Реферат: Лишайники

на тему: «Лишайники»

Выполнил:

ст.гр.161

Перекатова Е.В.

Руководитель:

Угай Т.Г.

Томск-99

В МИРЕ ЛИШАЙНИКОВ

Мимо малого мира проходишь ты как посторонний.

Сев на камень, вглядись в удивительный микрорельеф.

На лесном валуне - между мхами - причуды кладонии.

Эти формы познай, их фантастику запечатлев.

Будто явлен в модели нам образ другой биосферы!

Вот лишайник - как рюмочка, рядом-как гранистый лед.

А наросты цетрарий похожи на дебри Венеры,

Через эту чащобу торопится жук-вездеход.

Без лишайников Север всю прелесть бы сразу утратил,

Потому изучаю палитру задобренных скал.

Ю. Линник

Лишайники и их отличие от других растений

Лишайники представляют своеобразную группу комплексных организмов, тело

которых всегда состоит из двух компонентов – гриба и водоросли. Сейчас

каждый школьник знает, что в основе биологии лишайников лежит явление

симбиоза – сожительства двух различных организмов. Но еще немногим более

ста лет назад лишайники были для ученых великой загадкой, и открытие

Симоном Швенденером в 1867 г. их сущности оценивалось как одно из

наиболее удивительных открытий того времени.

Однако как организмы лишайники были известны ученым и в народе задолго

до открытия их сущности. Еще великий Теофраст (371 – 286 до н. э.),

«отец ботаники», дал описание двух лишайников – уснеи (Usnea) и рочеллы

(Rоссе11а). Последнюю уже тогда использовали для получения красящих

веществ. По степенно количество известных видов лишайников возрастало.

Правда, в те времена их называли нередко то мхами, то водорослями, то

даже «хаосом природы» и «убогой нищетой растительности».

Сейчас известно более 20000 лишайников. И каждый год ученые

обнаруживают и описывают десятки и сотни новых неизвестных видов.

В настоящее время лихенология (лат. Lichen – лишайник) – наука о

лишайниках – изучает сложный комплекс проблем, связанных с

возникновением, филогенией, строением, систематикой, биохимией,

физиологией, распространением и экологией лишайников. Ниже эти вопросы

будут освещены.

Чем же лишайники отличаются от других растений?

Во-первых, специфичный признак лишайников - симбиотическое сожительство

двух разных организмов - гетеротрофного гриба (микобионта) и автотрофной

водоросли (фикобионта).

Во-вторых, лишайники образуют особые морфологические типы, жизненные

формы, не встречающиеся отдельно у слагающих лишайниковое слоевище

грибов и водорослей.

В-третьих, для лишайников в целом и каждого его компонента в отдельности

характерен особый тип метаболизма.

В-четвертых, весьма специфична биохимия лишайников, образование в них

вторичных продуктов обмена - лишайниковых веществ, не встречающаяся в

других группах организмов.

Наконец, лишайники отличаются от других групп веществ, в том числе и от

свободноживущих грибов и водорослей, особой биологией: способом

размножения, медленным ростом, отношением к экологическим условиям.

На основании этих специфических свойств лишайников можно дать следующее

определение: лишайниками являются организмы, тело (слоевище) которых

всегда состоит из двух компонентов - автотрофного фикобионта и

гетеротрофного микобионта, образующих единое симбиотическое

сожительство, отличающееся свободными морфологическими типами и особыми

физиолого-биохимическими процессами.

Лишайники делятся на три неравноценные группы:

К ней относится большее число лишайников, класс сумчатых лишайников, т.

к. образованы сумчатыми грибами

Небольшая группа, класс базидиальных лишайников, т. к. образованы

базидиальными грибами (менее устойчивые грибы)

“Несовершенные лишайники” получили свое название из-за того, что у них

небыли обнаружены плодовые тела со спорами

Компоненты лишайников и их взаимоотношение

Грибной компонент (микобионт)

Представители трех классов грибов- аскомицетов, базидиомицетов и

фикомицетов, вступив в контакт с водорослью, дали начало образованию

лишайников.

О близости с грибами говорит строение вегетативного тела лишайника и их

плодовых тел. Вегетативное тело лишайника, называемое таломмом или

слоевищем, целиком состоит из переплетения грибных гиф. Водоросли же

либо разбросаны в беспорядке среди грибных гиф по всей толще слоевища,

либо расположены отдельным дифференцированным слоем несколько ниже его

поверхности. Вегетативное тело лишайника целиком живет в воздушной

среде. Гифы, образующие слоевище лишайника, представляют собой простые

или разветвленные тонкие (шириной 3-10 мкм) нити, растущие вершиной.

Гифа покрыта двухслойной оболочкой, под которой находится протоплазма.

Обычно гифы поделены поперечной перегородкой на клетки. Протоплазма

лишайника слегка зерниста. В вегетативной клетке почти всегда имеется

одно ядро. Оказывается, что переход вегетативных гиф лишайникового

слоевища к воздушному образу жизни привела к утолщению их оболочек. В

таких слоевищах грибные гифы с сильно утолщенными стенками выполняют

роль механической, укрепляющей ”ткани”. Так же увеличен обмен веществ за

счет утолщения плазматического тяжа с соседними клетками.

Тесный контакт с водорослью обеспечил появление у микобионта лишайника

некоторых специфичных типов гиф: ищющие и охватывающие. Ищущие гифы

являются боковыми ответвлениями обычных гиф. После того как ищущие гифы

обнаруживают водорсль, у них появляются боковые ответвления, плотно

захватывающие и тесно оплетающие клетки водоросли - это охватывающие

гифы. Еще один тип специфичный для лишайниковых гиф- это двигательные

гифы. Они возникают в зоне водорослей и служат для переноса их клеток в

растущий край слоевища, который обычно будет образован одними только

гифами микобионта и не содержит водорослей.

Благодаря воздушному образу жизни и симбиозу с водорослями у грибов

появилась тенденция к развитию сложных вегетативных структур. Как

правило, микобионт лишайника образует сложноустроенные талломы, с хорошо

дифференцированными анатомическими слоями, которые встречаются лишь у

лишайников.

Водорослевый компонент (фикобионт)

Водоросли, встречающиеся в слоевище лишайников, называются фикобионтами

лишайников. По своему систематическому отношению они относятся к

различным отделам: к сине- зеленым (cyanophyta), зеленым (chlorophyta),

желто- зеленым (xanthophyta) и бурым (phaeophyta) водорослям.

Долгое время считалось, что каждому виду лишайника соответствует свой

вид водоросли. Однако сравнительно небольшое количество водорослей

способно существовать в симбиозе с грибом. Водоросли, окруженные со всех

сторон грибной тканью, значительно меньше света, чем это необходимо для

нормальной жизнедеятельности. И если водоросль не может приспособиться к

осуществлению процесса фотосинтеза при минимальной световой

интенсивности, то она неизбежно погибает. Значит, при образовании

слоевища лишайника не гриб подбирает себе подходящего партнера из числа

водорослей. Как показало изучение лишайниковых фикобионтов, в слоевище

лишайников встречаются представители 28 родов водорослей.

Водоросли в слоевище лишайников очень сильно изменяют свой внешний

облик. Особенно это касается нитчатых водорослей, которые под действием

гриба распадаются на отдельные клетки и часто деформируются.

Размножаются водоросли внутри слоевища обычно делением или

апланоспорами.

Существуют различия между фикобиантами лишайников и свободноживущим

водорослями. Так фикобионты лишайников отличаются замедленным ростом в

слоевище. Интересно, что при таком росте фотосинтетическая способность у

лишайниковых водорослей ничуть не изменилась. Так же было установлено,

что водоросли в слоевище лишайников полностью или в значительной степени

лишены своих избыточных ассимилированных ими веществ, крахмалом и

запасными веществами, липоидов, гликогена и других. Лишайниковые

водоросли очень устойчивы к высоким температурам, способны переносить

длительное высушивание.

Так лишайниковые водоросли претерпевают не только морфологические, но и

физиологические изменения.

Взаимоотношения гриба и водоросли в теле лишайника.

Вопрос взаимоотношения гриба и водоросли в слоевище лишайника занимал

умы ученых еще в конце прошлого столетия, да и в наше время продолжает

волновать лихенологов. Со дня открытия С.Швендера прошло более 100 лет.

За этот период появилось не менее десятка теорий, пытающихся объяснить

отношение между грибом и водорослью, однако среди них нет ни одной

общепризнанной и окончательно доказанной. С.Швендер, обнаружив, что

лишайник состоит из гриба и водоросли, предположил, что гриб в слоевище

паразитирует на водоросли. Однако он ошибочно отвел роль хозяина, а

водоросли-раба.

Но уже в те времена некоторые ученые выдвинули мысль о двустороннем

паразитизме компонентов лишайника – гриба на водоросли и водоросли на

грибе. При этом было высказано предположение, что гриб и водоросль в

слоевище лишайника находятся в полном морфофизиологическом единстве и

связаны между собой так же, как корни и листья цветковых растений.

Такое сравнение, безусловно, было совсем необоснованным.

Наибольшее распространение среди ученых того времени получила теория

мутуалистического симбиоза. Сторонники этой теории считали, что в

слоевище лишайника гриб и водоросль находятся во взаимовыгодном

симбиозе: водоросль «снабжает» гриб органическими веществами, а гриб

«защищает» водоросль от чрезмерного нагревания и освещения и

«обеспечивает» ее водой и неорганическими солями. Однако в 1873 г.

этой идеалистической теории был нанесен удар. Известный французский

исследователь Е.Борне, изучая анатомическое строение слоевища

лишайников, обнаружил внутри водорослевых клеток грибные отростки –

гаустории, всасывающие органы гриба. Это позволяло думать, что гриб

использует содержимое клеток водорослей, т. е. ведет себя как паразит.

За прошедшие со времен Борне 100 лет в слоевище лишайников было открыто

и описано много различных форм абсорбционных, или всасывающих, гиф

гриба. Эти гифы плотно прижимаются к клетке водоросли или проникают в

нее и служат, как предполагают, для передачи веществ, которые образуют

водоросли в результате своей жизнедеятельности, грибному компоненту.

О том, что в слоевище лишайника происходит обмен веществами между грибом

и водорослью, ученые стали говорить сразу после открытия двойственной

природы лишайников. Однако некоторые экспериментальные подтверждения

этим предположениям были получены лишь за последние три десятилетия.

Применение новейших методов физиологических исследований с

использованием меченых атомов углерода и азота, особых красящих веществ

и некоторых других позволило установить, что гриб получает вещества,

ассимилируемые водорослью, и ведет себя в слоевище лишайника как

паразитический организм. Однако для существования как самого гриба, так

и лишайника в целом необходимо, чтобы водоросль, окруженная со всех

сторон грибными гифами, все-таки могла жить и более или менее нормально

развиваться. Если гриб начнет проявлять себя слишком активно, поражать

все без исключения водоросли и, использовав их содержимое, уничтожать

их, это в конце концов может при вести к гибели всех водорослей

слоевища. Но тогда, уничтожив весь свой запас питания, погибнет и сам

гриб, а значит, перестанет существовать и лишайник.

Гриб должен использовать лишь часть водорослей, оставляя резерв –

здоровые и нормальные водоросли, содержимым которых он мог бы питаться.

Учеными были замечены любопытные защитные реакции со стороны

лишайниковых водорослей. Например, одновременно с проникновением

гаустория в клетку водоросли эта клетка делилась. При этом плоскость

деления, как правило, проходила как раз через участок, занятый

гаусторием, а образовавшиеся в результате этого процесса дочерние клетки

были свободны от гаусториев. Было замечено также, что обычно гриб

поражает водоросли, уже достигшие определенной стадии зрелости. Однако

большей частью защитная реакция водорослей против активности грибного

компонента очень слаба.

Способность водорослей нормально развиваться и даже размножаться в

слоевище лишайника сохраняется скорее благодаря умеренности паразитизма

самого гриба.

Ученые отмечают, что степень паразитизма гриба на водоросли различна не

только у разных видов лишайников, но даже в одном и том же слоевище.

Резкий паразитизм обнаружен лишь у примитивных лишайников. Гаустории,

проникающие глубоко внутрь протопласта водоросли, пока что были найдены

лишь у наиболее просто организованных форм, в слоевище которых еще

нельзя различить оформленных дифференцированных слоев. В слоевищах

более высокоорганизованных лишайников часть клеток водорослей поражена

грибными гифами, а остальные продолжают нормально жить и развиваться.

Обычно у высокоорганизованных форм лишайников паразитизм гриба на

водоросли носит весьма умеренный характер: прежде чем гриб убьет

пораженные им клетки, успевает вырасти одно или несколько поколений

водорослей.

Отношения между мико- и фикобионтом в слоевище лишайника не сводятся

только к паразитизму гриба на водоросли. Ученые предполагают, что эти

отношения гораздо сложнее. Еще в начале нашего века крупнейший русский

лихенолог А.А.Еленкин, изучая анатомическое строение лишайников,

обнаружил в их слоевище некральные зоны водорослей – скопления

отмерших, потерявших зеленую окраску клеток, расположенные несколько

ниже зоны живых водорослей. К этим бесцветным мертвым клеткам

водорослей тоже тянулись грибные гифы. Это привело Л. А. Еленкина к

мысли, что гриб в слоевище лишайника вначале проявляет себя как

паразитический организм, поражая живые клетки водоросли и используя их

содержимое. Затем, убив водоросль, гриб переходит к сапрофитному способу

питания, поглощая и ее мертвые остатки. Таким образом, гриб в слоевище

лишайника ведет себя и как паразит, и как сапрофит. И отношения между

грибом и водорослью в слоевище лишайника Л. А. Еленкин назвал

эндопаразитосапрофитизмом.

Интересную мысль о взаимоотношении компонентов в слоевище лишайника

высказал в 60-х годах нашего столетия крупнейший советский лихенолог

А.Н.Окснер. Он пришел к выводу, что водоросль в слоевище лишайника,

полностью изолированная от внешней среды грибной тканью, обязательно

должна забирать у грибного компонента все необходимые для своего

существования вещества, за исключением тех органических соединений,

которые она сама вырабатывает на свету в процессе

ассимиляции углекислоты. К этим жизненно необходимым для водоросли

веществам относится прежде всего вода, а также минеральные соли,

азотистые и некоторые другие неорганические соединения. Следовательно,

и водоросль в слоевище лишайника проявляет себя как паразит. Причем это

вовсе не противоречит общему характеру ее питания. Как показало

изучение лишайниковых водорослей в чистых культурах, многие из них,

будучи большей частью автотрофными организмами, способны и к

миксотрофному питанию.

Таким образом, ученые считают, что водорослевый и грибной компоненты

лишайника находятся в очень сложных взаимоотношениях. Микобионт ведет

себя как паразит и сапрофит на теле водоросли, а фикобионт, в свою

очередь, паразитирует на лишайниковом грибе. При этом паразитизм

фикобионта всегда носит более умеренный характер, чем паразитизм

гриба.

Однако все высказанные по этому поводу точки зрения до сих пор остаются

лишь догадками и большей частью не подтверждены экспериментально:

лишайники оказались очень трудным объектом для физиологических

исследований. Ученые пока не научились выращивать и поддерживать в

живом состоянии слоевище лишайников в искусственных условиях. Время от

времени появляются сообщения об удачных опытах выращивания лишайника в

условиях лаборатории, но пока эти сообщения единичны и не всегда

достоверны.

Одной из причин неудач подобных попыток можно считать чрезвычайно

медленный рост лишайников. Лишайники – многолетние растения. Обычно

возраст взрослых слоевищ, которые можно увидеть где-нибудь в лесу на

стволе деревьев или на почве, составляет не менее 20 – 50 лет. В

северных тундрах возраст некоторых кустистых лишайников рода кладония

достигает 300 лет. Слоевище лишайников, имеющих вид корочки, в год дает

прирост всего 0,2 – 0,3 мм.

Кустистые и листоватые лишайники растут несколько быстрее – в год их

слоевище увеличивается на 2 – 3 мм. Поэтому, чтобы вырастить взрослый

лишайник в лаборатории, требуется не менее 20 лет, а может быть, и вся

жизнь исследователя. Трудно проводить столь долговременный эксперимент!

Вот почему физиологические особенности лишайников, в том числе

взаимоотношения компонентов, как правило, изучают на культурах

изолированных мико- и фикобионтов. Этот метод очень перспективен, так

как позволяет ставить длительные и воспроизводимые опыты. Но, к

сожалению, данные, полученные этим методом, не могут полностью отразить

те процессы, которые происходят в целом слоевище лишайника.

И тем более мы не вправе считать, что в природе, в естественных

условиях, в слоевищах лишайника эти процессы протекают точно так же,

как в культурах изолированных симбионтов. Вот почему все теории,

пытающиеся объяснить взаимоотношения компонентов лишайников, остаются

пока лишь догадками.

Более успешным оказалось изучение форм контакта между гифами гриба и

клетками водорослей в слоевищах лишайников. Как показали исследования с

применением электронной микроскопии, в слоевище лишайников можно

встретить по крайней мере пять типов контакта между грибными гифами и

водорослевыми клетками.

Чаще всего отдельная клетка водоросли и клетка грибной гифы находятся в

непосредственном контакте друг с другом. В таком случае гриб образует

специальные абсорбционные, всасывающие органы, которые проникают внутрь

водорослевой клетки или плотно прижимаются к ее оболочке.

В настоящее время среди абсорбционных органов гриба в слоевище

лишайников различают несколько типов: гаустории, импрессории и

аппрессории.

Гаустории – это боковые выросты гиф гриба, которые прорывают оболочку

клетки водоросли и проникают в ее протопласт. Обычно в клетке водоросли

развивается один гаусторий, но иногда их может быть и два. В слоевище

лишайника гаустории встречаются в большом количестве и существуют

продолжительное время. Различают интрацеллюлярные (внутриклеточные) и

интрамембранные (внутриоболочковые) гаустории.

Интрацеллюлярные гаустории полностью прорывают оболочку клетки

водоросли и проникают глубоко внутрь ее протопласта. Интрацеллюлярные

гаустории образуются в случае резкого паразитизма гриба на водоросли.

Это особенно характерно для лишайников с примитивным строением слоевища.

У более высокоорганизованных лишайников образуются только

интрамембранные гаустории. Они прорывают оболочку клетки водоросли и

достигают ее протопласта, но не углубляются в него, а остаются в

оболочке водорослевой клетки. Наибольшее количество интрамембранных

гаусториев образуется в слоевище лишайников весной, в начале

вегетационного периода. С наступлением осени они далеко отступают от

протопласта водоросли.

Другой тип всасывающих органов гриба – импрессории – тоже боковые

выросты грибных гиф, но, в отличие от гаусториев, они не прорывают

оболочку клетки водоросли, а вдавливают ее внутрь. Импрессории отмечены

у очень многих лишайников, например у широко распространенной

пельтигеры (Ре1tigera).

Интересно, что в слоевищах, произрастающих во влажных местообитаниях,

импрессории почти не развиваются, у тех же видов в сухих местообитаниях

они образуются в большом количестве. При длительной засухе число

импрессориев также увеличивается. Предполагают, что в засушливые

периоды и в сухих местообитаниях гриб, чтобы удовлетворить потребности

в питании, увеличивает свою всасывающую поверхность за счет увеличения

количества и размеров импрессориев.

В отличие от гаусториев и импрессориев, образованных боковыми

отростками гифы, аппрессории образуются вершиной грибной гифы. Такая

вершина гифы плотно прижимается снаружи к оболочке клетки водоросли,

никогда не проникая ни в ее протопласт, ни в ее внутренний слой.

Наличие в слоевищах многих лишайников абсорбционных органов гриба

хорошо доказывает паразитическую сущность отношений микобионта к

фикобионту. Но во многих случаях у лишайникового гриба все же не

удается обнаружить особых абсорбционных органов, чаще всего у

лишайников, фикобионт которых имеет тонкие оболочки клеток. В таких

случаях уже внешний контакт гифы гриба и клетки водоросли может

обеспечить обмен веществами между ними. Иногда гифы полностью оплетают

водоросли в виде сплошного покрова и при этом, сливаясь своими

стенками, даже образуют клеточную псевдопаренхимную ткань. На первый

взгляд кажется, что водоросли не особенно страдают от плотного

окружения гифами гриба: они долго сохраняют свою зеленую окраску и

продолжкают интенсивно делиться.

Но в более старых участках слоевища можно найти немало отмерших

обесцвеченных клеток – гриб рано или поздно все-таки убивает водоросли.

Такой же тип контакта между гифами гриба и клетками водорослей был

найден у некоторых слизистых и базидиальных лишайников.

У ряда лишайников, в слоевище которых встречаются нитчатые улотриксовые

водоросли, можно наблюдать еще один тип контакта. Как правило, в таком

случае нити водорослей бывают целиком покрыты грибными гифами. При чем

лишь иногда гифы образуют на поверхности водорослевой нити рыхлую

сетку. Чаще же они располагаются очень густо и, срастаясь своими

стенками, образуют сплошной чехол. Отдельная лопасть такого лишайника

имеет вид тончайшего волоса. Под микроскопом она напоминает полую

трубку, стенки которой образованы сросшимися грибными гифами; внутри

трубки тянется нить водоросли.

Описанные выше формы контакта между гифами микобионта и клетками

водорослей, по всей видимости, не исчерпывают всего многообразия

способов, с помощью которых гриб и водоросль в слоевище лишайников

устанавливают между собой тесную связь. Исследования в этом направлении

только начинаются. Можно думать, что дальнейшее изучение тончайших

структур лишайникового слоевища с помощью электронного микроскопа не

только даст много нового в описании физических контактов между грибным

и водорослевым компонентами лишайников, но и откроет новые горизонты в

понимании их взаимоотношений.

Внешнее и внутреннее строение лишайников

Морфология слоевища лишайников

Слоевище лишайников очень разнообразно по окраске, размерам, форме и

строению.

Лишайники окрашены в самые различные цвета: белый, розовый,

ярко-желтый, оранжевый, оранжево-красный, серый, голубовато-серый,

серовато-зеленый, желтовато-зеленый, оливково-коричневый, коричневый,

черный и некоторые другие. Окраска слоевища лишайников зависит от

наличия пигментов, которые откладываются в оболочках гиф, реже в

протоплазме. Наиболее богаты пигментами гифы корового слоя лишайников и

различные части их плодовых тел. У лишайников различают пять групп

пигментов: зеленые, синие, фиолетовые, красные, коричневые. Механизм

образования их до сих пор не выяснен, но совершенно очевидно, что

важнейшим фактором, влияющим на этот процесс, является свет.

Иногда цвет слоевища зависит от окраски лишайниковых кислот, которые

откладываются в виде кристаллов или зернышек на поверхности гиф.

Большинство лишайниковых кислот бесцветны, но некоторые из них

окрашены, и иногда очень ярко – в желтый, оранжевый, красный и другие

цвета. Окраска кристаллов этих веществ определяет и окраску всего

слоевища. И здесь важнейшим фактором, способствующим образованию

лишайниковых веществ, является свет. Чем ярче освещение в месте

произрастания лишайника, тем ярче он окрашен. Как правило, очень ярко

окрашены лишайники высокогорий и полярных районов Арктики и Антарктики.

Это тоже связано с условиями освещения. Для высокогорных и полярных

районов земного шара характерны большая прозрачность атмосферы и высокая

интенсивность прямой солнечной радиации, обеспечивающие здесь

значительную яркость освещения. В таких условиях в наружных слоях

слоевищ концентрируется большое количество пигментов и лишайниковых

кислот, обусловливая яркую окраску лишайников. Предполагают, что

окрашенные наружные слои защищают нижележащие клетки водорослей от

чрезмерной интенсивности освещения.

Из-за низкой температуры осадки выпадают в Антарктике только в виде

снега. В такой форме они не могут быть использованы растениями. Вот

здесь-то темная окраска лишайников и приходит им на помощь.

Темноокрашенные слоевища антарктических лишайников за счет высокой

солнечной радиации быстро нагреваются до положительной температуры даже

при отрицательной температуре воздуха. Снег, падающий на эти нагретые

слоевища, тает, превращаясь в воду, которую лишайник сразу же

впитывает. Таким образом он обеспечивает себя водой, необходимой для

осуществления процессов дыхания и фотосинтеза.

Насколько разнообразны слоевища лишайников по окраске, настолько же

разнообразны они и по форме. Слоевище может иметь вид корочки,

листовидной пластинки или кустика. В зависимости от внешнего облика

различают три основных морфологических типа: накипные, листоватые и

кустистые лишайники.

Накипные лишайники

Слоевище накипных лишайников имеет вид корочки, плотно сросшейся с

субстратом. Толщина корочки очень различна. Она может быть весьма

тонкой и иметь вид еле заметной накипи или порошкообразного налета;

может быть толщиной 1 – 2 мм, а иногда бывает и довольно толстой,

достигая в толщину половины сантиметра. Как правило, накипные слоевища

небольших размеров, их диаметр составляет всего несколько миллиметров

или сантиметров, но иногда может достигать и 20 – 30 см. В природе

нередко можно наблюдать, как небольшие по размерам накипные слоевища

лишайников, сливаясь друг с другом, образуют на каменистой поверхности

скал или стволах деревьев крупные пятна, достигающие в диаметре

нескольких десятков сантиметров.

Как правило, накипные слоевища плотно срастаются с субстратом

сердцевинными гифами. Но у некоторых лишайников прикрепление к

субстрату происходит с помощью подслоевища. Подслоевище чаще всего

бывает тем ной окраски и обычно образовано темноокрашенными

толстостенными грибными гифами. Оно никогда не содержит водорослей

(рис. 1). Черную кайму такого подслоевища нередко можно наблюдать по

периферии слоевищ некоторых накипных лишайников или же между бугорками

ассимиляционного слоевища.

Наиболее примитивный тип накипного слоевища (и вообще слоевища

лишайников) – это слоевище в виде тонкого порошкообразного налета. Оно

носит название лепрозного. Лепрозные слоевища очень просты по своему

строению. Они состоят из скоплений отдельных комочков – клубочков

водорослей, окруженных грибными гифами. Такие комочки легко отрываются

и переносятся ветром или животными в другие места, где прикрепляются к

субстрату и спустя некоторое время разрастаются в новые лепрозные

слоевища.

Примитивно устроенным, хотя и более сложным по сравнению с лепрозным,

считается также накипное слоевище в виде отдельных разбро- санных

бородавочек или зернышек. Здесь в анатомической структуре уже

Рис. 1(Lish1.gif)

намечается не которая дифференциация. Водоросли в такой бородавочке не

разбросаны по всей толще и обычно отсутствуют в ее нижней части, а

вверхней части бородавочки можно заметить скопление гиф, напоминающее

коровой слой.

Более высокоорганизованное накипное слоевище имеет вид сплошной плотной

корочки. Такие слоевища обычно уже имеют дифференцированную структуру:

на поперечном срезе здесь можно различить коровой слой, слой

водорослей и сердцевину.

Корочка этих лишайников может быть цельной, гладкой или иметь неровную

поверхность – бородавчатую, бугорчатую, с различными

шиповидными выростами и т. д.

Нередко слоевище бывает поделено мелкими трещинками на отдельные

площадочки, одинаковые по форме и размеру. Эти маленькие площадочки

носят название ареол, а сами слоевища называют ареолированными.

Лишайники с ареолированной структурой слоевища произрастают только на

каменистом субстрате и никогда не встречаются на почве, стволах

деревьев, растительных остатках, гниющей древесине и других

органических субстратах. Для последних характерно развитие накипных

лишайников со слоевищем в виде гладкой, бородавчатой или порошкообразной

корочки. Если на них и встречаются трещинки, они обычно бывают

неглубокими, неопределенными и никогда не образуют ареол. Особенно

характерны ареолированные слоевища для лишайников, произрастающих на

поверхности скал в высокогорных районах, пустынях и других областях

земного шара с крайними условиями для существования растений.

Все перечисленные типы накипных слоевищ являются однообразнонакипными,

ибо они одинаковы по своему строению как в центральной, так и в краевой

части слоевища. Дальнейшее усложнение в структуре накипных лишайников

происходит путем образования переходов к листоватым формам. Особенно

часто такие переходы можно наблюдать у ареолированных слоевищ. В этих

случаях ареолы, расположенные по периферии лишайника, сильно

вытягиваются в радиальном направлении и образуют по краям листовидные

лопасти. Такие слоевища имеют вид округлых розеток, в центральной своей

части ареольнопотрескавшихся, а по периферии лопастных, и носят

название фигурных или радиальных. У высокоорганизованных зернистых,

бородавчатых или гладкокорковых накипных лишайников по периферии

слоевища иногда образуется белый или цветной зонированный край. Обычно

по окраске он отличается от остального слоевища, так как состоит из

радиально растущих гиф микобионта, еще не содержащих водорослей.

Позднее водоросли переносятся в этот край из водорослевой зоны

двигающими гифами.

Переходной формой между накипными и листоватыми лишайниками является

чешуйчатое слоевище, очень характерное, например, для видов, растущих

на почве в пустынных областях земного шара. В пустынях на поверхности

почвы обычно можно заметить коричневатые, серые, желтоватые и розоватые

пятна, образуемые слоевищами чешуйчатых лишайников. Диаметр чешуек

колеблется от 2 – 5 мм до 1 см. Они бывают округлыми, угловатыми, с

ровными и волнистыми, иногда лопастными краями. Чешуйки могут быть

расположены на некотором расстоянии друг от друга или расти так тесно,

что края одной накладываются на поверхность другой. В отличие от

типичных накипных слоевищ чешуйки обычно менее плотно срастаются с

субстратом, и их легко можно от него отделить. Чаще они прикрепляются

отдельными тонкими гифами, отходящими от нижней поверхности. Не редко

эти гифы отходят только от какого-нибудь одного края чешуйки, в то

время как другой остается свободным. В таких случаях чешуйки

приподнимаются и растут не горизонтально, а вертикально. Но иногда они

прикрепляются к субстрату только в своей центральной части довольно

толстыми тяжами, образованными склеенными сердцевинными гифами. Эти

тяжи у лишайников, растущих на почве, могут достигать в длину 0,5 – 1

см и напоминают маленький разветвленный корешок.

В зависимости от субстрата, на котором произрастают накипные лишайники,

среди них различают несколько экологических групп: эпилитные,

развивающиеся на поверхности горных пород; эпифлеодные – на коре

деревьев и кустарников; эпигейные – на поверхности почвы; эпиксильные –

на обнаженной гниющей древесине.

У подавляющего большинства накипных лишайников слоевище развивается на

поверхности субстрата. Однако существует еще одна сравнительно

небольшая, но интересная группа лишайников, слоевище которых целиком

растет внутри камня или коры дерева. Если такое слоевище развивается

внутри камня, его называют эндолитным; если внутри коры дерева –

эндофлеодным или гипофлеодным. Эти лишайники можно разделить на две

группы. У представителей одной из них слоевище погружено в субстрат и

никогда не выступает на его поверхность, изредка выступают лишь плодовые

тела лишайника; у лишайников второй группы слоевище на поверхности

субстрата развивает коровой слой и зону водорослей, а в субстрате –

сердце вину и зону с прикрепляющими гифами.

Эндолитные лишайники чаще всего развиваются внутри известковых пород, но

могут встречаться и внутри силикатных скал. Слоевищные гифы эндолитных

лишайников способны проникать внутрь камня на значительную глубину. Чаще

всего гифы и водоросли лишайника при своем продвижении вглубь камня

используют мелкие трещинки. Оказывается, гифы эндолитных лишайников

выделяют кислоты, растворяющие горные скалы. Благодаря этому они могут

разрушить даже такие твердые породы, как гранит.

Гифы эндолитных лишайников, проникающие в субстрат, обычно очень тонкие

(толщина их всего 1 – 3 мкм), нежные, с длинными клетками. Часто они не

растут прямо, а сгибаются на концах в сторону в виде крючков,

охватывающих кусочки субстрата. Иногда на конце этих гиф образуются

клетки-щетинки – длинные, тонко заостренные на конце волосковидные

клетки.

Проникая в горную породу, гифы обходят твердые, плохо растворимые

минералы и быстро распространяются по более рыхлым и легче растворимым

участкам. Так, например, они довольно быстро разрушают слоистые

кристаллы слюды. Здесь они разветвляются и отодвигают пластинки слюды

одну от другой. Постепенно разрастаясь и разветвляясь, гифы образуют

между пластиночками грибную плектенхиму. Затем в эту плектенхиму

проникают и клетки водорослей, которые размножаются, обвиваются гифами и

все больше раздвигают отдельные листочки слюды.

Обычно гифы эндофлеодных лишайников растут между мертвыми клетками

коры, расщепляя их на небольшие участки. Способны ли гифы пробивать

оболочку клеток коры дерева, пока еще неизвестно. Однако вряд ли можно

допустить, чтобы гифы, проникая внутрь только по трещинкам в коре,

могли образовывать столь оформленные слоевища. Скорее всего гифы

лишайника оказывают на коровые клетки дерева химическое воздействие.

Иногда типично эндофлеодные лишайники долго остаются полностью

погруженными в субстрат, но с изменением условий освещения становятся

поверхностными. Большей частью эти изменения зависят от характера коры.

Еще одна чрезвычайно интересная группа накипных лишайников – это

лишайники с шаровидной формой слоевища. Они широко известны под

названием кочующих лишайников. Встречаются кочующие лишайники в

засушливых областях земного шара, в равнинных и горных степях, пустынях

и иногда в предгорных районах. Слоевище у них комковато-шаровидной формы

и не прикреплено к субстрату. Такие комочки свободно лежат на

поверхности почвы, и ветер или животные переносят их с места на место

как маленькие перекати-поле. Форма комочков может быть самой

разнообразной – от округлой до угловатой, лепешковидной и неправильной.

Их поверхность бывает складчатой, бородавчатой, чешуйчатой или покрыта

сосочковидными выростами. Кочующий образ жизни в засушливых условиях

привел к развитию у этих лишайников толстого и плотного корового слоя.

Эти лишайники, главным образом представителей рода аспицилия

(Aspicilia), иногда называют также «лишайниковой манной». Когда-то в

пустынных областях в голодные годы их добавляли в пищу. В наше время

алжирские крестьяне нередко используют эти лишайники как корм для

овец.

Листоватые лишайники

Слоевище листоватых лишайников имеет вид листовидной пластинки,

горизонтально распростертой на субстрате. Наиболее характерна для него

округлая форма, которая обусловлена горизонтально-радиальным ростом

гиф. В начале образования слоевища гифы листоватых лишайников растут от

одного зачатка по радиусам окружности. У взрослых растений также

наблюдается краевой рост гиф. Обычно молодые слоевища имеют правильную

округлую форму, но позднее они начинают неравномерно

Рис. 2(Lish2.gif)

Рис.3.(Lish3.gif)

1-2 накипные; 3-7 листоватые формы лишайникового слоевища

разрастаться и форма их делается неправильной. Обычно форма слоевища

определяется характером субстрата. Чем ровнее его поверхность, тем

более правильную округлую форму имеют слоевища листоватых лишайников.

Наиболее простое слоевище листоватых лишайников имеет вид одной крупной

округлой листовидной пластинки, достигающей в диаметре 10 – 20 см.

Такая пластинка нередко бывает плотной, кожистой, окрашенной в темно

серый, темно-коричневый или черный цвет (рис. 2, 1). Слоевище,

состоящее из одной листовидной пластинки, носит название монофильного.

Монофильное пластинчатое слоевище обычно прикрепляется к субстрату

только в своей центральной части с помощью толстой короткой ножки,

называемой гомфом (рис. 2, 2-а).

Нередко пластинчатое слоевище бывает по краям выемчато вырезано или

рассечено на широкие доли.

Более сложным по строению является листоватое слоевище, рассеченное на

множество мелких лопастей. Эти лопасти бывают самого разного размера и

формы: узкими и широкими, слабо- и сильноветвистыми, плоскими и

выпуклыми, тесно сомкнутыми и разделенными, налегающими друг на друга

своими краями или строго отграниченными. Как правило, они собраны в

округлые розетки, но иногда образуют слоевища неопределенных,

бесконечно разнообразных форм – по внешнему облику они напоминают

искусно сплетенные кружева, окутывающие разноцветным чехлом стволы и

ветви деревьев.

Характерной особенностью листоватого слоевища лишайников является его

дорсовентральное строение, при котором верхняя поверхность отличается

по строению и окраске от нижней.

Верхняя поверхность слоевища листоватых лишайников бывает ровной,

волнистой, ямчатой, голой, глянцевитой или матовой, нередко

шероховатой, неровной, покрытой бугорками, бородавочками. Иногда на ней

имеются различной формы выросты, реснички, образующие опушение или

войлочный налет.

Нижняя поверхность также разнообразна по своему строению, но ее

характерной особенностью является то, что она почти всегда образует

особые органы, с помощью которых листоватый лишайник прикрепляется к

субстрату. В отличие от накипных лишайников, слоевище которых целиком

плотно срастается с субстратом, листоватые лишайники обычно довольно

рыхло с ним связаны и в большинстве случаев могут быть легко от него

отделены. Только очень немногие виды, например представители рода

гипогимния, прикрепляются к субстрату прямо нижним коровым слоем. Но и

в таком случае не происходит плотного срастания субстрата и всей нижней

поверхности лишайника – слоевище прикрепляется отдельными участками

нижней поверхности. У огромного большинства листоватых лишайников на

нижней стороне слоевища образуются особые органы прикрепления –

ризоиды, ризины или гомф. Они образуются тяжами гиф и отличаются друг от

друга анатомическим строением.

Листоватые лишайники по сравнению с накипными являются значительно более

высоко организованными формами. В эволюционном отношении оказалось

выгодным отделение слоевища от субстрата. Между ними появился не большой

промежуток, и это дало целый ряд преимуществ.

Во-первых, в нем заключена прослойка воздуха, способствующая лучшему

газообмену внутренних слоев слоевища.

Во-вторых, там дольше задерживается влага, благодаря чему слоевище более

длительное время может находиться во влажном состоянии.

В-третьих, в узком пространстве между поверхностью субстрата и

слоевищем обычно задерживаются различные органические и неорганические

вещества, которые могут быть использованы растением.

Но, с другой стороны, отделившись от субстрата, лишайник обрек себя на

массу неудобств. Он стал более уязвим по отношению к факторам внешней

среды – действию ветра, ударам дождя и снега, нападению животных и т.

д. И прежде всего оказалась незащищенной нижняя поверхность лишайника.

Прогрессивная роль отделения лишайника от поверхности, на которой он

рос, состояла в усложнении анатомической структуры слоевища и развитии

особых органов прикрепления. Прежде всего на слоевище появился нижний

коровой слой, обычно отсутствующий у накипных форм лишайников. Огромное

большинство листоватых лишайников имеет на нижней стороне слоевища

хорошо развитый коровой слой. Исключение составляют крупнолистоватые

слоевища пельтигеры. Нижняя поверхность этих лишайников выстлана

рыхлорасположенными сердцевинными гифами, которые образуют также

длинные пучки ризоидальных тяжей, проникающих в субстрат. Эти лишайники

обычно растут на почве, среди мхов. Своеобразное строение нижней

поверхности, отсутствие нижнего корового слоя позволяют этим растениям

лучше и быстрее втягивать влагу из влажных дерновинок мхов.

Однако отделение слоевища от субстрата привело не только к образованию

корового слоя на нижней стороне лишайников, но и к усложнению

анатомической структуры всего слоевища. В отличие от накипных лишайников

у листоватых форм в слоевищах существует четкая дифференциация

анатомических слоев. Как правило, под микроскопом на поперечных срезах

таких слоевищ можно различить 4 хорошо дифференцированных слоя: верхний

коровой слой, слой водорослей, сердцевину и нижний коровой слой.

Особенно большого разнообразия у листоватых лишайников достигает

структура коровых слоев, которые выполняют здесь не только защитную, но

и укрепляющую роль.

Среди листоватых лишайников также встречаются неприкрепленные, кочующие

формы. Они не прикреплены к субстрату и свободно переносятся ветром с

места на место. В горных тундрах Сибири и Чукотки на сухих горных

склонах и пологих сопках обитает другой очень красивый кочующий лишай

ник цетрария Ричардсона (Cetraria richardsonii). Темно-коричневые

слоевища его в сухом состоянии сжимаются и свертываются в комки,

которые, как миниатюрные перекати поле, кочуют с помощью ветра с места

на место.

Кустистые лишайники

Слоевище кустистых лишайников имеет вид прямостоячего или повисающего

кустика, реже неразветвленных прямостоячих выростов.

По организационному уровню кустистые лишайники представляют высший этап

развития слоевища.

В отличие от накипных и листоватых форм лишайников, для которых

характерен горизонтальный рост гиф, у кустистых лишайников наблюдается

вертикально направленный рост гиф и верхушечный рост слоевищ. Это

позволяет кустистым лишайникам путем изгибов веточек в разные стороны

занимать наилучшее положение, при котором водоросли могут максимально

использовать свет для осуществления фотосинтеза. Эти лишайники обычно

прикрепляются к субстрату только небольшим участком нижней части

слоевища. Прямостоячие напочвенные кустистые лишайники чаще всего

прикрепляются к почве тонкими нитевидными ризоидами. Прикрепление

повисающих слоевищ кустистых лишайников к коре дерева или поверхности

скал происходит с помощью псевдогомфа. Последний имеет вид короткой

ножки, расширенной на конце в небольшую пяточку; он напоминает по

внешнему виду гомф листоватых лишайников, но отличается

от него анатомическим строением. Редкое исключение среди кустистых

лишайников составляет антарктический лишайник гимантормия траурная

(Himantornia ligubris). Слоевище его, имеющее вид черных, как бы

мертвых кустиков с разбросанными белыми пятнами, прикрепляется к скалам

с помощью подслоевища.

Слоевища кустистых лишайников могут быть разных размеров. Высота самых

маленьких составляет всего несколько миллиметров, а наиболее крупных 30

– 50 см. Повисающие слоевища кустистых лишайников иногда могут достигать

колоссальных размеров.

Слоевища кустистых лишайников чрезвычайно разнообразны по форме.

Наиболее простые имеют вид отдельных прямостоячих неразветвленных

выростов. Но чаще кустистые лишайники бывают разветвленными и образуют

слоевище в виде густых компактных дерновинок. Такой формой слоевища

обладают очень многие лесные и тундровые напочвенные лишайники. В сухих

сосновых борах, в северных и высокогорных тундрах нередко можно

наблюдать на поверхности почвы сплошные разноцветные ковры,

образованные дерновинками кустистых лишайников. Кустистые слоевища

эпифитных лишайников обычно имеют вид лохматого кустика. Но иногда их

лопасти бывают очень тонкими, сильно вытянутыми, почти нитевидными.

Такие слоевища напоминают по внешнему облику длинные седые или черные

бороды.

Рис.4 (Lish4.gif)

1-6 кустистые формы слоевищ лишайников

Среди кустистых лишайников различают слоевища с плоскими и округлыми

лопастями. Более примитивным типом строения является слоевище с

плоскими лопастями. Эти слоевища ближе всего стоят к листоватым

лишайникам, среди них имеются многочисленные переходные формы между

листоватыми и кустистыми слоевищами. Как и у листоватых лишайников, у

кустистых слоевищ с плосколинейными лопастями нередко наблюдается

дорсовентральное строение. Но, в отличие от листоватых лишайников, на

поперечном срезе лопастей можно различить уже не четыре, а пять

анатомических слоев. Помимо верхнего и нижнего коровых слоев, слоя

водорослей и сердцевины, у этого лишайника имеется еще один слой

водорослей, расположенный над нижней корой слоевища. Таким образом, уже

у кустистых лишайников с плосколинейными лопастями благодаря

вертикальному росту слоевища происходит увеличение поверхности, занятой

водорослями, что способствует более интенсивному процессу фотосинтеза.

Далее в эволюционном развитии кустистых лишайников намечается переход к

радиальной структуре слоевища, как наиболее выгодной для лишайника. В

цилиндрических лопастях водоросли располагаются по окружности и тем

самым достигаются равномерность их освещения со всех сторон и

максимальное увеличение ассимиляционной поверхности слоевища.

Анатомия слоевища лишайников

У лишайников в зависимости от анатомического строения различают два типа

слоевищ:

гомеомерное слоевище, когда водоросли разбросаны по всей толщи слоевища;

гетеромерное слоевище, когда водоросли образуют в слоевище обособленный

слой.

Более примитивным считается слоевище гомеомерного строения. Если

рассмотреть поперечный срез такого слоевища под микроскопом, то хорошо

видно, что оно образовано беспорядочными переплетениями гиф гриба, среди

которых разбросаны отдельные клетки или нити водорослей. Такое строение

наиболее характерно для тех лишайников, фикобионтом которых являются

сине-зеленые водоросли – носток, глеокапса и некоторые другие. Эти

лишайники образуют группу, известную под названием слизистых лишайников.

У лишайников, которые имеют фикобионтом зеленые водоросли, слоевище

гомеомерного строения встречается очень редко, лишь у наиболее

примитивных накипных форм.

Слоевища слизистых лишайников в сухом состоянии имеют вид темных или

даже черных твердых и хрупких корок или пленок. Но они обладают одной

интересной особенностью – способностью впитывать огромное количество

воды, в 20 – 30 раз превышающее их собственную массу. При увлажнении они

сильно разбухают, ослизняются, приобретают характер студня или желе и

становятся оливково-зелеными или грязно-зелеными. Во внешнем облике

этих лишайников имеется много общего с некоторыми свободноживущими

водорослями. Действительно, на формирование внешнего облика этих слоевищ

оказывают большое влияние морфологические особенности их фикобионта –

сине-зеленых водорослей. Для клеток этих водорослей чрезвычайно

характерны слизистые желатинные образования, которые формируются чаще

всего в результате ослизнения толстых оболочек клеток или как продукт

выделения их содержимого. До последнего времени даже считали, что

сине-зеленые водоросли полностью определяют форму слоевища у

большинства слизистых лишайников. Однако поляризационно-оптические

исследования, проведенные в последние годы, показали, что слизистая

масса этих слоевищ образована не только водорослью, но и грибом.

Значительная часть желатина этих лишайников продуцируется грибным

компонентом. Гриб определяет размеры слоевища, формирует лопасти и

основные детали общего вида.

Среди слизистых лишайников встречаются как накипные, так и листоватые и

кустистые формы. Но, в отличие от других лишайников, у слизистых

усложнение морфологического строения почти не приводит к анатомическим

преобразованиям в слоевище. Как у накипных, так и у более

высокоразвитых листоватых и кустистых форм этих лишайников структура

слоевища гомеомерная, т. е. водоросли всегда разбросаны по всей толще

слоевища.

Слизистые лишайники насчитывают небольшое число видов, всего 750, что

составляет толь ко 3% от общего числа всех известных видов лишайников.

Сравнительно небольшое количество этих лишайников, по-видимому, можно

объяснить более поздним вовлечением сине-зеленых водорослей в процесс

образования слоевища лишайников. Но также возможно, что захват грибом

сине-зеленых водорослей был менее успешным по сравнению с зелеными

водорослями. В силу особенностей строения сине-зеленых водорослей,

нередко собранных в колонии и обладающих плотными, богатыми слизью

оболочками, эти водоросли оказались более трудным объектом для гриба

при установлении с ними контакта и при построении слоевища. Безусловно,

при захвате этих водорослей и их передвижении гриб испытывает гораздо

больше трудностей, чем с одноклеточными и другими формами зеленых

водорослей. Может быть, именно этим можно объяснить и примитивное

анатомическое строение слизистых лишайников.

Для остального огромного большинства лишайников характерна гетеромерная

структура, при которой в слоевищах можно различить дифференцированные

слои. При этом чем сложнее морфологическое строение слоевища лишайника,

тем сложнее и его анатомическая структура.

У этих растений в ходе эволюции усложнение морфологического строения

слоевища шло параллельно усложнению его анатомической структуры. Так, в

слоевище накипных лишайников, наиболее примитивных форм, можно

различить только три анатомических слоя: коровой слой, слой

водорослей и сердцевину. Такое же анатомическое строение имеют и

некоторые листоватые лишайники, например представители рода пельтигера.

Но у большинства листоватых лишайников, более эволюционно продвинутых

форм, в связи с отделением от поверхности субстрата происходит

образование еще одного корового слоя – с нижней стороны слоевища. В

таких слоевищах можно различить уже четыре слоя: верхний коровой слой,

слой водорослей, сердцевину и нижний коровой слой. У кустистых

лишайников с плоскими лентовидными лопастями образуется еще один

анатомический слой – слой водорослей с нижней стороны слоевища. У этих

лишайников в слоевище можно различить уже пять анатомических слоев: два

коровых слоя на верхней и нижней поверхности слоевища, два слоя

водорослей, тоже с верхней и нижней стороны лопастей, и сердцевину.И

наконец, кустистые лишайники с округлыми лопастями, обладающие наиболее

высокоорганизованными слоевищами, имеют радиальную структуру: снаружи

лопасти этих лишайников покрыты коровым слоем, под ним расположен слой

водорослей, а центральная часть слоевища заполнена сердцевиной.

Каждый из перечисленных анатомических слоев слоевища выполняет в жизни

лишайника ту или иную функцию и в зависимости от этого имеет

совершенно определенное строение.

Коровой слой играет в жизни лишайника очень важную роль. Он выполняет

сразу две функции: защитную и укрепляющую. Он защищает внутренние слои

слоевища от воздействия внешней среды, прежде всего водоросли от

чрезмерного освещения. Поэтому коровой слой лишайников обычно бывает

плотного строения и окрашен в сероватый, коричневый, оливковый, желтый,

оранжевый или красноватый цвет.

Коровой слой служит и для укрепления слоевища. Чем выше слоевище

поднимается над субстратом, тем более оно нуждается в укреплении.

Укрепляющие механические функции в таких случаях нередко выполняет

толстый коровой слой. Гифы корового слоа срастаются своими стенками и

могут образовывать очень плотные и сложные плектенхимы – клеточные

ткани различного строения.

Реже гифы корового слоя лишайников не срастаются, а лежат свободно

параллельно друг другу. При этом они могут образовывать два различных

типа корового слоя. Если гифы расположены параллельными рядами

перпендикулярно поверхности слоевища, то образуется палисадный коровой

слой.

В слоевищах лишайников верхний и нижний коровые слои могут быть

одинаковыми по окраске и строению, но нередко отличаются друг от друга,

особенно у листоватых лишайников, для которых характерно

дорсовентральное строение слоевища.

На нижнем коровом слое лишайников обычно образуются органы

прикрепления. Иногда они имеют вид очень тонких нитей, состоящих из

одного ряда клеток. Эти нити называют ризоидами. Каждая такая нить берет

начало от одной клетки нижнего корового слоя. Нередко несколько

ризоидов соединяются в толстые ризоидальные тяжи. У листоватых

лишайников рода пармелия образуются более толстые прикрепительные тяжи,

называемые ризинами. В образовании ризин принимают участие не только

гифы нижнего корового слоя, но и сердцевины. Снаружи они покрыты

коровым слоем, а внутри образованы сердцевинными гифами. На самом конце

ризины клетки гиф вытягиваются и расходятся в разные стороны, образуя

кисточку. Нередко на конце такой кисточки образуется слизистая капелька,

с помощью которой слоевище более плотно прикрепляется к субстрату.

Иногда на конце ризины образуется особая прикрепительная

пластиночка, которой лишайник, как маленькой подошвой, прикрепляется к

поверхности коры дерева или камня.

Как уже отмечалось, у некоторых листоватых лишайников, имеющих вид более

или менее округлой листовидной пластинки, слоевище прикрепляется лишь

в своей центральной части с помощью короткой ножки – гомфа. Гомф – это

также вырост нижней поверхности слоевища, и в его образовании принимают

участие нижний коровой слой и сердцевина лишайника. Снаружи эта толстая

ножка покрыта параплектенхимным коровым слоем, а внутри ее проходят

вытянутые сердцевинные гифы. На конце гомфа, на месте прикрепления к

субстрату, эти гифы имеют очень толстые темные оболочки и образуют

зубцы, с помощью которых слоевище очень плотно прикрепляется к

поверхности скал.

В зоне водорослей осуществляются процессы ассимиляции углекислоты и

накопление органических веществ. Как известно, для осуществления

процессов фотосинтеза водорослям не обходим солнечный свет. Поэтому слой

водорослей обычно размещается вблизи верхней поверхности слоевища,

непосредственно под верхним коровым слоем, а у вертикально стоящих

кустистых лишайников еще и над нижним коровым слоем. Слой водорослей

чаще всего бывает небольшой толщины, и водоросли размещаются в нем так,

что находятся почти в одинаковых условиях освещения. Водоросли в

слоевище лишайника могут образовывать непрерывный слой, но иногда гифы

микобионта делят его на отдельные участки.

Для осуществления процессов ассимиляции углекислоты и дыхания

водорослям необходим также нормальный газообмен. Поэтому грибные гифы в

зоне водорослей не образуют плотных сплетений, а расположены рыхло на

некотором расстоянии друг от друга. Лишь у некоторых пустынных

лишайников водоросли окружены плотной грибной тканью клеточного

строения, которая защищает их от жаркого и яркого пустынного солнца.

Грибные гифы, окружающие водоросли, обычно являются ответвлениями или

вершинами гиф сердцевины. Но, в отличие от сердцевинных гиф, они меньшей

толщины, обладают более тонкими стенками и часто бывают поделены

поперечными перегородками на множество клеток. Иногда, срастаясь, такие

гифы образуют в зоне водорослей рыхлые сетчатые переплетения.

Под слоем водорослей расположен сердцевинный слой. Обычно сердцевина по

толщине значительно превышает коровой слой и зону водорослей. Особенно

мощно она развита по сравнению с другими слоями у накипных лишайников.

От степени развития сердцевины зависит толщина самого слоевища.

Основная функция сердцевинного слоя – проведение воздуха к клеткам

водорослей, содержащим хлорофилл. Поэтому для большинства лишайников

характерно рыхлое расположение гиф в сердцевине. Воздух, попадающий в

слоевище, легко проникает к водорослям по промежуткам между гифами.

Сердцевинные гифы слабоветвисты, с редкими поперечными перегородками, с

гладкими, слабожелатинообразными толстыми стенками и довольно узким

просветом, заполненным протоплазмой. У большинства лишайников сердцевина

белая, так как гифы сердцевинного слоя бесцветны. Хотя на их

поверхности, как правило, откладываются кристаллы лишайниковых веществ,

но в преобладающем большинстве они бесцветны и не изменяют окраски

сердцевины. Если кристаллы лишайниковых веществ окрашены в тот или иной

цвет, то в зависимости от этого и сердцевинный слой приобретает

золотисто-желтую, кроваво-красную, серую или другую окраску.

Лишайниковые вещества обладают одной важной особенностью: они не

растворимы или очень слабо растворимы в холодной воде. Благодаря этому

свойству кристаллы, покрывая поверхность сердцевинных гиф, препятствуют

их смачиванию. Поэтому даже во влажном слоевище лишайника его

сердцевинный слой может частично оставаться сухим и содержать воздух,

необходимый для клеток водорослей.

У некоторых кустистых лишайников, слоевище которых далеко отстает от

субстрата, сердцевинный слой, помимо проводящей функции, выполняет еще

одну – укрепляющую. Как отмечалось, у большинства лишайников укрепление

слоевища происходит с помощью корового слоя, который у высокоразвитых

кустистых и листоватых форм постепенно становится все более толстым и

плотным. Однако дальнейшее развитие в этом направлении могло бы

привести к ухудшению нормальных ассимиляционных процессов: очень

толстый и плотный коровой слой препятствовал бы проникновению в

слоевище воздуха и света. Поэтому в процессе развития кустистых форм

происходит постепенное снижение роли корового слоя в укреплении

слоевища и образование механической ткани под зоной водорослей, т. е. в

сердцевинном слое.

В сердцевинном слое высокоразвитых кустистых лишайников возникают тяжи,

которые рзсположены вдоль ветвей слоевища и состоят из толстостенных,

плотно сросшихся друг с другом гиф.

Как же воздух проникает в слоевище лишайника?

У некоторых форм на поверхности слоевища вовсе не образуется корового

слоя. Поверхность их слоевищ образована рыхлыми сердцевинными гифами. В

таком случае воздух беспрепятственно по промежуткам между рыхло

расположенными гифами проникает к водорослям, которые разбросаны

отдельными группами. У крупнолистоватых лишайников на нижней стороне

слоевищ также не развивается коровой слой, ее образуют рыхло

расположенные сердцевинные гифы. И у этих лишайников воздух свободно

проникает в сердцевину и далее по промежуткам между гифами к клеткам

водорослей. Но такие случаи являются исключением. У большинства

лишайников на поверхности слоевища образуется плотный коровой слой и

доступ воздуха во внутренние слои слоевища сильно затруднен. Для

осуществления нормального газообмена на поверхности слоевища лишайников

образуются особые отверстия – специальные органы, которые служат для

аэрации внутренних частей растения.

Это разрывы коры, через которые воздух, как через маленькие форточки,

проникает внутрь слоевища. Они являются органами газообмена лишайников

и носят на звание псевдоцифел. Помимо псевдоцифелл, у лишайников

образуются и другие органы газообмена. Так, на нижней поверхности

листоватых лишайников можно заметить круглые правильной формы белые

углубления. Эти разрывы нижней коры лишайника, по форме напоминающие

маленькие чашечки, называют цифеллами. Дно их выстлано

рыхлорасположенными, шарообразными клетками сердцевины, через

промежутки между которыми воздух легко проникает в сердцевину. У

некоторых лишайников органы аэрации слоевища имеют вид маленьких

точковидных пор, расположенных в нижней коре лишайников. Иногда такие

поры возникают на вершине бородавочек, разбросанных на верхней

поверхности лишайников.

В том случае, когда на поверхности слоевища лишайников не образуются

специальные органы газообмена, на помощь приходят различные трещинки и

разрывы в коровом слое. Эти трещинки могут возникнуть как в результате

особенностей роста слоевища, так и в результате повреждения слоевища

ветром, животными, человеком.

Органы размножения лишайников

Лишайники размножаются либо спорами, которые образует микобионт половым

или бесполым путем, либо вегетативно – фрагментами слоевища, соредиями и

изидиями.

Половое размножение. При половом размножении на слоевищах лишайников в

результате полового процесса формируются половые спороношения в виде

плодовых тел. Среди плодовых тел у лишайников различают апотеции,

перитеции и гастеротеции. Большинство лишайников, свыше 250 родов,

формируют открытые плодовые тела в виде апотециев – дисковидных

образований. Около 70 родов лишайников имеют плодовые тела в форме

перитеция – закрытого плодового тела, имеющего вид маленького кувшина с

отверстием наверху. Небольшое количество лишайников образуют узкие

плодовые тела удлиненной формы, которые называют гастеротециями.

В апотециях, перитециях и гастеротециях споры развиваются внутри сумок

– особых мешковидных образований. Лишайники, формирующие споры в сумках,

объединяются в большую группу сумчатых лишайников. Они произошли от

грибов класса аскомицетов и представляют основную эволюционную линию

развития лишайников.

У небольшой группы лишайников споры образуются не внутри сумок, а

экзогенно, на вершине удлиненно-булавовидных гиф – базидий. На верхушке

базидий имеются четыре отростка – стеригмы, на концах которых

развиваются четыре споры. Лишайники с таким образованием спор

объединяются в группу базидиальных лишайников.

Половой процесс и развитие плодовых тел у лишайников, особенно

базидиальных, изучены недостаточно. Эти процессы имеют много общих черт

с аналогичными процессами у свободноживущих грибов, хотя и отличаются

целым рядом особенностей. Было замечено, что развитие плодового тела в

различных семействах лишайников протекает неодинаково и изменяется от

семейства к семейству. На основе онтогенеза плодовых тел сумчатые

лишайники делят на две группы: асколокулярные и аскогимениальные.

Существуют и промежуточные формы, которые объединяют черты этих двух

основных типов развития плодовых тел.

Развитие плодового тела асколокулярных лишайников начинается с

возникновения особой ткани – стромы, состоящей из переплетения грибных

гиф, а уже затем в строме закладывается архикарп – женский половой орган

лишайника. Позднее в строме возникают особые камеры, называемые

локулами, внутри которых формируются сумки со спорами. Грибная ткань

между локулами частично отмирает, и от нее остаются лишь отдельные

вертикально расположенные гифы, срастающиеся своими вершинами, их

называют парафизоидами.

Этот тип онтогенеза плодовых тел наиболее характерен для свободно

живущих аскомицетных грибов и среди лишайников встречается довольно

редко, лишь у представителей двух семейств: артопирениевых и

микопоровых.

Подавляющее большинство сумчатых лишайников принадлежит к группе

аскогимениальных. Это филогенетически очень древняя группа,

представители которой благодаря их симбиотическому образу жизни рано

отделились от грибов и развивались далее самостоятельно и независимо от

них. У аскогимениальных лишайников развитие плодовых тел начинается с

закладки архикарпа непосредственно среди вегетативных гиф в верхней

части сердцевинного слоя, на границе с зоной водорослей или, реже, в

самой зоне водорослей. В дальнейшем во взрослом плодовом теле

аскогимениальных лишайников всегда формируется настоящий гимениальный

слой, образованный вертикально стоящими сумками со спорами и

развивающимися между ними парафизами – бесплодными вытянутыми гифами,

свободными на верхнем конце.

Женский половой орган лишайников – архикарп – состоит из двух частей.

Нижняя часть носит название аскогона и представляет собой спирально

закрученную гифу, более толстую по сравнению с другими гифами и

состоящую из 10 – 12 одно- или много ядерных клеток. От аскогона вверх

отходит трихогина – тоненькая вытянутая гифа, которая проходит через

зону водорослей и коровой слой и выходит на поверхность слоевища,

возвышаясь над ней своей липкой верхушкой.

Как происходит оплодотворение архикарпа и вообще имеет ли место этот

процесс у лишайников, до сих пор не выяснено. Правда, некоторым ученым

удалось наблюдать, как к клейкой верхушке трихогины прилипали маленькие

бесцветные тельца – пикноконидии. Они быстро теряли свое

цитоплазматическое содержимое, и на вершине трихогины оставалась лишь

их пустая оболочка. Можно было предположить, что содержимое этих телец

переходит в трихогину. Это позволило считать пикноконидии мужскими

половыми клетками, оплодотворяющими архикарп.

Что же представляют собой пикноконидии? Это бесцветные, очень маленькие

клеточки (длиной 2 – 8 мкм, шириной 0,5 – 1 мкм) различной формы:

палочковидные, овальные, игловидные, прямые и изогнутые. Пикноконидии

образуются в пикнидиях – особых замкнутых вместилищах шаровидной или

овальной формы с маленьким отверстием наверху. Пикнидии нередко можно

наблюдать на верхней поверхности слоевища лишайников или на кончиках и

по краям лопастей, где они бывают заметны в виде черных, реже красных

точек – это видны лишь выводные отверстия пикнидиев, в то время как

сами они целиком погружены в слоевище. Стенки пикнидия состоят из

нескольких слоев клеток, и от них перпендикулярно внутрь отходят

конидиеносцы – тонкие гифы, поделенные на маленькие клетки. На

конидиеносцах образуются многочисленные пикноконидии. При увлажнении

слоевища маленькие пикноконидии в огромной массе выплывают на

поверхность слоевища лишайника и некоторые из них, по-видимому,

прилипают к высунувшимся клейким верхушкам трихогин. Но действительно ли

пикноконидии являются мужскими половыми клетками, оплодотворяющими

архикарп, пока с уверенностью сказать нельзя. В настоящее время еще нет

цитологических данных, показывающих проникновение содержимого

пикноконидии в трихогину. Многие ученые решительно отрицают, что

пикноконидии – это мужские половые клетки и, наоборот, считают их

органами бесполого размножения лишайников. В некоторых случаях удавалось

наблюдать, как пикноконидии в благоприятных условиях сами прорастали в

мицелий, который давал начало образованию слоевища лишайников.

Развитие и созревание плодового тела у лишайников – очень медленный

процесс, который длится 4 – 10 лет. Сформировавшееся плодовое тело тоже

является многолетним, способным в течение ряда лет продуцировать споры.

Большинство лишайников образуют плодовые тела открытого типа в форме

апотециев. Эти округлые дисковидные образования, напоминающие по виду

маленькие блюдца, очень часто можно наблюдать на верхней поверхности

слоевища накипных и листоватых лишайников или на концах лопастей

кустистых слоевищ. Обычно их диаметр не превышает 1 – 2 мм, но у

некоторых листоватых и кустистых лишайников он может достигать 1 – 3

см, а у накипных – всего 0,1 – 0,5 мм. По форме апотеции чаще всего

округлые, реже овальные; когда же несколько апотециев развивается рядом

друг с другом, они нередко становятся угловатыми. Обычно апотеции

образуются на верхней поверхности слоевища лишайников, плотно прирастая

к ней своей нижней частью или возвышаясь над ней на тонкой маленькой

или довольно длинной ножке. У некоторых лишайников они бывают целиком

погружены в слоевище. В апотециях можно различить центральную часть –

плоский диск и периферическую – округлый выпуклый валик, окружающий

диск.

Плодущей частью апотеция является диск. На его поверхности развивается

плодущий слой, который носит название гимениального. Он образован

вертикально стоящими сумками со спорами и расположенными между ними

бесплодными гифами – парафизами. Парафизы – тонкие, нитевидные гифы

(обычно толщиной 1,5 – 2 мкм), простые или разветвленные, со свободными

верхними концами. Они служат для защиты сумок со спорами. По высоте

они обычно несколько превосходят сумки, а их свободный верхний конец

бывает булавовидно утолщен и окрашен в зеленоватый, синеватый,

коричневатый, желтоватый и др. цвета.

Гастеротеции, как и апотеции, являются плодовыми телами открытого типа.

В них также можно различить диск и край. Но они отличаются от

апотециев сильно вытянутой, линейной формой. Обычно гастеротеции имеют

вид штрихов, простых или разветвленных линий. Диск у этих плодовых тел

очень узкий, на поминающий тоненькую полоску, в то время как край,

который может быть и собственным и слоевищным, сильно выступает и

возвышается над глубоко погруженным диском.

Сколько же спор способны продуцировать плодовые тела лишайников?

Подсчитано, например, что у лишайника солорина в апотеции диаметром 5 мм

образуется 31 тыс. сумок, а в каждой сумке обычно развивается по 4

споры. Следовательно, общее количество спор, продуцируемое одним

апотецием, равно 124 000. В течение одного дня из такого апотеция

выбрасывается от 1200 до 1700 спор.

Конечно, не все выброшенные из плодового тела споры прорастают. Многие

из них, попав в неблагоприятные условия, погибают. Для прорастания

споры необходимы прежде всего достаточная влажность и определенная

температура. Наблюдения в природе позволили выяснить, что в умеренном

климате споры прорастают лучше всего от марта до июня, однако все

условия, неооходимые для прорастания спор лишайников, пока неизвестны.

Например, оказалось, что некоторым нужно, чтобы в непосредственной

близости с ними находилась водоросль.

При прорастании одноклеточной споры образуется одна, редко до пяти

ростковых трубочек. Ростковые трубочки растут, разветвляются и образуют

первичный мицелий, который еще не содержит водорослей. Дальнейшее

развитие этого мицелия и образование слоевища лишайника происходит лишь

в том случае, если его гифы встречают водоросль, соответствующую данному

виду лишайника. В поисках этих водорослей гифы мицелия посылают во все

стороны длинные тоненькие ищущие гифы. Если на субстрате, где растет

первичный мицелий, нужных водорослей нет, этот мицелий обычно скоро

погибает. Встретив свойственную данному лишайнику водоросль, гифы

первичного мицелия окружают ее со всех сторон, отделяют от субстрата и

через некоторое время, воздействуя на нее, вызывают деление водоросли

на дочерние клетки, которые тоже, в свою очередь, оплетаются гифами.

Так начинается формирование слоевища лишайника.

У некоторых лишайников в результате симбиотической жизни лишайникового

гриба с водорослью появилось своеобразное приспособление: споры гриба

выбрасываются из плодовых тел вместе с водорослями. Это возможно

потому, что в плодовых телах таких лишайников развиваются мелкие

гимениальные водоросли. В дальнейшем эти водоросли увеличиваются в

размерах и приобретают нормальную форму, присущую данному лишайниковому

фикобионту. В этом случае, следовательно, сразу начинается формирование

слоевища лишайника, так как имеются налицо оба компонента симбиоза.

Однако в общей массе лишайников такие случаи единичны, гимениальные

водоросли известны лишь у трех родов лишайников.

Бесполые спороношения. Помимо спор, образующихся половым путем, у

лишайников известны также бесполые спороношения – конидии, пикноконидии

и стилоспоры, возникающие экзогенно на поверхности конидиеносцев. При

этом конидии образуются на конидиеносцах, развивающихся непосредственно

на поверхности слоевища, а пикноконидии и стилоспоры в особых

вместилищах – пикнидиях.

Из бесполых спороношений лишайники чаще всего формируют пикнидии с

пикноконидиями. Пикнидии нередко встречаются на слоевищах многих

кустистых и листоватых лишайников, реже их можно наблюдать у накипных

форм.

В каждом из пикнидиев образуются в огромном количестве маленькие

одноклеточные споры – пикноконидии. Роль этих столь широко

распространенных спороношений в жизни лишайника до сих пор не выяснена.

Одни ученые, называя эти споры спермациями, а пикнидии –

спермагониями, считают их мужскими половыми клетками, хотя до сих пор

нет ни экспериментальных, ни цитологических данных, доказывающих, что

пикноконидии действительно участвуют в половом процессе лишайников.

Сомнение, высказанное по этому поводу, подтверждается тем, что пикнидии

встречаются одинаково часто как на слоевищах, формирующих плодовые

тела, так и на слоевищах, которые их никогда не образуют или образуют

очень редко.

Вегетативное размножение. Если накипные лишайники, как правило,

образуют плодовые тела, то среди более высокоорганизованных листоватых

и кустистых лишайников имеется немало представителей, которые

размножаются исключительно вегетативным путем. Во многих случаях

вегетативное размножение этих лишайников осуществляется просто кусочками

слоевища, которые отрываются ветром или отламываются от чрезвычайно

хрупких в сухую погоду слоевищ в результате воздействия животных,

человека и других факторов внешней среды. Эти небольшие кусочки

слоевища переносятся ветром на новые местообитания и при благоприятных

условиях разрастаются в новые слоевища лишайников. Таким образом,

например, размножаются очень многие тундровые напочвенные лишайники,

представители родов цетрария и кладония, многие из которых почти

никогда не образуют плодовых тел.

Физиологические и экологические особенности лишайников

Способы питания лишайников

Лишайники представляют для физиологических исследований сложный объект,

так как состоят из двух физиологически противоположных компонентов –

гетеротрофного гриба и автотрофной водоросли. Поэтому приходится

сначала отдельно изучать жизнедеятельность мико- и фикобионта, что

делается с помощью культур, а затем жизнь лишайника как целостного

организма. Понятно, что такая «тройная физиология» – трудный путь

исследования, и не удивительно, что в жизнедеятельности лишайников

кроется еще много загадочного. Однако общие закономерности их обмена

веществ всеже выяснены.

Довольно много исследований посвящено процессу фотосинтеза у

лишайников. Так как лишь небольшая часть их слоевища (5 – 10% объема)

образована водорослью, которая тем неменее является единственным

источником снабжения органическими веществами, встает существенный

вопрос об интенсивности фотосинтеза в лишайниках.

Как показали измерения, интенсивность фотосинтеза у лишайников намного

ниже, чем у высших автотрофных растений.

Для нормальной фотосинтетической активности слоевище должно содержать

определенное количество воды, зависящее от анатомоморфологического типа

лишайника. В общем в толстых слоевищах оптимальное содержание воды для

активного фотосинтеза ниже, чем в тонких и рыхлых слоевищах. При этом

весьма существенно то обстоятельство, что многие виды лишайников,

особенно в сухих местообитаниях, вообще редко или по крайней мере очень

нерегулярно снабжаются оптимальным количеством внутрислоевищной воды.

Ведь регуляция водного режима у лишайников происходит совсем по-иному,

чем у высших растений, имеющих специальный аппарат, способный

контролировать получение и расходование воды. Лишайники усваивают воду

(в виде дождя, снега, тумана, росы и пр.) очень быстро, но пассивно

всей поверхностью своего тела и отчасти ризоидами нижней стороны. Такое

поглощение слоевищем воды представляет собой простой физический

процесс, как, например, впитывание воды фильтровальной бумагой.

Лишайники способны впитывать воду в очень больших количествах, обычно

до 100 – 300% от сухой массы слоевища, а некоторые слизистые лишайники

(коллемы, лептогиумы и др.) даже до 800 – 3900%.

Минимальное содержание воды в лишайниках в природных условиях

составляет примерно 2 – 15% от сухой массы слоевища.

Отдача воды слоевищем также происходит довольно быстро. Насыщенные водой

лишайники на солнце через 30 – 60 мин теряют всю свою воду и делаются

хрупкими, т. е. содержание воды в слоевище становится ниже минимально

необходимого для активного фотосинтеза. Из этого вытекает своеобразная

«аритмичность» фотосинтеза лишайников – его продуктивность меняется в

течение дня, времени года, ряда годов в зависимости от общих

экологических условий, особенно гидрологических и температурных.

Имеются наблюдения, что многие лишайники более активно фотосинтезируют

в утренние и вечерние часы и что фотосинтез продолжается у них и

зимой, а у напочвенных форм даже под нетолстым снеговым покровом.

Важным компонентом в питании лишайников является азот. Те лишайники,

которые имеют в качестве фикобионта зеленые водоросли (а их

большинство), воспринимают соединения азота из водных растворов, когда

их слоевища пропитываются водой. Возможно, что часть азотистых

соединений лишайники берут и прямо из субстрата – почвы, коры деревьев и

т. д. Экологически интересную группу составляют так называемые

нитрофильные лишайники, растущие в местообитаниях, богатых азотистыми

соединениями, – на «птичьих камнях», где много экскрементов птиц, на

стволах деревьев и т. д. (виды ксантории, фисции, калоплаки и др.).

Лишайники, имеющие в качестве фикобионта сине-зеленые водоросли

(особенно ностоки), способны фиксировать атмосферный азот, так как этой

способностью обладают содержащиеся в них водоросли. В опытах с такими

видами (из родов коллема, лептогиум, пельтигера, лобария, стикта и

др.) было установлено, что их слоевища быстро и активно поглощают

атмосферный азот. Эти лишайники часто селятся на субстратах, весьма

бедных азотистыми соединениями. Большая часть азота, фиксированного

водорослью, направляется микобионту и лишь незначительная часть

используется самим фикобионтом. Имеются данные, что микобионт в

слоевище лишайника ведет активный контроль над освоением и

распределением азотистых соединений, фиксированных из атмосферы

фикобионтом.

Химический состав лишайников

 Фенольные вещества лишайников, так называемые лишайниковые кислоты,

являются многочисленной группой ароматических соединений. Все они

являются специфическими метаболитами лишайников и их традиционно

используют при таксономических исследованиях, указывая в дополнение к

морфологическим, экологическим и географическим характеристикам

изучаемых таксонов.

 Все организмы вынуждены создавать многоступенчатые защитные

системы от губительного действия кислорода, находящегося в атмосфере и

растворенного в воде, где он находится в молекулярной форме. Эта защита

особенно необходима против активных форм кислорода - перекиси водорода,

синглетного кислорода, супераксидного, гидроксильного и иных свободных

радикалов кислорода. Антиоксидантотерапия за последнее десятилетие стала

одним из ведущих направлений в фармакологических и клинических

разработках. При этом использование синтетических антиоксидантов:

ионола, будилгидроксианизола показало их токсичность, и возникла

необходимось замены синтетических антиоксидантов в пищевой

промышленности и медицине природными соединениями.

 Подробно изучены депсидоны лишайников и пигмнты, которые

оказались гидроксиантрахинонами, и следует указать, что совместное

нахождение целого набора ароматических структур в лишайнике создает

сплошной экран для ультрафиолетовой части солнечного света.

Абсорбционные максиммумы ультрафиолетовой области спектров найденных

депсидонов, атранорина и усниновой кислоты, а также пигментов

накладываются друг на друга и обуславливают этот экран.

 Антимикробная активность усниновой кислоты. Антибиотическая

активность лишайников была впервые описана в 1944 г. Самым известным

лишайниковым антибиотиком является усниновая кислота, которая

одновременно является и очень распостраненным в лишайниках веществом.

Усниновая кислота имеет строение бензофурана, ее относят к фенольным

соединениям, она легко кристаллизуется в виде красивых бледно-желтых

игл, плохо растворима в воде, слабо растворима в спирте. Антибиотическая

активность усниновой кислоты очень зависит от характера оптического

вращения. Все три формы усниновой кислоты были в прошлом широко изучены

на антимикробную активность, была найдена их преобладающая активность

против граммоположительных и кислотостойких микроорганизмов. С середины

нашего века препараты усниновой кислоты находят клиническое применение в

ряде стран. В нашей стране был разработан препарат бинан. Это натриевая

соль усниновой кислоты. 1% раствор в масле или на пихтовом бальзаме, а

также раствор в спирте. Бинан в спирте (несколько капель) прекрасно

лечит воспаленное горло и предотвращает ангину; бинан на пихтовом масле

хорошо лечит ожоги.

 Источником положительного - усниновой кислоты, очевидно,

должны быть уснеи, которые, к сожалению, до сих пор являются ненужным

отходом ввместе с корой и ветками деревьев при лесозаготовках. Техника

снятия растений и их первичная обработка просты. Извлечение вещества и

очистка являются стандартными операциями и не связаны с применением

опасных химикатов. По нашему мнению, производство усниновой кислоты на

базе утилизации отходов при лесоповалах, должно быть экономически

выгодно и оправданно для осуществления медицинского применения.

 В добавление к сказанному, эпифитные лишайники разных

видов с лесоповалов можно использовать в парфюмерной промышленности для

получения так называемых резиноидов, фиксаторов запахов духов,

одеколонов и туалетного мыла. Одним из результатов

научно-исследовательской работы по ароматическим лишайниковым

соединениям стало создание коллекции этих веществ.

 До сих пор понимание биологической роли ароматических лишайниковых

соединений во многом не достигнуто. Большинство лихенологов допускают,

что они выполняют нечто, что трудно себе вообразить. Очевидно, требуется

лучшее понимание их адаптивной роли, так как происходит не угасание

продуцирования лишайниковых кислот в эволюционном процессе, а

совершенствование этих уникальных метаболитов.

Лишайники – организмы гигиенометры

Каждый из нас - свидетель и участник изменения окружающей природной

среды. Наблюдательный человек может заметить, что вокруг больших городов

и там, где происходит интенсивное загрязнение среды автомобильным

транспортом, тепловыми электростанциями, предприятиями черной и цветной

металлургии, строительной или добывающей промышленности, с той или иной

скоростью исчезают представители разных видов животных и растений, ранее

здесь обычных. Зачастую, правда, им на смену приходят новые виды.

Если говорить о растениях, то это либо культуры, возделываемые на полях,

в садах и огородах, и сопровождающие их сорняки, либо деревья,

кустарники и цветы, используемые в озеленении.

А вот многие представители исконно местной флоры иногда целиком исчезают

с территорий, подвергающихся интенсивному антропогенному воздействию и

загрязнению. К их числу относятся и лишайники.

Все необходимое для жизни лишайники получают из воздуха и атмосферных

осадков и при этом не имеют специальных приспособлений, предотвращающих

поступление в их тела различных загрязнителей. Особенно губительны для

лишайников различные окислы, образующие при соединении с водой кислоты

той или иной концентрации. Поступая в таллом, такие соединения разрушают

хлоропласты водорослей, равновесие между компонентами лишайника

нарушается, и организм гибнет. Поэтому многие виды лишайников быстро

исчезают с территорий, подверженных значительному загрязнению, в

частности из городов, где автотранспорт и ТЭЦ являются поставщиками

кислотных загрязнителей.

Еще в середине прошлого века классик лихенологии В.Нюландер (W.

Nylander), швед по происхождению, долгое время работавший во Франции,

обратил внимание на постепенное исчезновение лишайников из

Люксембургского сада из-за использования новых видов топлива и газа для

освещения парижских улиц.

Это дало ему основание назвать лишайники «гигиенометрами», видовой

состав и состояние которых на данной территории отражают качество

воздуха и комфортность условий проживания для самого человека.

Действительно, долгоживущие и медленнорастущие лишайники, реагирующие в

условиях постоянного воздействия загрязнений даже на относительно слабое

увеличение их концентрации, оказались очень удобным объектом для

подобной биоиндикации. И в последние десятилетия нашего века во многих

странах видовой состав и особенности распространения лишайников, в

особенности эпифитных, в городах, зонах воздействия крупных объектов

индустрии и на других территориях стали объектом пристального изучения

специалистов.

Конечно, данные о видовом составе лишайников не могут быть основой для

оценки фактической концентрации загрязнителей в среде. Хотя для

некоторых регионов и была найдена зависимость концентрации двуокиси серы

в воздухе и наличием в местной лихенофлоре представителей тех или иных

конкретных видов, это не может быть механически перенесено на другие

территории.

Однако нельзя забывать, что с биологической точки зрения и с позиций

охраны природы фактические концентрации загрязнителей в среде

малоинформативны. Куда важнее знать биологический эффект

многовариантного действия различных фитотоксикантов, наглядно

интегрируемый в реакции лишайников. Исчезновение представителей

чувствительных к загрязнению видов должно быть сигналом опасности для

других организмов, и в том числе для человека.

В наши дни было бы даже удивительно встретить в сохранившихся в городе

лесных массивах, в которых, видимо, нет квадратного дециметра, по

которому бы не ступала нога человека (а вытаптывание весьма негативно

действует на лишайники), представителей таких заметных напочвенных

видов, как исландский мох, олений мох, Peltigera или Stereo-caulon

tomentosum. Отсутствие на деревьях бородовидных бриорий (Bryoria) и

усней (Usnea), накипных Pertusaria или ряда видов рода Lecanora связано

с сильным загрязнением воздушного бассейна, поскольку представители этих

видов отрицательно реагируют даже на незначительную примесь в воздухе

таких загрязнителей, как двуокись серы, окислы азота, углерода и другие.

И конечно же, как причину исчезновения многих лишайников следует назвать

уничтожение их местообитаний, застройку обширных площадей жилыми домами,

предприятиями, прокладку дорог и многие другие процессы, продолжающиеся

и поныне.

Эти отдельные факты свидетельствуют, что лишайники как таксономическая

группа еще длительное время будут сохранять свои позиции на планете и,

возможно, переживут человека. Конечно, многие виды лишайников исчезают

из тех или иных подвергшихся загрязнению районов. Многие, но не все.

Некоторые продолжают существовать на этих площадях, а иногда даже

расширяют за их счет территорию своего распространения. В Западной

Европе, например, слоевища Lecanora conizaeoides весьма обильны во

многих загрязненных районах, а еще в начале века этот вид там находили

чрезвычайно редко. В Московской области почти повсеместно и обильно

встречается незаметный, но очень устойчивый Scoliciosporum chlorococcum

- корковый вид, в начале века также не указываемый для Средней России.

Так что лишайники как группа организмов на планете сохранятся. И когда

человечество по тем или иным причинам исчезнет с лица Земли, они вновь

освоят некогда занимаемые ими местообитания. А отступление отдельных

видов с конкретной территории должно быть тревожным сигналом прежде

всего для нас. Ибо ясно, что качество воздуха в городе требует принятия

эффективных и масштабных мер для его улучшения.

Эти меры стоило бы принять для того, чтобы не только горожане, но и все

человечество просуществовало бы на Земле более длительный период. По

этой же причине не стоит забывать и о науке. В частности, о такой

древней ее отрасли, как ботаника, о собираемых ботаниками коллекциях и о

сохранении этих самых коллекций. Ведь только квалифицированный научный

работник, оснащенный совершенными приборами, может собрать точную

информацию о происходящих вокруг нас и с нашим участием природных

процессах, о динамике их во времени и пространстве, достоверно

истолковать полученные факты. Чтобы человечество знало, что же реально

происходит с ним и вокруг него.

Роль лишайников в природе

Лишайники чрезвычайно широко распространены на земном шаре, они

встречаются почти во всех наземных и даже некоторых водных

экосистемах. Особенно велика их роль в тундровых, лесотундровых и лесных

биогеоценозах, где они составляют заметную часть растительного покрова.

Развиваясь на почве, стволах деревьев, валунах и скалах, лишайники

образуют в биогеоценозах определенные растительные группировки –

синузии, которые являются компонентами биогеоценозов и играют

определенную роль в их жизни, динамике и круговороте веществ.

Лишайниковые синузии в силу своеобразия лишайников как организмов

(медленного роста, особого типа питания и обмена веществ, своеобразия

продуктов метаболизма) обладают некоторой автономностью развития и рядом

специфических черт.

И все же, несмотря на некоторую автономность развития, лишайниковые

синузии находятся в определенных отношениях с другими компонентами

биогеоценозов. Прежде всего следует отметить, что с лишайниками связана

большая группа животных. В основном это беспозвоночные, но есть и

крупные позвоночные животные, поедающие лишайники. В «лишайниковых

зарослях» обитает огромное количество клещей, ногохвосток, сеноедов,

гусениц, листоедов, тараканов, пауков, клопов, цикад, жужелиц и др.

Всего было зарегистрировано около 300 – 400 видов беспозвоночных

животных, жизнь которых так или иначе связана с лишайниками. Некоторые

из них всего лишь пришельцы из других биотопов – верхних горизонтов

почвы, подстилки, стволов и крон деревьев – и используют слоевища

лишайников как временное убежище. Но целый ряд животных – клещи,

ногохвостки, сеноеды, гусеницы низших бабочек и др.– связаны с

лишайниками гораздо теснее. Они питаются слоевищами лишайников и

продуктами их разрушения. В биогеоценозах лишайники вместе с некоторыми

насекомыми и другими беспозвоночными животными, а также со своей

микросредой образуют особые биогеосинузии. Занимая такие экологические

ниши, как стволы деревьев, поверхность валу нов и др., эти биогеосинузии

усложняют структуру биогеоценозов, влияют на круговорот веществ в них,

повышают эффективность использования солнечной радиации.

Используя энергию солнечных лучей, поглощая воду и минеральные соли для

построения своего тела, лишайники образуют определенную фитомассу.

Наряду с накоплением фитомассы, в биогеоценозах идет и обратный процесс

– отмирание лишайников. Вследствие старения и механического поврелдения

некоторые слоевища лишайников опадают на поверхность почвы. Скорость

распада этих слоевищ достаточно высока, причем на первых стадиях

большую роль в этом процессе играют беспозвоночные животные. В

результате разложения различные вещества, заключенные в слоевищах

лишайников, попадают в почву и способствуют накоплению ряда химических

элементов в верхних ее слоях и образованию почвенного гумуса. Эти

вещества оказывают также влияние на почвенную микрофлору и другие

организмы биогеоценозов.

Одним из методов контроля за состоянием природных экосистем, включая

целый ряд параметров биологического разнообразия растительного покрова,

в настоящее время является широкое применение спектрозональных аэрофото-

и космических снимков. Ранее многочисленными исследованиями показано,

что отражательные способности растительного покрова позволяют

использовать контуры растительности на снимках для идентификации

природных экосистем и организации аэрокосмического мониторинга за их

состоянием. Это обусловлено тем, что спектральные характеристики разных

видов растений существенно различаются по отражению света в разных

спектральных диапазонах. Кроме того, значительное влияние на отраженный

спектр оказывает состояние растительного покрова.

Космический снимок, полученный со спутника Landsat ТМ5, имеющий

пространственное разрешение 30х30 м, содержит огромное количество

информации, которую можно извлечь путем его обработки с применением

специального программного обеспечения.

Основываясь на известных антимикробных свойствах распостраненной в

лишайниках усниновой кислоты и собственных данных по антиоксидантной

активности фенольных соединений лишайников, мы сочли целесообразным

предложить образцы лишайниковых кислот для исследования их

противолучевого свойства. Предварительное исследование фенольного

препарата лишайников показало его эффективность снижением тяжести

осложнений при лучевой терапии слизистых оболочек.

Литература

Жизнь растений (в 6 томах). Том третий. А.А.Федоров. М.:Просвещение,

стр. 500, 1977.

Вестник Института биологии. Выпуск 10. М.: 1998

Институт проблем экологии и эволюции РАН. Кандинат биологических наук

Л.Г.Бязров