



Лишайники и их изучение

Введение



Харитонов

Николай Павлович,
заведующий отделом
анализа и эксперти-
зы образовательной
деятельности Москов-
ского городского Дворца
детского (юношеского)
творчества

В течение многих тысячелетий человек использовал и преобразовывал окружающую природу для удовлетворения своих потребностей. Среди многочисленных проблем, связанных с природой, особенно важными в последние годы становятся проблемы охраны и изучения видового разнообразия животных и растений и среды их обитания. Эти проблемы весьма актуальны для густонаселенных высокоиндустриальных территорий, а также территорий с интенсивным ведением сельского и лесного хозяйства. Разнообразными формами хозяйственной деятельности человек все в большей степени оказывает воздействие на природу, приводящее к сокращению численности, а иногда и к исчезновению некоторых видов животных и растений, а иногда и целых сообществ.

Каждый вид обитает или произрастает в определенных условиях, т. е. в таких, где он находит все факторы среды в наиболее благоприятном сочетании и взаимодействии. Поэтому многие виды являются в той или иной степени показателями (индикаторами) условий среды. Одни из них, имеющие широкую экологическую амплитуду, встречаются в сравнительно разнообразных условиях.

Другие виды, с узкой экологической амплитудой, встречаются в строго определенных условиях. При изменении условий среды они, как правило, быстро исчезают.

Лишайники – своеобразная группа симбиотических организмов – обладают весьма специфическими свойствами. Они распространены по различным типам субстратов, получают влагу и минеральные вещества, в основном, из воздушной среды, в связи с чем реагируют на изменение состава воздуха. Их повышенная чувствительность к загрязнению атмосферы, особенно к присутствию в воздухе двуокиси серы (SO_2), и способность к накоплению из окружающей среды многих веществ, таких как медь, железо, свинец, ртуть, цинк, никель и др., входящие в состав мельчайших пылевых частиц, которые выделяют заводы, фабрики и двигатели внутреннего сгорания автотранспорта, позволяют использовать лишайники в качестве биологических индикаторов загрязнения, особенно в крупных городах, таких как Москва, Санкт-Петербург, в большинстве областных и районных центрах, а также в городах с хорошо развитой промышленностью.

Изучение биологии лишайников, знакомство с особенностями их жизнедеятельности, с уникальным свойством реагировать на загрязненность воздуха – интереснейшие направления исследований, которые доступны школьникам.



В данной статье вы познакомитесь с характеристикой и особенностями лишайников, с методами изучения лишайников и лишайниковых сообществ, со значением лишайников в биоиндикации, с представителями этой необычной группы.

Характеристика лишайников

Лишайники представляют собой группу комплексных организмов, тела которых всегда состоят из двух компонентов – гриба и водоросли, находящихся в тесном взаимоотношении. Грибной компонент окружает водоросли и может проникать в их клетки.

Немногим более ста лет назад лишайники были для ученых великой загадкой, и открытие Симоном Швенденером в 1867 году их сущности оценивалось как одно из наиболее удивительных открытий того времени.

Однако как организмы лишайники были известны ученым и населению задолго до открытия их сущности. Еще великий Теофраст (371–286 до н. э.), «отец ботаники», дал описание двух лишайников – уснеи (*usnea*) и рочеллы (*rocceella*). Последний уже тогда использовали для получения красящих веществ.

Существует несколько отличий этой группы живых организмов от других. Специфичный признак лишайников – симбиотическое сожительство двух разных организмов – гетеротрофного гриба (микобионта) и автотрофной водоросли (фикобионт). Гриб получает от водоросли органические вещества, которые она создает в процессе фотосинтеза. В замен он как бы предоставляет водоросли, находящейся внутри тела лишайника, среду обитания, защиту от пересыхания, перегревания и т. д. Гриб также снабжает водоросль достаточным количеством воды и растворенных в ней минеральных солей, которые он сам поглощает из окружающей среды.

Лишайники прошли длительный формообразующий процесс на основе симбиоза, приведший к формированию специфичных морфологических форм внешнего и внутреннего строения, и образуют особые жизненные формы, не встречающиеся отдельно у слагающих лишайниковое слоевище грибов и водорослей.

Для лишайников в целом и каждого из компонентов в отдельности характерен особый тип метаболизма. Физиология гриба и водоросли в слоевище лишайника во многом отличаются от физиологии свободноживущих грибов и водорослей.

Весьма специфично биохимическое строение лишайников и образование в них вторичных продуктов обмена – лишайниковых веществ, не встречающихся в других группах организмов.

Лишайники существенно отличаются от других групп организмов, в том числе и от свободно живущих грибов и водорослей,





особой биологией: способами размножения, медленным ростом, отношением к экологическим условиям и др.

Таким образом, лишайниками являются организмы, тело (слоевище) которых постоянно состоит из двух компонентов – автотрофного фикобионта и гетеротрофного микобионта, образующих единое симбиотическое сожительство, отличающееся основными морфологическими типами и особыми физиолого-биохимическими процессами.

Вопрос взаимоотношения гриба и водоросли в слоевище лишайника занимал умы ученых еще в конце прошлого столетия, да и в наше время продолжает волновать лишайниковедов. 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 грибу 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 году 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 годы 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, используя их содержимое, уничтожать их, это в конце концов может привести 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 фикобиотом 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 лишайнолог 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 А.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 А.А. Еленкин назвал эндопаразитосапрофитизмом.

Интересную мысль о взаимоотношении компонентов в слоевище лишайника высказал в 60-х годах прошлого столетия крупнейший советский лишайнолог 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 относятся, 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 (*Peltigera*).

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 удастся 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 продолжают 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 улотриковые водоросли, можно наблюдать еще один тип контакта. Как правило, в таком случае нити водорослей бывают целиком покрыты грибными гифами. Причем 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.

Строение лишайников

Тело лишайников называется таллом, или слоевище. Слоевище лишайников растет очень медленно, оно 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 определяют пять групп пигментов: зеленые, синие, фиолетовые, красные, коричневые.

По анатомическому строению слоевище может быть **гомеомерное**, когда фикобионт (водоросли) располагаются по всей толще слоевища, и **гетеромерное**, когда тело лишайника





дифференцировано на несколько слоев, и водоросли образуют особый гонидиальный слой, лежащий между корой, одевающей ветви таллома снаружи, и сердцевинной из рыхло переплетенных гиф гриба. Ниже сердцевины расположена нижняя кора. Она имеется у листоватых и некоторых кустистых лишайников, но отсутствует у большинства накипных лишайников.

Различают, в зависимости от внешнего облика, три основных морфологических типа лишайников: **накипные** (корковые), **листоватые** и **кустистые**. Кроме них, иногда различают нитевидный и чешуйчатый типы слоевищ.

Накипные лишайники

Слоевище накипных лишайников имеет вид корочки, плотно сросшейся с субстратом. Она может быть весьма тонкой и иметь вид еле заметной накипи или порошкообразного налета; может быть толщиной 1–2 мм, а иногда и бывает довольно толстой, достигая в толщину 0,5 см. Накипные слоевища обычно небольших размеров, их диаметр составляет всего несколько сантиметров, но иногда может достигать 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, достигающих в диаметре несколько десятков сантиметров.

Обычно слоевища накипных лишайников плотно срастаются с субстратом (корой, камнем, почвой) сердцевинными гифами. Но у некоторых лишайников прикрепление к субстрату происходит с помощью подслоевища. Подслоевище чаще всего бывает темной окраски и обычно образовано толстостенными разветвленными грибными гифами корового слоя. Оно никогда не содержит водорослей.

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 разбросанных бородавочек или зернышек. Здесь в анатомической структуре уже намечается некоторая дифференциация. Водоросли в такой бородавочке не разбросаны по всей толще и обычно отсутствуют в ее нижней части,





а в верхней 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.

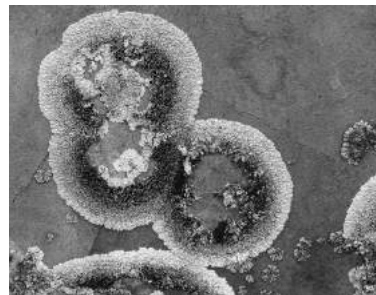
Корочка этих лишайников может быть цельной, гладкой или иметь неровную поверхность – бородавчатую, бугорчатую, с различными шиповидными выростами и т. д.

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.

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 зоныдвигающимися гифами.

Переходной формой между накипными и листоватыми лишайниками является чешуйчатое слоевище, очень характерное, например, для видов, растущих на почве в пустынных областях земного шара, где 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.

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 – сердцевину и зону с прикрепляющимися гифами.

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 сочковидными выростами. Кочующий образ жизни в засушливых условиях привел к развитию у этих лишайников толстого и плотного корового слоя.

Эти лишайники, главным образом представителей рода аспилиция (*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 мелких чешуек или листовидных пластинок, горизонтально распростертых на субстрате. Наиболее характерно 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 разрастаться, и их форма делается неправильной. Наиболее простое слоевище листоватых лишайников имеет вид одной крупной округлой листовидной пластинки, достигающей в диаметре 10–12 см. Такая пластинка нередко бывает кожистой, плотной, окрашенной в темно-серый, темно-коричневый или черный цвет. Слоевище, состоящее из одной листовидной пластинки, носит название *монофильного*. Чаще всего оно прикрепляется к субстрату только



в своей центральной части с помощью толстой короткой ножки – *гомфа*, образованным одним мощным пучком гиф. 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 ограниченными. 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.

Верхняя поверхность слоевища листоватых лишайников бывает ровной, волнистой, ямчатой, голой, глянцевой или матовой, нередко шероховатой, неровной, покрытой бугорками, бородавочками. Иногда на ней имеются различной формы выросты, реснички, образующие опушение или войлочный налет.

Нижняя поверхность слоевища 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 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 *Нурогимния*, 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 листоватых лишайников на нижней стороне слоевища образуются особые органы прикрепления, такие как: **ризины** – пучки грибных нитей (гиф); **ризоиды** – отдельные тонкие гифы; **гомф** – один мощный пучок гиф. Эти лишайники, по сравнению с накипными, являются значительно более высокоорганизованными формами. В эволюционном отношении оказалось выгодным отделение слоевища от субстрата. Между ними появился небольшой 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. В-третьих, в узком пространстве между поверхностью субстрата и слоевищем обычно задерживаются различные органические и неорганические вещества, которые могут быть использованы лишайником.





Кустистые лишайники

Слоевища кустистых лишайников чрезвычайно разнообразны по форме. Наиболее простые имеют вид отдельных прямостоячих неразветвленных выростов. Чаще всего 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. Некоторые формы, обитающие на деревьях, имеют вид повисающего ветвящегося кустика.

У кустистых лишайников, в отличие от накипных и листоватых форм, для которых характерен горизонтальный рост гиф, 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. Прямостоящие напочвенные кустистые лишайники чаще всего прикрепляются к почве тонкими нитевидными ризоидами. Прикрепление повисающих кустистых лишайников к коре дерева или к поверхности скал происходит с помощью **псевдогомфа**. Последний имеет вид короткой ножки, расширенной на конце в небольшую пятчку. Слоевища кустистых лишайников могут быть разных размеров. Высота самых маленьких составляет всего несколько миллиметров, а наиболее крупных 30–50 см. Изредка встречаются слоевища, превышающие эти размеры.

Среди кустистых лишайников различают слоевища с плоскими и округлыми лопастями. В цилиндрических лопастях водоросли располагаются по окружности и тем самым достигаются равномерность их освещения со всех сторон и максимальное увеличение ассимиляционной поверхности слоевища.

Размножение лишайников

Размножаются лишайники различными способами. Самый простой способ размножения, когда отломившиеся участки слоевища переносятся ветром или животными в другие места, где, приживаясь, они дают начало новым организмам. Другим приспособлением для размножения лишайников являются **соредии** и **изидии**.

Соредии – мельчайшие шаровидные образования на слоевище лишайника, состоящие из одной или нескольких клеток



водорослей, оплетенных грибными гифами. Располагаются они в гонициальном слое и по мере образования разрывают верхнюю кору слоевища и оказываются на ее поверхности. Компактные головчатые, округлые, продолговатые или в виде каймы по краю слоевища скопления соредий называют **сораями**.

Изии представляют собой простые или разветвленные бугорчатые, кораллоподобные или палочковидные выросты верхней поверхности слоевища, снаружи покрытые корой из грибных гиф, а внутри содержащие водоросли. Они легко обламываются и переносятся на новые места, и могут давать начало новым талломам.

Так же размножение лишайников осуществляется с помощью спор, которые формируются в плодовых телах – **апотециях** и **перитециях**.

На поверхности слоевища располагаются блюдцевидные, а иногда шаровидные или выпуклые апотеции, часто окрашенные иначе, чем сам таллом. В таллом погружены кувшинковидные перитеции. Споры, образованные в этих плодовых телах, попадая на субстрат прорастают в гифы, которые переплетаясь, образуют зачаточный таллом лишайника. Настоящий лишайник развивается из него только в том случае, если произойдет его контакт с соответствующей водорослью. В противном случае зачаточный таллом погибает.

Такой тип размножения не имеет большого значения при размножении лишайников, так как наличие в местах прорастания спор клеток водорослей и определенных условий внешней среды происходит в природе крайне редко.

Экология и места произрастания

Лишайники обладают удивительной способностью расти на самых разнообразных субстратах: каменных породах (известняках, гранитах, гнейсах, кварцах и др.), на почве, коре и ветвях деревьев, на хвое, листьях вечнозеленых растений, на мхах, обнаженной древесине, на гниющих растительных остатках. При благоприятных условиях прирост слоевища лишайников у различных видов, колеблется от 1 до 8 мм в год. Медленный рост слоевища не даст возможности лишайникам в более или менее благоприятных местообитаниях конкурировать с цветковыми растениями или мхами. Поэтому они и заселяют **экологические ниши**, где условия существования слишком суровы для других растений.



Совокупность всех факторов среды, в пределах которых возможно существование вида в природе и его средо-образующая деятельность определяется как *экологическая ниша* данного вида (Реймерс, 1991).



Но все же большинство видов обладают избирательной способностью и поселяются на немногих, или даже только на одном определенном субстрате.

По отношению к субстрату и другим условиям местообитания среди лишайников различают несколько основных крупных экологических групп: эпилитные лишайники – живущие на поверхности скал и камней; эпифитные – растущие на стволах и ветвях деревьев и кустарников; эпиксильные – обитающие на обнаженной и обработанной древесине; эпигейные или напочвенные – растущие на поверхности почвы; эпифилльные – развивающиеся на хвое и листьях вечнозеленых растений; эпибриофитные – обитающие на дерновинках мхов; гигрофилльные – постоянно или большую часть года проводящие под водой.

Представленное выше многообразие экологических групп не охватывает всего разнообразия лишайников. С воздействием человека на окружающую природу лишайники стали осваивать и не свойственные им субстраты – железо и стекло, кожу и линолеум, картон и многие другие.

В различных местообитаниях (на скалах, почве, стволах деревьев и т. д.) лишайники образуют группировки – **синузии**, которые характеризуются определенным видовым составом и разными морфологическими типами. На распределение лишайников влияют как физические, так и химические свойства субстрата, содержание солей, кислотность и тип почв. Особенно сильно физические и химические свойства субстрата влияют на эпифитные лишайники. Для них большое значение имеет структура коры, ее расчленение, жесткость, частота отслаивания и другие особенности. Видовой состав лишайников зависит от вида дерева, от его возраста, от высоты над поверхностью земли. Также на развитие лишайниковых синузий влияет освещенность, влажность и некоторые другие экологические факторы.



Синузия – совокупность находящихся в фитоценозе популяций, принадлежащих к видам одной и той же жизненной формы (Быков, 1973).

Несмотря на тесную взаимосвязь, существующую между лишайником и субстратом, на котором они поселяются, до сих пор с достоверностью не известно, используют ли лишайники субстрат только как место прикрепления или они извлекают из него некоторые питательные вещества, необходимые для их жизнедеятельности. С одной стороны, способность лишайников расти на субстратах, бедных питательными веществами, дает основание считать, что они используют субстрат как место прикрепления. С другой стороны, избирательная способность, проявляемая лишайниками при расселении, строгая приуро-



ченность большинства из них к определенному субстрату, зависимость видового состава лишайников не только от физических, но и от химических свойств субстрата невольно наводят на мысль, что лишайники используют субстрат и как дополнительный источник питания.

Лишайники и факторы среды

Кроме свойств субстрата, на расселение лишайников большое влияние, среди других абиотических факторов, оказывают климатические факторы – свет, влажность, температура.

Для лишайников свет необходим, как для всех фотосинтезирующих организмов. Отсутствие света или недостаточная его интенсивность препятствует их развитию. Хотя среди лишайников и встречаются тенелюбивые виды, все же большинство из них относятся к светолюбивым. Обычно в очень тенистых лесах, например, в густых еловых, где под кронами деревьев царит полумрак, лишайников очень мало. И, наоборот, в светлых сосновых лесах лишайники развиваются в изобилии, образуя сплошные ковры на почве.

Вторым очень важным фактором распределения лишайников по местообитаниям является влажность. Хотя лишайники относятся к числу наиболее засухоустойчивых организмов, способных переносить без воды очень длительные периоды и выдерживать такое низкое содержание воды в слоевищах, при котором большинство растений погибает, влага все-таки необходима для их развития. Это объясняется тем, что процессы фотосинтеза и дыхания происходят лишь во влажных слоевищах. И лишайники черпают влагу из разных источников – из дождевой воды, утренней и вечерней росы, туманов, влажного воздуха. Способность использовать влагу воздуха – очень важная особенность лишайников. Лишайники приспосабливаются к жизни и в пустынях, и на поверхности скал, где дождей не бывает в течение нескольких месяцев.

Благодаря различной потребности лишайников в воде фактор влажности является одним из основных, определяющих распределение лишайников по различным местообитаниям, и возможно он играет даже большую роль, чем освещенность.

Температура в жизни лишайников играет меньшую роль, чем играют другие климатические факторы. Лишайники проявляют удивительную устойчивость к воздействию как очень высокой, так и низкой температуры и относятся к одним из самых тепло и холодоустойчивых организмам. Температурный фактор никогда не выступает как лимитирующий фактор в развитии лишайников. В условиях пустынь лишайники легко переносят ежедневное нагревание до $+50-60^{\circ}\text{C}$, в то время как в полярных районах в течении длинной зимы они прекрасно





себя чувствуют при минусовой температуре ($40-70^{\circ}\text{C}$). Однако лишайники не безразличны к влиянию температурного фактора – они способны фотосинтезировать только при определенной температуре окружающей среды. Оптимальная температура для фотосинтеза у лишайников умеренной зоны находится в пределах от $+10$ до $+25^{\circ}\text{C}$, а температурный минимум – между -7 и -13°C . В полярных пустынях эти растения приспособлены к постоянному воздействию отрицательной температуры и способны поддерживать свою жизнедеятельность при весьма низкой температуре, даже находясь под покровом снега, так как выработали способность усваивать углекислоту при очень небольшом освещении. В арктических и антарктических районах воздействие на лишайники отрицательной температуры сказывается также на сокращении периода их развития.

Кроме особенностей субстрата и климатических факторов, на лишайники в природе оказывают воздействие и биотические факторы: взаимоотношения между самими лишайниками, между лишайниками и растениями, лишайниками и животными. Изучение взаимоотношений в лишайниковых синузиях показало, что внутри этих группировок существуют такие явления, как межвидовая борьба и внутривидовая конкуренция. На любом из субстратов лишайники, разрастаясь, ведут между собой борьбу за пространство и свет, которая сводится к механическому давлению друг на друга, нарастанию одного слоевища на другое, подрыву одного слоевища другим, воздействию химическими выделениями.

По отношению к другим организмам лишайники являются слабо конкурентными из-за своего медленного роста. При контакте с мохообразными и цветковыми растениями лишайник редко одерживают победу в борьбе за пространство. Чаще бывает наоборот – в местах, ранее занятыми лишайниками, особенно в молодых местообитаниях, постепенно поселяются мхи, а затем другие высшие растения, постепенно вытесняя лишайники.

Воздействие животных на лишайники может быть прямым и косвенным. Целый ряд беспозвоночных и позвоночных животных питаются лишайниками или продуктами их жизнедеятельности. Объедая их слоевища, они повреждают их, содействуя отмиранию и опадению, а затем принимают участие в процессе их разложения. Обламывая веточки слоевищ, животные способствуют также вегетативному размножению лишайников. Особенно это имеет большое значение в тундровой зоне, где многие эпигейные кустистые лишайники размножаются исключительно вегетативным путем. Некоторые улитки объедают у лишайников диски апотециев и тем самым способствуют рассеиванию их спор. **И/Р**

(Продолжение следует)

