

Федеральное агентство по образованию
ГОУ ВПО «Иркутский государственный университет»

БИОЛОГО-ПОЧВЕННЫЙ ФАКУЛЬТЕТ

А. В. ЛИШТВА

ЛИХЕНОЛОГИЯ

УЧЕБНО-МЕТОДИЧЕСКОЕ ПОСОБИЕ



УДК 582.29
ББК 28.591
Л67

Печатается по решению ученого совета биолого-почвенного
факультета Иркутского государственного университета

Рецензенты:

канд. биол. наук, доц. каф. ботаники и генетики ИГУ **Т. М. Янчук**;
канд. биол. наук, доц. каф. биологии ИГПУ **Е. Н. Максимова**

Лиштва А. В.

Л67 Лихенология : учеб.-метод. пособие / А. В. Лиштва. –
Иркутск : Изд-во Иркут. гос. ун-та, 2007. – 121 с.
ISBN 978-5-9624-0217-8

Учебно-методическое пособие обобщает обширные опубликованные данные об анатомии и морфологии лишайников, а также об их применении в мониторинге окружающей среды. В пособии содержатся сведения о современных трактовках понятия «лишайник». Отдельный раздел посвящен лишенофлоре Прибайкалья, где дается краткая характеристика лесных, степных, горно-тундровых и подводных лишайников региона.

Пособие предназначено для студентов биологических и экологических специальностей университетов, а также для педагогов дополнительного образования.

Библ. 53 назв. Ил. 58; Табл. 5; цветн. ил.

УДК 582.29
ББК 28.591

Публикуется при поддержке программ «Фундаментальные исследования и высшее образование» (проект НОЦ-017 «Байкал») и «Развитие научного потенциала высшей школы» (проект РНП. 2.2.1.1.7334).

ISBN 978-5-9624-0217-8

© Лиштва А. В., 2007

© ГОУ ВПО «Иркутский государственный
университет», 2007

Оглавление

Введение.....	4
Глава 1. Программа спецкурса «Лихенология».....	5
Глава 2. Биология лишайников.....	8
2.1. Грибной компонент (микобионт).....	9
2.2. Автотрофный компонент (фотобионт).....	14
2.3. Взаимоотношения гриба и водоросли в лишайнике	17
2.4. Анатомическая структура талломов.....	20
2.5. Морфологические типы талломов.....	23
Глава 3. Размножение лишайников.....	32
3.1. Половое размножение.....	32
3.2. Бесполое размножение.....	40
3.3. Вегетативное размножение.....	42
Глава 4. Систематика лишайников.....	47
4.1. Класс Ascomycota.....	47
4.2. Класс Basidiomycota.....	57
Глава 5. Распространение и приуроченность лишайников....	60
5.1. Субстратные группы лишайников.....	60
5.2. Экологические группы лишайников. Жизненные формы	63
5.3. Географические элементы и ареалогические группы лишайников.....	74
Глава 6. Лихенофлора Прибайкалья.....	77
6.1. Лишайники степей и скально-степных экотопов.....	78
6.2. Лишайники лесов.....	80
6.3. Лишайники каменных россыпей и горных тундр.....	84
6.4. Подводные лишайники.....	89
Глава 7. Редкие и реликтовые лишайники.....	92
7.1. Виды, внесенные в Красные книги.....	92
7.2. Реликтовые виды.....	94
7.2.1. Неморальные реликты.....	95
7.2.2. Редкие степные реликты.....	98
Глава 8. Методы лихеноиндикации.....	102
8.1. Показатели чувствительности талломов лишайников к загрязнению	105
8.1.1. Морфологические параметры.....	105
8.1.2. Физиологические процессы.....	106
8.2. Градиентный анализ.....	108
8.3. Фумигационные исследования.....	108
8.4. Ранжирование видов по степени чувствительности	109
8.5. Видовой состав лишайников и качество воздуха.....	110
8.6. Лихеноиндикационные индексы.....	111
Глава 9. Методика сбора и определения лишайников.....	113
9.1. Коллекционирование лишайников.....	113
9.2. Методика определения лишайников.....	115
Библиографический список	118

Введение

Лихенология – наука о лишайниках. Лишайники представляют собой ассоциацию между грибом, обычно аскомицетом, но в некоторых случаях базидиомицетом, и одним (или более) фотосинтезирующим партнером – зеленой водорослью, или цианобактерией. Общее число лишайников в мире оценивается от 13 500 до 26 000 видов. Они не образуют отдельной систематической группы и в эволюционном смысле полифилетичны.

Лихенофлора Прибайкалья изучена неравномерно. Наиболее полные сведения имеются о лишайниках Байкальского хребта – 425 видов и Хамар-Дабана – 540 видов. В целом видовое разнообразие лишайников в регионе можно оценить примерно в 2 000 видов, из которых около половины встречаются в горных хребтах, обрамляющих Байкал.

Разнообразие природных условий Прибайкалья, обилие экотопов с уникальными климатическими характеристиками объясняет участие в сложении лихенофлоры региона редких и реликтовых видов лишайников, сохранившихся с доледниковой эпохи. Особенно богаты таким видами Приольхонье и хребет Хамар-Дабан. Свыше 30 видов лишайников, обитающих в Байкальском регионе, внесены в Красные книги СССР, РСФСР и республики Бурятия.

Лишайниковые организмы оказались перспективными для оценки степени загрязнения атмосферной среды – они не выносят наличия в атмосфере серосодержащих газов. В последние десятилетия развилась отдельная отрасль биоиндикации – лихеноиндикация, разработаны методики проведения индикационных исследований.

В предлагаемом учебно-методическом пособии собраны воедино современные сведения о биологии, географии и систематике лишайников, приведены также самые общие данные о методах лихеноиндикации, представлен краткий обзор лихенофлоры Байкальского региона.

Основными источниками информации послужили академические труды крупнейших отечественных и зарубежных лихенологов: А. Н. Окснера (1974); Н. С. Голубковой (1983); А. В. Домбровской (1996); Л. Г. Бязрова (2002); Т. В. Макрый (1990); Н. В. Седельниковой (2001); Г. П. Урбанавичюса (2000); О. Е. Eriksson, D. L. Hawksworth (1998) и др. Сведения об использованных источниках приведены в библиографическом списке, в самом тексте пособия ссылок на источники нет. Кроме того, для удобства восприятия информации для некоторых видов лишайников сохранены устаревшие (невалидные) названия, которые часто встречаются в ботанической литературе, с этой же целью не указываются авторы видовых названий.

Учебно-методическое пособие подготовлено при поддержке программ «Фундаментальные исследования и высшее образование» (проект НОЦ-017 «Байкал») и «Развитие научного потенциала высшей школы» (проект РНП. 2.2.1.1.7334).

Глава 1. ПРОГРАММА СПЕЦКУРСА «ЛИХЕНОЛОГИЯ»

Курс «Лихенология» является специальным курсом и предлагается студентам биолого-почвенного факультета, обучающимся по специальности «Биология», специализации «Ботаника» в 9-м семестре. На курс отведено 34 аудиторных часа, из которых 17 – лекционные и 17 лабораторно-практические. В настоящее время курс «Лихенология» читается только в двух университетах России – Санкт-Петербургском и Иркутском.

Основная цель курса – формирование у студентов знаний об особенностях строения и функционирования лишайнизированных грибов (лишайников), их распространении, таксономических группах и возможностях практического использования лишайников. В этой связи решаются следующие **задачи**:

- формирование у студентов четкой системы знаний об особенностях строения и функционирования лишайниковых организмов, их макро- и микроструктуре, приспособительных особенностях, способах размножения;
- приобретение студентами знаний о принципах классификации лишайников, родственных отношениях систематических групп и возможных путях их эволюции, а также о значении конкретных групп лишайников в природных экосистемах и хозяйстве;
- создание у студентов представления об особенностях лишайноиндикации как одного из разделов мониторинга окружающей среды.

Значение дисциплины определяется необходимостью профессионального ориентирования специалиста на научно-исследовательскую (способность самостоятельно выполнять научно-исследовательскую работу, участвовать в реализации научных проектов профессиональной деятельности, проводить работы в области охраны природы) и педагогическую (способность осуществлять всю необходимую образовательную-педагогическую и воспитательную работу в средней школе и дополнительных образовательных учреждениях) деятельность.

За время изучения курса студенты учатся определять лишайники, знакомятся с особенностями их экологии, степенью изученности лишайниковой флоры региона, приуроченности лишайниковых организмов к определенным наземным и водным экотопам, включая акваторию озера Байкал.

Текущая аттестация: Устный опрос по основным теоретическим блокам изучаемого материала, сообщения, рефераты, определение гербарного материала лишайников.

Итоговая аттестация – зачет.

Основное содержание дисциплины

Тема 1. Лихенология как наука

Предмет и задачи лихенологии как науки о лишайниках. Систематическое положение лишайников в современном понимании. История изучения лишайников. Изученность лихенофлоры Прибайкалья.

Тема 2. Морфологические и анатомические особенности лишайников (лишайников)

Дуалистическая природа лишайников по Швенденеру. Компоненты лишайников: микобионт, фикобионт. Сумчатые и базидиальные лишайники.

Морфологические типы таллома лишайников: кустистые, листоватые, накипные, сквамозные. Способы прикрепления слоевища к субстрату. Типы ризин: простые, разветвленные, скваррозные. Особенности строения гомфа как органа прикрепления. Лобули, псевдоцифеллы, цефалодии. Анатомическая структура талломов. Гетеромерные талломы. Гомеомерные талломы. Взаимоотношения гриба и водоросли в составе таллома.

Тема 3. Размножение лишайников

Размножение лишайников как целостных организмов. Специализированные структуры вегетативного размножения: соредии, изидии. Размножение компонентов лишайников. Способы размножения микобионта: бесполое (пикнидии и пикноконидии) и половое (апотеции, перитеции). Леканоровый, лецидиевый и биаторовый апотеций. Строение перитеция. Споры микобионта, типы строения спор и сумок. Битуникатные и унитуникатные сумки. Способы размножения фикобионта.

Тема 4. Распространение и приуроченность лишайников

Субстратная приуроченность лишайников. Эпилиты, эпифиты, эпигеиды, субэпигеиды, эпифиллы, эпифитореликвиты. Экологические группы лишайников. Географические элементы и типы ареалов лишайников. Реликты, реликтоиды и виды селективной группы. Редкие и охраняемые виды лишайников региона.

Тема 5. Систематические и эколого-субстратные группы лишайников

Лишайники степных и скально-степных экотопов (виды семейств *Caloplacaceae*, *Aspiciliaceae*, *Lecanoraceae*, *Hymeneliaceae* и др.). Лишайники лесных экотопов (*Parmeliaceae*, *Cladoniaceae*, *Bacidaceae*, *Peltigeraceae*, *Nephromiaceae*, *Lobariaceae*, *Physciaceae*). Лишайники каменных россыпей и горных тундр (*Alectoriaceae*, *Lecideaceae*, *Umbilicariaceae*, *Rhizocarpaceae*).

Тема 6. Практическое значение лишайников

Значение лишайников в природе и в различных сообществах. Лихеноиндикация как один из разделов мониторинга экосистем.

Основные понятия курса

Эндосапрофитизм, эколого-субстратная группа, структурная организация таллома, географический элемент.

Организация самостоятельной работы студентов

Работа с литературой при подготовке к практическим занятиям, доклады, рефераты, выполнение индивидуальных заданий, определение гербарных образцов.

Вопросы для сообщений и рефератов (СРС)

1. Биология микобионта лишайников.
2. Биология фотобионта лишайников.
3. Взаимоотношения гриба и водоросли в талломе лишайников.
4. Систематика лишайников.
5. Типы слоевищ и жизненные формы лишайников.
6. Поглощение лишайниками минеральных и органических веществ.
7. Метаболизм лишайников.
8. Экологические группы лишайников.
9. Чувствительность лишайников к загрязнению воздуха.
10. Видовое разнообразие лишайников и качество воздуха.
11. Лихеноиндикационные индексы.
12. Лихеноиндикационные карты.
13. Трансплантации лишайников.
14. Лишайники и радиоактивное загрязнение территории.
15. Географические группы лишайников.
16. Элементы лихенофлоры.
17. Редкие и реликтовые лишайники региона.
18. Практическое значение лишайников.

Тематический план дисциплины

№ п\п	Тема	Кол-во часов		
		Лекц	ЛПЗ	СРС
1	Лихенология как наука	1	-	-
2	Морфологические и анатомические особенности лишайнизированных грибов	2	3	2
3	Размножение лишайников	3	3	-
4	Распространение и приуроченность лишайников	5	-	2
5	Систематические и эколого-субстратные группы лишайников	3	8	2
6	Практическое значение лишайников	3	3	5
ИТОГО		17	17	11

Глава 2. БИОЛОГИЯ ЛИШАЙНИКОВ

Долгое время лишайники были загадкой для ученых. Вплоть до 70-х гг. XIX в. их относили к самостоятельному отделу зеленых споровых растений. Полагая, что зеленые клетки образуются из бесцветных гиф гриба, представляя собой ассимиляционный аппарат, как и хлорофиллоносные клетки любого зеленого растения. Лишь в 1867 г. немецкий ученый Симон Швенденер открыл двойственную природу лишайников, и это открытие было «наиболее поразительным и неожиданным открытием биологической науки».

Природа лишайникового организма и в наше время широко обсуждается в научной и популярной литературе, однако еще многое остается неясным, поэтому общепринятой трактовки термина «лишайник» до сих пор нет. Наиболее полно отражает современное понимание лишайниковых организмов определение: «Лишайник – это ассоциация между грибом – микобионтом и одним (или более) фотосинтезирующим партнером – зеленой водорослью или цианобактерией – фотобионтом». Тело лишайника принято называть слоевищем или талломом. Лишайники можно видеть на почве, стволах и ветвях деревьев, на камнях; иногда они сплошь покрывают эти субстраты. Обычно слоевище развивается на поверхности субстрата; реже оно частично или полностью погружено в субстрат, на поверхности которого в таком случае заметны только плодовые тела.

Каждый таллом лишайника предстает перед нами как отдельный организм, хотя фактически такой таллом представляет собой морфологическое выражение взаимодействия двух, а то и трех организмов из разных царств органического мира (грибов, зеленых водорослей, цианобактерий). Каждому виду лишайников, за редким исключением, соответствует определенный вид водоросли, что является одним из признаков при определении лишайников. С позиций генетики и эволюции лишайники, конечно, нельзя рассматривать как индивиды. Вероятно, следует согласиться с мнением, что фактически отдельное слоевище лишайника представляет собой миниатюрную экосистему. Водоросли и цианобактерии при высвобождении из слоевища лишайника могут далее развиваться как самостоятельные организмы, тогда как грибной компонент вне лишайниковой ассоциации живет очень непродолжительное время.

2.1. Грибной компонент (микобионт)

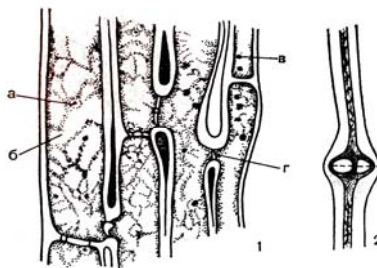
В составе лишайников встречаются грибы, относящиеся к трем классам. Подавляющее большинство лишайников образованы сумчатыми грибами (*Ascomycota*), существенно меньше видов лишайников формируют базидиальные грибы (*Basidiomycota*), и только один вид – *Geosiphon pyriforme* сформирован представителем класса фикомицетов (*Phycomycota*).

Как известно, вегетативное тело обычных грибов, состоящее из грибных гиф и называемое грибницей или мицелием, в большинстве случаев развивается целиком внутри субстрата, а на поверхности заметны лишь плодовые тела гриба. В отличие от этого вегетативное тело лишайников, также образованное грибными гифами, целиком живет в воздушной среде (исключение составляет небольшая группа лишайников, развивающих слоевище внутри субстрата). Поэтому лишайники часто называют «воздушными грибами». В связи с этим грибные гифы, формирующие лишайниковый таллом имеют некоторые особенности.

Гифы гриба, формирующие лишайник представляют собой простые или разветвленные тонкие нити (3–10 мкм), нарастающие верхушкой. Гифа покрыта двуслойной оболочкой, под которой находится цитоплазма. Внутренняя оболочка гифы – плазмалемма (клеточная мембрана), имеет типичное строение и состоит из билипидного слоя и белков. Наружная оболочка гифы представляет собой клеточную стенку, в составе которой имеется хитин, реже целлюлоза и пектиновые вещества. Гифы лишайниковых грибов септированы, т. е. имеют поперечные перегородки – септы. Септы нельзя считать полноценными перегородками, так как в них имеется от 1 до 3 отверстий-перфораций, через которые протягивается тончайший цитоплазматический тяж, называемый плазмодесмой. Кроме того, перфорации могут формироваться не только на поперечных перегородках гиф, но и на их продольных стенках. В результате плазмодесмами соединяются протопласты двух параллельно расположенных соседних гиф. Такие соединения принято называть анастомозами (рис. 1).

Рис. 1. Гифы лишайников

1 – строение гиф: а – ядро, б – вакуоли, в – запасные вещества, г – плазмодесма; 2 – расширение гиф на месте расположения поперечной перегородки



Цитоплазма лишайниковых грибов зерниста. В вегетативных клетках почти всегда имеется одно ядро, но у некоторых видов число ядер в одном фрагменте гифы, отделенном от других септами, может достигать нескольких десятков. Данные по кариологии грибов весьма скудны. Известно, что хромосомы очень мелкие и их число варьирует у разных видов от 2 до 8. Заметны в цитоплазме вакуоли, которые имеют шаровидную, или слегка вытянутую форму.

Микобионт в составе лишайника формирует особые видоизменения гиф, которые можно объяснить их функциональными особенностями. Среди таких метаморфозов можно выделить жировые клетки,двигающие гифы и плектенхимы.

Жировые гифы гораздо крупнее других, имеют шаровидную, мешковидную, или неправильную форму с выростами (рис. 2). Кроме того, они отличаются от остальных гиф слегка зеленоватым блеском, обусловленным повышенным содержанием жира, количество которого может доходить до 90 % от веса гифы. Жировые клетки часто бывают собраны в виде больших шаровидных или вытянутых скоплений, содержащих до 200 клеток.

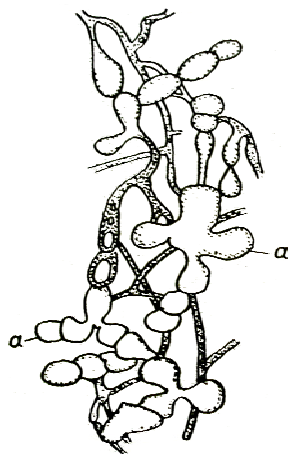


Рис. 2. **Жировые клетки**
а – сфероидальные клетки различной формы.

Причины возникновения и функции жировых клеток до конца не ясны, тем не менее, известно, что чаще всего жировые клетки появляются у лишайников, обитающих на каменистых субстратах, особенно если в составе субстрата имеются карбонаты.

Двигающие гифы развиваются в зоне водорослей, расположенной близко к краю слоевища – на границе молодого грибного прироста и старого, содержащего клетки водорослей. Двигающие гифы окружают отдельные клетки водорослей и соединяются в пучок, направленный к периферии таллома (рис. 3). По мере роста к периферии слоевища, пучок двигающих гиф переносит окруженную водоросль на расстояние около 0,5 мм от ее прежнего положения. Водорослевая клетка в это время, от давления окружающих ее грибных гиф принимает эллипсоидную или грушевидную форму. В результате этих процессов, протекающих непрерывно, в молодой части таллома формируется водорослевый слой, составляющий единое целое с зоной водорослей всего остального слоевища.

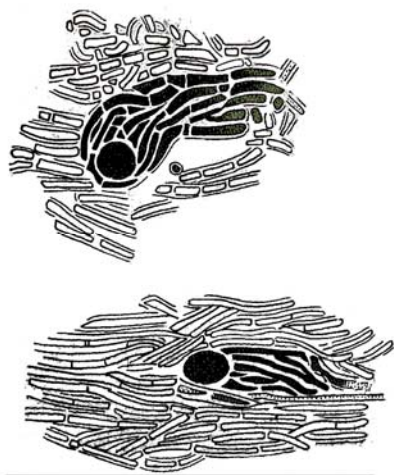


Рис. 3. Двигающиеся гифы в слоевище

ставленные из гиф, делящихся в одном направлении. Подобные сплетения гиф и принято называть плектенхимами – ложными тканями.

Различают рыхлые и плотные плектенхимы. Рыхлые плектенхимы состоят из малоразветвленных и мало анастомозирующих гиф, они развиваются в сердцевинном слое многих лишайников. Плотные плектенхимы принято подразделять на *параплектенхимы* и *прозоплектенхимы*. Обе эти плектенхимы являются механическими и встречаются чаще всего в коровом слое слоевища.

Параплектенхима состоит из гиф, разделенных на короткие, тесно прижатые друг к другу клетки, длина которых в 2–3 раза превышает ширину (рис. 4). Часто эти клетки имеют многоуголь-

Двигающиеся гифы выявлены в слоевищах большинства быстрорастущих лишайников. У видов с медленным ростом таких гиф нет, а перенос водорослей в новые участки слоевища осуществляется раздвижением скоплений водорослевых клеток гифами, врастающими между ними.

Плектенхимы. У лишайников, как и у нелихенизированных грибов, нет настоящих тканей, образующихся в результате деления клеток по двум или трем различным направлениям. Лишайникам свойственны аналогичные образования, со-

ную форму и мало напоминают гифы, от которых произошли.

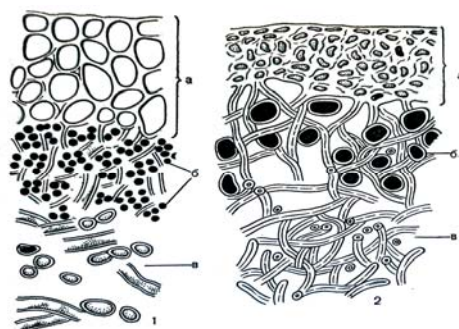


Рис. 4. Строение корового слоя лишайников

1 – параплектенхима; 2 – прозоплектенхима; а – коровый слой; б – клетки водоросли; в – сердцевинные гифы

Прозоплектенхима состоит из гиф, разделенных на более вытянутые клетки, их длина более чем в 3 раза превышает ширину. Как правило, клетки прозоплектенхимы бывают односторонне направлены и напоминают отрезки гиф.

Кроме вышеуказанных, микобионт способен формировать целый комплекс высокоспециализированных гиф, известных под общим названием абсорбционные структуры. Эти гифы представляют собой главный инструмент паразитизма гриба на фотобионте. В зависимости от строения, формирования и расположения выделяют гаустории, гаусториальные нити, зенкеры, импрессории, аппрессории, абсорбционные, поражающие и обволакивающие гифы.

Гаустории представляют собой боковые выросты клетки гифы, достигающие протопласта клетки хозяина или проникающие в него. Обычно в клетке водоросли развивается только один гаусторий, хотя в слоевище лишайника гаусториев множество и имеются они практически во всех водорослевых клетках. Различают *интрацеллюлярные* и *интрамембранные* гаустории (рис. 5).

Интрацеллюлярные гаустории прорывают оболочку клеток водорослей и внедряются в протопласт. Такие гаустории встречаются у накипных гомеомерных лишайников. *Интрамембранные* гаустории прорывают клеточную стенку водоросли, но дальше не врастают, оставаясь в оболочке клетки водоросли. Подобный тип гаусториев наиболее характерен для гетеромерных слоевищ высокоорганизованных лишайников.

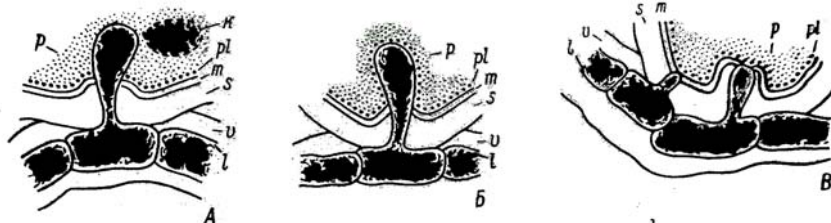


Рис. 5. **Схема типов абсорбционных гиф**

А – интрацеллюлярный интраплазматический гаусторий; Б – интрацеллюлярный эпиплазматический гаусторий; В – интрамембранный гаусторий. Здесь и на рис. 6, 7, 8: k – ядро клетки; p – плазма; pl – плазмалемма; m – мембраногенный слой оболочки водоросли; s – вторичная оболочка водоросли; v – вторичные стенки гифы; l – мембраногенный слой гиф

Гаусториальные нити и зенкеры. Гаусториальные нити являются тонкими игловидными боковыми выростами протопласта гифы микобионта, внедряющимися в оболочку водорослевой клетки (рис. 6). Как правило, гаусториальная нить не имеет кле-

точной стенки. Со временем, развиваясь, гаусториальная нить может преобразовываться в *зенкер*.



Рис. 6. **Гаусториальная нить** (слева) и **зенкер** (справа)
(обозначения см. на рис. 5)

На раннем этапе своего развития *зенкер* заметен в виде широкого выпуклого бокового выроста клетки гифы, он покрыт клеточной стенкой и располагается в оболочке водоросли. В качестве защитной реакции на рост *зенкера* водоросль в большом количестве откладывает вокруг него целлюлозу, что приводит к возникновению длинных и толстых выпячиваний оболочек внутрь клетки водоросли.

Импрессории – боковые выросты клетки гифы, вдавливающие участок оболочки клетки хозяина. Различают *интрамембранные* и *эпимембранные* импрессории.

Интрамембранные импрессории вдавливают только верхний слой оболочки водорослевой клетки, в то время как *эпимембранные* вдавливают и вторичные слои клеточной стенки водоросли (рис. 7). *Интрамембранные* импрессории отмечены у многих лишайников таких родов как *Ephebe*, *Lecidea*, *Peltigera* и др. *Эпимембранные* импрессории пока известны только у представителей рода *Psora*.

Аппрессории. Формируются вершинами (кончиками) гиф микобионта. Они плотно прижимаются снаружи к клеточной оболочке водоросли (рис. 8), но никогда не проникают ни в клеточную стенку, ни в протопласт клетки-хозяина.

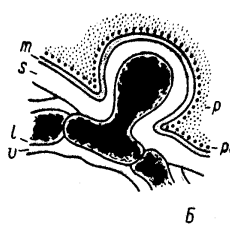
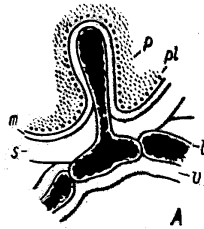


Рис. 7. **Интрамембранный импрессорий** (А)
и **эпимембранный импрессорий** (Б)
(обозначения см. на рис. 5)

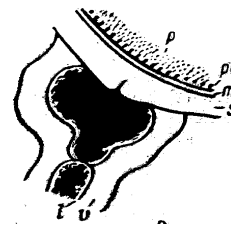


Рис. 8. **Аппрессорий с гаусториальной нитью**
(обозначения см. на рис. 5)¹³

Аппрессорий может и сам функционировать как абсорбционный орган, но чаще образует специализированные органы, такие как зенкеры, гаустории и импрессории.

Абсорбционные, поражающие и обволакивающие гифы.

Абсорбционные гифы отличаются от всех прочих гиф микобионта лишайника тем, что имеют очень тонкие стенки. Такие гифы известны пока только у слизистых лишайников (содержащих в качестве фотобионта цианобактерию) и обнаруживаются в слизистых трихомах (обертке) цианобактерий (рис. 9).

Поражающие гифы также пока известны только у слизистых лишайников и также выявляются в слизистых чехлах цианобактерий (рис. 9). По сравнению с абсорбционными они сильно вздутые, имеют более тесный контакт с фотобионтом и формируют зенкеры.

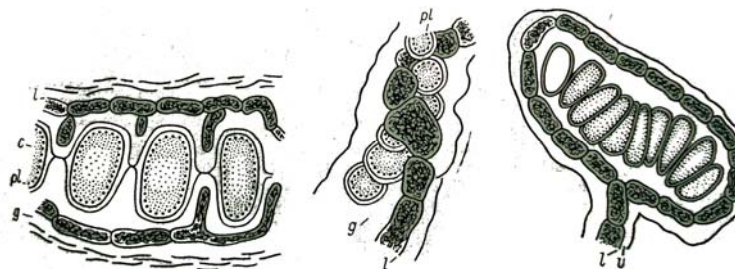


Рис. 9. Гифы, растущие в слизистой обертке (слева); поражающие гифы (в центре); обволакивающие гифы (справа)
с – периферическая плазма (хроматоплазма) цианобактерии; g – слизь обертки цианобактерии; остальные обозначения те же, что и на рис. 5

Обволакивающие гифы представляют собой особый тип абсорбционных гиф, которые никогда не внедряются в протопласты, мембраны и клеточные стенки фотобионтов (рис. 9). Они лишь частично охватывают водорослевые клетки. Наиболее характерен такой тип гиф для базидиальных лишайников.

2.2. Автотрофный компонент (фотобионт)

Фотосинтезирующий автотрофный компонент лишайникового организма называют фотобионтом. В старой научной литературе водорослевый компонент часто называли фикобионтом. В настоящее время известны представители 44 родов водорослей и цианобактерий, участвующих в формировании лишайников, причем некоторые существуют и в свободном состоянии, т. е. вне лишайника.

По своему систематическому положению лишайниковые водоросли относятся к различным отделам и даже царствам. Так, около 10 % лишайнизированных аскомицетов образуют талломы совместно с цианобактериями (сине-зеленые водоросли) – *Cyanea*, около 80 % содержат в талломах зеленые (*Chlorophyta*), желто-зеленые (*Xanthophyta*) и даже бурые (*Phaeophyta*) водоросли (рис. 10 и 11). Кроме того, около 3–4 % всех лишайнизированных грибов могут образовывать ассоциации и с зелеными водорослями и с цианобактериями.

Долгое время считали, что каждому виду лишайника соответствует определенный вид водоросли. Однако, как показали дальнейшие исследования, лишь очень небольшое количество водорослей способны существовать в сожительстве с грибом. Только самые неприхотливые водоросли, обладающие высокой устойчивостью к факторам внешней среды, приспособились к жизни в окружении грибных гиф. В то же время лишайниковый гриб при образовании слоевища, не проявляет избирательной способности по отношению к водорослям.

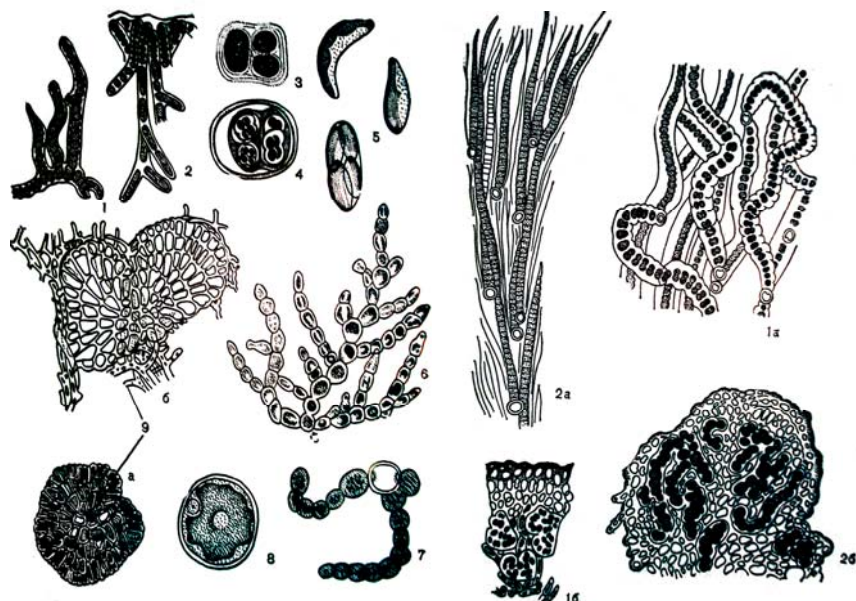


Рис. 10. **Фотобионты лишайников**

1 – стигонема; 2 – гелла; 3 – хро-ококкус; 4 – глеокапса; 5 – коккомикса; 6 – трентеполия; 7 – носток; 8 – тробуксия; 9,а и б – фикопельтис

Рис. 11. **Фотобионты лишайников**

1 – носток; 1а – свободноживущая водоросль; 1б – в слоевище лишайника; 2 – ривулярия; 2а – свободноживущая водоросль; 2б – в слоевище лишайника

Наиболее широко распространенным фотобионтом лишайников является одноклеточная зеленая хлорококковая водоросль требуксия (*Trebouxia*), встречающаяся у 7–10 тыс. видов лишайников. Требуксия очень неприхотливая водоросль и в условиях чистой культуры отличается медленным ростом и способностью развиваться при минимальном освещении. Клетки требуксии могли существовать и в полной темноте, но в таком случае они переходят к гетеротрофному питанию.

Кроме требуксии из хлорококковых водорослей в талломах лишайников встречаются мирмеция (*Myrmecia*), псевдохлорелла (*Pseudochlorella*), хлорококкум (*Chlorococcum*), хлорелла (*Chlorella*), коккомикса (*Coccomyxa*) и др. Из улотриковых зеленых водорослей в слоевищах лишайников были найдены представители 10 родов – цефалейрос (*Cephaleuros*), хлоросарцина (*Chlorosarcina*), коккоботрис (*Coccobotrys*), лептозира (*Leptosira*), фикопельтис (*Phycopeltis*), плеврококкус (*Pleurococcus*), стихококкус (*Stichococcus*), трентеполия (*Trentepohlia*) и др.

Желто-зеленые водоросли очень редко встречаются в лишайниковых слоевищах, лишь у двух видов лишайников рода веррукария (*Verrucaria*) фотобионтом является желто-зеленая водоросль гетерококкус (*Heterococcus*). Еще более редкими в качестве фотобионтов бывают бурые водоросли. В слоевище одного вида того же рода веррукария была найдена бурая водоросль петродерма (*Petroderma*).

Среди цианобактерий наиболее обычным фотобионтом в слоевище лишайников являются представители рода носток (*Nostoc*) и глеокапса (*Gloeocapsa*). Кроме указанных встречаются и другие сине-зеленые – хлорококкус (*Chlorococcus*), гиелла (*Hyella*), калотрикс (*Calothrix*), дихотрикс (*Dichothrix*), ривулярия (*Rivularia*), стигонема (*Stigonema*) и сцитонема (*Scytonema*).

Некоторые роды лишайников однозначны по отношению к водорослям. Так, например все виды родов пармелия (*Parmelia*) и кладония (*Cladonia*) имеют фотобионтом требуксию, а слизистые лишайники семейства коллемовых – носток. Иногда у одного и того же вида лишайников бывают обнаружены разные виды водорослей. Например, у лишайника артопирения (*Artopyrenia kelpii*) фикобионтом могут быть водоросли гиелла, глеокапса и псевдоплеврококкус, а у листоватого лишайника солорина (*Solorina saccata*) в слоевище были найдены три вида рода коккомикса.

Существует взаимосвязь между географическим распространением лишайников и преобладанием в их слоевищах определенных водорослей. В умеренных областях земного шара около 8 % лишайников содержат цианобактерии, 9 % – нитчатые или

пластинчатые зеленые водоросли и 83 % – одноклеточные зеленые водоросли. В тропиках и субтропиках существенно возрастает количество видов, в которых в качестве фотобионта имеются нитчатые или пластинчатые водоросли типа трентеполии. Так, в тропиках около 10 % лишайников содержат в талломах синезеленые водоросли, около 45 % – нитчатые зеленые водоросли и примерно столько же – одноклеточные.

Водоросли в талломе лишайника полностью или в значительной степени лишены запасов ассимиляционных продуктов – в цитоплазме их клеток отсутствуют крахмальные и цианофициновые зерна, липидные капли и гликоген.

2.3. Взаимоотношения гриба и водоросли в лишайнике

На протяжении последних двух столетий понимание сущности лишайников ботаниками не раз менялось. Проследив эволюцию научных взглядов, можно выделить пять вариантов трактовки лишайникового организма:

1. Лишайник – целостный единый организм.
2. Лишайник – классический пример симбиоза.
3. Гипотеза эндосарофитопаразитизма и подвижного равновесия.
4. Гипотеза полисимбиоза.
5. Гипотеза взаимного паразитизма симбионтов и сапрофитизма гриба.

В начале XIX в., как уже отмечалось, лишайниковые водоросли считались органами размножения, в связи с этим и имели название гонидии. Этот термин можно обнаружить в старой лихенологической литературе. Позднее, после работ Вальбота (Wallroth) водоросли отождествляли с ассимиляционными органами лишайников, а сам лишайник рассматривали как целостный организм, функционирующий как растение. Наблюдения ботаниками тончайших срезов талломов, расположения в них водорослей и культивирование срезов на питательных средах привело к выводам о том, что лишайниковые водоросли являются одной из стадий развития лишайников. Этого предположения придерживались многие исследователи того времени – Шпершнейдер (Sper-schneider), Нюляндер (Nylander), Флотов (Flotow), Фаминцын.

Известный ботаник Швенденер (Schwendener), открывший дуалистическую природу лишайников, впоследствии развил свои наблюдения в стройную теорию, основанную на детальном изучении морфологии водорослевого и грибного компонентов. Он не только доказал, что лишайник состоит из гриба и водоросли, но и

первым уверенно высказал мысль о том, что гриб паразитирует на водоросли, причем грибу он отводил роль хозяина, а водоросли – раба. Им было отмечено, что водоросль используется грибом обычно не сразу, а очень медленно и постепенно. Крупнейшие систематики-лихенологи того времени – Нюляндер (Nylander), Мюллер Аргавский (Müller Argaviensis), Кербер (Körber) – крайне негативно восприняли теорию Швенденера, называя ее «абсурдной сказкой» или «альголихеномахией». Тем не менее, взгляды Швенденера пробудили большой интерес к изучению биологии лишайников. Появляется целый комплекс исследований, касающихся синтеза лишайников в лабораторных условиях. Впервые прорастание споры лишайника *Collema glaucescens* среди клеток *Nostoc*, с последующим формированием таллома наблюдал Реес (Rees) в 1871 г. Впоследствии различными учеными были проведены многочисленные эксперименты с получением в лабораторных условиях *Xanthoria parietina*, *Physcia stellaris*, *Rinodina sophodes* и др. Таким образом, теория Швенденера и последующие многочисленные эксперименты опровергли представление о лишайниках как о нераздельном едином организме.

По мере изучения взаимоотношений между компонентами лишайника, борьба между представителями различных направлений еще более обострилась. В 1873 г. была опубликована статья Рейнке (Reinke), в которой он рисует идеалистическую картину полного морфологического и физиологического единства гриба и водоросли в лишайнике, выдвигая гипотезу консорции с облигатным симбиозом компонентов. Впоследствии эту идею активно развивал французский миколог Антон де Бари (de Bary). Именно ему принадлежат строки о том, что «гриб снабжает водоросли неорганическими солями, водой, защищает их от чрезмерного нагревания, а водоросль в свою очередь снабжает гриб готовыми органическими соединениями...», – ставшие классическими в учебниках ботаники последующего столетия. По образному выражению Хоксворта (Hawksworth, 1988) – «идея гармонии хотя бы в природе была довольно привлекательной, имела и имеет много приверженцев».

Подробные морфолого-анатомические исследования различных групп лишайников, проведенные в самом конце XIX в. Борне (Bornet) пошатнули концепцию гармонического симбиоза де Бари. Борне установил четыре типа отношений между грибом и водорослью, но все они убеждают в паразитизме гриба. Именно им впервые было выявлено наличие у микобионта присосок-гаусториев, с помощью которых гриб использует содержимое клеток водорослей, вызывая их отмирание.

В начале XX в. крупнейший отечественный лихенолог и альголог А. А. Еленкин публикует серию статей, в которых описывает наличие у некоторых накипных гетеромерных лишайников некральных зон – слоев таллома с отмершими клетками водорослей. В этой связи он полагал, что питание грибов, образующих лишайник, имеет сапрофитный характер. Позднее А. А. Еленкин, принимая причину отмирания водорослей в результате паразитизма гриба, называет отношения компонентов лишайников эндосапрофитопаразитизмом, придерживаясь концепции «подвижного равновесия» между грибом и водорослью. Впоследствии сам автор идеи пришел к выводу, что она ошибочна, так как рассматривает сожителство компонентов лишайника как биологически единое и цельное, а также не открывает специфичности данного явления.

В 1938 г. П. А. Генкель критикует и существующие теории симбиоза и данные по паразитизму гриба. По его мнению, отношения компонентов лишайника определяются не паразитизмом гриба, а экзосмосом питательных и гормональных веществ из клеток гриба, водоросли и азотобактера. При этом гриб, привлекаемый экзосмосом углеводов из водорослей, оплетает их вместе с находящимся на них азотобактером и использует эти продукты. Против этой гипотезы свидетельствует наличие у гриба абсорбционных органов того же типа, что и у всех грибов-паразитов. Кроме того, азотобактер не является постоянным компонентом лишайникового таллома, а встречается в слоевищах довольно редко. Таким образом, гипотеза полисимбиоза, поддерживаемая Генкелем оказалась неверна.

В 40–60-х гг. прошлого столетия проводятся многочисленные исследования цитологии специальных образований на гифах при контакте гриб-водоросль. Среди них работы Нинбурга (Nienburg), Дегелиуса (Degelius), Хенсенн (Hensenn) и др. В ходе этих исследований наличие гаусториев было установлено у большинства систематических групп лишайников, кроме того, были обнаружены и другие специализированные структуры грибов такие как гаусториальные нити, зенкеры, импрессории, аппрессории, абсорбционные, поражающие и обволакивающие гифы. Базируясь на большом цитологическом материале, В. Ахмаджян (Ahmadjian) обращает внимание на то, что фотобионтами лишайников могут быть только те виды водорослей, которые могут эффективно противостоять нападению грибных гиф. В связи с тем, что от отмерших клеток водорослей через некоторое время остаются только оболочки, позднее также используемые грибом, последний должен быть охарактеризован не только как паразит, но и как сапрофит.

Один из основоположников отечественной лихенологии А. Н. Окснер в начале 70-х гг. XX в. писал, что в лишайнике наблюдается взаимный паразитизм симбионтов и сапрофитизм гриба. При этом паразитизм водоросли всегда имеет умеренный характер, а гриба – более резкий. Степень паразитизма может быть разнообразной – от едва заметного – до самых суровых форм, которые приводят клетки водорослей к гибели. Особенности паразитизма и сапрофитизма обуславливаются не только внутренними условиями, но и воздействием внешней среды, богатством ее питательными веществами и легкостью их усвоения.

2.4. Анатомическая структура талломов

В основном слоевище лишайника образует гриб, только в группе слизистых лишайников основную массу таллома составляет цианобактерия. Водоросли могут размещаться либо в одном слое, тогда таллом называют *гетеромерным*, либо равномерно по всему слоевищу – *гомеомерный* таллом. Между этими структурными типами существует множество переходных форм, тем не менее, с эволюционной точки зрения гомеомерный таллом является более примитивным, чем гетеромерный (рис. 12).

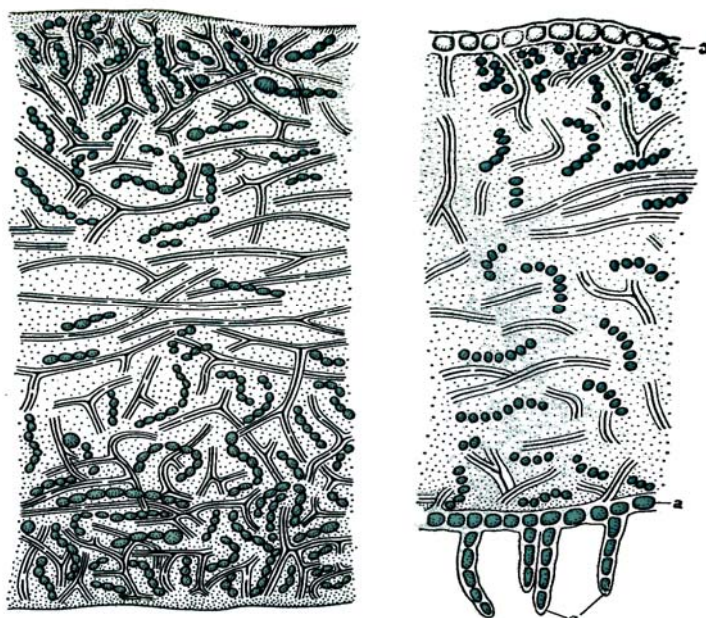


Рис. 12. Гетеромерный (справа) и гомеомерный (слева) талломы лишайников: а – коровый слой; б – ризины

На поперечном срезе примитивных лишайников с *гомеомерным* талломом можно наблюдать довольно однообразное строение. Оно не имеет специальных покровных плектенхим, образованных переплетенными гифами, а покрыто простыми плектенхимами, образованными переплетенными гифами, между которыми равномерно размещены водоросли. У более высоко организованных гомеомерных талломов появляется кроющая плектенхима – коровый слой; он может быть только на верхней поверхности слоевища – верхний коровый слой или также на нижней поверхности – нижний коровый слой. У некоторых форм можно различить уже и сердцевину, состоящую из переплетенных гиф гриба, между которыми размещены водоросли.

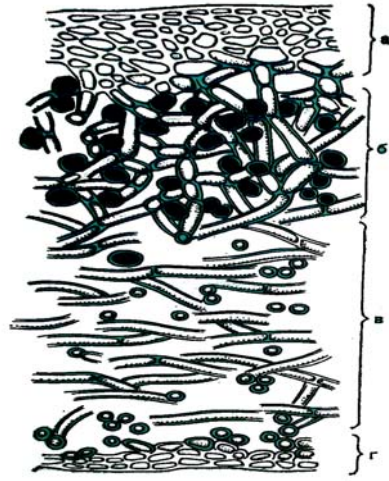


Рис. 13. **Анатомическое строение таллома**
а – верхний коровый слой; б – слой водорослей; в – сердцевина; г – нижний коровый слой.

У *гетеромерных* (рис. 13) лишайников слоевище всегда покрыто верхним коровым слоем, под которым тонкой прослойкой размещается зона водорослей (альгальная зона). Ниже располагается сердцевинный слой, иногда называемый сердцевинной, из рыхло переплетенных гиф, а снизу слоевище подстилается нижним коровым слоем.

Прикрепляются лишайники к субстрату самым различным образом. У наиболее примитивных форм слоевище прирастает к субстрату гифами сердцевинного слоя, а у более высокоорганизованных лишайников имеются специальные органы прикрепления – ризины, гомфы и проч.

Особые структуры талломов

К особым структурам талломов принято относить *цифеллы*, *псевдоцифеллы* и *цефалодии*.

Цифеллы и псевдоцифеллы относят к специальным органам газообмена. *Цифеллы* представляют собой небольшие чашевидные углубления нижней поверхности слоевища диаметром от 0,3 до 1 мм. Края цифеллы резко ограничены, а внутренняя полость выстлана несколькими рыхлыми рядами шаровидных тонкостен-

ных клеток. Именно через промежутки в рыхлой плектенхиме и осуществляется газообмен.

Псевдоцифеллы имеют вид мелких (до 1,5 мм в диаметре) беловатых точек или черточек на верхнем или на нижнем коровом слое у высокоорганизованных лишайников (рис. 14). В области псевдоцифеллы гифы параплектенхимной коры дегенерируют, и образовавшееся отверстие заполняется редкими простыми или ветвистыми гифами, вырастающими из сердцевины. Край псевдоцифелл никогда не бывает четко отграничен.

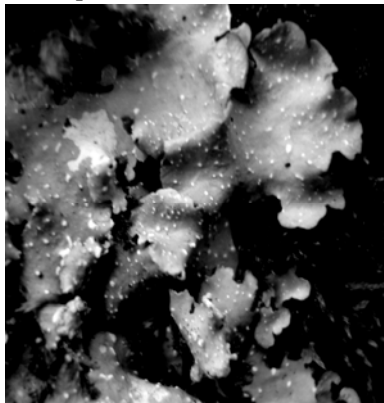


Рис. 14. Псевдоцифеллы на верхней поверхности таллома

Цефалодии – особые структурные образования таллома, форма которых может варьировать от щитковидной до шаровидной и гроздевидной (рис. 15). Главной особенностью цефалодиев является присутствие в них в качестве водорослевого компонента цианобактерии, в то время как в самом слоевище фотобионтом служит зеленая водоросль (*Stigonema*, *Scytonema*, *Nostoc*, *Gloeocapsa*). Считается, что цефалодии с содержащейся в них цианобактерией помогают таллосу усваивать азот.

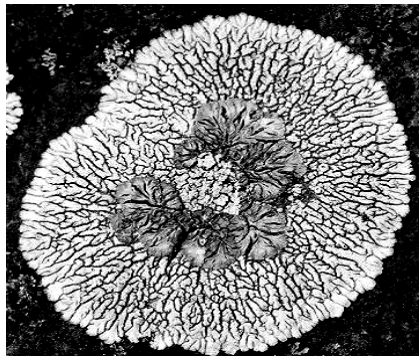


Рис. 15. Цефалодии *Placosis gelida* (слева) и *Peltigera aphthosa* (справа)

2.5. Морфологические типы талломов

Лишайники чрезвычайно разнообразны по своему внешнему виду. Их талломы бывают самой разной формы, размера, строения, консистенции и окраски. Окраска слоевища обусловлена наличием в нем особых химических соединений – пигментов и варьирует от оранжевого, желтого, красного, зеленого до серого, коричневого и черного цветов. Размеры слоевищ – от долей миллиметра до длинных, простертых форм, которые свисают более чем на 2 м с ветвей деревьев.

Первая классификация морфологических типов лишайников была разработана в 1958 г. Й. Пельтом (J. Poelt), впоследствии именно она легла в основу классификации А.Н. Окснера, опубликованной в 1974 г. По внешней форме слоевища обычно различают четыре основных морфологических типа: 1) **накипные** (корковые) – наиболее простые в строении; 2) **листоватые** (фолиозные) – более сложные в анатомо-морфологическом отношении; 3) **чешуйчатые** (сквамuleзные) – занимающие промежуточное положение между накипными и листоватыми; и 4) **кустистые** (фрутикозные) – с наиболее высокоразвитым типом слоевища. Каждая из этих основных групп также далеко не однородна и может быть разделена на дробные категории.

Накипные лишайники

Слоевище накипных лишайников в своей типичной форме имеет вид корочки – от очень тонкой – до довольно толстой. Эта корочка может быть цельной, потрескавшейся или разделенной на более мелкие участки – ареолы.

Слоевище накипных лишайников обычно плотно прирастает гифами к субстрату и не имеет никаких особых органов прикрепления, поэтому таллом такого типа невозможно отделить от субстрата, не разрушив.

В зависимости от того, в какой степени лишайником осваивается субстрат, все накипные виды подразделяются на эпигенные, слоевище которых развивается на поверхности субстрата, и эндогенные, поселяющиеся внутри субстрата.

Эпигенные формы

Классификация морфологических типов накипных эпигенных лишайников достаточно сложна и в общих чертах представлена в таблице 1.

Таблица 1

Морфологические типы накипных эпигенных лишайников

Тип	Группа	Подгруппа
Однообразно-накипные	Гониоцистиальные Лепрозные Зернистые Бородавчатые	
Зонированные	Лопастные	Радиальные Розеточные
	Карликово-кустистые	
	Эгагропильные	
	Ареолированные	

Однообразно-накипные

Лишайники с талломами этого типа характеризуются вставочным ростом, благодаря чему многочисленные маленькие зачатки слоевища, развивающиеся близко друг от друга, сливаются в одно относительно большое и тогда покрывают большие площади субстрата.

Гониоцистиальные слоевища являются одними из простейших накипных талломов. Они встречаются у небольшого семейства *Moriolaceae*, в котором всего два рода, произрастающие в Западной Европе. Такое слоевище всегда тонкое, бурое и состоит из рыхло переплетенных гиф, иногда с участками параплектенхимы. Водоросли в гониоцистиальных слоевищах не имеют определенного положения и рассеяны по всему таллому, причем, как правило, они группами заключены в особые капсулы – гониоцисты или собраны в виде округлых скоплений. Гониоцисты представляют собой замкнутые шаровидные или неправильной формы тела с сетчатой поверхностью. Наружная капсула состоит из гиф лишайникового гриба, клетки фотобионта (цианобактерия) находятся внутри капсулы и в результате жесткого паразитизма микобионта часто полностью отмирают. Гониоцисты всегда соединены внешними гифами со слоевищем лишайника и между собой.

Несмотря на простоту строения гониоцистиальный тип слоевища нельзя считать первично примитивным, по мнению А. Н. Окснера, это пример вторичного упрощения, ввиду того, что в некоторых случаях талломы такого типа могут формировать виды, в обычных условиях образующие более совершенные слоевища.

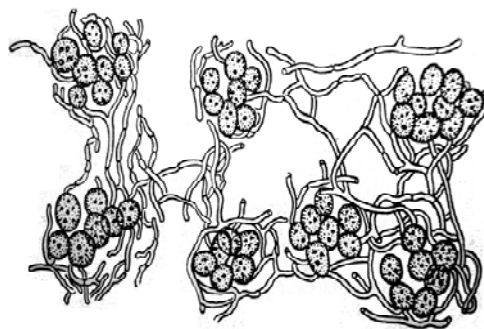


Рис. 16. **Анатомическая структура лепрозного слоевища**

Также довольно просто устроены пыльные или лепрозные слоевища. При их формировании прорастающая грибная спора образует гифы, которые, проходя вблизи клеток водоросли, образуют разрастающиеся выросты, охватывающие водорослевые клетки. В таком слоевище водоросли и грибные гифы располагаются рыхло, с небольшими полостями

между ними, при этом водоросли распределены в виде разъединенных групп по всему слоевищу (рис. 16). В результате слабой связи отдельных участков слоевища, его небольшие фрагменты могут легко отрываться и переноситься в соседние места. Таким образом, лепрозные слоевища могут покрывать громадные поверхности скал, особенно на их затененных отвесных поверхностях и в нишах.

Зернистые и зернисто-мелкобородавчатые лепрозные слоевища более высокоорганизованные по сравнению с предыдущей группой. В зернышках и бородавочках таких слоевищ зернышки с водорослями и без них располагаются без особого порядка. Лишайники с таким слоевищем лишены корового слоя, но самая верхняя часть таллома защищена располагающимся сверху большим количеством гиф. Для накипных бородавчатых талломов характерна некоторая первичная дифференциация. Водоросли размещаются не по всей его толщине, а отсутствуют в нижней части – это явление можно рассматривать как зачатки сердцевинного слоя.

Зонированные

Рост таких талломов происходит от одного зачатка и является периферическим, краевым. На периферии слоевища часто замечен беловатый или цветной зонированный край. Его образуют гифы слоевища, растущие радиально по всем направлениям и еще не содержащие водорослей. Позднеедвигающие гифы перенесут и в этот беловатый край водорослевые клетки, но одновременно с этим процессом происходит рост новой краевой зоны. Зонированные накипные слоевища часто развиваются на проталлюсе, который бывает заметен по краю слоевища или в трещин-

ках между ареолами в виде черной, реже синеватой гладкой поверхности. Проталлюс представляет собой скопление гиф гриба, как правило, лишенное фотобионта.

Лопастное слоевище характеризуется наличием отдельных, нередко налегающих друг на друга, узких и легко отделимых от субстрата лопастей. В центральной части такого слоевища формируются мелкие лопасти и лопастилки (рис. 17). Лопастные слоевища часто подразделяют на радиальные и розеточные, которые часто бывает сложно дифференцировать.

Радиальное слоевище имеет четко обособленные периферические части, которые состоят из радиально расположенных плоских или выпуклых связанных между собой ареол и складок, иногда по краю образуются лопасти. Плодовые тела обычно развиваются в центральной части таллома (рис. 18).

Розеточное слоевище отличается лучистой формой. Краевая часть такого таллома состоит из хорошо заметных, тесно сближенных настоящих лопастей. В центральной части таллома лопасти разделены на ареолы.

Карликово-кустистое слоевище напоминает очень миниатюрные различно разветвленные кустики.

Как правило, такое слоевище разрастается в простые или слабо разветвленные вертикально ориентированные выросты. Подобное строение имеет *Aspicilia transbaicalica* (рис. 19).

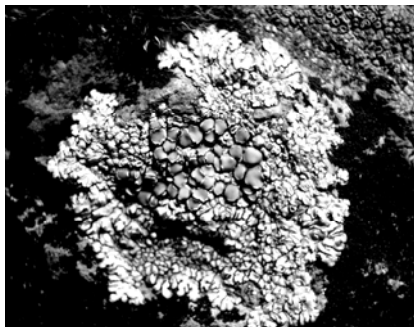


Рис. 17. **Лопастное слоевище**
Placolecanora sp.

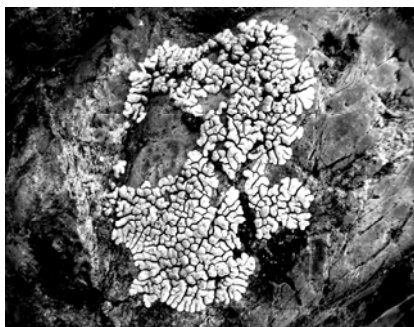


Рис. 18. **Радиальное слоевище**
Acarospora gobiensis

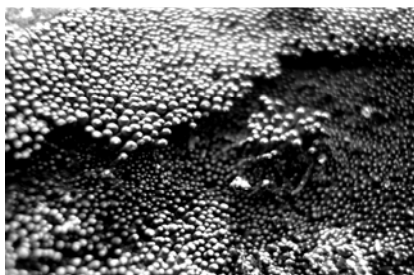


Рис. 19. **Карликово-кустистое слоевище**
Aspicilia transbaicalica

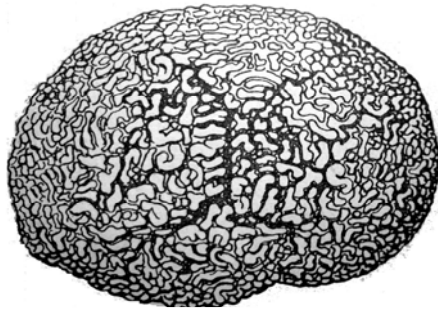


Рис. 20. Кочующее эгагропильное слоевище *Placolecanora sphaeroidea*

Эгагропильное слоевище характерно для кочующих лишайников, распространенных в засушливых областях, обычно они имеют комковато-шаровидную форму (рис. 20). Такие талломы не прикреплены к почве и легко переносятся ветром и животными. Поверхность шариков – угловатая, лепешковидная и неправильной формы, складчатая, чешуйчатая. В сердцевине таких слоевищ между

гифами микобионта большое количество кристаллов оксалата кальция.

Ареолированным слоевищем называют талломы, разделенные на отдельные небольшие участки – ареолы, между которыми заметны узкие желобки в виде темных трещинок (рис. 21).

Ареолы обычно имеют вид угловатых, реже округлых участков от 0,1 до 1,5 мм в поперечнике. Такие слоевища встречаются только на каменистом субстрате.

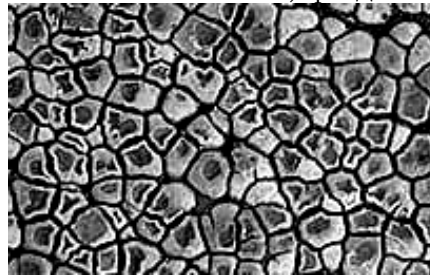


Рис. 21. Ареолированное слоевище *Bellemerea alpina*

Эндогенные формы

Как уже отмечалось, эндогенные слоевища формируют таллом внутри субстрата и в зависимости от типа субстрата, подразделяются на две группы: эндофлеоидные и эндолитные.

Слоевище *эндофлеоидных* лишайников погружено в кору древесных или кустарниковых пород. Гифы микобионта проникают в слои перидермы, в то время как плодовые тела формируются на поверхности. По мере развития такие талломы могут выходить на поверхность коры, особенно если перидерма маломощная. Многие эндофлеодные лишайники всегда являются именно таковыми и поселяются только на древесных породах с гладкой и тонкой корой (рис. 22).

К таким лишайникам относятся представители родов *Arthonia*, *Graphis*, *Opographa* и др.

Эндолитные лишайники развивают свое слоевище внутри каменистого субстрата, особенно известняков и доломитов. Слое-



Рис. 22. Слоевище *Graphis scripta*

вище в большей своей части или полностью погружено в субстрат, и только плодовые тела бывают заметны на поверхности, а у некоторых видов и они несколько погружены в камень. Такие слоевища часто встречаются у представителей родов *Verrucaria*, *Sarcogyne* и др.

Листоватые лишайники

Листоватые слоевища чаще всего имеют вид плагиотропной (горизонтальной) пластинки округлой или неправильной формы. На начальных стадиях развития такое слоевище правильно круглое и лишь спустя некоторое время начинает разрастаться неравномерно, причем чем ровнее субстрат, тем правильнее форма слоевища. Округлая форма обуславливается радиальным ростом гиф, определяющим общий краевой рост слоевища. Если листоватое слоевище состоит из одной пластинки (листа), то его называют *монофильным*, если же пластинок несколько – *полифильным* (рис. 23). Монофильный характер слоевища может быть постоянным, или впоследствии преобразовываться в полифильное. Иногда слоевище изначально полифильное, как у *Umbilicaria polyphylla*. Нередко слоевище развивается ассиметрично или одна его часть сохраняет монофильный характер, а другая становится полифильной.

Край пластинки слоевища может быть цельным или городчатым, лопастным или глубоко, до самого центра вырезанным. *Лопастями* называют те участки слоевища, которые не превышают трети длины до центра пластинки. Те участки, которые отграничены вырезами глубже половины пла-



Рис. 23. Полифильное слоевище *Dermatocarpon miniatum*

стинки называют *долями*, а доходящими почти до центра – *сегментами*. Лопасты и доли размещаются по периферии слоевища, либо не соприкасаясь друг с другом, либо черепитчато накрывая одна другую. У некоторых лишайников заметны вторичные, очень маленькие лопастевидные выросты – *лобулы*. Они появляются после оформления лопастей или долей слоевища.

Поверхность слоевища (верхняя и нижняя) бывает ровной или волнистой, разнообразно ямчатой, лакунозной (с небольшими углублениями), гладкой или покрытой бугорками, бородавками. Она может быть шершавой, шагреневидной от маленьких плоских бородавочек, матовой, блестящей или покрытой налетом, иметь выросты, образующие войлочное или паутинистое опушение.

В отличие от накипных лишайников, которые прикрепляются к субстрату гифами сердцевины, листовые лишайники часто имеют защитный нижний коровый слой и прикрепляются к субстрату при помощи особых органов прикрепления. Органами прикрепления могут быть ризины, реже ризоиды или гомф (рис. 24). Иногда листоватые лишайники прикрепляются при помощи ресничек, которые образуются по краю или на верхней поверхности слоевища.



Рис. 24. Органы прикрепления лишайников

Ризоиды – особые, нитевидные неразветвленные одно- или многоклеточные выросты с вытянутыми в один ряд клетками. Ризоид образуется из одной клетки нижнего корового слоя слоевища.

У большинства листоватых видов на нижней поверхности слоевища образуются более толстые тяжи – *ризины* в виде коротких толстых волосков. Ризины формируются в результате совместного разрастания большого числа смежных клеток нижнего корового слоя.

Чешуйчатые лишайники

Чешуйчатое слоевище представляет собой как бы промежуточную форму между листоватым и накипным талломами (рис. 25). Обычно чешуйки такого слоевища возникают с самого начала развития лишайника в виде отстоящих небольших и пло-

ских бугорков. Очень часто чешуйки способны образовывать лопасти по периферии. Различают три основных группы чешуйчатых талломов: чешуйчато-лопастные, тониниеобразные и субфоллиатные.

Чешуйчато-лопастные слоевища уже на ранних стадиях своего развития теряют лучистую форму, лопасти утолщаются, становятся широко закругленными. По периферии слоевища лопасти свободные, а в центре черепитчато перекрывают друг друга. Обычно чешуйки рыхло прикреплены к субстрату, особенно если это почва, чешуйчатые виды каменистых субстратов формируют прикрепляющие гифы иногда до 2 мм длиной и более. В этом случае отделить их от субстрата бывает довольно трудно. Некоторые виды прикрепляются к субстрату только одним центральным участком своей нижней поверхности – гомфом. На поперечном срезе такая чешуйка с гомфом напоминает гвоздь с большой шляпкой.

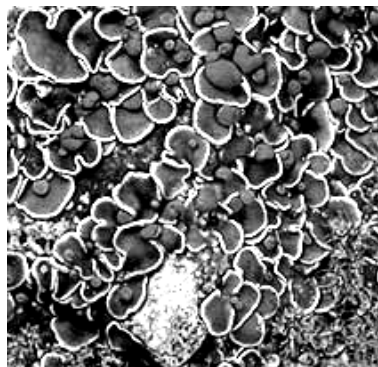


Рис. 25. Чешуйчатое слоевище *Psora* sp.

Тониниеобразные слоевища состоят из цилиндрически округлых или вздутых, прямостоячих, реже неясно лучистых чешуек. Иногда бочкообразные чешуйки слегка сужены в ножку. Примеры такого слоевища можно обнаружить у представителей рода *Toninia*.

Субфоллиатные талломы имеют лучисто-листоватую форму, в центре иногда мелколопастное, не имеют настоящих ризин и легко отделяются от субстрата. Такие слоевища характерны для *Miriacidica garovaglii* и *Lobothalia alphoplaca*.

Кустистые лишайники

Под кустистыми лишайниками понимают ортотропные формы в виде слабо-, сильноразветвленных или неразветвленных прямостоячих выростов. Слоевище может быть прямостоячим, реже оно простерто по субстрату или свисает со стволов и ветвей деревьев.

Кустистые лишайники часто образуют либо густые дерновинки или подушечки. Прикрепление к субстрату осуществляется небольшим участком нижней части слоевища. Рост кустистых лишайников, в основном, верхушечный. Размеры кустистых талломов варьируют в широких пределах – от 2–50 см, известны



Рис. 26. Радиально-кустистый таллом *Cladonia* sp.

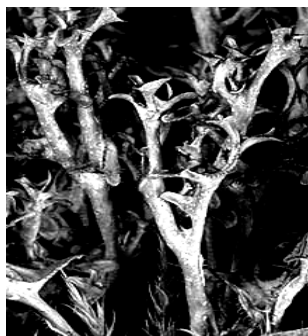


Рис. 27. Уплотенно-кустистый таллом *Cetraria islandica*



данные о том, что длина отдельных слоевищ *Usnea longissima* может достигать 7–8 м.

В слоевище кустистых лишайников либо все веточки одинаковой толщины, либо можно различить один или несколько более толстых стволиков с веточками первого, второго и т.д. порядков. Различают *радиально-кустистые* формы (рис. 26) и *уплотенно-кустистые* (рис. 27).

Веточки *радиально-кустистых* видов имеют округло-цилиндрическую форму и радиальное строение. На поперечном срезе таких ветвей заметны либо полости, как у представителей рода *Cladonia*, либо плотный центральный тяж из плотной плектенхимы, как у представителей *Usnea*.

У *уплотенно-кустистых* лишайников веточки лентовидные или узкоремневидные, плоские, иногда желобчатые или трубчатосвернутые, но всегда дорсовентральные. На поперечном срезе сердцевина представлена рыхлой или паутинистой плектенхимой.

Очень своеобразная форма таллома, связывающая листоватые и кустистые лишайники наблюдается у клядоний, имеющих плагио-ортотропные слоевища. Их горизонтальные (первичные) слоевища, развивающиеся на субстрате, являются чешуйчатыми или мелколистоватыми. От них вверх поднимаются подеции, на которых расположены плодовые тела. Подеции бывают простыми, сцифовидными (рис. 28) или разнообразно разветвленными.

Рис. 28. Сцифовидные подеции *Cladonia cerneola*

Глава 3. РАЗМНОЖЕНИЕ ЛИШАЙНИКОВ

Для лишайников характерны три типа размножения: половое, бесполое и вегетативное. При половом размножении споры образуются в результате полового процесса, иногда сильно редуцированного. При бесполом размножении у лишайников формируются экзогенные споры либо в пикнидиях, либо на поверхностных конидиеносцах. И при половом и при бесполом размножении в образовании спор участвует только микобионт. Вегетативное размножение основано на способности лишайников восстанавливать слоевище даже из небольшого фрагмента – отдельных веточек, лопастей или при помощи специализированных структур, таких как соредии, изидии, лобули и проч.

3.1. Половое размножение

Всякое половое размножение имеет в своей основе слияние яйцеклетки и сперматозоида с образованием диплоидной зиготы. В этом отношении не составляют исключения и лишайники. Следует отметить, что половым способом в составе лишайника размножается только микобионт. Особенности полового процесса грибного компонента лишайника не слишком отличаются

от нелихенизированных (существующих без водоросли) грибов и относятся к одному из вариантов гаметангиогамии (рис. 29). Лучше всего изучен половой процесс у лихенизированных аскомицетов.

В начале полового процесса происходит слияние протопластов половых клеток – плазмогамия, при которой ядра так и остаются обособленными. В результате этого процесса прозигота (арикарп) становится двухъядерной, причем каждое из ядер – гаплоидное (n). Такая пара ядер, произошедшая от различных материнских клеток, называется дикарион ($n+n$). Разнесение во времени плазмогамии и ка-

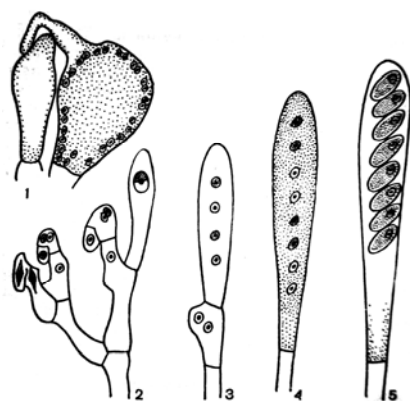


Рис. 29. Схема полового процесса и образования сумок у аскомицетов
1 – аскогон с трихогиной и антеридий;
2 – развитие сумок по способу крючка;
3 – молодая сумка после мейоза; 4 – молодая сумка с гаплоидными спорами; 5 – зрелая сумка с аскоспорами

риогамии объясняется тем, что архикарп не формирует сумку, но образует аскогенные гифы, в которые и переходят дикарионы. Последующее слияние ядер – кариогамия с образованием уже диплоидного ядра ($2n$) совершается значительно позднее, уже в молодой сумке. После завершения этого процесса в молодых сумках происходит мейоз ($R!$) с образованием уже гаплоидных спор.

Таким образом, в процессе полового спорообразования наблюдается следующее чередование ядерных фаз: $n \rightarrow n+n \rightarrow 2n \rightarrow n$.

Архикарпы микобионта во множестве закладываются в средней части слоевища, но полного развития достигают немногие. Зрелый архикарп многоклеточный (рис. 30) и дифференцирован на две части: на нижнюю, закрученную в 2,5–3 оборота – аскогон и верхнюю тонкую трихогину. Трихогина растет вверх и высовывается над верхней поверхностью таллома небольшой клейкой вершиной, к которой прилипают разносимые ветром пикноконидии (спермации). В месте

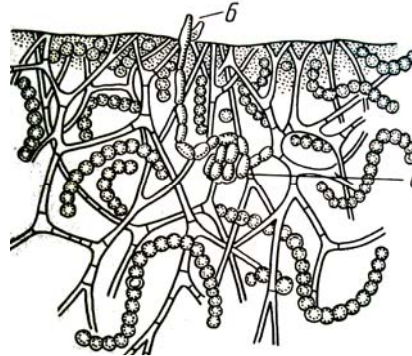


Рис. 30. Органы размножения сумчатых лишайников
а – аскогон; б – трихогина

контакта трихогины и спермация клеточные стенки расслаиваются и содержимое пикноконидия перетекает в трихогину. Ядро трихогины и спермация быстро перемещаются вниз к аскогону, а трихогина усыхает. В клетках аскогона начинается попарная группировка ядер. Одновременно с этим аскогон быстро разрастается, клетки его вздуваются и через некоторое время из них начинают вырастать аскогенные гифы.

Процесс образования сумок и спор идет тем же путем, что и у нелихенизированных аскомицетов. Конечная клетка аскогенной гифы загибается крючком, оба ядра клетки делятся. Одна из пар ядер размещается над изгибом крючка, третье ядро переходит к его основанию, а четвертое – в загнутый кончик. После этого формируются две перегородки, которые разъединяют загиб крючка с одним ядром и верную двухъядерную часть крючка. Именно двухъядерная клетка является зачатком сумки. После копуляции в ней ядер дикариона следует тройное деление, первое из которых – мейоз. В результате образуется восемь гаплоидных ядер. Вокруг них обособляется часть цитоплазмы сумки – эпиплазма, а формирующиеся восемь спор одеваются оболочкой. Вместе с тем аскогон разрастается, одевается сплетением мелко-

клеточных гиф, из которого вверх отрастают бесплодные гифы – парафизы. Из внутренних слоев сплетения формируется гипотеций, а из внешних – эксципул. Далее следуют процессы созревания спор и формирования плодового тела.

Для лишайников, образованных сумчатыми грибами характерно наличие двух вариантов плодовых тел: *апотециев* или *перитециев*.

Апотеции

Апотеции лишайников чаще всего имеют вид маленького блюдца (рис. 31), в котором можно различить центральную часть – диск и периферическую – край, лишь у некоторых лишайников край не образуется.

Расположение апотециев может быть различным – либо по всему слоевищу, либо на его определенных участках. Особенности размещения апотециев постоянны для вида и иногда для рода, поэтому представляют собой важный признак в систематике лишайников.

По характеру развития апотеции могут быть поверхностными и погруженными. По особенностям прикрепления поверхностные апотеции могут быть приросшими (полностью прикрепленные), сидячими (если прикреплены только центральной частью) или приподнятыми на ножке (если основание апотеция сужено в заметную ножку). Если края апотеция прижаты к слоевищу, апотеции называют прижатыми. Обычно апотеции и их диски имеют округлую или овальную форму, но иногда из-за взаимного давления могут быть угловатыми.

Внутреннее строение апотеция может довольно существенно различаться, тем не менее, можно выделить его основные струк-

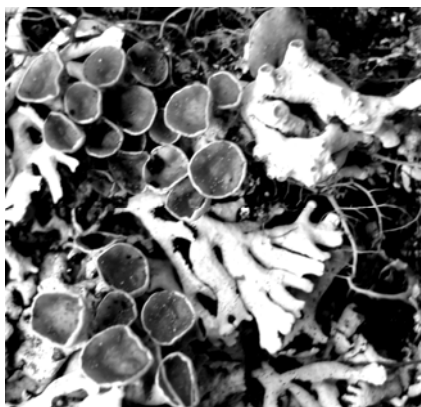


Рис. 31. **Апотеции *Hypogymnia physodes***

туры. Обычно выделяют три основных типа апотециев: леканоровый, лецидиевый и биаторовый (рис. 32). Поверхность диска покрыта гимениальным слоем, образованным палисадно расположенными сумками, между которыми размещаются парафизы. Вершины парафиз образуют верхний слой гимения – эпитеций. Эпитеций принято подразделять на верхний слой – эпигимений и нижележащий – собственно эпитеций. Эпигимений отличается от основного гимениального слоя окраской

или зернистыми отложениями на вершинках парафиз. Собственно эпитеций образован сплетением вершин парафиз. Окраска эпитеция и эпигимения обуславливает цвет диска.

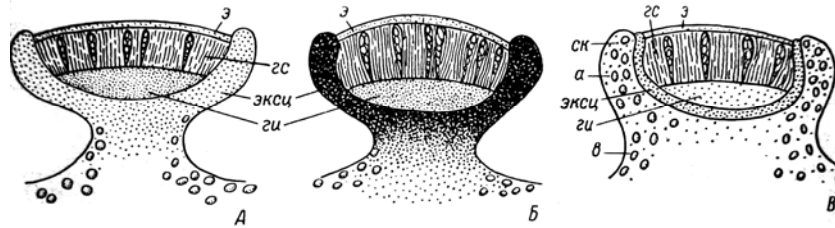


Рис. 32. Типы апотециев

А – биаторовый; Б – лецидиевый; В – леканоровый; а – амфитеций;
в – водоросли; ги – гипотеций; гс – гимениальный слой;
ск – слоевищный край; эп – эпитеций; эксц – эксципул

Ниже гимениального слоя расположен гипотеций, сложенный из плотно сплетенных гиф, он имеет прозо- или параплектенхимное строение. Гипотеций в зависимости от вида может быть бесцветным или окрашенным. Гимениальный слой и гипотеций подстилаются эксципулом, иногда не развитым под гипотецием. В эксципуле различают внутреннюю часть – паратеций и внешнюю боковую – амфитеций.

У леканоровых апотециев слоевище образует вокруг диска ободок – слоевищный край – кольцевой край амфитеция, в котором всегда выявляются клетки фотобионта. Апотеции, не имеющие слоевищного края, а окруженные собственным краем, относятся к лецидиевому или биаторовому типу. Собственный край представляет собой верхний кольцевой слой эксципула, одевающий апотеций в виде чаши.

Апотеции лецидиевого и биаторового типов близки по своему строению, но лецидиевые апотеции (рис. 33) более жесткие – их трудно раздавить даже в смоченном состоянии. Биаторовые апотеции более мягкие и обычно светло окрашенные.

Подразделение апотециев на три группы по особенностям их строения является достаточно условным ввиду того, что существует большая группа лишайников, апотеции которых имеют переходное строение.

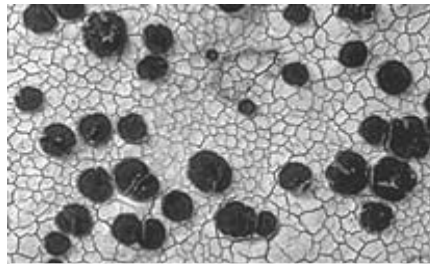


Рис. 33. Лецидиевые апотеции *Porpidia flavicunda*

Перитеции

Под перитециями понимают закрытые плодовые тела, всегда имеющие сверху узкое выводное отверстие. Перитеции могут быть поверхностными (полностью выступают над поверхностью слоевища), либо погруженными в слоевище. Иногда выделяют дополнительно полупогруженные в слоевище или особые слоевищные бородавочки. Обычно перитеции имеют шаровидную или слегка вытянутую форму и окрашены в темный, реже в светлый цвет.

Снаружи перитеции окружены плотной и обычно твердой оболочкой в строении которой различают три слоя (рис. 34). Внутренний слой, никогда не содержащий водорослей эксципул, окружает непосредственно центральную часть перитеция и обычно темноокрашенный. Если эксципул развит лишь по бокам

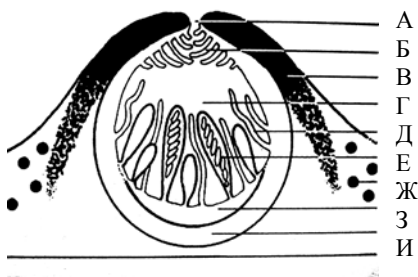


Рис. 34. **Строение перитеция**

А – выводное отверстие; Б – перифизы; В – покрывальце; Г – центр; Д – парафизы; Е – сумки; Ж – водоросли; З – субгимений; И – эксципул

и сверху, он называется половинчатым, если развит и снизу – цельным. В зрелых перитециях верхняя часть стенки эксципула разрушается в виде трубки, что и приводит к формированию выводного отверстия. Далее следует внешний слой – инволюкр, состоящий из бесцветных плотно соединенных гиф. Сверху перитеций у многих видов бывает покрыт особым слоевищным образованием – инволюкреллюмом – покрывальцем. Покрывальце может быть различной формы

и толщины, не содержит водорослей и обычно темноокрашенное. Наличие или отсутствие покрывальца является постоянным и важным диагностическим признаком.

Внутри перитециев в нижней части располагается гимениальный слой. В общих чертах он построен также, как и в апотециях, но парафиз развивается значительно меньше, размещены они рыхло, а у многих видов расплываются в слизь и исчезают. Центральная часть перитеция также нередко бывает заполнена слизью. Между сумками и парафизами иногда развиваются гимениальные водоросли. Ниже гимениального слоя размещается узкий гипотетий. В верхней части перитеция, вблизи выводного отверстия развиваются нежные, тонкие нитевидные выросты – перифизы. В целом слабая развитость парафиз и перифиз может быть объяснена тем, что их защитная роль уменьшается из-за мощной структуры стенки перитеция.

Вокруг перитеция отходящие радиально в сторону у самого субстрата гифы эксципула образуют темное сплетение округлой или овальной формы – дворик. У разных видов его наличие имеет неодинаковое значение, поскольку у одного и того же вида на разных субстратах дворик или развивается, или отсутствует.

Специализированные структуры плодовых тел

К специализированным структурам плодовых тел принято относить *парафизы, сумки и споры*.

Парафизы

Парафизы морфологически возникают в субгимениальном слое, растут снизу вверх и представляют собой бесплодные выросты аскогенных гиф. В зрелом состоянии они обычно слегка превышают сумки или равны им по высоте.

Чаще всего парафизы бывают цилиндрической формы. Обычно они прямые, редко слегка извилистые, простые или разветвленные, цельные или разделенные на отдельные клетки – членистые (септированные). Как правило, парафизы очень тонкие – их толщина не превышает 3 мкм. В верхней части парафизы могут быть булабовидно или головчато утолщены и окрашены пигментами. Именно окраска пигментом головки парафиз и придает определенную окраску всему диску апотеция.

Парафизы внутри гимениального слоя могут располагаться рыхло или быть плотно склеены. В случае рыхлого расположения парафиз, они легко разъединяются в водном препарате и вполне могут быть рассмотрены. Плотное склеивание парафиз происходит из-за слияния внешних поверхностей их стенок, которые снаружи желатинизируются. Особенно плохо различаются отдельные парафизы, когда образуется много плотной гимениальной желатины. У тех лишайников, у которых процесс желатинизации стенок парафиз начинается еще на ранних стадиях формирования плодового тела, парафизы в зрелых плодоношениях вовсе не заметны.

Сумки

Сумки представляют собойместилище для спор, сформированных в результате полового процесса. В сумках развиваются споры в постоянном для данного вида количестве. Чаще всего в сумках содержится по 8 спор, но у некоторых видов *Pertusaria*, *Mycoblastus* образуются по одной, две или четыре споры. Сравнительно редко число спор может исчисляться десятками и сотнями – представители родов *Acarospora*, *Sporastatia*, *Anzia*.

Размеры зрелых сумок различны, в среднем около 40–75 x 15–25 мкм, но у некоторых пертузарий сумки могут достигать

400 мкм в длину и 90 мкм в ширину. После выхода спор из сумки она спадает и, со временем, ее место занимает новая сумка, вырастающая из гипотеция. Форма сумок часто варьирует в довольно значительных пределах – от удлинённо-булавовидных, грушевидных, до флажковидных, мешковидных и вовсе бесформенных.

На начальных стадиях своего развития стенка сумки образована одним слоем, который в дальнейшем расслаивается на две оболочки – внешнюю – экзоаск и внутреннюю – эндоаск. Экзоаск сильно преломляет свет, эластичен и мало способен к всасыванию воды. Эндоаск напротив, слабо преломляет свет, хрупок и более способен к поглощению воды. Кроме того, экзоаск обычно тонкий и покрыт амилоидной желатиной (дает синюю окраску от KJ), эндоаск толстый и неамилоидный. Сумки, у которых эндо- и экзоаск плотно спаяны между собой, принято называть унитуникатными, если же оболочки относительно обособлены, то сумка – битуникатная. В случае активного всасывания воды эндоаском битуникатных сумок, экзоаск разрывается и эндоаск высовывается наружу. Подобное явление, характерное только для битуникатных сумок, получило название «Джека в ящике».

В последнее время для систематики лишайников все большее значение приобретает характер апикального аппарата сумок, т. е. особая структура и химические особенности верхней утолщенной части эндоаска.

В апикальном аппарате различают следующие главные элементы (рис. 35). Верхняя сильно утолщенная часть эндоаска образует купол, в нем может быть широкая окулярная (глазковая) камера, открытая книзу и закрытая сверху подушечкой, под которой расположена рукоятка. Купол в своей нижней части может быть снабжен кольцом подвеска, окружающим входное отверстие окулярной камеры, но отделенный от остальной части купола преломляющей свет пластинкой.

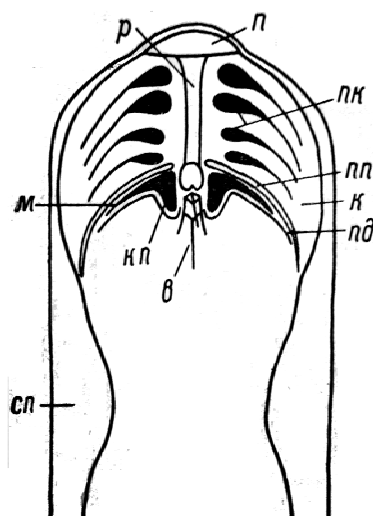


Рис. 35. **Строение апикального аппарата сумок**

в – верша; к – купол; кп – кольцо подвеска; м – мениск; п – подушечка; пд – подвесок; ПК – периккулярное кольцо; пп – преломляющая свет пластинка; р – рукоятка; сп – субапикальная подушечка.

Апикальное кольцо, сильно преломляющее свет, может быть хитиновым или амилоидным и располагается в куполе вокруг окулярной камеры. В нем обычно заметны сильноамилоидное верхнее (периокулярное) кольцо и нижнее – кольцо подвеска.

Кроме того, необходимо отметить наличие вершинной верши, состоящей из четырех палочек, не амилоидных, но сильно преломляющих свет, размещенных продольно в окулярной камере, но иногда выходящих и в верхнюю часть полости сумки.

Следует отметить, что физиологические основы апикальных структур сумок и их биологическое значение еще не в полной мере выяснены, известно только, что они играют существенную роль в высвобождении спор из аска.

Споры

В результате слияния двух ядер (дикариона) материнской клетки сумки и последующего трехкратного деления сформированного диплоидного ядра образуется восемь гаплоидных спор. Этот процесс протекает таким образом, что вокруг каждого ядра обособляется и уплотняется цитоплазма, которая позднее окружается клеточной оболочкой. Именно эта одноядерная клетка и разбивается впоследствии в спору. Цитоплазма, оставшаяся между спорами, не используется и носит название периплазма.

Стенка споры имеет сложное строение и состоит из двух слоев: толстого внешнего экзоспория и тонкого внутреннего эндоспория. У некоторых лишайников (*Rhizocarpon*) имеется еще дополнительная прозрачная желатинозная оболочка – гало, в связи с чем такие споры называют галонатными. Возможно, гало способствует прилипанию спор к субстрату и их удержанию, а возможно и предохраняет от быстрого высыхания, тем самым удлиняя срок ее способности к прорастанию.

В составе споры имеется цитоплазма, одно или несколько ядер, капли жира и сферические капли лишенина, хорошо преломляющие свет. Цитоплазма зрелых спор, как правило, лишена вакуолей.

Форма спор бывает очень разнообразной: шаровидной, эллипсоидной, яйцевидной, нитевидной или игловидной (рис. 36). Чаще всего споры бесцветные, но нередко встречаются и окрашенные. Причем окраска спор также разнообразна: они бывают черноватыми, коричневыми, бурыми, оливковыми, бурозелеными, рыжими, редко темно-синими. Окраску споре придают пигменты экзоспория.

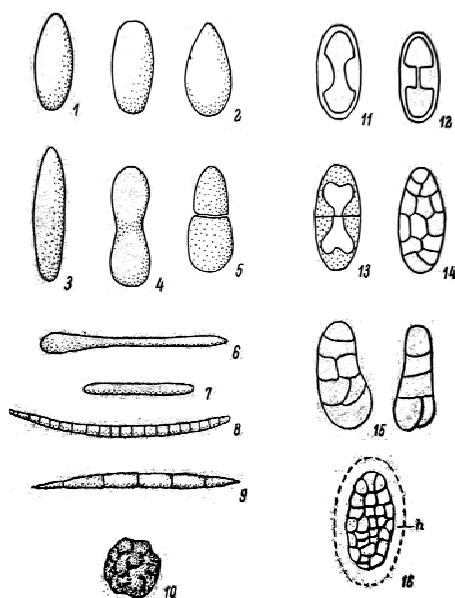


Рис. 36. **Форма и строение спор**

- 1 – эллипсоидная; 2 – яйцевидная;
 3 – удлинённая; 4 – бисквитовидная;
 5 – подошмовидная; 6 – булавовидная;
 7 – цилиндрическая; 8 – игловидная;
 9 – веретеновидная; 10 – шаровидная;
 11 – молодая биполярная; 12 – зрелая
 биполярная; 13 – двухклеточная с не-
 равномерно утолщенной оболочкой;
 14 – муральная; 15 – слабомуральная;
 16 – муральная галонатная

ников, многие из которых слабо различимы по вегетативным признакам, тогда как листоватые и кустистые формы нередко вполне отличимы и по габитуальным особенностям.

3.2. Бесполое размножение

Для бесполого размножения лишайников характерно экзогенное формирование спор – *пикноконидий* внутри пикнидий, заметных на поверхности таллома в виде мелких темных точек. Пикнидии встречаются довольно часто и очень обильны, несколько реже они отмечаются у накипных лишайников. Размещение пикнидий может быть различным либо по всей верхней поверхности таллома, либо на ее отдельных участках. Так, у видов

По строению споры бывают простыми (одноклеточными), двухклеточными и многоклеточными. Многоклеточные споры состоят из трех и большего числа клеток (обычно от 4 до 16). Если клетки спор размещены в один ряд – это поперечно-многоклеточные споры, если в несколько рядов – муральные. Клетки муральных спор своим размещением напоминают кладку кирпичей в стенах. Споры называются слабомуральными, если они разделены в основном поперечными перегородками и лишь местами, обычно в центральной части, встречается одна или две продольные перегородки.

Размер, форма, строение и окраска спор у лишайников являются очень важными постоянными признаками, а потому имеют большое значение для систематики лишайников. Особое значение приобретают споры при определении накипных лишай-

Cetraria, *Peltigera* – по краю слоевища, у кустовидных *Cladonia* – на кончиках веточек, у сцифовидных (формирующих кубки) клядоний – по краям сцифа.

Обычно пикнидии бывают полностью погружены в слоевище в виде шаровидных или слегка вытянутых маленьких вместилищ диаметром от 85 до 200 мкм. Вверху пикнида открывается выводным отверстием (порой) до 100 мкм в диаметре (рис. 37). Очень редко зрелые пикнидии имеют чашевидную форму из-за крупного выводного отверстия (*Icmadophila ericetorum*). В центре пикнидии имеется полость, которая иногда замещается системой сообщающихся сверху канальцев. Внутри полость может быть заполнена слизью, но почти всегда содержит отпавшие зрелые пикноконидии. Слизь обычно бесцветная, только у некоторых видов рода *Cladonia* может иметь красноватый оттенок.

Стенка пикнидия – перифулькрий окрашен в темный цвет, имеет пара- или прозоплектенхимное строение и состоит из нескольких слоев гиф, тесно связанных с гифами сердцевины. Округлая, реже щелевидная, пора образуется в результате разрушения верхнего участка перифулькрия. Нежные гифы внутренней поверхности стенки пикнидия образуют палисадный слой, гифы которого являются конидиеносцами – фулькрами. Фулькры еще до оформления поры начинают отчленять пикноконидии в заполненную слизью полость пикнидия. В случае попадания внутрь пикнидия влаги, слизь набухает и вместе с содержащимися в ней пикноконидиями выделяется через выводное отверстие. После высвобождения пикноконидий, полость пикнидия зарастает плектенхимой.

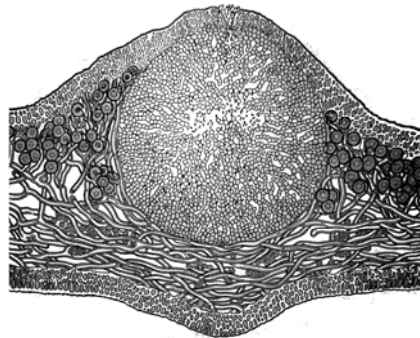


Рис. 37. Пикнидий в разрезе

Форма пикноконидий может быть различной, но всегда специфична для родов или для отдельных видов. Различают эллипсоидные (*Acarospora*, *Catillaria*, *Candelariella*, *Leptogium* и др.), палочковидные (*Aspicilia*, *Bacidia*, *Buellia*, *Cladonia*, *Caloplaca*, *Lobaria*, *Physcia* и др.), игловидные (*Lecanora*, *Lecidea*, *Mycoblastus*, *Rhizocarpon*, *Usnea* и др.), гантелевидные (*Alectoria*, *Arthonia*, *Candelariella*, *Cetraria*, *Nephroma*, *Parmelia* и др.), булавовидные (*Vulpicida juniperina*, *Platismatia glauca*) и нитевидные (*Cladonia*, *Opegrapha*, *Pertusaria*, *Stereocaulon*, *Toninia*) пикноконидии.

Попадая в благоприятные условия, пикноконидии, как беспольные споры, при обнаружении необходимых клеток водорослей могут формировать новые лишайниковые слоевища.

Второе значение пикноконидий как мужских половых гамет – спермациев рассмотрены в обзоре полового размножения лишайников.

3.3. Вегетативное размножение

При вегетативном размножении лишайник формирует специализированные структуры, которые служат для полного воссоздания лишайникового таллома как такового. Наиболее распространенными такими образованиями являются *соредии*, *изидии* и *лобули*. Полное восстановление слоевища лишайника происходит и при его фрагментации.

Соредии представляют собой мелкие шаровидные тельца, располагающиеся на слоевище лишайника. Они состоят из одной или нескольких клеток фотобионта, окруженных сплетением коротких грибных гиф и, как правило, не бывают покрыты коровым слоем. Обычно соредии возникают в большом количестве в виде порошистой массы, отдельные соредии легко отделяются друг от друга и от слоевища и легко переносятся на большие расстояния. Попадая в благоприятные условия соредии разрастаются и образуют новые слоевища. Иногда соредии, разрастаясь вновь, формируют соредии, в результате такой лишайник все время остается порошистым или лепрозным (виды *Lepraria*).

Соредии, как особые вегетативные propagулы, свойственны далеко не всем лишайникам и наиболее характерны лишь для вы-

сокоорганизованных форм – листоватых и кустистых лишайников, у накипных лишайников соредии образуются редко, а слизистые лишайники вовсе не формируют соредий.

Скопление соредий принято называть соралью (рис. 38). Характер развития, цвет и форма соралей имеет важное систематическое значение. Для характеристики соралей используется система Дю Рие (Du Rietz), впоследствии дополненная А. Н. Окснером.

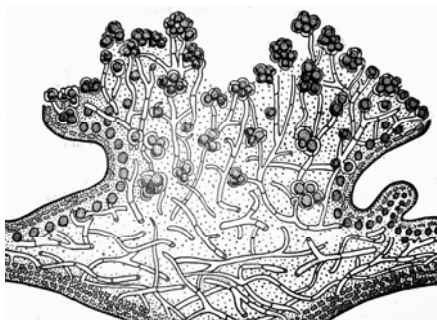


Рис. 38. Анатомическое строение сорали

Сорали подразделяются на три неравноценные группы: неограниченные, диффузные и ограниченные. Диффузные сорали имеют вид сплошного соредиезного образования неопределенной формы, они покрывают большие площади слоевища. Чаще всего их можно наблюдать на подоцциях клядоний (рис. 39). Ограниченные сорали, отличающиеся большим разнообразием (табл. 2), всегда имеют определенную форму, тем не менее, со временем, разрастаясь, они могут сливаться и преобразовываться в сплошные неограниченные сорали.



Рис. 39. Диффузные сорали клядоний

Таблица 2

Типы ограниченных соралей

ТИП СОРАЛЕЙ	ОСОБЕННОСТИ	ПРЕДСТАВИТЕЛИ
1	2	3
Точковидные	Возникают как точковидные разрывы корового слоя на поверхности или по краю слоевища. Наиболее распространены.	<i>Evernia mesomorpha</i> , <i>Hypogymnia bitteriana</i>
Пятнистые	Имеют вид округлых, удлиненных или бесформенных пятнышек, крупных и четко оформленных с самого начала развития. Обычны.	<i>Parmeliopsis ambigua</i> , <i>Peltigera erumpens</i>
Дисковидные	Резко ограниченные круглые соредиезные образования, окруженные поднятым краем слоевища. Встречаются крайне редко.	<i>Pertusaria discoidea</i>
Щелевидные	Образуются в узких, простых или разветвленных трещинах на лопастях или долях слоевища, часто кажутся выпуклыми линиями. Редкий тип.	<i>Parmelia sulcata</i>
Головчатые	Имеют вид полушаровидных или шаровидных головок, расположенных на вершинках лопастей, долей или веточек.	<i>Hypogymnia bitteriana</i> , <i>Hypogymnia tubulosa</i>

1	2	3
Полуголовчатые	Формируются вблизи вершины уплощенных лопастей, не имеющих центральной полости. Располагаются на верхней поверхности.	<i>Parmelia sinuosa</i>
Манжетовидные	Такие сорали обычно продырявленные в центре. Формируются на верхней поверхности вздутного слоевища или на вершинках коротких боковых веточек.	<i>Menegazzia terebrata</i>
Губовидные	Возникают на вершинках лопастей (долей) листоватых или кустистых слоевищ. Эти вершинки расщепляются вдоль, обособляя верхнюю и нижнюю поверхность слоевища в виде двух губ. Верхняя губа становится выпуклой, и на ее внутренней поверхности развиваются соредии.	<i>Hypogymnia physodes</i> , <i>Physcia tribacia</i> , <i>Oxneria fallax</i>
Шлемовидные	На начальном этапе развития напоминают губовидные, но из-за сильного роста верхней губы, она становится очень выпуклой, шлемовидной формы.	<i>Physcia adscendens</i>

Расположение соредий может быть различным, и его особенности также имеют существенное значение при диагностике видов. Так, различают поверхностные (эпиталломные), которые располагаются по верхней поверхности слоевища, краевые – располагающиеся по краю лопастей или долей таллома (рис. 40) и гипоталломные, размещающиеся на нижней поверхности слоевища.

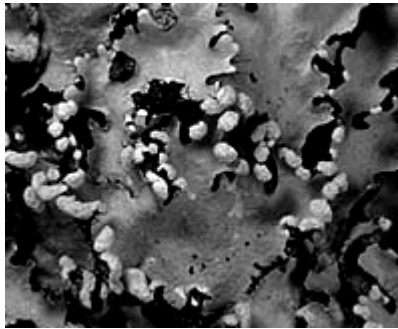


Рис. 40. Сорали *Parmelia reticulata*

Изидии. Под изидиями понимают разнообразной формы выросты верхней поверхности слоевища, покрытые коровым слоем, которые содержат те же водоросли, что и основное слоевище (рис. 41). Форма изидий

разнообразна, но обычно постоянна для определенного вида лишайников. Чаще всего изидии одноцветны со слоевищем, но иногда могут быть окрашены более интенсивно – вплоть до черного цвета.

Развитие изидий начинается с простого выпячивания слоевища. На ранней стадии развития они имеют цилиндрическую форму, позднее часто разветвляются, уплощаются или приобретают коралловидно-разветвленную форму.

Отделяясь от таллома, при благоприятных условиях изидии развиваются в новые слоевища. Тем не менее, необходимо признать, что значение изидий для размножения лишайников значительно скромнее, чем соредий. Это объясняется тем,

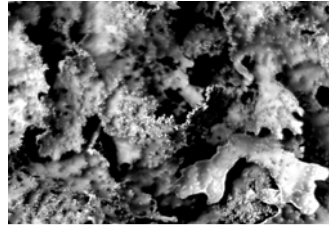


Рис. 42. Изидии *Parmelia saxatilis*

что для отделения изидий требуется довольно серьезное механическое воздействие. Многие лишенологи указывают на ассимиля-

ционное значение изидий за счет увеличения площади поверхности таллома. Изидии встречаются реже чем соредии и характерны для представителей далеких в филогенетическом отношении семейств. Чаще всего изидии можно обнаружить у лишайников семейств *Parmeliaceae* (рис. 42), *Pertusariaceae*, *Teloschistaceae*, *Umbilicariaceae*.

Классификация изидий разработана слабо и, в основном, основана на внешнем облике этих образований (табл. 3). По своему происхождению выделяются соредияльные изидии, которые возникают из прорастающих в изидии соредий. Вначале соредияльные изидии бородавковидные, позднее цилиндрические или иногда чешуйковидные. Такие изидии могут быть простыми или разветвленными. Чаще всего соредияльные изидии возникают на основе точковидных, пятнистых или краевых сорелей и встречаются у *Lobaria pulmonaria*, *Usnea subfloridana* и пр.

Лобули. Ранее эту группу образований относили к группе чешуйковидных изидий, в настоящее время выделяют в виде особой диаспоры. Лобули имеют вид маленьких чешуек, расположенных вертикально как на поверхности, так и по краям слоевища (рис. 43). Иногда лобули бывает трудно отличить от мелких вторичных лопастей.

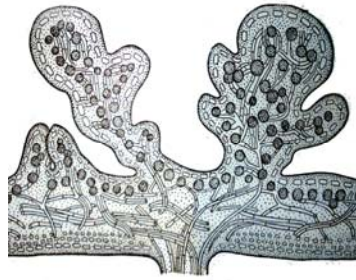


Рис. 41. Анатомическое строение изидия

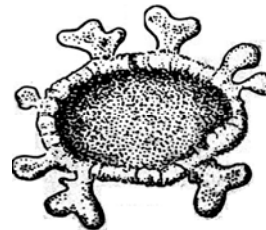


Рис. 43. Лобули на слоевищном крае апотеция

Таблица 3

Типы изидий у лишайников

ТИП СОРАЛЕЙ	ОСОБЕННОСТИ	ПРЕДСТАВИТЕЛИ
Зернистые	Мелкие, до 1 мм выс., полушаровидные, суженные к основанию выросты, густо покрывающие слоевище. Часто формируют подушковидные скопления.	<i>Pertusaria coccodes</i>
Шаровидные	Мелкие, шаровидной формы изидии, немногочисленны и встречаются рассеянно.	<i>Peltigera evansiana</i>
Головчатые	Мелкие, до 1 мм высотой шаровидные выросты, суженные у основания в небольшую ножку. Легко отламываются оставляя небольшое беловатое углубление. На вершине окрашены в более темный цвет	<i>Pertusaria pseudocoralina</i>
Щитовидные	Имеют вид мелких, горизонтально расположенных толстоватых чешуек	<i>Peltigera lepidophora</i>
Коралловидные	Разнообразные по форме выросты с коралловидными утолщениями	<i>Xanthoria candelaria</i> <i>Platismatia glauca</i> <i>Lasallia pustulata</i>
Колонновидные	Близки к цилиндрическим, но более развитые и толстые. Чаще простые, реже разветвленные. Достигают 4 мм в высоту и 1 мм в толщину.	<i>Pertusaria dactylina</i>
Цилиндрические	Выросты слоевища цилиндрической формы, простые или разветвленные. Обычно густо покрывают таллом, но иногда могут быть рассеянными.	<i>Parmelia saxatilis</i> , <i>Parmeliopsis aleurites</i>
Булавовидные	Округло-цилиндрические или плоско-цилиндрические выросты, внутри полые, в верхней части булавовидно расширенные. В таких изидиях водоросли отсутствуют или их мало	<i>Melanelia exasperatula</i>
Бородавковидные	Имеют вид мелких бородавочек, плотно срастающихся со слоевищем, не отрывающихся от него без повреждения	<i>Melanelia exasperata</i>

Глава 4. СИСТЕМАТИКА ЛИШАЙНИКОВ

Свыше 200 лет назад все известные в то время лишайники шведский естествоиспытатель Карл Линней отнес к одному классу *Criptogamia*. В этом классе имелось четыре подразделения: *Filices* – папоротники, *Musci* – мхи, *Algae* – водоросли и *Fungi* – грибы. Все лишайники К. Линнеем были объединены в один род – *Lichen* и отнесены к водорослям.

На протяжении почти полувека после открытия природы лишайникового организма систематики довольно часто меняли положение лишайников в общей системе органического мира, относя их то к водорослям, то к мхам, то к грибам. Начиная с первой половины XX века, лишайники в качестве особого класса *Lichenes* заняли свое положение в отделе грибов *Mycota*.

В связи с выделением грибов в отдельное царство живой природы, лишайники стали рассматриваться как грибы, точнее как лишенизированные грибы, и потеряли свою систематическую самостоятельность. В связи с тем, что по массе в слоевище лишайника преобладает грибок, и он же образует плодовые тела, выделение классификационных единиц у лишайников производят по признакам микобионта, точнее его плодового тела.

Как уже отмечалось, лишайники представляют собой ассоциацию между грибом, обычно аскомицетом (*Ascomycota*), но в некоторых случаях базидиомицетом (*Basidiomycota*) или дейтеромицетом (*Deuteromycota*), и одним (или более) фотосинтезирующим партнером – зеленой водорослью (*Chlorophyta*), или цианобактерией (*Cyanea*). Общее число лишайников в мире оценивается от 13 500 до 26 000 видов. Они не образуют отдельной систематической группы и в эволюционном смысле полифилетичны. Научное название лишайника дается по его грибному компоненту, если это – сумчатый грибок, то лишайник принадлежит к классу аскомицетов (лишенизированный аскомицет), если же базидиальный – то к классу базидиомицетов.

4.1. Класс *Ascomycota*

Систематика сумчатых грибов, и особенно лишенизированных аскомицетов, в настоящее время активно развивается. Изучаются особенности строения плодовых тел и ультраструктура сумок.

Одной из первых классификаций сумчатых лишайников была классификация А. Цальбрукнера (*Zahlbruckner*), увидевшая свет еще в начале XX в., на смену ей пришла система Йозефа Пёльта (*Poelt*), опубликованная в 1973 г.

А. Цальбрукнер считает эволюцию лишайников прогрессивной и полагает, что развитие лишайников осуществлялось несколькими обособленными филами. Кроме особенностей строения плодовых тел, он придает большое значение и принципу роста слоевища и, особенно, характеру водорослей. А. Цальбрукнер по водорослям выделяет не только роды, но и целые семейства лишайников. В целом, его система была далека от естественной и носила существенные черты формализма, тем не менее, она оказалась большим шагом вперед и серьезной попыткой разобраться во всем разнообразии лишайнизированных сумчатых грибов.

Система Й. Пёльта базировалась исключительно на особенностях строения и функционирования плодовых тел и в этом смысле была более близкой к систематике свободноживущих грибов, по сравнению с классификацией А. Цальбрукнера она была более естественна. Главным недостатком классификации Й. Пёльта явилось то, что им не учитывалось дивергентное сходство плодовых тел часто довольно далеко отстоящих друг от друга групп видов, которые объединялись не только в одно семейство, но и род.

В 1980-х гг. стали активно изучаться апикальные аппараты сумок и структуры, способствующие высвобождению спор. Кроме того, продолжалось активное изучение химического состава лишайников различных систематических групп. К началу 1990-х гг. стало совершенно очевидно, что существующие системы лишайников не соответствуют современному пониманию особенностей этой группы грибов.

Отсутствие сколь-нибудь удовлетворительной системы привело к тому, что, вслед за шведским лишайником Рольфом Сантессоном (R. Santesson), семейства, рода и виды в лишайнофлористических списках располагались в последовательности латинского алфавита.

В 1998 г. Ове Эрикссоном и Дэвидом Хоксвортом (Eriksson O. E. & Hawksworth D. L.) была опубликована новая система сумчатых лишайников, основанная на детальном анатомическом исследовании плодовых тел и, особенно, апикальных аппаратов сумок. Особенно важны структуры сумок при определении накипных лишайников, которые часто бывают сложно разграничаемы по морфологическим признакам талломов. Незначительное разнообразие апикальных аппаратов сумок лишайнизированных аскомицетов приведено на рисунке. По признанию самих авторов, система не лишена недостатков, но она наиболее соответствует современному пониманию путей эволюции и филогении сумчатых грибов.

Следует отметить, что часть родов и даже семейств так и не нашли своего окончательного положения в системе аскомицетов, поэтому перед указанием сомнительно расположенного таксона, вслед за авторами классификации в тексте ставится (?).

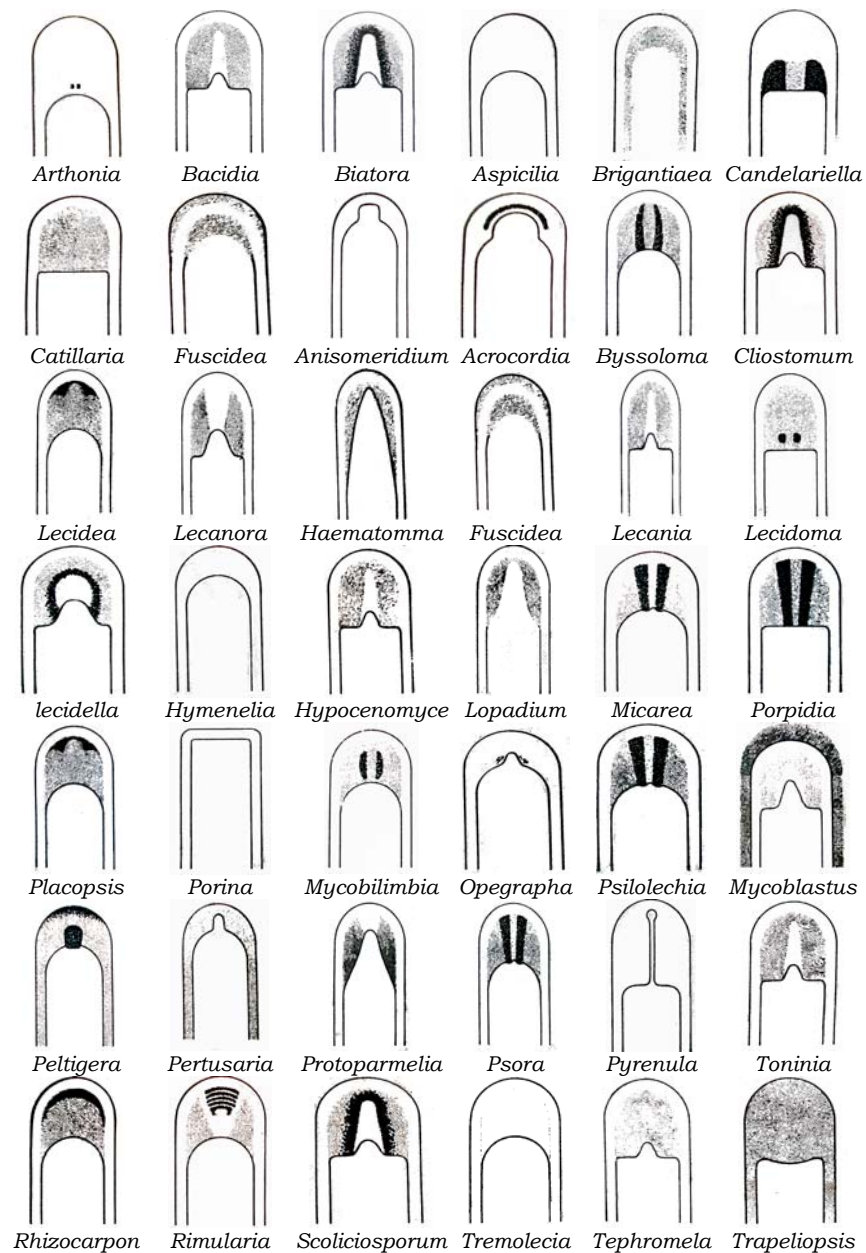


Рис. 44. Апиальные аппараты сумок лихенизированных аскомицетов

Порядок *Arthoniales*

У представителей этого порядка плодовые тела – гастеротеции или апотеции, которые имеют вид округлых, удлиненных, звездчатых или неправильной формы плоских пятен, лишенных как слоевищного, так и собственного края. В отличие от всех остальных лишайников у артониевых не образуется эксципул, и гимениальный слой возникает почти непосредственно на поверхности вегетативных гиф слоевища – на тонком слое слабо развитого гипотеция. Сумки битуникатные с очень толстой внешней оболочкой. В гимениальном слое настоящие парафизы отсутствуют, вместо них развиваются сетчато-соединенные гифы – парафизоиды, формирующие сетчатую ткань. Слоевища разнообразной формы, обычно эндофлеоидные в виде простого переплетения гиф гриба с разбросанными между ними клетками фотобионта, которым чаще всего является трентеполия.

Большинство представителей порядка обитают в тропиках и субтропиках, в умеренной зоне наиболее распространены в широколиственных лесах, где обитают на коре деревьев, реже на камнях.

Основные семейства порядка:

Arthoniaceae (*Arthonia*)

Chrysothricaceae (*Chrysothrix*)

Rochellaceae (*Opegrapha*, *Lecanactis*)

?? *Melaspileaceae* (*Melaspilea*)

?? *Arthothelium*

Порядок *Dothideales*

Объединяет накипные лишайники с плодовыми телами перитециями, которые на начальной стадии своего развития погружены в субстрат, впоследствии прорываются и выступают наружу своей верхней частью. Сумки в перитециях многочисленные, булабовидные, до яйцевидных. Споры эллипсоидные, яйцевидные или веретеновидные, бесцветные, светло- или темно-бурые, одноклеточные, поперечно-многоклеточные или муральные.

Представители порядка относятся к числу широко распространенных и встречаются в разнообразных экологических условиях – от крайнего Севера до тропиков, поселяясь преимущественно на коре деревьев с гладкой корой.

Лихенизированные семейства порядка:

Семейство *Arthopyreniaceae* (*Arthopyrenia*, *Mycomicrothelia*)

Семейство *Naetrocymbaceae* (*Leptorhaphis*)

Порядок Gyalectales

В составе порядка накипные лишайники с гетеро- или гомеомерным слоевищем. Плодовые тела представлены либо сидячими до погруженных апотециями с развитым эксципулом, либо перитециями. Сумки содержат от 1 до 8 спор. Споры одноклеточные, до поперечно-многоклеточных или муральных, бесцветные, эллипсоидные, шаровидные, веретеновидные до игловидных, с тонкой оболочкой и цилиндрическими просветами клеток.

Большинство видов обитает в теплоумеренных областях, но отдельные представители широко распространены в высокогорьях и Арктике, поселяясь преимущественно на коре деревьев, реже на камнях.

Система порядка недостаточно изучена и пока включает лишь одно семейство лихенизированных грибов:

Семейство *Gyalectaceae* (??*Belonia*, *Coenogonium*, *Dimerella*, *Gyalecta*, *Pachyphiale*)

Порядок Lecanorales

Один из самых крупных порядков лихенизированных аскомицетов, в составе которого свыше 30 семейств. Слоевища лишайников этого порядка могут быть как накипными, так и листоватыми и кустистыми. Талломы могут быть гомеомерными и гетеромерными, но у большинства видов он хорошо развит, с ясно дифференцированной анатомической структурой. Фотобиотом может быть как цианобактерия, так и зеленая водоросль. Плодовые тела апотеции, диск которых окружен хорошо развитым собственным или слоевищным краем. В апотециях развиваются настоящие парафизы, сумки унитарные, тонкослойные, в них образуется от 1 до 8 и более (иногда до 200) спор. Споры различного строения, одноклеточные, многоклеточные, бесцветные и коричневые.

Представители порядка широко распространены по всему земному шару и осваивают все возможные типы субстратов.

Семейства порядка:

Семейство *Acarosporaceae* (*Polysporina*, *Sarcogyne*, *Acarospora*, *Glypholecia*)

Семейство *Agyriaceae* (*Xylographa*)

Семейство *Alectoriaceae* (*Alectoria*)

Семейство *Anamylopsoraceae* (*Anamylopsora*)

Семейство *Arctomiaceae* (*Arctomia*)

Семейство *Bacidiaceae* (*Adelolecia*, *Catinaria*, *Cliostomum*, *Bacidia*, *Bacidina*, *Biatora*, *Boreoplaca*, *Japewia*, *Schadonia*, ??*Squamarina*, *Waynea*, *Tephromela*, *Squamarina*, *Lecania*)

Семейство *Biatorellaceae* (*Biatorella*)

Семейство *Brigantiaeaceae* (*Brigantiaea*)
Семейство *Caliciaceae* (*Calicium*, *Cyphelium*, *Thelomma*, *Tholurna*)
Семейство *Candelariaceae* (*Candelariella*, *Candelaria*)
Семейство *Catillariaceae* (*Arthrosporum*, *Catillaria*, *Halecania*, *Placolecis*, *Sporastatia*, *Toninia*)
Семейство *Cladoniaceae* (*Cladonia*, *Cladina*, *Pycnothelia*)
Семейство *Coccocarpiaceae* (*Coccocarpia*, *Spilonema*)
Семейство *Collemataceae* (*Collema*, *Leptogium*, *Leciophysma*)
Семейство *Ectolechiaceae* (**??***Lopadium*)
Семейство *Gypsoplacaceae* (*Gypsoplaca*)
Семейство *Haematommataceae* (*Haematomma*)
Семейство *Heppiaceae* (*Heppia*)
Семейство *Hymeneliaceae* (*Ionaspis*, *Tremolecia*, *Hymenelia*, *Pachyospora*, *Aspicilia*, *Lobothallia*, *Eiglera*)
Семейство *Lecanoraceae* (*Biatora*, *Lecidella*, *Miriquidica*, *Carbona*, *Megalaria*, *Bacidina*, *Bryonora*, *Protoparmelia*, *Lecanora*, *Rhizoplaca*, *Scoliciosporum*, *Clauzadeana*, *Pyrhospora*)
Семейство *Lecideaceae* (*Lecidea*, *Hypocenomyce*)
Семейство *Micareaceae* (*Psilolechia*, *Micareia*)
Семейство *Mycoblastaceae* (*Mycoblastus*)
Семейство *Ophioparmaceae* (*Ophioparma*)
Семейство *Pannariaceae* (*Moelleropsis*, *Psoroma*, *Pannaria*, *Fuscopannaria*, *Parmeliella*)
Семейство *Parmeliaceae* (*Allanthoparmelia*, *Allocetraria*, *Arctoparmelia*, *Asahinea*, *Brodoa*, *Bryocaulon*, *Bryoria*, *Cetraria*, *Cetrariella*, *Cetrelia*, *Dactylina*, *Evernia*, *Everniastrum*, *Flavocetraria*, *Flavoparmelia*, *Flavopunctelia*, *Hypogymnia*, *Hypotrachyna*, *Imshaugia*, *Masonhalea*, *Melanelia*, *Menegazzia*, *Neofuscelia*, *Nephromopsis*, *Parmelia*, *Parmeliopsis*, *Parmelina*, *Parmotrema*, *Platismatia*, *Pleurosticta*, *Pseudephebe*, *Pseudevernia*, *Punctelia*, *Tuckermannopsis*, *Tuckneraria*, *Usnea*, *Vulpicida*, *Xanthoparmelia*)
Семейство *Phlyctidaceae* (*Phlyctis*)
Семейство *Physciaceae* (*Amandinea*, *Anaptichia*, *Buellia*, *Dime-laena*, *Diploicia*, *Heterodermia*, *Hyperphyscia*, *Phaeophyscia*, *Phaeorhiza*, *Physcia*, *Physconia*, *Pyxine*, *Rinodina*, *Rinodinella*)
Семейство *Porpidiaceae* (*Amygdalaria*, *Clauzadea*, *Immersaria*, *Porpidia*, *Mycobilimbia*, *Farnoldia*, *Bellemerea*)
Семейство *Psoraceae* (*Psora*, *Psorula*, **??***Lecidoma*, *Protoblastenia*)
Семейство *Ramalinaceae* (*Ramalina*)
??Семейство *Rhizocarpaceae* (*Rhizocarpon*, **?***Catolechia*, **??***Epilichen*)
Семейство *Rimulariaceae* (*Rimularia*, *Lithographa*)

Семейство *Schaereriaceae* (*Hafellnera*, *Schaereria*)
 Семейство *Sphaerophoraceae* (*Sphaerophorus*)
 Семейство *Sphinctrinaceae* (*Sphinctrina*)
 Семейство *Stereocaulaceae* (*Stereocaulon*, *Pilophorus*)
 Семейство *Trapeliaceae* (*Anzina*, *Placopsis*, *Placynthiella*, *Trapelopsis*, *Trapelia*)
 Семейство *Umbilicariaceae* (*Umbilicaria*, *Lasallia*)
 ?? *Stenhammarella*
 ?? *Massalongia*
 ?? *Leproloma*

Порядок Leothiales

Представители порядка в подавляющем большинстве – свободноживущие грибы, лишь очень немногочисленная группа лишенизированы. Плодовые тела – апотеции, между субгимением и внешней корой которых имеется хорошо развитый слой плектенхимы, состоящий из рыхло переплетенных гиф. Внешняя кора состоит из призматических клеток. Апотеции обычно всегда светлоокрашенные – розоватые, иногда на длинных ножках. Споры бесцветные, одноклеточные.

Лишенизированные представители порядка обитают на сильно разрушенном колоднике, почве, реже на поверхностях валунов. Преимущественное распространение связано с умеренной зоной, но некоторые представители широко распространены в высокогорных и арктических тундрах.

Лишенизированные семейства порядка:

Семейство *Baeomycetaceae* (*Baeomyces*)

?? Семейство *Icmadophilaceae* (*Icmadophila*, *Dibaeis*, *Thamno-
lia*, *Siphula*)

Порядок Lichinales

Лишайники этого порядка характеризуются наличием мелколистоватого, или накипного, часто по краю лучисто-лопастного слоевища, реже слоевище может быть карликово-кустистым. Анатомическое строение таллома либо гетеро-, либо гомеомерное, фотобионт – цианобактерия. Апотеции леканоровые или лецидиевые, поверхностные или погруженные в слоевище. Парафизы простые. Сумки содержат от 8 до 48 спор. Споры бесцветные, одноклеточные, реже поперечно дву- до четырехклеточных, шаровидные до продолговатых, с тонкой оболочкой.

Представители порядка поселяются на камнях, реже на почве в трещинах валунов и скал. Распространены преимущественно в регионах с засушливым климатом.

Основные семейства:

Семейство *Lichinaceae* (*Anema*, *Racodium*, *Gonohymenia*, *Lempholemma*, *Lichinella*, *Ephebe*, *Psorotichia*, *Synalissa*, *Thermutis*, *Thyrea*, *Peccania*, *Porocyphus*, *Phylliscum*)

Семейство *Peltulaceae* (*Peltula*)

Порядок Ostropales

Плодовые тела представителей порядка могут иметь линейную, реже округлую форму и по виду часто напоминают черточки, простые или разветвленные линии и всегда окружены сильно выступающим краем. Сумки унитарные, в верхней части с сильно утолщенной стенкой. В сумке от 1 до 8 бесцветных или коричневатых одноклеточных, поперечно-многоклеточных или муральных спор с линзовидными просветами клеток.

Слоевища чаще всего накипные и довольно примитивные; они либо совсем лишены корового слоя, или покрыты слабо развитой корой. Фотобионт – зеленая водоросль трентеполия.

Представители порядка поселяются на коре деревьев, почве, реже на камнях в тропиках, субтропиках и умеренных областях северного и южного полушарий.

Основные семейства порядка:

Gomphillaceae (*Sagiolechia*, *Gyalectidium*, *Gyalideopsis*)

Graphidaceae (*Graphis*, *Phaeographis*)

Solorinellaceae (*Solorinella*)

Thelotrema (*Diploschistes*)

Порядок Patellariales

Представители порядка имеют накипные талломы желтого, лимонно-желтого, иногда беловато-серого цвета, состоящие из вздутых бородавочек. Подслоевище отсутствует. Апотеции развиваются на бородавочках или между ними. Эксципул бесцветный, парафизы свободные, ветвистые и анастомозирующие. Сумки булабовидные с 8 игловидными спорами, поперечно-многоклеточные.

Таллом часто вначале развивается на слоевище лишайников рода *Vaeotus*, а впоследствии переходит на растительные остатки. Распространены в тундрах северного полушария.

Лихенизированное семейство порядка:

Семейство *Arthrorhaphidaceae* (*Arthrorhaphis*)

Порядок Peltigerales

Порядок объединяет преимущественно крупнолистоватые лишайники с хорошо отличимой верхней и нижней поверхностью, реже карликово-кустистые. Плодовые тела – апотеции, развиваются на верхней или нижней поверхности таллома. Фотобио-

нтом могут являться зеленые или сине-зеленые водоросли. Споры бесцветные, светло-коричневые, эллипсоидные или игловидные, с одной или несколькими поперечными перегородками, образуются по 2–8 или в сумке многочисленные.

Представители порядка широко распространены в умеренных областях обоих полушарий, поселяясь на камнях, стволах деревьев, на моховом покрове и колоднике.

Основные семейства порядка:

Семейство *Placynthiaceae* (*Polychidium*, *Placynthium*, *Vestergrenopsis*)

Семейство *Peltigeraceae* (*Peltigera*, *Solorina*)

Семейство *Nephromataceae* (*Nephroma*)

Семейство *Lobariaceae* (*Lobaria*, *Sticta*, *Dendroscocaulon*)

Порядок Pertusariales

Слоевище накипное, прикрепленное к субстрату гифами сердцевины или подслоевища. Апотеции развиваются по одному или по несколько в специальных плодовых бородавочках. Диск апотециев обычно узкий, почти точковидный, реже расширенный и тогда покрыт налетом. Гименальный слой шаровидный, без эксципула. Парафизы нежные, разветвленные, рыхло переплетенные. Сумки очень крупные, булабовидные или вздуто-булабовидные, с 1-8 спорами. Часто количество спор колеблется в сумках одного и того же апотеция. Споры крупные, до очень крупных, эллипсоидные, одноклеточные, бесцветные, с очень толстой особенно на полюсах, слоистой оболочкой.

Представители порядка обитают на древесном субстрате, мхах, почве, растительных остатках, реже на камнях. Распространены по всему земному шару от тропиков, до арктических и антарктических областей.

Основные семейства:

Семейство *Megasporaceae* (*Megaspora*)

Семейство *Pertusariaceae* (*Pertusaria*, *Ochrolechia*)

Порядок Pyrenulales

Плодовые тела – перитеции с унитарными сумками, расположенными пучком или слоем. Освобождение аскоспор происходит активно. Споры разнообразные: бесцветные или коричневые, эллипсоидной или веретеновидной формы, одно-, дву- или поперечномультиклеточные.

Поселяются представители порядка на коре деревьев и камнях в тропической, субтропической и умеренной зоне. Виды лишайников, относимые к этому порядку, являются сложными для

определения и имеют очень мелкие размеры, по этой причине часто пропускаются коллекторами.

Основные семейства порядка:

Pyrenulaceae (Pyrenula)

?? *Monoblastiaceae (Anisomeridium, Acrocordia)*

Порядок Teloschistales

Слоевище накипное, от лепрозного до чешуйчатого, листоватое, до кустистого. Апотеции чаще леканорового типа, оранжевые, оранжево-красные, черные или бледноватые, реже биаторового типа. Парафизы септированные, часто разветвленные и утолщенные на верхушке. Сумки удлинено-булавовидные, состоят из нескольких слоев, на верхушке более-менее утолщенные, с внутренней вершей и внешним колпаком. Споры эллипсоидные, бесцветные, часто с одной или несколькими перегородками. Часто перегородка утолщена настолько, что споры становятся биполярными, реже споры бобовидной или гантелевидной формы.

Представители порядка обитают на камнях, коре деревьев и растительных остатках. Распространены очень широко и обладают широкой экологической амплитудой, поселяясь от тропиков до горных и арктических тундр.

Основные семейства:

??Семейство *Fuscideaceae (??Maronea, Fuscidea, ??Orphniopora, ??Ropalospora)*

Семейство *Teloschistaceae (Caloplaca, Fulgensia, Xanthoria, Teloschistes)*

Порядок Trichotheliales

Слоевище накипное. Плодовые тела – перитеции, сидячие или полупогруженные в слоевище, с точковидным выводным отверстием. Эксципул цельный или половинчатый. Парафизы многочисленные, неразветвленные, свободные, постоянные, редко рано расплываются в слизь. Сумки с 6–8 спорами. Споры бесцветные, удлинённые или веретеновидные, поперечно-2-клеточные до многоклеточных. Просветы клеток цилиндрические. В качестве бесполой спор имеются прямые удлинённые пикноконидии и 2–4-клеточные стилоспоры.

Представители распространены от тропиков до тундр, поселяясь на коре деревьев и каменистом субстрате.

Лихенизированное семейство:

Семейство *Trichotheliaceae (Trichothelium, Porina)*

Порядок Verrucariales

Слоевище накипное. Плодовые тела – перитеции, которые имеют либо поверхностное расположение, либо погружены в

слоевище. Слоевища разнообразной формы и строения: накипные эндо- и эпилитные; листоватые, среди которых могут быть как моно- так и полифильные. Сумки битуникатные, содержат от 1 до 8 спор. Споры бесцветные или коричневые от одноклеточных до муральных. Парафизы и парафизоиды в перитециях отсутствуют.

Фотобионтом в большинстве случаев являются зеленые водоросли – коккоботрис, плеврококкус, мирмеция и др. У представителей рода *Staurothele* внутри перитеция содержатся отличные от слоевищных водоросли.

Среди представителей порядка встречаются как наземные, так и подводные виды, среди которых только веррукарий, обитающих под водой, известно около 50 видов.

подавляющее большинство видов обитает преимущественно в северном полушарии вплоть до высоких арктических широт, поселяясь преимущественно на каменистых субстратах.

Основное семейство порядка:

Verrucariaceae (*Thelidium*, *Verrucaria*, *Polyblastia*, *Catapyrenium*, *Verrucaria*, *Dermatocarpon*, *Placidiopsis*, *Staurothele*, *Endocarpon*).

Семейства с неясным систематическим положением:

Семейство *Aphanopsidaceae* (*Steinia*)

Семейство *Protothelenellaceae* (*Protothelenella*)

Семейство *Thelenellaceae* (*Julella*, *Thelenella*, *Chromatochlamys*)

Семейство *Strigulaceae* (*Strigula*)

Семейство *Mycocaliciaceae* (*Chaenothecopsis*, *Mycocalicium*, *Phaeocalicium*, *Stenocybe*)

Семейство *Coniocybeaceae* (*Chaenotheca*, *Coniocybe*, *Sclerophora*)

Семейство *Thelocarpaceae* (*Thelocarpon*)

Семейство *Microcaliciaceae* (*Microcalicium*)

Рода с неясным систематическим положением:

Род *Normandina*

4.2. Класс Basidiomycota

На территории Сибири встречаются представители двух родов лишенизированных базидиомицетов – *Multiclavula* и *Lichenomphalia* (*Omphalina*). Базидиальные лишайники относятся к числу недостаточно изученных как в России, так и в мире. Это связано прежде всего с их биологическими и экологическими особенностями. Плодовые тела базидиальных лишайников – базидиомы – формируются достаточно редко и срок их существования очень краток.

Семейство *Clavariaceae* (род *Multiclavula*)

Таллом состоит из темно-зеленых желатинозных гранул, 0,1–0,3 мм в диаметре (в мокром состоянии до 1 мм), образованных группой зеленых водорослей, частично пронизанных гифами и окруженных сверху тонким слоем гиф; часто образует тонкую темно-зеленую пленку (корочку) на субстрате. Фотобионт зеленый *Coccomyxa*, присутствует только в талломе.

Плодовые тела тонко-булавовидные, почти цилиндрические, шиловидные, с заостренной или округлой верхушкой, до 2–3 см высоты, 1–2 мм в диаметре, простые, или слабо разветвленные зубчиками или вилочкой, в сыром виде полупрозрачные, беловатые,



Рис. 45. *Multiclavula corunoides*.

розоватые, водянисто-бледно-желтовато-охристые или оранжевые, упругие (сухие светло-коричневые, роговидные, хрупкие). Обычно растут большими группами, скученно или разрозненно. Плодовые тела *Multiclavula* недолговечные, обычно развиваются за несколько суток, потом отмирают.

Обычно обитают на голой почве среди мхов, по обочинам троп и дорог, на обнаженной почве, на краях незаросших ям, на сырой древесине старых пней, предпочитают сырые затененные местообитания.

Наиболее распространенным видом является *Multiclavula corynoides* (рис. 45).

Семейство *Tricholomataceae* (род *Lichenomphalia*)

Таллом двух типов: *Botrydina*-типа, состоящий из темно-зеленых желатинозных глобул (шариков), 0,1–0,3 мм в диаметре (до 1 мм в мокром состоянии), образованных группой зеленых водорослей, частично пронизанных гифами и окруженных сверху тонким слоем гиф; или *Coriscium*-типа, состоящий из округлых или мелко-дольчатых тонких светло-зеленых чешуек, до 2–4(5) мм в диаметре, со светлым завернутым вверх краем, плотно приросших к субстрату. Фотобионт зеленый *Coccomyxa*.

Плодовое тело в форме шляпочного гриба, недолговечное. Плодоношение обычно наблюдается в прохладный влажный период года – чаще осенью, или весной. Шляпка маленькая, до 1–1,5 см в диаметре, выпуклая, зонтико-видная, или позже плоская, воронко-видная, во влажном состоянии полупрозрачная, гладкая, тускло- или ярко-окрашенная; ножка 1–2(3) см высотой, расположена по центру.

Обычно обитает на кислых субстратах – торфе, сыром гумусе, трухлявой древесине, живых и мертвых мхах (часто на сфагновых), иногда на отмирающих лишайниках, преимущественно в сырых местообитаниях (болота, замшелые скалы и древесина у водопадов, в каньонах, по берегам ручьев и рек).

Наиболее распространенными видами являются *L. umbellifera* (рис. 46) и *L. hudsoniana*.



Рис. 46. *Lichenomphalia umbellifera*

Глава 5. РАСПРОСТРАНЕНИЕ И ПРИУРОЧЕННОСТЬ ЛИШАЙНИКОВ

5.1. Субстратные группы лишайников

Посещая тот или иной экотоп, можно убедиться в том, что лишайники способны поселяться на различных субстратах – обнажениях горной породы, стволах и ветвях деревьев и т. п. (рис. 47). Часто лишайники осваивают даже казалось бы самый неожиданный субстрат: кости животных, металлические поверхности, стекло, шифер, полиэтиленовую пленку, рубероид и т. д.

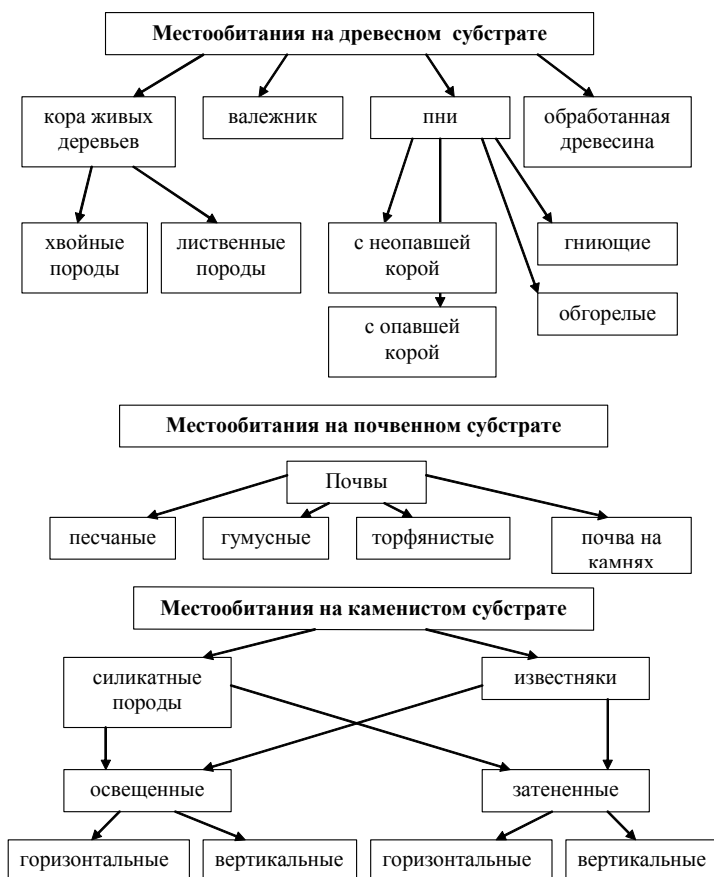


Рис. 47. Схема местообитаний лишайников

Характер и свойства субстрата для многих лишайников являются первостепенными условиями их существования, часто особенности распространения субстратов обуславливают и особенности распространения лишайников, что подтверждается многочисленными данными.

Чаще всего выделяется четыре основных субстратных группы лишайников: эпилиты (обитающие на камнях), эпифиты (стволы и ветви деревьев), эпигеиды (почва) и эпиксилы (мертвая древесина). Существуют и более детальные классификации. Детальность классификации субстратных групп зависит от задач, решаемых конкретным исследованием, особенностей изучаемого района или объекта.

Эпиалитные лишайники, обитающие на каменистом субстрате, не являются однородной группой. Так, среди них встречается немало видов, произрастающих исключительно на кальций-содержащих породах, либо, наоборот, преимущественно на силикатах. Среди представителей обширного рода *Lecidea* выделяются группы видов, растущих на силикатных породах с высоким содержанием железа или меди. Подобной избирательностью отличаются виды практически всех субстратных групп.

Эпигеиды также весьма разнородны. Обычно их подразделяют на две группы – собственно эпигеиды и субэпигеиды. **Эпигеиды** – собственно напочвенные чешуйчатые и накипные виды, образующие очень тонкую корочку на почве и плотно с ней связанные. Эти лишайники произрастают в экотопах с нарушенной растительностью и обнаженной почвой, или на суглинистых и мелкоземных субстратах в условиях каменных россыпей и горных тундр. Среди таких видов можно назвать *Peltigera venosa*, *Dibels baecomyses* и др. На почвах, обогащенных карбонатами, произрастают кальцефильные виды рода *Psora*: *P. decipiens*, *P. globifera*, *P. rubiformis*. **Субэпигеиды** – кустистые и листоватые лишайники, произрастающие на лесной подстилке, мхах, древесине, образующие напочвенный покров. Это, в основном, представители семейств *Cladoniaceae*, *Stereocaulaceae*, *Peltigeraceae*, *Parmeliaceae* (*Cetraria*, *Flavocetraria*, *Cetrariella*). Многие субэпигеиды заселяют также сильно разрушившийся колодник, который по своим свойствам уже напоминает лесную подстилку: *Cladina arbuscula*, *Cl. stellaris*, *Cladonia amaurocraea*, *Cl. cornuta*, *Cl. crispata*, *Cl. fimbriata*, *Cl. furcata*, *Cl. pyxidata*, *Cl. ramulosa*, *Cl. rei*, *Cl. turgida*, *Cl. cenotea*, *Cl. deformis*, *Cl. sulfurina* и др., некоторые из них в особых условиях встречаются и на других субстратах – на замшелых скалах и камнях, сухой истлевшей древесине.

Эпиксильные лишайники – это виды, поселяющиеся непосредственно на обнаженной, обычно истлевшей древесине, исключение – *Isotadophila ericetorum*, который обитает на влажной

гнилой древесине. Эпиксилами являются многие порошкоплодные лишайники: *Cyphelium tigillare*, *Chaenothecopsis pusilla*, *Calicium trabinellum*, *Mycocalicium subtile*, некоторые кладонии: *Cladonia botrytes*, *Cl. macilenta*, а также *Hypocenomyce scalaris*, *Protothelenella leucotelia*, *Pyrrhospora elabens*, *Xylographa parallela*, *Acarospora anomala*, *Thelocarpon laureri*.

Тесно связанной с эпиксилами является группа **эпифиторе-ликвитов**, которая объединяет накипные лишайники, произрастающие на растительных остатках, как правило, на отмерших мхах. Такие виды наиболее типичны для арктических и горных тундр. Примерами таких видов могут быть *Caloplaca jungermanniae*, *C. sinapisperma*, *Mycobilimbia tetramera*, *M. hypnorum*, *Mycoblastus affinis*, *Ochrolechia upsaliensis*, *Pertusaria glomerata*, *P. octomela*, *P. panyrga*, *P. trochiscea*, *Placynthiella oligotropa*, *Pl. uliginosa*, *Buellia insignis*, *Rinodina turfacea*.

Группу эпифитных лишайников часто также детализируют по нескольким вариантам субстрата. Например, виды, растущие на листьях и хвое, называют **эпифильными**. Это экзотические для Сибири представители рода *Byssoloma*. Лишайники, растущие на мохообразных называют **эпибриофитами**. Ярким представителем таких видов является *Polychidium muscicola*. В долинных лесах на мхах, могут поселяться многие листоватые эпифиты и эпилиты: *Nephroma helveticum*, *Parmelia sulcata*, *Leptogium burnetiae* и др. Группа **эпилихенофитов** включает лишайники, обитающие на талломах других лишайников. К таким видам можно отнести *Epilichen scabrosus*, паразитирующий на слоевище *Baeomyces placophyllus* и *Sphinctrina turbinata*, поселяющийся на слоевищах лишайников рода *Pertusaria*.

Лишайники, являющиеся в центрах своих ареалов в широколиственных и субтропических лесах эпифитами, обитающие на стволах деревьев, в условиях Байкальской Сибири, произрастают только на скалах и валунах в долинах рек, Т. В. Макрый предложила называть **вторичными эпилитами**. Переходя на замшелые валуны и скалы, эти теплолюбивые лишайники находят более благоприятные по влажности и термическому режиму условия обитания. Среди этих видов *Lobaria retigera*, *Nephromopsis komarovii*, *Pyxine sorediata*, *Phaeophyscia endococcina*, *Ramalina pollinaria*.

Лишайники, обладающие широкой экологической амплитудой и осваивающие несколько типов субстрата, принято называть **эврисубстратными**.

При проведении специальных субстратных исследований желательно учитывать особенности химического состава субстрата лишайников, его кислотность. Среди эпилитных лишайников различают виды силикатных и щелочных горных пород. Кора деревьев также неодинакова по богатству элементами минерально-

го питания. Выделяют богатую (зольность 5–12 %), средне богатую (2–5 %) и бедную (0,4–2,7 %) кору. Различна и кислотность коры разных древесных пород. Так, кислотность коры березы колеблется от 3,7 до 4,9; ели – от 3,8 до 6,0; сосны – от 3,4 до 4,3; осины – от 3,9 до 7,9. Кроме того, имеются данные, что с возрастом дерева кислотность коры увеличивается. По реакции на кислотность субстрата лишайники можно подразделить на ацидофилы (pH=4,0), ацидофиты (pH=4,5–5,5), нейтрофилы (pH=5,5–7,0) и базифиты (pH>7,0).

Часть видов лишайников встречается как на богатом, так и на бедном субстрате, другие приурочены лишь к субстрату с определенным количественным и качественным составом минеральных веществ. Неодинаково лишайники относятся и к наличию соединений азота. Лишайники, произрастающие в условиях повышенной концентрации азота называют нитрофильными.

5.2. Экологические группы лишайников.

Жизненные формы

Лишайники являются слабыми ценозообразователями, но, будучи экологически пластичными организмами, часто выступают пионерами заселения различных субстратов даже в экстремальных условиях пустынь, степей и высокогорий. Лишайники, произрастающие в различных условиях приспособлены к повышенной солнечной радиации, значительным температурным колебаниям и периодическому недостатку влаги. Часто, приспособительные свойства являются многофункциональными.

Одним из приспособлений лишайников к солнечной радиации является окраска талломов. Темную окраску им придают пигменты, главным образом, меланины, которые являются высокомолекулярными фотоловушками, преобразующими лучистую энергию, в том числе и тепловую в энергию химических связей. Кроме того, лишайники содержат большой набор низкомолекулярных метаболитов, среди которых усниновая кислота и атранорин, способные фильтровать солнечную радиацию и придающие лишайникам желто-зеленые тона (*Alectoria ochroleuca*, *Asahinea chrysantha*), а также ризокарповая кислота в слоевищах фотофильных ярко-желтых видов *Rhizocarpon*, *Pleopsidium* и *Acarospora*. Желтые виды *Rhizocarpon* с хорошо развитым черным подслоевищем являются ярким примером приспособленности лишайников к высокой инсоляции. Вероятно, светлые ареолы отражают большую часть губительной для водорослей радиации, а подслоевище, напротив, хорошо поглощает энергию солнца, обеспечивая термический баланс слоевища. Косвенно этот факт подтверждается тем, что более фотофильные виды группы *Alpicola*,

имеют широкие и ярко-желтые ареолы, разобщено расположенные на мощном подслоевище, по сравнению с видами группы *Geographicum*, у которых ареолы мелкие, сближенные. Следует отметить, что подслоевище обладает скоростью роста, намного превышающей таковую у ареол. Таким образом, с одной стороны подслоевище выполняет терморегулирующую функцию, с другой – повышает ценотическую активность вида (быстро занимает свободные площади). Представители родов *Lecidea*, *Miriquidica*, *Immersaria* имеют толстый эпинекральный слой на поверхности коры, придающий слоевищу стеклянный или лаковый блеск, резко увеличивающий отражающую способность таллома. Эпинекральный защитный слой есть и у светлоокрашенных лишайников, обитающих в экстремально-сухих условиях.

Большинство высокогорных лишайников имеют темные апотеции, что обусловлено пигментацией апикальных клеток парافиз. Видимо, это – приспособление к оптимизации термического режима внутри гимениального слоя, обеспечивающего быстрое протекание клеточных делений и сокращение периода созревания спор. Высокогорные виды *Rhizocarpon* из групп *Alpicola* – *Superficiale* с двухклеточными спорами могут считаться энергетически более продвинутыми (один цикл клеточных делений). У лишайника *Ophiorhiza lapponicum* в апотециях содержится ярко-красный хиноидный пигмент гемовентозин, играющий антиоксидантную защитную роль и, видимо, участвующий в дыхательных процессах при спорообразовании. Гимениальная и эпитециальная желатина, вероятно, выполняет гидростабилизационную функцию благодаря вязкости и быстрой набухаемости, вследствие чего испарение воды из апотециев затруднено. Аналогична функция слизистой оболочки спор – гало.

Как пойкилогидрические организмы, лишайники поглощают воду в любом виде. В условиях сухости субстрата преобладают аэрогидрические виды, способные впитывать водяной пар. Способность лишайников к фотосинтезу прямо зависит от влажности воздуха. Оптимальная влажность слоевищ, при которой фотосинтез достигает наивысшей скорости, колеблется у разных видов от 30 до 90 % к сухому весу. В целом, продуктивность фотосинтеза возрастает при увеличении площади поверхности слоевища: разветвленность таллома, ямчато-ребристая поверхность, изидии, лобули и проч. Густо разветвленные слоевища, образуют подушки, внутри которых формируется и особый микроклимат, благодаря уменьшению испарения. Накипные ареолированные виды способны быстро поглощать и отдавать воду, что также является важным адаптационным механизмом в экстремальных условиях.

В клетках грибов вода содержится в свободной, связанной и подвижно изолированной форме. При потере лишайником 80–85

% влаги, клетки лишаются свободной воды. Дальнейшее снижение влажности приводит к потере связанной воды и переходу клеток в состояние анабиоза. В талломах лишайников различаются гифы с хорошо смачивающимися стенками, способные к быстрому набуханию, поглощению и удержанию воды, и гифы, стенки которых инкрустированы нерастворимыми лишайниковыми веществами, благодаря чему они не смачиваются и сохраняют запас воздуха в слоевище, что особенно важно для видов, обитающих в подводных условиях.

Важную роль в адаптивных способностях лишайников играют свойства субстрата. Как правило, эпилитные лишайники стенофитны, хотя существует группа эвритофитных видов (факультативные кальцефилы), при этом флора лишайников карбонатных обнажений наиболее самобытна. Растворимые лишайниковые кислоты (органические карбоновые: лимонная, аскорбиновая, фумаровая и др.) образуют комплексные соединения с катионами, входящими в состав горных пород, разрушая их; легче разрушаются карбонаты. Кроме того, в условиях переменной влажности, ризины способны сильно изменять свой объем, что приводит к образованию трещин в горных породах. Поэтому на силикатных породах, вероятнее всего, поселяются виды, имеющие в слоевище большее количество смачиваемых гиф, способных к набуханию.

Таким образом, приспособительные стратегии лишайников, обитающих в различных экотопах, могут существенно различаться между собой. Само понятие приспособленности у лишайников, как и у всяких других организмов, – сложный процесс, связывающий воедино физиологические, анатомические и морфологические характеристики организма.

Разделение лишайников на обособленные экологические группы требует внимательного изучения приуроченности видов к условиям обитания и обычно редко применяется во флористических исследованиях. Анализируя лишайнофлору Алтая и Кузнецкого нагорья, Н. В. Седельникова на основе отношения видов к тепловому режиму, влажности, мощности снегового покрова выделяет шесть экологических групп лишайников:

1. Гигрофиты – виды лишайников, среда обитания которых связана с периодическим заливанием водой.

2. Мезофиты – виды, приуроченные к местообитаниям с достаточно умеренной влажностью, преимущественно лесного пояса, реже в нижней полосе высокогорий.

3. Психрофиты – виды холодных и влажных местообитаний, обычные в нижних частях высокогорий.

4. Криофиты – лишайники наиболее холодных и сухих местообитаний, распространенные в высокогорьях.

5. Мезоксерофиты – виды, распространение которых связано с теплым режимом степного пояса, но они, как правило, встречаются в затененных местообитаниях: на вертикальных поверхностях скал, в щелях, имеющих повышенную влажность.

6. Ксерофиты – виды лишайников, приспособившиеся к теплым и сухим местообитаниям степей.

Жизненные формы

Понятие жизненной формы было введено Вармингом (E. Warming) в 1908 г. и определено как форма, при помощи которой вегетативное тело растения находится в гармонии с окружающей средой. Процесс адаптации лишайников к природным условиям той или иной территории приводит к отбору видов, которые по морфологическим и эколого-биологическим особенностям наиболее соответствуют экологическому режиму этого района. Поэтому, изучая жизненные формы, необходимо рассматривать как морфологические типы организмов, так и внешние условия, в которых они встречаются, а также то, каким образом различные формы вегетативного тела помогают организмам приспособиться к среде обитания. Главнейшие неблагоприятные факторы для лишайников – это недостаток влаги и неустойчивый тепловой режим. При изучении влияния этих факторов на лишайник, следует иметь в виду, что один вид может быть представлен разными жизненными формами в различных частях ареала или в разных экологических условиях, а отдельный индивидуум в процессе онтогенеза может сменить несколько жизненных форм.

Изучением жизненных форм лишайников занимались многие исследователи. Н. С. Голубковой была детально разработана схема жизненных форм лишайников Монголии, построенная на классификации морфологических типов, предложенной А. Н. Окснером. Особое внимание было обращено на жизненные формы ксероморфного типа. Впоследствии С. А. Пристяжнюком был проведен анализ жизненных форм лишайников субарктических тундр, основанный на достижениях предшественников, но существенно доработанный и адаптированный к условиям тундр полуострова Ямал.

При классификации жизненных форм лишайников, как правило, придерживаются следующих принципов:

1. Основой системы являются габитуально-физиономические признаки;

2. Классификации основаны на эволюционных отношениях жизненных форм.

Обобщенная схема филогенетических отношений основных групп жизненных форм лишайников была предложена Н. С. Голубковой при анализе лишенофлоры Монголии (рис. 48).

Классификация жизненных форм лишайников представляет собой иерархическую систему, состоящую из отделов, типов, классов, групп, а в ряде случаев и подгрупп.

ОТДЕЛ А Эндогенные лишайники

Слоевище лишайников этого отдела развивается внутри субстрата.

Тип Плагиотропные

Плагиотропные лишайники отличаются тем, что их слоевище горизонтально ориентировано по отношению к субстрату, причем, как правило, все они плотно прикреплены всей нижней поверхностью. Лишайники этого типа встречаются в различных экологических условиях и на различных субстратах, но наибольшее их разнообразие и обилие связаны с местообитаниями, характеризующимися суровыми условиями окружающей среды.

Класс Накипные

Группа Эндофлеоидные

Слоевище развивается внутри древесного субстрата (рода *Stenocybe*, *Leptorhaphis* и др.).

Группа Эндолитные

Слоевище развивается внутри каменистого субстрата (род *Sarcogyne* и др.).

ОТДЕЛ В Эпигенные лишайники

Самый многочисленный отдел и по числу видов (свыше 95 % видов нашей флоры) и по числу вариаций жизненных форм. В составе отдела объединены лишайники, развивающиеся на поверхности субстрата.

Тип Плагиотропные

Класс Накипные

Объединяет плагиотропные виды, плотно приросшие к субстрату всей нижней поверхностью. Лишайники, относящиеся к этому классу, встречаются в различных экологических условиях и на различных субстратах.

Группа Однообразнонакипные

Включает в себя накипные лишайники, различные участки слоевища которых (как центральные, так и краевые) имеют сходный облик.

Подгруппа Лепрозные

Имеют пыlistые слоевища, встречающиеся на почве, мхах, растительных остатках в тенистых местообитаниях. Представители родов *Lepraria*, *Chrysothrix*.

Подгруппа Зернисто-бородавчатые

Объединяет большую часть тундровых лишайников, растущих главным образом на субстратах органического происхожде-

ния и почве. Слоевище состоит из разрозненных или сближенных зернышек либо бородавковидных выростов. Представители: *Imadophila ericetorum*, *Biatora vernalis*, *Pertusaria dactylina*, *Baeomyces carneus*.

Подгруппа Цельнокорковые

Лишайники этой жизненной формы имеют цельное, гладкое или слегка морщинистое, непрерывное в горизонтальном плане слоевище; они встречаются на субстратах с гладкой и ровной поверхностью. Эту жизненную форму часто имеют *Pertusaria alpina*, *Eiglera flavida*.

Подгруппа Ареолированные

Слоевище разделено на отдельные небольшие участки, которые могут сливаться или отделяться друг от друга трещинами в зависимости от степени увлажнения таллома и от температуры субстрата. Эта жизненная форма характерна для видов, обитающих только на каменистом субстрате – рода *Acarospora*, *Aspicilia*, *Rhizocarpon* и др.

Подгруппа Аталлические

Лишайники данной подгруппы имеют слабо развитое слоевище в виде небольшого бугорка под плодовыми телами или вовсе лишены его. Примеры: *Thelocarpon laureri*, *Lecanora polytropa*, *Polysporina simplex*.

Группа Псевдокустистые

Эту жизненную форму имеют лишайники, произрастающие на мхах. Такие лишайники оплетают отдельные веточки и кустики мхов, используя их как каркас для создания ложнокустистой структуры. Наиболее часто такое слоевище формируют представители рода *Anzina*, *Ochrolechia frigida*.

Группа Чешуйчатые

Характеризуется слоевищем в виде рассеянных или скученных чешуек, образующих непрерывную корочку, изредка по периферии с лопастями. Обитают на почве и растительных остатках в расщелинах и у основания скал, иногда на поверхности скал, реже на гниющей древесине. Характерны для степных сообществ, в горах поднимаются до высокогорного пояса.

Подгруппа Однообразночешуйчатые

Слоевище образовано чешуйками, часто формирующими непрерывную корочку. Представители родов *Endopyrenium*, *Endocarpon*, *Peltula*, *Heppia*, *Psora*.

Подгруппа Чешуйчато-лопастные

Чешуйки по краям имеют более-менее выраженные лопасти. Примеры: *Squamarina crassa*, *Phaeorrhiza nimbosa*.

Подгруппа Тониниеобразные

Слоевище образовано простыми, реже лопастными, но всегда вздутыми чешуйками. Представители рода *Toninia*.

Группа Диморфные

Объединяет формы, состоящие из двух морфологически различающихся компонентов. Как правило, центральная часть слоевища – накипная, а на периферии имеются листовидные лопасти. Обычно это эпилитные лишайники сухих местообитаний. Типичны для гладких поверхностей скал, изредка обитают на мхах и растительных остатках.

Подгруппа Радиальные

Слоевище имеет четко обособленные периферические части, которые состоят из радиально расположенных плоских или выпуклых связанных между собой ареол и складок. Примеры: *Sporastatia testudinea*, *Pertusaria lactea*.

Подгруппа Розеточные

Слоевище отличается лучистой формой. Краевая часть такого таллома состоит из хорошо заметных, тесно сближенных настоящих лопастей. Жизненная форма характерна для *Dimelaena oreina*, некоторые *Acarospora*.

Подгруппа Лопастные

Слоевище характеризуется наличием отдельных, нередко налегающих друг на друга, узких и легко отделимых от субстрата лопастей. В центральной части такого слоевища формируются мелкие лопасти и лопастинки. Пример: *Lecanora muralis*, *Squamarina lentigera*.

Подгруппа Субфолиатные

Лопасти по краю таких слоевищ довольно широкие, уплощенные. Примеры: *Miriquidica garovaglii*.

Класс Умбиликатные

Характеризуется слоевищем, имеющим вид щитовидной пластинки, прикрепленной к субстрату с помощью гомфа лишь в центральной части, по краям свободной. Исключительно ксерофитные эпилитные формы, обитающие в условиях высокогорий, реже в степях.

Группа Умбиликатно-накипные

Молодое слоевище выглядит как накипное, лишь впоследствии принимает умбиликатную форму, но его диаметр редко превышает 1 см. Эта жизненная форма характерна для рода *Rhizoplaca*, *Glypholecia scabra*.

Группа Умбиликатно-листоватые

Крупные слоевища, диаметр которых обычно свыше 1 см. Даже на ранних стадиях своего развития отчетливо заметен при-

крепляющий гомф. Примеры: представители родов *Lasallia*, *Umbilicaria*, *Dermatocarpon*.

Класс Листоватые

Класс объединяет плагиотропные формы лишайников с уплощенным дорзовентральным строением лопастей таллома, прикрепляющихся к субстрату ризинами, ризоидами или участками нижней поверхности.

Группа Широколопастные ризоидальные

Лишайники имеют крупные, широкие (до 10 см и более) лопасти, рыхло прикрепленные к субстрату ризинами. Встречаются в затененных, влажных местообитаниях, защищенных в зимний период толстым слоем снега. Представители родов *Peltigera*, *Nephroma*, *Lobaria*.

Группа Рассечено-лопастные ризоидальные

Слоевище листоватой формы, но ширина лопастей редко превышает 2 см, обычно лопасти уже и имеют неодинаковую ширину по всей длине.

Подгруппа Ракушковидно-вогнутые

Объединяет лишайники, состоящие из одной или нескольких некрупных (1–3 см в диаметре) лопастей, плотно прикрепленных к субстрату. Такие виды обычно встречаются на обнаженной почве. Примеры: *Peltigera venosa*, *Peltigera lepidophora*.

Подгруппа Курчаво-лопастные

Эта форма произошла от широколопастной, но отличается от нее рассеченными трещиноватыми курчавыми лопастями и произрастанием на почве в сухих солнечных местообитаниях. Примеры: *Peltigera rufescens*, *Peltigera malacea*.

Подгруппа Ямчато-морщинистые

Лишайники имеют неширокие (до 3 см), округлые, цельнокрайние или вееровидно-разветвленные, сетчато- или ямчато-морщинистые лопасти. Жизненная форма характерна для очень сухих местообитаний с минимальным снежным покровом. Характерна для *Asahinea chrysantha*, *Cetraria nivalis*.

Подгруппа Мелко-округло-лопастные

Слоевище состоит из некрупных округлых лопастей. Встречается обычно на коре кустарников и древесине. Примеры: *Vulpicida pinastri*, *Tuckermannopsis ciliaris*.

Группа Вздута-лопастные неризоидальные

Слоевище состоит из вееровидно-разветвленных лопастей, как правило, с полостью внутри. Характерна для представителей рода *Hypogymnia*.

Тип Плагио-ортотропные

Объединяет жизненные формы, состоящие одновременно из горизонтального чешуйчатого или бородавчатого слоевища и из вертикальных выростов.

Класс Бородавчато- или чешуйчато-кустистые

Представители класса характеризуются бородавчатым, чешуйчатым или мелколистоватым слоевищем, от которого отходят вверх направленные простые или кустисто разветвленные выросты. Это преимущественно напочвенные виды, нередко развивающиеся на лесной подстилке, замшелых валунах и скалах, гниющей древесине. Наиболее распространены в лесных сообществах, но встречаются и в высокогорьях, реже в степях.

Группа Шило- или сцифовидные

Прямостоячие выросты слоевища имеют шиловидную или сцифовидную форму и, как правило, слабо разветвленные. Жизненная форма представлена видами рода *Cladonia*.

Группа Кустисто разветвленные

Ортотропные выросты слоевища густо разветвлены. В составе группы виды родов *Cladonia*, *Cladonia*, *Stereocaulon*.

Тип Ортотропные

Среди представителей типа лишайники с прямостоячими слоевищами.

Класс Накипные карликово-кустистые

Слоевище накипное, образованное вертикально ориентированными, простыми или разветвленными выростами высотой от 0,3 до 1,5 см. Обитают в расщелинах и на гумусированных участках скал, на почве у основания скал, реже на обнаженных поверхностях скал. Особенно характерны для степных ценозов. Примеры: *Aspicilia transbaicalica*, *Peccania coralloides*.

Класс Кустистые

В составе класса кустистые лишайники, высота которых превышает 1,5 см. Обитают в лесных и высокогорных сообществах, где иногда выступают в качестве доминантов напочвенного покрова.

Группа Кустистые прямостоячие

Характеризуются слоевищем в виде прямостоячих неразветвленных или разветвленных выростов, прикрепленных к субстрату ризоидами, отходящими от базальной части слоевища. Обычно обитают на почве, лесной подстилке, поверх мохового покрова в высокогорьях и лесах.

Подгруппа Плосколопастные

Разветвленные кустики слоевища сформированы плоскими лопастями. Примеры: представители рода *Cetraria* – *C. laevigata*, *C. islandica*, *C. nivalis*.

Подгруппа Радиально-угловато-лопастные

Лопастные слоевища на поперечном срезе не имеют четкой округлой формы. В составе подгруппы представители рода *Cornicularia*.

Подгруппа Радиально-лопастные

Лопастные слоевища на поперечном срезе имеют округлую форму. Примеры: *Alectoria ochroleuca*, *Sphaerophorus fragilis*, *Thamnolia vermicularis*, *Dactylina arctica*.

Группа Кустистые повисающие

Характеризуются слоевищем в виде свисающих кустиков, прикрепленных к субстрату псевдогомфом. Преимущественно эпифитные лишайники, обитающие на стволах и ветвях деревьев.

Подгруппа Плоско-лопастная

Для представителей подгруппы характерны уплощенные ветви, различно окрашенные со «спинной» и «брюшной» сторон. К подгруппе относятся представители родов *Evernia*, *Ramalina*.

Подгруппа Радиально-угловато-лопастная

Ветви таллома уплощенные, но одинаково окрашенные с обеих сторон. Пример – *Evernia divaricata*.

Подгруппа Радиально-лопастная

Лопастные таллома на поперечном срезе имеют округлое сечение. К подгруппе относятся представители родов *Bryoria*, *Usnea*.

Группа Кустистые стелющиеся

Характеризуются кустистым слоевищем, стелющимся по субстрату.

Подгруппа Радиально-угловатая

Густо разветвленные эпилитные лишайники высокогорий, принадлежащие к роду *Pseudephebe*.

ОТДЕЛ С Кочующие лишайники

Отдел объединяет виды, слоевище которых не прикреплено к субстрату.

Класс Накипные

Группа Эгагропильные

Представители группы характеризуются слоевищем комковато-шаровидной формы. Это кочующие лишайники, обитающие в горных и высокогорных степях. Представители: *Rhizoplaca baranowii*, *Aspicilia esculenta*, *Aspicilia vagans*.

Класс Листоватые

Группа Рассечено-лопастные

Листоватые лишайники, свободно произрастающие на почве в сухих степях, реже в высокогорьях. Пример – *Parmelia vagans*, *Masonhalea richardsonii*.

Класс Кустистые

Кустистые лишайники, произрастающие на почве в высокогорных степях, реже в тундрах. Не образуют специализированных органов прикрепления.

Группа Плосколопастные

Лопасты уплощенные и часто спутанные между собой. Пример – *Cetraria potaninii*.

Группа Радиально-угловато-лопастные

Свободноживущие в степях, высокогорьях и селягинелловых сообществах лишайники, лопасты которых в поперечном сечении радиально-угловатые. Пример – *Evernia terrestris*, *E. perfragilis*.

5.3. Географические элементы и ареалогические группы лишайников

Основной единицей географического анализа лишайнофлоры служит зональный географический элемент, который выделяется по растительно-климатической зоне, где представители этого элемента наиболее широко распространены и имеют центры массовости. Географический анализ флоры в лишайнологии является наиболее дискуссионным в силу неоднозначности трактовки самого понятия «элемент» и, соответственно, объема географического элемента как такового. В географическом смысле под элементом следует понимать общность видов, приуроченных к той или иной географической зоне. Тем не менее, недостаток информации иногда не позволяет с достаточной уверенностью отнести вид к соответствующему элементу.

В отечественной лишайнологии существуют три подхода к выделению элемента – на поясно-зональной, региональной и эколого-зональной основе. В большинстве систем выделяемые элементы совпадают. Преимуществом эколого-зонального подхода, предложенного Т. В. Макрый при анализе лишайнофлоры Байкальского хребта, в выделении элементов является не только оценка характера распространения вида, но также и его экологической приуроченности – типичности для данной зоны экотопов и субстратов, на которых обитает лишайник.

При анализе лишайнофлоры Монголии Н. С. Голубкова выделяет две группы элементов: 1) с выраженным зональным характером – бореальный, неморальный, аридный; 2) аazonальные – аркто-высокогорный, гипаркто-монтанный, монтанный, высокогорный, субокеанический и мультizonальный.

Чаще всего при проведении географического анализа сибирских лишайнофлор выделяется пять географических элементов: аркто-альпийский, бореальный, монтанный, неморальный и гор-

ностепной. Т. В. Макрый дополнительно выделяет субтропический элемент, представители которого имеют основные ареалы в тропиках и субтропиках.

Аркто-альпийский элемент объединяет виды, основное распространение которых связано с Арктикой и высокогорьями. Лишайники бореального элемента в своем распространении связаны с хвойными лесами. К монтанному элементу относят эпилитные лишайники, не связанные с определенными поясами гор, но тяготеющие к субальпийскому и лесостепному поясам. Неморальный элемент объединяет лишайники, характерные для зоны широколиственных лесов. К горностепному элементу относятся лишайники, обитающие на почве и камнях в скально-степных экотопах. В пределах того или иного географического элемента лишайники часто довольно существенно различаются своими ареалами, поэтому целесообразно в пределах каждого элемента флоры распределять виды и по типам ареала.

При детализации классификации ареалов используются особенности широтно-регионального распространения лишайников, на основе чего выделяются типы ареалов или ареалогические группы.

Области распространения видов различны по величине и конфигурации, по цельности или разрывам. Представители вида могут быть распространены в пределах своего ареала компактно или рассеянно. Иногда в пределах одного ареала имеется не один район компактности вида, а несколько. В таких случаях говорят об уницентрических, бицентрических и полицентрических ареалах.

В ареалах различают *центр обилия*, где вид наиболее обилен и *центр массовости*, где вид представлен наибольшим количеством и разнообразием форм. Кроме того, базируясь не только на современном распространении, но и на истории развития ареала, можно установить его центр, т. е. район вероятного возникновения вида.

Для лишайников Сибири наиболее применимы следующие ареалогические группы: мультирегиональная, голарктическая, евразийско-североамериканская, евразийская, азиатско-североамериканская, азиатская и палеотропико-азиатская.

Лишайники, имеющие голарктические, евразийско-североамериканские, евразийские, азиатско-североамериканские и азиатские ареалы, распространены в пределах Голарктического флористического царства, а лишайники с мультирегиональным и палеотропико-азиатским типами ареалов в своем распространении выходят за пределы Голарктики.

Так, среди видов аркто-альпийского элемента флоры, можно выделить *Allanthoparmelia sibirica*, *Pertusaria solitaria* и *Boreoplaca*

ultrafrigida, которые характеризуются азиатским распространением, а *Umbilicaria caroliniana*, *Masonhalea richardsonii*, *Cladonia kanewskii* и *Brodoa oroarctica* – азиатско-североамериканским.

Большинство бореальных видов имеют мультирегиональные и голарктические ареалы. *Pseudevernia furfuracea*, *Acarospora anomala*, *Candelariella lutella* и *Caloplaca haematites* распространены в Евразии.

Среди монтанных лишайников, так же как и среди бореальных, преобладают виды с голарктическими и мультирегиональными типами ареалов. Азиатско-североамериканский ареал среди монтанных лишайников имеют *Umbilicaria muehlenbergii* и *Anamylopsora pulcherrima*, а *Parmelia shinanoana* – азиатский.

Неморальные лишайники также могут иметь различные типы ареалов, среди них встречаются виды с мультирегиональным и голарктическим распространением, а также евразийские (*Lecanora subrubra*, *Sticta nylanderiana*, *Tuckneraria laureri*), евразийско-североамериканские (*Allocetraria oakesiana*, *Lecanora subrugosa*, *Flavopunctelia soledica*, *Phaeophyscia endococcina*, *Physconia detera*), азиатские (*Lobaria meridionalis*, *Nephromopsis komarovii*, *Usnea diffracta*, *Waynea hirsuta*).

Горнотепной элемент, в основном, представлен видами которые имеют мультирегиональное распространение, евразийский тип ареала свойственен *Aspicilia transbaicalica*, *Endocarpon adsurgens*, *Psora globifera*, *Xanthoparmelia conspersa*, голарктический – *Acarospora glaucocarpa*, *Dimelaena oreina*, *Endocarpon pusillum*, азиатское распространение у *Melanelia tominii*, *Acarospora gobiensis*. *Xanthoparmelia conspersa* – евразийско-североамериканский вид, *Lasallia pertusa* и *Peltula radicata* имеют палеотропико-азиатский ареал.

Глава 6. ЛИХЕНОФЛОРА ПРИБАЙКАЛЬЯ

Первые сведения о лишайниках Прибайкалья и смежных с ним регионов содержатся в статьях известного русского лишайнолога и альголога А. А. Еленкина, посетившего совместно с В. А. Комаровым в 1902 г. Тункинские гольцы, Тункинскую долину, оз. Хубсугул и другие районы. Эти публикации содержат упоминания о 10–30 видах, тем не менее, именно в них А. А. Еленкин дает описания трех новых для науки видов, среди которых *Cetraria komarovii*. В это же время выходит статья А. Цальбрукнера (Zahlbruckner) о лишайниках Забайкалья, в ней содержатся сведения о 84 видах, среди которых 10 новых, материалом для обзора послужила коллекция П. С. Михно.

В 1927 г. в Южном Прибайкалье и Юго-Восточном Забайкалье побывал выдающийся советский лишайнолог А. Н. Окснер, он обработал собственную коллекцию, а также сборы Н. М. Савич из Северного Забайкалья, Ю.Ю. Каневского с полуострова Святой Нос и описал три новых вида: *Cetraria annae*, *Parmelia tominii* и *Aspicilia transbaicalica*.

В 1928 г. побережья Байкала обследовала крупнейший советский лишайнолог К. А. Рассадина. Составленный ею список содержал 183 вида. В результате обработки собранного материала было описано еще три новых для науки вида: *Lasallia pertusa*, *Cetraria laevigata* и *Psora elenkinii*.

С 1963 по 1969 гг. выявлением флоры Станового нагорья занималась В. М. Буркова. Ею был собран обширный материал, часть которого была определена, но завершить и опубликовать начатые исследования она не успела из-за своей трагической гибели.

В 1970-е годы к изучению лишайнофлоры региона приступили С. Э. Будаева и Т. В. Макрый. С. Э. Будаева занималась вопросами эколого-ценотического распределения лишайников в Баргузинском заповеднике, для территории которого ею выявлено более 180 видов лишайников. Т. В. Макрый с 1974 по 1979 гг. проводила лишайнофлористические исследования Байкальского хребта, в результате которых выявлено 453 вида лишайников. В 1978–1981 гг. на хребте Хамар-Дабан – в Байкальском заповеднике и в окрестностях г. Байкальска лишайнологические исследования проводили сотрудники Тартуского университета под руководством Х.Х. Трасса.

С 1980-х гг. С. Э. Будаева продолжала работу по изучению лишайнофлоры различных районов Бурятии, в результате ею составлен аннотированный список лишайников, включающий 355 видов.

Т.В. Макрый занималась изучением лишенофлоры хребта Хамар-Дабан, а также степных районов Восточного Забайкалья. В результате этих исследований были картированы местонахождения 15 редких и реликтовых видов, внесенных в список уникальных объектов живой природы бассейна Байкала, описано 5 новых для науки видов, среди которых *Lobaria epovae*, *Cetraria rassadinae*, два новых вида из рода *Gonohymenia*.

В 1990-х годах изучением лишенофлоры Байкальского заповедника занимались И. А. Урбанавичене и Г. П. Урбанавичюс, в результате их исследований в заповеднике было выявлено свыше 600 видов и подвидов лишайников. Лишенофлору Восточного Присаянья и Витимского заповедника изучали аспиранты Т. В. Макрый – С. Э. Вершинина (Воронюк) и А. В. Лиштва, а лишенофлора Джергинского заповедника была изучена Т. А. Харпухаевой – аспиранткой С. Э. Будаевой.

В результате проведенных лишенологических исследований на территории региона было выявлено свыше 1 500 видов лишайников, очерки о редких в регионе видах включены в Красные книги Читинской области, республики Бурятия и Усть-Ордынского бурятского автономного округа.

6.1. Лишайники степей и скально-степных экотопов

Степи в Байкальском регионе занимают около 7,5 % территории и располагаются на высотах от 359 до 1000 м над уровнем моря. На территории Бурятии, Иркутской и северной части Читинской областей они приурочены к приозерным понижениям, межгорным впадинам и южным склонам. Степи этих районов представляют собой «острова», со всех сторон окруженные лесами. Зональные степи развиваются только на юге Читинской области.

Степная лишенофлора Байкальской Сибири представляет собой весьма неоднородный флористический комплекс. Из более чем 300 выявленных в степях видов, только около половины являются собственно ксерофитами. Преобладают представители семейства *Acarosporaceae*. Велико участие цианобактериальных лишайников из семейств *Lichinaceae*, *Peltulaceae*, *Heppiaceae*, большинство из которых распространены на карбонатных породах и почвах, часто в расщелинах камней. Велика также доля аркто-альпийских и бореальных лишайников, гораздо меньше монанных и неморальных.

Все лишайники, отмеченные в степях, относятся к нескольким субстратным группам. Около половины выявленных в степях видов являются эпилитами, большинство из них аркто-

альпийские виды с широкими ареалами. Это *Aspicilia cinerea*, *Lecanora cenisea*, *Rhizocarpon mantagnei*, *Pertusaria lactea*. Основу степной эпилитной лишенофлоры составляют лишайники степного элемента: *Rhizoplaca chrysoleuca*, *Parmelia tominii*, *P. conspersa*, *Dimelaena oreina*, *Physcia caesia*, *Spilonema revertens*, *Caloplaca flavovirescens*.

Группа напочвенных лишайников степей наиболее специфична и своеобразна – многие из характерных для нее видов не отмечены в других сообществах. Самым обычным напочвенным лишайником степей является *Xanthoparmelia camchadalis* (*Parmelia vagans*), широко распространенный как в горных, так и в зональных степях. Накипные и чешуйчатые эпигейные лишайники в степях часто являются облигатными кальцефилами, или демонстрируют явное тяготение к карбонатным почвам – *Solorinella asteriscus*, *Endopyrenium hepaticum*, *Toninia tristis*, *Psora decipiens*, *Squamarina lentigera*, *Phaeophiza sareptana*. Кроме указанных степных видов на почве в степях поселяются и более эврибионтные виды: *Peltigera malacea*, *P. rufescens*, *P. lepidophora*, *Cladonia pocillum*.

Большой интерес в лихенологическом отношении представляют сообщества крутых каменистых склонов, где доминируют селягинелловые сообщества. В таких сообществах встречаются виды, являющиеся в своих обычных местообитаниях стволовыми эпифитами – *Bryoria furcellata*, *B. simplicior*, *Evernia mesomorpha*, *Usnea subfloridana*, виды *Parmelia* и *Hypogymnia*.

Следующую группу лишайников селягинелловых сообществ составляют виды, поселяющиеся на наносах мелкозема среди куртинок селягинеллы. Это субэпигейные лишайники *Phaeophyscia constipata*, *Physconia muscigena*, *Alectoria ochroleuca*, *Bryoria nitidula*, *Ramalina almqvistii*, *Cetraria nivalis*, *Stereocaulon paschale*, *Cladonia kanewskii*, *C. amaurocraea* и др. В других степных сообществах эти лишайники не отмечены. По-видимому, селягинелла способствует закреплению лишайников, так как в ее плотных подушках снижено влияние ветра, а также сглажены колебания температуры и влажности.

На растительных остатках – отмерших мхах и селягинелле поселяются накипные лишайники *Ochrolechia upsaliensis*, *Pertusaria panyrga*, *Rinodina archaea*, *Caloplaca jungermanniae*, *Candelariella septentrionalis*.

В результате обработки коллекции лишайников, собранной в Юго-Восточном Забайкалье (Даурии) выявлено 120 видов лишайников. Из которых крайне редкими для России являются *Placolecis opaca*, *Peltula omphalisa*, *P. placodizans*. На почве в степях выявлено всего 15 видов лишайников. Наиболее обычны *Herpzia*

solorinoides, *Peltula zabolotnoji*, *Psora globifera*, *Psora decipiens*, *Endocarpon mongolicum*, *Endopyrenium hepaticum*, *Xanthoparmelia camchadalis*, реже встречаются *Heppia lutosa*, *Diploschistes diacapsis*. На сильно карбонатизированных почвах произрастают *Fulgensia fulgens*, *Toninia tristis* ssp. *asiae-centralis*, *Squamarina lentigera*. Многие лишайники обитают на тонких прослойках почвы между камней в скальных экотопах. Там обычны практически те же виды, что и в степях. Наиболее обычны *Toninia tristis* и виды *Endocarpon*.

Наиболее богата в регионе представлена флора эпилитных лишайников, что вполне закономерно, поскольку выходы горных пород различного состава широко распространены в степях региона. Изучение эпилитных лишайников степей показало, что их флора достаточно богата, в ее составе отмечен ряд видов общих с высокогорьями, а также виды специфичные для степей. Большой удельный вес в степной эпилитной флоре имеют цианобактериальные лишайники, а также представители семейств *Acarosporaceae*, *Buelliaceae*, *Theloschistaceae*.

На кислых породах выявлено более 50 видов лишайников. Наиболее обычны *Dimelaena oreina*, *Lecanora argopholis*, *L. cenisea* var. *atrynea*, *Aspicilia cinerea*, *A. maculata*, *Peltula euploca*, *Sarcogyne picea*, *Acarospora badiofusca*, *Xanthoria elegans*, *Xanthoparmelia somloensis*. Редко, на обдуваемых экспонированных скалах в верхних частях склонов встречаются *Acarospora gobiensis* и *A. fulva*. Часть видов приурочена исключительно к теплым скалам южных экспозиций, это *Peltula radicata*, *Caloplaca conglomerata*, *Placynthium nigrum*.

Анализ лишенофлоры степей показывает, что она очень неоднородна и наполовину состоит из неспецифических для степей видов. Виды же собственно степные, как правило, не ограничены лишь степными сообществами, а встречаются и в высокогорьях, и в лесном поясе.

6.2. Лишайники лесов

Леса являются сложными экосистемами, характеризующимися многоярусной структурой и взаимозависимостью всех своих компонентов. Наличие древесных растений обуславливает формирование помимо напочвенного лишайникового покрова, еще и внеярусных эпифитных синузий. Для лесов свойственны определенные закономерности в размещении лишайников – наличие напочвенного покрова, эпифитных синузий, а также синузий колодника. Подавляющее число видов лишайников, отмеченных в лесных экотопах принадлежит к бореальному элементу флоры,

лишь в темнохвойных и долинных лесах повышается число неморальных видов.

Обычно изучение эпифитных лишайников в лесах касается выявления видового разнообразия и приуроченности видов к определенным древесным породам. На территории Байкальского региона в качестве стволовых эпифитов отмечено более 150 видов лишайников, причем распределяются они по древесным породам неравномерно даже в пределах региона. Так, на территории Витимского заповедника наибольшее число эпифитов отмечено на березе – 35 видов, лиственнице – 27 видов, пихте – 29 видов, рябине – 34 вида, тополе – 20 видов. На Байкальском хребте наибольшее число эпифитных лишайников – 36 видов выявлено также на стволах березы. Наибольшим видовым разнообразием эпифитных лишайников на северном склоне Хамар-Дабана отличается пихта сибирская. На ней обнаружено 165 видов из 57 родов.

Значительное число эпифитных лишайников на лиственнице объясняется, вероятно, ее широким распространением на территории региона, хотя структура ее коры мало подходит для поселения эпифитов. Богатство эпифитных лишайников на пихте, рябине и тополе, объясняется скорее всего, тем, что эти древесные породы входят в состав долинных лесов, отличающихся более влажными условиями и более богатыми эпифитными лишайниковыми комплексами.

Своеобразен состав эпифитной лишайнофлоры рябины, на ее стволах отмечены *Ochrolechia pustulosa*, *Pertusaria carneopallida*, *P. albescens*, *Lecanora subrubra*, *Lobaria meridionalis*, *Pannaria conoplea*, *Arthonia radiata*, *Heterodermia speciosa*, *Opegrapha vulgata*. Все эти лишайники относятся к неморальному элементу флоры. На пихте обитают *Allocetraria oakesiana*, *Melanelia exasperatula*, *Pertusaria amara*, *P. alpina*, *Usnea diffracta*, *Chaenotheca furfuracea*, *Ochrolechia parella* и *Stenocybe major*.

Для стволов березы характерны *Caloplaca cerina*, *Lobaria scrobiculata*, *Flavoparmelia caperata*, *Rinodina efflorescens*, *Leptorhaphis epidermidis*, *Sticta nylanderiana*, *Usnea glabrescens*, *U. lapponica*, *Cetrelia cetrarioides*, *Micarea melaena*.

Состав эпифитных комплексов и их видовое разнообразие резко различается в зависимости от типа леса.

Наибольшим видовым разнообразием эпифитов отличаются смешанные долинные леса. Здесь в качестве эпифитов преобладают представители семейств *Lobariaceae*, *Collembataceae*, *Physciaceae*, *Graphidaceae*, они тяготеют к лиственным породам деревьев – встречаются на стволах тополя, рябины, осины, черемухи, душекии. В долинных лесах лишайники покрывают до 50 %

площади нижних частей стволов, при этом, как правило, не поднимаются более чем на два метра от почвы.

Сосновые леса, произрастающие на старых вырубках и гарях, отличаются небольшим разнообразием эпифитных лишайников. В сосняках можно обнаружить такие виды как *Usnea subfloridana*, *Evernia mesomorpha*, *E. esorediosa*, *Bryoria furcellata*, *Ramalina dilacerata*, *Flavopunctelia soledica*, *Bryoria implexa*.

В лиственных лесах значительно чаще, по сравнению с сосновыми лесами, в качестве эпифитов встречаются *Vulpicida pinastri*, *Hypogymnia physodes*, *H. bitteri*, *Tuckermannopsis ciliaris*, *Imshaugia aleurites*, виды рода *Parmeliopsis*.

В зарослях кедрового стланика в качестве эпифитов произрастают эпилитные лишайники *Arctoparmelia incurva*, *Asahinea chrysantha*, *A. scholanderi*, переходящие на стволы кедрового стланика. Эпифитные лишайники *Cyphelium tigillare* и *Vulpicida juniperinus* также часто обнаруживаются в кедровостланиковых сообществах.

Среди накипных эпифитных лишайников на стволах деревьев во всех типах леса довольно обычны *Rinodina archaea*, *Lecanora pulicaris*, *L. symmicta*, *Lecidella euphorea*, *Mycoblastus sanguinarius*, причем последний тяготеет к основаниям стволов деревьев.

Основное ядро комплекса эпифитных видов составляют представители семейства *Parmeliaceae* (родов *Usnea*, *Evernia*, *Hypogymnia*, *Bryoria*), чаще всего они встречаются на хвойных породах. Виды семейств *Lobariaceae*, *Physciaceae*, *Collembataceae*, *Peritussariaceae* тяготеют к лиственным породам, в большинстве своем – это неморальные лишайники.

Особенностью эпифитного лишайнокомплекса региона является наличие в нем нехарактерных лишайников – напочвенных и эпилитных. Это явление достаточно распространено в Сибири, причем охватывает не только эпифитные лишайники, но и эпифитные мхи. Значительное обилие неспецифичных видов в таежной эпифитной моховой флоре А.В. Бардунов (1978) считает свидетельством недозаселенности экотопа и несложившихся ценологических отношений.

Колодник не является однородным субстратом, что влияет на комплекс поселяющихся на нем лишайников. Существенно различается видовой состав сухой истлевшей древесины и сырой гнилой древесины.

Основной субстрат эпиксильных лишайников – сухая истлевшая древесина мертвых деревьев. Для нее характерны порошкоплодные лишайники: *Calicium trabinellum*, *Chaenothecopsis pusilla*, *Mycocalicium subtile*, а также *Xylographa parallela* и *Proto-*

thelenella leucotelia. На обработанной древесине старых построек (50–70-летней давности) встречаются *Acarospora anomala*, *Thelocarpon laureri*, *Pyrrhospora elabens*. Кроме отмеченных видов, на сухой древесине произрастают *Cladonia macilenta*, *Cl. botrytes*, последний встречается даже на сосновых шишках. На сухом колоднике произрастают многие эпифитные лишайники – *Rinodina septentrionalis*, *Cyphelium lucidum*, *Physcia tribacia*, *Parmeliopsis hyperopta*, *P. ambigua*. На сухом горелом колоднике отмечены *Hypocenomyce scalaris* и *Trapeliopsis granulosa*.

На сухой древесине (ксилеме) обитают истинные эпиксилы. Немногочисленные обнаруженные на таком субстрате эпифиты – вторичные поселенцы.

Сырая полуразложившаяся древесина является специфичным субстратом для *Icmadophila ericetorum*. Кроме того, на этом субстрате встречаются многие виды, часто участвующие и в образовании напочвенного покрова: *Cladonia cenotea*, *Cl. deformis*, *Cl. digitata*, *Cl. pyxidata*, *Cl. fimbriata*, *Cl. scabriuscula*, а также типичные субэпигейды: *Cladonia amaurocraea*, *Cl. crispata*, *Cladina stellaris*, *Cl. arbuscula*. В подгольцовых кустарниковых сообществах на колоднике произрастают *Xylographa parallela* и *Protothelenella leucotelia*.

Синузии эпифитных и эпиксильных лишайников представляют собой сукцессионные ряды, замыкающиеся на почве с подстилкой. На неразложившемся колоднике с корой произрастают эпифитные лишайники. Поваленные гнилые стволы деревьев заселены, в основном, субэпигеидами.

Развитие напочвенного лишайникового покрова в лесах различного типа, а также нелесных экотопах и закономерности распределения образующих его лишайников зависят от многих факторов. В нашем районе лишайники формируют напочвенный покров в сосновых и отчасти лиственничных лесах на сухих кислых почвах, но они не отличаются там богатым видовым разнообразием. Во влажных долинных лесах напочвенный лишайниковый покров отсутствует из-за мощного развития травяного яруса или мохового покрова. В зарослях кедрового стланика, как и на старых каменных россыпях напочвенный покров из лишайников почти всегда хорошо развит и отличается большим видовым разнообразием.

Большинство видов, формирующих напочвенный покров в сосняках, встречаются во многих экотопах. В сосновых лесах отмечены: *Cladonia chlorophaea* и *Cl. decorticata*. Из эпигейных ви-

дов, на нарушенных участках с глинистой почвой или старых кострищах встречается только *Baeomyces placophyllus*. В лиственных лесах в напочвенном покрове со слоем опавшей хвои самыми массовыми лишайниками напочвенного покрова являются *Cetraria islandica*, *C. laevigata*, *Cladina arbuscula*, *Cl. rangiferina*, *Cl. stellaris*, *Cladonia amaurocraea*, *Cl. crispata*, *Cl. gracilis*, *Cl. uncialis*, *Flavocetraria cucullata*, *Stereocaulon paschale*, *S. tomentosum*.

В напочвенном покрове долинных лесов лишайники встречаются единичными слоевищами или небольшими куртинами и никогда не формируют сплошного ковра. Это *Peltigera canina*, *P. horizontalis*, *P. scabrosa*, *P. venosa*.

Сообщества подгольцовых кустарников с доминированием кедрового стланика наиболее богаты лишайниками напочвенного покрова. Обычные виды в подгольцовых сообществах – *Cetraria islandica*, *C. laevigata*, *Cladina portentosa*, *Cl. rangiferina*, *Cl. stellaris*, *Cladonia amaurocraea*, *Cl. cornuta*, *Cl. pleurota*, *Flavocetraria cucullata*, *F. nivalis*, *Stereocaulon paschale* и др. Увеличение числа видов напочвенных лишайников в верхней части лесного и подгольцовом поясах происходит за счет тундровых лишайников – *Dactylina arctica*, *D. ramulosa*, *Sphaerophorus fragilis* и др. Среди субэпигейных лишайников только для подгольцовых сообществ характерны – *Cetraria odontella*, *Cetrariella delisei*, *Cladonia stricta*, *Lobaria linita*.

В сложении подгольцовых сообществ уменьшается доля травянистых сосудистых растений, что создает более благоприятные условия для поселения эпигейных лишайников. На обнаженных участках почвы большие пятна образуют слоевища *Dibaeis baeomyces*, на растительных остатках поселяются *Diploschistes muscorum*, *Lecidoma demissum*, *Pannaria pezizoides*.

6.3. Лишайники каменных россыпей и горных тундр

В горных тундрах среди субстратных групп лишайников преобладают субэпигейды, эпигейды и эпифитореликвиты. Эпифитные лишайники в связи со слабым распространением, а порой и полным отсутствием в тундрах древесно-кустарниковой растительности, представлены слабо.

Разные типы горных тундр различаются по травяно-кустарничковому ярусу и мохово-лишайниковому покрову. Все тундры, распространенные в Прибайкалье, можно объединить в шесть основных типов (табл. 4).

Таблица 4

Доминирующие виды напочвенного покрова горных тундр

Тип тундры	Виды лишайников	
	доминирующие	содоминирующие
Лишайниково-золотисторододендроновая	<i>Cladina stellaris</i>	<i>Cladina rangiferina</i> <i>Cladonia uncialis</i> <i>Flavocetraria nivalis</i> <i>F. cucullata</i>
Сухая алекториево-дриадовая	<i>Alectoria oroleuca</i>	<i>Bryocaulon divergens</i> <i>Thamnia vermicularis</i> <i>Asahinea chrysanth</i> <i>Cladina stellaris</i> <i>Cladonia gracilis</i> <i>Cetraria islandica</i> <i>C. laevigata</i>
Лишайниково-моховая	<i>Cladina stellaris</i> , <i>Cladonia turgida</i>	<i>Cladonia uncialis</i> <i>C. amaurocraea</i> <i>Dactylina arctica</i>
Влажная кустарничково-мохово-лишайниковая	<i>Cetrariella delisei</i> , <i>Cladonia stricta</i>	<i>Stereocaulon paschale</i>
Сухая лишайниково-щебнистая	<i>Alectoria ochroleuca</i>	<i>Alectoria nigricans</i> <i>Bryocaulon divergens</i> <i>Thamnia vermicularis</i>
Кассиопеевая	<i>Flavocetraria cucullata</i>	<i>Flavocetraria nivalis</i> <i>Masonhalea richardsonii</i>

В нижней части гольцового пояса хоть и фрагментарно, но достаточно часто встречается лишайниково-золотисторододендроновая тундра с четко выраженной двухъярусной структурой. Верхний ярус представлен кустарничком *Rhododendron aureum*, а нижний – лишайниковый из *Cladina stellaris*. В качестве сопутствующих видов выступают *C. rangiferina* и *Flavocetraria nivalis*. Подобного типа тундры развиваются в условиях хорошего дренажа на каменистых почвах, и являются эталонами коренной высокогорной растительности гумидных высокогорий Северной Азии.

Дриадовые и алекториево-дриадовые тундры являются наиболее распространенными в высокогорьях северной части региона. Они развиваются на плоских вершинах и пологих склонах гор. В таких сообществах лишайники не формируют сплошного покрова и встречаются фрагментами. Видовой состав их не богат: *Cladina stellaris*, *Bryocaulon divergens*, *Alectoria oroleuca*, *Thamnia vermicularis*, *Cetraria islandica*, *C. laevigata*, *Flavocetraria cucullata*, *F. nivalis*, *Asahinea chrysanth*. На обнаженной почве

небольшими пятнами встречается *Baeomyces placophyllus*, а на растительных остатках – *Pertusaria panyrga*.

Кустарничково-мохово-лишайниковые тундры с доминированием багульника и голубики, а в напочвенном покрове *Cetrariella delisei* и *Cladonia stricta* встречаются в местах с близким залеганием мерзлоты и около наледей – в седловинах, неглубоких



Рис. 49. *Dactylina arctica*

ложбинах, по берегам ручьев. Названные лишайники тяготеют к влажным местообитаниям в высокогорьях, а также встречаются в верхней части лесного пояса в долинах рек.

На водоразделах в небольших замкнутых депрессиях с затрудненным дренажем встречаются осоково-моховые и лишайниково-моховые тундры, в которых основную ценозообразующую роль играют болотно-тундровые мхи *Aulacomnium turgidum* и *Dicranum elongatum*. Фоновыми лишайниками в подобных условиях выступают *Cladina stellaris*, *Cladonia turgida*, *C. uncialis*, изредка *C. amaurocraea*. Спорадически крупные куртины формирует *Dactylina arctica* (рис. 49). На участках с хорошо увлажненным мелкоземом практически постоянным видом является *Solorina crocea*. На обнаженной почве произрастает *Pannaria pezizoides*.

Сырые моховые и мохово-лишайниковые тундры характеризуются своеобразным видовым составом лишайников, в них отмечены многие редкие виды, такие как *Cladonia kanewskii*, *Lobaria linita*.

На возвышенных участках мохово-лишайниковых тундр на растительных остатках встречаются виды *Pertusaria*, *Ochrolechia*, *Caloplaca* и др., некоторые из них бывают довольно обильны. Самыми обычными являются *Pertusaria panyrga*, *Ochrolechia upsaliensis*, *Caloplaca jungermanniae*, *Icmadophila ericetorum*. В отдельных ценозах обилён весьма полиморфный вид *Rinodona turfacea*.

На пологих южных склонах при достаточном увлажнении развиваются тундры с участием *Cassiope ericoides*. Исключительно в этих сообществах одним из доминантов напочвенного покрова выступает амфиберингийский лишайник *Masonhalea richardsonii*, спорадически встречающийся в горах Северной Азии и Северной Америки. Этот вид как ценозообразователь связан с

горнотундровыми сообществами и его распространение в определенной степени повторяет ареал кедрового стланика.

В щебнистых лишайниковых тундрах, приуроченных к выпуклым элементам рельефа с маловыраженным зимним снегонакоплением, лишайниковый покров перемежается с участками голого щебня. Здесь доминирует *Alectoria ochroleuca*, реже встречается *A. nigricans*, причем последний вид имеет крайне ограниченное распространение на территории региона. Из других лишайников особенно характерен *Thamnolia vermicularis*, червеобразные белесые слоевища которого в большом количестве вкраплены среди других лишайников, мхов и сосудистых растений.

Таким образом, доминирующие и содоминирующие виды лишайников различаются в различных типах тундр, и их состав зависит от механического и химического состава, а также влажности почвы. Во влажных лишайниково-моховых и лишайниково-золотисторододендроновых тундрах доминируют представители родов *Cladina* и *Cladonia*, в более сухих алекториево-дриадовых и лишайниково-щебнистых тундрах – *Alectoria ochroleuca* и представители родов *Cetraria* и *Flavocetraria*, а в сырых кустарничково-мохово-лишайниковых тундрах – *Cetrariella delisei* и *Cladonia stricta*.

В образовании напочвенного покрова горных тундр принимают участие аркто-альпийские и бореальные виды. Подавляющее большинство из них имеют обширные мультирегиональные и голарктические ареалы.

В условиях Байкальского региона каменные россыпи, отдельные валуны и скальные останцы часто тянутся по всему профилю гор, представляя собой особый экотоп с характерной средой.

На каменных россыпях выявлено более 90 % всех эпилитных лишайников, выявленных в регионе. Из них свыше 60 % не встречаются в других экотопах. Самыми многовидовыми родами являются *Rhizocarpon*, *Umbilicaria*, *Lecanora*, *Lecidea*, *Aspicilia*, *Porpidia*, *Melanelia*. На каменных россыпях встречаются и некоторые редкие виды: *Phylliscum demangeonii*, *Belonia russula*, *Aspicilia simoënsis* var. *isidiata*, *Lecanora atromarginata*.

Лишайники обладают высокой экологической пластичностью, но по сравнению с цветковыми растениями являются слабыми ценозообразователями. Поэтому они хорошо развиваются там, где роль цветковых растений минимальна. Наряду с другими споровыми организмами лишайники являются пионерами в заселении каменистых субстратов, особенно в условиях высокогорных каменных россыпей, где они часто формируют почти чистые лишайниковые сообщества. Благодаря тому, что экологическая среда на каменных россыпях мало изменяется на протяжении всего

профиля гор, многие эпилитные лишайники широко распространены во всех поясах.

Для каменных россыпей в пределах лесного пояса наиболее характерны *Acarospora glaucocarpa*, *Aspicilia transbaicalica*, *Bellemerea subsorediza*, *Fuscopannaria leucophaea*, *Lecidea silacea*, *Psorula rufonigra*, *Ropalospora lugubris* и др.

На каменных россыпях в высокогорьях произрастают *Allantoparmelia sibirica*, *Aspicilia obscurata*, *Bellemerea alpina*, *Boreoplaca ultrafrigida*, *Brodoa oroarctica*, *Fuscidea mollis*, *Ionaspis arctica*, *I. odora*, *Lecanora bicincta*, *L. crenulata*, *L. dispersa*, *Pertusaria excludens*, *P. solitaria*, *Rhizocarpon alpicola*, *Sporastatia testudinea*, *Stereocaulon apocalypticum*, *Umbilicaria cylindrica*, *U. proboscidea* и др.

Чаще всего именно эпилитные лишайниковые группировки являются связующим звеном между различными поясами растительности, позволяя высокогорным видам проникать в лесной пояс, а теплолюбивым видам по каменным россыпям на южных склонах подниматься в подгольцовый пояс.

Лишайниковые группировки каменистых субстратов, как и лишайниковые синузии колодника, представляют собой сукцессионный ряд. Вначале в составе синузии доминируют накипные лишайники, затем им на смену приходят эпилитные лишайники с листоватым талломом, а позднее поселяются кустистые и листоватые субэпигейды. Смена различных жизненных форм происходит тем быстрее, чем интенсивнее идет накопление мелкозема и растительных остатков.

Свежие скальные обнажения заселяются в первую очередь накипными лишайниками. Наиболее часто среди них встречаются *Aspicilia cinerea*, *Rhizocarpon geographicum*, *Lecanora campestris*, *L. polytropa*, *Porpidia cinereoatра*, *P. crustulata*, *Lecanora argopholis*. На каменных россыпях во влажных долинных лесах возрастает роль влаголюбивых видов – *Rhizocarpon badioatrum*, *Hymenelia lacustris*, *Amygdalaria elegantior*, *Aspicilia aquatica*.

Каменные россыпи в лесах заселяются накипными и листоватыми лишайниками: *Acarospora glaucocarpa*, *Aspicilia laevata*, *Caloplaca flavovirescens*, *Lecanora campestris*, *L. cenisia*, *L. polytropa*, *Lecidea lapicida*, *Arctoparmelia centrifuga*, *Lasallia pennsylvanica*, *Melanelia hepatizon*, *M. infumata*, *Parmelia omphalodes*, *Umbilicaria hyperborea*, *U. nuehlenbergii* и др. В затененных трещинах и нижних частях валунов изредка произрастает *Baeomyces carneus*. Практически постоянным видом в небольших гротах и на затененных стенках валунов является *Chrysothrix chlorina*. На каменных россыпях во влажных долинных лесах возрастает роль влаголюбивых видов – *Rhizocarpon badioatrum*, *Hymenelia lacustris*, *Amygdalaria elegantior*, *Aspicilia aquatica*. Большинство этих видов

имеют широкие голарктические ареалы в принадлежат к мон-танному или аркто-альпийскому элементам, исключение состав-ляет горностепной вид *Lecanora argopholis*.

Каменные россыпи в верхней части лесного и подгольцовом поясе наиболее богаты эпилитными лишайниками. Здесь отмече-ны *Anamylopsora pulcherrima*, *Arctoparmelia centrifuga*, *Aspicilia cinerea*, *Bellemerea cupreoatra*, *Lecidella stygmataea*, *Rhizocarpon eu-petraeoides*, *Rh. macrosporum*, *Porpidia crustulata*, *P. macrocarpa*. В верхней части лесного пояса увеличивается доля аркто-альпийских лишайников в сложении эпилитных лишайниковых синузий. Появляются такие виды, как *Asahinea chrysantha*, *Im-mersaria atroocarpa*, *Lecidea fuscoatrata*, *Melanelia stygia*, *Miri-quidica garovaglii*, *Ophioparma ventosa*, *Pseudephebe minuscula*, *P. pubescens* и др.

Дальнейшее накопление растительных остатков и гумуса создает благоприятные условия для поселения мохообразных, а вместе с ними и кустистых лишайников: *Cladina arbuscula*, *Cl. stellaris*, *Cladonia amaurocraea*, *Stereocaulon paschale*. На зам-шелых поверхностях валунов часто поселяются и листоватые, в основном мезофильные лишайники *Peltigera leucophlebia*, *P. malacea*, *Nephroma arcticum*, *Lobaria retigera*, *L. pulmonaria*. Вме-сте с ними, на открытых участках валунов произрастают *Porpidia crustulata*, *Umbilicaria caroliniana*, *Lecidea lapicida*, *Lecanora campestris*, *Parmelia omphalodes*, *Parmelia saxatilis*.

Скалы существенно беднее каменных россыпей по разнооб-разию обитающих на них лишайников. Тем не менее, следует от-метить, что скалы в лесном поясе, особенно в его нижней части дают приют вторичным эпилитам – неморальным лишайникам, некоторые из которых являются весьма редкими: *Phaeophyscia endococcina*, *Pyxine sorediata*, *Lobaria retigera*.

6.4. Подводные лишайники

Участие лишайников в сложении и функционировании вод-ных экосистем представляется вполне закономерным и не вызы-вает сомнений. Тем не менее, лишайники, встречающиеся в вод-ных экотопах изучены крайне недостаточно. Упоминания о ви-дах, обнаруженных в подводных условиях часто содержатся в различных флористических списках, но специальных исследова-ний по биологии и географии этих лишайников мало.

Подводные лишайники Байкальского региона изучены край-не неравномерно. Наиболее полные данные имеются по тем ре-гионам, где проводились специальные лихенологические исследо-вания, а именно – по Байкальскому хребту; хребту Хамар-Дабан;

территории Витимского заповедника. В настоящее время для водоемов установлено наличие 69 видов.

Исходя из особенностей распространения подводных лишайников в регионе и их экотопической приуроченности, можно сделать вывод о том, что далеко не все виды, обнаруженные в водоемах являются собственно водными – подавляющее их большинство встречается гораздо чаще вне водной среды. У. Уотсон (Watson) в 1919 г. предложил все водные лишайники подразделять на 4 основные группы: 1) погруженные постоянно; 2) часто заливаемые и постоянно сырые; 3) случайно заливаемые и часто влажные; 4) живущие в водопадах или в их непосредственной близости. Собственно водными в регионе можно считать только 19 видов, это те лишайники, которые не встречаются или пока не выявлены вне водоемов, остальные 50 видов – сухопутные.

Видовая насыщенность подводными лишайниками в разных районах региона неодинакова. В реках и ручьях Хамар-Дабана установлено наличие 28 видов; Байкальского хребта – 25 видов; хребтов Делюн-Уранского и Кодара – по 23 и 8 соответственно; для литорали Байкала – 17; окрестностей г. Усть-Илимска – 8 видов. Следует отметить, что из всего многообразия выявленных в водоемах лишайников, более 50 % (35 видов) отмечены лишь однажды. В этом отношении наиболее самобытной представляется лихенофлора водотоков Хамар-Дабана – 11 видов лишайников не отмечены более нигде в регионе. Только для хребтов Байкальского и Делюн-Уранского выявлено по 9 видов. *Rhizocarpon badioatrum* в качестве водного лишайника встречен только в окрестностях Усть-Илимска, а *Lecidea silacea* – на хребте Кодар. Только в Байкале установлено наличие 7 видов: *Thermutis velutina*, *Verrucaria aquatilis*, *V. cfr. maura*, *V. hydrella*, *V. laevata*, *V. papillosa*.

Наиболее интересным подводным лишайником региона является *Collema ramenskii* (рис. 50). Этот вид, впервые собранный А. Г. Раменским в Карелии, в озере Укшеозере на глубине 1,5 м и в Ленинградской области в озере Копенском на глубине 2–2,5 м был описан А. А. Еленкиным как новый для науки вид в 1922 году. Вскоре *Collema ramenskii* был найден В. Н. Яснитским в озере Байкал на глубине 4 м в заливе Мухор и на глубине 8 м в бухте Загли. Байкальские образцы были подробно изучены М. М. Голлербахом, что нашло отражение в его



Рис. 50. *Collema ramenskii*

статье, детально иллюстрирующей особенности строения таллома этого лишайника. Слоевище лишайника листоватое, зеленовато-оливкового цвета, в сухом состоянии сероватое, кожисто-пластинчатое, глубоко изрезанное на узкие ветвящиеся лопасти, что придает таллосу курчавый облик. В качестве фотобинта лишайника выступает цианобактерия, образующая внутри слоевища цепочки клеток. В настоящее время произрастание этого вида установлено для многих точек региона. *Collema ramenskii* обитает на камнях, реже на заиленных грунтах в бухтах и заливах Байкала: в бухтах Загли, Харин-Ирги – на глубинах 8–9 м, в заливе Мухор и Куркутской бухте – на глубине 3–4 м, в Тутской бухте и на Ушканьих островах – на глубине до метра. Кроме того, коллема Раменского выявлена еще в нескольких проточных водоемах, в частности, слоевища лишайника были обнаружены на валунах в реках Едарма и Ярослав Усть-Илимского района Иркутской области, обе эти реки относятся к бассейну Ангары.

Возможность поселения лишайников как аэрофильных организмов в водной среде вероятна только при условии, что они имеют приспособления, позволяющие длительное время проводить под водой. Немаловажную роль в этом играет морфологический тип слоевища. Среди выявленных в регионе подводных лишайников подавляющее большинство – 55 видов имеет накипной тип слоевища; листоватых лишайников – 10; карликовокустистых – 3 (*Coenogonium nigrum*, *Ephebe hispidula*, *Thermutis velutina*) и только *Lempholemma polyanthes* имеет мелколистоватый тип таллома. Обращает на себя внимание полное отсутствие в водной среде крупных кустистых лишайников, возможно подобный факт объясняется слабой приспособленностью таких талломов к условиям водоемов. По всей вероятности накипные лишайники, как правило, лишенные нижнего корового слоя, легче адаптируются к условиям постоянного избыточного увлажнения.

Широко известно, что лишайники обладают строгой субстратной приуроченностью – они редко переходят на другие субстраты, даже оказавшись в непривычных для себя условиях. Водная среда может предоставить для произрастания лишайников небогатый выбор субстратов, поэтому распространение подводных лишайников часто связано с наличием подводных скал и валунов. На погруженных в воду мхах выявлены только *Lempholemma polyanthes*, *Leptogium burnetiae*, *L. gelatinosum*. *Collema ramenskii* способна осваивать три типа субстрата – этот вид произрастает на погруженных замшелых валунах, слабо заиленных грунтах водоемов, а в озере Байкал еще и на валунах.

Глава 7. РЕДКИЕ И РЕЛИКТОВЫЕ ЛИШАЙНИКИ

Одной из основных задач ботаники является выявление, изучение и охрана редких растительных сообществ и редких видов растений и животных. Любые редкие виды невозможно сохранить отдельно от той экологической среды, где они обитают.

При анализе лишенофлоры обычно обращается внимание на виды, принадлежащие к трем категориям: 1) лишайники, внесенные в Красные книги и виды, рекомендованные для местной охраны; 2) реликтовые лишайники; 3) лишайники, известные из нескольких местообитаний, в том числе новые для Байкальской Сибири.

7.1. Виды, внесенные в Красные книги

Среди лишайников, внесенных в Красные книги СССР (1984) и РСФСР (1988) на территории Байкальского региона произрастают: *Lobaria retigera*, *Leptogium burnetiae*, *L. hildenbrandii*, *Tuckermaria laureri*, *Asahinea scholanderi*, *Lobaria pulmonaria*, *Nephromopsis komarovii*, *Pyxine soorediata*, *Coccocarpia cronia*, *C. erythroxili*, *Hypogymnia hypotripella*, *Coelocaulon steppae*, *Omphalina hudsoniana*.

На основании изучения лишенофлоры Байкальской котловины Т.В. Макрый указывает около 50 видов лишайников – редких, реликтовых и находящихся на границе своего распространения, которые нуждаются в охране как на территории России, так и в более мелких регионах, среди них *Lobaria meridionalis*, *Sticta nylanderiana*, *Pseudevernia furfuracea*, *Cladonia kanewskii*, *Lasallia pertusa*. Также отмечены реликтовые лишайники третичной неморальной и неморально-субтропической флоры с широкими мультирегionalными ареалами с менее выраженными дизъюнкциями: *Pannaria conoplea*, *Heterodermia speciosa*, *Ramalina pollinaria*, *Cetrelia cetrarioides* и *Endocarpon adsurgens*. Видами известными из 1-2 пунктов являются *Acarospora anomala*, *Aspicilia simoënsis* var. *isidiata*, *Belonia russula*, *Catolechia wahlenbergii*, *Parmelia shinanoana*, *Thelocarpon laureri* и *Usnea diffracta*.

В последние годы усилиями лишенологов, работавших в регионе, редкие лишайники внесены в Красные книги республики Бурятия, Читинской области и Агинского Бурятского автономного округа и Красную книгу Усть-Ордынского Бурятского автономного округа (табл. 5)

Таблица 5

Лишайники, внесенные в Красные книги региона

№	Вид	Красная книга		
		Бу- ря- тия	Читин. обл.	УОБАО
1	2	3	4	5
1	<i>Asahinea scholanderi</i> (Llano) C. Culb. et W. Culb.	3 R	3 R	-
2	<i>Bryoria bicolor</i> (Ehrh.) Brodo et D. Hawksw.	3 R	-	-
3	<i>Bryoria capillaris</i> (Ach.) Brodo et D. Hawksw.	3 R	-	-
4	<i>Cetrariella fastigiata</i> (Delise ex Nyl.) Kärnefelt et Thell	-	3 R	-
5	<i>Cetrelia alaskana</i> (Llano) C. Culb. et W. Culb.	3 R	-	-
6	<i>Cladonia kanewskii</i> Oxner	-	3 R	-
7	<i>Cladonia nipponica</i> Asah.	-	3 R	-
8	<i>Coccocarpia erythroxyli</i> (Spreng.) Swinscow et Krog	3 R	3 R	-
9	<i>Coccocarpia palmicola</i> (Spreng.) Arv. et D. Galloway	3 R	3 R	-
10	<i>Collema fragrans</i> (Sm.) Ach.	3 R	-	-
11	<i>Collema subflaccidum</i> Degel.	3 R	-	-
12	<i>Dendriscoaulon umhausense</i> (Auersw.) Degel.	3 R	3 R	-
13	<i>Fuscopannaria ahlneri</i> (P.M. Jörg.) P.M. Jörg.	-	3 R	-
14	<i>Heppia solorinoides</i> (Nyl.) Nyl.	-	3 R	-
15	<i>Heterodermia japonica</i> (M. Satō) Swinscow et Krog	3 R	-	-
16	<i>Hypogymnia pseudophysodes</i> (Asah.) Rassad.	3 R	-	-
17	<i>Hypogymnia pulverata</i> (Nyl. ex Cromb.) Elix	3 R	-	-
18	<i>Hypogymnia submundata</i> (Oxner) Rassad.	2 V	-	-
19	<i>Hypotrachyna sinuosa</i> (Sm.) Hale	3 R	-	-
20	<i>Masonhalea richardsonii</i> (Hook. in Richards.) Kärnefelt	3 R	3 R	-
21	<i>Menegazzia terebrata</i> (Hoffm.) Massal.	3 R	-	-
22	<i>Myelochroa metarevoluta</i> (Asah.) Elix et Hale	3 R	-	-
23	<i>Leptogium asiaticum</i> P.M. Jörg.	3 R	3 R	-
24	<i>Leptogium brebissonii</i> Mont.	2 V	-	-
25	<i>Leptogium burnetiae</i> Dodge		3 R	-
26	<i>Leptogium hildenbrandii</i> Nyl.	2 V	3 R	-
27	<i>Lichinella nigritella</i> (Lettau) Moreno et Egea	-	3 R	-
28	<i>Lobaria orientalis</i> (Asah.) Yoshim.	2 V	-	-
29	<i>Lobaria isidiosa</i> (Müll. Arg.) Vain.	3 R	-	-
30	<i>Lobaria pulmonaria</i> (L.) Hoffm.	2 V	2 V	2 V
31	<i>Lobaria retigera</i> (Bory) Trevis.	3 R	3 R	3 R
32	<i>Lobaria scobiculata</i> (Scop.) DC.	3 R	3 R	-
33	<i>Nephromopsis komarovii</i> (Elenk.) Wei	3 R	3 R	-
34	<i>Normandina pulchella</i> (Borrer) Nyl.	-	3 R	-
35	<i>Omphalina hudsoniana</i> (H.S. Jenn.) H.E. Bigelow	3 R	-	-
36	<i>Phaeophyscia pyrrhophora</i> (Poelt) Awasthi et Joshi.	3 R	-	-
37	<i>Pannaria conoplea</i> (Ach.) Bory	3 R	-	-
38	<i>Parmelina quercina</i> (Willd.) Hale	3 R	-	-
39	<i>Peltula radicata</i> Nyl.	-	3 R	-

1	2	3	4	5
40	<i>Peltula zabolotnoi</i> (Elenk.) Golubk.	-	3 R	-
41	<i>Placolecis opaca</i> (Fr.) Haf.	-	3 R	-
42	<i>Placopsis cribellans</i> (Nul.) Räsänen	-	3 R	-
43	<i>Punctelia subrudecta</i> (Nyl.) Krog	3 R	-	3 R
44	<i>Pyxine soreliata</i> (Ach.) Mont.	3 R	3 R	-
45	<i>Stereocaulon arenarium</i> (Savicz) Lamb	-	3 R	-
46	<i>Tuckneraria laurei</i> (Krempelh.) Randl. et Thell	-	3 R	2 V
47	<i>Umbilicaria pulvinata</i> (Savicz) Frey	-	3 R	-
48	<i>Usnea longissima</i> Ach.	3 R	-	-

В соответствии с классификацией категорий редких и исчезающих видов, предложенной Комиссией по редким и исчезающим видам Международного союза охраны природы и природных ресурсов, при отборе лишайников, занесенных в Красные книги, использовались следующие критерии:

2 V – уязвимые виды, которым может грозить исчезновение, если факторы, вызывающие сокращение численности, будут продолжать действовать. К этой категории отнесены виды, численность которых пока достаточно велика, но заметно уменьшается вследствие значительных нарушений местообитаний.

3 R – редкие виды, представленные небольшими популяциями или популяциями с неизвестной динамикой численности, которые в настоящее время не находятся под угрозой исчезновения, но рискуют оказаться таковыми из-за узости экологической амплитуды и ограниченности ареала.

7.2. Реликтовые виды

Вопрос о реликтовых видах всегда возникает при исследовании флоры того или иного региона и имеет особое значение при изучении флорогенезиса и истории растительности. В ботанике разные авторы различали реликты: геоморфологические, формационные, экологические, климатические. Обычно под реликтами понимают виды, сохранившиеся с прошлых эпох, благодаря чему они служат отражением исторического развития флоры.

Определяющими критериями реликта являются значительные дизъюнкции ареала, отдельные разрозненные местонахождения, как правило, приуроченные к рефугиальным зонам и климатические противоречия локальных местонахождений по сравнению с основными ареалами.

Сведения о реликтах в лишенофлоре Южной Сибири и сопредельных территорий содержатся в многочисленных флористиче-

ских сводках и отдельных публикациях. Анализируя неморальный элемент в лишенофлоре Советской Арктики, А.Н.Окснер в 1946г. впервые указал ряд реликтовых видов в лишенофлоре Прибайкалья и Забайкалья: *Parmelia sinuosa*, *Heterodermia speciosa*, *Pyxine sorediata*, *Phaeophyscia endococcina*, *Lobaria retigera*.

7.2.1. Неморальные реликты

Особый интерес представляют неморальные виды. Они сохранились как следы некогда сплошного циркумарктического пояса широколиственных лесов. Возможно, именно эти миоценовые леса тургайского типа сыграли большую роль в формировании лишенофлоры Сибири.

Трудно предположить, что виды, достигшие своего максимального распространения в определенных климатических условиях, сохраняют свой первоначальный ареал при их изменении – похолодании и усилении континентальности. Чем сильнее изменялся климат по сравнению с оптимальным для каждого вида, тем сильнее сокращался его ареал. О сокращении ареала вида указывает его прерывистость. Иногда ареал состоит из несвязанных между собой (островных) участков. Наиболее термолабильные формы приспособились к изменившимся условиям и вошли в состав преобразованной флоры в качестве полноправных членов. А. В. Бардунов в 1974 г. предложил неморальные по происхождению, но широко расселившиеся в бореальной зоне мхи, не имеющие дизъюнкций в ареалах, объединять в группу «селективных». По мнению Т. В. Макрый, из лишайников к ним относятся *Lobaria pulmonaria*, *Physcia aipolia*, *Ph. stellaris* и др. В силу экологической пластичности селективные виды на протяжении своих обширных ареалов достаточно ценотически активны и редкими не являются.

Адаптивная способность лишайников и малые размеры их талломов позволяют им значительно лучше по сравнению с цветковыми растениями переживать неблагоприятные условия. В силу этого реликтовые лишайники отличаются более равномерным распределением.

Т. В. Макрый, анализируя лишенофлору Байкальского хребта выделила немногочисленную группу реликтоподобных лишайников (реликтоидов), которые не показывают значительных дизъюнкций ареалов, но не могут считаться и селективными.

Таким образом, неморальные лишайники распадаются на несколько групп – «селективные виды», реликты и реликтоиды – в разной степени приспособленные к современным условиям.

В ареалах реликтовых лишайников неморального элемента, кроме обширных дизъюнкций, четко прослеживается связь с тропическими флорами, а также с широколиственными лесами Восточной Азии. Так, ареал эпифитного евразийского лишайника *Leptogium hildenbrandii* характеризуется большой дизъюнкцией – от Восточной Европы до Байкальской Сибири. На территории России известны местонахождения: в Амурской области, Тункинской долине, Южном Прибайкалье. Чаще всего лишайник произрастает в долинных лесах из тополя душистого.

Leptogium burnetiae, как и *L. hildenbrandii* имеет дизъюнктивный ареал. Лишайник довольно широко распространен в тропиках и субтропиках Палеотропического и Неотропического флористических царств, а также произрастает в океанических районах востока Северной Америки, Южной Европы, Японии и Китая. В континентальной Азии известен из Забайкалья, Прибайкалья, Горной Шории, приводится для нагорья Сангилен, Алтая, Восточного Саяна и Монголии.

Распространение вида *L. asiaticum* связано с Юго-Восточной Азией, Восточной Африкой, Восточной Европой, Австралией. В Прибайкалье вид обнаружен как эпилит и стволовой эпифит на хребтах Байкальском, Приморском и Хамар-Дабан. Из 85 известных видов рода *Lobaria* большинство связано с тропиками и субтропиками, где находится центр их видового разнообразия. В умеренной зоне богата видами лобарий Восточная Азия. Одним



Рис. 51. *Lobaria pulmonaria*

из самых распространенных и ценологически активных лишайников этого рода является *Lobaria pulmonaria* (рис. 51). Часто он встречается вплоть до верхней границы леса, однако предпочитает хорошо увлажненные тенистые местообитания и встречается не только как эпифит, но и на замшелых валунах. *Lobaria pulmonaria* обладает обширным ареалом, охватывающим Европу, Азию, Северную Америку, Африку, Австралию без явных признаков дизъюнкций. В Прибайкалье вид достаточно обычный – в лесных и горнотаетажных районах, поэтому и рассматривается как селективный неморальный лишайник.

В противоположность предыдущему лишайники *Lobaria retigera* и *L. meridionalis* встречаются значительно реже. Ареал *L.*

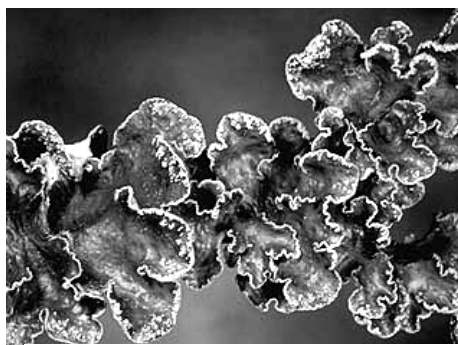


Рис. 52. *Sticta limbata*

retigera охватывает приокеаническую Азию, Восточную Африку, Мадагаскар, единичные местонахождения известны из Австралии, Северной Америки и Монголии. В Восточной Сибири и Монголии вид встречается спорадически в смешанных темнохвойных и пихтовых лесах на замшелых затененных скалах. Эпифитный лишайник *Lobaria meridionalis* распро-

странен в Восточной Азии, обнаружен он также на Алтае и на хребте Хамар-Дабан.

Центром видового разнообразия рода *Sticta* являются тропические и субтропические области южного полушария, наибольшее число видов принадлежит австралийской и новозеландской флорам. В нашем регионе выявлено три представителя рода – *Sticta fuliginosa*, *S. limbata* (рис. 52) и *Sticta nylanderiana*.

Среди неморальных представителей сем. *Parmeliaceae* следует остановиться на представителях родов *Cetrelia* и *Nephromopsis*. Род *Cetrelia* в своем распространении проявляет явное тяготение к районам Восточной и Юго-Восточной Азии, из 14 видов рода – 13 встречаются в этом регионе.

Крайне редким является *Nephromopsis komarovii*. В настоящее время этот лишайник известен из многих горных районов Южной Сибири и Монголии, однако всюду встречается не часто. На Дальнем Востоке *N. komarovii* известен как типичный эпифит.

Евроазиатский неморальный лишайник *Tuckneraria laureri* (рис. 53) широко распространен в Сибири, где встречается на стволах и ветвях де-



Рис. 53. *Tuckneraria laureri*

ревьев и на камнях в нижней части лесного пояса. В противоположность предыдущему виду, реликтовый лишайник *Allocetraria oakesiana* встречается крайне редко. Ареал вида охватывает Европу и Северную Америку, но имеет значительные дизъюнкции.

Из четырех видов рода *Waynea* – три встречаются в тропиках и субтропиках. В умеренной зоне только один, недавно описанный с Тункинских гольцов вид – *Waynea hirsuta*. Лишайник произрастает на Байкальском хребте, Хамар-Дабане, а также выявлен на г. Сохондо и в Витимском заповеднике в долинных тополевых лесах в качестве эпифита на тополе душистом.

Только на территории Витимского заповедника обнаружен *Usnea diffracta*. На территории России *Usnea diffracta* произрастает в Приморском и Хабаровском краях, Еврейской АО, островах Сахалин и Кунашир. Общее распространение вида связано с притихоокеанскими районами Азии: Япония, Корея, Китай, остров Тайвань.

7.2.2. Редкие степные лишайники

Большинство лишайников, которые внесены в Красные книги СССР и РСФСР являются неморальными или неморально-субтропическими, лишь два вида – *Aspicilia oxneriana* и *Cetraria steppae* – ксерофильные. Тем не менее, для многих редких ксерофильных лишайников возможности выживания в настоящее время значительно более сложны. Лишайники пустынно-степных и горно-степных экотопов при всей своей выносливости и приспособленности к экстремальным условиям существования весьма чувствительны к нарушению экологических условий. Распахивание степей и разработка каменистых участков под карьеры приводит к уничтожению естественных экотопов и субстратов, а следовательно, и к уничтожению редких видов лишайников.

По сравнению с реликтами неморальной флоры, реликтовые лишайники ксеротермического периода в Байкальском регионе изучены гораздо слабее. Сведения о них содержатся только в публикациях Т. В. Макрый.

Пустынно-степные лишайники находятся в Байкальской Сибири у северной границы своего распространения. Горно-ксеротические виды часто являются более редкими, чем пустынно-степные, и встречаются в отдельных реликтовых местообитаниях, изолированных от основного ареала. Характер распространения этих лишайников, а также их узкая экологическая специализация в дополнение к крупным дизъюнкциям в ареалах, позволяют предположить их реликтовый характер.

Литологические и палинологические данные показывают, что в конце мела–первой половине палеогена на территории Восточной Сибири существовал субтропический материковый климат, близкий к климату влажных тропиков и субтропиков. До среднего эоцена характерной особенностью растительности было разнообразие сообществ, диапазон которых варьировал от пустынь до вечнозеленых дождевых и горных хвойных лесов.

Живых свидетелей растительности палеогена сохранилось очень мало. Выжили лишь те виды, которые имели более широкую экологическую амплитуду, или те, которые в условиях субтропического климата встречались в наименее теплых местообитаниях, например в высокогорьях. К наиболее древним принято относить реликтовые лишайники сонорско-древнесредиземноморского элемента, представленные, в основном, пустынными видами семейства *Acarosporaceae*, такими как *Acarospora bornmuelleri*.

Следующий период иссушения и потепления совпал со второй половиной неогена. Климат от теплоумеренного приближался к умеренному. В это время значительно увеличились площади открытых ксерофильных сообществ, простираясь от Дуная до центральной части Якутии. Вероятно, к этому времени следует отнести расселение ксерофильных горностепных видов, особенно тех, которые имеют евро-сибирский ареал. Из числа лишайников к таким видам можно отнести *Aspicilia transbaicalica* и *Endocarpon pusillum*. К этому же времени, по-видимому, относится и распространение в Забайкалье типичного пустынного лишайника *Peltula radicata*, ареал которого в ксеротермический максимум, вероятно, простирался далеко на север, вплоть до территории Витимского заповедника, где в настоящее время лишайник обнаружен лишь в одном единственном местонахождении – далеко не в типичном экотопе.

В аридных и субаридных районах Байкальской Сибири – в Западном Прибайкалье, Юго-Западном и Юго-Восточном Забайкалье – выявлено много редких ксерофильных лишайников: *Placolecis opaca*, *Heppia adriatica*, *H. solerinoides*, *Peltula omphaliza*, *P. placodisans*, *P. obscuratula*, *P. zabolotnoi*, *P. radicata*, *Lichinella nigrigella*, *Caloplaca conglomerata*, *C. bipruinosa*, *Buellia elegans*, *Solorinella asteriscus* и др. Все они – накипные, преимущественно чешуйчатые лишайники, часть из которых – эпилиты, а часть – эпигейды, некоторые обитают и на камнях, и на почве.

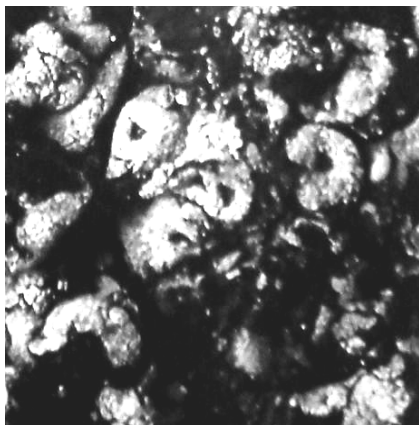


Рис. 54. *Heppia solorinoides*

Португалия), Африки (Марокко, Алжир, Тунис, Египет), Азии (Сирия) и острова Сицилия, Корсика, Канарские. Этот вид обитает на карбонатной почве и на прослойках мелкозема в расщелинах известняковых и содержащих карбонаты скал в степных сообществах.

Peltula radicata (рис. 55) также характеризуется древнесредиземноморским ареалом. В регионе вид распространен в Даурии, и в Прибайкалье – на острове Ольхон (мыс Хобой), в Тажеранской степи, в окрестностях залива Куркут, мысов Шида и Зундук.

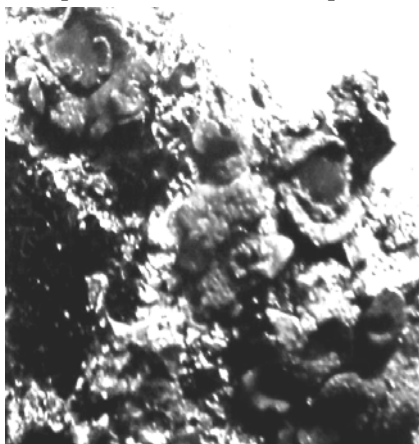


Рис. 55. *Peltula radicata*

Heppia solorinoides (рис. 54) – редкий аридный кальцефильный лишайник с дизъюнктивным древнесредиземноморским ареалом, встречающийся в России в двух районах Байкальской Сибири. Он распространен в Прибайкалье – на Маломорском побережье Байкала (в Тажеранской степи, в окрестностях залива Куркут, мысов Шида, Улирба, Зундук), а также в Юго-Восточном Забайкалье – в Даурии. Общий ареал вида охватывает Средиземноморские побережья Европы (Испания, Португалия), Африки (Марокко, Алжир, Тунис, Египет), Азии (Сирия) и острова Сицилия, Корсика, Канарские. Этот вид обитает на карбонатной почве и на прослойках мелкозема в расщелинах известняковых и содержащих карбонаты скал в степных сообществах.

Средиземноморские побережья Европы (Испания, Португалия), Африки (Марокко, Алжир, Тунис, Египет), Азии (Сирия) и острова Сицилия, Корсика, Канарские. Этот вид обитает на карбонатной почве и на прослойках мелкозема в расщелинах известняковых и содержащих карбонаты скал в степных сообществах. Несколько местонахождений выявлено в долине р. Чикой и на Джидинском нагорье. Ареал вида охватывает Северную Африку (Алжир, Марокко), Аравийский полуостров и Центральную Азию (Китай, Монголия, Киргизия). На севере заходит в Южную Сибирь, где кроме Байкальского региона отмечен в Саянах и Убсунурской котловине. Обитает на силикатных, реже – карбонатных скалах в расщелинах и на каменистой поверхности в степях и полупустынях.

Peltula zabolotnoi (рис. 56) – довольно редкий ксерофильный лишайник с узким центральноазиатским ареалом. В Байкальском регионе отмечен в Даурии и на Маломорском побережье Байкала – в Тажеранской степи. Общее распространение связано с Центральной Азией (Монголия, Китай), на севере вид заходит в Южную Сибирь, где кроме Байкальской Сибири встречается в Курайской степи на Алтае. Обитает на супесчаной слабокарбонатной почве на прослойках между камнями – в сухих степях и полупустынях.

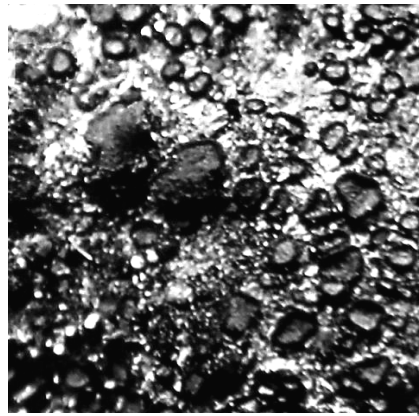


Рис. 56. *Peltula zabolotnoi*

Solorinella asteriscus (рис. 57) – редкий кальцефильный горно-степной лишайник с узким, крайне дизъюнктивным евразийско-североамериканским ареалом. В регионе известен из Приольхонья – Тажеранская степь, окрестностей залива Куркут, мыса Шида, а также с мыса Рытый. Общее распространение связано с горными районами Центральной Европы (Северная Италия, Франция, Швейцария, Австрия, Чехия, Германия, Южная Норвегия), разрозненные местонахождения имеются в Канаде, Тянь-Шане и Южной Сибири, где кроме Прибайкалья лишайник выявлен на Алтае и в Саянах. Вид обитает в степных экотопах на тонких прослойках известковой почвы в местах выхода известняков, а также на известковых суглинистых селевых наносах.

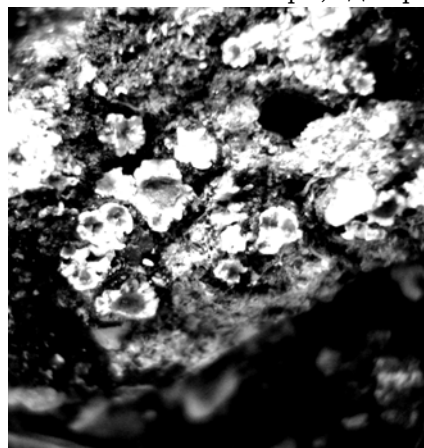


Рис. 57. *Solorinella asteriscus*

Приольхонские степи Байкала, наряду с Даурскими степями имеют важное значение как рефугиумы пустынно-степных и горно-ксерофильных лишайников, поскольку именно в этих районах обитает наибольшее число редких ксерофильных видов.

Глава 8. МЕТОДЫ ЛИХЕНОИНДИКАЦИИ

Под термином «лихеноиндикация» понимают один из разделов биоиндикации. Биоиндикация – один из специфических методов мониторинга, связанный с определением степени загрязнения геофизических сред при помощи живых организмов – биоиндикаторов. Организмы-индикаторы должны отвечать строго определенным требованиям:

- 1) не должны быть слишком чувствительными и слишком устойчивыми к загрязнению;
- 2) должны быть широко распространенными по земному шару, причем каждый вид должен быть приурочен к определенному местообитанию;

Лишайники соответствуют предложенным критериям. Они реагируют на загрязнение несколько иначе, чем высшие растения. Например, при кратковременных воздействиях высоких концентраций сернистого газа, когда у высших растений проявляются признаки угнетения, лишайник внешне никак не меняется. Вместе с тем длительное воздействие низких концентраций загрязнителей вызывает у лишайников такие повреждения, которые не исчезают вплоть до гибели их слоевищ. Это связано с тем, что лишайники возобновляют свои клетки медленно и отличаются крайне медленным ростом.

Один из ведущих эстонских лихенологов Х. Х. Трасс (H. Trass) разделил методы лихеноиндикации на три группы:

- 1) *Организменный уровень*. Методы, которые позволяют изучать изменения, происходящие в строении и жизненных функциях лишайников.
- 2) *Флористический уровень*. Описание видов лишайников, обитающих в районах с разной степенью загрязнения атмосферы.
- 3) *Ценотический уровень*. Методы изучения лишайниковых сообществ в загрязненных районах и составление специальных лихеноиндикационных карт.

В 2002 г. была опубликована монография Л. Г. Бязрова «Лишайники в экологическом мониторинге», в которой собраны и обобщены как результаты оригинальных исследований автора, так и материалы многочисленных публикаций о применении лишайников в мониторинге состояния окружающей среды. Все разработанные лихеноиндикационные методы подробно характеризуются как с точки зрения верифицируемости получаемых данных, так и с точки зрения методологии.

А. Г. Бязровым разработана детальная схема возможных лишеноиндикационных исследований (рис. 58) с учетом возможных трудностей и расчетом стоимости.

Использование лишайников для целей биоиндикации и биомониторинга качества воздушного бассейна основано на существовании среди представителей лишайников видов, различающихся степенью чувствительности к загрязнению воздуха. Чувствительность представителей разных видов устанавливалась эмпирически на основе результатов градиентных исследований в природе и разных способов фумигации, проведенных в лабораторных условиях.

Загрязнители могут оказывать на лишайники как острое, так и хроническое действия. Высокие объемы атмосферных выпадений и значительные концентрации загрязнителей воздуха, достаточные для проявления таких острых повреждений, как некрозы, инфекции, гибель, обычно характерны для местностей вокруг изолированных источников загрязнителей (работающие на ископаемом топливе электростанции, цементные предприятия, газо- и нефтеочистительные заводы, сталеплавильные предприятия, заводы по производству алюминия, химические и целлюлозно-бумажные предприятия). Наибольшее число исследований посвящено действию двуокиси серы (SO_2) и фторидов. Эти загрязнители имеют биологическое значение в той биологической форме, в какой они были выброшены в атмосферу, и потому их называют первичными. Вторичные загрязнители образуются как результат химических реакций первичных загрязнителей во время их переноса в атмосфере. Примерами вторичных загрязнителей являются озон (O_3), пероксиацетилнитрат (PAN) и кислотные дожди.

Также опасны, а возможно, гораздо более токсичны, и другие загрязнители, такие как диоксины, дибензофураны, а также ряд микроэлементов и металлов. В воздухе присутствуют и другие загрязнители, число которых постоянно растет.

Хронические повреждения проявляются после длительного или повторного воздействия высоких концентраций загрязнителей воздуха, связанных со стационарными или передвижными источниками загрязнения. Вероятность гибели тканей в результате хронического воздействия невелика, но возможно появление таких симптомов, как хлороз (потеря хлорофилла, пожелтение) и замедление роста. На уровне сообщества чувствительные виды могут от загрязнения исчезать.



Рис. 58. **Схема возможных лишеноиндикационных исследований**

8.1. Показатели чувствительности талломов лишайников к загрязнению

Степень чувствительности лишайников к загрязнению воздуха определяется на основе изучения многих признаков этих организмов. Выбор изучаемых признаков зависит от типа и уровня имеющегося загрязнения, выбранных видов лишайников, особенностей исследования и возможностей исследователя.

8.1.1. Морфологические параметры

Заметные морфологические изменения слоевищ нельзя вызвать в лабораторных условиях, поскольку для этого недостаточно времени. Зафиксировать изменение морфологических показателей талломов можно только в природе и только при достаточно длительном воздействии загрязнителя. Обычная реакция – изменение цвета до полного обесцвечивания, часто выявляется приобретение розоватой или коричневатой окраски, а также наличие в популяции более компактных и мелких талломов. Некоторые морфологические изменения являются видоспецифичными. Так, в зависимости от действия окислителей, у представителей рода *Hypogymnia* заметно варьирует окраска. У видов *Cladonia* действие озона и кислотных осадков вызывает необычное увеличение высоты и характера ветвления таллома. Для лишайников рода *Peltigera*, произрастающих на почвах с высоким содержанием металлов характерно укорочение ризин и гипертрофия сердцевины. Талломы *Hypogymnia physodes* в городах имеют более толстый водорослевый слой и более тонкий слой коры.

Осмотр слоевища невооруженным взглядом или при помощи лупы позволяет оценить внешний вид избранных видов и выявить такие свойства лишайников, как цвет, размер, особенности размножения. Преимущество такого способа в том, что он не требует сложного оборудования и больших затрат.

Выводы делаются на основе сравнения фиксированных признаков:

- до и после обработки загрязнителем;
- через определенные промежутки времени на тех же местах;
- и (или) по градиенту расстояния от известного источника загрязнения;

Репродуктивная способность является очень чувствительным механизмом, снижение которой может привести к исчезновению представителей вида с территории. Изменение репродуктивного потенциала вследствие загрязнения обнаруживается раньше других визуальных повреждений слоевища. В более загрязненных

районах образование слоевищами апотециев заметно снижается. Повышенная концентрация SO_2 в воздухе стимулирует образование соредий и изидий, но уровень выживаемости этих вегетативных диаспор снижается.

Лишайники растут намного медленнее сосудистых растений, поэтому рост как показатель их реакции на загрязнение воздуха используется в полевых работах нечасто. Месячный прирост, выражаемый как увеличение сухого веса или размера слоевищ, можно определить только для быстрорастущих видов. Фотографирование и точные способы измерения площади слоевищ демонстрируют снижение скорости роста в загрязненных районах.

При изучении реакции микобионта и фотобионта на загрязнение установлено, что грибной компонент более толерантен к загрязнению, чем водоросль.

8.1.2. Физиологические процессы

Изучение физиологических процессов в лишайниках позволяет выявить отклонения от нормального функционирования организма или некоторых его частей под влиянием загрязнения воздуха. Существует много способов определения изменений показателей физиологических процессов, но все они требуют определенного уровня оснащения приборами. Кроме того, физиологические процессы варьируют в зависимости от сезона или географического положения. Также известно, что разные части одного слоевища отличаются по таким показателям, как фотосинтетическая и нитрогеназная активность, концентрация пигментов и т.д. Все эти особенности необходимо учитывать при сборе материала и интерпретации результатов.

Пигменты. Чаще всего для оценки повреждения слоевищ лишайников загрязнением среди пигментов используется хлорофилл и продукты его распада. Концентрации загрязнителей и время их воздействия изменяют общее содержание хлорофилла, соотношения хлорофиллов $a:b$ или отношение хлорофилла к продуктам его распада, снижается также процент концентрации хлорофилла.

Одним из видимых сигналов повреждения лишайников является обесцвечивание или изменение цвета слоевища, которое вызывается разрушением молекул хлорофилла. В лишайниках постоянно обнаруживаются общие хлорозы и некрозы как реакция на SO_2 , HF, окислители и Cu, но специфический характер реакции на действие какого-либо конкретного загрязнителя еще не установлен.

Начальное разрушение хлорофиллов *a* и *b* и соответствующие им феофитины (продукты распада) не обнаруживаемые визуально, можно определить при помощи экстракции и спектрометрических измерений. Для обнаружения начальных проявлений деградации пигментов используется метод микроскопического определения флуоресценции. При голубом и ультрафиолетовом возбужденном свете фотобионт показывает первичную красную флуоресценцию. После воздействия на слоевище SO_2 эта флуоресценция переходит сначала к коричневой или оранжевой и, наконец, к белой. В сравнении с экстракцией пигментов этот способ имеет преимущества в скорости, а также в возможности работы с более мелкими образцами лишайников.

Нитрогеназная активность. Около 10 % всех видов лишайников содержат цианобактерии, многие из которых могут фиксировать атмосферный азот и превращать его в форму, пригодную для использования. Эта способность лишайников зависит от pH при оптимуме pH=7 для изолированной *Nostoc*. В лишайнике этот оптимум может быть снижен в более кислую сторону pH=5. Дальнейшее окисление из-за загрязнения SO_2 или NO_2 может сдерживать фиксацию N_2 . Экспериментальные исследования подтвердили, что pH=4 дождевой воды является пороговым для фиксации азота большинством видов.

Измерение размеров фиксации азота является трудной и дорогостоящей процедурой. Однако измерение нитрогеназной активности проще и дешевле. В присутствии нитрогеназных ферментов ацетилен превращается в этилен. Соответственно, уровень нитрогеназной активности отражает количество произведенного этилена. Уровни этилена и ацетилена можно измерить на газовом хроматографе.

Дыхание, фотосинтез. Процессы фотосинтеза и дыхания регулируются мембранами и потому зависят от их целостности. Энергия для каждого процесса образуется за счет градиента pH плазмы двух сторон мембраны. Загрязнители воздуха воздействуют на целостность мембраны и pH плазмы. Фотосинтез измеряется главным образом как поглощение CO_2 или фиксация ^{14}C ; дыхание – как высвобождение CO_2 . Эти процессы наблюдаются только при определенном водонасыщении таллома. Сухие слоевища практически латентны и способны без вреда выдержать действие крайних температур. Фотосинтез, естественно – свойство фотобионта, тогда как дыхание – преимущество грибного компонента, поскольку доля грибной массы в лишайнике гораздо выше. В общем, фотосинтез более чувствителен к загрязнению в сравнении с дыханием, это означает, что водоросли более чувствительны, чем грибы.

Существенно снижают показатели фотосинтеза такие вещества, как SO₂, озон, плавиковая кислота, а также низкие концентрации меди, серебра и ртути. Установлено, что магний, кальций, никель и цинк практически не влияют на скорость усвоения ¹⁴C.

8.2. Градиентный анализ

Метод градиентного анализа предполагает, что фиксируемые параметры лишайников меняются по изучаемому градиенту показателя среды. Последний может варьировать как в пространстве, так и во времени. Соответственно, в первом случае наблюдения за выбранными свойствами лишайников проводят в разных точках территории, но практически одновременно; во втором – через определенные интервалы времени.

Виды лучше всего бывают представлены в оптимальных для них условиях среды и деградируют с приближением к пределам выносливости. Градиентный анализ используют и для определения реакции лишайников на различные свойства среды, включая климатические показатели, особенности субстрата, а также факторы нарушения местообитаний.

Чаще всего фиксируемыми показателями являются видимые повреждения, такие как обесцвечивание или деформация слоевища, изменения в структуре сообщества (богатство видов или покрытие), и физиологические процессы (фотосинтез, активность нитрогеназы, поглощение элементов, свойства пигментов).

При проведении индикационных исследований градиентным методом возникают следующие трудности:

- трудности с идентификацией видов, особенно сильно поврежденных слоевищ;
- установление наилучших индикаторных видов для специального изучения;
- необходимость обоснования того, что фиксируемый результат отражает процессы загрязнения, а не другие биотические или абиотические факторы.

8.3. Фумигационные исследования

При проведении фумигационных исследований, определенные виды лишайников помещаются в закрытые камеры, через которые пропускается воздух с известными свойствами (состав, концентрация загрязнителей, влажность, температура). Иногда исследования проводят и без таких камер, когда непосредственно в природных условиях слоевища лишайников обрабатывают растворами или газами, концентрации которых известны. Результа-

ты таких исследований используют для установления пропорций между концентрациями загрязнителей воздуха, их составом и реакциями организмов на установление связей «доза-эффект». Контролируемые фумигационные исследования в сочетании с градиентными анализами дают более достоверную информацию.

Фумигационные исследования планируются для показа количественно характеризуемых реакций лишайников, с этой целью для изучения выбранных физиологических реакций подготавливается соответствующая аппаратура. Чаще в качестве физиологических показателей выбирается активность нитрогеназы, проницаемость электролитов, фотосинтез и состояние дыхательных пигментов.

Проведение долговременных фумигационных исследований в лабораториях пока затруднено в силу наличия проблем с сохранением жизнеспособности лишайников в ростовых камерах.

8.4. Ранжирование видов по степени чувствительности

Информация, собранная в ходе градиентных, фумигационных и общеэкологических исследований, позволила ранжировать наиболее распространенные виды по степени их чувствительности к загрязнению воздуха. Принято считать, что наиболее устойчивыми являются накипные лишайники, далее следуют листоватые формы и самые чувствительные – представители кустистых видов. Из-за того, что сначала изучалось действие на лишайники городской среды, способность лишайников существовать в условиях города называли полиотолерантностью (от греческого город – полис), соответственно чувствительность видов к городской атмосфере – полиофобность. В последнее время чувствительность видов к загрязнению стали называть токсикотолерантностью.

Процедура ранжирования видов по степени чувствительности к загрязнению заключается в распределении выявленного множества видов на то или иное число классов, различающихся реакциями на загрязнение.

Реакция на загрязнение представителей вида в пределах ареала зависит от климатических условий конкретного региона и даже местообитания, особенно от режима и формы водоснабжения. В областях с влажным климатом талломы активны больший период, чем в аридных районах. Соответственно, в первом случае при одинаковом уровне загрязнения симптомы повреждения проявляются быстрее. Поэтому для различных регионов классы чувствительности видов могут существенно варьировать.

Обычно к классу «1» относят наиболее чувствительные к загрязнению виды, а к классу «9» – наименее чувствительные.

Класс 1 – *Alectoria sarmentosa*, *Bryoria bicolor*, *Collema nigrescens*, *Leptogium saturninum*, *Lobaria pulmonaria*, *Nephroma bellum*, *N. parile*, *Ochrolechia pallescens*, *Pannaria conoplea*, *Rinodina sophodes*.

Класс 2 – *Anaptichia ciliaris*, *Bryoria capillaris*, *Caloplaca cerina*, *Cetraria sepincola*, *Cetrelia cetrarioides*, *Rinodina pyrina*, *Usnea fulvovirens*.

Класс 3 – *Bacidia rubella*, *Lecanora allophana*, *L. varia*, *Parmelia caperata*, *Phaeophyscia endophoenica*, *Physconia distorta*, *Usnea subfloridana*.

Класс 4 – *Bryoria fuscescens*, *Buellia disciformis*, *Candelaria concolor*, *Cetraria pinastri*, *Imshaugia aleurites*, *Lecanora symmicta*, *Opegrapha rufescens*, *Peltigera praetextata*, *Pertusaria pertusa*, *Physcia aipolia*, *P. stellaris*, *Ramalina pollinaria*.

Класс 5 – *Arthonia radiata*, *Cetraria chlorophylla*, *Graphis scripta*, *Pertusaria amara*, *Xanthoria candelaria*, *X. fallax*.

Класс 6 – *Hypogymnia tubulosa*, *Lecanora pulicaris*, *Lecanora saligna*, *Opegrapha atra*, *Parmelia exasperatula*, *P. flavencior*.

Класс 7 – *Parmelia saxatilis*, *Parmeliopsis ambigua*, *Physconia grisea*, *Pseudevernia furfuracea*, *Xanthoria parietina*.

Класс 8 – *Cladonia digitata*, *Hypocenomyce scalaris*, *Hypogymnia physodes*, *Parmelia sulcata*, *Physcia adscendens*, *Trapeliopsis granulosa*.

Класс 9 – *Amandinea punctata*, *Lecanora expallens*, *Lepraria incana*.

8.5. Видовой состав лишайников и качество воздуха

Один из методов оценки качества воздуха основан на использовании видового состава лишайников изучаемой территории и установлении отсутствия или присутствия чувствительных видов, поскольку их представители достаточно быстро повреждаются или исчезают уже при низких концентрациях некоторых загрязнителей. Наблюдаемое обеднение видового состава при неизменности прочих экологических условий обычно объясняют загрязнением воздуха. Загрязнение приводит не только к отмиранию, но и к редукции плодonoшения и уменьшению покрытия видов либо же к уменьшению количества молодых талломов.

Оценка качества воздуха по видовому составу лишайников включает:

- коллекционирование всех встреченных видов и на всех субстратах обследуемой территории;
- фиксирование наличия симптомов повреждения слоевищ;
- определение собранных лишайников и составление списка видов;

- анализ флористического состава в отношении наличия чувствительных видов и особенностей их распространения;
- сравнение полученных данных с историческим материалом (если он имеется) или с составом флоры территории с чистым воздухом того же региона.

Изучение распределения видов по изучаемой территории позволяет сравнить видовой состав лишайников по степени удаленности от очагов загрязнения. На основе полученных данных можно составить лишайноиндикационные карты, на которых наглядно отражено распределение видов, степень их чувствительности, а значит и степень загрязненности территории.

8.6. Лишайноиндикационные индексы

По мере совершенствования приемов лишайноиндикации, эмпирическим путем были разработаны индексы, позволяющие перевести исследования из описательно-истолковательной плоскости на математическую основу. Лишайноиндикационные индексы позволяют выявить степень загрязнения-чистоты и полеофобии. Индекс представляет собой число, полученное при использовании математической формулы, в которой формализованы параметры лишайноиндикационных исследований.

Индекс толерантности (I.P.)

Был предложен Х. Х. Трасом, и вычисляется по формуле:

$$I.P. = \sum_{i=1}^n a_i \times c_i / C_i,$$

где a – степень толерантности вида к городской среде (эмпирическая величина, определяется экспертными оценками данных о произрастании представителей видов в городских районах с известными уровнями загрязнения), c – ранговая величина покрытия (в баллах), C – степень общего покрытия всех видов (в баллах), n – число видов.

Автор индекса рекомендовал для определения величины I.P. закладывать на каждом дереве по четыре учетных площади, размером 40х40 см (две у основания ствола и две – на уровне груди). Средние показатели индекса следует вычислять для каждого обследованного ствола дерева, а затем для каждой учетной площади обследованной территории.

Индекс атмосферной чистоты (I.A.P.)

Индекс атмосферной чистоты впервые предложили Д. Деслувер и Ф. Лебланк. Первоначально проводится рекогносцировочное исследование, в ходе которого определяют характер расположения участков для учета лишайников. Рекомендуется обследовать в каждой точке, по меньшей мере, 10 одинаковых деревьев с наиболее развитым покровом эпифитов. Стволы этих деревьев

тщательно осматривают до высоты 2 м и фиксируют все обнаруженные виды лишайников. При этом представитель каждого вида оценивается в баллах по шкале, характеризующей чистоту встречаемости – покрытие: 5 – виды с очень высокой частотой встречаемости и очень высокой степенью покрытия большинства стволов деревьев; 4 – виды с высокой частотой или высокой степенью покрытия; 3 – виды, встречающиеся не часто или имеющие небольшую степень покрытия на некоторых деревьях; 2 – виды, встречающиеся редко или имеющие низкую степень покрытия; 1 – виды очень редкие и с очень низкой степенью покрытия.

Значение I.A.P. для каждой точки рассчитывается согласно формуле:

$$I.A.P. = 1/10 \sum_{i=1}^n Q_i \times F_i,$$

где n – число видов на учетной площади, Q_i – экологический показатель вида i (среднее число видов, растущих вместе с видом i на учетной площадке), F_i – оценка встречаемости-покрытия вида i согласно приведенной шкале. Произведение $Q_i \times F_i$ делится на 10, чтобы получить более наглядное число.

Индекс развития эпифитных лишайников (ИРЭЛ-IDEL)

Был предложен А. Г. Бязровым при лишеноиндикационной оценке г. Москвы.

Территория исследования разбивается на квадраты площадью 1х1 км, и в каждом квадрате осматриваются все типы субстратов. Одновременно отмечается покрытие слоевищами каждого вида. Средние показатели покрытия и встречаемости определяются относительно всего числа обследованных в квадрате субстратов. Таким образом, для каждого квадратного километра имеются сведения о видовом составе лишайников, встречаемости каждого вида и среднем покрытии.

Для каждого квадрата величина индекса определяется на основе формулы:

$$\text{ИРЭЛ(IDEL)} = K \times \sum_{j=1}^n (F_j + f_j + s_j)$$

где n – число видов эпифитных лишайников в квадрате, F_j – оценка степени распространения вида j на всей обследованной территории (в баллах от 1 до 5); f_j – оценка степени распространения вида j в пределах территории конкретного квадрата (в баллах от 1 до 5); s_j – оценка степени надежности обнаружения представителей вида на стволах деревьев в пределах того же квадрата (в баллах от 1 до 5); K – коэффициент, показатель экологических особенностей территории в пределах квадрата (5 – ранговая логарифмическая шкала).

Глава 9. МЕТОДИКА СБОРА И ОПРЕДЕЛЕНИЯ ЛИШАЙНИКОВ

9.1. Коллекционирование лишайников

Один из основных этапов в изучении лишайников – коллекционирование, поскольку от качества и разнообразия собранного материала напрямую зависит уровень изученности и, соответственно, богатство и разнообразие данной лишайнофлоры.

Сбор лишайников в поле – основа дальнейшего изучения их разнообразия, особенностей распределения по территории, состояния и использования в биомониторинге. Поэтому необходимо особо обратить внимание на этот первоочередной этап.

Успешное разрешение первого этапа возможно при правильно намеченных маршрутах. Маршруты должны быть составлены с учетом всего разнообразия условий данной местности и охватывать все характерные местообитания. По сравнению с высшими растениями лишайники собирать намного проще – многие из них (например, растущие на деревьях – эпифиты) доступны в любое время года, не только в течение вегетационного периода. Главное – знать, где и как собрать больше разных видов лишайников, ведь зачастую недостаточно опытный коллектор собирает лишь заметные, бросающиеся в глаза макролишайники, проходя мимо мелких, так называемых, микролишайников. А ведь последние составляют более половины всего богатства лишайнофлоры в любом регионе.

Выявление богатства флоры будет более успешным, если вести активный поиск, т. е. представлять какие виды в данных условиях можно обнаружить. Очень полезно в таких случаях предварительное знакомство с общим обликом различных таксономических групп лишайников в гербариях, работа с литературой.

Планируя изучение лишайников, необходимо учитывать размеры, биоклиматическое, геоморфологическое, геологическое разнообразие территории. Сразу надо настроиться на долгую (отнюдь не 3–4–5 лет) и кропотливую работу. В перспективе, если поддерживать лишайнологические исследования на мировом уровне, лишайнолог будет «загружен» работой на 15–20 лет. При больших размерах территории и значительном разнообразии природных условий работа по изучению лишайников (как показывает опыт зарубежных лишайнологических исследований) может вестись на протяжении многих десятков лет.

Трудности в коллекционировании лишайников для ботаников, имевших прежде дело с высшими растениями, связаны с

совершенно иным измерением (уровнем величин). Микро- и макрорельеф для высших растений – это целый мир для многих накипных (корковых) лишайников. Старый трухлявый пенёк – это уже достаточно большое разнообразие всевозможных экониш: тут и субстратная неоднородность (различная степень разложения древесины), и разные условия освещённости и увлажнения. На «хорошем» пне или валеже можно обнаружить до 10–15 родов лишайников и 20–25 видов. Ещё более высокое разнообразие экониш могут предоставлять ствол и ветви старых деревьев с грубой, потрескавшейся корой у основания и гладкой, плотной на вершине и ветвях. За удачную находку нужно считать свежее упавшее старое дерево (ветровал, бурелом и пр.) – за таким «кладёзем» можно провести целый час, тщательно обыскивая трещины, щёлочки и сучочки ...

Для сбора лишайников необходимы – острый **нож**, **зубило** хорошей стали и маленький **топорик**. Ножом можно срезать кусочки коры с образцом лишайника, отделять эпилитные листоватые и кустистые виды или срезать поверхностный слой почвы при сборе эпигейных видов. Когда приходится иметь дело с деревьями с твердой корой, а также в зимнее время – лучше пользоваться ножом и топориком: приставить нож лезвием к дереву, и, легко постукивая по нему молотком, срезать верхний слой коры вместе с лишайником (стараясь не повредить камбий). Зубило и топорик (или молоток) нужны, чтобы отбивать от каменного субстрата куски породы с лишайниками. Удобнее всего отделять образцы лишайника, растущего у ребра камня. Иногда, чтобы собрать интересный экземпляр, растущий на неудобном для отбивки участке камня, приходится зубилом предварительно выдалбливать вокруг слоевища желобок, а уж потом выбивать ограниченный им участок с лишайником.

Кусочки камня (как и коры) с лишайниками должны быть не очень толстыми, желательно – 1–2 см, иначе их трудно гербаризировать. Главное, чтобы на собранном образце было достаточно важных деталей лишайника – край таллома, подслоевище или первичное слоевище, плодовые тела и т. п. Чем представительнее коллекционный материал по конкретному образцу лишайника, тем легче будет найти характерные признаки вида и точнее будет определение (соответственно – меньше ошибок).

Собранные лишайники упаковываются в заранее заготовленную тару – это могут быть и традиционные прямоугольные конверты и пакеты (как правило, из газеты или другого бумажного материала) с завернутыми углами. Последние гораздо удобнее – не рассыпается материал при сушке и транспортировке, тряпичные мешочки, для мелких образчиков (камешков, кусочков поч-

вы, коры или частей слоевищ) лучше использовать различной величины коробочки или пластиковые баночки. В один пакет помещают образцы из одного местообитания (точнее – субстрато-экотопа) – с одного участка ствола, с одного участка скалы и т. д. Таких пакетов с лишайниками с одной точки сбора может быть много. Во время сборов пакеты с лишайниками лучше всего закладывать между листами бумаги в папку, обернутую в полиэтилен и носимую через плечо.

Каждый образец снабжается этикеткой коллектора. Если несколько образцов были собраны в одном месте, то они могут быть снабжены одной этикеткой. Но этикетку следует помещать так, чтобы она не потерялась при последующей транспортировке и хранении. Принятая некоторыми исследователями система номеров с расшифровкой в полевом дневнике не приветствуется, так как известны случаи потери дневников и тогда большой объём коллекции может просто-напросто потерять научную ценность.

В этикетке указываются: *дата сбора* (желательно полностью, например, 01.01.2000), *место* (административно и географически, не сильно сокращая названия, долина реки, хребет, гора, перевал), при возможности – *координаты*, *высоту над уровнем моря*, кратко *условия местообитания* (растительное сообщество, экспозиция, степень освещения и увлажнения, близость берега водоема, выходов контрастных пород, кустриц и пр.), *субстрат*, *предположительное название* собранного вида (хотя бы на уровне рода или семейства), *фамилия и инициалы коллектора*, *номер сбора*.

9.2. Методика определения лишайников и определители

Определение лишайников чрезвычайно трудоемкое и сложное дело. Когда вы приступаете к нему, необходимо запастись терпением и знаниями по морфологии и анатомии лишайников. Для определения вам потребуется микроскоп, с объективами, дающими увеличение от 8 до 90 $\times$ и окулярами от 7 до 15 $\times$, бинокуляр, лучше на штанге, острые лезвия, вода, растворы реактивов, предметные и покровные стекла и определители.

Лучше всего начинать с определения относительно простых макролишайников (кустистых – *Cladonia* и листоватых – *Parmelia*), конечно даже среди них имеются очень сложные в диагностике виды. После того, как освоена методика определения макролишайников можно переходить к накипным.

Срезы талломов и плодовых тел выполняются от руки лезвием под бинокуляром. Полученные срезы помещаются в каплю воды и рассматриваются под микроскопом. Очень часто бывает необходимо оценить размер спор, сумок или других структур в

микрометрах. Поэтому необходимо заранее запастись окуляр-микрометром (окуляр с линейкой) и опередить его цену деления при помощи объект-микрометра.

Для определения лишайников используются следующие растворы и реактивы:

К – 10%-ный раствор КОН в воде. Для обнаружения цветных реакций слоевище смачивают каплей раствора. Такая реакция происходит очень быстро. Наличие цветной реакции обозначают K^+ , чаще всего слоевище желтеет или краснеет.

С – водный раствор гипохлорита кальция – $Ca(ClO)_2$, в последнее время в качестве заменителя используют обыкновенную бытовую белизну. Наличие или отсутствие цветовой реакции обозначают соответственно C^+ или C^- . У некоторых видов лишайников применение одного только C не вызывает цветной реакции, так же как и применение только K . Иногда бывает, что цветная реакция проявляется только, если сначала слоевище смочить K , а затем сразу же C . Такая реакция кратко обозначается KC^+ с указанием цвета.

Ж – раствор J в KJ . При наличии амилоидных гиф или желатины обнаруживается синее или фиолетовое окрашивание. В последнее время этот реактив широко используется для изучения апикальных структур сумок. Иногда предварительное синее окрашивание изменяется впоследствии на красно-бурое, а иногда быстро переходит в зеленоватое или буровато-желтое. Наличие или отсутствие окрашивания обозначается J^+ или J^- .

Р – раствор палафенилендиамина – $C_6H_4(NH_2)_2$ в водном растворе сульфита натрия. Реактив токсичен! При его использовании проявляется желтая, красная или оранжевая окраска (P^+ или P^-).

Значительно реже употребляются HNO_3 , NH_3 , H_2SO_4 , HCl для определенных цветных реакций.

Препараты, находящиеся в капле воды, долго не хранятся, так как быстро высыхают и деформируются. Препарат можно сохранить дольше, если под покровное стекло добавить каплю глицерина, через некоторое время, глицерин, смешавшийся под покровным стеклом с водой, необходимо заменить чистым концентрированным глицерином.

В отличие от высших растений количество отечественных изданий по флоре лишайников, включая определители, очень невелико. В 1937 г. вышел первый более или менее охватывающий весь СССР «Определитель кустистых и листоватых лишайников СССР» (Томин, 1937). Практически только в этом определителе в настоящее время можно найти более или менее полные ключи и описания листоватых видов и родов семейства *Physciaceae*, видов рода *Ramalina* и некоторых других групп лишайников на русском языке.

Следующий определитель того же автора «Определитель корковых лишайников европейской части СССР» (Томин, 1956) следует признать одним из самых «удачных» для работы с накипными видами лишайников. Несмотря на то, что систематически и таксономически он устарел, при правильной сверке по современным лихенофлористическим справочникам его можно успешно использовать. Одним из плюсов данного определителя является, наиболее полный родовой ключ по накипным лишайникам.

Вышедший в 1960 г. 5-й том «Определителя низших растений» (Определитель ..., 1960) не получил особого распространения, вероятно, из-за краткости ключей и отсутствия описаний видов. К тому же в нем довольно много огрехов. Определять лишайники по нему можно, но вероятность совершить ошибку очень велика.

Определитель Н. С. Голубковой (Голубкова, 1966) по средней полосе России, несмотря на краткость, охватывает более 300 видов лишайников, что вполне достаточно для выявления флоры на уровне 60–70 %.

С 1971 г. началось издание «Определителя лишайников СССР» (Вып. 1. 1971; Вып. 2. 1974; Вып. 3. 1975; Вып. 4. 1977; Вып. 5. 1978), ныне продолжающегося как «Определитель лишайников России» (выпущены 7, 8, 9 выпуски), которые в настоящее время можно считать **основными** для работы с лишайниками. Однако за 20–30 лет, прошедших со времени издания первых выпусков, многие таксоны сменили свой статус, либо были переведены в синонимы.

Из монографических работ по отдельным группам лишайников в отечественной литературе имеются обработки семейства *Acarosporaceae* Zahlbr. (Голубкова, 1988) и рода *Stereocaulon* Hoffm. (Домбровская, 1996). Обе работы выполнены на высоком уровне и основаны на критической обработке огромного материала, поэтому достаточно оригинальны. Они крайне необходимы при работе с лишайниками горных районов, где всегда имеются обнажения горных пород, являющихся основным субстратом этих групп лишайников.

При доступности литературы и знании иностранного языка (достаточно в объёме основных лихенологических терминов) можно пользоваться зарубежными флористическими обработками и определителями (Goward et al., 1994; Purvis et al., 1992; Thomson, 1984, 1998; Wirth, 1995). Поскольку лишайники некоторых групп достаточно широко распространены и в Европе, и в Азии, и в Сев. Америке, чрезвычайно полезны были бы отдельные монографические работы (Culberson, Culberson, 1968; Degelius, 1954; Hale, 1987; Jørgensen, 1978; Kärnefelt, 1979; Moberg, 1977; Vitikainen, 1994), так как, к сожалению, некоторые группы лишайников недостаточно качественно представлены в отечественных определителях.

Основные определители

Голубкова Н. С. Определитель лишайников средней полосы Европейской части СССР / Н. С. Голубкова. – М. ; Л., 1966. – 256 с.

Голубкова Н. С. Лишайники семейства *Acarosporaceae* Zahlbr. в СССР / Н. С. Голубкова. – Л., 1988. – 134 с.

Микулин А. Г. Определитель лишайников полуострова Камчатка / А. Г. Микулин. – Владивосток, 1990. – 128 с.

Окснер А. М. Флора лишайників України / А. М. Окснер. – Київ, 1956. – Т. 1. – 496 с.; 1968. – Т. 2, вип. 1. – 500 с.; 1993. – Т. 2, вип. 2. – 542 с.

Окснер А. Н. Определитель лишайников СССР. Вып. 2 : Морфология, систематика и географическое распространение / А. М. Окснер. – Л., 1974. – 281 с.

Определитель лишайников СССР. – Л., 1971–1978; Вып. 1. – 1971. – 410 с.; Вып. 3. – 1975. – 275 с.; Вып. 4. – 1977. – 343 с.; Вып. 5. – 1978. – 303 с.

Определитель лишайников России. – СПб., 1996–1998. Вып. 6. – 1996. – 203 с.; Вып. 7. – 166 с.; Вып. 8. – 218 с.; Вып. 9. – 342 с.

Определитель низших растений. Т. 5 : Лишайники, Бактерии и Актиномицеты. – М., 1960. – 296 с.

Томин М. П. Определитель кустистых и листоватых лишайников СССР / М. П. Томин. – Минск, 1937. – 312 с.

Томин М. П. Определитель корковых лишайников европейской части СССР / М. П. Томин. – Минск, 1956. – 533 с.

Библиографический список

Бязров А. Г. Лишайники в экологическом мониторинге / А. Г. Бязров. – М., 2002. – 336 с.

Голубкова Н. С. Анализ флоры лишайников Монголии / Н. С. Голубкова. – Л., 1983. – 248 с.

Голубкова Н. С. Жизненные формы лишайников и лишайносингузий / Н. С. Голубкова, А. Г. Бязров // Бот. журн. – 1989. – Т. 74, № 6. – С. 794–805.

Домбровская А. В. Конспект флоры лишайников Мурманской области и северо-восточной Финляндии / А. В. Домбровская. – Л., 1970. – 118 с.

Домбровская А. В. Род *Stereocaulon* на территории бывшего СССР / А. В. Домбровская. – СПб., 1996. – 266 с.

Еленкин А. А. Флора лишайниковъ Средней Россіи. – Юрьевъ, 1906–1911. Часть 1-я. – 1906. – С. 1–184; Часть 2-я. – 1907. – С. 185–360. Части 3-я и 4-я. – 1911. – С. 361–684 (Табл. I–XXI).

Инсаров Г. Э. Об учете лишайников-эпифитов на стволах деревьев // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. – Л., 1982. – Т. 5. – С. 25–33.

Инсаров Г. Э. Сравнение различных методов учета лишайников-эпифитов / Г. Э. Инсаров, А. В. Пчелкин // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. – Л., 1983. – Т. 6. – С. 90–101.

Инсарова И. Д. Сравнительные оценки чувствительности эпифитных лишайников различных видов к загрязнению воздуха / И. Д. Инсарова, Г. Э. Инсаров // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. – Л., 1989. – Т. 12. – С. 113–174.

Красная книга Читинской области и Агинского Бурятского автономного округа (Растения). – Чита, 2002. – 208 с.

Макрый Т. В. Лишайники Байкальского хребта / Т. В. Макрый. – Новосибирск, 1990. – 200 с.

Макрый Т. В. Лишайники // Уникальные объекты живой природы бассейна Байкала. – Новосибирск, 1990. – С. 34–49.

Макрый Т. В. Редкие, нуждающиеся в охране лишайники аридных территорий Забайкалья и Прибайкалья // Особо охраняемые природные территории Алтайского края и сопредельных регионов: тактика сохранения видового разнообразия и генофонда (V региональная науч.-практ. конф.). – Барнаул, 2002. – С. 115–124.

Макрый Т. В. Лишайники / Т. В. Макрый, А. В. Лиштва // Биота Витимского заповедника: флора. – Новосибирск : Академическое изд-во «Гео», 2005. – 207 с.

Мальшева Н. В. Определитель лишайников Татарской АССР / Н. В. Мальшева, А. Г. Смирнов. – Казань, 1982. – 148 с.

Рябкова К. А. Систематический список лишайников Урала // Новости систем. низш. раст. – 1998. – Т. 32. – С. 81–87.

Седельникова Н. В. Лихенофлора нагорья Сангилен / Н. В. Седельникова. – Новосибирск, 1985. – 180 с.

Седельникова Н. В. Лишайники Алтая и Кузнецкого нагорья. Конспект флоры / Н. В. Седельникова. – Новосибирск, 1990. – 175 с.

Седельникова Н. В. Лишайники Алтая и Кузнецкого нагорья : автореф. дис. ... д-ра биол. наук / Н. В. Седельникова. – Новосибирск, 1991. – 33 с.

Седельникова Н. В. Лишайники Салаира // Флора Салаирского кряжа. – Новосибирск, 1993. – С. 32–78.

Седельникова Н. В. Лишайники Западного и Восточного Саяна / Н. В. Седельникова. – Новосибирск, 2001. – 188 с.

Скирина И. Ф. Лишайники Сихотэ-Алинского биосферного района / И. Ф. Скирина. – Владивосток, 1995. – 132 с.

Солдатенкова Ю. П. Малый практикум по ботанике. Лишайники / Ю. П. Солдатенкова. – М., 1977. – 124 с.

Трасс Х. Х. Классы полеотолерантности лишайников и экологический мониторинг // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. – Л., 1985. – Т. 7. – С. 123–137.

Трасс Х. Х. Лихеноиндикационная оценка степени загрязненности атмосферной среды Южного Прибайкалья / Х. Х. Трасс, А. Й. Пярн,

К. Р. Цобель // Уч. зап. Тарт. гос. ун-та. – Тарту, 1988. – Вып. 812. – С. 32–46.

Урбанавичене И. Н. К вопросу о лишеноиндикационных исследованиях в районе Байкальского биосферного заповедника // Мониторинг и оценка состояния Байкала и Прибайкалья. – Л., 1991. – С. 199–204.

Урбанавичене И. Н. Лишайники Байкальского заповедника (аннотированный список видов) / И. Н. Урбанавичене, Г. П. Урбанавичюс // Флора и фауна заповедников. Вып. 68. – М., 1998. – 55 с.

Урбанавичене И. Н. Лишайники на *Populus suaveolens* (Salicaceae) в Южном Прибайкалье / И. Н. Урбанавичене, Г. П. Урбанавичюс // Бот. журн. – 1999. – Т. 84, № 1. – С. 30–44.

Фадеева М. А. Предварительный список лишайников Карелии и обитающих на них грибов / М. А. Фадеева [и др.]. – Петрозаводск, 1997. – 100 с.

Херманссон Я. Лишайники Печеро-Ильчского заповедника / Я. Херманссон, Д. И. Кудрявцева // Флора и растительность Печеро-Ильчского биосферного заповедника. – Екатеринбург, 1997. – С. 211–325.

Чабаненко С. И. Лишайники // Флора, микро- и лишенобиота Лазовского заповедника (Приморский край). – Владивосток, 1990. – С. 167–191.

Andreev M. Checklist of Lichens and Lichenicolous Fungi of the Russian Arctic / M. Andreev, Y. Kotlov and I. Makarova // The Bryologist. – 1996. – Vol. 99, № 2. – P. 137–169.

Cogt U. Die Flechten der Mongolei // Willdenowia. – 1995. – Vol. 25. – P. 289–397.

Culberson W. L. The lichen genera *Cetrelia* and *Platismatia* (Parmeliaceae) / W. L. Culberson, C. F. Culberson // Contr. U. S. Natrl. Herb. – 1968. – Vol. 34. – P. 449–558.

Degelius G. The lichen genus *Collema* in Europe // Symb. Botan. Upsalien. – Upsala, 1954. – Vol. 13. – P. 1–499.

DeSloover J. Mapping of atmospheric pollution on the basis of lichen sensitivity / J. DeSloover, F. LeBlanc // Proc. of the symposium on advanced in tropical ecology. – Varnasi, 1968. – P. 42–56.

Eriksson O. E. Outline of the ascomycetes – 1998 / O. E. Eriksson, D. L. Hawksworth // Syst. Ascom. – 1998. – Vol. 6, pt. 1–2. – P. 83–161.

Esslinger T. L. A sixth checklist of the lichen-forming, lichenicolous, and allied fungi of Continental United States and Canada / T. L. Esslinger, R. S. Egan // The Bryologist. – 1995. – Vol. 98, № 4. – P. 467–549.

Goward T. Macrolichens and their zonal distribution in Wells Gray Provincial Park and its vicinity, British Columbia, Canada / T. Goward, T. Ahti // Acta Bot. Fenn. – 1992. – Vol. 147. – P. 1–60.

Goward T. The lichens of British Columbia. Illustrated Keys. Part 1. Foliose and squamulose species / T. Goward, B. McCune, D. Meidinger. – Victoria, 1994. – 181 p.

- Hale M. E. A monograph of the lichen genus *Parmelia* Acharius sensu stricto (*Ascomycotina: Parmeliaceae*) // Smithsonian Contr. Bot. – Washington, D. C., 1987. – № 66. – P. 1–55.
- Jørgensen P. M. The lichen family *Pannariaceae* in Europe // Opera Bot. – 1978. – № 45. – P. 1–124.
- Kärnefelt I. The brown fruticose species of *Cetraria* // Opera Bot. – 1979. – Vol. 46. – P. 1–150.
- Kondratyuk S. Ya. The Second Checklist of Lichen Forming, Lichenicolous and Allied Fungi of Ukraine / S. Ya. Kondratyuk, A. Ye. Khodosovtsev, S. D. Zelenko. – Kiev, 1998. – 180 p.
- Moberg R. The lichen genus *Physcia* and allied genera in Fennoscandia // Symb. Bot. Upsaliensis. – 1977. – Vol. 22, № 1. – P. 1–108.
- Purvis O. W. The Lichen Flora of Great Britain and Ireland / O. W. Purvis [et al.]. – London, 1992. – 710 p.
- Randlane T. A Second Updated World List of Cetrarioid Lichens / T. Randlane, A. Saag // The Bryologist. – 1997. – Vol. 100, № 1. – P. 109–122.
- Santesson R. The lichens and lichenicolous fungi of Sweden and Norway / R. Santesson. – Lund, 1993. – 240 p.
- Thomson J. W. American arctic lichens: 1. The macrolichens / J. W. Thomson. – New York, 1984. – 504 p.
- Thomson J. W. American arctic lichens: 2. The microlichens / J. W. Thomson. – New York, 1998. – 675 p.
- Tibell L. Crustose lichens as indicators of forest continuity in boreal coniferous forests // Nord. J. Bot. – 1992. – Vol. 12. – P. 427–450.
- Vitikainen O. Taxonomic revision of *Peltigera* (lichenized *Ascomycotina*) in Europe // Acta Bot. Fennica. – 1994. – № 152. – P. 1–96.
- Wirth V. Die Flechten Baden-Württembergs / V. Wirth. – Stuttgart, 1995. – Teil 1–2. – 1006 p.
- Zhurbenko M. Lichens and lichenicolous fungi of the northern Krasnoyarsk territory, Central Siberia // Mycotaxon. – 1996. – Vol. LVIII. – P. 185–232.

Учебное издание

Лиштва Андрей Владимирович

ЛИХЕНОЛОГИЯ

ISBN 978-5-9624-0217-8

Редактор: Э. А. Невзорова
Макет: И.В. Карташова-Никитина
Дизайн обложки: М. Г. Яскин

Темплан 2007. Поз. 93.

Подписано в печать 29.10.07. Формат 60х84 1/16.
Печать трафаретная. Усл. печ. л. 7,0. Уч.-изд. л. 5,9. Тираж 150. Заказ 89.

ИЗДАТЕЛЬСТВО ИРКУТСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА
664003, Иркутск, бульвар Гагарина, 36; тел. (3952) 24-14-36

