**ГБУ ДО «Эколого-биологический центр» Министерства просвещения, науки и по делам молодежи Кабардино-Балкарской республики**

**Микология, лихенология, альгология**

**«Генетика и экология»**

Тема:

**«Биосистематика лишайников на территориях Хазнидонского ущелья и урочища Челмас»**

**Автор:** Боготова Дарина Тахировна

ученица 10 класса МКОУ «СОШ №11»

ГБУ ДО ЭБЦ

**Руководитель:**

Моллаева Аминат Бузжигитовна

п.д.о. ГБУ ДО ЭБЦ

Нальчик, 2022

**Содержание**

|  |  |
| --- | --- |
| Введение………………………………………..………………………. | 3 |
| **ГЛАВА I. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ…………………………………..** | **4** |
| 1.1 Определение термина лишайники. Строение лишайников ……………. | 4 |
| 1.2 Морфология и анатомия лишайников ………………………………….. | 6 |
| 1.3 Физиология лишайников…………………………………………………. | 9 |
| 1.4 Размножение лишайников……………………………………………… | 11 |
| 1.5 Классификация лишайников по видам субстрата произрастания………………………………………………………………… | 13 |
| 1.6 Роль лишайников в природе и возможности их использования человеком……………………………………………………………………… | 14 |
| **ГЛАВА II. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ……………......................................................................** | **18** |
| **ГЛАВА III. РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ…………………..** | **20** |
| Заключение…………………………………………..…………………. | 23 |
| Литература…………………………………………..…..……………… | 24 |

**Введение**

**Актуальность:** В результате жизнедеятельности лишайников как «пионеров растительности» подготавливается почва для сукцессии одних лишайников другими и поселения сосудистых растений. Лишайники являются кормовой базой для северных оленей, марала, лося, косули (ягель). Содержат разнообразные кислоты, обладающие противомикробным действием, на их основе создают препараты против стафилококков, стрептококков, заболеваний кожи. Дали начало одному из современных направлений экологии - лихеноиндикации, т.е. использованию лишайников в качестве реагентов на загрязнение окружающей среды тяжёлыми металлами и газообразными веществами, особенно SO2, NO2, SO3.

**Цель –** систематизировать видовой состав лишайников на территориях ущелья Хазнидон и урочища Челмас.

В соответствии с целью были поставлены следующие **задачи:**

1. Детальное лихенологическое обследование территорий Хазнидонского ущелья и урочища Челмас.

2. Проведение таксономического, биоморфологического и эколого-субстратного анализов.

3. Выявление редких видов лишайников.

**Объект исследования:** лишайники Хазнидонского ущелья и урочища Челмас КБР.

**Предмет исследования:** литературные источники, интернет ресурсы, лихенологическое разнообразие КБР.

**Материалы и методы исследования.** Работы проводились по традиционным методикам флористических исследований, преимущественно маршрутным методом, с учетом особенностей изучения флоры горных территорий, а также особенностей изучения лишайников.

**Место сбора материала для исследования**. Хазнидонское ущелье и урочище Челмас КБР, сбор материала в экспедициях - июнь-июль 2022 г.

**Место проведения исследования**. г.о. Нальчик, Кабардино-Балкарская республика, ГБУ ДО «Эколого-биологический центр» Министерства просвещения, науки и по делам молодежи Кабардино-Балкарской республики, сентябрь 2022 г.

**ГЛАВА I. Обзор литературы**

* 1. **Определение термина лишайники. Строение лишайников**

**Лишайники –** симбиотрофные организмы, состоящие из генетически неродственных организмов (грибов и водорослей), функционирующие как единое целое. Таллом большинства видов лишайников образован гифами микобионтов (грибов), а фотобионты – это популяции водорослей (в том числе цианобактерий) – расположены между грибными гифами внеклеточно (экстрацеллюлярно). В отличие от паразитизма грибов на водорослях микобионты (грибы, образующие лишайники) не уничтожают своих фотоавтотрофных партнеров, от которых получают необходимые для жизни органические соединения [14].

**Цианобактерии –** одноклеточные организмы, способные к фотосинтезу и связыванию азота. Иногда их называют сине-зелёными водорослями, однако, в отличие от настоящих водорослей, цианобактерии являются прокариотами (безъядерные) [6].

Благодаря грибной составляющей, фотобионт защищён от интенсивного света, экстремальных температур и в некоторой степени – от засухи [1].

Фотобионт снабжает гриб органическим углеродом (сахара, спирты), образующимся в процессе фотосинтеза [5]. В случае цианолишайников (фотобионт - цианобактерии) – усваивают газообразный азот в результате азотфиксации [17].

Систематика лишайников основана на грибном компоненте, поэтому микологи предпочитают использовать название «лихенизированные грибы», а не лишайники. Большинство лихенизированных грибов ассоциировано с одноклеточными или нитчатыми эукариотными зелеными водорослями. Помимо них в лишайниках встречаются приокариотные цианобактерии и очень редко – эукариотные желтозеленые и бурые водоросли. Известно 15-20 тыс. лишайников [14].

**Грибной компонент (микобионт).** В состав слоевища лишайника входят грибы двух отделов: аскомицеты (у более 98% видов лишайников), базидиомицеты, а также, представители отделов миксомицеты, оомицеты и зигомицеты. Гифы, составляющие тело лишайника представляют собой простые или разветвленные нити, обычно разделенные перегородками на клетки. Соседние клетки соединяются при помощи перфораций (отверстий) в клеточных стенках и цитоплазматических тяжей (плазмодесм), проходящих через них. В строении гиф лишайника имеется ряд существенных отличий от структуры грибных гиф. В связи с переходом к жизни в более сухих, по сравнению с грибами, условиях клеточные оболочки лишайниковых гиф существенно толще. Наблюдается также утолщение поперечных перегородок между клетками с утолщением самих гиф в этих местах. У лишайников имеется ряд специальных типов гиф, отсутствующих у грибов: ищущие гифы для поиска водорослевого компонента; охватывающие гифы и двигающие гифы для переноса фотобионта из зоны водорослей в растущий край таллома; жировые гифы, развивающиеся в местах прикрепления слоевища лишайника к субстрату.

**Водорослевый компонент (фотобионт).** Абсолютное большинство лишайников содержит в качестве фотобионта сине-зеленые (Cyanophyta) или зеленые (Chlorophyta) как одноклеточные, так и нитчатые водоросли. Лишь у некоторых представителей рода веррукария (Verrucaria) имеются желто-зеленые (Xanthophyta, род Heterococcus) и бурые (Phaeophyta, род Petroderma) водоросли. Около половины всех видов лишайников содержат в качестве фотобионта зеленую водоросль требуксия (Trebouxia). Из сине-зеленых наиболее распространенной водорослью является носток (Nostoc) [16].

Окраска лишайников очень разнообразна и зависит от вырабатываемых грибом (микобионтом) пигментов, иногда она также частично обусловлена составом горных пород и продуктов их выветривания. На кислых породах обычно доминируют лишайники с белой и серой окраской талломов, на основных и ультраосновных породах – охристые, желтые и коричневые. У лишайников различают пять групп пигментов – зелёные, синие, фиолетовые, красные и коричневые [28]. Цвет слоевищ зависит и от окраски лишайниковых кислот, откладывающихся в виде микроскопических кристаллов на поверхности грибных гиф. Важнейшим фактором, способствующим образованию лишайниковых веществ, является свет: чем ярче освещение в месте произрастания лишайника, тем ярче он окрашен. Наиболее интенсивно окрашены лишайники высокогорий и полярных районов Арктики и Антарктики, для которых свойственны большая прозрачность атмосферы и высокая интенсивность прямой солнечной радиации. Окрашенные наружные слои защищают нижележащие клетки водорослей от разрушающего хлорофилл жесткого излучения, часть которого кристаллы лишайниковых кислот рассеивают и преобразуют в тепло [21]. Нагрев талломов происходит не только в ясную, но и в пасмурную погоду за счет ультрафиолета. Снег, падающий на нагретые слоевища, тает, превращаясь в воду, которую лишайник впитывает и использует для фотосинтеза. Так, лишайники высоких широт приспособились «удлинять» свой период вегетации и добывать воду из снега, путем преобразования части лучистой энергии в тепловую. Важным адаптационным свойством лишайников является способность большинства видов фиксировать атмосферный азот – переводить его в подвижные соединения и включать в пищевые цепи более сложных экосистем. Это свойство обусловлено исключительно жизнедеятельностью цианобактерии [25]. В лишайниках пищевая цепь «крайне короткая» – азот улавливается из атмосферы и переходит в связанное состояние цианобактерией, далее он и построенные на его основе органические молекулы, используются остальными членами симбиоза. Лишайник может существовать автономно, не нуждается в удобрениях, которые сам и производит. Кроме того, лишайники, как и обычные растения, выделяют в атмосферу излишки кислорода, а во «внешнюю экосистему» отдают органику, и являются в этом плане начальными звеньями внешней пищевой цепи. Таким образом, локальные экосистемы лишайниковых сообществ весьма целостные, самодостаточные и практически не связаны обратными связями с биосферой в целом [2].

**1.2 Морфология и анатомия лишайников**

Тело лишайника — **таллом (слоевище)** — формирует гриб. Он составляет около 90–95 % массы таллома и создает анатомический тип и жизненную форму таллома. Анатомически слоевища лишайников могут быть только двух основных типов: гомеомерные и гетеромерные. У гомеомерных лишайников гифы гриба и клетки фотобионта распределены равномерно (например, роды Collema и Leptogium). У них фотобионт (цианобактерия) не выделяется в отдельный слой. Большая часть видов лишайников имеет гетеромерное строение, то есть их слоевище дифференцировано на слои. Основную часть таллома составляют гифы гриба, могут варьировать по длине, форме, толщине стенок, ветвлению.

Верхняя поверхность таллома часто покрыта **коровым слоем (кортексом),** который состоит из толстостенных плотноупакованных клеток, погруженных в желатинизированный клейкий матрикс, основным компонентом его являются полисахариды. Коровый слой может содержать пигменты, придающие лишайнику окраску. Этот слой регулирует количество света, проникающего внутрь таллома, обеспечивает газо- и водообмен. Иногда на верхнем коровом слое встречаются белые пятнышки — макулы или псевдоцифеллы.

Под верхним коровым слоем лежит слой фотобионта, который оплетен рыхлыми гифами. Этот слой называется **водорослевым** или **альгальной зоной,** в нем происходит синтез органических соединений, необходимых лишайнику для роста, размножения и развития. Фотобионт, как и свободноживущие водоросли и цианобактерии, осуществляет процесс фотосинтеза, но в лишайниках значительная часть синтезируемых продуктов (до 80%) уходит на поддержание жизнедеятельности микобионта. Следующий слой — **сердцевина** или **медулла,** состоит только из грибных гиф. Гифы тонкостенные, нитчатые, ветвящиеся, обычно рыхло переплетенные; чаще всего медулла белая, но может быть желтой, оранжевой, розовой. Основные функции сердцевины: создание и поддержание стабильности таллома, обеспечение газообмена, поглощение и накопление воды, а также создание резервуара питательных веществ. Иногда гифы медуллы служат для прикрепления таллома к субстрату, такие талломы практически невозможно отделить от субстрата. Есть виды, прикрепляющиеся к субстрату толстым тяжом сердцевинных гиф (гомфом). Значительное число видов имеет еще и нижний коровый слой, выросты которого служат для прикрепления к субстрату. Это могут быть различно устроенные ризины, морфология которых видоспецифична, гомфы или псевдогомфы [11].

**Морфология лишайников**

Различают три жизненные формы слоевищ лишайников: накипную, листоватую и кустистую. Существуют переходные формы слоевищ как между накипной и листоватой (чешуйчатая), так и листоватой и кустистой. **Накипные,** или **корковые,** лишайники имеют вид налета или корочки на субстрате произрастания. Как правило, это наиболее просто устроенные виды. Наиболее примитивный тип накипного слоевища – лепрозный. Лепрозные слоевища состоят из скоплений отдельных комочков – клубочков водорослей, окруженных грибными гифами. Такие комочки легко отрываются и переносятся ветром или животными в другие места, где прикрепляются к субстрату и спустя некоторое время разрастаются в новые лепрозные слоевища.

Прикрепление накипного слоевища к субстрату происходит либо сердцевинными гифами, либо подслоевищем, которое образовано толстыми темноокрашенными гифами гриба и никогда не содержит водоросли. Темную кайму такого подслоевища часто можно наблюдать по краям накипных слоевищ.

**Листоватые** лишайники имеют вид листовидной пластинки, горизонтально распростертой по поверхности субстрата. За счет радиального краевого роста форма слоевищ, как правило, округлая. Характерной особенностью листоватых слоевищ является выраженное дорсовентральное строение: верхняя сторона по цвету и структуре отличается от нижней.

Листоватые лишайники по-разному прикрепляются к субстрату. В роли инструмента прикрепления выступают ризоиды, ризины, гаптеры или гомф. Наиболее просто устроены ризоды. Они представляют собой тонкие нити, состоящие из одного ряда клеток, родоначальником которых является одна клетка нижнего корового слоя. Ризоиды развиваются у представителей родов кладония, лептогиум, нефрома и других. Несколько более сложное строение имеют ризины. В их состав кроме клеток нижнего корового слоя входят гифы сердцевины. Ризины образуются у большинства листоватых лишайников. Примером могут служить виды родов фисция, пармелия.

**Кустистые** слоевища имеют вид прямостоящих или повисающих кустиков. По уровню организации - это наиболее высокоорганизованные слоевища. Вертикальный верхушечный рост гиф позволяет кустикам изгибаться и занимать более выгодное положение относительно солнца для осуществления процесса фотосинтеза. Кустистые лишайники разнообразны по размерам. Некоторые экземпляры древесного свисающего лишайника уснеи длиннейшей (Usnea longissima) достигают длины более 8 м. Своеобразную переходную группу между листоватыми и кустистыми лишайниками представляют виды рода кладония (Cladonia). При образовании слоевища сначала появляется первичное чешуйчатое слоевище. У некоторых представителей оно вскоре исчезает, у других – сохраняется всю жизнь. Впоследствии на нем образуется вторичное слоевище, представляющее прямостоячие выросты, называемые **подециями.**

По анатомическому строению различают гомеомерные и гетеромерные слоевища. **Гомеомерные** слоевища характеризуются отсутствием дифференцировки на четко 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 коллема (Collema) и лептогиум (Leptogium). Наиболее часто фотобионтом гомеомерных лишайников являются синезеленые водоросли Nostoc, Gloeocapsa и иногда встречаются представители, содержащие зеленые водоросли.

В **гетеромерном** слоевище можно выделить четко дифференцированные структуры, причем число таких структур зависит от морфологического типа слоевища. У накипных лишайников выделяют кору, или коровой слой, слой водорослей и сердцевину, или слой из грибных гиф. Такое же строение характерно и для некоторых листоватых лишайников, например, представителей рода пельтигера (Peltigera). У более сложно организованных листоватых видов появляется еще один коровой слой – нижний. У кустистых лишайников, имеющих лопастное строение (цетрария, эверния, рамалина) появляется еще один водорослевый слой. У этих видов в талломе имеется уже пять слоев: верхний коровой, верхний водорослевый, сердцевина, нижний водорослевый и нижний коровой. Несколько иное анатомическое строение имеют кустистые лишайники с радиальной структурой: снаружи их лопасти покрыты коровым слоем, под ним располагается водорослевый слой, а центральная часть заполнена сердцевиной. Это наиболее высокоорганизованные лишайники. К ним относятся виды родов кладония (Cladonia), уснея (Usnea), бриория (Bryoria).

**Коровой** слой несет защитную и укрепляющую функциональную нагрузку. С одной стороны, он защищает водоросли от чрезмерного перегрева, с другой поддерживает вертикальные лопасти кустистых слоевищ. На нижнем коровом слое обычно присутствуют органы прикрепления слоевища. **Водорослевый** слой выполняет функцию ассимиляции углекислоты и накопления органических веществ. **Сердцевинный** слой состоит из грибных гиф. Главная его функция – подведение воздуха к водорослевым клеткам для нормального осуществления процесса фотосинтеза, в связи с этим он имеет рыхлое строение. Для обеспечения дыхания водорослей даже в дождливую погоду на поверхности гиф имеются кристаллы специфических лишайниковых веществ, препятствующих их смачиванию. Воздух попадает в слоевища лишайников разными путями. У одних видов имеются трещинки и разрывы в коре. У других – целый ряд специальных структур [16].

**1.3 Физиология лишайников**

**Фотосинтез.** Источником связанного углерода для лишайников служит процесс фотосинтеза, осуществляемый фотобионтом. Синтезированные углеводы являются источником энергии для всех жизненных функций организма, включая рост и размножение.

Фотобионт способен «прокормить» и себя, и партнера. Более 80 % синтезированных углеводов поступают из фотобионта в микобионт. У видов, фотобионтом которых является цианобактерия, в микобионт поступает глюкоза; а зеленые водоросли транспортируют в микобионт сахароспирты (рибит, сорбит, эритрит). В грибе эти углеводы накапливаются в виде многоатомного сахароспирта маннита, который является и запасным веществом, и осмолитом. Высокая концентрация маннита способствует адсорбции большого количества воды. Очень важно, чтобы потребность гриба не превышала продуктивности водоросли, поэтому фотосинтез, дыхание, экспорт и импорт различных веществ строго регулируются. Разделение партнеров и культивирование фотобионта в среде очень быстро приводит к прекращению транспорта сахаров из водоросли. Механизмы регулирования этого транспорта изучены слабо.

**Дыхание.** Темновое дыхание присуще всем живым организмам. При дыхании «сгорают» углеводы, а выделившаяся энергия запасается в макроэргических связях АТФ. Эта энергия расходуется затем на рост, адаптацию, репродукцию и пр. Дыхание может быть анаэробным и аэробным, в последнем случае для него необходим кислород. Лишайники являются аэробными организмами, следовательно, при их дыхании поглощается кислород и расщепляются углеводы. В результате выделяется углекислый газ, образуется вода и запасается энергия: углевод + О2 = СО2 + Н2О + энергия. Дыхание присуще обоим партнерам лишайника, но поскольку гриб преобладает в талломе, вклад фотобионта в этот процесс несущественен. Несколько упрощая ситуацию, часто говорят: «Фотобионт фотосинтезирует, а микобионт дышит», существует термин «грибное дыхание». Поскольку при дыхании расщепляются те углеводы, которые были синтезированы в процессе фотосинтеза, для обеспечения жизнедеятельности необходимо, чтобы скорость фотосинтеза была выше скорости дыхания. Этот баланс определяется самыми разными биотическими и абиотическими факторами.

**Азотфиксация.** Азот входит в состав нуклеиновых кислот и аминокислот, он необходим всем живым организмам. Однако молекулярный азот воздуха эукариоты не усваивают. Лишайники, содержащие цианобактерии, способны усваивать атмосферный азот и трансформировать его в формы, доступные растению. Этот процесс называется **азотфиксацией.** Поглощение газообразного азота из воздуха и превращение его в аммоний в клетках цианобактерий осуществляет сложный ферментный комплекс — нитрогеназа. Нитрогеназа локализована в гетероцистах (специализированных клетках) цианобактерии. В трехкомпонентных лишайниках находящиеся в цефалодиях цианобактерии специализированы, в основном на фиксации азота, а фотосинтез осуществляют зеленые водоросли альгальной зоны. Поэтому в трехкомпонентных лишайниках цианобактерии содержат примерно в 10 раз больше гетероцист, чем в двухкомпонентных, в которых фотобионтом являются цианобактерии. Лишайники с зелеными водорослями поглощают неорганические соединения азота из естественного субстрата или из воды.

**Минеральное питание.** Лишайники сорбируют воду и растворенные в ней минеральные соли всей поверхностью таллома. В различных участках таллома эти вещества накапливаются и концентрируются. Содержание неорганических элементов и их соединений в лишайнике, как правило, значительно превышает их содержание в субстрате или в воздухе. Такая способность лишайников одновременно позитивна и негативна. Возможность использовать необходимые минеральные элементы из осадков, разумеется, позитивна. Негативно то, что поглощенные вещества (окислы, металлы, радионуклиды) могут быть токсичны и могут вызывать повреждение и гибель лишайника.

**Вторичные метаболиты.** Гриб в лихенизированном состоянии синтезирует целый ряд метаболитов, называемых лишайниковыми веществами. В конце XIX века из лишайников выделили и охарактеризовали органические кислоты, получившие название вульпиновой и леканоровой. К вторичным метаболитам лишайников относятся соединения различной природы, а именно: ряд производных аминокислот, сахароспирты, алифатические кислоты, моноциклические ароматические вещества, хиноны, депсиды, депсидоны, терпеноиды, стероиды, каротиноиды.

Многие лишайниковые вещества обладают биологической активностью: антибиотической в отношении грам-положительных микроорганизмов; антиопухолевой и антимутагенной; аллергенной. Можно утверждать следующее: 1. Ряд ароматических лишайниковых веществ, например усниновая кислота, пигменты (ксантоны, париетин, скитонемин), являются экранами, защищающими фотобионт от ультрафиолетового излучения. 2. Депсиды, депсидоны и жирные кислоты обладают гидрофобными свойствами. Эти вещества локализованы в медулле, покрывают ее гифы нерастворимыми кристаллами, что облегчает газообмен, препятствуя связыванию воды медуллой. 3. Лишайниковые вещества влияют на проводимость клеточной стенки фотобионта, стимулируют транспорт углеводов из микобионта в фотобионт и играют важную роль в поддержании равновесия между симбионтами. 4. Алифатические и ароматические лишайниковые кислоты являются сильными хелатирующими агентами, связывающими ионы металлов при росте талломов на субстратах, содержащих высокие (токсичные) концентрации металлов. 5. Некоторые лишайниковые вещества обладают антибиотическими свойствами и ингибируют рост почвенных грибов и даже прорастание семян сосудистых растений, повышая тем самым конкурентоспособность медленно растущих лишайников. 6. Лишайники часто становятся «малосъедобными» для насекомых и других животных благодаря наличию лишайниковых веществ в талломах [11].

**1.4 Размножение лишайников**

Для лишайников характерно вегетативное, бесполое и половое размножение.

**Вегетативное размножение** может осуществляться как простой фрагментацией слоевища, так и при помощи специализированных структур. Фрагментацией слоевища размножаются многие тундровые лишайники (цетрарии), которые почти никогда не образуют плодовых тел. Слоевище разламывается животными на множество мелких кусочков, которые разносятся ветром и в благоприятных условиях дают начало новому организму. К специализированным структурам вегетативного размножения лишайников относят соредии и изидии. **Соредии** представляют собой клетки водорослей, оплетенные гифами гриба. Образуются они под коровым слоем в зоне водорослей следующим образом: клетки водорослей начинают активно делиться, рядом располагающиеся гифы гриба, усиленно ветвясь, опутывают их. Не выдерживая нарастающего давления, кора лопается, и соредии выступают наружу. Такие места их скопления называются соралями. Форма и расположение соралей – важный систематический признак.

Соредии встречаются примерно у 30 % известных видов лишайников, главным образом у высокоорганизованных форм. Образующие соредии виды крайне редко формируют плодовые тела (органы полового размножения) и наоборот, соредии редко наблюдаются у видов с плодовыми телами. Размножение лишайников посредством соредий считается наиболее прогрессивным в связи с тем, что:

- соредии могут образовываться в неограниченном количестве;

- отделение соредии от слоевища происходит легко как при воздействии животных, так и при порывах ветра;

- благодаря небольшой массе соредии переносятся на огромные расстояния;

- при попадании соредий в благоприятные условия для развития лишайника имеются оба компонента слоевища: мико- и фотобионт.

**Изидии –** небольшие выросты на поверхности лишайника. Анатомическое строение изидий сходно со строением таллома в целом: клетки фотобионта окружены гифами гриба и покрыты снаружи коровым слоем. Именно покрытие изидий коровым слоем и отличает их от соредий: если последние образуются путем разрыва коры, то изидии – путем ее выпячивания. Изидии, как правило, по цвету не отличаются от слоевища. Форма и размер изидий для каждого вида постоянны, поэтому эти признаки учитываются в таксономии лишайников.

**Бесполое размножение** микобионта осуществляется конидиями, пикноконидиями и стилоспорами. **Пикноконидии** развиваются в особых вместилищах – пикнидиях и представляют собой мелкие одноклеточные образования. Пикнидии развиваются как правило у листоватых и кустистых лишайников, у накипных встречаются крайне редко. У пармелий (Parmelia) и гипогимний (Hypogymnia), например, они разбросаны по всей поверхности слоевища, у цетрарий (Cetraria) развиваются на верхушках ресничек слоевища, у некоторых кладоний (Cladonia) – на кончиках подециев. Кроме одноклеточных пикноконидий в пикнидиях иногда могут развиваться крупные многоклеточные споры, называемые стилоспорами. Стилоспоры встречаются гораздо реже, чем пикноконидии. Из пикноконидии может развиться новое лишайниковое слоевище.

Конидии у лишайников развиваются экзогенно на конидиеносцах, однако они были обнаружены у немногих видов, например, у некоторых представителей рода калоплака (Caloplaca decipiens). Если у быстро развивающихся и недолговечных грибов образование конидий – это быстрая форма размножения в течение одного вегетационного периода, то у лишайников с их многолетними слоевищами и плодовыми телами этот сезонный способ размножения излишен.

**Половое размножение.**  Гриб лишайника, как и другие аскомицеты, образует в результате полового процесса аскоспоры. Сумки с аскоспорами находятся в открытых и закрытых плодовых телах. Закрытые плодовые тела — перитеции — округлой или бутылковидной формы (часто напоминают «кувшинчики») в большей или меньшей степени погружены в слоевище. На разрезе такого плодового тела видна его довольно плотная оболочка — эксципул, внутри которой располагаются сумки со спорами, между ними находятся стерильные гифы — парафизы. Споры попадают наружу через выводное отверстие, у которого часто формируется другой тип стерильных гиф — перифизы, предназначенные для облегчения выброса спор [11].

Большинство лишайников имеют открытые плодовые тела – **апотеции.** Они формируются на верхней поверхности накипного или листоватого слоевища, а также на концах лопастей кустистых слоевищ. Обычно плодовые тела плотно прирастают к поверхности слоевища, но у некоторых видов могут возвышаться над ней на ножке (представители семейств Caliciaceae, Coniocybaceae). Апотеции могут располагаться на поверхности слоевища лишайника разбросанно (по одиночке) или скученно, группой. Размер, расположение, цвет и форма апотециев у каждого вида постоянны и широко используются при определении лишайников. Апотеций состоит из гимениального слоя, в состав которого входят сумки и парафизы, а также грибного валика, окружающего плодовое тело. Парафизы несколько превосходят по длине сумки и свободным краем образуют верхний защищающий надгимениальный слой – эпитеций. Под гимением располагается гипотеций – слой, в котором происходит закладка сумок и парафиз.

По анатомическому строению различают леканоровые, лецидеевые и биаторовые апотеции. Диск **леканоровых апотециев** окружен слоевищным краем, который имеет схожий со слоевищем цвет (часто отличающийся от цвета гимения) и анатомическое строение. **Лецидеевые апотеции** обычно черные и твердые, но могут быть и других цветов. От леканоровых их отличает отсутствие слоевищного края, он никогда не содержит водорослей и состоит из гиф, которые образуют валик, называемый эксципулом.

**Биаторовые апотеции** по внешнему виду похожи на лецидеевые, но они мягче по консистенции и, как правило, светлее окрашены. Они также имеют собственный край, образованный эксципулом. В название типов апотециев были положены названия трех родов лишайников – леканора (Lecanora), лецидея (Lecidea) и биатора (Biatora).

Вышеописанные типы апотециев имеют строго округлую форму. Однако существуют лишайники с вытянутыми апотециями. В современной литературе плодовые тела такого типа называются лиреллиформными.

Перитеции – закрытые плодовые тела кувшиновидной формы с выводным отверстием в верхней части, служащим для распространения спор. Внутреннюю часть перитеция составляют сумки со спорами и парафизы, образующие гимениальный слой. Его, в свою очередь, окружает оболочка, состоящая из гиф – эксципул. Часто перитеции полностью погружены в слоевище лишайника и выступают лишь верхушками, вследствие чего слабо заметны на поверхности таллома.

**Фотобионт** размножается вегетативным делением клеток либо при помощи неподвижных спор (апланоспор) [16].

**1.5 Классификация лишайников по видам субстрата произрастания**

Лишайники являются пионерами освоения новых пространств, нередко в условиях, близких к инопланетным и в чем-то сходных с климатическими условиями криптозоя. Одни их виды не требовательны к субстрату, поэтому осваивают скалы, обломки горных пород и даже поверхность упавших метеоритов [19]. Другие селятся на почве, поверхности стеблей и стволах высших растений, третьи – на мхах и других лишайниках, а также на искусственных субстратах – бетон, металл, шифер, стекло и т.д. [2].

Целая группа лишайников относится к полисубстратным или эврисубстратным организмам, то есть они способны произрастать на нескольких или многих типах субстрата. Но большая часть видов лишайников осваивают один, максимум два субстрата [11].

По отношению к субстрату лишайники подразделяют на эпифиты – произрастающие на коре живых деревьев и кустарников, эпилиты – на каменистых субстратах, эпигеи – на почве, эпиксилы – на обработанной или гниющей древесине. Выделяют также эпибриофитные лишайники – виды, обитающие на дерновинках мхов, эндолитные виды – лишайники, проникающие и обитающие внутри каменистых субстратов, эндофлеодные лишайники – растущие внутри древесного субстрата, эпифилльные – развивающиеся на хвое и листьях вечнозелёных растений, а также гидрофиты – виды, произрастающие под водой (Leptogium rivulare) [16]. Имеется отдельная группа лишайников, обитающих под водой, которая выявлена в литоральной зоне многих чистых пресных водоемов Карелии и в озере Байкал [4, 7]. Наиболее интересным подводным лишайником является Коллема раменского, обитающим на глубине до 8 м. По-видимому, факт существования подводной (сублиторальной) группы лишайников, свидетельствует о том, что изначально этот симбиоз возник в периодически высыхающих водоемах, а затем уже покорил пространства суши [2].

Субстрат для лишайников чаще всего является только местом прикрепления, а не источником органических и минеральных веществ. Однако существуют исключения, например, лишайники — паразиты других лишайников [11].

**География лишайников**

Лишайники распространены по всему земному шару, однако это распространение неравномерно — где-то разнообразие лишайников выше, где-то ниже. Некоторые виды встречаются по всей планете и называются космополитами. Значительно большее число видов приурочено к определенным континентам. Сравнительно немного видов встречается на очень ограниченных территориях (например, один горный хребет), это эндемичные виды или эндемики. Ряд регионов земного шара до сих пор не исследован в лихенологическом отношении или исследован крайне поверхностно, следовательно, невозможно составить точные карты распространения видов (карты ареалов). Важно знать, что состав лишайников любого континента обычно изменяется по трем «климатическим градиентам». **Горизонтальный** (зональный) градиент называют еще «юг– север» градиентом. Распространение лишайников по горизонтальному градиенту зависит от того, сколько тепла, света и влаги нужно данному виду для существования. **Вертикальный** (высотный или «низ–верх») градиент характерен для гористых местностей, поскольку он направлен от уровня моря к вершинам гор. Распространение вдоль этого градиента также зависит от потребностей лишайника в температуре, освещенности и влажности среды. **Секторальный** (долготный) градиент прослеживается от моря вглубь континента. По мере удаления от морей и океанов сильно меняются климатические условия. Многие виды лишайников растут только в условиях океанического климата, другие предпочитают континентальный [11].

**1.6 Роль лишайников в природе и возможности их использования человеком**

**Лихеноиндикация**

Группу факторов, связанных с влиянием на биоту деятельности людей, называют **антропогенными факторами.** Человек интенсивно изменяет природные экосистемы, вырубая леса, распахивая степи, осваивая месторождения полезных ископаемых, загрязняя среду выбросами промышленности и транспорта. Вся эта деятельность нарушает природные местообитания и субстраты. Антропогенное загрязнение среды — один из важнейших антропогенных факторов, влияющих на состояние биоты. Часто для оценки «качества» среды и/или тенденций к изменению компонентов среды используют некоторые объекты биоты. Такой подход называется **биоиндикацией.** Частным случаем биоиндикации является **лихеноиндикация,** это метод, при котором именно лишайники служат тест-организмами для биоиндикационных исследований [11].

Для биоиндикационных исследований лишайники используются практически во всем мире. Это обусловлено целым рядом причин:

- Симбиотическая природа дала возможность лишайникам, как «пионерам» биоценозов, поселяться в неблагоприятных условиях: на открытых незащищённых поверхностях – на выходах горных пород, стволах и ветвях деревьев, почве, и обеспечила устойчивость к экстремальным условиям существования – жизни в условиях пустынь, высокогорий и холодных полярных областей [1, 8, 15].

- Лишайники — отличные биоаккумуляторы. Они поглощают воду осадков, росы, тумана вместе с растворенными в ней веществами и накапливают эти вещества в талломе, содержание элементов в талломах адекватно отражает их содержание в воздухе [11].

- В то же время комплексная симбиотическая ассоциация между микобионтом и фотобионтом сделала лишайники очень чувствительными к изменениям условий окружающей среды [20, 22].

- В отличие от споровых и сосудистых растений, у лишайников отсутствует кутикула, в связи с этим поллютанты могут свободно проникнуть в грибные гифы и клетки водорослей. Вещества, необходимые для жизнедеятельности симбионтов, поглощаются всем талломом, данный процесс происходит автономно без контроля симбионтов [1].

- Также лишайники характеризуются низкой скоростью роста и, следовательно, регенерационные процессы после травм также происходят медленно [1].

- Метаболизм лишайников происходит во все сезоны, то есть за состоянием лишайников или их сообществ можно наблюдать круглый год [1].

- многие виды лишайников способны накапливать высокие концентрации тяжёлых металлов без ущерба для жизнедеятельности, что позволяет осуществлять мониторинг в широких пределах [13].

- Повсеместное распространение лишайников позволяет проводить лихеноиндикационные работы во всех регионах Земли [11].

Как правило, наиболее чувствительны к загрязнению кустистые виды, а наиболее устойчивы — накипные. Это легко объясняется разницей в площади поглощающей поверхности. Устойчивость/чувствительность видов определяется не только поглощающей поверхностью, большое значение имеет индивидуальная устойчивость вида. Существует ряд морфологических и биохимических механизмов защиты: плотность кортекса, высокая буферная емкость клетки, наличие вторичных метаболитов — антиоксидантов, способность к энзиматической детоксификации загрязняющих веществ. Развитие адаптационных механизмов привело к появлению таких лишайников, которые весьма редко встречаются в «чистых» регионах (при фоновом уровне загрязнения воздуха). Примером может служить Lecanora conizaeoides - обильно развивается только при значительном количестве двуокиси серы в воздухе, занимая экологические ниши других видов, исчезающих при таком уровне загрязнения. Чувствительность видов зависит также от вида загрязнения (например, кислое/щелочное) и в значительной степени определяется факторами среды. Вид, обитающий на щелочном субстрате, более устойчив к кислому загрязнению, чем тот же вид, растущий на кислом субстрате.

В 1912 году Р. Сернандер (R. Sernander), изучая эпифитные лишайники городов Швеции, разделил территорию города на три зоны:

1) «лишайниковая пустыня» — участки, на которых лишайников нет;

2) «зона борьбы» — участки в городе, где встречается небольшое число видов, чаще всего это накипные виды, но могут быть и листоватые, как правило, слабо жизнеспособные (некротизированные, стерильные);

3) «нормальная зона», где можно обнаружить все виды лишайников, характерных для данного климата и субстрата.

Эти зоны наносили на карты городов Европы (картировали территорию) и характеризовали загрязнение воздуха этих городов с помощью лишайников-эпифитов. Такой подход получил свое развитие и распространился по всему миру. Обратив внимание на существование индивидуальной устойчивости видов к загрязняющим веществам (чаще всего к двуокиси серы), лихенологи создавали региональные шкалы устойчивости видов.

Чаще всего при картировании городов или любых территорий исследуемую площадь разбивают на квадраты одинакового размера и обследуют в центре (или по углам) каждого квадрата лишайники, обитающие на стволах живых деревьев. При этом можно учитывать число видов в квадрате, набор видов, например, устойчивые или чувствительные виды встречены в данном месте, соотношение устойчивых/чувствительных видов. Такой подход позволяет получать и количественные оценки состояния лихенобиоты, учитывая встречаемость и покрытие каждого вида.

Лишайники — отличные биоаккумуляторы, поэтому определение содержания элементов в талломах (обычно металлов или радионуклидов) тоже служит для лихеноиндикационных целей. Содержание металлов в талломах лишайников в большей степени соответствует реальной концентрации этих элементов в выбранных точках приземного слоя атмосферы, нежели содержание металлов в сосудистых растениях (даже в растениях-форофитах).

Методы лихеноиндикации применяются не только для оценки изменений газового состава воздуха. Их используют и для оценки состояния экосистем: например, различного назначения рубки старых лесов приводят к нарушению их естественного состояния и, как следствие, к исчезновению целого ряда видов лишайников — индикаторов старовозрастных малонарушенных лесных экосистем. Сельскохозяйственная деятельность способствует разнонаправленным сукцессиям лишайниковых сообществ. Любая работа прикладного характера с применением методов лихенометрии или лихеноиндикации должна начинаться с изучения непосредственно объектов, то есть разнообразия лишайников региона исследования [11].

В 1960-е годы, после того как диоксид серы (SO2) – продукт сжигания топлива, был определен как важный фактор, влияющий на рост, распределение и состояние лишайников, во всем мире произошел экспоненциальный рост биомониторинговых исследований с их использованием [24]. Общепризнано, что на лишайники, помимо двуокиси серы, оказывает воздействие широкий спектр веществ и факторов, включая фтор, щелочную пыль, металлы и радионуклиды, хлорированные углеводороды, эвтрофикацию, «кислотные дожди» и климатические изменения [20, 27].

**ГЛАВА II. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ**

В зависимости от целей и задач, а также от сезонных условий и особенностей района работ, при изучении растительного покрова выбирают полевые геоботанические методы или их комбинации. **Маршрутные методы исследования —** класс методов, которые характеризуются проведением однократных учетов по ходу маршрута (рекогносцировка или более подробные исследования). Маршрутные исследования могут быть разными по масштабу (охватывать как небольшие участки растительности, так и значительные области), по степени точности (опираться как на чисто визуальные оценки, так и на точные методы учета роли видов в растительных сообществах). В результате маршрутных исследований может быть получена некоторая информация для построения классификации растительности, геоботанического картографирования, оценена связь с рельефом и т. д. **Метод пробных площадей (ПП) —** исследование фитоценозов путем сбора информации об их признаках (покрытии, проективном обилии видов, биомассе и пр.) на пробных площадках разной формы и размеров. Наиболее часто используемый метод изучения растительных сообществ и растительного покрова в целом, являющийся основным источником информации для всех видов геоботанического исследования (классификации растительности, ординации, геоботанической индикации, изучения структуры фитоценоза). **Метод профилей —** изучение растительности района на основе линейной трансекты, пересекающей ее в направлении максимального варьирования изучаемого фактора воздействия (экологического фактора, изменения рельефа) (экотопопрофиль) или ослабения (усиления) нарушений и воздействия химического загрязнения. **Стационарные методы исследования —** класс методов, которые реализуются в результате многократного учета одних и тех же признаков растительности в одних и тех же точках. Стационарные исследования могут быть разными по длительности (от нескольких дней до десятков лет), они проводятся, как правило, с использованием целого арсенала различных приборов и сопровождаются изучением изменения параметров среды, т. е. являются экологическими. Их результатом является информация об экологических взаимосвязях и динамике растительности. **Экспериментальные методы исследования —** класс методов, которые реализуются путем активного вмешательства в наблюдаемую растительность и среду. К таким методам относятся, например, изучение влияния удобрений на растительность и среду, создание искусственных ценозов и моделирование фитоценотических систем [9, 12].

Для определения лишайников использовались определители:

1. Мучник Е.Э. Учебный определитель лишайников Средней России / Е.Э. Мучник, И.Д. Инсарова, М.В. Казакова. - Рязань, 2011. - 360 с.

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

3. Цуриков А. Г., Корчиков Е. С. Определитель лишайников Самарской области. Ч. 1: Листоватые, кустистые и слизистые виды А. Г. Цуриков, Е. С. Корчиков. – Изд-во Самарского университета, 2018. – 128 c.

4. Экологический центр «Экосистема» - онлайн атлас-определитель лишайников:

**ГЛАВА III. РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ**

В основу проекта положены материалы, собранные в летних экспедициях в Хазнидонское ущелье и урочище Челмас, точки сбора указаны на картах (рис. 1 и 2), а также имеются таблицы с соответствием расположения вида лишайника и его точкой сбора (таблицы 1 и 2).



Рис 1. Точки сбора, Хазнидонское ущелье



Рис 2. Точки сбора, Урочище Челмас

В результате исследований выявлено 20 видов лишайников, произрастающих в Хазнидонском ущелье и урочище Челмас, а также есть несколько не определенных видов.

Выявлены 5 основных эколого-субстратных групп: эпилиты, эпифиты, эпигеи, эпибриофиты, эпиксилы. Большая часть выявленных лишайников относятся к эпилитам и эпифитам.

Таблица 1. Точки сбора материала в Хазнидонском ущелье

|  |  |  |  |  |  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| Хазнидонское ущелье | | | | | | | | |
| Название  Точка сбора | Точка сбора № 1 | Точка сбора № 2 | Точка сбора № 3 | Точка сбора № 4 | Точка сбора № 5 | Точка сбора № 6 | Точка сбора № 7 | Точка сбора № 8 |
| Phaeophyscia ciliata | + |  |  | + |  |  |  |  |
| Gyrophora proboscidea | + |  |  |  |  |  |  |  |
| Xanthoria parietina | + | + | + |  | + | + | + | + |
| Rhizocarpon geographicum |  | + | + |  |  |  |  |  |
| Xanthoria polycarpa |  |  | + | + |  |  |  |  |
| Parmeliopsis pallescens |  |  | + | + |  |  |  |  |
| Lecanora allophana |  |  |  | + |  |  |  | + |
| Cladonia fimbriata |  |  |  |  | + |  |  |  |
| Hypogymnia physodes |  |  | + |  | + |  |  |  |
| Anaptychia ciliaris |  |  |  |  |  |  | + |  |
| Lecidea sorediza |  |  |  |  |  |  |  | + |
| Ramalina dilacerata |  |  |  |  |  |  |  | + |

Таблица 2. Точки сбора материала в урочище Челмас

|  |  |  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| Челмас | | | | | |
| Название  Точка сбора | Точка сбора № 1 | Точка сбора № 2 | Точка сбора № 3 | Точка сбора № 4 | Точка сбора № 5 |
| Xanthoria parietina | + |  |  |  | + |
| Xanthoria polycarpa | + | + | + |  |  |
| Parmeliopsis pallescens | + |  |  |  |  |
| Gasparrinia elegans | + |  |  |  |  |
| Phaeophyscia ciliata |  | + |  |  | + |
| Hypogymnia physodes |  | + |  |  |  |
| Lecanora muralis |  | + |  |  |  |
| Cladonia fimbriata |  | + |  | + |  |
| Parmelia olivacea |  |  | + |  |  |
| Anaptychia ciliaris |  |  | + |  |  |
| Ramalina farinacea |  |  |  | + | + |
| Umblicaria pustulata |  |  |  | + |  |
| Parmeliopsis pallescens |  |  |  | + |  |
| Usnea hirta |  |  |  | + |  |
| Evernia prunastri |  |  |  | + |  |
| Hypogymnia tubulosa |  |  |  | + |  |
| Lecanora allophana |  |  |  |  | + |
| Lecidea sorediza |  |  |  |  | + |

**Заключение**

В формировании растительности КБР лишайники играют важную роль, в качестве «пионеров растительности», подготавливая почву для сукцессии одних лишайников другими и поселения сосудистых растений. Содержат много разнообразных кислот, обладающих противомикробным действием, на основе которых создают препараты против стафилококков, стрептококков, заболеваний кожи. Также лишайники дали начало одному из современных направлений экологии - лихеноиндикации, т.е. использованию лишайников в качестве реагентов на загрязнение окружающей среды.

**Выводы:**

1. Сбор материала проводился на территориях Хазнидонского ущелья и урочища Челмас, всего было определено 20 видов лишайников.

2. С помощью определителей выявили видовую принадлежность лишайников, с применением метода фотофиксации, а также провели таксономический, биоморфологический, эколого-субстратный анализы.

3. На основе полученных данных можно сделать вывод о лихенологическом разнообразии на исследуемых территориях. Редкие виды, занесенные в Красную книгу КБР не обнаружены, в дальнейшем планируется более тщательное изучение исследованных территорий с этой целью.

**Перспективы продолжения работы:**

В рамках работы над проектом планируется:

- расширить таблицы 1 и 2;

- исследовать географическую структуру и анализ высотного размещения лишайников в КБР;

- собрать и гербаризировать исследуемую группу организмов в дальнейших экспедициях. Сбор осуществить на территориях нашей республики, включая зону ООПТ;

- провести всесторонние исследование лишайников для дальнейшего их использования в качестве биоиндикаторов состояния окружающей среды;

- исследовать лишайниковые кислоты и способы их применения для человека.

**Литература:**

1. Бязров Л.Г. Лишайники в экологическом мониторинге. - М.: Научный мир, 2002. С. 200-237.
2. Галанин А. А. Лишайниковый симбиоз – первая попытка колонизации суши
3. Галанин, А. А. Лихенометрия: современное состояние и направления развития метода / А. А. Галанин. Магадан: СВКНИИ, 2002. 74 с.
4. Голлербах, М. М. Некоторые дополнения к анатомии подводного лишайника Collema / М. М. Голлербах // Изв. Гл. Бот. сада. 1928. Т. 27. С. 306-313.
5. Головко Т.К., Дымова О.Б., Табаленкова Г.Н., Пыстина Т.Н.. Фотосинтетические пигменты и азот в талломах лишайников бореальной флоры // Теоретическая и прикладная экология, 2015. №. 4. С. 38-44.
6. Громов, Б. В. Цианобактерии в биосфере / Б. В. Громов // Соросовский образовательный журнал. 1996. № 9. С. 33 39.
7. Куликова, Н. Н. Первые сведения о разнообразии, экологии и химическом составе водных и околоводных лишайников (Lichenes) каменистой литорали озера Байкал / Н. Н. Куликова, А. Н. Старостин, С. М. Бойко, А. В. Лиштва и др. // Сибирский экологический журнал. 2008. Т. 15,№ 3. С. 399-406.
8. Лиштва А. В. Лихенология // Иркутск: Изд-во Иркут. гос. Ун-та, 2007. 121 с.
9. М.А. Магомедова, Л.М. Морозова Научный вестник: материалы по флоре и фауне ямало-ненецкого автономного округа лишайники в растительном покрове полярного урала // Салехард. - 2004.
10. Министерство природных ресурсов и экологии Кабардино-Балкарской Республики Доклад о состоянии и об охране окружающей среды в Кабардино-Балкарской Республике в 2014 году. – Нальчик, 2015.
11. Мучник Е.Э. Учебный определитель лишайников Средней России / Е.Э. Мучник, И.Д. Инсарова, М.В. Казакова. - Рязань, 2011. - 360 с.
12. ОЦЕНКА СОСТОЯНИЯ РАСТИТЕЛЬНОСТИ Луга и тундры Екатеринбург Уральский федеральный университет, 2016 Т. А. Радченко, Л. М. Морозова 86 с.
13. Пунгин А. В. Dissertatsiya-Pungin - Геоэкологическая оценка состояния атмосферного воздуха города Калининграда методом лихеноиндикации. - Диссертация на соискание учёной степени кандидата географических наук. - Калининград – 2018.
14. Толпышева Т. Ю., К. Л. Тарасов Учебное пособие по морским водорослям и лихенизированным грибам (лишайникам) для летней практики студентов. – М.: Изд-во Московского университета, 2014. – 120 с.
15. Флора лишайников России: Биология, экология, разнообразие, распространение и методы изучения лишайников / отв. ред. М. П. Андреев, Д. Е. Гимельбрант. М., СПб.: Товарищество научных изданий КМК, 2014. 392 с.
16. Цуриков А. Г. Листоватые и кустистые городские лишайники: атлас-определитель / А. Г. Цуриков, О. М. Храмченкова. - Гомель: ГГУ им. Ф. Скорины, 2009. - 123 с.
17. Шапиро И.А. Загадки растения-сфинкса: Лишайники и экологический мониторинг. Л.: Гидрометиздат, 1991. 80 с
18. Haas, J. R. Bioaccumulation of metals by lichens: Uptake of aqueous uranium by Peltigera membranacea as a function of time and pH / J. R. Haas, E. H. Bailey, O. W. Purvis //American Mineralogist. 1998. Vol. 83. P. 1494-1502.
19. Hansen, E. S. Lichen on the Ella Island meteorite, Central East Greenland / E. S. Hansen, Р. Graff-Petersen // Lichenologist. 1986. № 8. P. 71 78.
20. Insarov G., Schroeter B. Lichen monitoring and climate change // Monitoring with Lichens-Monitoring Lichens, 2002. P. 183-201.
21. Kappen, L. Photosinthesis and water relations of three maritime Antarctic lichen species / L. Kappen, J. Redon // Flora. 1987. № 179. P. 215 229.
22. Lichen biology // Ed by T.H. Nash III. 2nd ed. Cambridge University Press, 2008. 486 p.
23. Millbank, J. W. Lichen and plant nutrition / J. W. Millbank // Proceedings of the Royal Society of Edinburg, 1985. P. 253-261.
24. Nimis P.L. Purvis O.W. Monitoring lichens as indicators of pollution: An introduction // Monitoring with Lichens Monitoring Lichens. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 2002. P. 7-10.
25. Scott, G. D. Further Investigation of Some Lichens for Fixation of Nitrogen / G. D. Scott // New Phytologist. 1956. Vol. 55,№ 1. P. 111 116.
26. Shukla V., Upreti D. K., Bajpai R. Lichens to biomonitor the environment // Springer, New Delhi, 2014. 185 p.
27. van Herk C.M., Aptroot A., van Dobben H. F. Long-term monitoring in the Netherlands suggests that lichens respond to global warming // Lichenologist, 2002a. V. 34. P. 141-154.
28. Weber, W.A. Enviromental modification and the taxonomy of the crustos lichens / W. A. Weber // Svensk Botanisk Tidsskrift. 1962. Vol. 56. P. 293 333.
29. http://eventsinrussia.com/region/kabardino-balkar-republic/most-sightable-in-region
30. http://xn--07-9kc9a5a.xn--p1ai/archives/358
31. https://mk.rgo.ru/ru/news/v-urochishche-chelmas-aktivisty-proveli-issledovanie-territoriy
32. https://www.kbpravda.ru/node/1507