

## LICHENS

G. M. ZENOVA

*Lichens are symbiotic organisms in which thallus consists of fungus and alga. Do lichens exist in which the role of the mycelial component in thallus realize prokaryotal organism – actinomycete? Such symbiotic organisms – actinolichens – are discovered on outcrops of carbonaceous rocks.*

**Лишайники – симбиотические организмы, таллом которых состоит из гриба и водоросли. Возможно ли существование лишайника, где роль мицелиального компонента в талломе выполняет прокариотный организм – актиномицет? Такие симбиотические организмы – актинолишайники – обнаруживаются на выходах материнских карбонатных пород.**

## ЛИШАЙНИКИ

Г. М. ЗЕНОВА

Московский государственный университет  
им. М.В. Ломоносова

### ЛИШАЙНИКИ – СИМБИОТИЧЕСКИЕ ОРГАНИЗМЫ, СОСТОЯЩИЕ ИЗ ГРИБА И ВОДОРΟΣЛИ

Лишайники (Lichens) представляют собой особую группу симбиотических организмов, тело которых состоит из двух компонентов: грибного (микобионта) и водорослевого (фикобионта). В роли фикобионта могут выступать и цианобактерии. Долгое время природа лишайников оставалась загадочной, и даже после открытия двойственного характера этих организмов немецким ботаником Симоном Швенденером в 1867 году они продолжали оставаться, по образному определению К.А. Тимирязева, растениями-сфинксами. Природа взаимоотношений двух симбионтов в лишайниковом тандеме трактуется неоднозначно и до сих пор. Ее определяют как истинный паразитизм гриба на водоросли, либо как сбалансированный паразитизм, либо как мутуализм – облигатное взаимовыгодное сожительство двух организмов. Вместе с тем лишайники представляют собой биологически целостные организмы, имеющие свой эволюционный путь развития и характерные только для них черты строения и обмена веществ.

Лишайники образуют особые морфологические типы, жизненные формы, не встречающиеся у грибов и водорослей, слагающих лишайниковое слоевище, или таллом. Для лишайников характерен особый тип обмена веществ. Физиология гриба и водоросли в талломе лишайника отличается от физиологии свободноживущих грибов и водорослей.

Многие лишайниковые грибы и водоросли не живут в свободном состоянии. Например, зеленая водоросль *Trebouxia*, входящая в состав почти половины известных видов лишайников, обнаруживается только в симбиозе с грибами. Микобионты лишайников – грибы, принадлежащие к классам аскомицетов и (реже) базидиомицетов; фикобионты – зеленые, желтозеленые водоросли, у некоторых лишайников – цианобактерии. Весьма специфична биохимия лишайников, образование в них вторичных продуктов обмена – лишайниковых веществ, не встречающихся у грибов и водорослей.

По анатомическому строению различают лишайники с гомемерным и гетеромерным талломом. У первых таллом на срезе имеет симметричное строение: между верхней и нижней “корой”, образованной грибными гифами, расположен рыхлый слой мицелиальных тяжей, среди которых равномерно распределены клетки водоросли. У вторых верхний и нижний слои различаются по плотности

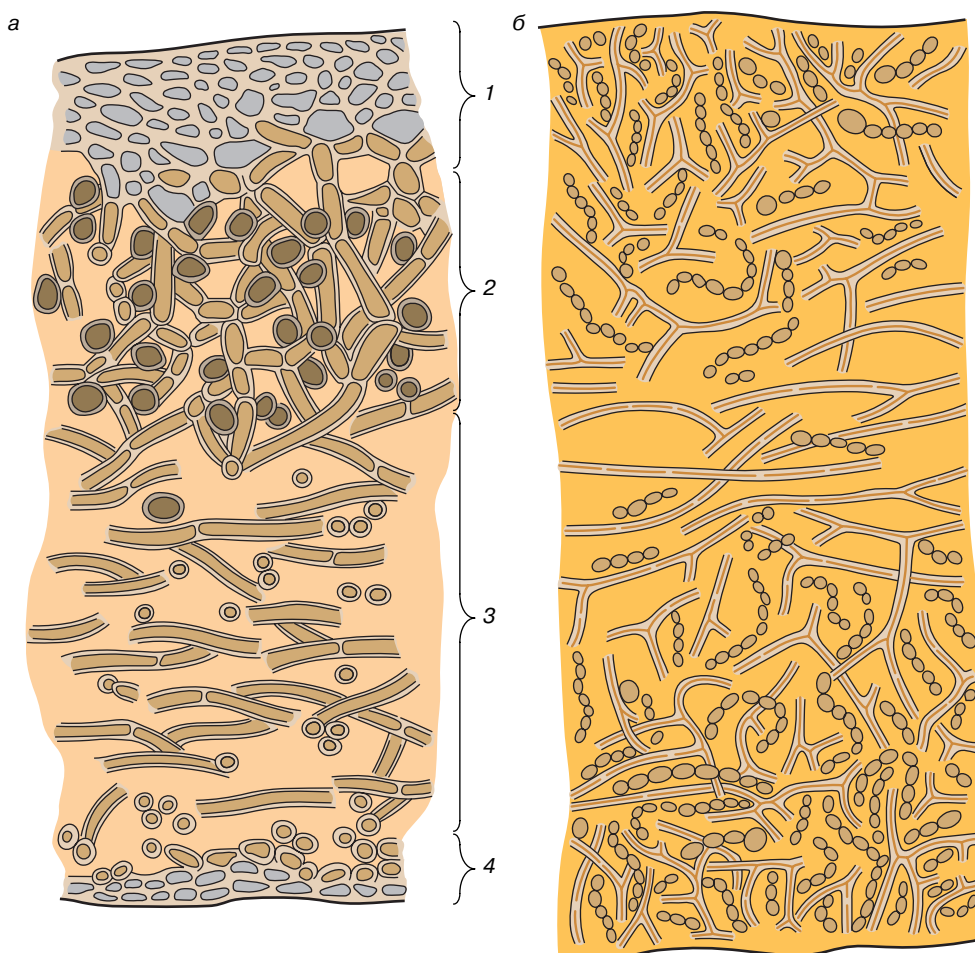
и толщине, а водорослевые клетки сосредоточены под наружным корковым слоем (рис. 1). По морфологии лишайники делят на корковые (или накипные), листоватые и кустистые (рис. 2). Существуют еще мелколистоватые кочующие лишайники, которые не прикрепляются к субстрату, а имеют форму клубней или комочков и передвигаются ветром по поверхности почвы.

Размножаются лишайники путем отделения кусочков слоевища с последующей его регенерацией. На поверхности таллома верхний корковый слой разрывается там, где образуются скопления комочков из гиф гриба, оплетающих клетки водорослей. Это сорали с соредиями, в отличие от них изидии — это закрытые выросты таллома, несущие внутри несколько клеток водорослей (рис. 3). Лишайники могут размножаться также за счет образования грибом сумок. Грибы в лишайниках могут образовывать и споры — конидии, которые прорастают мицелием и при захватывании клеток водоросли образуется новый таллом.

Растут лишайники очень медленно, прирост их составляет от 1 до 8 мм в год. Средний возраст лишайников от 30 до 80 лет. Лишайники устойчивы к инсоляции, высушиванию, они способны поглощать воду из атмосферы при низкой относительной влажности воздуха. В лаборатории лишайники можно поддерживать при условии попеременного высушивания и последующего увлажнения.

В лишайниковом талломе грибные гифы контактируют с клетками водорослей. Гриб образует разного рода присоски (гаустории, апрессории, импрессории), с помощью которых может проникать в мертвые, реже в живые клетки водоросли. Водорослевые и грибные клеточные стенки сильно редуцированы по толщине в зоне контакта. Между симбионтами обычно имеется особый слой — матрикс, через который происходит обмен метаболитами.

Водоросль обеспечивает гриб синтезируемым органическим веществом. Фотосинтетический углерод освобождается в виде простых углеводов. Цианобактерии выделяют глюкозу, зеленые водоросли —



**Рис. 1.** Анатомическое строение таллома лишайников: а – гетеромерный таллом: 1 – верхний корковый слой, 2 – слой водорослей, 3 – сердцевина, 4 – нижний корковый слой; б – гомеомерный таллом (по [1])



**Рис. 2.** Кустистые (1, 2, 4, 6–8) и листоватые (3, 5) лишайники (по [1], табл. 49)

многоатомные спирты полиолы (рибит, эритрит, сорбит). В грибах водорослевые углеводы превращаются в грибные полиолы – маннит, арабит. Количество выделяемых водорослью углеводов составляет до 80% всех фиксированных в процессе фотосинтеза. Массовое освобождение углеводов из водоросли прекращается при изолировании водоросли из лишайника. В лишайниках с цианобактериями наряду с передачей углеводов происходит передача фиксированного азота от водоросли к грибу.

Лишайники образуют сложные органические кислоты, главным образом полифенольного ряда, обладающие антибиотическими свойствами: усниновую, леканоровую и др. Благодаря выделяемым

органическим кислотам, обладающим хелатирующими свойствами, лишайники могут воздействовать на горные породы. Разрушая горные породы, лишайники принимают участие в первичном почвообразовании и прокладывают путь высшим растениям. Из лишайников выделяют красители и лакмус, фиксаторы для изготовления духов.

Кустистые лишайники в тундре служат главной пищей для северных оленей. Олений мох, или ягель, включает три вида кустистых лишайников *Cladina*. Легенда о манне небесной, несомненно, была связана с пустынными кочующими лишайниками, обладающими съедобными качествами.

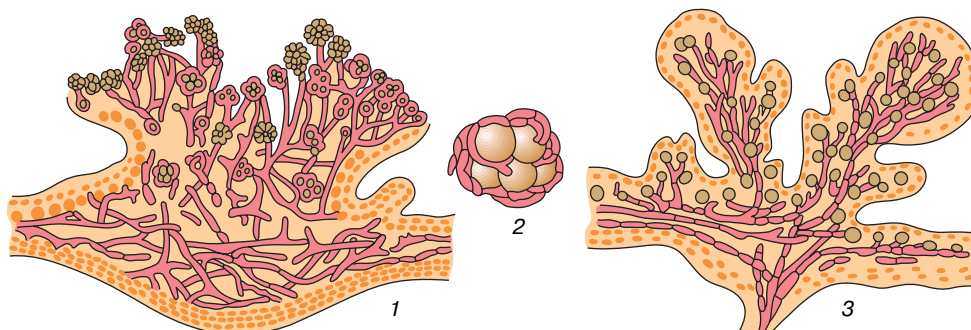


Рис. 3. Размножение лишайников: 1 – сораль, 2 – соредия, 3 – изидии

### АКТИНОЛИШАЙНИКИ – СИМБИОТИЧЕСКИЕ ОРГАНИЗМЫ, СОСТОЯЩИЕ ИЗ АКТИНОМИЦЕТА И ВОДОРΟΣЛИ

Возможно ли существование лишайника, где мицелиальный гетеротрофный компонент представлен прокариотным организмом – актиномицетом? Ответ на этот вопрос дают исследования последних лет, проведенные с водорослевыми разрастаниями, покрывающими выходы материнских карбонатных пород. В этих разрастаниях широко распространены оказались мицелиальные бактерии – актиномицеты. Гифы актиномицетов оплетают клетки водорослей в водорослевых ценозах на выходах карбонатных пород (рис. 4). Исследование актиномицетов, выделенных из водорослевых ценозов, собранных на карбонатных породах в горах Тянь-Шаня, Памира, на высоких гористых берегах реки Днестр, в известковых карьерах Подмосковья, показало, что большинство культур способны к формированию лишайниковоподобного таллома (актинолишайника) при совместном культивировании с зелеными одноклеточными водорослями. Таллом актинолишайника имеет слоистую структуру. Отмечены слои актиномицетных гиф, переплетения актиномицетных гиф и клеток водоросли, слой клеток водоросли.

Обязательными условиями формирования актинолишайника являются ограниченное питание, наличие освещения, периодическое высушивание и увлажнение и равное соотношение компонентов в посевном материале. Условия культивирования, в которых формируется таллом, не оптимальны для развития культур водоросли и актиномицета по отдельности. Таллом актинолишайника обладает определенными свойствами: стабильностью (части таллома, перенесенные на свежий субстрат, дают развитие нового таллома; лишайниковоподобный таллом выдерживает пять пересевов и более в течение года); определенным соотношением компонентов (доминирование альгобионта, биомасса которого составляет 97–98% массы таллома); слоистой структурой; проявляет новые свойства по сравнению со свойствами компонентов.

Электронно-микроскопические исследования ультратонких срезов таллома актинолишайника показали, что в местах контакта с гифами актиномицета в клетках водоросли наблюдаются изменения, аналогичные изменениям в клетках водоросли в лишайнике, состоящем из гриба и водоросли: инвагинация (впячивание) клеточной стенки водоросли, сжатие протопласта и образование довольно широкого периплазматического пространства между плазмалеммой и клеточной стенкой водоросли, в зоне контакта между гифами актиномицета и клетками водоросли формируются фибриллярные тяжи (рис. 5). Происхождение и назначение фибриллярных тяжей не выяснены, однако можно провести аналогию с лишайниками, где между клетками

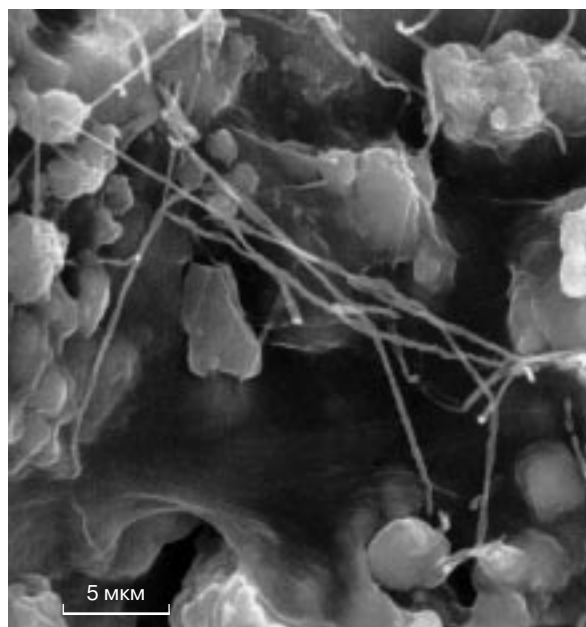


Рис. 4. Актиномицетный мицелий окружает клетки водорослей в водорослевых ценозах на выходах карбонатных пород (сканирующая электронная микроскопия, увел. 3000)

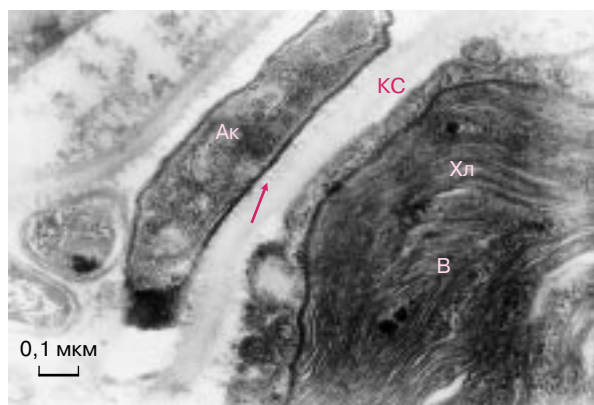
водорослей и гифами грибов выявлено существование фибриллярного слоя, являющегося транспортным путем для обмена продуктами метаболизма между партнерами.

В единичных случаях наблюдаются проникновение гиф актиномицета через клеточную стенку водоросли и плотное прилегание их к цитоплазматической мембране, которая при этом инвагинирует. В этом случае происходит частичное разрушение клеточной стенки водоросли при одновременном формировании двойной клеточной стенки в контактирующей гифе актиномицета.

На примере лишайников, состоящих из грибов и водорослей, показано, что в условиях ассоциации значительные изменения претерпевают рост и многие физиологические функции обоих организмов, входящих в ее состав. Сдвиги могут выражаться не только в изменении проницаемости клеток, уменьшении синтеза одних и увеличении синтеза других компонентов. Некоторые лишайники синтезируют вещества, которые не синтезируются в чистой культуре ни одним из компонентов.

Новые свойства актинолишайника по сравнению со свойствами чистых культур актиномицета и водоросли отмечаются в отношении антимикробной активности. Таллом актинолишайника проявляет антагонистические свойства в отношении культур бактерий, на которые не действуют актиномицеты — компоненты таллома. Актиномицеты, не образующие амилазы в чистых культурах, обнаруживают ее в условиях таллома актинолишайника. Контакт между гифами стрептомицета и клетками водоросли в актинолишайнике обеспечивает выживание их в условиях низкой влажности.

Одной из главных функций живых организмов на выходах карбонатных пород в процессе первичного почвообразовательного процесса являются синтез и накопление органического вещества, осу-



**Рис. 5.** Тонкие срезы клеток водоросли и актиномицета в актинолишайнике. Видны фибриллярные тяжи (указаны стрелкой) в зоне контакта гифы актиномицета (Ак) и клетки хлореллы (В). Хл — хлоропласт, КС — клеточная стенка водоросли

ществляемые в водорослевых ценозах главным образом микроводорослями. Последние функционируют на выходах карбонатных пород в составе альгобактериальных ценозов, где доминирующими по биомассе среди бактерий являются актиномицеты.

Исследование фотосинтетического аппарата хлореллы в чистой культуре и талломе актинолишайника позволило подобрать оптимальные режимы (световой, температурный, кислотный) процесса фотосинтеза. Полученные данные свидетельствуют о том, что между хлореллой и актиномицетом в талломе существуют метаболические взаимодействия, что приводит к изменению оптимальных режимов протекания процесса фотосинтеза. Итак, функциональные проявления водоросли и актиномицетов изменяются в актинолишайнике по сравнению с чистыми культурами в адекватных условиях, что, без сомнения, может происходить только при взаимном влиянии компонентов таллома друг на друга.

Обилие актиномицетов в водорослевых ценозах на выходах карбонатных пород, наличие активной фазы жизненного цикла актиномицетов (мицелия) в этих ценозах, влияние актиномицетов на фотосинтетическую функцию водоросли, наблюдаемую в актинолишайнике, позволяют сделать заключение об активной функциональной роли актиномицетов в формировании альгобактериальных ценозов в местах первичного почвообразования и свидетельствуют о специфичности взаимодействия актиномицетов и водорослей в природных экосистемах. Показана ценозообразующая роль актиномицета в актинолишайнике, проявляющаяся в регуляции численности водоросли, стимуляции образования хлорофилла и стабилизации бактериального звена системы.

Все перечисленное заставляет признать экологическую значимость актинолишайника — симбиотической ассоциации, в которой фикобионт представлен зеленой водорослью, а мицелиальный компонент — актиномицетом.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Жизнь растений. М.: Просвещение, 1977. Т. 3. 487 с.
2. Бабьева И.П., Зенова Г.М. Биология почв. М.: Изд-во МГУ, 1989. 336 с.
3. Гарибова Л.В., Дундин Ю.К., Коптяева Т.Ф., Филлин В.Р. Водоросли, лишайники и мохообразные СССР. М.: Мысль, 1978. 365 с.
4. Калакуцкая А.Н., Зенова Г.М. Некоторые особенности углеродного и азотного обмена в ассоциации типа актинолишайника // Микробиология. 1993. Т. 62, вып. 1. С. 163–168.

\* \* \*

Галина Михайловна Зенова, доктор биологических наук, доцент кафедры биологии почв факультета почвоведения МГУ. Область научных интересов — почвенная биология, микробиология, агрохимия, почвоведение. Автор более 170 публикаций (в том числе соавтор учебника, четырех коллективных монографий, автор учебных пособий).