

МИНИСТЕРСТВО НАУКИ И ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ АВТОНОМНОЕ
ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ
«САМАРСКИЙ НАЦИОНАЛЬНЫЙ ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ
УНИВЕРСИТЕТ ИМЕНИ АКАДЕМИКА С.П. КОРОЛЕВА»
(САМАРСКИЙ УНИВЕРСИТЕТ)

Е. С. КОРЧИКОВ

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ЛИХЕНОЛОГИЯ

Рекомендовано редакционно-издательским советом федерального государственного автономного образовательного учреждения высшего образования «Самарский национальный исследовательский университет имени академика С.П. Королева» в качестве учебного пособия для обучающихся по основной образовательной программе высшего образования по направлению подготовки 06.04.01 Биология

САМАРА

Издательство Самарского университета

2024

УДК 582.29(075)

ББК Е591.6я7

К703

Рецензенты: д-р биол. наук, проф. А. Н. И н ю ш к и н,
канд. биол. наук, доц. В. Н. И л ь и н а

Корчиков, Евгений Сергеевич

К703 **Экологическая лишенология:** учебное пособие / *Е.С. Корчиков.* –
Самара: Издательство Самарского университета, 2024. – 68 с.: ил.

ISBN 978-5-7883-2039-7

В пособии рассматриваются особенности морфологического, анатомического строения лишайников, их размножения, физиологии, описаны факторы, влияющие на накопление вторичных метаболитов лишайников. Сделан акцент на использовании лишайников при экологической оценке: видовой состав, их проективное покрытие, спектр эколого-субстратных групп, экоморф.

Материалы предназначены специалистам в области экологии, студентам биологических факультетов университетов, преподавателям биологии и учащимся средних школ.

Подготовлено на кафедре экологии, ботаники и охраны природы.

УДК 582.29(075)

ББК Е591.6я7

ISBN 978-5-7883-2039-7

© Самарский университет, 2024

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение.....	4
1 Строение слоевища лишайников	5
1.1 Общая характеристика лишайников.....	5
1.2 Морфология и анатомия лишайников.....	11
2 Обмен веществ лишайников.....	22
2.1 Вторичные метаболиты лишайников	22
2.2 Методы определения вторичных метаболитов лишайников.....	28
3 Использование лишайников при экологической оценке	34
3.1 Лихеноиндикация	34
3.2 Спектр эколого-субстратных групп лишайников при экологической оценке	41
3.3 Спектр экоморф лишайников при экологической оценке	46
Вопросы для самопроверки	50
Словарь терминов.....	55
Список использованной литературы	58

ВВЕДЕНИЕ

Дисциплина «Экологическая лишенология» предназначена для ознакомления обучающихся с основными понятиями лишенологии, современным представлением о строении, физиологии, экологии лишайников и их использовании при экологической оценке биотопа.

В пособии рассматриваются особенности морфологического, анатомического строения лишайников, их размножения, физиологии, описаны факторы, влияющие на накопление вторичных метаболитов лишайников как маркеров адаптивного ответа на влияние любого абиотического фактора, в том числе и стрессового при произрастании в экстремальных условиях лесостепи. Сделан акцент на использовании лишайников при детальной экологической оценке биотопа: видовой состав, проективное покрытие, спектр эколого-субстратных групп, экоморф; приведены примеры того, о чём может свидетельствовать тот или иной показатель.

Несмотря на то, что недавно вышло региональное пособие по использованию лишайников как фитоиндикаторов состояния окружающей среды (Лихеноиндикация..., 2019), в нём недостаточно рассмотрены вопросы влияния абиотических факторов природного происхождения на морфологию, анатомию, физиологию и биохимию лишайников, но сделан акцент на изменения на популяционном уровне, на последствиях воздействия на лишайники антропогенного фактора, особенно загрязнения воздуха сернистым газом и другими газообразными веществами кислотного характера.

Данное учебное пособие предназначено специалистам в области экологии, студентам биологических факультетов университетов, преподавателям биологии, учащимся средних школ и всем тем, кто захотел понять, о чём свидетельствует богатство или, наоборот, бедность видового состава лишайников, наличие или отсутствие определённых индикаторных видов, накопление или отсутствие такового в талломах вторичных метаболитов лишайников.

1 СТРОЕНИЕ СЛОЕВИЦА ЛИШАЙНИКОВ

1.1 Общая характеристика лишайников

Природа лишайникового организма в наше время широко изучается, и общепризнанным считается следующее определение: «лишайник – это ассоциация между грибом – микобионтом, дрожжевым грибом и одним (или более) фотосинтезирующим партнёром – зелёной водорослью или цианобактерией – фотобионтом, способная к саморегуляции (Лиштва, 2007; Качалкин, Глушакова, Панкратов, 2017)». Тело лишайника принято называть слоевищем или таллом. Водоросли и бактерии при выделении из лишайникового организма могут продолжить своё существование, а вот грибной компонент вне ассоциации живёт непродолжительное время. В течение длительного времени ведутся работы по ресинтезу лишайника и культивированию его отдельных компонентов (Schizoxylon ..., 2016; Панкратов, Качалкин, 2017; Enforced ..., 2018).

Формирующие лишайниковый таллом грибные гифы имеют ряд особенностей. Они представляют собой простые или разветвлённые септированные нити, нарастающие верхушкой и снаружи покрытые двухслойной клеточной стенкой, в состав которой входит хитин, под которой находится зернистая цитоплазма с шаровидными или слегка вытянутыми вакуолями. В вегетативных клетках почти всегда имеется одно ядро, но у некоторых видов число ядер в одном фрагменте гифы может достигать нескольких десятков. Хромосомы очень мелкие и их число варьирует от 2 до 8. У некоторых лишайников оболочки гиф могут сильно набухать и ослизняться, впитывая воду и удерживая её (Определитель..., 1974; Сони́на, Степанова, Тарасова, 2006; Лиштва, 2007).

В связи с функциональными особенностями микобионт в составе лишайника формирует особые видоизменения – это могут быть **жировые гифы**, имеющие шаровидную, мешковидную или

неправильную форму с выростами и отличающиеся зеленоватым блеском, что свидетельствует о высоком содержании жира, до 90 % массы гифы. Чаще всего такие жировые гифы можно обнаружить у лишайников, обитающих на каменистых субстратах, в составе которых имеются карбонаты.

Другой метаморфоз – **двигающие гифы**, расположенные в зоне водорослей, на границе молодого грибного прироста и старого. Такие гифы окружают отдельные клетки водорослей и соединяются в пучок, направленный к периферии таллома. В результате чего водорослевая клетка смещается на 0,5 мм от прежнего положения и в молодой части формируется водорослевый слой, составляющий единое целое с зоной водорослей остального слоевища. Двигающие гифы выявлены у большинства быстрорастущих лишайников.

Плектенхима как метаморфоз микобионта – ложная ткань, образованная гифами, делящимися в одном направлении. Различают рыхлые плектенхимы, состоящие из мало разветвлённых и мало анастомозирующих гиф и развивающиеся в сердцевине большинства лишайников. Плотные плектенхимы подразделяют на параплектенхимы и прозоплектенхимы, которые являются механическими и встречаются в коровом слое. Параплектенхима состоит из гиф, разделённых на короткие, тесно прижатые друг к другу клетки многоугольной формы, длина которых в 2–3 раза превышает ширину. Прозоплектенхима состоит из гиф, разделённых на более вытянутые односторонне направленные клетки, длина которых более чем в 3 раза превышает ширину.

Кроме вышеперечисленных, микобионт способен формировать целый комплекс высокоспециализированных гиф – **абсорбционные структуры**, представляющие 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 (Определитель..., 1974; Сонина, Степанова, Тарасова, 2006; Лиштва, 2007).

Второе составляющее лишайникового организма – автотрофный компонент или **фотобионт**. Сейчас известны 44 рода водорослей и цианобактерий, способных участвовать в формировании лишайника, некоторые из них существуют вне лишайниковой ассоциации. Так, большая часть лишайников (около 80 %) содержит в талломах представителей отделов Chlorophyta, Ochrophyta; 10 % лишайников содержат представителей Cyanobacteria, а остальные способны образовывать ассоциации и с Chlorophyta, и с Cyanobacteria. Ранее считалось, что каждому виду лишайника соответствует определённый вид водоросли, но дальнейшие исследования показали, что лишь небольшое количество водорослей способны соседствовать с грибом (Определитель..., 1974; Лиштва, 2007). В то же время лишайниковый гриб при образовании слоевища, не проявляет избирательной способности по отношению к водорослям (Мучник, Инсарова, Казакова, 2011).

Наиболее распространённый, встречающийся у 7 000–10 000 лишайников, фотобионт – одноклеточная зелёная хлорококковая водоросль *Trebouxia*, а также выделенная из этого рода *Asterochlo-
ris*, отличающиеся неприхотливостью, в условиях чистой культуры характеризующиеся медленным ростом и способностью развиваться при минимальном освещении и наличии в среде органических веществ (Определитель..., 1974; Лиштва, 2007).

Представителями фотобионта в лишайнике из хлорококковых могут выступать *Myrmecia*, *Pseudochlorella*, *Chlorococcum*, *Chlorella*, *Coccomyxa*. Выявлено, что из улотриковых только 10 родов встречаются в лишайниках: *Cephaleuros*, *Chlorosarcina*, *Coc-cobotrys*, *Pleurococcus*, *Trentepohlia* и др. (Определитель..., 1974; Лиштва, 2007). Жёлтозелёные водоросли встречаются лишь у двух видов лишайника рода *Verrucaria* – *Heterococcus*, и у одного вида

лишайника того же рода *Verrucaria* найдена бурая водоросль *Petroderma* (Мучник, Инсарова, Казакова, 2011).

В результате морфологических исследований и анализа молекулярных данных были установлены чёткие отличия между родом *Asterochloris* и *Trebouxia* на генетическом уровне. В середине XX века было установлено 7 видов из рода *Asterochloris*, которые чётко различаются размерами и формой клеток, морфологией хлоропласта и толщиной клеточной стенки.

Asterochloris характеризуется сферической формой, размерами 8,2–16,3 мкм в диаметре; центральный хлоропласт с пальцевидно расширенными краями и разделёнными на доли. Пиреноид центральный сферической или неправильно вытянутой формы. Одно ядро с ядрышком. Клеточная стенка тонкая 0,3–0,5 мкм толщиной (Molecular..., 2015).

Trebouxia характеризуется обычно шаровидными, редко овальными и грушевидными клетками, 11–21 мкм в диаметре с тонкой клеточной стенкой. Хлоропласт центральный, кренулированный, с несколькими вытянутыми долями на концах. Хлоропласт содержит один пиреноид, покрытый крупными зёрнами крахмала (Untangling..., 2018).

Среди цианобактерий наиболее обычным фотобионтом в слоевище лишайников являются представители рода *Nostoc* и *Gloeocapsa*. Кроме указанных встречаются и другие – *Chlorococcus*, *Hyella*, *Calothrix*, *Dichothrix*, *Rivularia*, *Stigonema* и *Scytonema*.

Водоросли в талломе лишайника полностью или в значительной степени лишены запасов ассимиляционных продуктов – в цитоплазме водорослей практически отсутствуют крахмальные и цианофициновые зёрна, липидные капли и гликоген (Мучник, Инсарова, Казакова, 2011).

Существует взаимосвязь между географическим распространением лишайников и преобладанием в их слоевищах определённых

водорослей. В умеренных областях Земного шара 83 % лишайников содержат одноклеточные зелёные водоросли, 9 % – нитчатые и сарциноидные зелёные водоросли, 8 % – цианобактерии. Для сравнения в тропиках преобладают лишайники, в которых фотобионтом являются нитчатые и сарциноидные водоросли (Определитель..., 1974; Лиштва, 2007).

Что касается дрожжевых грибов, то было обнаружено более десятка видов, относящихся к отделам Ascomycota и Basidiomycota (Basidiomycete..., 2016). Их средняя численность в талломах составляет около 100 КОЕ/г, но может достигать и нескольких десятков тысяч клеток в отдельных образцах. Количество выделяемых дрожжевых грибов из лишайников может сильно зависеть от рассматриваемой части слоевища. Так, для видов рода *Cladonia* наблюдалось увеличение численности дрожжей на частях ростовой зоны слоевища, в наибольшей степени удалённой от почвы, а также на нижней околочвенной части. Однако наибольшие численность и разнообразие дрожжей обнаружены именно в ростовой зоне талломов. Доминантом в дрожжевом сообществе лишайников рода *Cladonia* чаще выступают *Candida sphagnicola* (Качалкин, Глушакова, Панкратов, 2017) и анаморфные дрожжевые формы рода *Dothiora*. Полученные результаты показывают, что дрожжевые грибы самых разных таксономических и экологических групп являются обязательным компонентом лишайнобиоты (Панкратов, Качалкин, 2017).

В последнее время в лишайниках выявляются бактерии, в том числе – специфичные виды, встречающиеся только в них (Панкратов, 2012). Общая численность бактерий в талломах лишайниках оказалась близкой к таковой в других природных средах (почвах, торфе) и изменялась от $1,36 \times 10^7$ до $1,61 \times 10^9$ кл./г. Количество бактерий в смывах с поверхности таллома зависело от вида лишайника и зоны таллома. Наибольшее содержание бактериальных клеток найдено в гомогенате нижней части таллома *Alectoria ochroleuca* ($\sim 2 \times 10^9$),

Cladonia portentosa ($\sim 5 \times 10^8$) и *Nephroma arcticum* ($\sim 6 \times 10^8$ кл./г). Более высокая численность эндофитных бактерий по сравнению с численностью эпифитного бактериального сообщества была характерна для зоны разложения талломов (Панкратов, 2018).

Среди бактерий, обитающих в лишайнике, выделяют факультативные и облигатные группы в зависимости от экологической ниши. К функциям бактериальных сообществ в лишайниках можно отнести фиксацию атмосферного азота; продукцию вторичных метаболитов, регуляторов роста, витаминов, антибиотиков, возможно, участие в продукции лишайниковых кислот; деструкцию таллома и ремобилизацию макро- и микроэлементов в растущие части лишайника; формирование депо углеводов в виде продуцируемых полисахаридов. В процесс азотфиксации могут быть вовлечены бактерии, живущие внутри или в частях таллома, соприкасающихся с субстратом. Таким образом, таллом лишайника представляет собой отдельную миниатюрную экосистему (Микробные ..., 2017).

Также в талломах лишайников найдены простейшие – гетеротрофные нанофлагелляты и амёбоидные виды. В лишайниках оказались наиболее распространены ксеротолерантные виды раковинных амёб *Corythion dubium* и *C. orbicularis*. Кроме того, есть данные о высокой численности гетеротрофных жгутиконосцев в лишайниках из различных регионов мира. Вероятно, большинство простейших являются консументами и не проявляют какой-либо специфичности в отношении видов лишайников. Тем не менее, они могут играть заметную роль в балансе численности и таксономической структуры неинвазивных видов прокариот, например, *Mucococcus* и дрожжей (Микробные..., 2017).

Таким образом, растущие и отмирающие части таллома лишайника представляют собой сложно организованные экосистемы со своими специфическими уровнями регуляции численности компонентов, их таксономического разнообразия и активности.

В лишайнике гифы гриба преобладают по массе, переплетая клетки водоросли, что определяет морфологическое строение таллома. Водоросли – автотрофные организмы, которые содержат хлорофилл и, следовательно, способны создавать органические вещества и снабжать ими гриб. Гриб же неспособен фотосинтезировать, но может защищать водоросль от яркого освещения, сильного нагревания от лучей солнца и высыхания, а также обладает способностью добывать воду и минеральные вещества и снабжать ими водоросль (Сонина, Степанова, Тарасова, 2006).

При этом лишайник нельзя рассматривать как простое сочетание свойств некоторых его компонентов. Лишайники адаптировались к различным условиям окружающей среды, от самых жарких до самых суровых климатических условий, расселились по всему земному шару и в процессе эволюции приобрели большое многообразие жизненных форм.

1.2 Морфология и анатомия лишайников

Возникновение симбиотических отношений между грибом и водорослью считается основным источником появления эволюционных инноваций, приведших к возникновению огромного разнообразия морфологических форм среди лишайников. В результате длительного процесса эволюции возникли морфологические структуры, не отмечающиеся ни в одном из других таксонов грибных организмов. Разнообразие морфологических и анатомических форм среди лишайниковобразующих грибов крайне высоко. Это объясняется адаптацией лишайников к разнообразным условиям окружающей среды, поскольку независимо от условий произрастания необходимо обеспечить потребности фотобионта в количестве света, воздуха и влаги для эффективного осуществления процесса фотосинтеза (Hawksworth, 1988).

В пределах слоевища у большинства лишайников выделяют кóровый, водорослевый и сердцевинный слой.

Кóровый слой, несущий защитную и укрепляющую функциональную нагрузку. С одной стороны, он защищает водоросли от чрезмерного перегрева, с другой поддерживает вертикальные лопасти кустистых слоевищ. На нижнем кóровом слое обычно присутствуют органы прикрепления слоевища.

Водорослевый слой, выполняющий функцию ассимиляции углекислоты и накопления органических веществ.

Сердцевинный слой, главной функция которого является подведение воздуха к водорослевым клеткам для нормального осуществления процесса фотосинтеза. В связи с этим он имеет рыхлое строение. Для обеспечения дыхания водорослей даже в дождливую погоду на поверхности гиф имеются кристаллы специфических лишайниковых веществ, препятствующих их смачиванию.

Если в лишайнике можно выделить все вышеперечисленные слои, то такие слоевища называются **гетеромерными**. Число таких структур зависит от морфологического типа слоевища. У накипных лишайников выделяют кóровый слой, слой водорослей и сердцевину, или слой из грибных гиф. Такое же строение характерно и для некоторых листоватых лишайников, например, представителей рода *Peltigera*. У более сложно организованных листоватых видов появляется ещё один кóровый слой – нижний. У кустистых лишайников, имеющих лопастное строение (некоторые представители родов *Cetraria*, *Evernia*, *Ramalina* и др.) появляется ещё один водорослевый слой. У этих видов в талломе имеется уже пять слоёв: верхний кóровый, верхний водорослевый, сердцевина, нижний водорослевый и нижний кóровый. Несколько иное анатомическое строение имеют кустистые лишайники с радиальной структурой: снаружи их лопасти покрыты кóровым слоем, под ним располагается водорос-

левый слой, а центральная часть заполнена сердцевинной. Это наиболее высокоорганизованные лишайники. К ним относятся виды родов *Cladonia*, *Usnea*, *Bryoria*.

Гомемерные слоевища характеризуются отсутствием дифференцировки на чётко выраженные водорослевый и мицелиальный слои. По всему слоевищу лишайника среди грибных гиф хаотично распределены клетки водорослей. Такой тип строения характерен для так называемых слизистых лишайников, например, для представителей родов *Collema* и *Leptogium*. Наиболее часто фотобионтом гомемерных лишайников являются цианобактерии *Nostoc*, *Gloeocapsa*, хотя встречаются представители, содержащие зелёные водоросли. В мировой лихенофлоре число слизистых лишайников не превышает 3 %.

Воздух попадает в слоевища лишайников разными путями. У одних видов имеются трещинки и разрывы в коре. У других – это **перфорации** (*Menegazzia terebrata*) или **псевдоцифеллы** (*Cetraria*), называемые также макулами, – участки слоевища, на которых отсутствует коровый слой, а его место занимают сердцевинные гифы. У некоторых представителей рода *Cladonia* вообще отсутствует коровый слой (Цуриков, Храмченкова, 2009).

У некоторых лишайников есть особые структуры – **цефалодии**, форма которых может варьировать от щитковидной до шаровидной и гроздевидной. Главной особенностью цефалодиев является присутствие в них в качестве водорослевого компонента цианобактерии (*Stigonema*, *Scytonema*, *Nostoc*, *Gloeocapsa*), в то время как в самом слоевище фотобионтом служит зелёная водоросль. Считается, что цефалодии с содержащейся в них цианобактерией помогают таллосу усваивать азот (Мучник, Инсарова, Казакова, 2011).

К органам прикрепления лишайников относят:

- **подслоевище** – специальные гифы сердцевинного слоя накипных лишайников, выполняющие функцию прикрепления слоевища к субстрату, обычно темного цвета;

- **ризоиды** – тонкие нити, состоящие из одного ряда клеток; развиваются у листоватых и кустистых представителей родов *Cladonia*, *Leptogium*, *Nephroma* и др.;

- **ризины** кроме клеток нижнего корового слоя содержат гифы сердцевинины; они образуются у большинства листоватых лишайников;

- **гаптеры** – прикрепительные пластинки, развивающиеся в местах контакта слоевища с субстратом произрастания; характерны для некоторых листоватых лишайников, например, для представителей родов *Hypogymnia* и *Xanthoria*;

- **гомф** – короткая ножка, развивающаяся в центральной части нижней поверхности листоватого слоевища, состоящая из корового и сердцевинного слоёв (*Umbilicaria*, *Dermatocarpon*);

- **псевдогомф** – точка прикрепления кустистых лишайников, состоящая только из гиф сердцевинины.

В некоторых случаях нельзя чётко определить тип органов прикрепления. Так, у лишайников рода *Peltigera* нижний коровой слой отсутствует, и длинные тяжи грибных гиф отходят непосредственно от сердцевинины. В лихенологической литературе их называют как ризоидами (принимая точку зрения, что ризоиды – выросты из одной клетки как корового, так и сердцевинного слоёв), ризоидальными тяжами, так и ризинами.

Своеобразный облик (габитус) лишайников, сформировавшийся как выражение приспособления лишайников определённым условиям среды в процессе их эволюционного развития, называют жизненной формой, или биоморфой (Голубкова, Бязров, 1989).

Считается, что длительный процесс адаптации лишайников к природным условиям той или иной территории приводит к отбору в ее пределах тех жизненных форм, которые по своим морфологическим эколого-биологическим свойствам наиболее соответствуют экологи-

ческим режимам, сложившимся в ее пределах (Голубкова, 1983). Таким образом, спектр жизненных форм лишайников в конкретном местообитании позволяет оценить влияние на них суммы экологических факторов в соответствующем биотопе. Чем богаче биоморфологический спектр, тем, с одной стороны, разнообразнее биотопические условия, а с другой, – древнее лишенофлора (Корчиков, 2010).

Условно все разнообразие биоморф лишайников сводят к трем основным классам жизненных форм – накипным, листоватым и кустистым (Еленкин, 1907). Однако данная классификация является очень грубой и не отражает все многообразие как особенностей морфологического строения слоевищ лишайников, так и путей их эволюции. В настоящее время для характеристики биоморф лишайников широко используют систему Н. С. Голубковой (1983), описанные группы в которой охватывают все лишайники таёжной, широколиственной, степной и даже полупустынной и пустынной природных зон. Для тундровых лишайников разработана более дробная классификация (Пристяжнюк, 1996 а, б), лишайники в которой рассмотрены в градиенте влажности, глубины снежного покрова, толщины опада с торфяным слоем и ветрообдуваемости.

В таблице 1 представлена классификация жизненных форм лишайников с учётом современных данных о разнообразии жизненных форм (Цуриков, 2020; 2023 с дополнениями). Ниже приведена подробная характеристика выделяемых биоморф.

ОТДЕЛ I ЭНДОГЕННЫЕ. Слоевище развивается внутри субстрата.

ТИП 1 Плагитропные. Слоевище ориентировано по отношению к субстрату горизонтально.

Накипные.

▪ Эндосубстратные. Характеризуются полностью погруженной в субстрат вегетативной частью таллома (*Acrocordia gemmata*, *Chaenotheca xyloxena*, *Sarcogyne pruinosa* и др.).

ОТДЕЛ II ЭПИГЕННЫЕ. Слоевище развивается на поверхности субстрата.

ТИП 2 Плагиотропные. Слоевище ориентировано по отношению к субстрату горизонтально.

Накипные. Включает представителей, плотно прикрепленных к субстрату всей нижней поверхностью или большей её частью, при этом не имеющих нижнего корового слоя.

- **Аталлические.** Характеризуются слабо развитым таллом, состоящим из отдельных мелких бугорков, обычно примыкающих к апотециям (*Caloplaca lactea*).

- **Лепрозные.** Таллом состоит исключительно из мучнистых соредий и лишён хорошо выраженных анатомических структур (различные представители рода *Lepraria*, *Candelariella efflorescens*, *Chaenotheca furfuracea*).

- **Гониоцистные.** Таллом состоит из дискретных, более или менее шаровидных существенно крупных по сравнению с соредиями гранул, без корового слоя (некоторые представители родов *Bacidina*, *Micarea*, *Placynthiella*).

- **Плёнчатые.** Таллом в увлажнённом состоянии имеет вид цельной слизистой плёнки и тонкой слабозаметной корочки – в сухом, также без корового слоя (*Absconditella lignicola*).

- **Зернисто-бородавчатые.** Таллом состоит из дискретных зернистых или бородавковидных элементов, покрытых коровым слоем (многие представители родов *Bacidia*, *Calicium*, *Candelariella xanthostigma*, *Chaenotheca*, *Trapeliopsis* и др.).

- **Плотнокорковые.** Характеризуются цельным талломом, покрытым коровым слоем (некоторые представители родов *Arthonia*, *Lecanora*, *Opegrapha*, *Pyrenula*).

- **Трещиноватые.** Таллом пересечён достаточно глубокими нерегулярными трещинами (достигающими сердцевинного слоя), но не разделяющими его полностью на обособленные элементы

(ареолы), покрыт коровым слоем только сверху и без него по краям трещины, в трещине виднеется только белая сердцевина лишайника (*Amandinea punctata*, *Buellia griseovirens*, *Lecidella elaeochroma*, *L. euphorea*, *Rinodina exigua*, *Verrucaria muralis*).

Таблица 1 – Состав жизненных форм лишайников Самарской области

Отдел	Тип	Класс	Группа
эндо-генные	плагियो-тропные	накипные	эндосубстратные
эпиген-ные	плагियो-тропные	накипные	аталлические
			лепрозные
			гониоцистные
			плёнчатые
			зернисто-бородавчатые
			плотнокорковые
			трещиноватые
			трещиновато-ареолированные
			ареолированные
			чешуйчато-ареолированные
			чешуйчатые
	плакодиоидные		
	листоватые	умбиликатные	
		широколопастные	
		среднешироколопастные	
		узколопастные	
		вздутолопастные	
студенистые			
плагियो-орто-тропные	бородавчато- и чешуйчато-кустистые	шиловидные	
		палочковидные	
		сцифовидные	
		кустисто-разветвлённые	
орто-тропные	листоватые	субфрутикозные	
		повисающие	
		прямостоячие	

Отдел	Тип	Класс	Группа
		кустистые	филаментозные
			повисающие
			прямостоячие
			распростёртые
	свободно-живущие	листоватые	рассечённолопастные
		кустистые	радиально-угловато-лопастные

▪ **Трещиновато-ареолированные.** Характеризуются талломом, пересечённым глубокими трещинами, разделяющими его на обособленные не покрытые коровым слоем по краю элементы, находящиеся на общем первичном слоевище (без водорослей, называемом иногда гипоталломом, или гипоталлюсом), поэтому в трещине виднеется обычно чёрное первичное слоевище (*Diploschistes muscorum*, *D. scruposus*).

▪ **Ареолированные.** Характеризуются талломом, состоящим из обособленных ареол, находящихся на общем первичном слоевище и имеющих покрытые коровым слоем края (*Aspicilia*, *Circinaria*).

▪ **Чешуйчато-ареолированные.** Таллом состоит из обособленных уплощённых ареол (чешуек), находящихся на общем первичном слоевище и имеющих покрытые коровым слоем края, прикрепленных к субстрату сужающимся основанием (вентрально) (некоторые виды рода *Acarospora*, *Endocarpon pusillum*).

▪ **Чешуйчатые.** Характеризуются талломом, состоящим из обособленных чешуек, без первичного слоевища, прикрепленных к субстрату латерально (боковой стороной) (*Hypocenomyce scalaris*, *Xanthomendoza fulva*).

▪ **Плакоидиодные.** Характеризуются талломом, имеющим трещиновато-ареолированную или ареолированную структуру в центральной части и лопастную по периферии (виды рода *Calogaya*, *Dimelaena oreina*, *Protoparmeliopsis muralis*, *Variospora aurantia* и др.).

Листоватые. Включает представителей с дорсовентральным строением таллома, прикрепленных к субстрату специальными органами прикрепления (гомфом, ризоидами, ризинами, гаптерами) или, реже, отдельными участками нижнего корового слоя.

- **Умбиликатные.** Характеризуются моно-, реже полифильным талломом, прикрепленным к субстрату произрастания центральным гомфом (*Dermatocarpon miniatum*, виды родов *Lasallia*, *Umbilicaria*).

- **Широколопастные.** Имеют таллом с широкими, достигающими в ширину 10 мм и более, лопастями (представители рода *Peltigera*, *Platismatia glauca*).

- **Среднешироколопастные.** Характеризуются талломом с лопастями средней ширины, обычно около 4–5 мм, редко шире, но не превышающими 10 мм (некоторые представители родов *Melanelixia*, *Melanohalea*, *Parmelia*, *Parmelina*, *Xanthoparmelia* и др.).

- **Узколопастные.** Таллом имеет узкие лопасти, обычно 1–2 мм, реже шире, но не превышающие 3 мм шириной (представители родов *Candelaria*, *Parmeliopsis*, *Phaeophyscia*, *Physcia*, *Physconia*, *Xanthomendoza*, *Xanthoria* и др.).

- **Вздутолопастные.** Характеризуются талломом с узкими лопастями, имеющими воздушную полость внутри (виды рода *Hypogymnia*).

- **Студенистые.** Характеризуются гомемерным талломом, имеющим в увлажненном состоянии вид студенистой листовидной массы, а в сухом виде становящимся очень тонким, хрупким (виды родов *Collema*, *Enchylium*, *Lathagrium*, *Leptogium*, *Scytinium*).

ТИП 3 Плагиио-ортотропные. Представлены талломом, состоящим из горизонтальной (чешуйчатой или бугорчатой) и вертикально ориентированной в виде подцелиев или псевдододцелиев частей.

Бородавчато- и чешуйчато-кустистые. Включает представителей с нередко исчезающим распростёртым по субстрату плагииотропным накипным (зернисто-бородавчатым или чешуйчатым) и

растущим перпендикулярно субстрату ортотропным кустистым талломом (подециями или псевдоподециями).

- **Шиловидные.** Характеризуются неразветвлёнными или слабоветвлёнными подециями с заострёнными окончаниями (*Cladonia coniocraea*, *C. cornuta*, *C. rei*, *C. subulata* и др.).

- **Палочковидные.** Характеризуются неразветвлёнными или слабоветвлёнными подециями с притуплёнными окончаниями (*Cladonia botrytes*, *C. cariosa*, *C. macilenta* и др.).

- **Сцифовидные.** Характеризуются неразветвлёнными или слабоветвлёнными подециями с воронковидными окончаниями – сцифами (*Cladonia cenotea*, *C. chlorophaea*, *C. fimbriata*, *C. verticillata* и др.).

- **Кустисто-разветвлённые.** Характеризуются слабо- или сильноветвлёнными подециями (*Cladonia amaurocraea*, *C. arbuscula*, *C. furcata*, *C. rangiferina*, *C. stellaris*, *C. uncialis* и др.).

ТИП 4 Ортотропные. Слоевище ориентировано по отношению к субстрату перпендикулярно.

Листоватые. Включает представителей с дорсовентральным строением таллома, имеющим один (дорсальный) водорослевый слой.

- **Субфрутикозные.** Характеризуются талломом с очень узкими (до 0,3 мм лопастями), образующим дерновинки небольшого размера, обычно до 1 см в диаметре (*Phaeophyscia nigricans*, *Polycauliona candelaria*).

- **Повисающие.** Таллом с ветвлёнными дорсовентральными лопастями, вначале растёт перпендикулярно субстрату, а затем свисает вдоль субстрата (*Evernia prunastri*, *Pseudevernia furfuracea*).

- **Прямостоячие.** Характеризуются талломом с ветвлёнными дорсовентральными лопастями, формирующими вертикально ориентированное относительно субстрата слоевище (*Cetraria islandica*).

Кустистые. Включает представителей с лопастями радиальной структуры или реже уплощёнными, но не дорсовентрального строения и в таком случае имеющими два водорослевых слоя.

- **Филаментозные.** Характеризуются талломом, состоящим из очень тонких, нитевидных элементов, представляющих собой нити фотобионта, окруженные гифами микобионта (*Reichlingia leopoldii*).

- **Повисающие.** Характеризуются талломом с радиальными или плоскими, но не дорсовентральными лопастями, вначале растёт перпендикулярно субстрату, а затем свисает вдоль субстрата (некоторые представители родов *Bryoria*, *Evernia mesomorpha*, *Ramalina farinacea*, *R. pollinaria f. pollinaria*, *R. capitata*).

- **Прямостоячие.** Характеризуются талломом с радиальными или плоскими, но не дорсовентрального строения лопастями, формирующими вертикально ориентированное относительно субстрата слоевище (*Ramalina pollinaria f. humilis*, *Usnea hirta* и др.).

- **Распростёртые.** Характеризуются талломом, состоящим из округлых или уплощённых лопастей, формирующих распростёртое по субстрату слоевище (*Anaptychia ciliaris*).

ТИП 5 Свободоживущие. Слоевище не прикреплено к субстрату, открыто лежит на почве, едва касаясь её, поэтому в процессе онтогенеза его ориентация к субстрату меняется.

Листоватые. Включает представителей с дорсовентральным строением таллома, имеющим один (дорсальный) водорослевый слой.

- **Рассечённолопастные.** Таллом имеет лопасти различной ширины, варьирующие в зависимости от экологических условий и от степени поднятия от почвы (*Xanthoparmelia camtschadalis*, *X. pseudohungarica*, *X. ryssolea*).

Кустистые. Включает представителей с лопастями радиальной структуры.

- **Радиально-угловато-лопастные.** Таллом имеет ветвящиеся радиально-угловатые лопасти, изгибающиеся вверх после засыпания почвой (*Circinaria hispida*).

2 ОБМЕН ВЕЩЕСТВ ЛИШАЙНИКОВ

2.1 Вторичные метаболиты лишайников

Химический состав лишайников очень специфичен, т.к. для лишайников в целом и для каждого из их компонентов (гриба и водоросли) в отдельности характерен особый тип метаболизма (Аньшакова, 2011). Органические вещества, встречающиеся в лишайниках, по своей природе подразделяются на две основные группы: первичные и вторичные вещества (метаболиты). **Первичные** (внутриклеточные) вещества – это белки, аминокислоты, полисахариды, спирты, витамины и прочие органические соединения, которые, будучи синтезированы фотобионтом или микобионтом, находятся внутри их клеток – часто они растворимы в воде. Подобные соединения встречаются также, например, у свободноживущих грибов, водорослей и высших растений (Флора..., 2014). Среди полисахаридов преобладает лишенин (лихенан) – полимер, мономером которого является D-глюкоза (Муравьёва, Самылина, Яковлев, 2002).

Вторичные (внеклеточные) лишайниковые вещества синтезируются микобионтом, хотя углерод, необходимый для их синтеза, грибной компонент лишайника получает от синтезирующего органические соединения фотобионта. Вторичные вещества находятся в талломе лишайника экстрацеллюлярно, накапливаясь на поверхности грибных гиф. Обычно они нерастворимы в воде и могут быть экстрагированы только органическими растворителями (Флора..., 2014).

Как и любые органические соединения вторичные метаболиты лишайников можно классифицировать в зависимости от их свойств, строения, образования или наличия функциональных групп. В литературе имеются две классификации: по пути биосинтеза вторичных метаболитов лишайников и по химическим классам (основным структурным звеньям).

Все имеющиеся вторичные метаболиты лишайников имеют три основных пути биосинтеза внутри лишайника (рисунок 2): ацетат-полималонатный путь, путь мевалоновой кислоты и путь шикимовой кислоты (Lichen..., 2008).

Наиболее многочисленный класс лишайниковых веществ (более 300), характерных только для лишайников, составляют ароматические продукты ацетат-полималонатного происхождения, которые образуются путём объединения двух или трёх фенольных колец орсинольного или β -орсинольного типа посредством эфирных и сложноэфирных связей или связи углерод-углерод (Флора..., 2014). Это ряд производных аминокислот, сахароспирты, алифатические кислоты, γ -, δ - и макроциклические лактоны, моноциклические ароматические вещества, хиноны, хромоны, ксантоны, дибензофураны, депсиды, депсидоны, депсоны, терпеноиды, стероиды и каротиноиды (Мучник, Инсарова, Казакова, 2011). В данном пути исходным соединением является ацетил-КоА. При участии фермента ацетилкарбоксилазы и АТФ ацетил-КоА присоединяет к себе молекулу углекислого газа с последующим образованием молекулы малонил-КоА, после конденсации одной молекулы ацетил-КоА с тремя молекулами малонил-КоА формируется C_8 -углеродная цепь, которая может замыкаться в кольцо с формированием либо орселлиновой кислоты, либо флороацетофенона. Но эти моноциклические соединения не встречаются в свободном состоянии, а связываются в депсиды и депсидоны, и другие полициклические соединения (Равинская, 1984).

С другой стороны, не все лишайниковые вещества ещё достаточно хорошо изучены, в том числе и вторичные метаболиты, соответственно данная классификация дополняется и меняется, но на настоящий момент можно выделить следующие основные химические классы для вторичных метаболитов лишайников: антрахиноны (паритин); ароматические соединения (бензиловые эфиры, дибензофураны); депсиды (атранорин, леканоровая кислота и др.); депсидоны (норстиктовая кислота, салациновая кислота и др.); каротиноиды; ксантоны (артотелин); хромоны (сифулин и др.) (рисунок 3); стероиды.

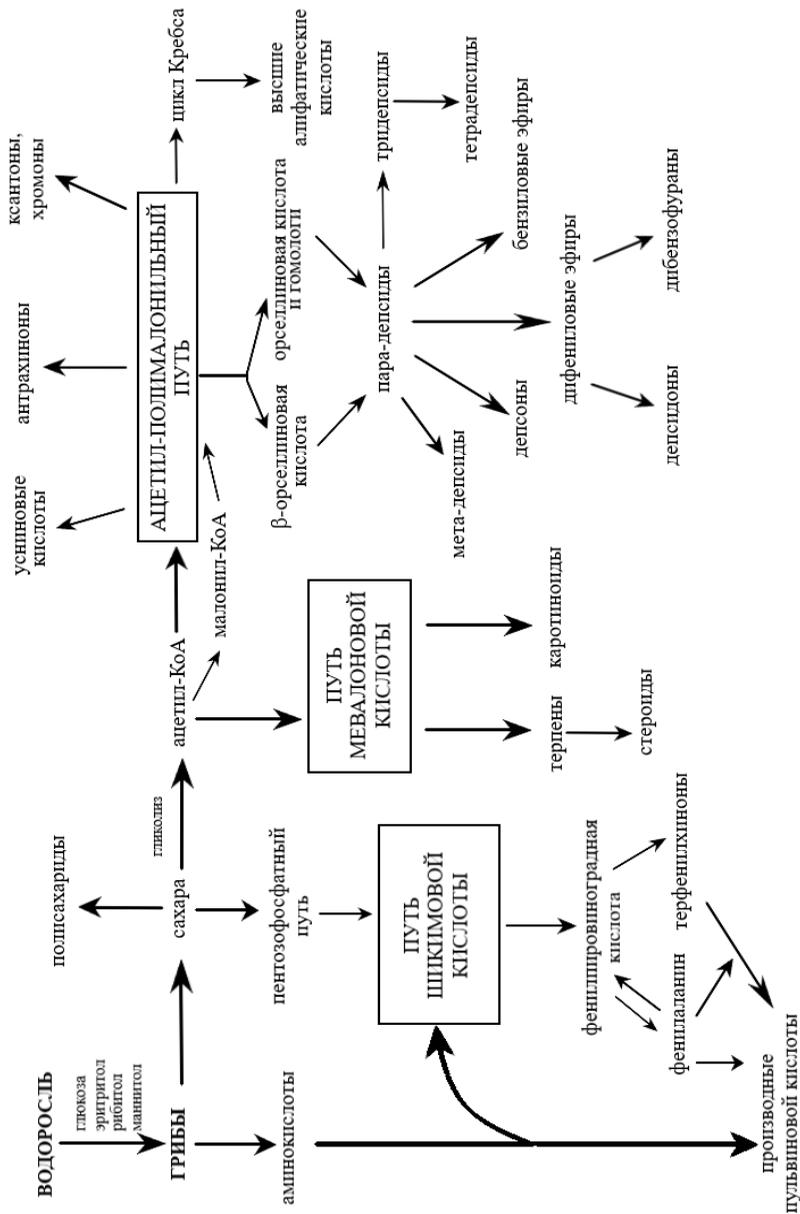


Рисунок 2 – Пути биосинтеза, ведущие к образованию основных групп лишайниковых веществ внутри лишайника¹

¹ Переведено по: Lichen..., 2008.

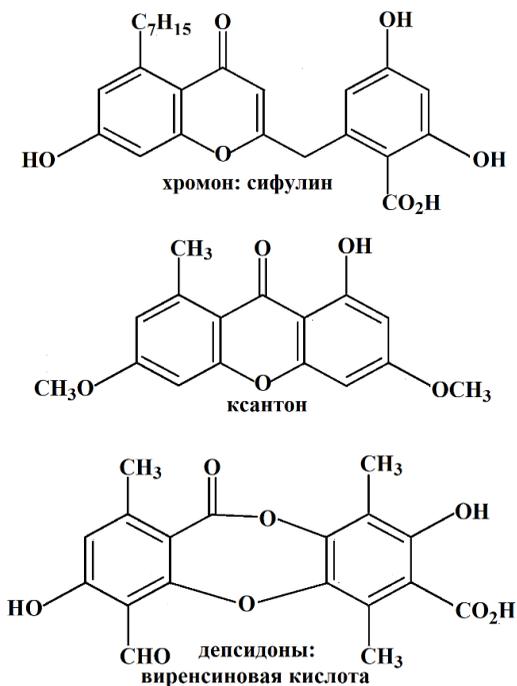


Рисунок 3 – Структурные формулы некоторых классов вторичных метаболитов лишайников

Кроме того, сами процессы накопления вторичных метаболитов в лишайниках довольно слабо изучены. Так, было установлено, что лишайниковые кислоты активно участвуют в обмене веществ, вследствие чего не происходит их неограниченного накопления (Слонов, Слонов, 2010; Храмченкова, Новиков, 2018). Исследования показывают, что их концентрация зависит от содержания воды в слоевище. Это обуславливается следующими факторами: сезоном (весной и осенью лишайник обильно насыщается водой, из-за чего в эти периоды

наблюдается наивысшее количественное содержание вторичных метаболитов; почвенно-климатическими условиями произрастания (в условиях лесного пояса, например, где отмечается высокий уровень выпадения осадков, выявляется наибольшее концентрация вторичных метаболитов в слоевище); конкретным участком таллома (вода накапливается в более молодых, верхних частях лишайника, наличием структур размножения (Слонов, Слонов, 2010; Толпышева, 2014; Содержание..., 2016; Храменкова, Новиков, 2018; Лыскова, Базарнова, Кручина-Богданов, 2018). Также кумулятивные свойства лишайников в немалой степени зависят от видовых особенностей, жизненной формы, их принадлежности к определённым экологическим группам (Слонов, Слонов, 2010).

Следует отметить, что методы извлечения лишайниковых кислот также влияют на полученные результаты. В работе (Храменкова, Новиков, 2018) предварительное измельчение лишайника значительно повышало эффективность получения метаболитов.

Абиотические факторы также оказывают существенное влияние на накопление вторичных метаболитов лишайников. Так, например, было отмечено, что концентрация усниновой кислоты в талломах *Cladonia arbuscula*, *Cladonia stellaris* и *Flavocetraria cucullata* зависит от времени года: наибольшее её количество накапливается в июне, а наименьшее – в декабре (Годовая..., 2015); встречаются и наблюдения, когда наибольшая концентрация выявляется в период весна – осень, но наименьшее содержание остаётся неизменным и отмечается зимой (Сезонные..., 2014). Наблюдаемые эффекты можно связать с повышенной активностью метаболических процессов в лишайнике в целом, а также с тем, что у некоторых вторичных метаболитов (усниновая кислота, атранорин) отмечается фотопротекторное свойство, соответственно, чем больше ультрафиолетовое излучение, тем активнее они синтезируются. Предполага-

ется также, что при повышенной влажности фотобионт начинает активно работать, и, в связи с этим, вторичные метаболиты интенсивно синтезируются в лишайнике.

Кроме влажности и освещённости, на содержание лишайниковых веществ может влиять тип сообщества, например, в разных сообществах концентрация вторичных метаболитов лишайников отличается между собой, что может быть связано не только с абиотическими факторами, но и с конкуренцией со стороны разных видов растений (Адаптационные..., 2018). Отмечалось, что вторичные метаболиты более интенсивно образуются при температуре от +1°C до +12°C и в хорошо освещённых местах, например, в светлохвойной тайге или лесах с достаточно высокой разреженностью древостоя (Содержание..., 2016).

Многие вторичные метаболиты лишайников бесцветные, но бывают и окрашенные вещества. Например, усниновая кислота имеет желтоватый цвет, а хиноноподобные лишайниковые вещества, как и пикриновая кислота, имеют яркие цвета и являются пигментами в талломах лишайников, поэтому у некоторых видов рода *Cladonia* апотеции имеют красную окраску из-за наличия в них родокладоновой кислоты, а оранжевый цвет таллома видов рода *Xanthoria* обусловлен наличием в них париетина. Многие бесцветные вторичные метаболиты лишайников откладываются преимущественно в сердцевине слоевища, а цветные пигменты чаще встречаются в верхнем коровом слое лишайников (Равинская, 1984).

В настоящее время выявлено около 1000 лишайниковых веществ. Примерно 10 % таких соединений (например, атранорин, париетин) синтезируют многие свободноживущие грибы и даже высшие растения, остальные 90 % веществ синтезируются только лишайник-образующими грибами и только в симбиозе с соответствующим фотобиотом (Effects ..., 2004, Lichen..., 2008).

2.2 Методы определения вторичных метаболитов лишайников

Существует несколько методов определения вторичных метаболитов лишайников. Исторически первым появился точечный метод с использованием химических реактивов, которыми обрабатывали таллом лишайника и смотрели, проявляется цветная реакция (изменение цвета таллома в месте нанесения реактива) или нет. В качестве основных реактивов использовали 10-% водный раствор КОН, насыщенный водный раствор $\text{Ca}(\text{ClO})_2$ или NaClO , 5-% спиртовой раствор п-фенилендиамина, а также 10-% водный раствор КОН с последующим добавлением насыщенного водного раствора $\text{Ca}(\text{ClO})_2$ или NaClO . Первым применил методы с 10-% водным раствором КОН и насыщенного водного раствора $\text{Ca}(\text{ClO})_2$ или NaClO финский лишайнолог В. Нюляндер в 1860-х годах (Lichen..., 2008).

Обширные исследования вторичных метаболитов лишайников начались в 1930-х годах, когда японский лишайнолог Ясухико Асахино разработал простую технику микрокристаллизации для идентификации конкретных соединений, большинство из которых имели известную химическую структуру и располагались в определённых областях слоевища. Метод микрокристаллизации Асахины позволил конкретно распознавать отдельные кислоты лишайника на постоянной основе. Позднее этот метод был почти полностью вытеснен более чувствительными и надёжными методами тонкослойной хроматографии (ТСХ), но микрокристаллизация по-прежнему полезна, особенно если в талломах небольшое разнообразие лишайниковых веществ, а также может быть использована теми, у кого нет доступа к ТСХ. Данный метод наиболее часто используется для разделения небольшого количества таксонов с известным химическим составом (Orange, James, White, 2010).

Метод микрокристаллизации достаточно прост и включает в себя экстракцию фрагмента лишайника ацетоном, выпаривание растворителя и перекристаллизацию оставшегося остатка – всё это

проводится на предметном стекле микроскопа. Лишайниковое вещество кристаллизуется в своей характерной форме и определённого цвета и идентифицируется путём сравнения с фотографиями эталонных материалов. Стоит отметить, что, используя именно данный метод микрокристаллизации, ботаники обнаружили обширные корреляции между химией, морфологией и географическим распределением лишайников (Lichen..., 2008). На рисунке 4 представлены кристаллы вторичных метаболитов из наиболее распространённых в Самарской области лишайников (Касьянова, Корчиков, 2022).

В период 1952–1956 годов шведский химик Вахтмейстер ввёл бумажную хроматографию для определения лишайниковых веществ и продуктов их гидролиза. Было установлено, что химический состав многих видов был более сложным, чем предполагалось по результатам метода микрокристаллизации. Но и метод бумажной хроматографии имел экспериментальные проблемы – плохое разрешение пятен, низкую чувствительность и длительное время анализа. Все эти проблемы удалось обойти благодаря разработке ТСХ, которая в настоящее время является наиболее широко используемым методом определения вторичных метаболитов лишайников (Lichen..., 2008).

Метод ТСХ значительно повысил скорость и достоверность распознавания веществ, содержащихся в лишайниках, с помощью простых в использовании и относительно недорогих средств. Стандартизированный метод ТСХ, разработанный Вильямом и Чикитой Калберсонами и их коллегами, по-прежнему широко применяется. В нём используются доступные пластины ТСХ, покрытые силикагелем, системы растворителей (обозначенные А, В, С и т.д.) и два внутренних средства контроля (чаще всего атранорин и норстиксовая кислота), с которыми сравниваются все R_f данные анализируемых соединений (Lichen..., 2008; Orange, James, White, 2010).

Ацетоновый экстракт лишайника наносят на хроматографическую пластину и затем элюируют в системе растворителей. Затем

высушенные пластины исследуют на флуоресценцию или её отсутствие в коротковолновом (254 нм) и длинноволновом (366 нм) ультрафиолетовом (УФ) свете. Затем пластины опрыскивают 10-% H_2SO_4 , а после нагревают при температуре 110°C в термостате в течение 5–10 минут для проявления пятен.

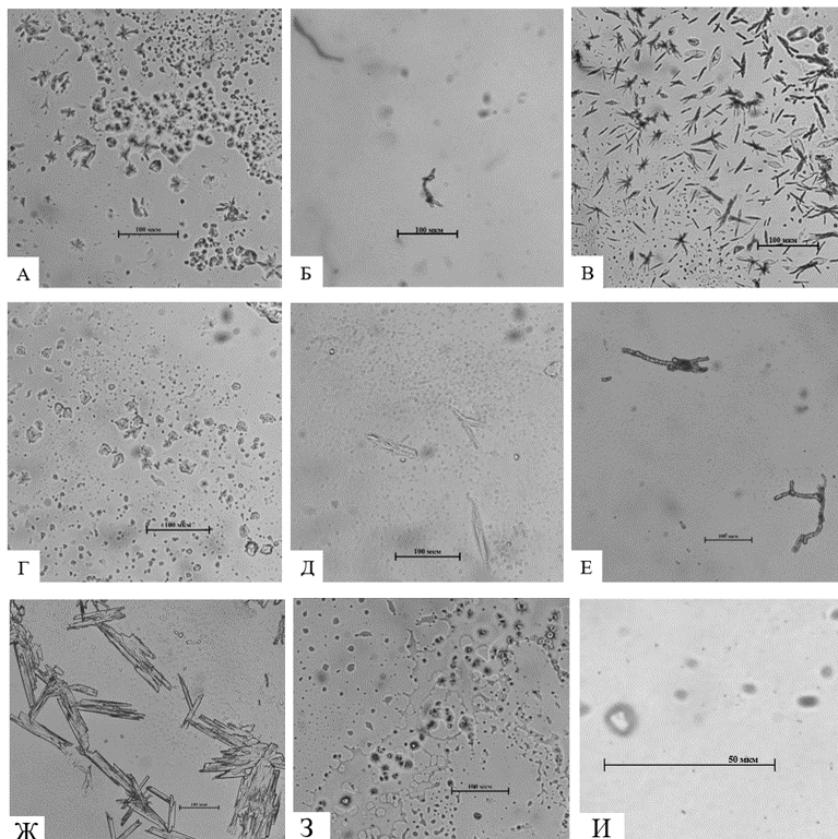


Рисунок 4 – Кристаллы вторичных метаболитов лишайников, полученные

из ацетоновых экстрактов: А – атранорин; Б – дивариковая кислота;

В – париедин; Г – салациновая кислота; Д – физодаловая кислота;

Е – фумарпротоцетраровая кислота; Ж – усниновая кислота;

З – эверновая кислота; И – секалоновая кислота А (Касьянова, Корчиков, 2022)

При обжиге серной кислотой обнаруживается широчайший спектр типов соединений, включая практически все терпены и фенольные производные. После обжига пластин соединения приобретают ряд характерных видимых пятен, а некоторые даже обладают характерной флуоресценцией. Для каждой системы растворителей пятну присваивается значение R_f , определяемое её положением относительно линии финиша. Для соединений, которые плохо разделяются при первоначальном анализе, доступны дополнительные системы растворителей и визуализирующие агенты (Lichen..., 2008; Orange, James, White, 2010). Наиболее часто используется элюент С – толуол:уксусная кислота в соотношении 170:30, который является отличным растворителем для различных соединений (Orange, James, White, 2010).

Стоит отметить, что сегодня метод тонкослойной хроматографии вместе со спектрофотометрией наиболее успешно используют для определения вторичных метаболитов лишайников в таксономических и экологических исследованиях (Равинская, 1984).

Существует и усовершенствованный метод ТСХ – это высокоэффективная тонкослойная хроматография (ВЭТСХ). Здесь используются пластины ТСХ, содержащие более тонкий слой (5–6 мм) мелкозернистых частиц кремнезёма. Данный метод является более чувствительным, требует меньшего времени выполнения и меньшего количества растворителя (Lichen..., 2008).

Для количественного определения большинства вторичных метаболитов лишайников раньше применялся исключительно весовой метод, только для урсниновой кислоты были предложены некоторые колориметрические методы с использованием разных проявляющих реактивов, бумажной и тонкослойной хроматографии. В настоящее время для количественной оценки содержания вторичных метаболитов в лишайниках используют метод высокоэффективной

жидкостной хроматографии (ВЭЖХ). С появлением связанных колонок с обратной фазой этот метод является мощным дополнением к общепринятым методам ТСХ. Образцы растворяют в метаноле и вводят в соответствующую разделительную колонку, через которую под высоким давлением пропускают соответствующий растворитель или последовательность растворителей. Вещества разделяются и обнаруживаются с помощью УФ-детектора. Время удержания (R_c , или время прохождения) и пиковая интенсивность регистрируются самописцем. ВЭЖХ используется для измерения абсолютных или относительных концентраций соединений лишайника, поскольку пиковая интенсивность (площадь под кривой) пропорциональна концентрации. В более ранних исследованиях использовалось изократическое элюирование (элюент постоянного состава) для более полного разделения различных депсидов, депсидонов и производных дибензофурана. Однако методы градиентного элюирования (с использованием последовательности смесей растворителей) более эффективны при анализе необработанных экстрактов лишайников, которые часто являются гидрофобными соединениями. Большинство специалистов, использующих ВЭЖХ для обнаружения соединений лишайников, совмещают этот метод с ТСХ и/или масс-спектрометрией для проверки идентификации пиков (Culberson, Kristinsson, 1970; Huovinen, Hiltunen, Schantz, 1982; Lichen..., 2008).

Ксантоны, антрахиноны, дибензофураны, терпены и производные пурпуровой кислоты не имеют термолabileных сложноэфирных связей, в отличие от депсидов и депсидонов, поэтому их можно успешно изучить с помощью газовой хроматографии (ГХ). Но стоит отметить, что просто метод ГХ малоэффективен для изучения лишайниковых веществ вследствие того, что большинство вторичных метаболитов лишайников очень полярны и имеют низкую лету-

честь. Поэтому ГХ обычно используют в сочетании с другими методами (Равинская, 1984), например, газовая хроматография в сочетании с масс-спектрометрией (ГХМС).

В особых случаях для идентификации вторичных метаболитов лишайников используют методы масс-спектрометрии, а также протонной и углеродно-13 ЯМР (ядерно-магнитный резонанс) спектроскопии и рентгеноструктурного анализа (Вторичные..., 2023).

3 ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ЛИШАЙНИКОВ ПРИ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ ОЦЕНКЕ

3.1 Лихеноиндикация

Процедура определения качества воздуха с помощью лишайников называется **лихеноиндикацией**, долгосрочные наблюдения за состоянием атмосферы с использованием лишайников называют **лихеномониторингом**.

При оценке загрязнения воздуха часто рассчитывают различные индексы, косвенно показывающие определённую концентрацию газообразных соединений, загрязняющих атмосферу (Биологический..., 2007). Основными и наиболее часто используемыми показателями являются индекс полеотолерантности, индекс атмосферной чистоты, индекс степени качества воздуха и индекс развития эпифитных лишайников (Цуриков, 2013).

1. Индекс полеотолерантности (I.P.) был предложен Х. Х. Трассом в 1968 г. Он вычисляется по формуле (1)

$$I.P. = \frac{\sum_1^n a_1 \cdot c_1}{C_1}, \quad (1)$$

где n – число видов лишайников; a – степень толерантности вида лишайника (эмпирическая величина); c – величина проективного покрытия вида лишайника (в баллах); C – степень общего проективного покрытия всех видов лишайников (в баллах).

Величина I.P. меняется от 1 до 10, где 10 соответствует наиболее загрязнённым участкам.

2. Индекс атмосферной чистоты (I.A.P.) впервые был предложен в 1968 г. Д. ДеСлувером и Ф. ЛеБланом. Значение индекса рассчитывается по формуле (2)

$$I.A.P. = \frac{1}{10} \sum_{i=1}^n Q_i \cdot F_i, \quad (2)$$

где n – число видов на учетной площади; Q_i – экологический показатель вида i (среднее число видов, растущих вместе с видом i на учётной площадке); F_i – оценка встречаемости и покрытия вида i (по шкале в баллах от 5 для видов с очень высокой частотой встречаемости и очень высокой степенью проективного покрытия до 1 для очень редких видов с очень низкой степенью покрытия).

$I.A.P. = 0$ соответствует сильнозагрязненным территориям.

3. Индекс степени качества воздуха (LGW) предложен в Германии и вычисляется по формуле (3)

$$LGW_j = \sum \frac{F_{ij}}{n_j}, \quad (3)$$

где i – номер дерева на исследуемой площади; j – номер исследуемой площади; F_{ij} – сумма встречаемостей видов лишайников на дереве i в квадрате j ; n_j – число обследованных деревьев на площади j .

Зоны с $LGW = 0$ соответствуют максимально загрязненным территориям.

4. Индекс развития эпифитных лишайников (ИРЭЛ) разработан Л. Г. Бязровым для г. Москвы. Величина ИРЭЛ вычисляется по формуле (4)

$$ИРЭЛ = K \cdot \sum_n^1 (F_j + f_j + s_j), \quad (4)$$

где n – число видов эпифитных лишайников в квадрате исследования; F_j – оценка степени распространенности вида j на всей обследуемой территории; f_j – оценка степени распространенности вида j в пределах квадрата исследования; s_j – оценка степени надежности обнаружения представителей вида на стволах деревьев в пределах территории того же квадрата; K – коэффициент, показатель экологических особенностей территории в пределах квадрата.

Показатели F, f и s оцениваются в баллах по пятиранговой шкале. Значение ИРЭЛ = 0 соответствует сильнозагрязненной территории, в то время как для «чистых» районов индекс ИРЭЛ может быть равным 550. После вычисления индекса для каждой площадки исследования значения наносят на карту и делят всю территорию по степени загрязнения (Цуриков, 2013).

Экологическую оценку состояния территорий с использованием лишайников проводят, используя различные методы и способы. Так, Галаниной И. А. (2008) посредством математического и TWINSPAN методов был проведён сравнительный анализ синузий эпифитных лишайников на дубе монгольском и дубе зубчатом. Это позволило разработать рекомендации по оптимизации управления лесными ресурсами, в том числе для определения степени загрязнения воздуха.

Истоминой Н. Б., Лихачевой О. В. (2009), Цуриковым А. Г. (2013), Трассом Х. Х. (Голубкова, Трасс, 1977) и многими другими исследователями предложены методы выявления специализированных и индикаторных видов лишайников. По наличию видов из данных групп выделяют биологически ценные растительные сообщества. Очень важно и выделение редких и подлежащих охране видов на изучаемых территориях, что повышает их природоохранную значимость.

Голубков В. В. (2011) отмечает, что под воздействием антропогенных факторов, с одной стороны, происходит уничтожение растительных сообществ и связанных с ними лишайниковых природных комплексов, сокращение численности или гибель популяций ряда стенотопных редких видов лишайников, а с другой, – появление и активное расселение эвритопных антропоотолерантных видов, приспособленных к нарушенным местообитаниям.

Пыстина Т. Н. (2003), изучая лишайники антропогенных и нарушенных местообитаний, выделяет две группы лишайников:

апофиты и антропофиты. Это лишайники, широко распространённые вдоль дорог и населённых пунктов, и виды, произрастающие исключительно в антропогенных местообитаниях.

В степной зоне на лишайники заметно большее влияние зональных абиотических факторов, чем антропогенного, поэтому в литературе показана неэффективность проведения лишеномониторинга в данных условиях, так как невозможно корректно интерпретировать результаты и отделить влияние экстремальных факторов природного характера от антропогенных (Меркулова, 2003). Тем не менее, для города Самары методы лишеноиндикации ранее уже применялись (см. Бесполитова, Кавеленова, 2001; Кавеленова, 2003 и др.).

В настоящее время во многих регионах России и за рубежом проведено зонирование городов по оценке загрязнённости воздушной среды методом лишеноиндикации. Укажем лишь одну обобщающую работу (Инсарова, Инсаров, 1983), содержащую балльную оценку чувствительности к загрязнениям воздуха 243 видов лишайников. Питер Джеймс (James, 1982) рассчитал для 45 видов лишайников предельно допустимую концентрацию SO_2 . Использование эпифитных лишайников также позволяет выявить начальные этапы трансформации лесных экосистем при техногенном воздействии (Жидков, 1998). Однако для полного экологического мониторинга необходимо изучить влияние абиотических факторов на эти организмы вне действия антропогенных поллютантов на молекулярном, клеточном, организменном и популяционном уровнях организации.

В настоящее время существуют различные подходы к фитоиндикации биотопа на основе высших растений (шкалы Л.Г. Раменского, Д.Н. Цыганова, А.Л. Бельгарда с дополнениями М.А. Альбицкой, В.В. Тарасова и Н.М. Матвеева, Я.П. Дидука и П.Г. Плюты и другие) (Матвеев, 2003). Высшие растения могут достаточно точно отражать световой, водный, солевой, тепловой режимы конкретного местообитания, однако наши знания будут неполными, если не охарактеризовать

экологических условий внутри каждого биогеоценотического горизонта. Ведь не всегда высокая влажность почвы, например, определяет значительную влажность воздуха внутри биогеоценоза, которая зависит также от вида-эдификатора, сомкнутости, ажурности его крон, положения в рельефе и других факторов. Непосредственное измерение экологических условий инструментальными методами трудоёмко и часто нецелесообразно ввиду значительных суточных, сезонных и многолетних колебаний. Биоиндикаторы же отражают комплексное влияние биотопа с учётом многолетней динамики каждой его составляющей. Эпифитные лишайники могут явиться оптимальными индикаторами абиотических факторов внутри биогеоценотических горизонтов, выраженных в лесных сообществах (Основы лесной биогеоценологии, 1964), так как они встречаются практически по всей высоте вида-эдификатора на различных субстратах.

В целях использования лишайников в качестве индикаторов условий биотопа необходимо следующее.

1. Полное выявление видового состава лишайников в конкретных сообществах с учётом всех внутривидовых таксонов, характеризующихся известной экологической амплитудой.

2. Выяснение соотношения жизненных форм лишайников как результата приспособления к максимальному использованию ресурсов соответствующей среды.

3. Изучение пространственной и возрастной структуры видовых ценопопуляций лишайников в различных типах сообществ как комплексного показателя влияния условий биотопа в целом.

Нахождение экологической амплитуды лишайников проведено по отношению к факторам освещённости и капельно-жидкого увлажнения (Корчиков, 2011). Следовательно, проективное покрытие некоторых видов лишайников в эпифитных лишайносинузиях степных лесов можно использовать для индикации светового режима и капельно-жидкого увлажнения (таблица 2).

Учёт всех разновидностей, форм и подвидов лишайников также важен для индикации. Так, у видов, производящих соредии или изидии, продукция последних уменьшается в сильно и постоянно влажных от капельно-жидкой воды местообитаниях вплоть до форм с отсутствием указанных структур и, наоборот, увеличивается в местообитаниях со слабой или перемежающейся влажностью (Определитель..., 1974). Как заметил А.А. Еленкин (1907), в условиях интенсивного солнечного освещения у некоторых пластичных видов лишайников верхняя поверхность таллома приобретает сильно складчатый характер. По нашим же наблюдениям, разновидности с налётом на верхней поверхности характерны для контрастных условий увлажнения с чередующимися моментами интенсивного смачивания дождевой влагой и довольно продолжительными засушливыми периодами с высокой солнечной инсоляцией.

Таблица 2 – Значения экологических оптимумов некоторых эпифитных лишайников по отношению к освещённости и капельно-жидкому увлажнению

Вид лишайника	Экологические оптимумы	
	по отношению к освещённости, лк	по отношению к капельно-жидкому увлажнению, у.е.
<i>Athallia pyracea</i>	400–8000	51–161
<i>Hypogymnia physodes</i>	900–2700	40–215
<i>Lecanora saligna</i>	1550–4050	13–55
<i>Parmelia sulcata</i>	1350–2750	19–107
<i>Phaeophyscia orbicularis</i>	1000–5400	87–150
<i>Physcia adscendens</i>	400–1800	15–53
<i>Scoliciosporum chlorococcum</i>	400–1750	54–246

Соотношение жизненных форм лишайников также позволяет проводить индикацию условий биотопа в соответствующих биогеоценотических горизонтах. Преобладание накипных (плотнокорковая, лепрозная группы) и кустистых таксонов лишайников в лесных ценозах – показатель повышенного локального увлажнения. В первом случае из-за меньшего контакта с внешней средой ограничивается возможность поглощения организмом водяных паров в ксерофитных (сухих) условиях, во втором полученная влага активнее теряется при высыхании через огромную поверхность слоевища по отношению к объёму.

Исключение составляют ксерофитные (ареолированная, аталлическая группы) и эвритопные (зернисто-бородавчатая группа) накипные формы, морфологически и физиологически приспособленные к засухе. Листоватые же лишайники (кроме широколопастной группы) наиболее приспособлены к контрастным условиям увлажнения, сохраняя некоторое время влагу в пространстве между субстратом и нижней поверхностью (Определитель..., 1974). А представители чешуйчато-кустистого класса жизненных форм – кладонии – имеют широкую экологическую амплитуду, так как могут образовывать как чешуйчатые, так и почти исключительно кустистые формы (например, *Cladonia cariosa*).

Ценопопуляционные исследования лишайников позволяют оценить комплексное влияние биотопических условий (Суетина, 1999). Контрастные условия влажности при высокой освещённости (в осинниках на арене) стимулируют вегетативное размножение соредииобразующих видов, приводя здесь к высоким значениям обилия таксонов при низких показателях линейных размеров, и ускоряют темпы их онтогенеза, что проявляется в образовании плодовых тел у ещё совсем малых по размерам для каждого вида (молодых) лишайников, причём во влажных условиях данные виды раз-

множаются исключительно соредиями. Ограничение роста лишайников на коре осины в указанных условиях можно объяснить тем, что с возрастом отношение площади поверхности к объёму несколько снижается за счёт незначительного увеличения ширины лопастей таллома, но этого оказывается достаточно для ограничения роста во влагодефицитных условиях. Подобные условия для эпифитов на осине сложились потому, что как у мелколиственной породы её кора получает больше влаги, нежели стволы широколиственных пород, но период увлажнения довольно кратковременен благодаря стеканию дождевой влаги по гладкой коре стволов исключительно с малыми углами наклона. Напротив, кора липы, дуба долгое время остаётся влажной, а стволы берёз в некоторых биотопах из-за сильной их искривлённости в результате борьбы её как светолюбивой породы за свет и получают много влаги, и долго её хранят (Корчиков, 2011).

Таким образом, изучение видового состава, спектра жизненных форм и ценопопуляций лишайников позволяет проводить мониторинг локального увлажнения и светового режима внутри биогеоценологических горизонтов в лесах в лесостепной зоне.

3.2 Спектр эколого-субстратных групп лишайников при экологической оценке

Традиционно различают 6 крупных *основных* эколого-субстратных групп лишайников (Голубкова, Трасс, 1977; Солдатенкова, 1977; Рябкова, 1981; Макрый, 1990; Мучник, 1998; Пыстина, 2003; Корчиков, 2011): **эпилитные** – обитающие на камнях или сходном субстрате, созданном человеком (шифер, бетон и пр.), **эпифитные** – растущие на коре деревьев и кустарников или свежем сухостое, **эпиксильные** – обитающие на обнажённой (без коры) или гниющей древесине, **эпигейные** – напочвенные (включая под-

стилку), **эпифилльные** – развивающиеся на хвое и листьях вечнозелёных растений, **эпибриофитные** – обитающие на мхах, живых или отмерших, а также **эврисубстратные** – обитающие на более чем двух *основных* субстратах. Лишайники, паразитирующие на других лишайниках, называют **паразитическими**, обитающие на костях – **остеофилами** (Малышева, Смирнов, 1982), на навозе – **копрофилами** (Малышева, Смирнов, 1982). Неприкреплённые к субстрату лишайники чаще обозначают термином **свободноживущие** (Голубкова, 1983, 2001; Криворотов, 2001; Закутнова, Пилипенко, 2004), или эгагропильные (Еленкин, 1907; Флора..., 2014).

Для более детального описания микроэкологических условий конкретного местообитания, определяющих разную интенсивность процесса минерализации растительного материала, целесообразно использовать *промежуточные* эколого-субстратные группы (Корчиков, 2011): **эпифито-эпиксилы** – произрастающие на коре живых высших растений и на обнажённой (без коры) или гниющей древесине, **эпифито-эпилиты** – обитающие на коре живых высших растений и каменистом или сходном субстрате, созданном человеком (шифер, бетон и пр.), **эпиксило-эпигейные** – обитающие на обнажённой (без коры) или гниющей древесине и почве (включая подстилку), **эпигейно-эпилиты** – произрастающие на почве (включая подстилку) и каменистом субстрате. Иногда исключительно эпифитные виды называют облигатными эпифитами, а промежуточные эколого-субстратные группы, связанные с корой деревьев – факультативными эпифитами (Цуриков, 2023).

Отдельно некоторыми авторами выделяется группа лишайников, растущих на искусственном субстрате, созданном человеком (цементе, бетоне, кирпиче, пластмассе и др.) (Малышева, Смирнов, 1982; Малышева, 2003).

Однако при этом необходима унифицированная система понятий и терминов, обозначающих конкретные группы. Так, В.И. Закутнова,

Т.А. Пилипенко (2004) обозначают термином «эпилихенофиты» лишайники, растущие на других лишайниках, С.Б. Криворотов (2001) эту же группу лишайников называет «паразитические», Т.Н. Пыстина (2003) – «паразиты», М.П. Журбенко (1998) – «лихенофильные», последний термин считается устоявшимся (Флора..., 2014).

Некоторые лихенологи отказываются от термина «эпиксилы», неоправданно разделяя обитающих на мёртвом органическом субстрате лишайники на «эпифитореликвиты» – растущие на мелких растительных остатках (Бархалов, 1975; Макрый, 1990; Закутнова, Пилипенко, 2004), и «эпилигнофиты» (Закутнова, Пилипенко, 2004) или «эпилигниты» (Бархалов, 1975) – обитающие на сухой или гнилой древесине. С.Б. Криворотов (2001) рассматривает «эпиксилы» в объёме понятия «эпилигнофиты», выделяя эту группу наряду с «эпифитореликвитами». И.В. Фролов (2008) понимает группу эпиксиллов очень широко, выделяя «облигатные эпиксилы», «преимущественные эпиксилы», «преимущественные эпифиты», «преимущественные эпигейды», «бисубстратные виды» и «эврисубстратные виды». Т.В. Макрый (1990) слишком дробно рассматривает группу напочвенных лишайников, выделяя наряду с эпигейдами «субэпигейды», «легко отделяемые от почвы ... они могут расти не на самой почве, а в моховой подушке, не имея с почвой непосредственной связи». Кроме того, некоторые исследователи (Бархалов, 1975) включают в классификационную систему эколого-субстратных групп лишайников термины, обозначающие их жизненную форму, что мы считаем некорректным.

Необходимо проводить исследования эколого-субстратных групп в конкретном регионе, корректируя литературное указание на произрастание того или иного вида на конкретном субстрате, так как известно, что один и тот же вид лишайника в разных частях своего ареала способен переходить на новый для него субстрат (Макрый, 1990).

Очень важным этапом после эколого-субстратного анализа является интерпретация полученных результатов. Так, высокая доля эпифито-эпиксильных лишайников может быть индикатором существенной скорости биотического круговорота веществ, что характеризует субстрат как затронутый процессом минерализации. Кроме того, это может свидетельствовать об устойчивом мезоклимате с повышенной влажностью воздуха, где активно протекают процессы гниения, затрагивающие отдельные ещё живые стволы деревьев.

Высокая доля эпиксило-эпигеидов, обитающих на полуразложившихся растительных остатках, характеризует активно протекающие процессы гумификации.

Присутствие эпифито-эпилитов в Самарской области может характеризовать значительное влияние ветра в некоторых её частях (особенно на вершинах гор), который, с одной стороны, иссушает опробковевшие ткани дерева, а с другой – покрывает кору тонким налётом продуктов выветривания известняка, из которого преимущественно сформированы Жигулёвские горы, что благоприятно для данной эколого-субстратной группы.

Эпигеидо-эпилитные лишайники подтверждают длительное существование выходов горной породы, в настоящее время – существенно затронутых процессом почвообразования, где в каменных нишах уже сформирован гумусовый горизонт, на котором и обитает данная группа лишайников, иногда переходя на разрушающуюся материнскую породу.

Эврисубстратные виды являются «видами-эксплерентами», эврибионтными, с широкой экологической амплитудой.

К эпифитам относятся представители более 40 родов лишенобиоты Самарской области, например *Acrocordia*, *Anaptychia*, *Arthonia* и др., к эпилитам – более 50 (например, виды родов *Acarospora*, *Sarcogyne*, *Verrucaria* и др.), к эпигеидам – более 10 (например, виды родов *Endocarpon*, *Peltigera*, *Psora* и др.). Эпибриофитами являются

Bacidia rubella, *Micarea peliocarpa*, *Bryobilimbia hypnorum*, *Bilimbia sabuletorum* и *Physconia muscigena*. К эпиксилам можно отнести *Chaenothecopsis pusilla*, *Micarea lignaria*. Представители более 20 родов обитают на коре деревьев и гниющей древесине (эпифито-эпиксилы) (например, *Athallia*, *Chaenotheca*, *Cladonia* и др.). Эпифито-эпилитные лишайники: *Caloplaca chlorina*, *Calogaya saxicola*, *Physcia caesia*, *P. dubia*, *Rusavskia elegans*, *Verrucaria nigrescens*; эпиксило-эпигейды: *Cladonia arbuscula*, *C. cariosa*, *C. cenotea*, *C. cornuta*, *C. phyllophora*, *C. monomorpha*, *Rinodina terrestris*, *R. turfacea*, эпигейдо-эпилиты: *Enchylium limosum* и *Scytinium tenuissimum*. Наконец, к эврисубстратным лишайникам относятся: *Cladonia fimbriata*, *Lecanora hagenii*, *Parmelia sulcata*, *Phaeophyscia nigricans*, *P. orbicularis*, *Physcia adscendens*, *P. aipolia*, *Xanthoria parietina*.

Пример наглядного представления результатов эколого-субстратного анализа можно видеть на рисунке 5.

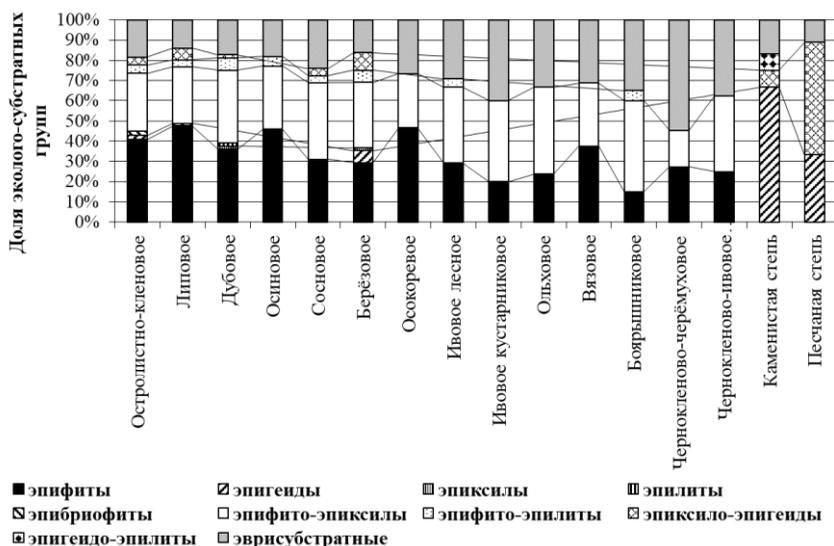


Рисунок 5 – Соотношение эколого-субстратных групп лишайников в основных типах сообществ Самарской Луки

Старые деревья, кора которых становится грубой, шершавой, морщинистой, служат более благоприятным субстратом для поселения многочисленных видов эпифитных лишайников, так как трещины задерживают как споры, соредии, изидии, так и влагу с находящимися в ней питательными веществами. Особенно обильно лишайники покрывают отмирающие деревья, хотя не всегда видовой состав их здесь более разнообразен, чем на живых, нормально развивающихся деревьях. На коре старых деревьев поселяются разные виды листоватых и кустистых лишайников (виды *Parmelia*, *Evernia*, *Ramalina*), а из накипных – множество видов *Lecidea*, *Lecanora* и др. (Зырянова, Котлованова, 2017).

3.3 Спектр экоморф лишайников при экологической оценке

Приуроченность лишайников к соответствующим экоморфам изучена слабо. Разные виды лишайниковобразующих грибов, как и высших растений, требуют для нормального развития разной интенсивности освещения. Для характеристики их отношения к свету используют термины «фотофильные», «сциофильные», «фотофиты», «гелиофиты», «ангелиофиты», «сциотолерантные» и др. (Бязров, 2005). Однако выделение названных групп затруднено, поскольку представители одного вида лишайника, в зависимости от конкретных условий местообитания и времени наблюдения, в одних случаях выступают как светолубивые, а в других – как тенелюбивые, или теневыносливые. Возможно, лучше говорить о теневой или световой структурах слоевищ (Бязров, 2005).

Ещё в 1950-х годах было установлено, что в сухих местообитаниях могут происходить быстрые и значительные изменения температуры – на 14 °C за 2 минуты. Тогда же была зафиксирована температура + 69,6 °C у слоевища напочвенного лишайника *Cladonia pocillum*. Однако такую высокую температуру могут выдержать

только сухие слоевища, а в некоторых местах температура таллома может превысить предел, выдерживаемый отдельными чувствительными к теплу видами лишайников, и их перегрев может ограничивать распространение таких видов (Бязров, 2005). Таким образом, соотнеся центры массовости каждого лишайника со среднегодовой температурой данной местности, можно выявить климатоморфы – группы лишайников по отношению к среднегодовой температуре. К сожалению, данный вопрос пока не проработан достаточно полно, особенно в связи с неравномерной изученностью лишайников разных регионов нашей планеты, с одной стороны, и в связи с периодически направленным изменением климата, с другой.

Лишайники относятся к пойкилогидрическим организмам, которые не имеют таких образований, как эпидермис, устьица, кутикула, восковой налёт для регулирования газо- и водообмена, и потому их водный режим варьирует пассивно в зависимости от содержания воды в окружающей среде (Бязров, 2005). Тем не менее, лишайники – настолько пластичные организмы, что могут изменять свою жизненную форму в зависимости от режима увлажнения. Например, *Cladonia cariosa* (Ach.) Spreng., имеющая бородавчато- или чешуйчато-кустистую биоморфу, в степных (ксерофитных) ценозах формирует чешуйчатый таллом, а в лесных (мезофитных) биотопах – кустистый (Корчиков, 2011). Однако существует ряд лишайников, облигатно приуроченных к ксерофитным либо мезофитным условиям. Некоторые исследователи определяют экологическую форму конкретного лишайника именно по произрастанию в том или ином сообществе (Пыстина, 2005), хотя, на наш взгляд, необходимо учитывать не только встречаемость вида, но и его проективное покрытие как степень участия в данном фитоценозе. Кроме того, по совокупности сосудистых растений в сообществе не всегда можно однозначно охарактеризовать экологические условия произрастающих на стволах, камнях, гниющей древесине лишайников.

Разделение лишайников на обособленные экологические группы требует внимательного изучения приуроченности видов к условиям обитания и обычно редко применяется во флористических исследованиях. На основе отношения видов к тепловому режиму, влажности, мощности снегового покрова вообще выделяют 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, распространённые в высокогорьях.

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

6. Ксерофиты – виды лишайников, приспособившиеся к тёплым и сухим местообитаниям степей (Лиштва, 2007).

Учитывая приуроченность лишайников к соответствующим сообществам по литературным данным, собственным наблюдениям, а также исходя из принадлежности конкретного вида к соответствующей биоморфе, характеризующейся приспособлением к обитанию в тех или иных климатических условиях, мы относим лишайники Самарской области по отношению к режиму увлажнения к трём группам (гигроморфам): эвритоппные, ксерофиты и мезофиты.

К **эвритоппным** относятся накипные зернисто-бородавчатые, узко- и среднешироколопастные, умбиликатные, шило-, палочко-

или сцифовидные виды, к **мезофитным** лесным таксонам – лепрозные, гониоцистные, плёнчатые, плотнокорковые, трещиноватые, эндосубстратные (внутри коры), вздутолопастные, широколопастные, кустисто-разветвлённые, повисающие, филаментозные, прямостоячие и распростёртые, к **ксерофитным** – ареолированные и аталлические, чешуйчато-ареолированные, чешуйчатые, плакодиоидные, студенистые, эндосубстратные (внутри камня), субфрутикозные, рассечённолопастные лишайники.

ВОПРОСЫ ДЛЯ САМОПРОВЕРКИ

1. Грибы какого отдела (кроме Ascomycota) могут формировать лишайник?

а) Chytridiomycota б) Zygomycota в) Basidiomycota г) Oomycota

2. Водоросли каких классов могут выступать в качестве фотобионтов лишайников?

- а) Xanthophyceae и Phaeophyceae
- б) Xanthophyceae и Bacillariophyceae
- в) Phaeophyceae и Rhodophyceae
- г) Rhodophyceae и Bacillariophyceae

3. К функциям фотобионта в ассоциации относят:

- а) обеспечение водного обмена б) углеродное питание
- в) терморегуляция слоевища г) все ответы верны

4. К функциям микобионта в ассоциации относят:

- а) обеспечение водного обмена
- б) защита водорослей от чрезмерного УФ облучения
- в) сохранение воздуха в слоевище при переувлажнении
- г) все ответы верны

5. Какова основная функция жировых гиф лишайника:

- а) запас липидов
- б) контакт с клетками фотобионта
- в) прикрепление к субстрату
- г) разрыхление водорослей в альгальной зоне

6. Переходной формой между накипным и листоватым слоевищем считается:

- а) лепрозная б) чешуйчатая в) ареолированная г) кочующая

7. Наиболее прогрессивным размножением лишайников считается:

- а) вегетативное – соредиями б) вегетативное – фрагментацией
- в) бесполое г) половое

8. Основной отличительной чертой листоватого слоевища является:

- а) четыре анатомических слоя
- б) лопастная структура
- в) горизонтальное расположение лопастей
- г) дорсовентральное строение слоевища

9. Накипные слоевища могут прикрепляться к субстрату:

- а) подслоевищем б) ризинами в) гаптерами г) все ответы верны

10. Листоватые слоевища могут прикрепляться к субстрату:

- а) гомфом б) ризинами в) гаптерами г) все ответы верны

11. Кустистые слоевища могут прикрепляться к субстрату:

- а) гомфом б) ризинами
- в) псевдогомфом г) все ответы верны

12. Вертикальные выросты лишайников рода *Cladonia* называют:

- а) подтеции б) трапеции в) апотеции г) склероции

13. Газообмен лишайникового слоевища обеспечивают:

- а) цифеллы б) псевдоцифеллы
- в) макулы г) все ответы верны

14. Для лишайников не характерны:

- а) апотеции б) перитеции в) клейстотеции г) гастеротеции

15. Выросты на поверхности слоевища у лишайников называются:

- а) соредии б) сорали в) изидии г) цифеллы

16. Бесполое размножение микобионта лишайников осуществляется:

- а) конидиями б) пикноконидиями
- в) стилоспорами г) все ответы верны

17. У большинства лишайников число спор в сумке равно

- а) 2 б) 4 в) 8 г) 16

18. Для лишайников не характерны:

- а) леканоровые апотеции б) тефроделовые апотеции
- в) лецидеевые апотеции г) биаторовые апотеции

19. Тип апотециев лишайников определяют по:

- а) анатомическому строению б) морфологическому строению
- в) цвету г) размеру

20. Стерильные гифы, формирующиеся у отверстия перитеция, называются:

- а) парафизы б) перифизы в) цистиды г) аски

21. Стерильные гифы, формирующиеся между сумками плодового тела, называются:

- а) парафизы б) перифизы в) цистиды г) аски

22. Споры лишайников с продольными перегородками называются:

- а) биполярными б) многоклеточными
- в) септированными г) муральными

23. Лишайники, произрастающие на древесине, называются:

- а) эпифиты б) эпиксилы г) эпилиты г) эндофлеодные

24. Учёным, положившим начало лихенологии как самостоятельной науки, является:

- а) Эрик Ахариус б) Пьер Микели
- в) Карл Линней г) Вильям Нюландер

25. Учёным, первым доказавшим двойственную природу лишайников, является:

- а) Андрей Фаминцын б) Симон Швенденер
- в) Иосиф Баранецкий г) Антуан де Бари

26. Исчезновение лишайников в городах в XX веке было связано:

- а) с загрязнением воздуха б) с сухостью воздуха
- в) с механическим повреждением слоевищ г) все ответы верны

27. К первичным метаболитам лишайников относят:

- а) белки, полисахариды, аминокислоты б) спирты
в) витамины г) все ответы верны

28. Лихеноиндикационным индексом является:

- а) индекс полеотолерантности б) индекс атмосферной чистоты
в) индекс общего числа эпифитов г) все ответы верны

29. Первые лихеноиндикационные показатели отражали содержание в атмосфере городов:

- а) диоксида серы б) диоксида азота
в) диоксида углерода г) пылевых частиц

30. Метод пересадки талломов лишайников из экологически чистых регионов в антропогенно нарушенные с последующим их мониторингом называют:

- а) инкубацией б) фрагментацией в) трансплантацией г) миграцией

31. Акроним гербария Самарского университета:

- а) SAM б) SMR в) SV г) SNU

32. Эндемичным лишайником в лихенофлоре Самарской области является:

- а) *Dermatocarpon miniatum* б) *Xanthoria elegans*
в) *Staurothele levinae* г) *Lobaria pulmonaria*

33. Лишайником-кальцефилом является:

- а) *Lobaria pulmonaria* б) *Aspicilia cinerea*
в) *Dermatocarpon miniatum* г) *Lathagrium cristatum*

34. Индикатором целинных степей без или с умеренной пастбищной нагрузкой является:

- а) *Xanthoparmelia ryssolea* б) *Xanthoparmelia camtschadalis*
в) *Phaeophyscia constipata* г) все ответы верны

35. Может использоваться для оценки степени рекреационного воздействия на лесные экосистемы:

- а) *Dermatocarpon miniatum* б) *Xanthoria elegans*
в) *Staurothele levinae* г) *Cladonia arbuscula*

36. Назовите фамилию японского ученого, который одним из первых начал изучать лишайниковые вещества и развил метод микрорекристаллизации.

37. Как называется метод пересадки талломов лишайников из экологически чистых регионов в антропогенно нарушенные с последующим их мониторингом?

38. Как называется метод длительного контроля состояния окружающей среды с применением лишайников в качестве основных объектов?

39. Как называется метод оценки текущего состояния окружающей среды с применением лишайников в качестве основных объектов?

40. Как называется группа грибов, произрастающих на лишайниках и выступающих в роли паразитов или комменсалов?

41. Назовите наиболее распространенный метод изучения вторичных метаболитов лишайников ввиду его простоты и дешевизны.

42. Какую функцию выполняет арабитол в углеводном обмене лишайников?

43. Назовите два основных источника поступления питательных веществ в лишайник.

44. Какое размножение считается наиболее прогрессивным у лишайников?

45. Как называется внутренний слой слоевища лишайника, состоящий из рыхло переплетенных грибных гиф, как правило, белого цвета?

46. Дайте определение термину «фотобионт».

47. Дайте определение термину «микобионт».

48. Назовите функцию конидий, пикноконидий и стилоспор.

49. Как называются полузамкнутые плодовые тела лишайников?

50. Как называются открытые плодовые тела лишайников?

СЛОВАРЬ ТЕРМИНОВ

Апотéций – открытое, обычно чашевидное плодовое тело, на верхней стороне которого расположен гимениальный слой (или гимений, состоящий из сумок и парафиз), подстланный тонким слоем переплетенных гиф – субгимением, или гипотецием.

Аск (сумка) – орган полового спороношения; клетка, в которой развиваются аскоспоры.

Аско́мы – плодовые тела асколокулярных лишайников, отличаются от настоящих апотециев часто неправильной формой и отсутствием собственной стенки (эксципула).

Бластидии – группа агрегированных вместе шаровидных образований, покрытых коровым слоем, в отличие от изидий и лобулей всегда формируются группами.

Гапте́ры – короткие выросты или участки нижнего корового слоя, служащие для прикрепления к субстрату.

Гастеротéций – см. лиреллиформные плодовые тела.

Гетеромéрное слоевище – слоевище, дифференцированное на слои фотобионта и микобионта.

Гимéний – спороносный слой плодовых тел грибов, образованный асками (или базидиями), чередующимися со стерильными нитями – парафизами.

Гипотéций – слой, состоящий из грибных гиф, расположенный непосредственно под гимением, в котором происходит закладка сумок и парафиз.

Гомеомéрное слоевище – слоевище, не имеющее четкой дифференциации на слои фотобионта и микобионта.

Го́мф – вырост в центре нижней поверхности слоевища, образованный гифами сердцевинного и корового слоев, служащий органом прикрепления некоторых листоватых лишайников.

Изидии – выросты таллома, покрытые коровым слоем и содержащие внутри клетки фотобионта, оплетенные гифами микобионта;

повышают площадь поверхности лишайников и выполняют функцию их вегетативного размножения.

Лиреллифóрмные плодóвые телá – открытые плодовые тела некоторых грибов и лишайников, отличающиеся от апотециев вытянутой формой.

Лóбули (филлídии) – маленькие плоские чешуйки, которые располагаются на поверхности и по краям слоевища или на слоевищном крае апотециев, крупнее изидий; очень схожи с мелкими вторичными лопастями слоевища.

Мура́льные спóры – многоклеточные споры с поперечными и продольными перегородками.

Мутуа́лизм – форма симбиотических отношений организмов, выгодная для обоих симбионтов, при которой партнеры (или один из них) не могут существовать друг без друга.

Парафíзы – одноклеточные или многоклеточные нитевидные образования, развивающиеся в гимениальном слое плодового тела между асками (или базидиями) и выполняющие защитную и опорную функции.

Перите́ций – полузамкнутое плодовое тело аскомикотовых грибов и лишайников с отверстием на вершине, служащим для выхода аскоспор.

Перифíзы – нитевидные тонкие и короткие гифы, расположенные около отверстия перитеция.

Пикни́дии – органы бесполого (конидиального) спороношения грибов; споровместилища, внутри которых развиваются конидиеносцы с конидиями.

Подéции – вторичное слоевище у лишайников семейства кладониевые (*Cladoniaceae*), представляющее собой вертикальные выросты разнообразной формы (в зависимости от вида).

Подслоевíще (первичное слоевище) – образование корового слоя, характерное для многих накипных лишайников, состоящее из

разветвленных гиф, которые создают губчатое сплетение из одно-
рядных тонкостенных клеток.

Пролифика́ция (пролифе́рация) – процесс образования вто-
ричных выростов подоциев, образующихся на стенках сциф.

Псевдого́мф – орган прикрепления многих кустистых лишай-
ников, состоящий только из гиф сердцевинного слоя.

Псевдоцифе́ллы (ма́кулы) – небольшие пятнышки на поверх-
ности слоевища лишайников, представляющие собой непокрытые
коровым слоем участки сердцевины.

Ризи́ны – органы прикрепления листоватых лишайников, об-
разованные коровым и сердцевинным слоями.

Ризи́ды – органы прикрепления лишайников, формирующи-
еся из клеток корового слоя.

Сора́ли – образования на поверхности таллома лишайников, в
которых образуются соредии (или места выхода соредий).

Соре́дии – специализированные структуры вегетативного раз-
множения лишайников, состоящие из одной или нескольких клеток
фотобионта, оплетенных гифами гриба.

Схизи́дии (шизи́дии) – группа агрегированных вместе соре-
дий, образующаяся при расслоении сердцевины лишайника и коро-
вого слоя, в отличие от бластидий не покрыты коровым слоем.

Сци́фы – окончания подоциев некоторых видов лишайников
рода *Cladonia* кубковидной или воронковидной формы.

Филлокла́дии – чешуйковидные выросты, образующиеся на
поверхности подоциев лишайников рода *Cladonia*.

Цефало́дии – особые образования на поверхности слоевища,
содержащие водоросли, отличные от тех, что находятся в слое фо-
тобионта самого слоевища.

Эпите́ций – надгимениальный слой апотеция, образованный
верхушками парафиз.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

Адаптационные биохимические механизмы, обеспечивающие устойчивость лишайников к экстремальным условиям среды обитания (обзор) / Л. Н. Порядина, И. А. Прокопьев, Л. А. Конорева [и др.] // Природные ресурсы Арктики и Субарктики. – 2018. – Т. 26. – № 4. – С. 110-117.

Аньшакова, В. В. Механохимическая технология получения биокомплексов на основе лишайникового сырья / В. В. Аньшакова // Биофармацевтический журнал. – 2011. – Т. 3. – № 5. – С. 33-42.

Бархалов, Ш. О. Лихенофлора Талыша. (Общая часть) / Ш. О. Бархалов. – Баку: Изд-во ЭЛМ, 1975. – 155 с.

Бесполитова, Л. А. К перспективам лишеноиндикации в урбосреде в условиях лесостепи (на примере г. Самара) / Л. А. Бесполитова, Л. М. Кавеленова // Вестник Самарского государственного университета. – 2001. – Вып. 4 (22). – С. 175-184.

Биологический контроль окружающей среды: биоиндикация и биотестирование / под ред. О. П. Мелеховой и Е. И. Егоровой. – М.: Академия, 2007. – 288 с.

Бязров, Л. Г. Лишайники – индикаторы радиоактивного загрязнения / Л. Г. Бязров. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2005. – 476 с.

Вторичные метаболиты лишайников: [сайт]. – 2023. – URL: <https://do.ssau.ru/moodle/mod/page/view.php?id=5222> (дата обращения: 22.04.2023).

Галанина, И. А. Синузии эпифитных лишайников в дубовых лесах юга Приморского края / И. А. Галанина. – Владивосток: Дальнаука, 2008. – 238 с.

Годовая динамика содержания усниновой кислоты в талломах лишайников родов *Cladonia* и *Flavocetraria*, произрастающих

в Центральной Якутии / И. А. Прокопьев, А. А. Шеин, Г. В. Филиппова [и др.] // Химия растительного сырья. – 2015. – № 4. – С. 45-49.

Голубков, В. В. Лихенобиота Национального парка «Припятский» / В. В. Голубков. – Минск: Белорусский Дом печати, 2011. – 192 с.

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

Голубкова, Н. С. Лишайники пустыни Гоби (Монголия) и их адаптивная стратегия / Н. С. Голубкова // Новости систематики низших растений. – СПб.: Наука, 2001. – Т. 35. – С. 129-140.

Голубкова, Н. С. Жизненные формы лишайников и лихеносинузии / Н. С. Голубкова, Л. Г. Бязров // Ботанический журнал. – 1989. – Т. 74. – № 9. – С. 794-804.

Голубкова, Н. С. Лишайники / Н. С. Голубкова, Х. Х. Трасс // Жизнь растений. – М.: Просвещение, 1977. – Т. 3. – С. 379-470.

Еленкин, А. А. Орто- и плагиотропный рост с биомеханической точки зрения у лишайников и некоторых других низших споровых / А. А. Еленкин // Ботанический журнал: тр. Императорского Санкт-Петербургского общества естествоиспытателей. – 1907. – Т. 35. – Вып. 3. – № 2. – С. 19-61.

Жидков, А. Н. Ранговый градиентный анализ эпифитных синузий в условиях гетерогенной среды / А. Н. Жидков // Жизнь популяций в гетерогенной среде. – Йошкар-Ола: Периодика Марий Эл, 1998. – Ч. 1. – С. 247-249.

Журбенко, М. П. Лихенофильные грибы: их опознание и использование в изучении лишайников / М. П. Журбенко // Новости систематики низших растений. – СПб.: Наука, 1998. – Т. 32. – С. 28-40.

Закутнова, В. И. Мониторинг лишайников дельты Волги / В. И. Закутнова, Т. А. Пилипенко. – Астрахань: Изд-во Астраханского ун-та, 2004. – 116 с.

Зырянова, О. А. Видовое разнообразие лишайников смешанного леса правобережья озера Малый Кызыкуль / О.А. Зырянова, М.Д. Котлованова // *Juvenis scientia*. – 2017. – № 4. – С. 15-18.

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.: Гидрометиздат, 1983. – Т. 12. – С. 113-175.

Истомина, Н. Б. Лихенофлора усадебных парков Псковской области / Н. Б. Истомина, О. В. Лихачева. – Псков: Логос, 2009. – 180 с.

Кавеленова, Л. М. Проблемы организации системы фитомониторинга городской среды в условиях лесостепи / Л. М. Кавеленова. – Самара: Самарский университет, 2003. – 124 с.

Качалкин, А. В. Дрожжевое население лишайников полуострова Киндо / А. В. Качалкин, А. М. Глушакова, Т. А. Панкратов // *Микробиология*. – 2017. – Т. 86. – № 6. – С. 762-769.

Корчиков, Е. С. Некоторые подходы к классификации жизненных форм лишайников / Е. С. Корчиков // *Биологические типы Христеня Раункиера и современная ботаника: матер. Всерос. научной конф.* – Киров: Изд-во ВятГГУ, 2010. – С. 148-151.

Корчиков, Е. С. Лишайники Самарской Луки и Красносамарского лесного массива / Е. С. Корчиков. – Самара: Самарский университет, 2011. – 320 с.

Криворотов, С. Б. Лишайники и лишайниковые группировки Северо-Западного Кавказа и Предкавказья. (Флористический и экологический анализ): автореф. дис. ... д-ра биол. наук: 03.00.05 / Криворотов Сергей Борисович; Кубанский гос. аграрный ун-т. – Краснодар, 2001. – 35 с.

Лихеноиндикация и изучение популяций лишайников / сост. А. Е. Митрошенкова, В. Н. Ильина. – Самара: СГСПУ, 2019. – 76 с.

Лиштва, А. В. Лихенология / А. В. Лиштва. – Иркутск: Изд-во Иркутского ун-та, 2007. – 121 с.

Лыскова, Н. С. Изучение состава и свойств вторичных метаболитов лишайника *Usnea barbata* / Н. С. Лыскова, Ю. Г. Базарнова, И. В. Кручина-Богданов // Химия растительного сырья. – 2018. – № 1. – С. 121-127.

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

Малышева, Н. В. Лишайники Санкт-Петербурга / Н. В. Малышева // Труды Санкт-Петербургского общества естествоиспытателей. – СПб.: Изд-во Санкт-Петербургского университета, 2003. – Сер. 3. – Т. 79. – 100 с.

Малышева, Н. В. Определитель лишайников Татарской АССР / Н. В. Малышева, А. Г. Смирнов. – Казань: Изд-во Казанского ун-та, 1982. – 148 с.

Матвеев, Н. М. Оптимизация системы экоморф растений А. Л. Бельгарда в целях фитоиндикации экотопа и биотопа / Н. М. Матвеев // Вісник Дніпропетровського університету. Сер. біологія. Екологія. – 2003. – Вип. 11. – № 2. – С. 105-113.

Меркулова, О. С. Изучение перспектив лишайноиндикации в условиях степи (на примере г. Оренбурга) / О. С. Меркулова // Южная Сибирь: проблемы взаимодействия общества и природы: матер. регион. научн. конф. – Барнаул, 2003. – С. 120-121.

Микробные сообщества лишайников / Т. А. Панкратов, А. В. Качалкин, Е. С. Корчиков [и др.] // Микробиология. – 2017. – Т. 86. – № 3. – С. 265-283.

Муравьёва, Д. А. Фармакогнозия / Д. А. Муравьёва, И. А. Самылина, Г. П. Яковлев. – М.: Медицина, 2002. – 656 с.

Мучник, Е. Э. Лихенологические исследования на территории Центрального Черноземья России (состояние вопроса) / Е. Э. Мучник // Новости систематики низших растений. – СПб.: Наука, 1998. – Т. 32. – С. 64-72.

Мучник, Е. Э. Учебный определитель лишайников Средней России / Е. Э. Мучник, И. Д. Инсарова, М. В. Казакова. – Рязань: Рязанский государственный университет имени С. А. Есенина, 2011. – 359 с.

Определитель лишайников СССР: Морфология, систематика и географическое распространение / под ред. А. Н. Окснера. – Л.: Наука, 1974. – Вып. 2. – 284 с.

Основы лесной биогеоценологии / под ред. В. Н. Сукачёва и Н. В. Дылиса. – М.: Наука, 1964. – 574 с.

Панкратов, Т. А. Ацидобактерии в микробных сообществах болотных и тундровых лишайников / Т. А. Панкратов // Микробиология. – 2012. – Т. 81. – № 1. – С. 56-63.

Панкратов, Т. А. Бактериальные комплексы лишайников Хибин на примере *Cladonia uncialis*, *Cladonia portentosa*, *Alectoria ochroleuca* и *Nephroma arcticum* / Т. А. Панкратов // Микробиология. – 2018. – Т. 87. – № 1. – С. 1-9.

Панкратов, Т. А. Микробные сообщества лишайников субарктической зоны России: структура и особенности локализации / Т. А. Панкратов, А. В. Качалкин // I-й Российский Микробиологический конгресс: сб. тезисов. – Пущино: Вода: химия и экология, 2017. – С. 69-70.

Пристяжнюк, С. А. Жизненные формы лишайников субарктических тундр полуострова Ямал. I. Система жизненных форм / С. А. Пристяжнюк // Ботанический журнал. – 1996. – Т. 81. – № 3. – С. 34-41.

Пристяжнюк, С. А. Жизненные формы лишайников субарктических тундр полуострова Ямал. II. Связь с экологическими факторами / С. А. Пристяжнюк // Ботанический журнал. – 1996. – Т. 81. – № 3. – С. 48-55.

Пыстина, Т. Н. Лишайники таёжных лесов европейского Северо-Востока (подзоны южной и средней тайги) / Т. Н. Пыстина. – Екатеринбург: УрО РАН, 2003. – 239 с.

Равинская, А. П. Лишайниковые кислоты и их биологическая роль / А. П. Равинская // Новости систематики низших растений. – Л.: Наука, 1984. – Т. 21. – С. 160-179.

Рябкова, К. А. Лишайники Урала / К. А. Рябкова. – Свердловск: Изд-во СГПУ, 1981. – 52 с.

Сезонные изменения содержания усниновой кислоты в талломах некоторых лишайников, произрастающих в условиях Центральной Якутии / Н. П. Гладкина, И. А. Прокопьев, А. А. Шеин [и др.] // Новые материалы и технологии в условиях Арктики: матер. междунар. симпозиума. – Якутск: Логос, 2014. – С. 85-89.

Слонов, Т. Л. Лишайниковые кислоты и фитомасса избранных видов лишайников / Т. Л. Слонов, Л. Х. Слонов // Известия высших учебных заведений. Северо-Кавказский регион. Серия: Естественные науки. – 2010. – № 5. – С. 79-82.

Содержание вторичных метаболитов в лишайниках сосновых лесов Центральной Якутии / И. А. Прокопьев, Л. Н. Порядина, Г. В. Филиппова [и др.] // Химия растительного сырья. – 2016. – № 3. – С. 73-78.

Солдатенкова, Ю. П. Малый практикум по ботанике. Лишайники (кустистые и листоватые) / Ю. П. Солдатенкова. – М.: Изд-во МГУ, 1977. – 128 с.

Сонина, А. В. Лишайники. Морфология, анатомия, систематика / А. В. Сонина, В. И. Степанова, В. Н. Тарасова. – Петрозаводск: ПетрГУ, 2006. – Ч. 1. – 216 с.

Суетина, Ю. Г. Изменения эпифитной лишайнофлоры и структуры популяции *Xanthoria parietina* (L.) Th. Fr. в городской среде: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.16 / Суетина Юлия Геннадьевна; Марийский гос. ун-т. – Йошкар-Ола, 1999. – 26 с.

Толпышева, Т. Ю. Микотоксины, усниновая кислота и их распределение в лишайниках родов *Cetraria*, *Flavocetraria*, *Cladonia* / Т. Ю. Толпышева // Вестник Московского университета. Серия 16. Биология. – 2014. – № 3. – С. 37-41.

Флора лишайников России: биология, экология, разнообразие, распространение и методы изучения лишайников / под ред. М. П. Андреева, Д. Е. Гимельбранта. – М.; СПб.: Товарищество науч. изд. КМК, 2014. – 400 с.

Фролов, И. В. Экологическая гетерогенность группировок эпиксильных лишайников (на примере Башкирского заповедника) / И. В. Фролов // Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века: матер. Всерос. конф.: в 6 ч. – Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2008. – Ч. 2. – С. 258-259.

Храмченкова, О. М. Содержание усниновой кислоты в различных частях талломов *Evernia prunastri* (L.) Ach., *Ramalina pollinaria* (Westr.) Ach. и *Cladonia arbuscula* (Wallr.) Flot. / О. М. Храмченкова, Р. И. Новиков // Бюллетень Брянского отделения РБО. – 2018. – № 3 (15). – С. 49-53.

Цуриков, А. Г. Лишайники Юго-востока Беларуси (опыт лишайномониторинга) / А. Г. Цуриков. – Гомель: ГГУ им. Ф. Скорины, 2013. – 276 с.

Цуриков, А. Г. Жизненные формы лишайников Беларуси // Ботанический журнал. – 2020. – Т. 105, № 6. – С. 523-541.

Цуриков, А. Г. Лишайники Беларуси / А. Г. Цуриков. – Гомель: ГГУ им. Ф. Скорины, 2023. – 379 с.

Цуриков, А. Г. Листоватые и кустистые городские лишайники: атлас-определитель / А. Г. Цуриков, О. М. Храмченкова. – Гомель: ГГУ им. Ф. Скорины, 2009. – 123 с.

Basidiomycete yeasts in the cortex of ascomycete macrolichens / T. Spribille, V. Tuovinen, P. Resl [et al.] // Science. – 2016. – Vol. 353. – P. 488-492.

Culberson, C. F. Standardized method for the identification of lichen products / C. F. Culberson, H. A. Kristinsson // J. Chromatogr. – 1970. – Vol. 46. – P. 85-93.

Effects of chrysophanol, parietin, and nepodin of *Rumex crispus* on barley and cucumber powdery mildews / G. J. Choi, S.-W. Lee, K. S. Jang [et al.] // Crop Protection. – 2004. – Vol. 23 (12). – P. 1215-1221.

Enforced fungal – algal symbioses in alginate spheres / L. Muggia, S. Kraker, T. Kopun [et al.] // FEMS Microbiology Letters. – 2018. – Vol. 365 (14). – P. 1-7.

Hawksworth, D. L. The variety of fungal-algal symbioses, their evolutionary significance, and the nature of lichens / D. L. Hawksworth // J. Linn. Soc., Bot. – 1988. – Vol. 96. – P. 3-20.

Huovinen, K. Standardized HPLC method for the analysis of lichen compounds from the genus *Cladonia* (lichen-forming Ascomycetes) / K. Huovinen, R. Hiltunen, M. Schantz // Planta Med. – 1982. – Vol. 45 (3). – P. 1-152.

James, P. Lichens and air pollution: A booklet to accompany the wallchart / P. James // British Museum (Natural History) and BP Educational Services. – London, 1982. – 28 p.

Lichen biology / ed. by T. Nash. – Cambridge, New York, Melbourne, Madrid, Cape Town, Singapore, São Paulo: Cambridge University Press, 2008. – 486 p.

Molecular phylogeny and ultrastructure of the lichen microalga *Asterochloris medi-terranea* sp. nov. from Mediterranean and Canary Islands ecosystems / P. Moya, P. Škaloud, S. Chiva [et al.] // International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology. – 2015. – Vol. 65. – P. 1838-1854.

Orange, A. Microchemical methods for the identification lichens / A. Orange, P. W. James, F. J. White. – London: British Lichen Society, 2010. – 104 p.

Schizoxylon as an experimental model for studying interkingdom symbiosis / L. Muggia, S. Fernandez-Brime, M. Grube [et al.] // FEMS Microbiology Ecology. – 2016. – Vol. 92 (10). – P. 1-10.

Untangling the hidden intrathalline microalgal diversity in Parmotrema pseudotincturatum: *Trebouxia crespoana* sp. nov. / P. Škaloud, P. Moya, A. Molins [et al.] // The Lichenologist. – 2018. – Vol. 50 (3). – P. 357-369.

Учебное издание

Корчиков Евгений Сергеевич

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ЛИХЕНОЛОГИЯ

Учебное пособие

Редакционно-издательская обработка
издательства Самарского университета

Подписано в печать 06.05.2024. Формат 60×84 1/16.

Бумага офсетная. Печ. л. 4,25.

Тираж 120 экз. (1-й з-д 1-27). Заказ . Арт. – 4(Р1УП)/2024.

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ АВТОНОМНОЕ
ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ
«САМАРСКИЙ НАЦИОНАЛЬНЫЙ ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ
УНИВЕРСИТЕТ ИМЕНИ АКАДЕМИКА С. П. КОРОЛЕВА»
(САМАРСКИЙ УНИВЕРСИТЕТ)
443086, САМАРА, МОСКОВСКОЕ ШОССЕ, 34.

Издательство Самарского университета.
443086, Самара, Московское шоссе, 34.

