

LICHENS

G. M. ZENOVA

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

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

ЛИШАЙНИКИ

Г. М. ЗЕНОВА

Московский государственный университет
им. М.В. Ломоносова

ЛИШАЙНИКИ – СИМБИОТИЧЕСКИЕ ОРГАНИЗМЫ, СОСТОЯЩИЕ ИЗ ГРИБА И ВОДОРΟΣЛИ

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

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

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

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

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

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

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

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

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

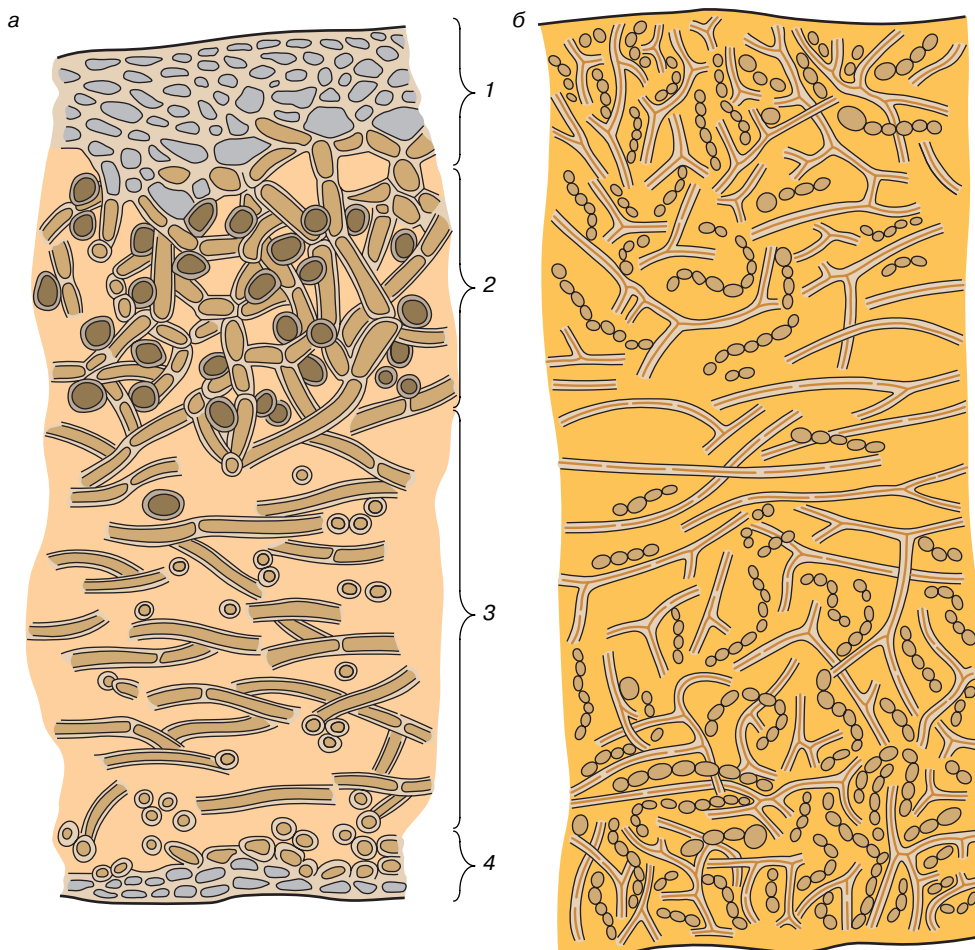


Рис. 1. Анатомическое строение таллома лишайников: а – гетеромерный таллом: 1 – верхний корковый слой, 2 – слой водорослей, 3 – сердцевина, 4 – нижний корковый слой; б – гомеомерный таллом (по [1])



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

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

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

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

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

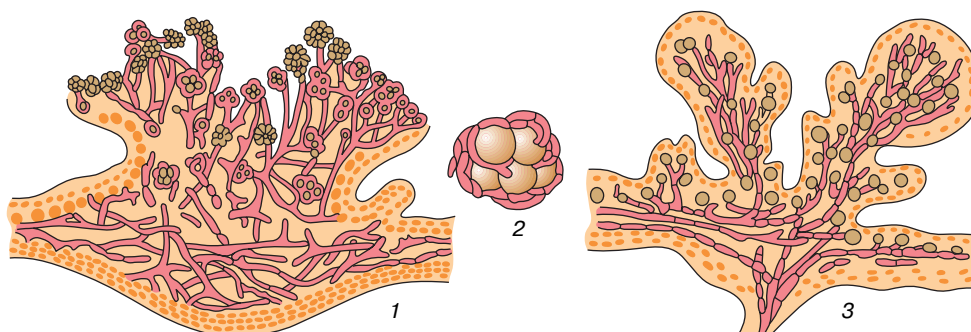


Рис. 3. Размножение лишайников: 1 – сораль, 2 – соредия, 3 – изидии

АКТИНОЛИШАЙНИКИ – СИМБИОТИЧЕСКИЕ ОРГАНИЗМЫ, СОСТОЯЩИЕ ИЗ АКТИНОМИЦЕТА И ВОДОРΟΣЛИ

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

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

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

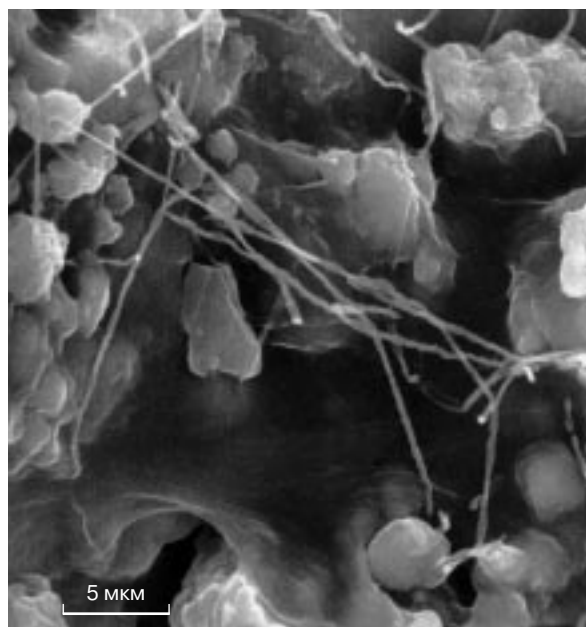


Рис. 4. Актиномицетный мицелий окружает клетки водорослей в водорослевых ценозах на выходах карбонатных пород (сканирующая электронная микроскопия, увел. 3000)

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

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

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

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

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

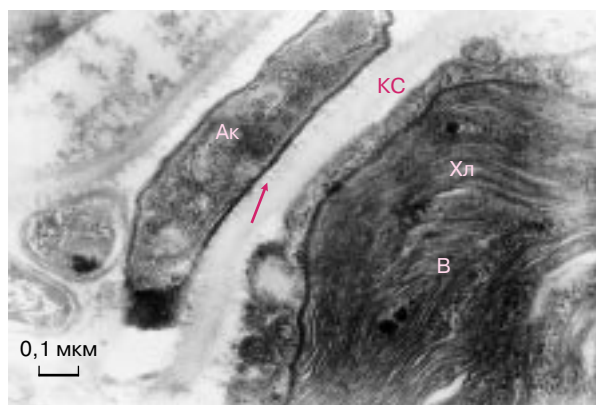


Рис. 5. Тонкие срезы клеток водоросли и актиномицета в актинолишайнике. Видны фибриллярные тяжи (указаны стрелкой) в зоне контакта гифы актиномицета (Ак) и клетки хлореллы (В). Хл — хлоропласт, КС — клеточная стенка водоросли

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

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

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

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

ЛИТЕРАТУРА

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

* * *

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