

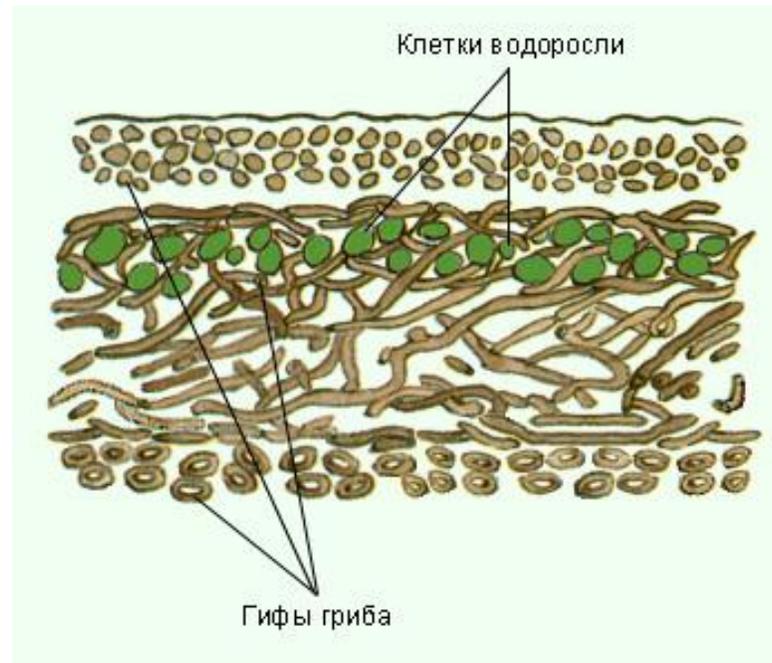
Лишайники (лихенизированные грибы)



Лишайники

— симбиотические организмы, в котором клетки водорослей(фотобионт) оплетены гифами гриба (микобионт). Микобионт образует слоевище, внутри которого располагаются клетки фотобионта. ; традиционно относятся к низшим растениям.

Группа насчитывает от 15 – 20 тыс. видов около 400 родов. В России – 1500 видов, в Вологодской области – около 300.



Впервые о лишайниках упоминает один из основоположников ботаники - Теофраст, живший еще до нашей эры. Ему было известно лишь два вида, в то время как в XVIII веке Карл Линней различал уже 80 различных форм этих растений. Однако основателем лихенологии, науки о лишайниках, по праву считается шведский ученый Эрик Ахариус.

Открыл явление двойной природы этих растений Симон Швенденер в 1867 году. Почти через 20 лет после этого наш известнейший соотечественник К. А. Тимирязев сказал, что "некоторые ботаники и до сих пор не могут очнуться от впечатления, вызванного этим поразительным открытием".

Паразитизм гриба на водорослях:

Это мнение основывается на наблюдениях: гриб образует априссории, гаустории и импреостории при взаимодействиях с водорослями.

- Гаустории – боковые выросты гриба, которые прорывают оболочки водоросли и питаются содержимым клетки водорослей.
- Импреостории – боковые выросты гифа гриба, которые не прорывают оболочку, а вдавливают её и всасывают питательные вещества. Развиваются в сухих местах.
- Априссории образуются вершиной грибной гифы, плотно прижимаются к оболочке клетки водоросли, но не проникают внутрь её.

Гриб питается паразитическим образом, но может питаться сапротрофно – отмершими клетками водорослей.

Гриб – регулирующий хозяин водорослей. До конца водоросли не подавляет, а способствует быстрому росту числа клеток

Мутуалистическое сожительство.

Гриб получает от водоросли органические вещества — углеводы, но в то же время как бы предоставляет водоросли, находящейся внутри тела лишайника, среду обитания, защиту от пересыхания и перегревания и т. д. Гриб снабжает водоросль достаточным количеством воды и растворенных в ней минеральных солей, которые он сам поглощает из окружающей среды (субстрата, атмосферного воздуха).

Свидетельство сложных взаимоотношений – медленный рост лишайников. В северных тундрах возраст некоторых кладоний составляет 300 лет, а ежегодный прирост 0,3-0,5 мм.

Для совместного совместного существования у каждого из бионтов образуются особые приспособления, которых нет у свободноживущих.

Приспособления микобионта:

- 1) Гифы лишайниковых грибов имеют более толстые оболочки и более узкий просвет в связи с тем, что гриб в лишайниках выполняет механическую функцию (укрепляет таллом).
- 2) Сильные утолщения поперечных перегородок и расширение гиф в этих местах обеспечивает обмен между клетками.
- 3) Оболочки гиф способны ослизняться и разбухать за счет наличия в них пектиновых веществ.
- 4) Образование жировых клеток в нижней части слоевища в местах прикрепления к субстрату.
- 5) Наличие специальных типов гиф, которые отсутствуют у свободноживущих: ищущие гифы, охватывающие гифы, двигающиеся гифы.
- 6) Апрессории и гаустории.
- 7) В лишайниковых грибах образуются лишайниковые кислоты (защищают лишайник от яркого света и испарения, являются резервом питательных веществ, предохраняют от смачивания водой).

Приспособления фотобионта:

- 1) Фотобионты отличаются от свободноживущих замедленным ростом, но фотосинтетическая деятельность не уменьшается.
- 2) В клетках полностью или в значительной степени отсутствует крахмал, цианофициновые зерна, гликоген, липиды.
- 3) Колониальные и нитчатые формы лишайниковых водорослей распадаются на цепочки клеток.
- 4) Около клеток у водорослей никогда не развивается слизистого чехла.
- 5) Фотобионты утрачивают полностью способность к половому размножению, сохраняют способность к вегетативному размножению.
- 6) У нитчатых форм гриб стимулирует образование повышенного количества клеток (фиксация азота).
- 7) Фотобионт обладает высокой устойчивостью к воздействию высоких и низких температур.

Систематический состав

- Микобионт: из известных видов грибов в образовании лишайников участвует около 20 %, в основном это аскомицеты (~98 %), остальное базидиомицеты (~2 %). Существуют также актинолишайники, в которых место гриба занимают мицелиарные прокариоты актиномицеты.
- Фотобионт в 85 % представлен зелёной водорослью, 10 % - с синезелеными водорослями (цианобактериями); встречаются 80 видов из 30 родов, наиболее важным из которых является *Требуksия* (входит в состав более чем 70 % видов лишайников). Из цианобактерий участвуют представители всех крупных групп, кроме *Oscillatoriales*, наиболее распространён *Носток*.

Запасные вещества лишайников

- 1) Лишайниковые кислоты
- 2) Сахароспирты (маннит). Содержание сахароспиртов может колебаться по сезона. В конце лета – 3,5% на сухую массу, зимой - до 0,6%. Превращение сахароспиртов в маннит, накопленных в гифах грибов (трудно доступен для фотобионтов) важно в условиях переменной влажности.
- 3) Лихенан (легко поглощает воду, способен к образованию гелий).

В наружных слоях таллома накапливается гемицеллюлоза и хетин, которые играют важную роль в сохранении структуры слоевища.

Название лишайника	Форма	Морфология	Место обитания
Лепрозное	Как порошковидный налет		В сухих, затененных местах. Суаenotheca
Накипные (около 80% всех лишайников)	Вид корочки, тонкой плёнки, тесно сросшихся с субстратом	В зависимости от субстрата различают: •Эпилитные •Эпифлеоидные •Эпигейные •эпиксильные	На поверхности горных пород; На коре деревьев; На поверхности почвы; На гниющей древесине;
Листоватые	Таллом имеет вид чешуек или пластинок Монофильное — вид одной крупной округлой листовидной пластинки (в диаметре 10—20 см). Полифильное — слоевище из нескольких листовидных пластинок	Прикрепляются к субстрату в нескольких местах с помощью пучков грибных гиф	На корнях, почве, коре деревьев К субстрату прочно прикрепляются толстой короткой ножкой. Встречаются неприкрепленные, кочующие формы Ксантория постенная, Гипогимния вздутая, Пельтигера собачья
Кустистые. Высота маленьких — несколько миллиметров, крупных — 30—50 см	В виде трубочек, воронок, ветвящихся трубочек. Вид кустика, прямостоячего или висячего, сильно разветвлённого или неразветвлённого. «Бородатые» лишайники	Слоевища бывают с плоскими и округлыми лопастями. Иногда у крупных кустистых лишайников в условиях тундр и высокогорий развиваются добавочные прикрепительные органы (гаптеры), с помощью которых они прирастают к листьям осок, злаков, кустарников. Таким образом, лишайники предохраняют себя от отрыва сильными ветрами и бурями	Эпифиты — на ветвях деревьев или скалах. К субстрату прикрепляются небольшими участками слоевища. Напочвенные — нитевидными ризоидами Уснея длинная — 7—8 метров, свисающая в виде бороды с ветвей лиственниц и кедров в таёжных лесах Кладина лесная, Кладина оленья, Цетрария исландская, Лобария легочная, Эверния мезоморфная

Накипные



Аспицилия

Листоватый тип таллома



Ксантория настенная

Кустистый таллом



Уснея бородатая



Род Кладония

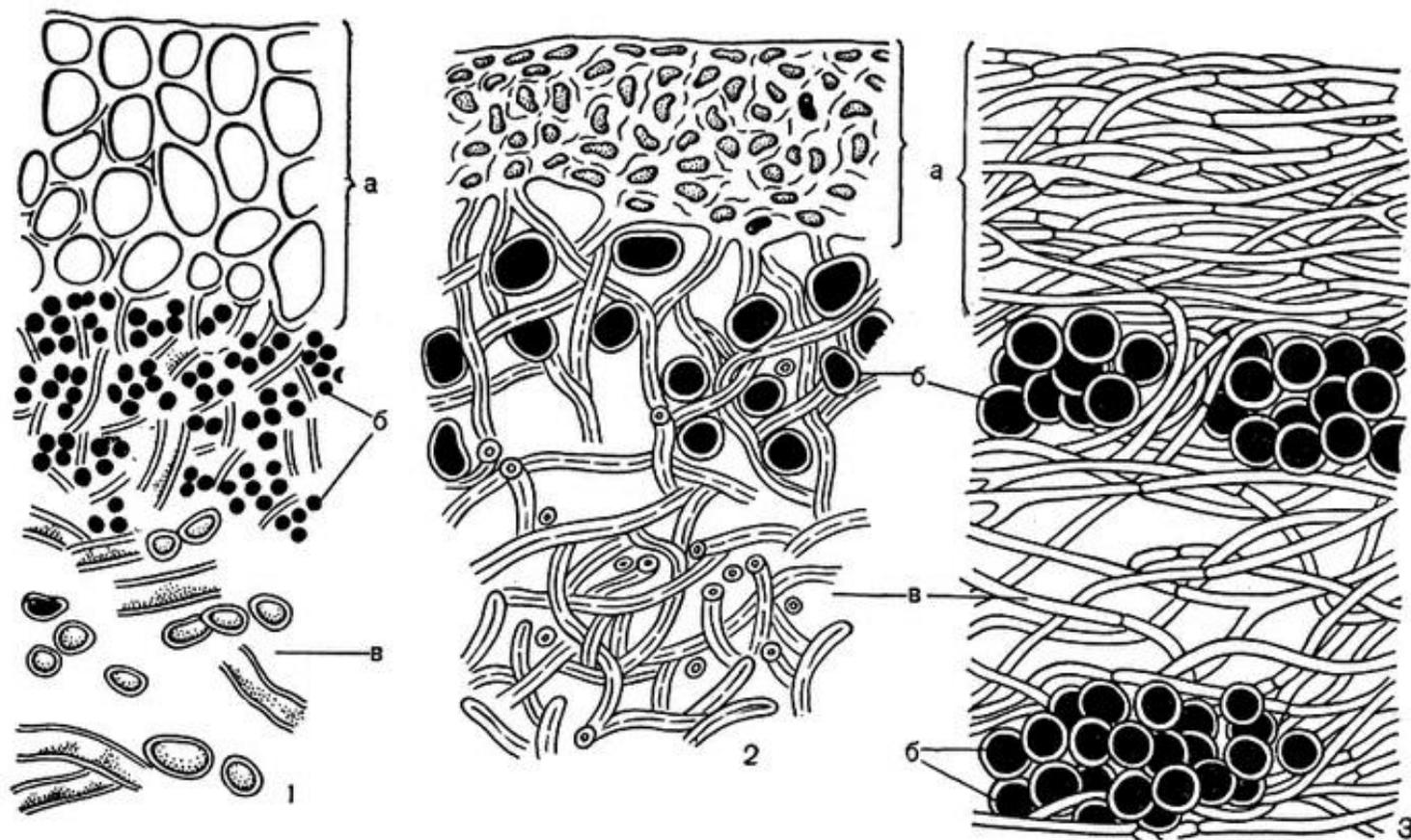
По внутреннему строению лишайники разделяют на:

- **гомеомерные** (*Collema*), клетки фотобионта распределены хаотично среди гиф гриба по всей толщине таллома;
- **гетеромерные** (*Peltigera canina*), таллом на поперечном срезе можно чётко разделить на слои.

Лишайников с гетеромерным талломом большинство. В гетеромерном талломе верхний слой — *корковый*, сложенный гифами гриба. Он защищает таллом от высыхания и механических воздействий. Следующий от поверхности слой — *гонидиальный*, или *альгальный*, в нём располагается фотобионт. В центре располагается *сердцевина*, состоящая из беспорядочно переплетённых гиф гриба. В сердцевине в основном запасается влага, она также играет роль скелета. У нижней поверхности таллома часто находится *нижняя кора*, с помощью выростов которой (*ризин*) лишайник прикрепляется к субстрату. Полный набор слоёв встречается не у всех лишайников.

Рис. 2. Анатомическое строение слоевища лишайников

1 - гетеромерное слоевище (а - верхний коровой слой, б - слой водорослей, в - сердцевина, г - нижний коровой слой); 2 - гомеомерное слоевище слизистого лишайника коллема (*Collema flaccidum*); 3 - гомеомерное слоевище слизистого лишайника лептогиум (*Leptogium saturninum*) (а - коровой слой с верхней и нижней стороны слоевища, б - ризоиды)



Размножение лишайников

Лишайники размножаются вегетативным, бесполом и половым путём.

Вегетативное размножение:

Многие кустистые и листоватые лишайники в благоприятных условиях дают специализированные структуры вегетативного размножения, состоящие из клеток водорослей, оплетённых гифами гриба:

- **Изидии** — это выросты таллома в виде булавки, пуговицы, листочка или мелкой веточки. При воздействии ветра, воды, даже лёгкого прикосновения они отрываются;
- **Соредии** образуются внутри лишайника, затем выходят наружу и разрываются, распыляя содержимое, представляющее собой т. н. *диаспоры*, как правило, объединённые в небольшие пачки, при увеличении проявляются зернистость или мучнистость их поверхности.

Изидии и соредии распространяются с ветром, дождём и животными. При попадании на подходящий субстрат прорастают, давая начало новому лишайнику.

Вегетативное размножение также может осуществляться неприспособленными специально для этого фрагментами таллома.



Verrucaria на известняке, чёрные
ямки — это плодовые
тела лишайника.



Parmelia sulcata, на поверхности видны соредии

Бесполое размножение.

Микобионт может также производить бесполое *пикноспоры (пикноконидии)*, созревающие в *пикнидиях* — это сферические или грушевидные мешочки, встроенные в ложе плодового тела и представляющие собой специализированные гифы. Пикнидии часто узнаются как черноватые точки на ложе. Пикноконидии высыпаются и дают начало новому таллону. Пикнидии образуют гифы, которые гаусториями проникают в клетки водорослей. Важную роль в узнавании и селекции фотобионта могут играть лишайниковые вещества и лектины.

Все споры в размере не более нескольких тысячных долей миллиметра. Они распространяются по воздуху и могут, в случае достижения ими более высоких слоёв атмосферы, перемещаться на большие расстояния, а иногда и по всему миру, колонизируя таким образом даже изолированные субстраты.

Половое размножение.

Половые споры в зависимости от того, относится микобионт к сумчатым или базидиальным грибам, называются **аско-** или **базидиоспорами** и образуются соответственно в **асках (сумках)** или **базидиях**. При размножении аскомицетные лишайники образуют плодовые тела, которые можно разделить на две большие группы: апотеции и перитеции:

Апотеций представляет собой обычно округлое ложе. На ложе находятся сумки между неспорносными окончаниями гиф, образуя открыто расположенный слой, называемый **гимениумом**;

Перитеций имеет более или менее сферическую, почти закрытую структуру, внутри которой находятся аски, аскоспоры освобождаются через поры в плодовом теле.



Апотеции лишайника

Экология

В связи с очень медленным ростом лишайники могут выжить только в местах, не заросших другими растениями, где есть свободные площади для фотосинтеза. На влажных участках они зачастую проигрывают мхам.. Устойчивости к неблагоприятным условиям способствует невысокая скорость роста, наличие различных способов извлечения и накопления влаги, развитые механизмы защиты.

Лишайники, как правило, предъявляют скромные требования к потреблению минеральных веществ, получая их, большей частью, из пыли в воздухе или с дождевой водой, в связи с этим они могут жить на открытых незащищённых поверхностях (камни, кора деревьев, бетон и даже ржавеющий металл). Преимуществом лишайников является терпимость к экстремальным условиям (засухе, высоким и низким температурам (от -47 до +80 градусов по Цельсию, около 200 видов обитают в Антарктике), кислой и щелочной среде, ультрафиолетовому излучению).

Многие лишайники специфичны к субстрату: одни хорошо развиваются только на щелочных породах, например, известняке или доломите, другие на кислых, не содержащих извести силикатных породах, таких как кварц, гнейс и базальт. Лишайники - эпифиты также предпочитают определённые деревья: выбирают кислую кору хвойных или берёзовых или основную ореховых, клёна или бузины.

Ряд лишайников сам выступает в качестве подложки для других лишайников. Нередко формируется типичная последовательность, в которой различные лишайники нарастают друг на друга. Есть виды, которые постоянно живут в воде, например, *Verrucaria serpuloides*.

Лишайники, как и другие организмы, образуют сообщества. Примером лишайниковых ассоциаций является сообщество *Cladonia-Pinetum* — лишайниковые сосновые леса



Rhizocarpon geographicum произрастает на кислых субстратах (здесь на кварце). Чёрная полоса по краю является участком, уже занятым микобионтом, но ещё не заселённым фотобионтом.



Две популяции лишайников, покрывших скалу



Ствол дерева, покрытый лишайниками



Пень, поросший лишайниками

Роль в почвообразовании

Лишайники выделяют кислоты, способствующие растворению субстрата, и тем самым участвуют в процессах выветривания. Вносят существенный вклад в процессы почвообразования. Лишайники — одни из «пионеров» биоценозов — являются, как правило, первыми организмами, заселяющими субстрат в процессе первичной сукцессии.

На скалах и утёсах лишайники являются важными первоначальными организмами. Они крепятся к поверхности горной породы или даже проникают внутрь. При этом сильно меняют внешний вид горных пород, особенно их цвет, и образуют вокруг себя углубления. Например, когда представители рода *Verrucaria* поселяются на известняке, тот покрывается чёрными углублениями перитециев — плодовых тел лишайника. После их отмирания поверхность породы густо усеяна ямками. Затем в них появляется зелёный слой водорослей. Несмотря на редкость этих видов, они играют важную роль в выветривании и почвообразовании, часто повсеместно охватывая скалы.

Лишайники и животные

Особенно важна роль лишайников в жизни животных в условиях Крайнего Севера, где растительность редка, в зимние месяцы они составляют около 90 % от рациона оленей. Особенно важен для оленей Ягель (олений мох) (*Cladonia*), который они при помощи копыт достают даже из-под снежного покрова. Лоси также используют этот источник питания. Способность потреблять лишайники обусловлена наличием фермента *лихеназы*.

Для многих личинок бабочек, таких как представители рода *Eilema*, лишайник служит основным продуктом питания, их гусеницы кормятся исключительно на них. Кроме того, лишайник поедается беспозвоночными, такими как улитки, насекомые и клещи, использующими его в той или иной мере. Так же можно упомянуть сеноедов и личинок *Mycobates parmelia* с маскировочной окраской под цвет своего лишайника *Xanthoria parietina*.

Лишайниковая растительность используется многими животными как место обитания и укрытие от хищников. В больших количествах на них живут клещи и насекомые, одним из важных мест обитания они служат для тихоходок. Гусеницы различных ночных бабочек имеют окраску под цвет лишайника, другие подражают также и его очертаниям.

Многие птицы используют лишайники, особенно листоватые и кустистые формы, для гнездования, как например, ржанка бурокрылая (*Pluvialis dominica*), вьющая гнёзда на представителях родов *Cladonia* и *Cetraria*.



Настоящий олений мох *Cladonia rangiferina* в растительном сообществе *Corynephorion canescentis*



Гнездо бурокрылой ржанки, сделанное из лишайника

Значение лишайников для человека:

- Лекарственный объект
- Пищевой объект
- Лихеоиндикация
- Лихенометрия
- Красители
- В парфюмерии
- Декоративный объект

Лекарственный и пищевой объект.

С давних пор используются лишайники и как лечебное средство, на это указывал ещё Теофраст. Известно, что *Lobaria pulmonaria* использовалась в Средневековье против лёгочных болезней.

Лишайники находят применение в народной медицине, они содержат также широкий спектр ингредиентов, представляющих интерес для фармацевтики.

Например, *цетрария исландская* (*Cetraria islandica*) добавляется в средства от кашля, в *уснее* (*Usnea*) был обнаружен антибиотик усниновая кислота, применяемый для лечения кожных и других

болезней. Полисахариды лишайников (саркома-180) интересны для онкологов.

Блюдо из съедобного

лишайника бриории

Фремонта (*Bryoria fremontii*)



Лихеноиндикация

Лишайники являются организмами-индикаторами (биоиндикаторы) для определения условий окружающей среды, в частности, качества воздуха. Из воздуха или с дождём поступают без всяких препятствий в лишайник вместе с питательными и токсичные вещества, это происходит потому, что лишайники не имеют никаких специальных органов для извлечения влаги из субстрата, а поглощают её всем талломом.

Первые сообщения о массовой гибели лишайников в областях промышленно развитых городов появились во второй половине XIX века. Основной причиной являлось увеличение содержания диоксида серы в воздухе. Между тем, использование серных фильтров на промышленном оборудовании и каталитических нейтрализаторов в автомобилях способствовало улучшению качества воздуха, так что сегодня лишайники в больших городах встречаются часто.

При «пассивном мониторинге» учитывается частота встречаемости лишайников в какой-то местности, по которой делается вывод о качестве воздуха здесь. При «активном мониторинге» наблюдают конкретный вид лишайника (часто это *Нурогимния физодес*), который высаживают в исследуемом месте, и по воздействию на него окружающей среды (понижение жизнеспособности, изменение окраски таллома, гибель) судят о её качестве. Лихеноиндикация предназначена для длительных исследований.

Лишайники служат также показателями наличия в воздухе токсичных тяжёлых металлов, накапливающихся в тканях, которые в итоге могут привести к гибели лишайника. Накапливают лишайники и радиоактивные вещества. Поэтому они могут быть использованы для контроля за радиоактивными



Лишайник *Usnea filipendula* растёт только в местах с очень высоким качеством воздуха

Лихенометрия

Благодаря тому, что лишайники долго живут и растут с постоянной скоростью, по ним можно определить возраст породы (отступление ледника или время постройки нового здания). Чаще всего для этой цели используются жёлтые лишайники рода *Rhizocarpon*. Так, в 1965 году с помощью этого метода был определён средний возраст монументов на острове Пасхи (почти 500 лет). Этот метод, однако, не всегда точен из-за несоразмерного роста лишайника и не является бесспорным, а потому должен использоваться только тогда, когда нельзя прибегнуть к радиометодному анализу.



Rhizocarpon geographicum

Красители

Долгое время из лишайников литорального рода *Roccella* и вида *Pertusaria corallina* получали ценный пурпурный краситель. Карл Линней упоминал в своём «*Plantae tinctoriae*» («Растения красящие») шесть лишайников-красителей. Краситель и химический индикатор лакмус также получают экстракцией из *Roccella*. *Эверния* и *Пармелия* применяются в Шотландии и Скандинавии для окрашивания шерсти и ткани. Также интересно применение лишайника *Xanthoparmelia camtschadalis* (неверный, но часто используемый синоним — *Parmelia vagans*) жителями Нижнего Поволжья для окрашивания пасхальных яиц.



Прочее

Ядовитые вульпиновые кислоты из *Letharia vulpina* использовались раньше как отравы для лисиц и волков.

Из некоторых лишайников, таких как дубовый мох (*Evernia prunastri*) и *Pseudevernia furfuracea*, получают душистые вещества, применяемые в парфюмерии.

Cladonia stellaris в больших количествах импортируется из Скандинавии и служит для изготовления модели дерева или декоративных венков.

