

ЛИШАЙНИКИ

Лишайники (лат. Lichenes) — симбиотические ассоциации грибов и микроскопических зелёных водорослей и/или цианобактерий.

Микобионт, фотобионт и их симбиоз

- Лишайники — это симбиотические организмы, тело которых (таллом) образовано соединением грибных (микобионт) и водорослевых и/или цианобактериальных (фотобионт) клеток во внешне кажущемся однородным организме. Лишайники, состоящие из гриба одного вида и цианобактерии (сине-зелёной водоросли) или одного вида, называют двухкомпонентными; лишайники, состоящие из гриба одного вида и двух видов фотобионтов, называют трёхкомпонентными (). Водоросли или цианобактерии двухкомпонентных лишайников питаются автотрофно. В трёхкомпонентных лишайниках водоросль питается автотрофно, а цианобактерия, по-видимому, питается гетеротрофно, осуществляя азотфиксацию. Гриб питается гетеротрофно ассимилятами партнера(ов) по симбиозу.

Отношения гриба и водоросли как КОМПОНЕНТОВ ЛИШАЙНИКА

Отношения фотобионта и гриба можно описать как контролируемый паразитизм со стороны последнего. Контакт между компонентами лишайника может быть различен:

- нет прямого контакта,
- через поверхности,
- гриб посредством гаусторий проникает в тело водоросли.

Во взаимоотношениях компонентов наблюдается тонкий баланс, так, деление клеток фотобионта согласовано с ростом гриба. Микобионт получает от фотобионта питательные вещества, производимые тем в результате фотосинтеза. Гриб же создаёт водоросли более оптимальный микроклимат: защищает её от высыхания, экранирует от ультрафиолетового излучения, обеспечивает жизнь на кислых субстратах, смягчает действие ряда других неблагоприятных факторов. Из зелёных водорослей поступают многоатомные спирты, такие как рибит, эритрит или сорбит, которые легко усваиваются грибом. Цианобактерии поставляют в гриб в основном глюкозу, а также азотсодержащие вещества, образуемые благодаря осуществляемой ими фиксации азота. Потоки веществ из гриба в фотобионт не обнаружены.

Внешнее строение лишайников

Лишайники окрашены в широком диапазоне цветов: от белого до ярко-жёлтого, коричневого, сиреневого, оранжевого, розового, зелёного, синего, серого, чёрного.

- **Накипные, или корковые.** Таллом таких лишайников представляет собой корочку («накипь»), его нижняя поверхность плотно срастается с субстратом и не отделяется без значительных повреждений. Накипные лишайники могут жить на крутых склонах гор, деревьях и даже на бетонных стенах. Иногда такие лишайники развиваются внутри субстрата и снаружи совершенно не заметны.
- **Листоватые.** Листоватые лишайники имеют вид пластин разной формы и размера, они более или менее плотно прикрепляются к субстрату при помощи выростов нижнего коркового слоя.
- **Кустистые.** У наиболее сложных с точки зрения морфологии кустистых лишайников таллом образует множество округлых или плоских веточек. Такие лишайники могут расти как на земле, так и свисать с деревьев, древесных остатков, скал.

Накипный лишайник



Листоватый лишайник



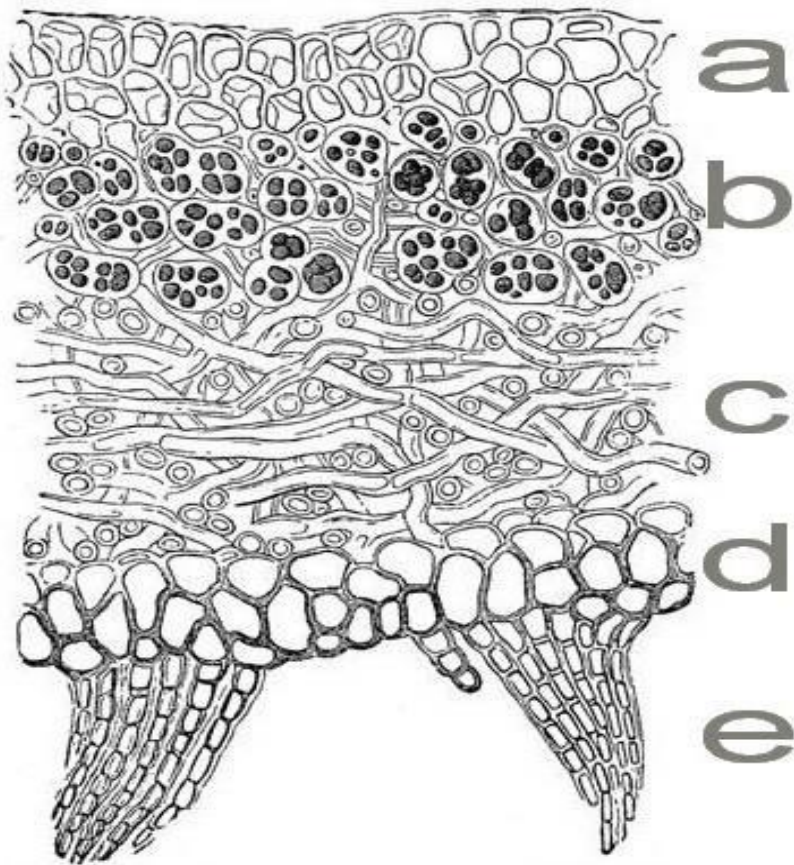
Кустистый лишайник



Внутреннее строение

- Тело лишайников (таллом) представляет собой переплетение грибных гиф, между которыми находится популяция фотобионта. По внутреннему строению лишайники разделяют на:
 - гомеомерные, клетки фотобионта распределены хаотично среди гиф гриба по всей толщине таллома;
 - гетеромерные, 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.

Строение лишайника



- Строение гетеромерного лишайника на примере *Sticta fuliginosa*: a — корковый слой, b — гонидиальный слой, c — сердцевина, d — нижняя кора, e — ризины.

Биохимические особенности

- Большинство внутриклеточных продуктов, как фото-(фико-), так и микобионтов не являются специфичными для лишайников. Уникальные вещества (внеклеточные), так называемые лишайниковые, формируются исключительно микобионтом и накапливаются в его гифах. Сегодня известно более 600 таких веществ, например, усниновая кислота, мевалоновая кислота. Нередко, именно эти вещества оказываются решающими в формировании окраски лишайника. Лишайниковые кислоты играют важную роль в выветривании, разрушая субстрат.

Водный обмен

- Лишайники не способны к регуляции водного баланса, поскольку у них нет настоящих корней для активного поглощения воды и защиты от испарения. Поверхность лишайника может удерживать воду на короткое время в форме жидкости или пара. В сухих условиях вода быстро теряется на поддержание метаболизма и лишайник переходит в фотосинтетически неактивное состояние, при котором вода может составлять не более 10 % массы. В отличие от микобионта, фотобионт не может долго находиться без воды. У многих видов наблюдается утолщение коры, чтобы обеспечить меньшую потерю воды. Способность поддерживать воду в жидком состоянии очень важна в холодных районах, поскольку замёрзшая вода не пригодна для использования организмом.

Время, которое лишайник может провести высушенным, зависит от вида, известны случаи «воскрешения» после 40 лет в сухом состоянии. Когда поступает пресная вода в форме дождя, росы или влажности, лишайники быстро переходят в активное состояние, возобновляя метаболизм.

Оптимально для жизнедеятельности, когда вода составляет от 65 до 90 процентов от массы лишайника

Одна из жизненных форм
лишайников — кустистая



Рост и продолжительность жизни

- Описанный выше ритм жизни является одной из причин для очень медленного роста большинства лишайников. Иногда лишайники растут всего лишь на несколько десятых миллиметра в год, в основном менее чем на один сантиметр. Другой причиной медленного роста является то, что фотобионт, составляя нередко менее 10 % объёма лишайника, берёт на себя обеспечение микобионта питательными веществами. В хороших условиях, с оптимальными влажностью и температурой, например в туманных или дождливых тропических лесах, лишайники растут на несколько сантиметров в год.
- Ростовая зона лишайников у накипных форм находится по краю лишайника, у листоватых и кустистых — на каждой верхушке.
- Лишайники являются одними из самых долгоживущих организмов и могут достигать возраста нескольких сотен лет, а в некоторых случаях — более 4500 лет, как например ризокарпон географический (*Rhizocarpon geographicum*), живущий в Гренландии

Размножение

- Лишайники размножаются вегетативным, бесполом и половым путём.
- Особи микобионта размножаются всеми способами и в то время, когда фотобионт не размножается или размножается вегетативно. Микобионт может, как и другие грибы, также размножаться половым и собственно бесполом путем. 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.

РАЗМНОЖЕНИЕ ЛИШАЙНИКОВ



- Апотеций представляет собой обычно округлое ложе. На ложе находятся сумки между неспоросными 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.
- 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.

ВЕГЕТАТИВНОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ ЛИШАЙНИКОВ



- 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.

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. Кроме того, лишайники проявляют повышенную чувствительность к химическому загрязнению и могут служить его индикаторами. 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

Две популяции лишайников, покрывших скалу



Лишайники и животные

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



Роль лишайников в жизни животных

- 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.

Лихеноиндикация

- Лишайники являются организмами-индикаторами (биоиндикаторы) для определения условий окружающей среды, в частности, качества воздуха (лихеноиндикация). Высокая чувствительность лишайников к загрязнениям вызвана тем, что взаимодействие его компонентов легко нарушить. 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. Поэтому они особенно уязвимы к загрязнению воздуха. 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 *Nurogymnia physodes*), 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.

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



Ствол дерева, покрытый лишайниками

