

Министерство образования Республики Беларусь

**Учреждение образования
«Гомельский государственный университет
имени Франциска Скорины»**

А.Г. Цуриков, В.А. Собченко, О.М. Храмченкова

АЛЬГОЛОГИЯ И МИКОЛОГИЯ

**Практическое руководство по изучению темы
«Лишайники»**

Гомель 2006

УДК 582.26 + 582.28 (075.8)

ББК 28.591 я73

Ц 871

Рецензенты:

кафедра ботаники и физиологии растений учреждения образования «Гомельский государственный университет имени Франциска Скорины»

Рекомендовано к изданию научно-методическим советом учреждения образования «Гомельский государственный университет имени Франциска Скорины»

Цуриков А.Г.

Ц 871 Альгология и микология: Практическое руководство по изучению темы «Лишайники» для студ. биологич. спец. вузов / А.Г. Цуриков, В.А. Собченко, О.М. Храмченкова; Министерство образования РБ, Гомельский гос. ун-т им. Ф.Скорины. – Гомель: ГГУ им. Ф.Скорины, 2006. – 50 с.

Практическое пособие ставит своей целью повышения уровня усвоения достаточно сложного материала по теме «Лишайники» для использования как на занятиях по соответствующим темам курса «Альгология и микология» так и для самостоятельной подготовки.

Адресовано студентам биологического факультета.

УДК 582.26+582.28 (075.8)

ББК 28.591 я73

© А.Г.Цуриков, В.А.Собченко,
О.М.Храмченкова, 2006

© УО «ГГУ им. Ф.Скорины», 2006

Введение

В практическом руководстве рассматривается одна из важных в курсе «Альгология и микология» тем - «Лишайники», которая включает основные сведения по общей характеристике, морфологии, анатомии, экологии и систематике лишайников.

Лишайники являются неотъемлемой частью флоры Беларуси. Не обладая заметным хозяйственным значением, они часто являются средообразующими организмами, особенно на поврежденных и пионерных участках. В настоящее время существенно развивается такое научное направление, как лишенодиагностика, в которой различные качественные и количественные показатели лишайников выступают как индикаторы состояния окружающей среды.

Лишайники изучаются в курсе биологии средней школы. Данная тема традиционно сложна для понимания, изучения и усвоения, поэтому она нами была вынесена в отдельное практическое руководство.

Основная задача руководства – дать современное представление о строении, характерных особенностях структурной организации и жизнедеятельности симбиотического организма лишайника. В нем содержится необходимый минимум знаний по изучаемой группе живых организмов, на основе которого можно организовать работу по самостоятельному более глубокому их изучению.

При подготовке руководства использованы иллюстрации из следующих изданий: Горбач Н.В. Определитель лишайников. – Мн.: Наука и техника, 1965; Жизнь растений: Т.3: Водоросли. Лишайники. – М., Просвещение, 1977; Комарницкий Н.А., Кудряшов Л.В., Уранов А.А. Систематика растений. – 7-е изд., перераб. – М.: Просвещение, 1975. Основной иллюстративный материал сформирован на основе результатов собственных исследований лишенофлоры г. Гомеля и его пригорода.

Руководство адресовано студентам 1 курса биологического и заочного факультетов специальности I-31 01 01-02 Биология (научно-педагогическая деятельность), может быть использовано учителями биологии и студентами специализации «Ботаника».

Лишайники (*Lichenes*)

1. Общая характеристика лишайников
2. Морфология и анатомия лишайников
3. Размножение лишайников
4. Экология и систематика лишайников

1. Общая характеристика лишайников

В мировой лишенофлоре насчитывается около 25 000 видов лишайников. Это симбиотические организмы с участием водоросли и гриба, развившие способности к выживанию в самых разнообразных неблагоприятных экологических условиях. Их метаболизм уникально адаптирован к экологическим стрессам и выработал специфичную систему резистентности. Секрет жизнеспособности лишайников заключается в умении выдерживать длительное обезвоживание. Этим и объясняется повсеместное распространение лишайников, покрывающих 8% поверхности планеты. Даже в Антарктиде на Земле королевы Виктории, в горах на высоте 2400 м над уровнем моря произрастают лишайники, выдерживая температуры до -60°C . В Антарктике именно лишайники создают основную биомассу местных биогеоценозов. Лишайники возникли около 400 млн. лет назад, когда образовался прародитель современных лишайников в результате инвагинации мицелиальных тяжей древнего гриба, «захватившего в плен» клетку сине-зеленой водоросли.

Лишайники – самые медленно растущие организмы на планете. Скорость роста лишайникового слоевища обычно равна 2 – 3 мм в год. Определенные виды произрастают с относительно высокой скоростью (более 2 см в год), а некоторые на скальных видах рода дерматокарпон (*Dermatocarpon*) имеют скорость роста порядка 1,2 см в 300 лет! Однако необходимо понимать, что скорость роста слоевища лишайника может зависеть сразу от нескольких факторов: для эпифитов, например, она может зависеть от расположения слоевища на стволе (в комлевой части или стволовой зоне), от соседства со мхами или даже от наклона ствола! Также необходимо учитывать внутри- и межвидовую конкуренцию самих лишайников.

Как организмы лишайники были известны ученым и в народе еще в давние времена. Теофраст (371 – 286 до н. э.) дал описание двух лишайников – уснеи (*Usnea*) и рочеллы (*Rocella*) (последнюю тогда использовали для получения красящих веществ).

До конца 60-х годов XIX века лишайники рассматривали как обычные целостные растения, а видимые под микроскопом зеленые клеточки внутри их тела считали хлорофиллоносной тканью (теория Вальрота). Однако в 1867 году русские ботаники А.С. Фаминцын и И.В. Баранецкий открыли, что зеленые клетки в лишайнике – одноклеточные водоросли, которые после выделения в монокультуру могут делиться, образуя настоящие зооспоры. В том же 1867 году швейцарский ученый С. Швенденер доказал, что лишайник есть сочетание гриба с водорослью.

После этого открытия возникло множество теорий, с помощью которых ученые пытались истолковать взаимоотношения водоросли и гриба. И. Рейнке считал, что гриб и водоросль в лишайнике составляют «консорций» (неделимое целое), который и по строению и по функциям соответствует любому зеленому растению. А. де Бари развил теорию «**мутуалистического симбиоза**», из которой следовало, что оба компонента симбиотического агрегата полезны друг другу.

Однако дальнейшие наблюдения показали, что сожительство компонентов лишайника — отнюдь не идиллия. Уже в XX веке крупный русский ботаник А.А. Еленкин, наблюдая совместно с А.Н. Даниловым за примитивными слизистыми лишайниками, установил, что взаимоотношения гриба и водоросли часто становятся враждебными. Чаще всего гриб является одновременно и сапрофитом, и паразитом, т. е. питается как продуктами жизнедеятельности водоросли, так и самим ее телом. Поэтому А.А. Еленкин назвал взаимоотношения двух этих организмов **эндопаразитосапрофитизмом**, а английский лихенолог Дж. Кромби определил их как «противоестественный союз пленной девицы – водоросли и тирана-хозяина гриба».

Позже была выдвинута **теория симбиогенеза**, которую поддерживали Маргулис (1975 г.) и Л.Н. Ханина (1979 г.). По существу она является теорией происхождения многоклеточных растительных организмов.

В 1983 году П.А. Генкелем была выдвинута концепция **симбиоморфоза**, согласно которой основой симбиоза является взаимообмен метаболитами между его компонентами, регулируемый лишайником как целым.

Сегодняшняя наука далеко ушла от понятия «симбиоз двух организмов». Учеными допускается наличие сразу нескольких типов симбиотических отношений у лишайников. В частности, один из крупнейших лихенологов современности Дэвид Хоксворт (David Hawksworth) считает, что симбиотические взаимоотношения между грибами и водорослями или цианобактериями могут иметь антагонистический, мутуалистический характер или характер комменсализма, причем с возрастом лишайника тип взаимоотношений может меняться. Различные типы симбиоза могут соответствующим образом зависеть от количества компонентов вовлеченных в ассоциацию. Симбиоз двух бионтов включает микофикобиозный паразитизм грибов, обитающих на водорослях, а также лишайники. Симбиоз из трех бионтов может быть образован двумя фотосинтезирующими организмами и грибами, как это наблюдается у лишайников, имеющих цефалодии (особые выросты, содержащие сине-зеленые водоросли, у видов, имеющих в качестве фотобионта зеленую водоросль), так и лишайниками, обитающими на водорослях, лишайниками, обитающими на мхах, а, кроме того, может быть образован двумя грибными компонентами и одним фотосинтезирующим партнером, как это характерно для грибов, обитающих на лишайниках и для искусственных гибридов. Симбиоз между четырьмя организмами встречается реже и может быть образован одним грибом и тремя фотосинтетиками, формируя иногда различные цефалодии или двумя фотосинтетиками и двумя грибами, как это характерно для лишайников, обитающих на других лишайниках, а также может быть образован тремя грибами и одним фотосинтезирующим организмом, как это можно наблюдать в случае с грибами, встречающимися на грибах, обитающих, в свою очередь, на лишайниках. И, наконец, в случае искусственных гибридов можно использовать пять и более бионтов. **Оценка различных типов симбиоза – фундаментальная проблема в биологии и эволюции лишайников.**

Безусловно, лишайники – трудный объект для изучения. Их медленный рост, трудность содержания в лабораторных условиях, особенности физиологии долго пугали исследователей. Лишь только последние десятилетия ознаменовались блестящими экспериментами, позволившими приподнять завесу загадок этих организмов.

Компоненты лишайника: грибной и водорослевый компонент.

Грибной компонент (микобионт). В состав слоевища лишайника входят грибы трех классов: аскомицеты (пирено- и дискомицеты), базидиомицеты и фикомицеты (по старой систематике, таксон объединял ныне самостоятельные классы оомицеты и зигомицеты), а также несовершенные грибы.

Гифы, составляющие тело лишайника представляют собой простые или разветвленные нити, обычно разделенные перегородками на клетки. Соседние клетки соединяются при помощи перфораций (отверстий) в клеточных стенках и цитоплазматических тяжей (плазмодесм), проходящих через них.

Однако в строении гиф лишайника имеется ряд существенных отличий от структуры грибных гиф. В связи с переходом к воздушному образу жизни клеточные оболочки лишайниковых гиф существенно толще. Также наблюдается сильное утолщение поперечных перегородок с одновременным утолщением самих гиф в этих местах.

У лишайников имеется ряд специальных типов гиф, отсутствующих у грибов: ищущие гифы для поиска водорослевого компонента, охватывающие гифы и двигающие гифы для переноса фотобионта из зоны водорослей в растущий край таллома. Еще одной интересной особенностью лишайников является наличие жировых клеток, или жировых гиф, обычно развивающихся в местах прикрепления слоевища к субстрату.

Поскольку микобионты в свободной культуре не образуют плодовых тел и обладают крайне медленным ростом, предполагается, что они не встречаются в природе в отдельном состоянии.

Водорослевый компонент (фотобионт). Термин «фотобионт» появился в литературе о лишайниках сравнительно недавно. Раньше водоросли лишайникового слоевища называли

фикобионтом, что в переводе с латинского означает «водорослевый житель», но после того как некоторые ученые стали относить сине-зеленые водоросли к цианобактериям, лишенологи сочли, что более точным будет название «фотобионт», т. е. фотосинтезирующий участник симбиоза.

Абсолютное большинство лишайников имеет в качестве фотобионта сине-зеленые (*Cyanophyta*) или зеленые (*Chlorophyta*) как одноклеточные, так и нитчатые водоросли. Лишь у некоторых представителей рода веррукария (*Verrucaria*) имеются желто-зеленые (*Xanthophyta*, род *Heterococcus*) и бурые (*Phaeophyta*, род *Petroderma*) водоросли.

Предполагается, что около половины всех видов лишайников имеют в качестве фотобионта зеленую водоросль требуксия (*Trebouxia*). Также распространены трентеполия (*Trentepohlia*) хлорококкум (*Chlorococcum*), хлорелла (*Chlorella*), коккомикса (*Coccomyxa*), глеоцистис (*Gloeocystis*). Из сине-зеленых наиболее распространенной водорослью является носток (*Nostoc*). Встречаются и другие: глеокапса (*Gloeocapsa*), хроококкус (*Chroococcus*), гиелла (*Hyella*), ривулярия (*Rivularia*), сцитонема (*Scytonema*) и др.

Многие виды водорослей лишайников могут встречаться в природе. Однако при образовании слоевища они, как правило, сильно изменяют свой внешний облик. Нитчатые виды распадаются на отдельные клетки. Размножение происходит делением клеток и апланоспорами (полностью отсутствуют подвижные стадии). Однако в монокультуре водоросли восстанавливают свой первоначальный облик, хотя некоторые отличия все же остаются. Например, это устойчивость к воздействию высоких температур (фотобионт одного из видов кладоний мог переносить нагревание до 90°C) и обезвоживанию.

2. Морфология и анатомия лишайников

Различают три жизненные формы слоевищ лишайников: накипную, листоватую и кустистую (рис. 1). Следует понимать, что четких разграничений между ними нет. Существуют переходные формы слоевищ как между накипной и листоватой (чешуйчатая), так и между листоватой и кустистой (рис. 2).

Накипные, или корковые, лишайники имеют вид налета или корочки. Как правило, это наиболее просто устроенные виды. Наиболее примитивный тип накипного слоевища (и вообще слоевища лишайников) – лепрозный. Лепрозные слоевища 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.

Прикрепление накипного слоевища к субстрату происходит либо сердцевинными гифами, либо подслоевищем. Оно образовано толстыми темноокрашенными гифами гриба и никогда не содержит водорослей. Темную кайму такого подслоевища часто можно наблюдать по краям накипных слоевищ (рис. 3).

Листоватые лишайники имеют вид листовидной пластинки, горизонтально распростертой на субстрате. За счет радиального краевого роста форма слоевищ, как правило, округлая.

Характерной особенностью листоватых слоевищ является выраженное дорсо-вентральное строение: верхняя сторона по цвету и структуре отличается от нижней (рис 4).

Листоватые лишайники по-разному прикрепляются к субстрату. Например, представители рода гипогимния (*Hypogymnia*) прикрепляются участками нижнего корового слоя, или гаптерами. Однако, чаще всего, в роли инструмента прикрепления выступают ризоиды, ризины или гомф.

Прогрессивное значение отделения слоевища от субстрата выражается в появлении промежутка между ними и ряде вытекающих преимуществ: улучшенному газообмену, а также задерживающейся влаге с питательными веществами. В то же время лишайники стали более подверженными ударам ветра, дождя и повреждению животными.

Кустистые слоевища имеют вид прямостоящих или повисающих кустиков. По организационному уровню это высший этап развития слоевищ.

Вертикальный верхушечный рост гиф позволяет кустикам изгибаться и занимать более выгодное положение относительно солнца для осуществления процесса фотосинтеза.

Кустистые лишайники разнообразны по размерам. Отдельные представители древесного свисающего лишайника уснеи длиннейшей (*Usnea longissima*) достигают длины более 8 м.

Своеобразную переходную группу между листоватыми и кустистыми лишайниками представляют виды рода кладония (*Cladonia*). При образовании слоевища сначала появляется первичное чешуйчатое слоевище. У некоторых представителей оно вскоре исчезает, у некоторых остается всю жизнь. Впоследствии на нем образуется вторичное слоевище, представляющее самостоятельные выросты, называемые подушечками (рис. 6, 7).

Другого рода переходную группу между листоватыми и кустистыми лишайниками представляют представители родов рамалина (*Ramalina*) и эверния (*Evernia*) (рис. 8). По строению слоевища их нельзя строго отнести ни к тому, ни к другому типу.

В зависимости от анатомического строения различают гомемерные и гетеромерные слоевища (рис. 9).

Гомемерные слоевища характеризуются отсутствием дифференцировки на четко выраженные водорослевый и мицелиальный слои. Клетки водорослей, как правило, беспорядочно разбросаны среди грибных гиф по всему слоевищу лишайника. Такой тип строения характерен для так называемых слизистых лишайников, в частности родов коллема (*Collema*) и лептогиум (*Leptogium*), имеющих накипной тип таллома, фотобионтом которых являются сине-зеленые водоросли *Nostoc*, *Gloeocapsa* и нек. др. Гомемерное слоевище крайне редко встречается у видов, имеющих в качестве фотобионта зеленые водоросли. Всего же в мировой лишенофлоре число слизистых лишайников не превышает 3%.

В гетеромерном слоевище можно выделить четко дифференцированные структуры. Причем число таких структур зависит от морфологического типа слоевища. У накипных лишайников выделяют кору, или коровой слой, слой водорослей и сердцевину, или слой из грибных гиф. Такое же строение характерно и для некоторых листоватых лишайников, например, представителей рода пельтигера (*Peltigera*) (рис. 10).

У более сложно организованных листоватых видов появляется еще один коровой слой – нижний. У кустистых лишайников, имеющих лопатное строение, например, представителей

родов цетрария (*Cetraria*), эверния (*Evernia*), рамалина (*Ramalina*) и др. появляется еще один водорослевый слой. Таким образом, у них наблюдается уже пять слоев: верхний коровой, верхний водорослевый, сердцевина, нижний водорослевый и нижний коровой. Несколько другое анатомическое строение имеют кустистые лишайники с радиальной структурой: снаружи их лопасти покрыты коровым слоем, под ним располагается водорослевый слой, а центральная часть заполнена сердцевинной. Это наиболее высокоорганизованные лишайники. К ним относятся виды родов кладония (*Cladonia*), уснея (*Usnea*), алектория (*Alectoria*).

Коровой слой несет защитную и укрепляющую функциональную нагрузку. С одной стороны, он защищает водоросли от чрезмерного перегрева, с другой поддерживает вертикальные лопасти кустистых слоевищ. Также на нижнем коровом слое обычно присутствуют органы прикрепления слоевища.

Водорослевый слой выполняет функцию ассимиляции углекислоты и накопление органических веществ.

Сердцевинный слой состоит из грибных гиф. Главная его функция – подведение воздуха к водорослевым клеткам для нормального осуществления процесса фотосинтеза. В связи с этим он имеет рыхлое строение. Для обеспечения дыхания водорослей даже в дождливую погоду на поверхности гиф имеются кристаллы лишайниковых веществ, препятствующих их смазыванию.

Воздух попадает в слоевище разными путями. У одних видов имеются трещинки и разрывы в коре. У других – целый ряд специальных структур. У менагации продырявленной (*Menegazzia pertusa*), например, это перфорации (отверстия) округлой или овальной формы, равномерно распределенные по всему слоевищу. У цетрарий (*Cetraria*) имеются псевдоцифеллы, называемые также макулами (рис. 11). Это участки слоевища, на которых отсутствует коровой слой, а его место занимают сердцевинные гифы.

Особое место занимают представители рода кладина (*Cladina*), у которых вообще отсутствует коровой слой (рис. 12). Подстилки покрыты рыхло разбросанными сердцевинными гифами, и воздух, проникая между ними, может беспрепятственно достигать клеток водорослей.

3. Размножение лишайников

Для лишайников характерно вегетативное, бесполое и половое размножение.

Вегетативное размножение может осуществляться как простой фрагментацией слоевища, так и с помощью специализированных структур. Фрагментацией слоевища размножаются многие тундровые лишайники, например, цетрарии, которые почти никогда не образуют плодовых тел. Слоевище разламывается животными на множество мелких кусочков, которые разносятся ветром и в благоприятных условиях дают начало новому организму.

К специализированным структурам вегетативного размножения лишайников относят соредии и изидии.

Соредии представляют собой клетку водоросли, оплетенную гифами гриба (рис. 13). Образуются они под коровым слоем в зоне водорослей следующим образом. Клетки водорослей начинают активно делиться, рядом располагающиеся гифы гриба, усиленно ветвясь, опутывают их. Не выдерживая нарастающего давления, кора лопается, и соредии выступают наружу. Такие места их скопления называются соралеями (рис. 14). Форма и расположение соралей – важный систематический признак.

Соредии встречаются примерно у 30% известных видов лишайников, главным образом у высокоорганизованных форм. Образующие соредии виды крайне редко формируют плодовые тела (органы полового размножения) и наоборот, соредии редко наблюдаются у видов с плодовыми телами.

Изидии – небольшие выросты на поверхности лишайника. Анатомическое строение изидий сходно строению таллома в целом: клетки фотобионта окружены гифами гриба и покрыты снаружи коровым слоем. Именно покрытие изидий коровым слоем и отличает их от соредий: если последние образуются путем разрыва коры, то изидии – путем ее выпячивания. Внешне изидии, как правило, по цвету не отличаются от слоевища.

Значение изидий не столь существенное, чем соредий. Объясняется это трудностью отделения их от таллома: отломать их могут только животные. Однако кроме функции размножения изидии принимают участие в функции газообмена, увеличивая общую площадь слоевища.

Форма и размер изидий для каждого вида постоянны, поэтому данные признаки учитываются в таксономии лишайников (рис. 15, 16).

Бесполое размножение осуществляется конидиями, пикноконидиями и стилоспорами.

Пикноконидии развиваются в особых вместилищах – пикнидиях и представляют собой мелкие одноклеточные образования. Пикнидии развиваются как правило у листоватых и кустистых лишайников, у накипных встречаются крайне редко. У пармелий (*Parmelia*) и гипогимний (*Hypogymnia*), например, они разбросаны по всей поверхности слоевища, у цетрарий (*Cetraria*) развиваются на верхушках ресничек, у кладин (*Cladina*) – на кончиках подоцветов (рис. 17). Кроме одноклеточных конидий в пикнидиях иногда могут развиваться крупные многоклеточные споры, называемые стилоспорами. Стилоспоры встречаются гораздо реже, чем пикноконидии.

По мнению некоторых ученых, пикноконидии – это мужские половые клетки, однако, поскольку их слияния с женскими клетками до сих пор еще никто не наблюдал, этот вопрос остается открытым. Зато доказано, что из пикноконидии может развиться новое лишайниковое слоевище.

Конидии у лишайников развиваются экзогенно на конидиеносцах, однако они были обнаружены у немногих видов, например, некоторых представителей рода калоплака (*Caloplaca decipiens*, *C. citrina* – калоплака обманчивая, калоплака лимонно-желтая). Чаще их образуют изолированные микобионты на искусственных средах.

Редкое образование конидий у лишайников, по-видимому, связано с утратой ими своего биологического значения. Если у быстро развивающихся и недолговечных грибов образование конидий – это быстрая форма размножения в течение одного вегетационного периода, то у лишайников с их многолетними слоевищами и плодовыми телами этот сезонный способ размножения излишен.

Как и в случае с пикноконидиями, до сих пор не ясно, являются ли стилоспоры и конидии спорами бесполого размножения лишайников. Вероятно, у гриба лишайников в связи с особенностями жизни в симбиозе с водорослями происходит утрата спо-

способа размножения с помощью спор, образованных бесполом путем, столь характерного для свободноживущих грибов. И хотя микобионт образует эти бесполое спороношения, роль их в размножении лишайников, по-видимому, невелика.

При **половом** размножении лишайников в результате полового процесса формируются половые спороношения виде плодовых тел: апотециев, перитециев и гастеротециев. У подавляющего большинства лишайников, представляющих основную эволюционную линию, споры развиваются в сумках. Микобионтом этих видов являются аскомицеты.

Самостоятельную эволюционную линию представляют лишайники, в состав которых входят грибы класса базидиомицеты. Базидиальные лишайники преимущественно тропические организмы по своему строению напоминающие трутовые грибы. На нижней их стороне находится плодущий слой, состоящий из базидий и парафиз.

Половой процесс и развитие плодовых тел у лишайников, особенно базидиальных, изучены недостаточно. Эти процессы имеют много общих черт с аналогичными процессами у свободноживущих грибов, хотя и отличаются целым рядом особенностей. Было замечено, что развитие плодового тела в различных семействах лишайников протекает неодинаково и изменяется от семейства к семейству. На основе онтогенеза плодовых тел сумчатые лишайники делят на группы: асколокулярные и аскогимениальные.

У асколокулярных лишайников образование плодового тела начинается с закладки особой ткани – стромы. В строме, в свою очередь, закладывается архикарп – женский половой орган лишайника, и локулы – камеры, в которых формируются сумки со спорами.

Подавляющее число лишайников относят к группе аскогимениальных. Закладка архикарпа у них происходит среди вегетативных гиф сердцевинного слоя. В плодовом теле образуется настоящий гимениальный слой, состоящий из сумок и парафиз.

Архикарп состоит из толстой спирально закрученной 10 – 12-клеточной гифы – аскогона и отходящей от нее тонкой гифой, выходящей на поверхность лишайника – трихогиной.

Вопрос оплодотворения архикарпа остается открытым. Некоторые лишенологи считают, что оплодотворение происходит пикноконидиями, поскольку было замечено, что они прилипают к верхушке трихогины, теряют свое цитоплазматическое содержимое, и на вершине трихогины остается лишь их пустая оболочка. Однако нет цитологических данных, которые бы свидетельствовали о проникновении содержимого пикноконидии в трихогину.

Считается, что для лишайников характерна редукция, утрата процесса оплодотворения. Возможно, что во многих случаях процесса оплодотворения вовсе не происходит и плодовое тело формируется из неоплодотворенного аскогона. Причем, только у слизистых лишайников семейства коллема (*Collema*) развитие плодового тела происходит из одного архикарпа; у большинства же видов плодовое тело развивается из многих архикарпов и окружающих их гиф.

Сумки развиваются из аскогенных гиф, которые, в свою очередь, формируются из нижней части архикарпа – аскогона.

Процесс формирования плодового тела – процесс медленный. Образование может длиться 4 – 10 лет.

Большинство лишайников имеют открытые плодовые тела – апотеции. Формируются они на верхней поверхности накипного или листоватого слоевища, а также на концах лопастей кустистых слоевищ. Лишь у небольшого числа видов, например, представителей рода нефрома (*Nephroma*) апотеции образуются на нижней стороне таллома. Обычно плодовые тела плотно прирастают к поверхности слоевища, но у некоторых видов могут возвышаться над ней на ножке.

Апотеций состоит из гимениального плоского слоя, в состав которого входят сумки и парафизы, а также грибного валика, окружающего плодовое тело. Парафизы несколько превосходят по длине сумки и свободным краем образуют верхний защищающий надгимениальный слой – эпитеций. Под гимением располагается гипотеций – слой, состоящий из переплетенных грибных гиф.

В зависимости от строения различают леканоровые, лецидеевые и биаторовые апотеции (рис. 18).

Диск леканоровых апотециев окружен слоевищным краем, который имеет схожий со слоевищем цвет, часто отличающийся от цвета гимения, а также анатомическое строение (рис. 19).

Лецидеевые апотеции обычно черные и твердые, но могут быть и других цветов. От леканоровых их отличает отсутствие слоевищного края (рис. 20, 21). Край этих апотециев носит название собственного. Собственный край никогда не содержит водорослей и состоит из гиф, которые образуют валик, называемый эксципулом.

Биаторовые апотеции по внешнему виду похожи на лецидеевые, но они мягче по консистенции и, как правило, светлее окрашены (рис. 22). Они также имеют собственный край, образованный эксципулом.

В название апотециев были положены названия трех родов лишайников – леканора (*Lecanora*), лецидея (*Lecidea*) и биатора (*Biatora*). Однако иногда виды даже этих родов бывает идентифицировать крайне трудно. Связано это, в первую очередь, с онтогенезом апотециев. Например, у вида леканора смешанная (*Lecanora symmicta*) апотеции имеют строго леканоровый тип только на стадии формирования. Поэтому за свою историю данный вид имел названия и лецидея смешанная, и биатора смешанная (рис. 23).

Гастеротеции – также плодовые тела открытого типа, но от апотециев отличаются вытянутой формой (рис. 24). Характерны лишь для лишайников семейства графидовых (*Graphidaceae*). В современной литературе плодовые тела такого типа называются лиреллиформными.

Перитеции – закрытые плодовые тела кувшиновидной формы с отверстием в верхней части, служащим для распространения спор (рис. 25). Часто перитеции полностью погружены в слоевище лишайника и выступают лишь верхушками, вследствие чего слабо заметны на поверхности таллома. Характерны для многих видов, например, представителей рода дерматокарпон (*Dermatocarpon*).

Внутреннюю часть перитеция составляют сумки со спорами и парафизы, образующие вместе гимениальный слой. Его, в свою очередь, окружает оболочка, состоящая из гиф – эксципул. Иногда эксципул снаружи покрыт еще одной оболочкой – по-

крывальцем. Ближе к устью с внутренней стороны перитеция развиваются особые образования – перифизы для защиты внутреннего содержимого плодового тела от воздействий внешней среды.

Сумки лишайников могут быть разнообразной формы. В них образуется от 1 до 200, но чаще 8 спор. В зависимости от строения, сумки подразделяют на прототуникатные, унитуникатные и битуникатные. По своему строению они соответствуют таковым свободноживущих грибов.

Споры лишайников одно-, двух- или многоклеточные, высвобождаются из сумки активно, за исключением представителей порядков калициевых (*Caliciales*) и лихиновых (*Lichinales*), сумки которых прототуникатны. Споры, в которых кроме поперечных перегородок образуются еще и продольные, называются муральными.

Считается, что после процесса споруляции (выхода спор) пустая сумка распадается и на ее месте вырастает новая. Плодовые тела, таким образом, многолетние.

Для развития слоевища из споры (рис. 26) необходим ряд условий. Во-первых, это благоприятная влажность для ее прорастания, и, во-вторых, наличие необходимых водорослей. Мицелий, проросший из споры и не встретивший подходящую водоросль, быстро погибает. Для поиска фотобионта имеются специальные ищущие гифы. Воздействуя на обнаруженные клетки водорослей, гриб заставляет их делиться. Так начинается развитие нового слоевища.

4. Экология и систематика лишайников

По отношению к субстрату лишайники подразделяют на эпифиты – произрастающие на коре деревьев и кустарников, эпилиты – на каменистых субстратах, эпигеи – на почве, эпиксилы – на обработанной или гниющей древесине (рис. 27, 28).

Выделяют также эпибриофитные лишайники – виды, обитающие на дерновинках мхов, эндолитные виды – лишайники, проникающие и обитающие внутри каменистых субстратов, а также амфибические виды, произрастающие либо в непосредственной близости от воды, либо под водой. Особую группу составляют паразитические лишайники.

Известно также около 600 видов эпифильных лишайников, обитающих на поверхности листьев растений тропического дождевого леса. При этом на одном листе, размером с ладонь можно обнаружить до 48 видов таких лишайников (амазонская часть Эквадора) или до 82 видов (Коста-Рика) одновременно. Такому «сожительству» способствует «фрагментация экологических ниш». Так как длительность существования эпифильных видов ограничивается продолжительностью жизни отдельного листа или дерева в целом, то биоразнообразие в данном биоценозе находится под влиянием его пространственно-временной динамики.

Известны также паразитические лишайники.

Таксономия лишайников, пожалуй, самая сложная часть лихенологии как науки. До сих пор остается спорным вопрос выделения лишайников в самостоятельный таксон. Большинство лихенологов рассматривает лишайники как лихенизированные грибы. Также постоянно пересматриваются низшие таксоны, самым нестабильным из которых является род лишайника. Неизменным остается только их деление на нетаксономические единицы «прототуникатные аскогимениальные», «унитуникатные аскогимениальные», «битуникатные аскогимениальные» и «битуникатные асколокулярные».

В настоящее мировое центр таксономии лихенофлоры располагается в Великобритании в Оксфордском и Кембриджском университетах, где и была разработана систематика, которой мы будем придерживаться. Разработана она была А. Теллером (Teller) в 1996 г.

Согласно этой таксономии лишайники относятся к классам аскомицетов и базидиомицетов, а также к несовершенным грибам и рассматриваются как лихенизированные грибы.

Класс аскомицетов включает в себя четыре нетаксономические единицы «прототуникатные аскогимениальные», «унитуникатные аскогимениальные», «битуникатные аскогимениальные» и «битуникатные асколокулярные».

К прототуникатным аскогимениям относят два порядка: калицевые (*Caliciales*) и лихиновые (*Lichinales*). Из представителей, распространенных в Беларуси можно назвать хенотеку

ржавую (*Chaenotheca ferruginea*), относящуюся к калицевым лишайникам.

Унитуникатные аскогимениальные лишайники также многочисленны и включают пять порядков, из которых в Беларуси представлен лишь один – графидовые (*Graphidales*) с единственным представителем (в республике) – графис начертанный (*Graphis scripta*).

Наиболее распространенной является группа битуникатных аскогимениальных лишайников, включающая четыре порядка, из которых два представлены в Беларуси – пиренуловые (*Pyrenulales*) и леканоровые (*Lecanorales*). Последний – наиболее крупный по числу представителей таксон в лишенологии.

Порядок *Lecanorales* делят на подпорядки акароспоровые (*Acarosporineae*), агириевые (*Agyrineae*), кладониевые (*Cladoniineae*), леканоровые (*Lecanorineae*), пельтигеровые (*Peltigerineae*), пертузариевые (*Pertusarineae*), телосхистовые (*Teloschistineae*), умбиликариевые (*Umbilicarineae*).

Группа битуникатных асколокулярных лишайников включает два порядка: артониевые (*Arthoniales*) и веррукариевые (*Verrucariales*).

К классу базидиомицетов относят один порядок лишайников гомобазидиомицетов (*Homobasidiomycetales*).

К несовершенным лишайникам (или к несовершенным лишенизированным грибам – Imperfect lichenized fungi) относят десять родов лишайников, из которых в Беларуси представлен род лепрария (*Lepraria*).

В настоящее время работают лишенологи-таксономисты: в Беларуси – В.В. Голубков, Н.Н. Кобзарь, на Украине – С.Я. Кондратюк, А.Е. Ходосовцев, в России – Н.В. Малышева, Т.Ю. Толпышева и др.

Виды, занесенные в Красную книгу Республики Беларусь. В третье издание Красной книги Республики Беларусь (2005 г.) занесено 24 вида лишайников.

К первой категории, объединяющей виды, находящиеся на грани исчезновения, относят кладонию дернистую (*Cladonia caespitica*), пунктелию грубоватую (*Punctelia subrudecta*). Ко второй категории (исчезающие виды) – уснею ороговевшую (*Usnea ceratina*), пельтигеру горизонтальную (*Peltigera horizon-*

talis), к третьей категории (уязвимые виды) – лобарию легочную (*Lobaria pulmonaria*), пармотрему паклевидную (*Parmotrema stippeum*), к четвертой (потенциально уязвимые) – менегацию продырявленную (*Menegazzia terebrata*), меланелию соредиозную (*Melanelia sorediata*).

Материалы и оборудование. Гербарий и коллекции лишайников. Микроскопы МБР – 1Е, лупа, препаровальные иглы, чашки Петри, пинцет, предметные и покровные стекла, склянки с водой, пипетки, фильтровальная бумага, книги – «Малый практикум по низшим растениям», таблицы.

Цель: Ознакомиться с основными представителями лишайников, изучить их строение, размножение, распространение и экологические особенности.

Задания

1. Ознакомиться с систематическим положением объектов исследования. ***Записать систематику:***

Отдел грибы – Chitinous Fungi

Подотдел – Dicaryomycotina

Класс аскомицеты – *Ascomycetes*

Подкласс эуаскомицеты – *Euascomycetidae*

Всесист. единица «Унитуникатные аскогимении»

Порядок графидовые – *Graphidales*

Семейство графидовые – *Graphidaceae*

Вид графис начертанный – *Graphis scripta*

Всесист. единица «Битуникатные аскогимении»

Порядок леканоровые – *Lecanorales*

П/порядок кладониевые – *Cladoniineae*

Семейство кладониевые – *Cladoniaceae*

Вид кладина лесная – *Cladina arbuscula*

П/порядок леканоровые – *Lecanorineae*

Семейство леканоровые – *Lecanoraceae*

Вид леканора многообразная – *Lecanora allophana*

Семейство пармелиевые – *Parmeliaceae*

Вид цетрария исландская – *Cetraria islandica*

Вид гипогимния вздутая – *Hypogymnia physodes*

П/порядок телосхистовые – *Teloschistineae*

Семейство телосхистовые – *Teloschistaceae*

Вид ксантория настенная – *Xanthoria parietina*

2. Изучить на гербарных образцах и **зарисовать внешний вид накипных** (графис, леканора), **листоватых** (ксантория, гипогимния), и **кустистых** (кладина, цетрария) **лишайников**.

3. Зарисовать анатомическое строение гомеомерного и гетеромерного слоевищ лишайников.

4. Зарисовать строение и процесс образования вегетативных органов размножения лишайников: изидий и соредий.