

Особенности водного обмена и фотосинтеза кустистых лишайников рода *Cladonia* на территории Курганской области

На земном шаре насчитывается более 20 000 видов лишайников. Они чрезвычайно широко распространены в природе и встречаются во всех ботанико-географических зонах [4; 5]. В литературе хорошо освещены общие вопросы анатомии, морфологии и особенности биологии лишайников. Между тем, до настоящего времени данные о физиологии этой древнейшей группы организмов, состоящих из гриба (микобионта) и водоросли (фотобионта), недостаточны [6].

Цель исследования: изучить показатели физиологических процессов талломов кустистых лишайников рода *Cladonia* на территории Курганской области.

Для исследования были выбраны три вида *Cladonia*, наиболее широко распространенные и обычные в лесах Зауралья: *C. sylvatica*, *C. rangiferina*, *C. alpestris*. Образцы талломов этих видов были собраны в сосновых лесах в окрестностях с. Введенское и ДОЛ «Романтика» (Кетовский р-он) и в сосновом лесу на территории Белозерского заказника («экологическая тропа») (Белозерский р-он) в летний период 2017 г. Лабораторное исследование проводилось на базе лаборатории физиологии растений кафедры биологии Курганского государственного университета с использованием стандартных методик, принятых в физиологии растений [9]. Полученные результаты подвергались статистической обработке.

Лишайники проявляют очень высокую устойчивость к условиям дефицита влаги и относятся к пойкилогидрическим растениям. Проведенные нами исследования показали, что талломы кустистых лишайников теряли воду постепенно, что коренным образом отличает лишайники от мхов: последние, как показали наши исследования, теряют воду при высыхании «ступенчато», с двумя (зеленые мхи) [1] или тремя пиками (представители рода *Sphagnum*) [7].

Таблица 1

Потеря воды (% от исходной массы) талломами кустистых лишайников

Время, мин	Вариант								
	с. Введенское			ДОЛ «Романтика»			«Экологическая тропа»		
	<i>C. sylvatica</i>	<i>C. rangiferina</i>	<i>C. alpestris</i>	<i>C. sylvatica</i>	<i>C. rangiferina</i>	<i>C. alpestris</i>	<i>C. sylvatica</i>	<i>C. rangiferina</i>	<i>C. alpestris</i>
2	4±0,1	3±0,1	5±0,2	4±0,1	3±0,1	7±0,2	7±0,2	6±0,2	26±0,9
5	6±0,2	5±0,2	6±0,2	5±0,2	5±0,2	8±0,3	11±0,4	9±0,3	28±1,0
10	7±0,2	6±0,2	8±0,3	9±0,3	7±0,2	13±0,5	14±0,5	13±0,5	30±1,1
20	13±0,5	12±0,4	13±0,5	13±0,5	12±0,4	18±0,6	20±0,7	18±0,6	34±1,2
30	17±0,6	16±0,6	18±0,6	19±0,7	17±0,6	23±0,8	25±0,9	24±0,8	38±1,3
40	20±0,7	19±0,7	22±0,8	23±0,8	21±0,7	29±1,0	29±1,0	30±1,1	42±1,5
60	26±0,9	25±0,9	32±1,1	33±1,2	31±1,1	41±1,4	38±1,3	37±1,3	48±1,7
90	34±1,2	33±1,2	43±1,5	41±1,4	40±1,4	52±1,8	51±1,8	44±1,5	58±2,0
120	44±1,5	40±1,4	55±1,9	49±1,7	49±1,7	63±2,2	63±2,2	53±1,9	67±2,3
150	50±1,8	46±1,6	62±2,2	55±1,9	55±1,9	68±2,4	69±2,4	59±2,1	71±2,5

* Т. А. Лушникова, Курганский государственный университет (Курган).
E-mail: ta-lushnikova@yandex.ru

Процент потери воды талломами кладоний зависел от экологических условий произрастания лишайников. Талломы лишайников рода *Cladonia*, собранные из соснового леса «экологической тропы», характеризовались большей скоростью потери воды, чем лишайники, собранные из сосновых лесов окрестностей с. Введенское и ДОЛ «Романтика» (табл. 1). Нужно отметить, что в сосновом лесу на экологической тропе лишайники были собраны с открытого, хорошо освещенного места, а лишайники из соснового леса с. Введенское и ДОЛ «Романтика» были собраны в тени, под пологом сосен. При анализе процента потери воды талломами лишайников проявилась видоспецифичность. Талломы *C. alpestris* характеризовались более высокой водоотдачей по сравнению с талломами *C. rangiferina* и *C. sylvatica*. В результате интенсивной потери воды талломы *C. alpestris* быстрее подсыхали при недостатке влаги и переходили в воздушно-сухое состояние.

При повышении влажности лишайники быстро начинают поглощать воду. Проведенные нами исследования показали (табл. 2), что при помещении сухих талломов кустистых лишайников в водную среду, уже через минуту они интенсивно поглощают воду всеми клетками своего тела. Полное насыщение клеток водой фиксируется через 10 мин у *C. alpestris* и через 40 мин у *C. rangiferina* и *C. sylvatica*.

Таблица 2

Поглощение воды талломами кустистых лишайников (гН₂О/г_{сух.таллома})

Время, мин	Вариант								
	с. Введенское			ДОЛ «Романтика»			Экологическая тропа		
	<i>C. sylvatica</i>	<i>C. rangiferina</i>	<i>C. alpestris</i>	<i>C. sylvatica</i>	<i>C. rangiferina</i>	<i>C. alpestris</i>	<i>C. sylvatica</i>	<i>C. rangiferina</i>	<i>C. alpestris</i>
1	0,57± ±0,023	0,62± ±0,025	0,92± ±0,037	0,65± ±0,026	0,64± ±0,026	1,04± ±0,042	1,50± ±0,060	1,56± ±0,062	1,71± ±0,068
3	1,01± ±0,040	0,98± ±0,039	1,95± ±0,078	1,31± ±0,052	1,29± ±0,052	2,69± ±0,108	2,05± ±0,082	2,14± ±0,086	2,78± ±0,111
5	1,81± ±0,072	1,42± ±0,057	2,35± ±0,094	2,13± ±0,085	2,01± ±0,080	3,34± ±0,134	2,56± ±0,102	2,94± ±0,118	3,58± ±0,143
10	2,41± ±0,096	2,16± ±0,086	3,36± ±0,134	2,53± ±0,101	2,49± ±0,100	3,86± ±0,154	3,04± ±0,122	3,25± ±0,130	4,66± ±0,186
20	2,64± ±0,106	2,28± ±0,091	3,13± ±0,125	3,06± ±0,122	2,73± ±0,109	3,28± ±0,131	3,39± ±0,136	3,35± ±0,134	3,54± ±0,142
30	2,81± ±0,112	2,67± ±0,107	2,51± ±0,100	3,09± ±0,124	2,96± ±0,118	2,7± ±0,108	3,64± ±0,146	3,42± ±0,137	3,13± ±0,125
40	3,33± ±0,133	2,82± ±0,113	2,02± ±0,081	3,78± ±0,151	3,21± ±0,128	2,28± ±0,091	4,82± ±0,193	3,87± ±0,155	3,28± ±0,131
50	3,27± ±0,131	2,66± ±0,106	1,97± ±0,079	3,43± ±0,137	3,17± ±0,127	2,2± ±0,088	3,61± ±0,144	2,9± ±0,116	2,16± ±0,086
70	2,64± ±0,106	2,31± ±0,092	1,48± ±0,059	2,94± ±0,118	2,74± ±0,110	1,69± ±0,068	2,82± ±0,113	1,43± ±0,057	1,15± ±0,046

Анализ таблицы 2 показал, что лишайники, собранные из соснового леса экологической тропы, характеризовались более высоким поглощением воды по сравнению с лишайниками, собранными в окрестностях с. Введенское и ДОЛ «Романтика». Сопоставление результатов таблиц 1 и 2 позволяет говорить, что наибольшей водоотдаче соответствовало и более интенсивное поглощение воды талломами кустистых лишайников. Таким образом, изучаемые кустистые лишай-

ники рода *Cladonia* обладают механизмами активной физиологической адаптации к засушливым условиям. При увлажнении физиологические процессы у лишайников быстро восстанавливаются. Наиболее «ажурная» из трех изученных видов, с тонкими, сильно разветвленными веточками таллома, *C. alpestris* оказалась наиболее приспособленной к засухе: ее талломы быстрее отдают воду при высыхании и впитывают ее при увлажнении. Вероятно, поэтому куртины *C. alpestris* преобладают на высоких, хорошо проветриваемых и освещенных участках бора.

Определение интенсивности фотосинтеза проводили через 10 и 40 мин после инкубации талломов лишайников в водной среде. Проведенные измерения интенсивности фотосинтеза талломов кустистых лишайников рода *Cladonia* (через 10 мин. после выдерживания в водной среде) показало, что максимальной интенсивностью ассимиляции углекислого газа обладали талломы *C. alpestris* (рисунок).

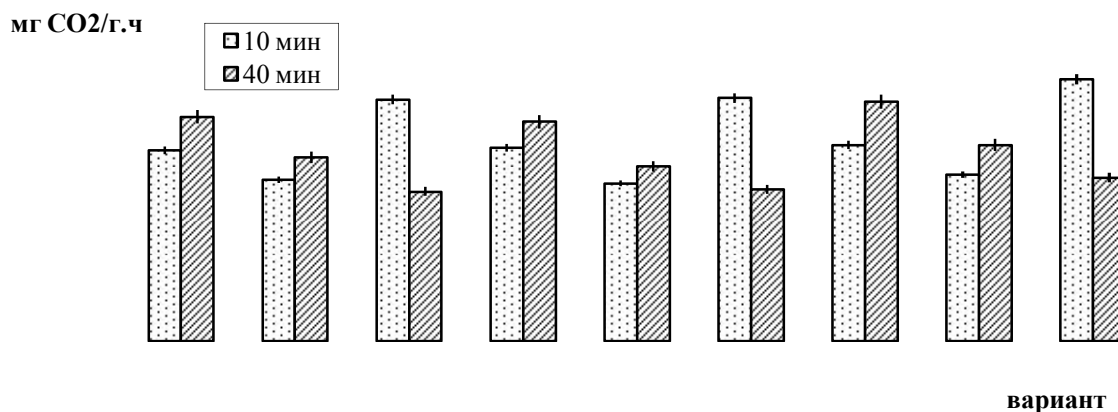


Рис. Интенсивность фотосинтеза талломов кустистых лишайников

Через 40 мин. инкубации в воде интенсивность фотосинтеза была максимальной уже у талломов *C. sylvatica*. Сопоставление интенсивности ассимиляции углекислого газа и насыщения водой талломов кустистых лишайников показало, что интенсивность фотосинтеза достигала максимума при полном насыщении талломов водой. Важно отметить, интенсивность фотосинтеза талломов зависела от экологических условий произрастания лишайников. Талломы лишайников рода *Cladonia*, собранные из соснового леса «экологической тропы», характеризовались большей интенсивностью фотосинтеза, чем лишайники, собранные из сосновых лесов окрестностей с. Введенское и ДОЛ «Романтика» (рисунок).

Известно, что содержание пигментов является одним из важных и чувствительных показателей физиологического состояния растений, в определенной степени отражающий интенсивность фотосинтеза [2]. Фотобионт лишайников из рода *Cladonia* – зеленая водоросль (отдел *Chlorophyta*); для этой группы характерен тот же набор хлорофиллов, что и для высших растений (хлорофиллы *a* и *b*), поэтому для количественного анализа зеленых пигментов мы использовали колориметрический метод с параметрами, разработанными для высших растений. Наибольшим содержанием хлорофилла характеризовались талломы *C. alpestris* (таблица 3). Несколько меньшим количеством хлорофилла отличались талломы *C. rangiferina* и *C. sylvatica*. Обнаружено, что содержание хлорофилла в талломах коррелирует с экологическими условиями произрастания лишайников. В талломах, собранных в сосновом лесу экологической тропы, содержание хлорофилла было выше, чем в талломах лишайников, собранных из сосновых лесов окрестностей с. Введенское и ДОЛ «Романтика». Анализ различных форм хлорофилла по-

казал, что содержание хлорофилла *a* было максимальным у лишайников, собранных с открытого хорошо освещенного места на «экологической тропе». Лишайники, собранные в тени под пологом сосен в окрестностях с. Введенское и ДОЛ «Романтика», отличались более высоким содержанием хлорофилла *b*. Более высокое содержание хлорофилла *b*, вероятно, связано с адаптацией лишайников к условиям затенения, аналогично высшим растениям: в литературе отмечается, что в листьях растений в условиях хорошего освещения соотношение хлорофиллов *a:b* значительно выше по сравнению с растениями, произрастающими в тени [8]. Проведенные вычисления соотношения хлорофиллов *a:b* показали (табл. 3), что данный показатель был выше у лишайников, собранных с открытого хорошо освещенного места на экологической тропе.

Таблица 3

Содержание пигментов в талломах кустистых лишайников

Место	Объект	Содержание хлорофиллов, мг/г _{сухой массы}			Соотношение <i>a/b</i>
		хлорофилл <i>a</i>	хлорофилл <i>b</i>	хлорофилл <i>a + b</i>	
с. Введенское	<i>C. sylvatica</i>	0,060± ±0,002	0,045± ±0,002	0,105± ±0,004	1,33± ±0,05
	<i>C. rangiferina</i>	0,048± ±0,002	0,049± ±0,002	0,097± ±0,004	0,98± ±0,04
	<i>C. alpestris</i>	0,079± ±0,003	0,040± ±0,002	0,119± ±0,005	1,98± ±0,08
ДОЛ «Романтика»	<i>C. sylvatica</i>	0,057± ±0,002	0,050± ±0,002	0,107± ±0,004	1,14± ±0,05
	<i>C. rangiferina</i>	0,049± ±0,002	0,047± ±0,002	0,096± ±0,004	1,04± ±0,04
	<i>C. alpestris</i>	0,062± ±0,002	0,042± ±0,002	0,104± ±0,004	1,48± ±0,06
«Экологическая тропа»	<i>C. sylvatica</i>	0,070± ±0,003	0,039± ±0,002	0,109± ±0,004	1,79± ±0,07
	<i>C. rangiferina</i>	0,066± ±0,003	0,037± ±0,001	0,103± ±0,004	1,78± ±0,07
	<i>C. alpestris</i>	0,097± ±0,004	0,029± ±0,001	0,126± ±0,005	3,34± ±0,13

Каротиноиды, локализованные в мембранах хлоропластов или в периферической цитоплазме водорослей-фотобионтов, обеспечивают фотостабильность клеток лишайников [3]. Проведенный анализ содержания каротиноидов у представителей кустистых лишайников рода *Cladonia* выявил различия в количестве β-каротина и ксантофиллов на видовом уровне (табл. 4). Самым высоким содержанием β-каротина и ксантофиллов отличались талломы *C. alpestris*.

Содержание каротиноидов зависело от экологических условий произрастания лишайников. Так, содержание β-каротина и ксантофиллов значительно повышалось у лишайников, собранных с открытого хорошо освещенного места на «экологической тропе», по сравнению с лишайниками, собранными в тени под пологом сосновых лесов в окрестностях с. Введенское и ДОЛ «Романтика». Таким образом, в нашей работе подтвердились данные, что каротиноиды регулируют энергонасыщение и перераспределяют избыток световой энергии, предохраняя хлорофилл от фотодеструкции у лишайников [10]. Сопоставление интенсивности фотосинтеза и содержания пигментов показало, что наиболее интенсивный фотосинтез протекал на фоне большего содержания пигментов (рисунок, табл. 3, 4).

Содержание каротиноидов в талломах кустистых лишайников

Содержание каротиноидов, мг/г сухой массы	Вариант								
	с. Введенское			ДОЛ «Романтика»			«Экологическая тропа»		
	<i>C. rangiferina</i>	<i>C. sylvatica</i>	<i>C. alpestris</i>	<i>C. rangiferina</i>	<i>C. sylvatica</i>	<i>C. alpestris</i>	<i>C. rangiferina</i>	<i>C. sylvatica</i>	<i>C. alpestris</i>
β-каротин	0,54± ±0,016	0,5± ±0,015	0,94± ±0,028	0,69± ±0,021	0,62± ±0,019	0,86± ±0,026	1,04± ±0,031	0,89± ±0,027	1,44± ±0,043
ксантофиллы	1,44± ±0,043	1,38± ±0,041	1,79± ±0,054	1,39± ±0,042	1,37± ±0,041	1,97± ±0,059	2,21± ±0,066	2,01± ±0,060	2,52± ±0,076

Таким образом, анализ проведенных исследований позволяет сделать следующие выводы:

1. Интенсивность потери и поглощения воды, фотосинтеза талломами кустистых лишайников зависит от видовых особенностей и экологических условий.
2. Более высокой водоотдачей и водопоглощением, содержанием пигментов отличается талломы *C. alpestris*.
3. Лишайники, собранные, с открытого хорошо освещенного места из соснового леса экологической тропы, характеризуются большей потерей и поглощением воды, интенсивностью фотосинтеза, чем лишайники, собранные в тени под пологом соснового леса.
4. Интенсивность ассимиляции углекислого газа талломами кустистых лишайников достигает максимума при полном насыщении их водой.
5. Талломы лишайников рода *Cladonia*, собранные с открытого хорошо освещенного места, характеризуются более высоким содержанием хлорофилла *a* и каротиноидов.

Литература

1. Александрова М. С., Лушникова Т. А. Некоторые физиологические характеристики *Hylocomium splendens* (Нюлосоміаеае) в зависимости от экологических условий произрастания // XV Зырянские чтения : материалы Всероссийской научно-практической конференции (Курган, 7–8 декабря 2017 г.). – Курган : Изд-во Курганского гос. ун-та, 2017. – С. 183–184.
2. Андрианова Ю. Е., Тарчевский И. А. Хлорофилл и продуктивность растений. – М. : Наука, 2000. – 136 с.
3. Войцехович А. А., Кашеваров Г. П. Пигменты фотосинтетического аппарата зеленых водорослей – фотобионтов лишайников // Альгология. – 2010. – Т. 20, № 3. – С. 287–299.
4. Домнина Е. А. Физиолого-биохимические изменения у лишайников под влиянием атмосферного загрязнения в районе Кирова-чепецкого химического комбината : автореф. дис. ... канд. биол. наук. – СПб., 2005.
5. Жизнь растений. Т. 3. Водоросли. Лишайники. – М. : Просвещение, 1977. – 487 с.
6. Лобакова Е. С., Смирнов И. А. Экспериментальная лихенология. – 2008. – Сентябрь–октябрь – Т. 69, № 5. – С. 364–378.

7. Лушникова Т. А., Александрова М. С. Некоторые показатели физиологии мхов Курганской области // XIV Зыряновские чтения : материалы Всероссийской научно-практической конференции (Курган, 8–9 декабря 2016 г.). – Курган : Изд-во Курганского гос. ун-та, 2016. – С. 198–199.
8. Мокроносов А. Т., Гавриленко В. Ф., Шигапова Т. В. Фотосинтез. Физиолого-экологические и биохимические аспекты. – М. : Академия, 2006. – 216 с.
9. Практикум по физиологии растений / под ред. В. Б. Иванова. – М. : ИЦ «Академия», 2001.
10. Ширшикова Г. Н., Ладыгин В. Г. Снижение устойчивости клеток α -каротиновых мутантов *Chlamydomonas reinhardtii* Dang. к действию УФ-излучения // Альгология. – 1993. – Т. 3, № 4. – С. 47–51.

T. A. Lushnikova,
Kurgan State University (Kurgan)

**PARTICULARITIES OF THE WATER EXCHANGE
AND PHOTOSYNTHESIS IN LICHEN OF THE SORT
CLADONIA ON TERRITORY KURGANSKOY AREA**

This article is devoted to studying of water exchange and photosynthesis in lichens of the genus *Cladonia*. Studies have shown differences in the intensity of flow of physiological processes (water metabolism, photosynthesis) lichens bushy Lichen genus *Cladonia* depending on aspectual particularities and ecological conditions. The more high return of water and absorption of water, pigment content is is characterized by *C. alpestris*. The lichens collected with open well illuminated place from the pine forest «ecological tropes» are characterized greater return and absorption of water, intensity of the photosynthesis, than lichens, collected under the canopy of pine forest. The intensity to assimilations of the carbon dioxide of lichen reaches the maximum under full saturation by their water and on background of the more high contents pigment. Tallomes of lichensof the genus *Cladonia*, collected with open well illuminated place are characterized by more high contents of of chlorophyll a and carotenoids.