УДК 582.29

ВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ПРИБРЕЖНЫХ ЭПИЛИТНЫХ ЛИШАЙНИКОВ И ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ОТДЕЛЬНЫХ ВИДОВ В УСЛОВИЯХ ОСТРОВА БОЛЬШОГО СОЛОВЕЦКОГО (АРХАНГЕЛЬСКАЯ ОБЛАСТЬ)

Сонина А.В., Марковская Е.Ф.

ГОУ ВПО «Петрозаводский государственный университет», Петрозаводск, e-mail: angella_sonina@mail.ru

Выявлено 35 видов эпилитных лишайников на побережье Большого Соловецкого острова (Архангельская область). У доминантных видов в лишайниковом покрове супралиторали *(Umbilicaria deusta*, *Umbilicaria torrefacta*, *Physcia caesia*) в двух точках: Филипповские садки и бухта Кислая Большого Соловецкого острова, а также у вида *Rusavskia elegans*, доминирующего в лихенопокрове на стенах монастыря и прибрежных камнях на Филипповских садках, определено содержание фотосинтетических пигментов в талломах. Анализ содержания пигментов показал, что диапазон варьирования суммы хлорофиллов у исследованных видов в прибрежных экотопах составляет от 0,2 до 1,0 мг·г$^{-1}$ сухой массы, а каротиноидов – от 0,1 до 0,3 мг·г$^{-1}$. Наиболее высокие значения содержания суммы хлорофиллов и более значительные различия по содержанию каротиноидов выявлены у видов рода *Umbilicaria.* Низкие значения содержания как хлорофиллов, так и каротиноидов получены в талломах *Physcia caesia. У* вида *Rusavskia elegans*, обитающего на стенах монастыря, отмечается самое высокое содержание каротиноидов, почти в 2 раза превышающих содержание в талломах хлорофилла *a*, в то время как обычно содержание хлорофиллов у лишайников выше. Обобщение данных по содержанию фотосинтетических пигментов в талломах *Rusavskia elegans*, произрастающего на стенах Соловецкого монастыря, показало, что значимых связей покрытия лишайников и содержания пигментов в зависимости от освещенности не выявлено. Это может свидетельствовать о том, что свет не является лимитирующим фактором для данного вида, и в силу его эколого-физиологических возможностей вид может обитать в широком диапазоне значений освещенности.

Ключевые слова: прибрежные экосистемы, Соловецкий монастырь, эпилитные лишайники, фотосинтетические пигменты

SPECIES DIVERSITY OF COASTAL EPILITHIC LICHENS AND ECOLOGICAL-PHYSIOLOGICAL PECULIARITIES OF SOME SPECIES IN THE CONDITIONS OF THE BIG SOLOVETSKY ISLAND (ARCHANGELSK REGION)

Sonina A.V., Markovskaya E.F.

Petrozavodsk State University, Petrozavodsk, e-mail: angella_sonina@mail.ru

On the coast of the Big Solovetsky Island (Archangelsk region) 35 species of epilithic lichens have already been identified. The photosynthetic pigments have been estimated at the dominant lichen species (*Umbilicaria deusta, Umbilicaria torrefacta, Physcia caesia, Rusavskia elegans),* growing on the supralittoral of coastal zone and at the species *Rusavskia elegans*, growing on the walls of the Solovetsky monastery. Analysis of pigments content at the investigated species of the coastal ecotopes has been showed, that the amount of chlorophyll varies from 0,2 to 1,0 mg·g^{-1} of dry mass, and the amount of carotinoids varies from 0,1 to 0,3 mg·g^{-1} of dry mass. The highest content of amount of chlorophylls and more considerable difference in the content of carotinoids are revealed in thallii at species of the genus *Umbilicaria*. Low values both chlorophylls and carotinoids are obtained in thallii of *Physcia caesia.* The highest content of carotinoids is determined in thallii of *Rusavskia elegans* and they are in two times more than the content of chlorophyll *a,* while usually the quantity of chlorophyll at lichens is higher. For the thallii of *Rusavskia elegans* it has not been revealed the significant relations between the lichens' covering and the content of pigments depending on light exposure. This may indicate the fact that the light is not a limiting factor for this species, and due to its ecological and physiological capabilities this species can survive in a wide range of values of illumination.

Keywords: coastal ecosystems, Solovetsky monastery, epilithic lichens, photosynthetic pigments

Эпилитные лишайники одними из первых наряду с микроскопическими грибами, водорослями заселяют безжизненные субстраты [1] и формируют на них последовательные смены группировок, подготавливая условия для заселения других групп организмов, в частности, растений. Как автотрофы, они имеют хорошо развитый фотосинтетический аппарат у водорослевого бионта, который обеспечивает симбиотический организм жизненно важными веществами – органическими кислотами и сахарами. Жизнеобеспечение лишайника связано с функционированием фотобионта, условия для которого формирует микобионт. Эпилитным лишайникам, заселяющим каменные монументы, архитектурные сооружения, отводится особое внимание исследователей в связи с сохранностью памятников культуры. В этом направлении изучаются скорость колонизации лишайниками субстратов, их конкурентные взаимоотношения

в синузиях, степень воздействия на субстрат, меры защиты каменных монументов от биодеструктивного воздействия лишайников [10]. В задачи исследования входило изучение видового разнообразия эпилитных лишайников побережья Белого моря в условиях Большого Соловецкого острова, изучение фотосинтетических пигментов у эпилитных лишайников, доминирующих в покрове на прибрежных скалах, и лишайника *Rusavskia elegans* (Link) S.Y. Kondr. & Kärnefelt, доминирующего в лишайниковом покрове на стенах монастыря.

Материал и методы исследования

Исследование выполнено в июле 2011 года в рамках комплексной экспедиции ПетрГУ по изучению прибрежных экосистем Белого моря и стен Соловецкого монастыря. Монастырь, построенный в 16 веке монахами на Большом Соловецком острове среди вод Белого моря, служил оплотом Российского государства на Севере, монастырем-крепостью, защищавшим рубеж государства от шведов. Крепостные стены монастыря представляют собой сложенное из огромных валунов, доходящих до 5 метров, сооружение протяженностью 1084 м. В настоящее время внешние стены монастыря практически снизу доверху покрыты лишайником русавскией элегантной, который формирует на них оранжевый аспект.

Лихенологические исследования включали изучение видового разнообразия эпилитных лишайников на супралиторали побережья Белого моря и на внешних стенах Соловецкого монастыря (всего обследовано 18 стен разного размера и разной экспозиции к сторонам света), а также изучение содержания фотосинтетических пигментов у доминантных видов в лишайниковом покрове. Содержание фотосинтетических пигментов определяли у листоватых видов эпилитных лишайников *(Umbilicaria deusta* (L.) Baumbg., *Umbilicaria torrefacta* (Lightf.) Schrader., *Physcia caesia* (Hoffm.) Fürnr) в двух точках на побережье: Филипповские садки и бухта Кислая Большого Соловецкого острова, а также у вида *Rusavskia elegans* (Link) S.Y. Kondr. & Kärnefelt, доминирующего в лихенопокрове на прибрежных камнях Филипповских садков и обитающего на стенах монастыря. На внешних стенах монастыря, кроме того, были оценены параметры среды: экспозиция к сторонам света (с помощью компаса), освещенность (люксметром).

Для изучения фотосинтетических пигментов образцы талломов лишайников (по 2–3 биологические пробы) собраны с разных экспозиций, каждая проба анализировалась в 3 химических повторностях. Концентрация хлорофиллов и каротиноидов в спиртовой вытяжке определялась по общепринятым методикам [8, 9,] спектрофотометрически (СФ-26, Россия) при максимумах поглощения – 665 и 649 нм для хлорофилла *a* и *b* соответственно. Определение каротиноидов проводилось при 470 нм с учетом поправки на смещение спектров поглощения согласно работе Маслова и др. [4].

Систематическое положение видов приводится в соответствии с информацией на микологическом сайте Index Fungorum [11]. Современная номенклатура видов дана по сводке Г.П. Урбанавичюса [5].

Результаты исследования и их обсуждение

Эпилитные лишайники осваивают скальные субстраты побережья и встречаются в пределах верхней литорали и супралиторали, постепенно увеличивая видовое разнообразие и проективное покрытие по мере удаления от моря. На обследованной территории выявлено 35 видов эпилитных лишайников, которые относятся к 25 родам (табл. 1).

Таблица 1

Эпилитная прибрежная лихенофлора о. Большой Соловецкий

№ п/п	Вид
1	*Acarospora molybdina* (Wahlenb.) A. Massal.
2	*Arctoparmelia centrifuga* (L.) Hale
3	*Aspicilia* sp.
4	**Caloplaca alcarum* Poelt.
5	**Caloplaca scopularis* (hyll.) Lettau.
6	*Fuscidea lygaea* (Ach.) V. Wirth & Vězda
7	*Hypogymnia physodes* (L.) Nyl.
8	**Immersaria cupreoatra* (Nyl.) Calat.et Rambold.
9	**Lecania aipospila* (Wahlenb.) Th.Tr.
10	**Lecanora cenisia* Ach.
11	*Lecanora hagenii* (Ach.) Ach.
12	*Lecanora helicopis* (Wahlenb.) Ach.
13	*Lecanora intricata* (Ach.) Ach.
14	*Lecidea promiscens* Nyl.
15	*Lecanactis latebrarum* (Ach.) Arnold.
16	**Melanelia disjuncta* (Erichsen) Essl.
17	*Melanelia stygia* (L.) Essl.
18	**Orphniospora moriopsis* (A.Massal.) D. Hawksw.
19	*Parmelia saxatilis* (L.) Ach.
20	*Phaeophyscia sciastra* (Ach.) Moberg.
21	**Physcia caesia* (Hoffm.) Fürnr.
22	*Physcia dubia* (Hoffm.) Lettau
23	**Porpidia cinereoatra* (Ach.) Hertel., Knoph.
24	**Rhizocarpon grande* (Flörhe) Arnold.
25	*Rhizocarpon geographicum subsp. lindsoyanum* (Räsänen)
26	**Rhizocarpon reductum* Th.Fr.
27	**Rhizocarpon petraeum* (Wulfen) A. Massal.
28	**Rinodina milvina* (Wahlenb.) Th.Fr.
29	*Rusavskia elegans* (Link) S.Y.Kondr.
30	**Tephromela atra* (Huds) Ach.
31	*Umbilicaria deusta* (L.) Baumbg.
32	*Umbilicaria torrefacta* (Lightf.) Schrader.
33	*Hydropunctaria maura* (Wahlenb) Keller, Gueidan & Thüs
34	*Verrucaria ceuthocarpa* Wahlenb.in Acharus
35	*Xanthoria candelaria* (L.) Th.Fr.

Список видов лишайников впервые приводится для прибрежных территорий Белого моря, которые административно принадлежат к Архангельской области. Кроме того, для биогеографической провинции Karelia pomorica occidentalis [6], в пределах которой располагается Соловецкий архипелаг, впервые приводятся четырнадцать видов из списка (см. табл. 1, отмечены*). Это свидетельствует о слабой изученности в лихенологическом отношении обследованной территории, и возможно, об особенностях заселения островов и их сильной многовековой антропогенной трансформации.

Физиологические исследования выполнены на видах, обитающих в условиях супралиторали побережья. Таким образом, они не подвергаются прямому воздействию моря (не затапливаются соленой водой во время приливов), лишь могут орошаться морскими брызгами во время сильных штормов. Виды рода умбиликария имеют умбиликатный морфологический тип таллома, к субстрату прикрепляются центральным гомфом, данные виды темно-коричнево окрашены, размножение осуществляется вегетативными пропагулами – изидиями (*Umbilicaria deusta*) или спорами полового размножения, которые формируются в хорошо развитых апотециях (*Umbilicaria torrefacta*). Фисция сизая (*Physcia caesia*) и русавския изящная (*Rusavskia elegans*) имеют листоватые узколопастные биоморфы, к субстрату прикрепляются мелкими ризинами. Фисция формирует головчатые соралии, что обеспечивает ей вегетативное размножение и реже плодовые тела с аскоспорами. Русавския не имеет специальных вегетативных органов размножения, формирует в большом количестве плодовые тела и легко фрагментируется, обеспечивая быстрое вегетативное размножение. Русавския изящная, обитающая на стенах монастыря, достаточно удаленного от уреза морской воды, развивается в условиях широкого диапазона освещенности (стены разной экспозиции получают разное количество света). Все исследованные виды в качестве фотобионта имеют зеленую одноклеточную водоросль рода *Trebouxia* (широко распространенный фотобионт в талломах лишайников). Исследованные виды являются облигатными эпилитами, широко распространены на побережье Белого моря [3].

Анализ фотосинтетичеких пигментов показал, что диапазон варьирования суммы хлорофиллов у исследованных видов в прибрежных экотопах составляет от 0,16 до 1,03 мг·г$^{-1}$сухой массы, а каротиноидов – от 0,10 до 0,33 мг·г$^{-1}$сухой массы (табл. 2). У русавскии изящной – вида, обитающего на стенах монастыря, отмечается самое высокое содержание каротиноидов (табл. 3). Наиболее высокие значения содержания суммы хлорофиллов и более значительные различия по содержанию каротиноидов выявлены у видов рода умбиликария. Интересно отметить, что у двух видов (*Umbilicaria torrefacta, Umbilicaria deusta*) не выявлено различий в содержании хлорофилла а – основного пигмента реакционного центра фотосинтетического аппарата, однако содержание хлорофилла *b* и каротиноидов различается существенно, что привело к большим различиям и по соотношению хлорофиллов к каротиноидам в талломах этих видов, что говорит об относительном изменении величины светособирающих комплексов (ССК) на реакционный центр. Наиболее низкие значения по содержанию как хлорофиллов, так и каротиноидов получены у вида *Physcia caesia,* хотя все расчетные характеристики могут свидетельствовать о функциональной активности его пигментного аппарата.

Анализ пигментного аппарата вида *Rusavskia elegans*, обитающего на стенах монастыря показал, что сумма хлорофиллов в талломах со стен разной экспозиции варьирует от 0,1 до 0,6 мг·г$^{-1}$ сухой массы, концентрация каротиноидов от 0,2–0,4 мг·г$^{-1}$ сухой массы, соотношение хлорофиллов изменяется от 1,5 до 3,2, а отношение хлорофиллов к каротиноидам – от 0,3 до 2,1. Размер светособирающего комплекса у талломов данного вида на стенах монастыря разной экспозиции изменяется от 55 до 86% от суммы хлорофиллов (см. табл. 3).

Обращает внимание высокое содержание хлорофилла а в талломах лишайника русавскии изящной двух местообитаний (на стенах монастыря восточной экспозиции и на Филлиповских

садках – 0,25 и 0,37 мг·г$^{-1}$ соответственно), в остальных местообитаниях содержание хлорофилла *a* в талломах ниже и достаточно близки по значениям между собой. Кроме того, содержание каротиноидов у русавскии на стенах монастыря почти в 2 раза больше, чем хлорофилла *a*, тогда как обычно у лишайников в талломах концентрация хлорофиллов выше, чем каротиноидов [2]. Высокое содержание каратиноидов в талломах менее освещенных местообитаний (например, в талломах на стенах северной экспозиции, где относительная освещенность не превышает 40 %, содержание каротиноидов около 0,4 мг·г$^{-1}$ сухой массы) может быть связано с резко отрицательным воздействием условий внешней среды на хлорофилльный комплекс (реакционные центры), о чем свидетельствует высокое содержание ССК в образцах.

Таблица 2

Содержание фотосинтетических пигментов в талломах лишайников на прибрежной территории

Вид лишайника	Хл. *a*, мг·г$^{-1}$ сухой массы	Хл. *b*, мг·г$^{-1}$ сухой массы	Хл. *a* + *b*, мг·г$^{-1}$ сухой массы	Кар., мг·г$^{-1}$ сухой массы	Хл. *a*/Хл. *b*
Rusavskia elegans	0,37 ± 0,05	0,11 ± 0,02	0,48 ± 0,06	0,33 ± 0,01	3,33 ± 0,21
Umbilicaria torrefacta	0,60 ± 0,01	0,21 ± 0,02	0,81 ± 0,03	0,27 ± 0,01	3,05 ± 0,37
Umbilicaria deusta	0,58 ± 0,05	0,39 ± 0,07	1,03 ± 0,11	0,19 ± 0,02	2,11 ± 0,36
Physcia caesia	0,13 ± 0,01	0,04 ± 0,003	0,16 ± 0,02	0,1 ± 0,02	3,16 ± 0,16

Таблица 3

Освещенность, проективное покрытие и содержание пигментов в талломах лишайника *Rusavskia elegans* на стенах Соловецкого монастыря в зависимости от освещенности

Стороны света	Освещенность относительная, %	Покрытие лишайников, %	Хл. *a*, мг·г$^{-1}$ сухой массы	Хл. *b*, мг·г$^{-1}$ сухой массы	Хл. *a* + *b*, мг·г$^{-1}$ сухой массы	Кар., мг·г$^{-1}$ сухой массы	Хл. *a*/Хл. *b*	ССК, %
Юг	77 ± 4,29	35 ± 12,64	0,11 ± 0,02	0,06 ± 0,02	0,18 ± 0,04	0,23 ± 0,02	2,86 ± 0,47	64 ± 7
Север	34 ± 26,91	16 ± 6,98	0,10 ± 0,01	0,05 ± 0,01	0,15 ± 0,03	0,39 ± 0,06	2,02 ± 0,35	80 ± 6
Восток	90 ± 0,96	31 ± 15,90	0,25 ± 0,08	0,08 ± 0,03	0,32 ± 0,10	0,26 ± 0,03	2,99 ± 0,17	55 ± 3
Запад	71 ± 13,12	15 ± 10	0,08 ± 0,01	0,05 ± 0,02	0,12 ± 0,02	0,2 ± 0,01	1,70 ± 0,14	86 ± 9

Более высокое содержание хлорофилла *a* наряду с величинами отношения Хл *a*/Хл *b* и значениями ССК в образцах, взятых с южной и восточной стен, может косвенно свидетельствовать об увеличении водорослевого компонента и более эффективной работе фотосинтетического аппарата в талломе лишайника в местах с лучшей освещенностью (см. табл. 3).

Наибольшие значения покрытия талломов вида *Rusavskia elegans* отмечаются на стенах монастыря южной и восточной экспозиции с наибольшими значениями освещенности. Однако статистически значимых связей покрытия талломов на стенах разной экспозиции и содержания пигментов в талломах в зависимости от уровня освещенности не выявлено.

Известно, что большое влияние на формирование лишайникового покрова особенно на открытых местах, оказывает направление ветра [7]. Преобладание ветров юго-западного направления в самое суровое время (осень, зима) на Большом Соловецком острове, вероятно, сказывается на состоянии лишайника русавскии изящной на стенах монастыря западной экспозиции. Здесь отмечены самые низкие значения всех показателей фотосинтетического аппарата в талломах исследованного вида при относительно высоком содержании светособирающего комплекса на реакционный центр.

Заключение

Обобщенный анализ содержания фотосинтетических пигментов показал, что обрастание стен Соловецкого монастыря является более многомерным процессом, чем мы пытались проанализировать в настоящей работе. Возможно,

это связано с эколого-физиологическими особенностями вида *Rusavskya elegans*. Широкая представленность русавскии изящной на стенах монастыря разной экспозиции и освещенности и варьирование содержания пигментов, с одной стороны, а также относительно высокое значение коэффициента вариации (24%) могут свидетельствовать о фенотипической пластичности этого вида по исследованным показателям, что связано, прежде всего, с пластичностью водорослевого бионта.

Исследование выполнено при финансовой поддержке ФЦП «Научные и научно-педагогические кадры инновационной России» на 2009–2013 годы, ГК 14.740.11.0300 от 17.09.2010 г и проекта РФФИ 12-04-01008-а.

Список литературы

1. Горчаковский П.Л. Растительный мир высокогорного Урала. – М.,1975. – 248 с.

2. Дембицкий В.М., Толстиков Г.А. Органические метаболиты лишайников. – Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2005. – 135 с.

3. Марковская Е.Ф., Сергиенко Л.А., Шкляревич Г.А., Сонина А.В., Стародубцева А.А., Смолькова О.В. Природный комплекс побережий Белого моря. – Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2010. – 85 с.

4. Маслова Т.Г., Попова И.А., Попова О.Ф. Критическая оценка спектрофотометрического метода количественного определения каротиноидов // Физиология растений. – 1986. – Т. 33. – С. 615–619.

5. Список лихенофлоры России / сост. Г.П. Урбанавичус. – СПб.: Наука, 2010. – 194 с.

6. Фадеева М.А., Голубкова Н.С., Витикайнен О., Ахти Т. Конспект лишайников и лихенофильных грибов Республики Карелия. – Петрозаводск: карельский научный центр РАН, 2007. – 194 с.

7. Barkman J.J. Phytosociology and Ecology of Cryptogamic Epiphytes. Assen, Netherlands van Gorcum Co N.Y. – 1958. – 628 p.

8. Lichtestaller H.K. Chlorophylls and carotinoids – pigments of photosynthetic biomembrans // Methods of Enzymology. –1987. – Vol. 148. – P. 350–382.

9. Maslova T.G., Popova I.A. Adaptive properties of the plant pigment system // Photosynthetica. – 1993. – Vol. 29. – № 2. – P. 195–203.

10. Sonina A.V., Fadeeva M.A., Shreders M.A. Growth of lichens on coastal rocks in conditions of Southern Karelia // International Field Meeting ”Lichens of Boreal Forests” and The Fourth Russian Lichenological Workshop. Proceedings. – Syktyvkar, 2008. – P. 153–163.

11. Таксономическая база данных грибов [Электронный ресурс]. – URL: http://www.indexfungorum.org (дата обращения 13.09.2013).

References

1. Dembitskiy V.M., Tolstikov G.A. *Organicheskie metabolоty lishaynikov* [The organic metabolites of lichens]. Novosibirsk, 2005, 135 p.

2. Fadeeva M.A., Golubkova N.S., Vitikainen O., Achti T. *Konspekt lishaynikov I likhenofilnykh gribov Respubliki Karelia* [Conspectus of lichens and lichenicolous fungi of the Republic of Karelia]. Petrozavodsk, 2007, 194 p.

3. Gorchakovskiy P.L. *Rastitelnyy mir vysokogornogo Urala* [Flora of mountain Ural]. Moskow, 1975, 248 p.

4. Markovskaya E.F., Sergienko L.A., Shkliarevich G.A., Sonina A.V., Starodubtseva A.A., Smolkova O.V. *Prirodnyy kompleks poberezhiy Belogo moria* [Natural complex of the coasts of the White sea]. Petrozavodsk, 2010, 85 p.

5. Maslova T.G., Popova I.A., Popova O.F. *Kriticheskaia otsenka spektrofotometricheskogo metoda kolichestvennogo opregelenia karotinoidov* [Critical evaluation of the spectrophotometric method for quantitative determination of carotinoids] // Plant Physiology, 1986, no. 33, pp. 615–619.

6. *Spisok lichenoflory Rossii* [A checklist of the lichen flora of Russia]. Urbanavichus G. P. –St. Peterburg: Nauka, 2010, 194 p.

7. Barkman J.J. Phytosociology and Ecology of Cryptogamic Epiphytes. Assen, Netherlands van Gorcum Co N. Y., 1958, 628 p.

8. Lichtestaller H.K. Chlorophylls and carotinoids – pigments of photosynthetic biomembrans. Methods of Enzymology, 1987, Vol. 148, pp. 350–382.

9. Maslova T.G., Popova I.A. Adaptive properties of the plant pigment system // Photosynthetica, 1993, Vol. 29, no. 2, pp. 195–203.

10. Sonina A.V. Growth of lichens on coastal rocks in conditions of Southern Karelia / Sonina A.V., Fadeeva M.A., Shreders M.A. International Field Meeting «Lichens of Boreal Forests» and The Fourth Russian Lichenological Workshop. Proceedings. Syktyvkar, 2008, pp. 153–163.

11. *Taksonomicheskaia basa dannyh gribov Karelia* [Searchable taxonomic databases of the fungi]. – URL: http://www.indexfungorum.org (accessed 13 September 2013).

Рецензенты:

Кособрюхов А.А., д.б.н., старший научный сотрудник, руководитель группы экологии и физиологии фототрофных организмов Института фундаментальных исследований РАН, г. Пущино;

Сазонова Т.А., д.б.н., ведущий научный сотрудник ФГБУН «Институт леса Карельского научного центра РАН», г. Петрозаводск.

Работа поступила в редакцию 26.09.2013.