**Обмен веществ лишайников**

Содержащиеся в лишайниках вещества подразделяют на первичные и вторичные. К первичным относятся вещества, участвующие в клеточном обмене и в строении тела, к вторичным — клеточные продукты обмена веществ, называемые еще лишайниковыми кислотами.

Первичные вещества в основном представлены углеводами, обмен которых протекает так же, как и у других растений. В гифах лишайников обнаружены хитин (характерен для большинства грибов) и полисахарид лихенин, называемый еще лишайниковым крахмалом.

В некоторых лишайниках (Cetraria islandica, Alec-toria ochroleuca) количество последнего доходит до 45—50 % на сухое вещество. При его гидролизе образуется 98—99 % D-глюкозы, остатки которой связаны в лихенине двояким образом — 73 % гликозидными связями между 1-м и 4-м и 27 % — гликозидными связями между 1-м и 3-м углеродными атомами (рис. 62). Синтез лихенина в лабораторных условиях еще не осуществлен. Организм человека лихенин не усваивает. Его можно использовать в качестве желирующего вещества в кондитерской промышленности, в приготовлении ягодных киселей. Лихенин усваивается северными оленями благодаря гидролизу бактериями, находящимися в пищеварительном канале.

В оболочках гиф содержатся гемицеллюлозы, в межклеточных пространствах — пектиновые вещества, которые, впитывая воду, вызывают набухание слоевища. В относительно большом количестве (до 5 % воздушно-сухой массы) содержатся дисахариды (сахароза, а-трегалоза) и полиспирты (маннит, эритрит, сифулин).

Лишайники содержат много ферментов — амилазу, инвертазу, уреазу, каталазу, лихеназу и другие, в том числе и ферменты внеклеточного действия.

Активность ферментов, участвующих в обмене веществ и находящихся в микобионте лишайников, неодинакова. Она зависит от их видовых особенностей. Уреазная активность у лишайников весьма значительна. Например, у Cladonia verticillata 75 % уреазной активности сосредоточено в фикобионте. Протеолитическая активность у лишайников с синезеленым фикобионтом выше в сравнении с видами, где фикобионтом является зеленая водоросль. Нитрогеназная активность обнаруживается не у всех лишайников, где фикобионтами являются зеленые водоросли. А у лишайников с синезеленым фикобионтом она, в зависимости от вида, колеблется от 0,2 до 52 нмоль/г/ мин. У представителей фиксирующих азот, его содержание всегда выше, чем у видов, не фиксирующих этот элемент. Активность каталазы лишайников проявляется в диапазоне рН от 5 до 11, а оптимум находится при значениях рН 6,5—8,5. Изменяется катализная активность прямо пропорционально содержанию воды в слоевище.

У лишайников, фикобионтами которых являются значениях рН 6,5—8,5. Изменяется каталазная активность полифосфокиназа, с участием которой осуществляется синтез полифосфатов, высоко энергетических соединений низших растений.

У нескольких видов лишайников обнаружена нитратредуктазная способность, причем наибольшая активность характерна для эпифитного лишайника Lobaria pulmonaria. Его таллом состоит из трех симбионтов: гриба, который имеет то же название, что и весь лишайник, зеленой водоросли Myrmecia и синезеле-ной водоросли Nostoc. Способностью восстанавливать нитраты обладает как грибной, так и водорослевый компонент L.pulmonaria. При опрыскивании лишайника нитратом активность нитратредуктазы в первые 5 дней повысилась вдвое и до конца опыта оставалась на постоянном уровне. Таким образом фермент индуцируется у лишайника нитратом. При опрыскивании лишайникового таллома водой нитратредуктазная активность достигает почти того же уровня с опозданием на 5 дней.

Богаты лишайники и витаминами, в числе которых аскорбиновая и никотиновая кислоты, биотин, цианокобаламин и др.

Вторичные лишайниковые вещества, на долю которых приходится до 5 % сухой массы, представляют собой безазотистые соединения фенольного характера, близкие по своей природе к дубильным веществам растений, но более простого строения. Общее их количество достигает 270, из которых около 80 встречаются только в лишайниках. Для определения содержания и распределения лишайниковых веществ используется метод цветной катодной люминесценции. Так, норсоминовая кислота обладает оранжевой люминесценцией, ксанторин — красной, лихексантин — желтой. Вторичные лишайниковые вещества характеризуются значительной пруроченностью к определенным лишайникам. Так, у лишайника Rhizocarpon superficiale выделено 13 веществ, в том числе констиктовая, стиктовая, морстиковая, исоромовая, гидрофоровая, ризокарповая, тетроновая кислоты, а также 6 неидентифицированных веществ. У одного и того же вида есть расы со значительным преобладанием той или иной лишайниковой кислоты. На этом основании у лишайника Cetraria olivetorum выделено 4 хематаксона, которые иногда рассматриваются как самостоятельные виды: С. cetrarioides с преобладающей кислотой — перлатовой, С. monochorum — имбрикаровой, С. chieitae — алектороновой, С. olivetorum — оливеторовой.

Лишайниковые кислоты почти нерастворимы в воде, но растворяются в этиловом и петролейном эфире, бензоле, ацетоне и щелочах. Одни из них бесцветны, другие, напротив, окрашены в желтый, красный, бурый, или черный цвета и почти все имеют горький вкус.

Хорошо изучена леканоровая кислота (Сі6Ні407), содержащаяся в представителях рода Arthonia. Она близка по своему строению к простейшим дубильным веществам типа депсидов. Ее искусственно синтезировали из орселиновой кислоты, являющейся производной орцина. В лишайниках семейства Russulaceae содержится эритрин (С2ОН22О10) — сложный эфир четырехатомного спирта эритрита с леканоровой кислотой. Протоцетратовая кислота (С18Нн09) содержится во многих лишайниках обычно в форме соединения типа эфира с двумя остатками фумаровой кислоты.

Некоторые лишайниковые кислоты ядовиты. К ним, в частности, относятся вульпиновая (C19H1405) и хризопетраровая (С19Н1406). Усниновая кислота (С28Н1807) обладает сильным антибактериальным действием и используется как антибиотик, угнетающий рост туберкулезных бактерий.

Многие лишайники, произрастающие на древесине, делают ее устойчивой к поражению дереворазрушающими грибами. Связано это с переходом лишайниковых кислот в древесину. Опыты Н. Тихи и В. Рипачека с лишайником Parmelia physodes, собранным с коры сосны, показали, что при добавлении его в питательную среду, инокулированную затем дереворазрушающими грибами, происходило значительное ингибирование их роста. Parmelia physodes содержит также фракцию аморфных лишайниковых веществ, представляющих гетерогенную смесь веществ, не являющихся настоящими лишайниковыми кислотами и обладающих высоким ингибирующим действием. Так, относительная скорость роста гриба Heterobasidion annosum на питательной среде, содержащей аморфные лишайниковые кислоты, ингибируется намного сильнее, чем его рост на среде с физодовой лишайниковой кислотой. Если аморфные лишайниковые кислоты, находящиеся в агаровой среде в концентрации 1 : 800, полностью ингибируют рост гриба, то физодовая лишайниковая кислота не оказывает такого действия даже в концентрации 1 : 200, вызывающей снижение скорости роста только на 22 % по сравнению с контролем.

Отдельные виды лишайников, в частности Parmelia sulcata, не вызывают заметного ингибирования роста дереворазрушающих грибов, что связано с образованием в ходе метаболизма специфических лишайниковых кислот со слабой токсичностью. Лишайниковые кислоты по своему строению принадлежат к различным группам химических соединений, среди которых есть алифатические моно-, ди- и трикарбоновые кислоты, дериваты пулвиновой кислоты и кумарона производные тиофаниновой кислоты, депсиды, депсидоны и другие соединения. Практически каждый вид лишайника имеет определенную типичную группу продуктов метаболизма, определяющую степень его ингибирующего влияния на рост грибов и бактерий.

Синтез лишайниковых веществ связан с деятельностью как фикобионта, образующего углеводы, так и микобионта, превращающего углеводы в другие соединения. Показано, что некоторые лишайниковые кислоты приближают физиологические характеристики культивируемых водорослей к симбиотическому состоянию, т. е. эти соединения, видимо, участвуют в регуляции взаимоотношений лишайниковых симбионтов. Однако, учитывая отсутствие в настоящее время методов, позволяющих выделить из лишайника ненарушенные гифы микобионта, свободные от водорослей, проведение таких исследований затруднено. В этой связи использование культивируемых микобионтов представляется перспективным как для познания биосинтеза лишайниковых кислот, так и для выявления роли водоросли в формировании таллома лишайника.

Биологическая роль лишайниковых кислот до конца не изучена. Одни исследователи полагают, что эти вещества предохраняют лишайники от поедания животными, другие — что от поражения бактериями, третьи считают их отходами обмена веществ. Кроме того, высказывается предположение, что лишайниковые вещества являются запасными соединениями. Способность некоторых из них подавлять рост грибов, мхов, снижать всхожесть семян обеспечивает лишайникам преимущества в конкуренции за места обитания.

Лишайниковые кислоты оказывают влияние на проницаемость растительных мембран, в том числе лишайниковых водорослей. Высокой устойчивостью к лишайниковым кислотам, в частности к усниновой кислоте, которая является сильным антибиотиком, обладает Trebouxia. Изучена динамика действия трех лишайниковых кислот на вымывание органических веществ из этой водоросли. Характерно, что это действие проявляется достаточно быстро (уже после 3-часовой экспозиции) и ярче всего у физодиевой кислоты. На 8-е сутки, однако, все кислоты действуют практически одинаково.

Показательно, что лишайниковые кислоты влияют на проницаемость водорослевых мембран селективно, резко стимулируя выход органических веществ, необходимых грибу-симбионту. Этим они отличаются от грибных токсинов, с помощью которых грибы - паразиты получают питательные вещества из клеток растения-хозяина. В образовании лишайниковых веществ, как полагают, ключевыми факторами являются температура и освещенность. Наличие сезонной динамики в содержании лишайниковых кислот свидетельствует о том, что эти соединения являются активными метаболитами. Подтверждением активного участия лишайниковых веществ в обмене может служить и тот факт, что эти соединения не накапливаются с возрастом лишайника. Образование некоторых лишайниковых веществ используется в таксономии лишайников. Содержание одних лишайниковых веществ (вульпиновая кислота) выше всего в самых молодых частях слоевища (до 5,7 % на сухую массу) и ниже всего в старых (до 1,7 % на сухую массу), а других (астронарин) выше всего в старых базальных частях слоевища.

**Рост и действие на ростовые процессы условий окружающей среды**

Ростовые процессы у лишайников протекают очень медленно. Скорость роста у разных видов различна и зависит от действия внешних факторов.

Наиболее медленно растут накипные лишайники. Их ежегодный прирост составляет 0,5—1 мм. Кустистые виды вырастают за год на 2—7 мм, крупнопластичные — на 1—3 см. В начале развития лишайники растут более интенсивно, так как образуемые фикобионтом органические вещества равномерно распределяются по всему слоевищу. Далее рост замедляется или даже прекращается. Нередко слоевище в центральной части отмирает, а на периферии рост продолжается.

В связи с медленным ростом лишайники живут очень долго, так как значительную часть своей жизни они находятся в высушенном состоянии, аналогичном состоянию покоя у высших растений. Обычно их возраст достигает 50—100 лет. Накипные лишайники достигают возраста 1000 лет, возраст слоевищ Rhizocarpon geographicum до 4000 лет. Большая продолжительность жизни лишайников используется для определения минимальных возрастов субстратов. Лихенология нашла наиболее широкое применение при датировке моренных образований современных ледников, селевых потоков, обвалов, времени образования осыпей, береговых валов и террас.

На рост лишайников оказывают влияние условия освещенности, температуры, влажности. Эти факторы прежде всего действуют на фотосинтетическую активность. Одним из показателей реакции организма на изменение условий водного и температурного режимов у экологически различных видов является изменение каталазной активности. Активность каталазы лишайников проявляется в диапазоне рН от 5 до 11, а ее оптимум находится при значениях рН 6,5—8,5. Установлено, что каталазная активность лишайников изменяется прямо пропооционально содержанию воды в слоевище.

Теплоустойчивость лишайников весьма различна и зависит от их местообитаний, причем обнаружить ее можно по активности фермента. Этот показатель рекомендуется использовать для экологической характеристики видов.

Химический анализ коры деревьев и снеговой воды, выполненный Л. Н. Мартиным и Е. Нильсоном, показал, что в районе г. Таллина имеет место кислотное загрязнение, а в Кохтла-Ярве — преобладает щелочное. В результате изменения рН коры деревьев установлены значительные различия во встречаемости лишайников и в характере распространения различных видов в этих районах.

Для лишайников характерна адаптация к условиям их произрастания. Например, оптимум температуры для фотосинтеза антарктических лишайников лежит ниже 0 °С, а у лишайников, обитающих на поверхности скал на южных склонах гор в Японии,— выше +20 °С.

С увеличением влажности таллома темновое дыхание и фотосинтез возрастают. Затем темновое дыхание, вплоть до насыщения таллома водой, остается на постоянном уровне, а фотосинтез при дальнейшем увеличении влажности обнаруживает депрессию после достижения максимального поглощения С02, причем повышенная температура вызывает более сильную депрессию фотосинтеза.

Особой чувствительностью обладают лишайники к загрязнению воздуха промышленными отходами, действие которых обратно пропорционально расстоянию от источника загрязнения. Лишайники накапливают тяжелые металлы, содержащиеся в атмосферных осадках в 2—5 раз больше, чем высшие растения, причем эпифитные — интенсивнее, чем напочвенные. При повышенной загрязненности, встречающейся не только в промышленных центрах, но и в зеленых зонах, окружающих города, в ботанических садах, парках и скверах, рост лишайников прекращается и они исчезают. Первыми гибнут кустистые лишайники, за ними листовые, а затем и накипные.

Опыты по выращиванию лишайников в лабораторных условиях в течение 65 дней при различной концентрации S02 (от 0,3 до 300 мг/л) и H2S (10 мг/л), показали, что при последующем их погружении в деионизированную дистиллированную воду на 2 мин они выделили в нее значительно больше электролитов, чем контрольные растения, т. е. обнаружено значительное увеличение проницаемости клеточных мембран для электролитов.

Для выявления тенденций изменения состава атмосферных загрязнений исследовали содержание свинца в образцах лишайников, собранных в период с 1907 по 1980 г. в штате Мэриленд (США). Установлено, что в настоящее время содержание свинца у всех лишайников значительно выше, причем очень сильное влияние на концентрацию свинца оказывают выхлопные газы автомобилей. Наименьшая концентрация свинца обнаружена у лишайника Cladina subtennis, т. е. благодаря особенностям морфологической структуры этот вид способен регулировать аккумуляцию свинца тканями.

Для лишайников характерна различная чувствительность к тяжелым металлам в невысоких количествах. Уже в концентрации 1\*10-4 М раствора ZnS04, наблюдается подавление фотосинтеза у Peltigera horizontalis (фикобионт — синезеленая водоросль Nos-toc). У всех видов с синезеленым фикобионтом скорость фотосинтеза уменьшалась в пределах от 11 до40 % после обработки раствором Zn концентрацией 1 • 10-3 М. В то же время у лишайников с зеленым фикобионтом наблюдалось после такой же обработки только небольшое снижение или даже повышение скорости фотосинтеза. Такая различная чувствительность лишайников не зависит от общей концентрации цинка и других тяжелых металлов, содержащихся в слоевище лишайников. Не отличается высокой чувствительностью и их грибной компонент, так как виды одного рода, имеющие близкие метаболиты, но разные фикобионты, например Lobaria pulmonaria и L. scrobiculata, сильно различаются по чувствительности к тяжелым металлам.

Накопление фторидов у лишайников Cladonia ran-giferina и С. stellaris при максимальном загрязнении атмосферы достигает 2830 мг/кг сухой массы растения, а в контроле — 6,4 мг/кг. Первые же симптомы поражения (обесцвечивание) фторидами обнаруживаются при концентрации 25 мг/кг. У лишайника Xanthoria parietina содержание фтора колеблется от 158 мг/кг массы в 3 км от заводов до 1 мг/кг массы в 22 км от источников загрязнения. Концентрация фтора в талломах зависит от направления преобладающих ветров. Визуальные повреждения лишайников наблюдаются, если концентрация фтора превышает 68 мг/кг массы. Внутриталломные повреждения обнаруживаются при содержании более 90 мг/кг массы. При более высокой концентрации фторидов побеление становится выраженным сильнее, затем появляется коричневый оттенок и весь таллом приобретает коричневый цвет.

Пагубно влияют на лишайники другие атмосферные загрязнители — сероводород, оксиды азота, оксид углерода, соли тяжелых металлов. Многолетнее воздействие промышленных эмиссий приводит к образованию так называемых лишайниковых пустынь. Последние оконтуривают промышленные узлы медно-никелевой и алюминиевой промышленности, занимая территории до 200 км2. В. В. Крючков относит эту территорию к первой зоне с полной деградацией экосистем. Во второй зоне сильно разрушенных экосистем встречаются наименее чувствительные к загрязнению воздуха накипные эпифитные лишайники родов Lecanora, Haematomma и другие, а также некоторые на- земные кустистые лишайники родов Stereocaulon, Cetraria и другие. Эта зона начинается обычно в 4—6 км от промышленных узлов, занимая значительно большие площади, нежели первая (от 450 до 1000 км2). В третьей зоне частично разрушенных экосистем рас- тут все виды накипных лишайников на камнях и деревьях. Напочвенные кустистые лишайники (Cetraria, Cladonia, Stereocaulon) в этой зоне все еще угнетены. Начинают встречаться эпифитные, преимущественно листовые, лишайники родов Hypogymnia, Рагmelia, Parmeliopsis. Площадь этой зоны — до 50000 км2.

Лишайники могут накапливать в своем слоевище определенные вещества в довольно большом количестве. Подобная особенность известна и для других организмов, например высших растений, но количество токсических веществ в лишайниках гораздо лучше коррелирует с таковым в атмосфере, чем, например, в изучавшихся в этом плане свекле или кукурузе. Установлено, что летальная доза сернистого ангидрида для лишайиков составляет примерно 0,03 мг/м3 воздуха.

При исследовании влияния водных растворов сульфитов, сульфатов, нитритов и нитратов на культивируемые фикобионты найдено, что при рН4 нитраты и сульфаты не оказывают токсического действия, но вызывают четкие видоспецифические реакции у растений. У одних видов растений характер реакций фикобионта аналогичен реакции интактного таллома лишайника, у других — наблюдается меньшая чувствительность или, наоборот, меньшая толерантность фикобионта к загрязнителю.

Получены данные, свидетельствующие о том, что загрязнение атмосферы двуокисью серы способствует разрушению фонда хлорофиллов в лишайниках и изменению сотношения хлорофиллов а и b у лишайников в естественных условиях произрастания. Названные параметры состояния пигментной системы могут служить тестами для установления степени загрязнения среды.

При улучшении чистоты воздуха вследствие закрытия промышленных производств или переведения их на работу по замкнутому циклу (т. е. с использованием отходов) наступает вторичная иммиграция основных эпифитных лишайников, которые заселяют разнообразные субстраты. Происходит это лишь через 4—6 лет после прекращения загрязнения воздуха и видимо, связано с окончательным исчезновением загрязнителей из субстратов.

Под влиянием загрязнения воздуха наряду с нарушением физиологии развития лишайников происходит заметное изменение морфологии таллома. На участках с большой нагрузкой загрязнения становится очевидным, что нарушается не жизнеспособность отдельных партнеров лишайника, а их способность организовывать таллом. Особенно чувствительны края таллома. Для каждого лишайника имеется определенное значение нагрузки, при котором таллом нормально развивается. При увеличении загрязнения воздуха сложное и взаимное равновесие партнеров в талломе нарушается, так что только части лишайника, а не организованный таллом могут существовать дальше.

Эта особенность лишайников — их чрезмерная чувствительность к загрязнению атмосферы — в настоящее время уже находит применение для определения зон воздействия промышленных выбросов и, как следствие, для создания новой технологии производства, основанных на замкнутом цикле и активизации работ по охране природы. В Швейцарии, например, выделяют зоны чистоты воздуха по частоте встречаемости, степени покрытия и устойчивости лишайников к данному типу загрязненности. В США установлен национальный стандарт качества окружающего воздуха с 3 классами территорий по этому показателю. Этот законодательный акт принят с учетом результатов проведенных лихенологических исследований, показавших значительное ухудшение состояния окружающей среды, Лишайники используются как биологические индикаторы загрязнения и во Франции; на карты наносят результаты загрязнений в виде концентрических зон вокруг источников загрязнения. В условиях города этот метод хотя и не всегда дает удовлетворительные результаты, но позволяет делать важные фитоценотические обобщения. Наиболее результативным выходом таких исследований загрязнения атмосферного воздуха являются различного типа лихеноиндикационные картосхемы.

С помощью лишайников можно проследить, насколько поддерживается контроль за загрязнением, если проводить повторные исследования в тех же местах через определенные промежутки времени.

Вследствие большой кумулятивной способности лишайники, накапливая токсические вещества, обнаруживают морфологические изменения, которые легко заметить. В последнее время широкое распространение получил метод инфракрасной фотографии для оценки состояния лишайников. Разработаны также лабораторные методы по оттоку калия и уменьшению скорости фотосинтеза.

Большое значение имеет изучение загрязнения лишайников радионуклидами, в частности радиоактивным цезием и стронцием. Кроме того, лишайники часто применяют для изучения распространения и накопления редкоземельных элементов, а также для мониторинга загрязнения более чем 30 различными элементами.

Степень повреждаемости лишайников промышленными отходами с большой точностью определяется с помощью флюоресцентной микроскопии. Так, для водорослевых клеток лишайника Hypogymnia physodes, инкубированных в растворах сульфитов в лабораторных условиях, или для растений, трансплантированных в естественные местообитания с различным уровнем загрязнения атмосферы, характерна следующая флюоресценция. У неповрежденных клеток — красная при освещении ультрафиолетовыми лучами или синим светом. У поврежденных клеток последовательно меняются коричневая, оранжевая и белая — в зависимое ти от степени повреждения. Метод флюоресценции позволяет быстро, с высокой чувствительностью и на малом количестве материала определить степень повреждения клеток.

Действие S02 на лишайники можно учитывать также по проценту плазмолизированных водорослевых клеток. У ряда лишайников степень влияния загрязненности воздуха сернистым ангидридом можно учитывать по двум параметрам, а именно — по степени плазмолиза водорослевых клеток и по проценту площади клеток гиф, пораженных бактериями.

Электронно-микроскопические исследования позволили установить происходящие под воздействием промышленных отходов, в частности SО2 и соединений азота, определенные изменения в клетках фикобионта и микобионта. В клетках водоросли хлоропласти изменяют форму с дисковидной на округлую, у них значительно уменьшается количество цитоплазмы и появляются темные тельца внутри вакуолей. У поврежденных клеток микобионта отмечается ненормально сильная вакуолизация, капли цитоплазмы значительно уменьшаются или совсем отсутствуют. Грибные вакуоли часто содержат темные скопления, которые не встречаются у неповрежденных лишайников.

У лишайников, подвергшихся комплексному воздействию поллютантов SО2, NOx, NH4, F, происходит быстрая дегенерация клеточных органелл фико- и микобионтов в результате плазмолиза клеток, хронического нарушения формы хлоропластов, сморщивания митохондрий, увеличения плотности водорослевых клеток, возрастания вакуолизации и появления темных вакуолярных скоплений в клетках микобионтов.

Внешние факторы обусловливают и морфологические вариации лишайников, особенно кустистых, проявляющихся в форме роста, степени беловатого налета оксалата кальция, числе водорослевых клеток на единицу сухой массы слоевища, толщине стенок гиф и в других признаках.

Действие озона на лишайники зависит от их видовых особенностей. Так, при озоновом стрессе у Pseudoparmelia caperata наступает подавление фотосинтеза, а у Ramalina manziesii ингибирование фотосинтеза отсутствовало. Повышенная концентрация озона в естественных условиях обитания является причиной малого распространения некоторых лишайников.

**Литература**

1. Курс низших растений/Под ред. М. В. Горленко. — М., 1981

2. Биохимия/Н. Е. Кучеренко, Ю. Д. Бабенюк, А. Н. Васильев и др. — К., 1988

3. Полевой В. В. Физиология растений. — М., 1999

4. Шапиро И. А. Нитратредуктазная активность лишайника Lobaria pulmonaria. – М., 2001