenization was probably a current phenomenon, lost however by some of them after land colonization. The lichen-forming fungi (ca 15 000 species) are contemporarily present in phylogenetically distant groups, for the most part within Lecanoromycetes, Ascomycota. Common two-biont symbioses lead to classical lichens, defined as a stable, self-supporting association of a mycobiont and a photobiont in which the mycobiont plays the role of an exhibitant. In opposite situation, when the 'green' component is the exhibitant such endosymbiosis is named 'mycophycobiosis' and excluded from lichens. In some instances, there is no clear exhibitant function, but the role of fungus (e.g. *Bryophagus*, *Collema*, *Lempholemma*) in forming of thallus morphology remains unquestionable. Symbioses involving one mycobiont and two green components concern at least ca. 500 species of lichenized fungi. They appear in lichen thalli with external or internal cefalodia containing cyanobacteria, that fix only nitrogen. Carbon fixation and its transformation to sugar alcohols (sorbitol, mannitol and erytritol), available for fungus, becomes then the domain of the alga component. In few cases separate parts of lichen thalli containing cyano- and

green algal fotobionts have various fototypes distinct in their morphology. Epibryophytic and epiphyllic lichens may represent also such associations in which the mycobiont use fotosynthetic products from two autotrophic sources. Three-biont long-term relationships between lichens and additional commensalic or pathogenic fungus are diverse and numerously represented (ca 1500–2000 species of lichenicolous fungi). The classical reflection of four-biont symbioses are associations of lichens and lichenicolous lichens (at least 100 species) displaying in distinct lichen thallus over the thallus of the lichen host. Such relationships have usually a commensalistic character. There are also trofic units between three mycobionts and one fotobiont when additional fungal pathogen infects another one, existing yet on two-biont lichen thallus. In many cases the real number of involving lichen bionts is larger than we may infer from morphology of a single structure. Many questions about this phenomenon are still unresolved, it is known, however, that similar morphotypes could be formed by one mycobiont and different species or strains of green components. One may speculate that at least sometimes, multi-bionts symbioses are present at some stages of lichen ontogeny. Another multi-bionts associations are known as 'mechanical hybrids' which may arise from different propagules growing together to form a single thallus.

LITERATURA

- ALTERMANN S., 2004. *A Second Look at Letharia (Th. Fr.) Zahlbr.* Bull. California Lichen Soc. 11, 33–36.
- ANTHONY P. A., HOLTUM J. A. M., JACKES B. R., 2002. *Shade acclimation of rainforest leaves to colonization by lichens.* Funct. Ecol. 16, 808–816.
- APTROOT A., 2006. *Mycosphaerella and its anamorphs: 2. Conspectus of Mycosphaerella.* CBS Biodiversity series 5. Centraalbureau voor Schimmelcultures, Utrecht.
- ARMALEO D., CLERC P., 1990. *Lichen chimeras: DNA analysis suggests that one fungus forms two morphotypes.* Exp. Mycol. 15, 1–10.
- BECK A., KASALICKY T., RAMBOLD G., 2002. *Mycophotobiontal selection in a Mediterranean cryptogam community with Fulgensia fulgida.* New Phytol. 153, 317–326.
- BEHERA B. C., MAKHIJA U., 2001. *Effect of various culture conditions on growth and production of salazinic acid in Bulbothrix setschwanensis (lichenized ascomycetes) in vitro.* Curr. Sci. 80, 1424–1427.
- BYSTREK J., 1997. *Podstawy Lichenologii.* Wydawnictwo Uniwersytetu Marii Curie-Skłodowskiej, Lublin.
- CEYNOWA-GIELDOŃ M., 2002. *The genus Epigloea in Poland.* Acta Mycol. 37, 3–11.
- CHLEBICKI A., 2007. *Nielichenizujące grzyby epi- i endolityczne (litobionty).* Wiad. Bot. 51, 5–13.
- CHLEBICKI A. & OLEJNICZAK P., 2007. *Symbiotic drift as a consequence of declining host populations.* Acta Biol. Cracov. Bot. 49, 89–93.
- CYKOWSKA B., FLAKUS A., 2005. *Epigloea mediocrassata (Epigloeaceae, non-lichenized Ascomycota), a species new to Poland.* Polish Bot. J. 50, 233–234.
- DIEDERICH P., 1996. *The lichenicolous heterobasidiomycetes.* Bibliotheca Lichenologica 61, 1–198.
- DIEDERICH P., 2003. *New species and new records of American lichenicolous fungi.* Herzogia 16, 41–90.
- DÖBBELER P., POELT J., 1981. *Arthopyrenia endobrya, spec. nov., eine hepaticole Flechte mit intrazellulärem Thallus aus Brasilien.* Pl. Syst. Evol. 138, 275–281.
- ETAYO J., DIEDERICH P., SÉRUSIAUX E., 1995. *Dictyonema interruptum, new for the Pyrenees.* Graphis Scripta 7, 5–6.
- FRIEDL T., 1987. *Thallus development and phyco-bionts of the parasitic lichen Diploschistes muscorum.* Lichenologist 19, 193–191.
- GALLOWAY D. J., 2001. *Dendriscoaulon* [W:] *Flora of Australia* 58A. MCCARTHY P. M. (red.). ABRS/CSIRO Australia, Melbourne, 38–39.
- GALLOWAY D. J., KANTVILAS G., ELIX J. A., 2001. *Pseudocypbellaria* [W:] *Flora of Australia* 58A. MCCARTHY P. M. (red.). ABRS/CSIRO Australia, Melbourne, 47–77.
- GRUBE M., DE LOS RÍOS A., 2001. *Observations on Bitatoropsis usnearum, a lichenicolous heterobasidiomycete, and other gall-forming lichenicolous fungi, using different microscopical techniques.* Mycol. Res. 105, 1116–1122.
- GRUMMANN V. J., 1968. *Alte und neue Halbflechten. Ein neuer Flechtenparasit. Placynthium asper-*

- sellum neu für Mitteleuropa*. Sydowia 22, 216–224.
- GUZOW-KRZEMIŃSKA B., 2004. *Różnorodność genetyczna fotobiontów porostowych pojedynczego stanowiska w oparciu o badania rejonu ITS rDNA [W:] Przyroda Polski w europejskim dziedzictwie dóbr natury*. JENDRZEJCZAK E. (red.). Streszczenia referatów i plakatów 53 Zjazdu PTB, Toruń-Bydgoszcz 6–11.09.2004, 125–126.
- GUZOW-KRZEMIŃSKA B., STOCKER-WÖRGÖTTER E., 2007. *Hodowle in vitro mykobionta Protoparmeliopsis muralis i fotobiontów z rodzaju Trebouxia [W:] Botanika w Polsce – sukcesy, problemy, perspektywy*. KĘPCZYŃSKA E., KĘPCZYŃSKI J. (red.). Streszczenia referatów i plakatów 54 Zjazdu PTB, Szczecin 3–8.09.2007, 127.
- HAFELLNER J., 2006. *Lecideoid lecanoralean ascomycetes invading Rhizocarpon subgen. Rhizocarpon taxa, with special emphasis on cryptothal-line species*. Fritschiana (Graz) 52, 31–48.
- HAGER A., BRUNAUER G., TÜRK R., STOCKER-WÖRGÖTTER E., 2008. *Production and bioactivity of common lichen metabolites as exemplified by Heterodea muelleri (Hampe) Nyl.* J. Chem. Ecol. 34, 113–120.
- HALAMA P., VAN HALUWIN C., 2004. *Antifungal activity of lichen extracts and lichenic acids*. BioControl 49, 95–107.
- HAWKSWORTH D. L., 1979. *Blarneya, a lichenized hyphomycete from southern Ireland*. Bot. J. Linn. Soc. 79, 357–367.
- HAWKSWORTH D. L., 1982. *Co-evolution and the detection of ancestry in lichens*. J. Hattori Bot. Lab. 52, 323–329.
- HAWKSWORTH D. L., 1988a. *The variety of fungal-algal symbioses, their evolutionary significance, and the nature of lichens*. Bot. J. Linn. Soc. 96, 3–20.
- HAWKSWORTH D. L., 1988b. *Naming mechanical and sexual hybrids in lichen-forming fungi*. Int. Lichenol. Newsl. 21, 59–61.
- HAWKSWORTH D. L., 1992. *Diploschistes Norman (1853)*. [W:] *The lichen flora of Great Britain and Ireland*. PURVIS O. W., COPPINS B. J., HAWKSWORTH D. L., JAMES P. W., MOORE D. M. (red.). Natural History Museum Publications with the British Lichen Society, London, 101–114.
- HAWKSWORTH D. L., 2000. *Freshwater and marine lichen-forming fungi*. Fungal Divers. 5, 1–7.
- HAWKSWORTH D. L., MIADLIKOWSKA J., 1997. *New species of lichenicolous fungi occurring on Peltigera in Ecuador and Europe*. Mycol. Res. 101, 1127–1134.
- HIBBETT D. S., BINDER M., BISCHOFF J. F., BLACKWELL M., CANNON P. F., ERIKSSON O., HUHDORF S., JAMES T., KIRK P. M., LÜCKING R., LUMBSCH T., LUTZONI F., MATHENY P. B., MCLAUGHLIN D. J., POWELL M. J., REDHEAD S., SCHOCH C. L., SPATAFORA J. W., STALPERS J. A., VILGALYS R., AIME M. C., APTROOT A., BAUER R., BEGEROW D., BENNY G. L., CASTLEBURY L. A., CROUS P. W., DAI Y.-C., GAMS W., GEISER D. M., GRIFFITH G. W., GUEIDAN C., HAWKSWORTH D. L., HESTMARK G., HOSAKA K., HUMBER R. A., HYDE K., KOLJALG U., KURTZMAN C. P., LARSSON K.-H., LICHTWARD R., LONGCORE J., MIADLIKOWSKA J., MILLER A., MONCLAVO J.-M., MOZLEY-STANDRIDGE S., OBERWINKLER F., PARMASO E., REEB V., ROGERS J. D., ROUX C., RYVARDEN L., SAMPAIO J. P., SCHUESLER A., SUGIYAMA J., THORN R. G., TIBELL L., UNTEREINER W. A., WALKER C., WANG Z., WEIR A., WEISS M., WHITE M., WINKA K., YAO Y.-J., ZHANG N., 2007. *A higher-level phylogenetic classification of the Fungi*. Mycol. Res. 111, 509–547.
- HONEGGER R., 1986. *Ultrastructural studies in lichens. II. Mycobiont and photobiont cell wall surface layers and adhering crystalline lichen products in four Parmeliaceae*. New Phytol. 103, 797–808.
- HONEGGER R., 1993. *Tansley Review No. 60. Developmental biology of lichens*. New Phytol. 125, 659–677.
- IHLEN P. G., 1998. *The lichenicolous fungi on species of the genera Baeomyces, Dibaeis, and Icmadophila in Norway*. Lichenologist 30, 27–57.
- JAHNS H. M., 1987. *New trends in developmental morphology of the thallus [W:] Progress and Problems in Lichenology in the Eighties*. PEVELING E. (red.). Bibliotheca Lichenologica 25, 17–33.
- JAMES P. W., GALLOWAY D. J., 1992. *Menegazzia. Flora of Australia 54*. Australian Government Publishing Service, Canberra, 213–246.
- JAMES T. Y., KAUFF F., SCHOCH C., MATHENY B., HOFSTETTER V., COX C. J., CELIO G., GUIEDAN C., FRAKER E., MIADLIKOWSKA J., LUMBSCH T., RAUHUT A., REEB V., ARNOLD A., AMTOFT A., STAJICH J. E., HOSAKA K., SUNG G., JOHNSON D., O'ROURKE B., CROCKETT M., BINDER M., CURTIS J. M., SLOT J. C., WANG Z., WILSON A. W., SCHUELLER A., LONGCORE J. E., O DONNELL K., MOZLEY-STANDRIDGE S., PORTER D., LETCHER P. M., POWELL M. J., TAYLOR J. W., WHITE M. M., GRIFFITH G. W., DAVIES D. R., HUMBER R. A., MORTON J. B., SUGIYAMA J., ROSSMAN A. Y., ROGERS J. D., PFISTER D. H., HEWITT D., HANSEN K., HAMBLETON S., SHOEMAKER R. A., KOHLMAYER J., VOLKMAN-KOHLMEYER B., SPOTTS R. A., SERDANI M., CROUS P. W., HUGHES K. W., MATSUURA K., LANGER E., LANGER G., UNTEREINER W. A., LÜCKING R., BUDEL B., GEISER D. M., APTROOT D. M., DIEDERICH P., SCHMITT I., SCHULTZ M., YAHR R., HIBBETT D. S., LUTZONI F., MCLAUGHLIN D. J., SPATAFORA J. W., VILGALYS R., 2006. *Reconstructing the early evolution of Fungi using a six-gene phylogeny*. Nature 443, 818–822.
- KLUGE M., 2002. *A fungus eats a cyanobacterium: the story of the Geosiphon pyriformis endocyanosis*. Biol. Environ.: Proc. Royal Irish Acad. 102B, 3–6.
- KOCOURKOVÁ J., 2000. *Lichenicolous fungi of the Czech Republic. (The first commented checklist)*. Sborn. Nár. Mus. v Praze, Rada B, Přír. Vědy 55, 59–169.
- KOHLMEYER J., KOHLMEYER E., 1972. *Is Ascophyllum nodosum lichenized?* Botanica Marina 15, 109–112.
- KUKWA M., CZARNOTA P., 2006. *New or interesting records of lichenicolous fungi from Poland*. Herzogia 19, 111–123.
- LARSON D. W., CAREY C. K., 1986. *Phenotypic variation with "individual" lichen thalli*. Amer. J. Bot. 73, 214–223.
- LAWREY J. D., 1986. *Biological role of lichen substances*. Bryologist 89, 111–122.
- LAWREY J. D., 2000. *Chemical interactions between two lichendegrading fungi*. J. Chem. Ecol. 26, 1821–1831.
- LAWREY J. D., DIEDERICH P., 2003. *Lichenicolous fungi: Interactions, Evolution, and Biodiversity*. Bryologist 106, 80–120.
- LAWREY J. D., TORZILLI A. P., CHANDHOKE V., 1999. *Destruction of lichen chemical defences by a fungal pathogen*. Amer. J. Bot. 86, 184–189.
- LUMBSCH H. T., SCHMITT I., PALICE Z., WIKLUND E., EKMAN S., WEDIN M., 2004. *Supraordinal phylogenetic relationships of Lecanoromycetes based on a Bayesian analysis of combined nuclear and mitochondrial sequences*. Mol. Phylogenet. Evol. 31, 822–832.
- LUTZONI F., PAGEL M., 1997. *Accelerated evolution as a consequence of transitions to mutualism*. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 94, 11422–11427.

- LUTZONI F., PAGEL M., REEB V., 2001. *Major fungal lineages are derived from lichen symbiotic ancestors*. *Nature* 411, 937–940.
- NOWAK J., 1998. *Porosty (Lichenes). VI.2. Buelliaceae (Physciaceae sensu lato)* [W:] *Flora polska. Rośliny zarodnikowe Polski i ziem ościennych*. Instytut Botaniki im. W. Szafera PAN, Kraków.
- NOWAK J., TOBOLEWSKI Z., 1975. *Porosty polskie. Opisy i klucze do oznaczania porostów w Polsce dotychczas stwierdzonych lub prawdopodobnych*. Państwowe Wydawnictwo Naukowe, Warszawa, Kraków.
- OPANOWICZ M., 2003. *Ekologiczna rola wtórnych metabolitów porostowych*. *Wiad. Bot.* 46, 35–44.
- OTT S., 1987. *Sexual reproduction and developmental adaptations in Xanthoria parietina*. *Nord. J. Bot.* 7, 219–228.
- OTT S., MEIER T., JAHNS H. M., 1995. *Development, regeneration and parasitic interactions between the lichens Fulgensia bracteata and Toninia caeruleonigricans*. *Canad. J. Bot.* 73 (Suppl. 1), 595–602.
- PIERCEY-NORMORE M. D., 2006. *The lichen-forming ascomycete Evernia mesomorpha associates with multiple genotypes of Trebouxia jamesii*. *New Phytol.* 169, 331–344.
- PIERCEY-NORMORE M. D., DE PRIEST P. T., 2001. *Algal switching among lichen symbioses*. *Amer. J. Bot.* 88, 1490–1498.
- PINOKIYO A., SINGH K. P., SINGH J. S., 2006. *Leaf-colonizing lichens: their diversity, ecology and future prospects*. *Curr. Sci.* 90, 509–518.
- POELT J., 1985. *Über auf Moosen parasitischen Flechten*. *Sydowia* 38, 241–254.
- PURVIS O. W., 1992. *Lobaria (Schreber) Hoffm. (1796)* [W:] *The lichen flora of Great Britain and Ireland*. PURVIS O. W., COPPINS B. J., HAWKSWORTH D. L., JAMES P. W., MOORE D. M. (red.). Natural History Museum Publications with The British Lichen Society, London, 361–363.
- PURVIS O. W., 1997. *The species concept in lichens* [W:] *Species: The Units of Biodiversity*. CLARIDGE M. F., DAWAH H. A., WILSON M. R. (red.). The Systematics Association Special Volume Series 54, Chapman & Hall, London, 109–134.
- PURVIS O. W., COPPINS B. J., 1992. *Dictyonema C. Ag. (1821)* [W:] *The lichen flora of Great Britain and Ireland*. PURVIS O. W., COPPINS B. J., HAWKSWORTH D. L., JAMES P. W., MOORE D. M. (red.). Natural History Museum Publications with The British Lichen Society, London, 234.
- RAI A. N., BERGMAN B., 2002. *Cyanolichens*. *Biol. Environ.: Proc. Royal Irish Acad.* 102B, 19–22.
- RAVEN J. A., 2002. *The evolution of cyanobacterial symbioses*. *Biol. Environ.: Proc. Royal Irish Acad.* 102B, 3–6.
- RENNER B., 1982. *The presence or absent of secondary metabolites in cephalodia and their possible implications*. *J. Hattori Bot. Lab.* 52, 367–377.
- RÍOS DE LOS A., ASCASO C., GRUBE M., 2002. *An ultrastructural, anatomical and molecular study of the lichenicolous lichen Rimularia insularis*. *Mycol. Res.* 106, 946–953.
- SCHUSTER G., OTT S., JAHNS H. M., 1985. *Artificial cultures of lichens in the natural environment*. *Lichenologist* 17, 247–253.
- SCHÜSSLER A., 2007. *The Geosiphon pyriformis symbiosis – fungus 'eats' cyanobacterium*. Wersja internetowa. <http://www.lrz-muenchen.de/~schuessler/geosiphon/geosiphon.html>
- SÉRUSIAUX E., DIEDERICH P., BRAND A. M., VAN DEN BOOM P., 1999. *New or interesting lichens and lichenicolous fungi from Belgium and Luxembourg. VIII*. *Lejeunia* 162, 1–95.
- SIMPSON A. G. B., ROGER A. J., 2004. *The real 'kingdoms' of eukaryotes*. *Current Biology* 14, R693–R696.
- STARK S., KYTÖVIITA M. M., NEUMANN A. B., 2007. *The phenolic compounds in Cladonia lichens are not antimicrobial in soils*. *Oecologia* 152, 299–306.
- STOCKER-WÖRGÖTTER E., 2001. *Experimental lichenology and microbiology of lichens: culture experiments, secondary chemistry of cultured mycobionts, resynthesis, and thallus morphogenesis*. *Bryologist* 104, 576–581.
- STOCKER-WÖRGÖTTER E., HAGER A., 2008. *Appendix: Culture methods for lichens and lichen symbionts* [W:] *Lichen Biology. Second Edition*. NASH III T. H. (red.). Cambridge University Press, New York, 353–363.
- TAY T., TÜRK A. Ö., YILMAZ M., TÜRK H., KIVANÇ M., 2004. *Evaluation of the antimicrobial activity of the acetone extract of the lichen Ramalina farinacea and its (+)-usnic acid, norstictic acid, and protocetraric acid constituents*. *Z. Naturforsch. Sect. C* 59, 384–388.
- TEHLER A., WEDIN M., 2008. *Systematics of lichenized fungi* [W:] *Lichen Biology. Second Edition*. NASH III T. H. (red.). Cambridge University Press, New York, 336–352.
- TOFT C. A., 1991. *An ecological perspective: the population and community consequences of parasitism* [W:] *Parasite-Host Associations*. TOFT C. A., AESCHLIMANN A., BOLIS L. (red.). Oxford University Press, New York.
- TØNSBERG T., HOLTAN-HARTIHWG J., 1983. *Phycotype pairs in Nephroma, Peltigera and Lobaria in Norway*. *Nord. J. Bot.* 3, 681–688.
- TRIEBEL D., 1989. *Lecideicole Ascomyceten. Eine Revision der obligat lichenicolen Ascomyceten auf lecideoiden Flechten*. *Bibliotheca Lichenologica* 35, 1–278.
- TSCHERMAK-WOESS E., 1980. *Chaenothecopsis consociata – kein parasitische-Pilze sonder lichenisiert mit Dictyochloropsis symbiontica spec. nova*. *Plant Systemat. Evol.* 136, 287–306.
- VARTIA K. O., 1973. *Antibiotics in lichens* [W:] *The Lichens*. AHMADIJAN V., HALE M. E. (red.). Academic Press, New York, 547–561.
- WALSH D. A., DOOLITTLE W. F., 2005. *The real domains of life*. *Curr. Biol.* 15, R237–R240.
- WEBBER F. C., 1967. *Observations on the structure, life history and biology of Mycosphaerella ascophylli*. *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 50, 583–601.
- WHITON J. C., LAWREY J. D., 1982. *Inhibition of Cladonia cristatella and Sordaria fimicola ascospore germination by lichen acids*. *Bryologist* 85, 222–226.
- WIRTH V., 1995. *Die Flechten Baden-Württembergs*. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart.
- YAMAMOTO Y., MIURA Y., HIGUCHI M., KINOSHITA Y., YOSHIMURA I., 1993. *Using lichen tissue cultures in modern biology*. *Bryologist* 96, 384–393.
- YUAN X., XIAO S., TAYLOR T. N., 2005. *Lichen-like symbiosis 600 million years ago*. *Science* 308, 1017–1020.
- ZOCHER B., STOCKER-WÖRGÖTTER E., 2005. *Secondary chemistry of lichen-forming ascomycetes: culture experiments with isolates of Xanthoparmelia species from Australia*. *Folia Cryptogamica Estonica* 41, 123–133.