УДК 574.24

ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИЕ ПИГМЕНТЫ ЛИШАЙНИКОВ РОДА CLADONIA СКАЛЬНЫХ ЛЕСНЫХ СООБЩЕСТВ ГОРЫ ОЛОВГОРА (АРХАНГЕЛЬСКАЯ ОБЛАСТЬ)

Андросова В.И., Марковская Е.Ф., Семенова Е.В.

ФГБОУ ВПО «Петрозаводский государственный университет», Петрозаводск, e-mail: vera28@karelia.ru

Представлены результаты изучения содержания фотосинтетических пигментов в талломах напочвенных лишайников рода *Cladonia* в разных условиях местообитания в скальных лесных сообществах Ветреного Пояса (гора Оловгора). Характерной особенностью экологических условий местообитаний биоты является влияние морского климата за счет близости Белого моря. Выявлены средние значения и варьирование содержания фотосинтетических пигментов у эпигейных видов рода *Cladonia*, произрастающих в широком диапазоне экологических условий. Установлены зависимости изменения содержания хлорофиллов и каротиноидов от ориентации склона по сторонам света, высоты над уровнем моря, освещенности, величины проективного покрытия в месте обитания.

Ключевые слова: лишайники, Cladonia, хлорофилл, каротиноиды, скальные сообщества, Ветреный пояс

PHOTOSYNTHETIC PIGMENTS OF TERRESTRIAL LICHEN SPECIES OF GENERA CLADONIA IN ROCKY FOREST COMMUNITY OF OLOVGORA (ARCHANGELSK REGION)

Androsova V.I., Markovskaya E.F., Semenova E.V.

Petrozavodsk State University, Petrozavodsk, e-mail: vera28@karelia.ru

The content of chlorophyll a, b and carotenoids in thalli of Cladonia species from rocky forests community of Archangelsk region were analyzed. A specific feature of the environmental conditions of this lichen habitats is the impact of marine climate due to the closeness of the White Sea. The results of study of correlation between habitat conditions (altitude, slope exposition, light intensity), projective cover of species and pigments content are represented.

Keywords: lichens, Cladonia, photosynthetic pigments, chlorophyll content, habitats, rocky forest community,

Лишайники являются автотрофными организмами. Одним из показателей реакции фотосинтезирующих организмов на изменение факторов внешней среды, степени их адаптации к новым экологическим условиям является содержание хлорофиллов и каротиноидов — главных фоторецепторов фотосинтезирующей клетки [2, 3]. В этом направлении исследуется содержание фотосинтетических пигментов в талломах лишайников в разных условиях местообитания [2, 4, 9], в том числе под воздействием разного уровня атмосферного загрязнения [5, 8].

Ветреный Пояс — открытая морским ветрам возвышенность вдоль южного побережья Онежской губы Белого моря протяженностью от 36 до 39° в. д. около 200 км шириной 10–15 км. Склоны кряжа покрыты уникальными скальными лесными сообществами для таежной зоны. Малонарушенность этих лесных сообществ, а также гетерогенность условий на склонах кряжа, высотный градиент и близость моря определяют особые условия для произрастания лишайников. Целью настоящего исследования является изучение состояния пигментного аппарата (фотосинтетических

пигментов) напочвенных лишайников рода *Cladonia* в скальных лесных сообществах горы Оловгора (Архангельская обл.).

Материалы и методы исследования

Исследования выполнены в 2012—2013 гг. в рамках комплексной экспедиции ПетрГУ по изучению скальных лесных сообществ горы Оловгора, которая входит в состав уникального геологического объекта — кряжа Ветреный Пояс простирающегося параллельно Поморскому берегу Белого моря от реки Нюхча до реки Онега в Архангельской области. Кряж является частью Балтийского кристаллического щита, имеет крутой северный и пологий южный склоны и состоит из нескольких гряд высотой 200—300 м, вытянутых на юго-восток. Гора Оловгора — самая высокая точка Ветреного Пояса (344 м над ур. м.).

Растительный комплекс Оловгоры представлен еловыми скальными сообществами. Древесный ярус исследованных сообществ северного и южного склонов сформирован елью европейской (*Picea obovata Ledeb.*) и березой пушистой (*Betula pubescens Ehrh.*), доля участия которых составляет в среднем 60 и 40%, соответственно. Полнота древостоя составляет 42,5—120,5 м² га-1. Высота деревьев ели при возрасте 40—255 лет достигает 4—18 м, а окружность ствола у основания — 39—196 см, на высоте 130 см — 30—133 см. Возраст ели варьирует от 22 до 279 лет, с преобладанием деревьев 100—130 лет. Покрытие травяно-кустарничкового яруса составляет в среднем 32—38%, с доминированием *Vaccinium myrtillus L.* (10—20%)

и *V. vitis-ideae L.* (7–9%). Мохово-лишайниковый ярус на южном склоне характеризуется значительным покрытием (в среднем 90%) и значительным участием мхов, доля которых составляет в среднем 70%. На северном склоне покрытие мохово-лишайникового яруса меньше и составляет в среднем 35% с равными долями участия мохового и лишайникового компонентов. Давность нарушения исследованных растительных сообществ составляет 280 лет.

По северному и южному склонам горы были заложены геоботанические профили шириной 20 м и длиной 120 м, на которых на 14 пробных площадях размером 20х20 м выполнены полные геоботанические описания, включающие определение общих характеристик сообществ, характеристик деревьев и напочвенного покрова [1].

На каждой пробной площади с 3–5 учетных площадок описания напочвенного покрова были собраны образцы доминирующих видов лишайников *Cladonia stygia* (Fr.) Ruoss и *C. stellaris* (Opiz) Pouzar & Vězda, *C. arbuscula subsp.* mitis (Sandst.) Ruoss, *C. uncials* (*L.*) Weber ex F.H. Wigg., *C. amaurocraea* (Flörke) Schaer. (по 3–5 проб 1 вида с 1 учетной площадки).

Степень освещения оценивалась на учетных площадках на основе измерения сквозистости лесного полога сквозистомером Ипатова по четырем экспозициям (север, запад, юг, восток), а также с помощью люксметра (люксы, расчет относительной локальной освещенности в процентах от открытой поверхности). Полученные разными методами данные по освещенности (табл. 1) показывают более низкий уровень освещения на южном склоне.

Таблица 1 Значения освещенности местообитаний, измеренные разными способами (%)

Метод измерения освещенности	Южный склон	Северный склон
Сомкнутость крон (для всей пробной площади)	42–56	28–35
Относительная освещенность (на каждой площадке 1x1 м)	40	55
Сквозистость лесного полога (на каждой площадке 1x1 м)	8–50	55–75

Измерение содержания пигментов проводилось спектрофотометрическим методом («UNICO 2800») с приготовлением спиртовых вытяжек. Анализ пигментов осуществлялся при максимумах поглощения — 665 и 649 нм для хлорофиллов a и b соответственно и при максимуме поглощения 470 нм — для каротиноидов. Концентрации хлорофиллов a, b и каротиноидов рассчитывали по формулам, представленным в методике Винтерманса и Де Мотса (1965). Анализ полученных данных осуществлялся с использованием однофакторного дисперсионного (ОДА) и регрессионного анализа (РА).

Результаты исследования и их обсуждение

Виды рода *Cladonia* – кустистые лишайники, доминирующие в мохово-лишайни-

ковом покрове исследованных скальных сообществ горы Оловгора. Фотобионтом этих видов лишайников являются зеленые водоросли рода Asterochloris. Среднее значение содержания фотосинтетических пигментов в талломах исследованных видов рода *Cladonia* на склонах горы Оловгора (табл. 2.) показало, что сумма хлорофиллов варьирует от 0,545 до 1,087 мг/г сух. массы, а сумма каротиноидов от 0,065 до 0,184. Наиболее высокие содержания хлорофиллов и каротиноидов обнаружены у Cladonia stygia, а наиболее низкие – у *C. unciales*. Минимальные значения содержания хлорофиллов отмечены у видов C. amaurocraea и C. unciales, а каротиноидов – у *C. arbuscula*.

Таблица 2 Среднее значение содержания фотосинтетических пигментов (мг/г сух. массы) в талломах напочвенных лишайников скальных лесных сообществ горы Оловгора (Архангельская обл.)

Вид	Хл а	Хл b	Сумма Хл	Каротиноиды	Хл а/b	Хл / Кар	ССК, %
Cladonia stygia	$0,739 \pm 0,066$	$0,348 \pm 0,054$	1,087	$0,184 \pm 0,018$	2,1	5,9	67
Cladonia stellaris	$0,572 \pm 0,075$	$0,300 \pm 0,032$	0,923	$0,142 \pm 0,025$	2,1	6,9	75
Cladonia arbuscula	$0,522 \pm 0,057$	$0,211 \pm 0,031$	0,733	$0,065 \pm 0,010$	2,5	11,3	63
Cladonia unciales	$0,435 \pm 0,054$	$0,134 \pm 0,028$	0,569	$0,09 \pm 0,018$	3,2	6,3	50
Cladonia amaurocraea	$0,416 \pm 0,063$	$0,129 \pm 0,078$	0,545	$0,128 \pm 0,01$	3,2	4,3	43

Примечание. Хл – хлорофилл; Кар – каротиноиды; ССК – светособирающий комплекс.

Соотношение хлорофиллова *а* и *b* варьирует от 2,1 до 3,2, и более высокие значения отмечаются у видов *C. unciales* и *C. amaurocraea* с низким содержанием этих пигментов, главным образом за счет снижения хлорофилла *b*. Соотношение хлорофиллов к каротиноидам у всех видов варьирует от 4,3 до 11,3 с максимумом у *C. arbuscula*, за счет относительно низкого содержания каротиноидов и минимумом — у *C. amaurocraea*, за счет более высокого их содержания. Размеры светособирающего комплекса (ССК) изменяются в диапазоне 43–75% с более высокими значениями у *C. stellaris* и низкими — у *C. amaurocraea*.

Этот анализ показал, что исследуемые кустистые лишайники, участвующие в формировании мохово-лишайникового покрова скальных лесных сообществ Оловгоры, различаются путями адаптации, которые могут быть связаны с уменьшением или увеличением содержания пигментов, вкладом хлорофилла *b* в ССК, высоким или низким содержанием каротиноидов, которые могут выступать как компоненты ССК или как система антиоксидантов [4]. Эти различия могут иметь и генетическую основу, связанную с особенностями видов зеленых водорослей рода *Asterochloris* — фотобионтов исследуемых лишайников.

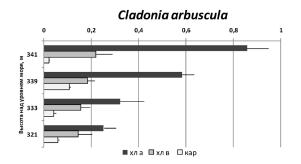
Сравнительный анализ двух видов C. stygia и C. stellaris с разных склонов показал, что если на южном склоне оба вида имели близкие значения всех показателей, то на северном склоне они различались. На северном склоне по сравнению с южным у C. stellaris отмечались значительно более низкие значения содержания хлорофиллов и каротиноидов; соотношения хлорофиллов у обоих видов увеличивалось, особенно у C. stygia, что свидетельствует о снижении роли хлорофилла b; соотношение хлорофиллов к каротиноидам возрастает у *C. stellaris* (до 8,1), а значения ССК снижаются у *C. stygia*. Различия в условиях местообитания связаны с большим покрытием мохово-лишайникового яруса на южном склоне, меньшей долей участия лишайников и более низкой освещенностью. Именно эти особенности местообитания на южном склоне оказались лимитирующими для ряда видов, и в этих условиях два лишайника среди изученных имели близкие значения характеристик пигментного аппарата и проявили себя как теневыносливые. На северном склоне, на фоне меньшего покрытия мохово-лишайникового яруса и более высокой разреженностью лесного полога,

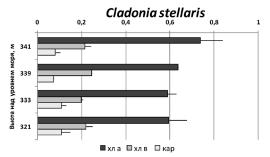
что обеспечивает увеличение освещенности, эти виды по-разному реагировали на данные условия местообитания: содержание пигментов у C. stellaris снижается, соотношение хлорофиллов, а особенно соотношение хлорофиллов к каротиноидам увеличивается, но размер ССК остается достаточно высоким. Вероятно, это теневыносливый вид, находящийся в условиях высокой для него освещенности. Изменения в содержании пигментов у C. stvgia иные: coдержание пигментов увеличивается в ответ на увеличение освещенности, соотношение хлорофиллов увеличивается и заметно снижается ССК, что может свидетельствовать о повышении его функциональной активности в этих условиях и реакции более светолюбивого автотрофного организма.

Как показал предыдущий анализ, в зависимости от экспозиции склона содержание пигментов в лишайниках может изменяться по-разному, что связано с комплексом действующих факторов. С использованием регрессионного анализа были проанализированы связи между содержанием пигментов в талломах лишайников и условиями местообитания (высота над уровнем моря, освещенность). Достоверные изменения в содержании пигментов выявлены для вида C. arbuscula на северном склоне: с увеличением высоты от 315 до 344 м над уровнем моря отмечено увеличение содержания хлорофилла а в 1,5 раза (ОДА, p < 0.001), а содержание хлорофилла b и каротиноидов не изменялось (рис. 1). В талломах C. stellaris отмечается более высокое содержание хлорофилла а на вершине Оловгоры. Достоверных связей между положением других исследованных видов лишайников на трансекте и содержанием пигментов в их талломах не выявлено.

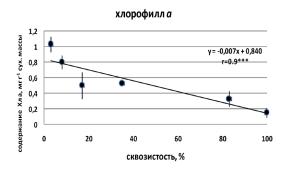
В ходе исследования была проанализирована связь освещенности и содержания фотосинтетических пигментов в талломах лишайников. Показано, что с увеличением сквозистости лесного полога и, как следствие, повышения освещенности, покрытие этих видов уменьшается (PA, r = 0.6, p < 0.01), содержание хлорофилла *а* в талломах также уменьшается, а каротиноидов увеличивается. Так, в талломах C. arbuscula на северном склоне при увеличении освещенности с 4 до 100% содержание хлорофилла а снижается от 1,037 до 0,140 мг/г сухой массы, т.е. в 7 раз (рис. 2). Аналогичные данные по хлорофиллу были получены для вида C. stellaris. Однако у С. arbuscula содержание каротиноидов с увеличением освещенности от 4 до 40 % возрастает от 0,044 до 0,114 мг/г сухой массы. Дальнейшее увеличение освещенности не приводит к изменению содержания каротиноидов.

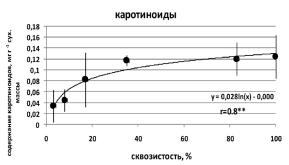
Для вида *C. stellaris* отмечено увеличение содержания каротиноидов при высоких значениях освещения. У остальных видов эта зависимость не прослеживается.





Puc. 1. Содержание хлорофилла а, хлорофилла b и каротиноидов в талломах видов Cladonia arbuscula и C. stellaris при разных значениях высоты над уровнем моря в скальных сообществах северного склона Оловгоры

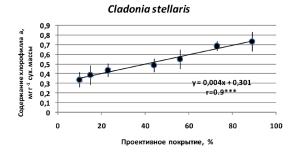


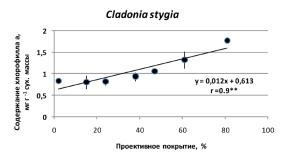


Puc. 2. Содержание хлорофилла а и каротиноидов в талломах видов Cladonia arbuscula при разных значениях сквозистости древесного полога в исследованных скальных сообществах северного склона Оловгоры

Анализ содержания фотосинтетических пигментов в талломах лишайников при разных значениях их проективного покрытия показал, что для видов *C. stygia*, *C. stellaris*, *C. arbuscula* на северном склоне Оловгоры

регистрируется прямая связь этих показателей (PA, p < 0.01). Так, при увеличении покрытия от 2 до 80% содержание хлорофилла а и суммы хлорофиллов увеличивается в среднем в 2-3 раза (рис. 3).





Puc. 3. Содержание хлорофилла а в талломах видов Cladonia stygia и С. stellaris при разных значениях проективного покрытия в исследованных скальных сообществах северного склона Оловгоры

На основании проведенных исследований получены значения содержания пигментов и их соотношений для 7 видов лишайников рода Cladonia, которые доминируют в мохово-лишайниковом покрове скальных сообществ Оловгоры. Результаты свидетельствуют о широком диапазоне варьирования показателей пигментного аппарата фототрофной составляющей лишайников. Полученные значения содержания пигментов в талломах изученных видов и их расчетные характеристики согласуются с данными других исследователей, для других видов и экологических групп лишайников: эпифитных [6, 10], эпигейных [4], эпилитных [2]. В нашем исследовании не было отмечено общих закономерностей между содержанием пигментов и высотой над уровнем моря по трансекте, что может быть связано с более существенным влиянием локальных условий местообитания лишайника. Однако для ряда лишайников получены достоверные связи содержания пигментов и проективного покрытия видов. Аналогичная связь была выявлена в работах израильских исследователей [7], которые показали увеличение покрытия и содержания пигментов в талломах эпилитных лишайников с высотой над уровнем моря. Авторы этот эффект связывают с режимом увлажнения, что может быть объяснением и данных в нашей работе. Условия освещения для лишайников определяют не только уровень светового довольствия, но также и влияют и на режим влажности в местообитании. Поэтому изменения в содержании пигментов обусловлены целым комплексом характеристик местообитания.

Заключение

Проведенное исследование показало, что на содержание пигментов в талломах лишайников, обитающих в скальных растительных сообществах, может влиять большой набор как макро-, так и микроусловий среды (от пространственной ориентации склона и высоты над уровнем моря до локальных условий освещения). Реакция фотобионта зависит не только от условий среды, но от взаимоотношения с микобионтом, который, как известно, контролирует работу автотрофного бионта. Среди исследованных лишайников особый интерес вызывает вид Cladonia arbuscula. Это доминантный вид напочвенного покрова скальных лесных сообществ Оловгоры, высокая вариабельность фотосинтетического аппарата

которого дает основание для гипотезы о ведущей роли фотобионта этого лишайника при адаптации к меняющимся условиям среды. Остальные виды напочвенного покрова скальных сообществ Оловгоры проявили достаточную стабильность фотосинтетического аппарата в пределах изученных условий.

В этой многомерной системе связей, которая устанавливается между лишайником и факторами среды в естественных природных условиях, достаточно сложно выявлять закономерности. Однако широкий спектр экотопов и условий среды позволили выявить ряд зависимостей, в том числе и имеющих методическое значение. Так, связь между содержанием пигментов и пространственной ориентацией склона показала, что при изучении физиологии лишайников необходимо учитывать этот фактор, особенно при интерпретации результатов у лишайников разных экологических групп. Размер проективного покрытия может играть существенную роль при исследовании физиологических особенностей видов и не менее важен для измерения освещенности в конкретных локальных условиях произрастания лишайника.

Работа выполнена в рамках Государственного задания Минобрнауки России (проект № $6.724.2014/\kappa$).

Список литературы

- 1. Методы изучения лесных сообществ. СПб.: НИИ-Химии СПбГУ. 2002. – 240 с.
- 2. Сонина А.В., Марковская Е.Ф. Видовое разнообразие прибрежных эпилитных лишайников и эколого-физиологические особенности отдельных видов в условиях острова Большого Соловецкого (Архангельская область) // Фундаментальные исследования. 2013. № 10. С. 1275—1279.
- 3. Тужилкина В.В. Пигментный комплекс хвои сосны в лесах европейского северо-востока // Лесоведение. 2012.— N $\!\!\!_{2}$ $\!\!\!_{2}$ 4. C. 16 $\!\!\!_{2}$ $\!\!\!_{3}$.
- 4. Шмакова Н.Ю. Марковская. Е.Ф. Фотосинтетические пигменты растений и лишайников арктических тундр западного Шпицбергена // Физиология растений. -2010. -№ 6. -C. 819–825.
- 5. Backor M., Paulíková K., Geralská A., Davidson R. Monitoring of air pollution in Kosice (eastern Slovakia) using lichens // Polish Journal of Environmental Studies. 2003. Vol. 12, № 2. P. 141–150.
- 6. Czeczuga B., Krukowska K.. Effect of habitat conditions of phycobionts and the content of photosynthesizing pigments in five lichen species // J. hattori Bot. Lab. -2001.-N 90. -P. 293-305.
- 7. Kidron G. J., Temina M. The effect of dew and fog on lithic lichens along an altitudinal gradient in the Negev Desert // Geomicrobiology Journal. $-2013.-Vol.\ 30,\ N\!\!_{\, 2}\ 4.-P.\ 281-290.$
- 8. Sujetovienė G. Biomonitoring of urban air quality in Kaunas City (Lithuania) using transplanted lichens // Biologija. 2013. Vol. 59, № 2. P. 157–164.
- 9. Tretiach M., Bertuzzi S., Carniel F.C., Virgilio D. Seasonal acclimation in the epiphytic lichen Parmelia sulcata is influenced by change in photobiont population density // Oecologia. -2013. Vol. 173, N₂ 3. P. 649–663.

10. Voytsekhovich A.A., Kashevarov G.P. Pigment content of photosynthetic apparatus of green algae (Chlorophyta) the photobionts of lichens // International Journal on Algae. – 2010. – Vol. 12, N_2 3. – P. 282–292.

References

- 1. Metody izucheniya lesnykh soobshchestv. SPb.: NIIKhimii SPbGU, 2002. 240 p.
- 2. Sonina A.V., Markovskaya E.F. Vidovoe raznoobrazie pribrezhnykh epilitnykh lishaynikov i ekologo-fiziologicheskie osobennosti otdelnykh vidov v usloviyakh ostrova Bolshogo Solovetskogo (Arkhangelskaya oblast) // Fundamentalnye issledovaniya. 2013. no. 10. pp. 1275–1279.
- 3. Tuzhilkina, V.V. Pigmentnyy kompleks khvoi sosny v lesakh evropeyskogo severo-vostoka // Lesovedenie. 2012. no. 4. pp. 16–23.
- 4. Shmakova, N.Yu. Markovskaya. E.F. Fotosinteticheskie pigmenty rasteniy i lishaynikov arkticheskikh tundr zapadnogo Shpitsbergena // Fiziologiya rasteniy. 2010. no. 6. pp. 819–825.
- 5. Backor M., Paulikova K., Geralska A., Davidson R. Monitoring of air pollution in Kosice (eastern Slovakia) using

- lichens // Polish Journal of Environmental Studies. 2003. Vol. 12, no. 2. pp. 141-150.
- 6. Czeczuga B., Krukowska K.. Effect of habitat conditions of phycobionts and the content of photosynthesizing pigments in five lichen species $\!\!/\!/$ J. hattori Bot. Lab. 2001. no. 90. pp. 293–305.
- 7. Kidron G. J., Temina M. The effect of dew and fog on lithic lichens along an altitudinal gradient in the Negev Desert // Geomicrobiology Journal. 2013. Vol. 30, no. 4. pp. 281-290.
- 8. Sujetovienė G. Biomonitoring of urban air quality in Kaunas City (Lithuania) using transplanted lichens // Biologija. 2013. Vol. 59, no. 2. pp. 157–164.
- 9. Tretiach M., Bertuzzi S., Carniel F. C., Virgilio D. Seasonal acclimation in the epiphytic lichen Parmelia sulcata is influenced by change in photobiont population density // Oecologia. 2013. Vol. 173, no. 3. pp. 649–663.
- 10. Voytsekhovich A.A., Kashevarov G.P. Pigment content of photosynthetic apparatus of green algae (Chlorophyta) the photobionts of lichens // International Journal on Algae. 2010. Vol. 12, no. 3. pp. 282–292.