Министерство науки и высшего образования Российской Федерации
Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение
высшего образования
«ПЕТРОЗАВОДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»
(ПетрГУ)
Институт биологии, экологии и агротехнологий
Кафедра ботаники и физиологии растений

СОЛОДЯНКИН
Павел Алексеевич

Направление
«Биология»

ОСОБЕННОСТИ ОНТОГЕНЕЗА И МОРФОГЕНЕЗА ЛИСТОВАТОГО ЛИШАЙНИКА *PELTIGERA PRAETEXTATA* (FLÖRKE EX SOMMERF.) ZOPF

Выпускная квалификационная работа бакалавра

Научный руководитель:
доцент, к. б. н.,
Андросова Вера Ивановна

Петрозаводск
2020 г.

СОДЕРЖАНИЕ

Введение…….3

Глава 1. Обзор литературы……5

1.1. Морфологические и структурные особенности лишайников…….5

1.2. Структурно-функциональные особенности цианолишайников……...13

1.3. Рост и развитие цианолишайников……..16

Глава 2. Характеристика объекта исследования……...……..21

Глава 3. Материалы и методы исследования……..……..……...23

3.1. Материалы исследования…….23

3.2. Методы исследования……...25

Глава 4. Результаты исследования и обсуждение……..……33

4.1. Онтогенетические состояния цианобионтного лишайника *Peltigera praetextata*……...33

4.2. Морфологические и структурные особенности онтогенетических состояний цианобионтного лишайника *Peltigera praetextata*……..……..47

4.3. Физиологические особенности онтогенетических состояний цианобионтного лишайника *Peltigera praetextata*……..61

4.4. Онтогенетические спектры цианобионтного лишайника *Peltigera praetextata* в сообществах средней тайги с разной давностью нарушения……...……66

Заключение……..69

Выводы……....71

Список литературы……72

Введение

Лишайники являются неотъемлемой частью бореальных лесов и в определённых условиях среды они способны формировать высокое разнообразие, биомассу и играть существенную роль в биогеоценозах, участвуя в азотном обмене, водном балансе, пищевых цепях. Важная роль в экосистемах принадлежит цианолишайникам, которые включают цианобактерии и поэтому способны к фиксации атмосферного азота. Цианолишайники по разным данным фиксируют от 1.5 до более чем 16 кг·га$^{-1}$·год$^{-1}$ (Forman, 1975; Antoine, 2004, Головко и др., 2015).

Структурные и физиологические особенности обуславливают высокую чувствительность цианолишайников к изменениям условий местообитания, к их нарушениям, связанным как с природными, так и с антропогенными факторами (Lesica et al., 1991, Mikhailova et al., 2005; Ellis, Coppins, 2006; Fedrovitz et al., 2012; Rikkinen, 2015). Изучение причин этой чувствительности давно привлекает внимание исследователей (Nash, 1996, Rikkinen 2015). Тем не менее, накопленных данных о роли, функционировании и развитии цианолишайников в экосистемах пока всё ещё недостаточно. Изучение только степени их участия в видовом составе сообщества, включая показатели обилия, не позволяет точно оценить состояние и перспективы развития их популяций в будущем. Существенный вклад в понимание причины уязвимости этого компонента экосистем на более глубоком, причинно-следственном уровне внесут исследования хода онтогенеза, а также структурных и физиологических показателей талломов, находящихся на разных онтогенетических стадиях.

В лихенологии изучение онтогенеза лишайников – сравнительно молодое направление исследований. В то же время изучение изменчивости количественных морфологических вегетативных и репродуктивных признаков лишайников на разных этапах индивидуального развития представляет интерес с позиции оценки приспособленности популяций к меняющимся условиям среды. Однако данные об онтогенезе цианолишайников немногочисленны. Среди лишайников, включающих цианобактерии, изучены онтогенетические стадии и особенности размножения только для цефалоидного лишайника *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. (Михайлова, 2005; Семенова, 2005; Игнатенко и др., 2020). Несмотря на общее активное внимание к этой группе со стороны специалистов, данные о ходе онтогенеза цианобиотных лишайников и структурно-функциональных характеристиках отдельных стадий в литературе не приводятся, либо сведения единичны и касаются отдельных стадий.

Исследование онтогенетических характеристик лишайников является необходимой основой для анализа структуры популяций и прогнозирования их будущего.

Цель работы – изучение онтогенеза листоватого цианолишайника *Peltigera praetextata* (Flörke ex Sommerf.) Zopf, выявление морфологических и структурных особенностей отдельных его стадий.

В ходе исследования решались следующие задачи:

1. Выявить онтогенетические стадии цианолишайника *Peltigera praetextata*;
2. Выявить морфологические особенности структур таллома цианолишайника *Peltigera praetextata* на каждой стадии онтогенеза;
3. Выявить структурные (анатомические) и некоторые физиологические особенности талломов цианолишайника *Peltigera praetextata* на каждой стадии онтогенеза;
4. Проанализировать возрастную структуру популяции цианолишайника *Peltigera praetextata* исследованных лесных сообществ.

Глава 1. Литературный обзор

1.1. Морфологические и структурные особенности лишайников

Долгое время лишайники относились учёными к самостоятельному отделу зелёных споровых растений – полагалось, что фотосинтезирующие клетки в них образуются из гиф гриба, представляя собой ассимиляционный аппарат наподобие хлорофиллоносных клеток зелёных растений (Лиштва, 2007). Лишь в 1866 году немецким врачом и микологом Антоном де Бари была выдвинута теория о симбиотической природе лишайников, которую спустя год подтвердил и распространил швейцарский ботаник Симон Швенденер. Независимо в том же году русские ботаники Андрей Сергеевич Фаминцын и Осип Васильевич Баранецкий обнаружили, что зелёные клетки в лишайнике – одноклеточные водоросли (https://ru.wikipedia.org, 2019).

Природа лишайникового организма и в наше время до сих пор изучается и широко обсуждается в научной и популярной литературе, однако ещё многое остаётся неясным, поэтому общепринятого определения термина «лишайник» не существует (Лиштва, 2007). Уровень современного понимания лишайникового организма отражает следующая трактовка: «лишайник – это составной организм, который возникает из зелёных водорослей и/или цианобактерий, живущих среди нитей или клеток нескольких видов грибов (Spribille et al., 2016; Tuovinen et al., 2019) в мутуалистических отношениях» (Солодянкин, 2020). Другими словами, тело лишайника (называемое талломом или слоевищем, как и у прочих низших растений) – полибионтная симбиотическая ассоциация, в которой отношения между бионтами строятся на основе устойчивого, сбалансированного (умеренного), биохимически контролируемого паразитизма микобионта на фотобионте (Гимельбрант, Кузнецова, 2014). Такую форму отношений между бионтами часто интерпретируют как мутуализм (Ainsworth…, 2008).

С молекулярно-генетических и эволюционных позиций лишайники нельзя рассматривать как индивиды; они скорее представляют собой миниатюрную экосистему. В то же время таллом лишайника – стабильная во времени и неограниченно самовоспроизводящаяся облигатная и физиологически тесная ассоциация организмов, разных по филогении, и имеющая специфические черты морфологии, анатомии, физиологии. Во всех биоценозах лишайники устойчиво занимают характерные для них местообитания и функционируют как целостные организмы, поэтому в ряде исследований лишайники изучают теми же методами, что и многие растительные организмы, не акцентируя внимание на их комплексной симбиотической природе (Гимельбрант, Кузнецова, 2014).

Микобионт. Вегетативное тело лишайника целиком образовано переплетениями гиф – до 90% всей массы таллома приходится на лихенизированный гриб – микобионт, который может быть представлен двумя отделами: *Ascomycota* и *Basidiomycota*.

Согласно последним исследованиям (Spribille et al., 2016), в коровом слое (кортексе) всех аскомицетовых макролишайников находятся одноклеточные, не образующие грибницу базидиомицеты рода *Cystobasidiomycetes* (Millanes et al., 2015) – второй микобионт. Их клетки располагаются в матриксе из сахаров на поверхности корового слоя лишайника, сложенного гифами аскомицетов (рис. 1).

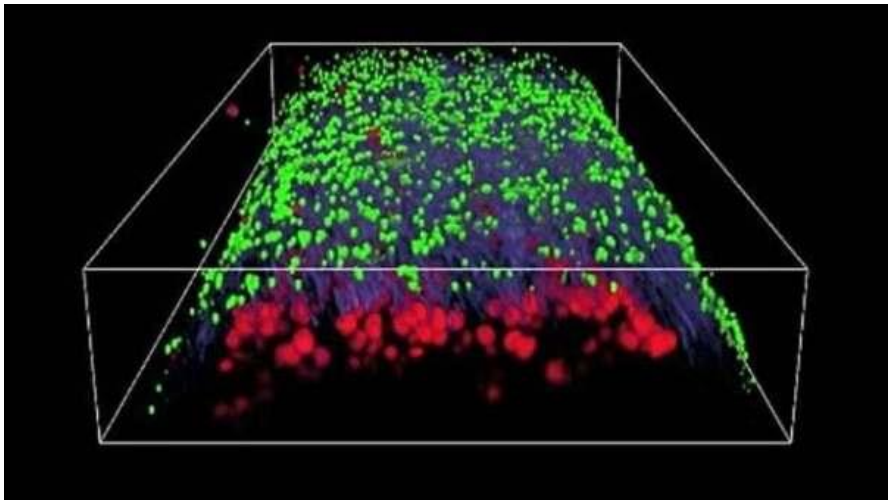


Рис. 1. Фрагмент корового слоя лишайника *Bryoria tortuosa* (G.Merr.) Brodo & D.Hawksw. под флуоресцентным микроскопом: синими метками показаны гифы аскомицета, красными – клетки водоросли альгального слоя, зелёными – базидиомицеты (Spribille et al., 2016)

Также был обнаружен и третий микобионт, характерный для лишайников рода *Letharia* – одноклеточный базидиомицет рода *Tremella* (Tuovinen et al., 2019). Его клетки бок о бок с клетками *Cyphobasidium* располагаются в кортексе *Letharia vulpina* (L.) Hue (рис. 2).

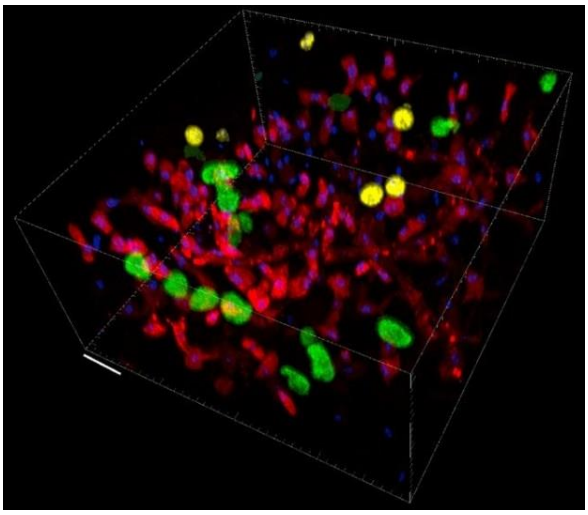


Рис. 2. Фрагмент корового слоя лишайника *Letharia vulpina* (L.) Hue: одноимённый аскомицет и водоросли (красные клетки), базидиомицет *Cyphobasidium* (жёлтые клетки), базидиомицет *Tremella* (зелёные клетки). Синим подсвечиваются ядра (Tuovinen et al., 2019)

Функции ни одного из обнаруженных микобионтов на сегодняшний день пока что не ясны.

Гифы гриба, формирующие лишайник, представляют собой простые или разветвленные тонкие нити (3–10 мкм), нарастающие верхушкой. Гифа покрыта двуслойной оболочкой, под которой находится цитоплазма. Внутренняя оболочка гифы – плазмалемма, имеет типичное строение. Наружная оболочка гифы представляет собой клеточную стенку, в составе которой имеется хитин, реже целлюлоза и пектиновые вещества. Гифы лишайниковых грибов имеют поперечные перегородки – септы. В них имеется от 1 до 3 отверстий – перфораций, через которые протягивается плазмодесма. Кроме того, перфорации могут формироваться не только на поперечных перегородках гиф, но и на их продольных стенках. В результате плазмодесмами соединяются протопласты двух параллельно расположенных соседних гиф. Такие соединения принято называть анастомозами. Гифы микобионта имеют утолщённые клеточные стенки и более широкие поперечные перегородки в сравнении с гифами остальных грибов, так как обитание в наземно-воздушной среде требует развития механических тканей, роль коих и выполняют грибные гифы лишайника (Голубкова, 1977).

Гифы микобионта в лишайниковой ассоциации претерпевают ещё и некоторые видоизменения. В связи со специализацией выделяются три типа гиф: ищущие, охватывающие и двигающие. Ищущие гифы – это боковые ответвления с длинными тонкими кончиками. Выросты ищущих гиф, соприкасающиеся с клетками фотобионта, называются охватывающими гифами. Они разветвлены и, оплетая фотосинтезирующие клетки,

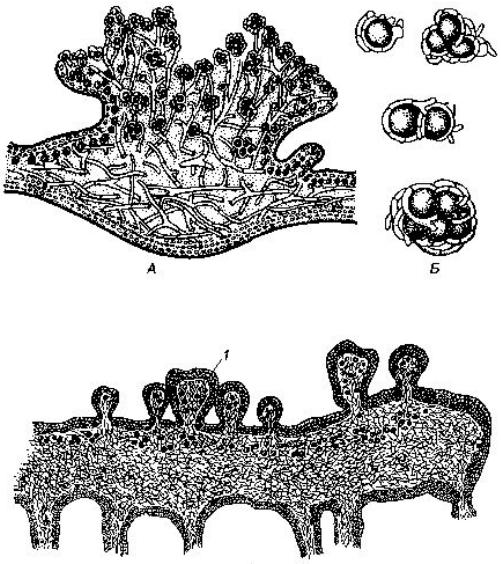
поглощают питательные вещества с помощью гаусторий, импрессорий, аппрессорий, или просто посредством контакта стенок. Двигающие гифы – это гифы, которые находятся в альгальном слое, имеют частые перегородки и передвигают фотобионт в растущий край таллома лишайника (Голубкова, 1977).

Изолированные из лишайника микобионты растут очень медленно и не способны к выживанию в свободноживущем состоянии из-за конкуренции с другими грибами или потребления их другими организмами. Поэтому для большинства микобионтов существование в составе лишайника обязательно (Гимельбрант, Кузнецова, 2014).

Существует два пути получения фотобионта лихенизированным грибом (Окснер, 1937):

1. от материнского слоевища – реализуется при вегетативном размножении лишайника, формировании соредий и изидий;
2. из окружающей среды – осуществляется при половом и бесполом размножении лихенизированного гриба.

Первый путь является наиболее простым и продуктивным, так как соредии и изидии представляют собой грибные гифы, оплетающие клетки фотобионта (рис. 3).



Сорали (А) – скопления соредиев; соредии (Б) – клетки водорослей, окруженные гифами гриба.

Изидии – маленькие выросты на верхней стороне слоевища. Повторяют строение слоевища (1).

Рис. 3. Органы вегетативного размножения лишайников

Однако вегетативное размножение встречается не у всех видов лишайников, и служит оно преимущественно для распространения на уже освоенной территории (Ott, 1987).

Второй путь начинается с формирования спор лишайникового гриба и продолжается их распространением. В благоприятной среде споры прорастают в первичное слоевище.

Отыскав подходящую водоросль, гифы её обволакивают и запускается процесс релихенизации – формирования таллома лишайника. Этот путь обретения фотобионта сопряжён с определёнными сложностями для лихенизированных грибов, ассоциирующихся с облигатными симбионтами, так как они очень редко встречаются в свободноживущем состоянии. Таким образом, в природе микобионт может образовывать лишайниковый организм не с одним определённым видом фотобионта, а с представителями водорослей одного класса, порядка или семейства (Войцехович, Надеина, 2014). А. Бэком и соавторами (Beck et al., 2002) выделено пять уровней избирательности микобионта лишайников (табл. 1).

Таблица 1

Уровни избирательности микобионта лишайников (Beck et al., 2002)

Уровень избирательности	Диапазон допустимых партнёров
I – очень высокий	В пределах одного и того же штамма
II – высокий	Внутри одного и того же вида
III – средний	Внутри того же рода
IV – низкий	В пределах того же порядка
V – очень низкий	В группах более высоких таксономических уровней

Явление избирательности микобионта объясняется физиологическими, биохимическими и экологическими особенностями водорослей (Войцехович, Надеина, 2014). В результате генетического исследования цианобактерий рода *Nostoc*, ассоциированных с различными видами лишайников рода *Peltigera*, было выявлено 34 генотипа этой водоросли (Jüriado et al., 2019). Некоторые лишайники ассоциировались лишь с одним конкретным генотипом цианопрокариота, характерного для определённых экологических условий, в которых обитает лишайниковая ассоциация. Также выяснилось, что лишайник *Peltigera praetextata* в основном ассоциируется с *Nostoc* генотипа B, распространённого среди видов, обитающих на моховых коврах и основаниях деревьев эвтрофных лесов.

Преимущественно микобионт определяет морфологию и структуру слоевища лишайника. Однако, например, для представителей порядка *Peltigerales* и некоторых других видов лишайников установлено, что один и тот же микобионт способен формировать два очень различно структурированных таллома с цианобактерией и зелёной водорослью. В результате получались разные морфотипы, и наличие их среди лишайников указывает на

онтогенетический контроль со стороны фотобионта (Ott, 1988; Стаселько, 2007; Гимельбрант, Кузнецова, 2014). Примером могут служить талломы некоторых видов рода *Peltigera* – они отличаются не только окраской, но и морфологией (Гимельбрант, Кузнецова, 2014).

Фотобионт. Лишайник – это жизненная стратегия гриба; некоторые представители этого царства перешли от гетеротрофного способа питания к использованию продуктов ассимиляции автотрофной водоросли – эукариотической зелёной и прокариотической сине-зелёной (Головко и др., 2015). Анализ имеющихся данных о составе фотобионтов 635 видов лишайников позволяет составить следующую таблицу (табл. 2);

Таблица 2

Состав фотобионтов в % от 635 исследованных видов лишайников (Войцехович и др., 2011)

Фотобионт	Род/вид фотобионта	% от 635 исследованных видов лишайников[1]
Зелёная водоросль	*Trebouxia*	40 %
	Asterochloris	15.4 %
	Trentepohlia Mart.	4.9 %
	Прочие	20.4 %
Сине-зелёная водоросль (цианопрокариот)	*Nostoc* Vaucher ex Bornet et Flahault	11.3 %
	Stigonema C. Agardh ex Bornet et Flahault	8.5 %
	Scytonema C. Agardh ex Bornet et Flahault	7.7 %
	Прочие	11.2 %

Считать такое распределение окончательным не представляется возможным, так как оно во многом отражает степень изученности фотобионтов, точные данные относительно которых известны только для 3 % видов лишайников (Войцехович и др., 2011).

По принадлежности фотобионта к систематической группе лишайники классифицируют на хлоролишайники, включающие в качестве фотобионта зелёную

[1] Приведённое соотношение в сумме превышает 100 %. Это объясняется способностью некоторых лишайникообразующих грибов к формированию слоевища с несколькими фотобионтами одновременно, а также непостоянством состава фотобионтов у определённых грибов с низкой избирательностью.

водоросль (хлоробионт), и цианобионтные с сине-зелёной водорослью в качестве основного фотобионта (цианобионт). Кроме того, выделяют в отдельную группу цефалодиевые лишайники, которые в качестве основного фотобионта в альгальном слое содержат зелёную водоросль, а сине-зелёная водоросль находится в специальных структурах таллома – цефалодиях (вторичный фотобионт) (Henskens et al., 2012). Некоторые характеристики этих групп представлены в таблице 3.

Таблица 3

Классификация лишайников по фотобионтному составу, доля каждой группы в % и примеры популярных для изучения видов (Tschermak-Woess, 1989; Rikkinen, 2002; Honegger, 2006; Войцехович и др., 2011; Henskens et al., 2012; Kaasalainen et al., 2012; Rikkinen, 2013; Abdulmanova, Ektova, 2015; Rikkinen, 2015; Головко и др., 2015; Табаленкова, 2016; Chekanov, 2017; Игнатенко, 2020; Солодянкин, 2020)

<table>
<tr><td rowspan="2">Группа:</td><td rowspan="2">Хлоролишайники</td><td colspan="2">Цианолишайники</td></tr>
<tr><td>Цианобионтные лишайники</td><td>Цефалодиевые лишайники</td></tr>
<tr><td>Характеристика фотобионта:</td><td>1 фотобионт: альгальный слой – зелёная водоросль</td><td>1 фотобионт: альгальный слой – сине-зелёная водоросль</td><td>2 фотобионта: альгальный слой – зелёная водоросль; цефалодии – сине-зелёная водоросль</td></tr>
<tr><td rowspan="3">Доля группы лишайников в % от всех групп лишайников:</td><td>90 % (Tschermak-Woess, 1989)</td><td colspan="2">10 % (Tschermak-Woess, 1989)</td></tr>
<tr><td>–</td><td colspan="2">12 % (Rikkinen, 2002)</td></tr>
<tr><td>85 % (Henskens et al., 2012)</td><td>10 % (Henskens et al., 2012)</td><td>3–4 % (Henskens et al., 2012)</td></tr>
<tr><td>Некоторые популярные для изучения виды:</td><td>Hypogymnia physodes; Cetraria islandica; Cladonia arbuscula</td><td>Peltigera scabrosa; Peltigera canina; Peltigera praetextata</td><td>Lobaria pulmonaria; Peltigera aphthosa; Peltigera leucophlebia</td></tr>
</table>

Лишайники с разными фотобионтами в некоторой степени различаются своими эколого-географическими особенностями и морфолого-анатомическим строением слоевища (Стаселько, 2007; Войцехович и др., 2011; Alam et al., 2015).

Особенности хлоролишайников. В хлоролишайниках альгальный слой образует зелёная водоросль. Этот фотобионт позволяет им доминировать в аридных, жарких и холодных экосистемах, поскольку для выхода таллома из состояния анабиоза и восстановления хотя бы части метаболических процессов достаточно и водяного пара (Honegger, 2006).

Наиболее часто встречаемыми фотобионтами являются представители родов *Trebouxia*, *Asterochloris* и *Trentepohlia* (Войцехович и др., 2011).

Некоторые хлоролишайники устанавливают эфемерные ассоциации со свободноживущими цианобактериями для того, чтобы получить доступ к фиксированному азоту (Rikkinen, 2013).

Особенности цианобионтных лишайников. Представляют собой симбиоз лихенизированного гриба и цианобактерии, образующей фотобионтный слой лишайника. Цианобактерии в талломе помимо фотосинтеза выполняют функцию фиксации азота.

Наиболее часто встречаемыми цианобионтами являются представители родов *Nostoc*, *Stigonema* и *Scytonema* (Войцехович и др., 2011; Rikkinen, 2015).

Особенности цефалодиевых лишайников. Цефалодиевая лишайниковая ассоциация содержит два фотобионта: зелёная водоросль формирует фотобионтный слой, а цианобионт находится в цефалодиях, расположенных на нижней или верхней стороне слоевища (рис. 4).

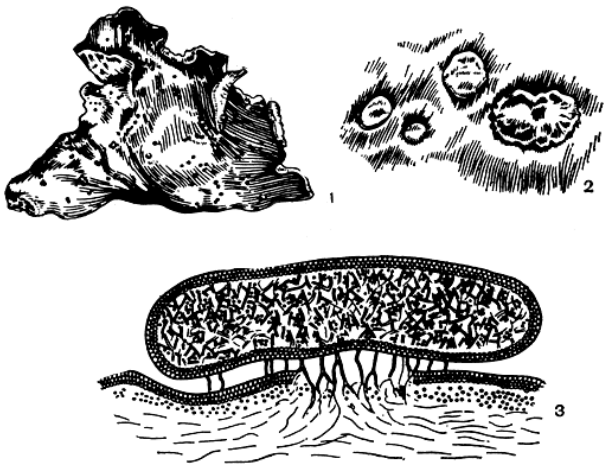


Рис. 4. *Peltigera aphthosa* (L.) Willd.: 1 – лопасть слоевища с рассеянными на ней цефалодиями, 2 – цефалодии в увеличенном виде, 3 – поперечный разрез через цефалодий (Голубкова, 1977)

В разделении двух фотобионтов кроется основное преимущество цефалодиевых лишайников: цианобактерии демонстрируют относительно высокие показатели азотфиксации, в то время как зелёный водорослевый фотобионт обычно обеспечивает бóльшую часть фотосинтеза (Nash, 2008). Таким образом достигается высокая скорость обоих процессов, ведь они выполняются двумя разными компонентами.

Фотосимбиодемы. Иногда виды родов *Lobaria, Nephroma, Peltigera, Pseudocyphellaria* и *Sticta* могут иметь в качестве основного фотобионта разных фотосинтетиков (зелёную водоросль или цианобактерию). Такие химероидные лишайники с зелёными водорослями и цианобактериями в качестве основных фотобионтов в разных частях одного и того же таллома называют *фотосимбиодемами*. Они имеют различный цвет слоевища и немного разную морфологию, однако представляют собой один и тот же вид. Контрастные морфотипы могут либо объединяться в сложный таллом, либо, в некоторых случаях, жить раздельно (Ott, 1988; Войцехович и др., 2011; Rikkinen, 2013; Гимельбрант, Кузнецова, 2014). Вероятно, фотосимбиодемы цефалодиевых лишайников в зависимости от основного фотобионта будут иметь особенности либо хлоролишайников, либо цианобионтных лишайников. На основе проведённых исследований фотосимбиодем (Henskens et al., 2012) среди цефалодиевых лишайников предлагается выделить группу хлоро-цианолишайников, содержащих два основных фотобионта: в альгальном слое таких лишайников одновременно располагаются зелёные и сине-зелёные водоросли; цианопрокариоты не специализированы к фиксации азота и не помещены в цефалодии, а осуществляют фотосинтез, превосходя зелёную водоросль по его скорости. Подобное явление описано для некоторых цефалодиевых видов лишайников порядка *Peltigerales*. Существование различных фотосимбиодем может иметь экологическое значение (Ott, 1988).

1.2. Структурно-функциональные особенности цианолишайников

В литературе под термином «цианолишайники» подразумевают виды, включающие сине-зелёные водоросли в любом из вариантов: и как основной фотобионт, и как дополнительный в цефалодиях. Однако, согласно имеющимся данным, эти виды лишайников имеют разные структурные и физиологические особенности.

Двухкомпонентные цианолишайники (цианобионтные лишайники) – это облигатные симбиозы между грибами и цианобактериями. Прокариотический фотосинтетик предоставляет грибу помимо продуктов фотосинтеза ещё и фиксированный азот. По содержанию азота цианобионтные лишайники *Peltigera scabrosa* Th. Fr. и *Peltigera ponojensis*

Gyeln. не уступают даже бобовым растениям. При этом концентрация азота в хлоролишайниках в 5–8 раз ниже. Предполагается, что цианобионтные лишайники, способные фиксировать азот из атмосферного воздуха, играют заметную роль в круговороте азота таёжных экосистем, где этот элемент является лимитирующим. По имеющимся оценкам на территории южных гипоарктических тундр (Воркутинский р-н) цианобионтные лишайники могут фиксировать за год до 120 т азота, что эквивалентно 0.05 кг N /га (Пыстина и др., 2010; Головко и др., 2015).

Трёхкомпонентные цианолишайники (цефалодиевые лишайники) – это облигатные симбиозы между грибами, зелёными и сине-зелёными водорослями. Существуют они в двух формах:

1. Талломы с зелёной водорослью в альгальном слое и с сине-зелёной водорослью в цефалодиях;
2. Фотосимбиодемы – различные комбинации фотосинтетиков в талломе. Причём такой вариант организации, вероятно, даже более обычный (Henskens et al., 2012).

При любом варианте организации лишайниковый организм – сложная система взаимодействий между фотобионтами и микобионтами. Таллом должен быть организован таким образом, чтобы способствовать положительному чистому приросту углерода; соответственно, потребности грибного компонента в углероде могут быть только ниже способности к его накоплению фотосинтезирующим компонентом (Palmqvist, 2000). Рост партнёров по симбиозу скоординирован так, чтобы ни один из них не испытывал избытка ресурсов (Smith, Muscatine & Lewis, 1969).

Источником углеродных соединений у растений является процесс фотосинтеза, для протекания которого необходимы углекислый газ, вода и солнечный свет. Таким образом, скорость прироста биомассы у лишайников зависит от двух основных факторов – влажности (количества влаги) и освещённости (количества солнечного света) среды – то есть тех, которые влияют непосредственно на возможность и эффективность фотосинтеза (Dahlman, Palmqvist, 2003).

Влажность. Фотосинтетические реакции чувствительнее дыхательных к дегидратации клеток, поэтому хорошее водообеспечение – фундамент жизни автотрофных организмов; вместе с увлажнением таллома становится возможным проведение реакций фиксации углекислоты, благодаря чему достигается положительный углеродный баланс (Nardini et. al., 2013).

Лишайники – пойкилогидрические организмы; они способны поглощать и терять влагу очень быстро, выживая в условиях экстремального иссушения и восстанавливая

полную метаболическую активность в течение нескольких минут или часов после повторного увлажнения (Smith, Molesworth, 1973). Эта особенность позволяет им существовать в разнообразных местообитаниях: результатом проведённого на 6 видах лишайников рода *Peltigera* эксперимента явилась череда различий в водном режиме между ними. Они касались скорости поглощения воды, ёмкости таллома и даже анатомического строения. Все эти различия обуславливались различными местообитаниями видов (Nardini et al., 2013).

Цианолишайники для полного восстановления жизнеспособности и метаболических процессов после анабиоза требуют капельно-жидкой воды, а потому привязаны к влажным местообитаниям (Honegger, 2006), что несколько ограничивает их ареал относительно хлоролишайников.

Освещённость. Световой фактор играет очень большую роль в жизни каждого фотосинтезирующего организма. Лишайник не является исключением – его автотрофный компонент обеспечивает питанием и себя, и микобионт. Низкая степень освещённости снижает скорость фотосинтеза (Kershaw, 1985). Для большинства лишайников, обитающих в защищённых от света местах, начальное насыщение светом достигается при 40–100 umоль фотонов*$м^{-2}$*$с^{-1}$. При интенсивном освещении наблюдается процесс фотоингибирования – происходит угнетение фотосинтеза (Андросова, 2012).

Лишайники, произрастающие в относительно стабильных условиях микроклимата, более чувствительны к прямому воздействию света: процесс фотосинтеза угнетается, а пигменты недостаточно защищены от таких воздействий, в результате чего могут происходить повреждения фотосинтетических мембран. Однако определить в чистом виде влияние на расселение лишайников освещённости сложно, ибо свет чаще воздействует на распределение опосредованно, через другие факторы. Например, видовое разнообразие лишайников на освещённых и затенённых участках скал сильно отличается; освещённые участки будут заселены видами, более требовательными к количеству тепла и света, либо же менее чувствительными к высыханию таллома (Макрый, 2014).

Температура. Наблюдается зависимость дыхания и фотосинтеза от тепловых условий (Lange, 1992). Оптимальным для дыхания и фотосинтеза является диапазон температур от 20ºС до 30ºС. Длительное воздействие температур выше этого интервала подавляет оба процесса. Однако поглощение углекислого газа может происходить и при температуре -25ºС. В таких условиях у большинства высших растений ассимиляция не происходит, а в межклетниках накапливается лёд, повреждающий живые клетки. У лишайников же вода

накапливается между гифами гриба и ледяные кристаллы не служат препятствием для жизнедеятельности клеток и поглощения CO_2 (Андросова, 2012).

В абсолютно сухом состоянии лишайники могут выдерживать температуру до +100ºС и -196ºС (в природе встречается от +60ºС до -50ºС), после чего в увлажнённом состоянии восстанавливают свою жизнедеятельность – дыхание и фотосинтез (Kappen, Lange, 1972; Lange, 1992).

Пик метаболической активности лишайников приходится на конец зимы – начало весны, когда они постоянно увлажнены и не затенены кронами деревьев и наземной растительностью (Макрый, 2014).

С учётом комплексного воздействия факторов внешней среды период активного фотосинтеза у лишайников в целом становится сильно ограниченным (Маторин, 2013), а вместе с тем необходимость наличия в среде капельно-жидкой воды для цианолишайников, обусловленная цианобионтом, частично объясняет их уязвимость к условиям местообитания. Полнее о причинах уязвимости цианолишайников пока не высказаться – накопленных данных ещё недостаточно. Однако существенный вклад в их понимание могут внести исследования хода онтогенеза, а также структурных и физиологических показателей талломов, находящихся на разных онтогенетических стадиях.

1.3. Рост и развитие цианолишайников

Онтогенез – индивидуальное развитие организма, процесс его роста и развития от самых ранних стадий до смерти. Изучение онтогенеза лишайников – сравнительно молодое направление лихенологических исследований. В нашей стране оно было начато Суетиной Ю. Г. с применением адаптированных для лишайников (Суетина, 2001) принципов и терминологии, принятым в популяционной биологии растений (Работнов, 1950; Уранов, 1975; Ценопопуляции…, 1988). По её методике (Суетина, 2001) за несколько лет были выделены и описаны онтогенетические стадии ряда хлоролишайников, что в дельнейшем позволило проанализировать состояние популяций этих видов в различных биоценозах. Для цианолишайников по методике Суетиной Ю. Г. проводилось лишь одно подобное исследование – на кафедре ботаники и физиологии растений ПетрГУ (Игнатенко, 2020).

Подробный анализ литературы, посвящённой исследованиям онтогенеза лишайников, позволил составить таблицу 4.

Таблица 4

Изученность онтогенеза каждой группы лишайников (на основе доступных источников сайтов «Recent literature on lichens», «КиберЛенинка» и «eLIBRARY.ru»)

<table>
<tr><td rowspan="2">Группа:</td><td rowspan="2">Хлоролишайники</td><td colspan="2">Цианолишайники</td></tr>
<tr><td>Цианобионтные лишайники</td><td>Цефалодиевые лишайники</td></tr>
<tr><td rowspan="4">Изученность онтогенеза:</td><td>Суетина, 1999 – выделены и описаны стадии онтогенеза Xanthoria parietina (L.) Th. Fr.</td><td rowspan="4">Stocker-Wörgötter, Türk, 1990; Stocker-Wörgötter, 1991 – в лабораторных условиях выращены талломы Peltigera didactyla (With.) J. R. Laundon из соредий и Peltigera praetextata из спор гриба и клеток цианобактерии. Последовательно описан процесс формирования слоевища, но стадий онтогенетического развития не выделено</td><td rowspan="2">Ott, 1988 – описаны этапы формирования морфологических структур талломов Peltigera venosa (L.) Hoffm., стадий онтогенетического развития не выделено</td></tr>
<tr><td>Суетина, Ямбердова, 2010 – выделены и описаны стадии онтогенеза Evernia prunastri (L.) Ach.</td></tr>
<tr><td>Суетина, Глотов, 2010 – выделены и описаны стадии онтогенеза Usnea florida (L.) Weber ex F.H. Wigg.</td><td rowspan="2">Игнатенко, 2020 – выделены и описаны стадии онтогенеза Lobaria pulmonaria</td></tr>
<tr><td>Суетина, Глотов, 2014 – выделены и описаны стадии онтогенеза Hypogymnia physodes (L.) Nyl.</td></tr>
<tr><td>Применение полученных данных:</td><td>Выделенные онтогенетические стадии лишайников позволили проанализировать состояние их популяций в различных</td><td>–</td><td>Выделенные онтогенетические стадии находящегося в Красной книге РФ лишайника Lobaria pulmonaria позволили выявить особенности</td></tr>
</table>

	биоценозах под влиянием различных экологических факторов (Суетина, 1999; Суетина, 2001; Суетина, Ямбердова, 2010; Суетина, Глотов, 2010; Суетина, Глотов, 2014; Суетина, 2016; Суетина, 2017)	–	его онтогенеза в разных таёжных сообществах Карелии и высказать возможные причины сокращения численности (Игнатенко, 2020)

Таблица 4. Окончание

В последнее время изучение онтогенетической структуры лишайников стало одним из важных направлений лихенологии. Данный подход особенно необходим при изучении редких и находящихся под угрозой исчезновения видов (Игнатенко, 2020).

В онтогенезе кустистых хлоролишайников выделяются следующие периоды и онтогенетические состояния (Суетина, Глотов, 2015):

1. Латентный период: спора гриба (*sp*);
2. Прегенеративный период: прототаллюс (*pt*) – мицелий гриба, протероталлюс (*prt)* – зачаток слоевища, ювенильное состояние (*j*) – накипное слоевище, имматурное состояние – листоватое слоевище гомеомерной структуры и недифференцированное кустистое слоевище (*im1*), листоватое слоевище гетеромерной структуры и кустистое – радиальной (*im2*), виргинильное состояние – не полностью (*v1*) и полностью (*v2*) сформированное слоевище;
3. Генеративный период: молодое генеративное (*g1*), средневозрастное генеративное (*g2*), старое генеративное (*g3*) состояния. Подразделение основано на изменении строения апотециев и ряда других качественных признаков;
4. Постгенеративный период: субсенильное (*ss*) и сенильное (*s*) онтогенетические состояния. Постепенное отмирание таллома.

В онтогенезе листоватого цефалодиевого лишайника *Lobaria pulmonaria* по методике Суетиной с учётом особенностей этой группы лишайников и жизненной формы вида Р. В. Игнатенко были выделены следующие периоды и онтогенетические состояния (Игнатенко, 2020):

1. Латентный период: спора гриба (*sp*);

2. Прегенеративный период: прототаллюс (*pt*) – мицелий гриба, протероталлюс (*prt*) – зачаток слоевища, ювенильное состояние (*j*) – накипное слоевище, имматурное состояние – листоватое слоевище в форме плоской овальной пластинки (*im1*), листоватое слоевище продолговатой формы с 0–1 выемками (*im2*), листоватое слоевище с 2 и более выемками, ямчатыми углублениями, зачаточными лопастями, формируются цефалодии (*im3*), виргинильное состояние – полностью сформированное слоевище без репродуктивных структур (*v1*), слоевище с маргинальными соралями и заметными цефалодиями (*v2a*), таллом с обильными маргинальными и единичными ламинальными соралями (*v2b*), таллом с обильными ламинальными соралями и хорошо заметными цефалодиями, формируются изидии (*v2c*);
3. Генеративный период: генеративное состояние (*g*) – крупное слоевище с апотециями и обильными ламинальными соралями, с изидиями на старых участках;
4. Постгенеративный период: субсенильное состояние (*ss*) – частично разрушенное слоевище с изидиями и лобулями на старых участках, сенильное состояние (*s*) – распад крупного таллома с большим количеством некротических образований, отмирание лопастей с лобулями.

Описание самых ранних стадий онтогенеза (от *sp* до *j*) во всех исследованиях дано с учётом литературных данных, общих для лишайников (Окснер, 1974; Суетина, Глотов, 2015).

Из данных таблицы 4 видно, что цианобионтные лишайники обделены исследованиями онтогенеза: первые и последние проводились в 1990-х годах. Эти два исследования заключались в выращивании слоевищ лишайников и описании процесса их формирования в лабораторных условиях. Онтогенетических стадий выделено не было: в статьях представлены только сроки появления определённых структур, позволяющих отличить новый этап развития таллома от предыдущего.

В эксперименте 1990 года (Stocker-Wörgötter, Türk, 1990) из соредий выращивались талломы цианобионтного лишайника *Peltigera didactyla*. В течение первого месяца соредии приобретали уплощённую форму и закреплялись гифами в субстрате. Группы расположенных рядом проросших соредий образовывали так называемую «базальную ткань», которая формировала зачаток будущего таллома. За следующие два-три месяца базальная ткань превратилась сначала в «маленькие приподнятые лопасти с нерегулярными зубчатыми краями», а позднее – в чашеобразные талломы с хорошо развитым кортексом. На четвёртый месяц культивирования нижняя сторона талломов покрылась сетью жилок. После

пятого месяца около 60 % слоевищ дифференцировало сорали – скопления соредий. Этот процесс занимал 3–4 недели. Целью следующего подобного эксперимента (Stocker-Wörgötter, 1991) было выращивание талломов *Peltigera praetextata* из спор гриба и клеток цианобактерии. Процесс релихенизации начался только на третий месяц совместного содержания спор гриба и клеток цианобактерии рода *Nostoc*. В течение пятого-шестого месяцев происходили формирование и рост базальной ткани. Дальнейшее развитие происходило сходно с *Peltigera didactyla*; после одного года инкубации 90 % зачатков превратились в талломы с несколькими лопастями.

Проведённые эксперименты доказали, что лишайники можно выращивать разными способами и на разных субстратах в лабораторных условиях. Учёных интересовал и сам процесс формирования слоевищ, почему и велись наблюдения в течение долгих месяцев. Однако на сегодняшний день уровень этих работ низок по причине наличия новых подходов и решений в лихенологических исследованиях. К тому же, цианобионтные лишайники – единственная группа, к которой не применялся подход Суетиной Ю. Г. Все приведённые доводы достаточно ясно отражают актуальность нашего исследования.

Заключение. Согласно проведённому анализу литературы становится ясно, что онтогенетические исследования лишайников – перспективное направление, которое может дать ответы на уже давно поставленные вопросы. Одним из них является высокая чувствительность цианолишайников к изменениям условий местообитания. Изучения показателей обилия и степени участия конкретных видов цианолишайников в видовом составе сообщества недостаточно для точной оценки настоящего и будущего состояний популяции. Исследования хода онтогенеза, а вместе с ним структурных и физиологических показателей талломов разных онтогенетических стадий позволят оценить приспособленность популяций к меняющимся условиям среды, выявить причины уязвимости.

Среди цианолишайников изучены онтогенетические стадии и их особенности только для цефалоидного лишайника *Lobaria pulmonaria* (Михайлова, 2005; Семенова, 2005; Игнатенко и др., 2020) и получены интересные результаты. Данные о ходе онтогенеза цианобиотных лишайников и структурно-функциональных характеристиках отдельных стадий в литературе представлены в общих чертах, последние научные изыскания осуществлялись в 1990-х годах. Проведение онтогенетического исследования цианобионтного лишайника станет базисом для других подобных исследований и на шаг приблизит нас к пониманию причин уязвимости цианолишайников как компонентов экосистем.

Глава 2. Характеристика объекта исследования

Лишайники рода *Peltigera*. В 1753 году, когда все известные виды лишайников были сгруппированы в один род, Карл Линней впервые описал *L. apthosus* и *L. caninus*. Позже, в 1787 году, Карл Людвиг Вильденов выделил род *Peltigera*, куда и были отнесены известные *Peltigera aphthosa* (L.) Willd. и *Peltigera canina* (L.) Willd. В настоящее время род *Peltigera* включает в себя 91 вид листоватых лишайников семейства *Peltigeraceae*, апотеции которых развиваются на концах лопастей с верхней стороны слоевища (Голубкова, 1977а). Это эпигейные виды, часто произрастающие на моховых коврах, которые могут покрывать почву, камни и деревья (https://en.wikipedia.org, 2019).

Крупные сероватые, серовато-коричневые или серовато-зелёные, при увлажнении иногда ярко-зеленые, гладкие, блестящие или матовые слоевища лишайников этого рода (20–30 см в диаметре) рассечены на извилистые, загибающиеся кверху по краям лопасти. Также они имеют одну особенность – коровый слой на нижней поверхности слоевища не развивается, и на поперечных разрезах можно различить только три анатомических слоя: крупноклеточный верхний коровый слой, образованный бесцветными клетками, далее хорошо развитый слой водорослей и основную толщу слоевища, занятую хорошо развитой сердцевиной, образованной слабо разветвленными вытянутыми бесцветными гифами, в нижней части слоевища нередко пигментированными. Обычно эти пигментированные гифы выстилают нижнюю поверхность таллома, образуют жилки и пучки ризоидальных тяжей – ключевой признак в определении вида (Голубкова, 1977а).

Цианобионтом большинства представителей рода *Peltigera* является сине-зелёная водоросль рода *Nostoc* (Голубкова, 1977а). Род *Peltigera* представлен как цианобионтными, так и цефалодиевыми видами лишайников.

Цианобионтный лишайник *Peltigera praetextata* (Flörke ex Sommerf.) Zopf (рис. 5). *Peltigera praetextata* относится к цианобионтным лишайникам. Его единственным фотобионтом является цианобактерии рода *Nostoc*, расположенные в альгальном слое. Микобионт относится к отделу *Ascomycota*.

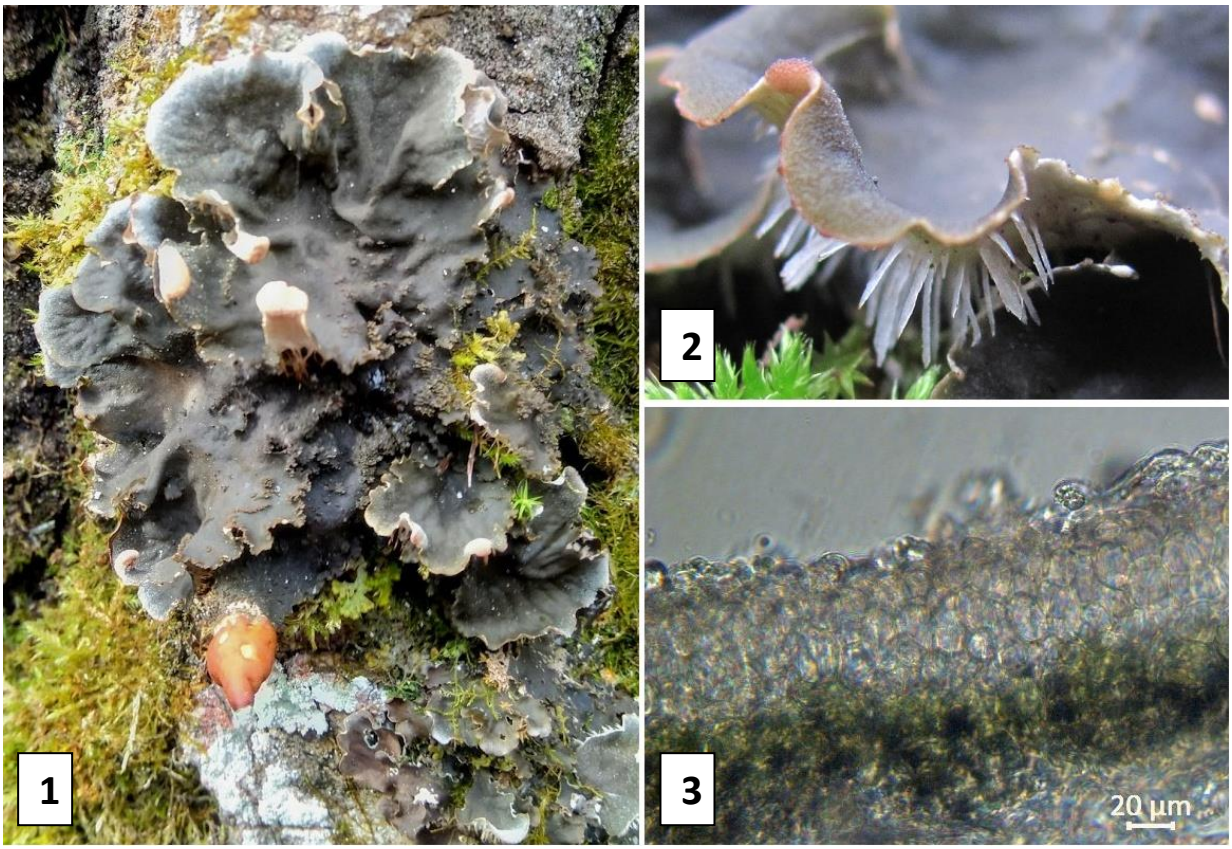


Рис. 5. Цианобионтный лишайник *Peltigera praetextata* (Flörke ex Sommerf.) Zopf: 1 – общий вид таллома, 2 – край лопасти с ризинами, 3 – альгальный слой, сформированный цианобактерией рода *Nostoc*

Таллом до 20–30 см диаметром; лопасти шириной 10–15(–20) мм, 5–7 см длиной; края их приподнимаются; верхняя поверхность томентозная, становится голой к центру и часто с коричневатым оттенком; филлидии простые, маргинальные и ламинальные, чешуевидные или коралловидные; нижняя поверхность несёт жилки 0.5–1 мм шириной, тёмно-коричневые в центре, ризины 4–6 мм длиной, тёмные в центральной части, но бледные и простые ближе к краям. Апотеции простые, седлообразные, 4–7(–10) мм диаметром. Споры веретенообразные, (29–)38–58(–65) x 2.5–5 мкм (Nordic Lichen Flora…, 2007).

Глава 3. Материалы и методы исследования

3.1. Материалы исследования

Материалом исследования явились собранные в мае 2019 года на территории ГПЗ «Кивач» (рис. 6) образцы талломов цианобионтного лишайника *Peltigera praetextata*.

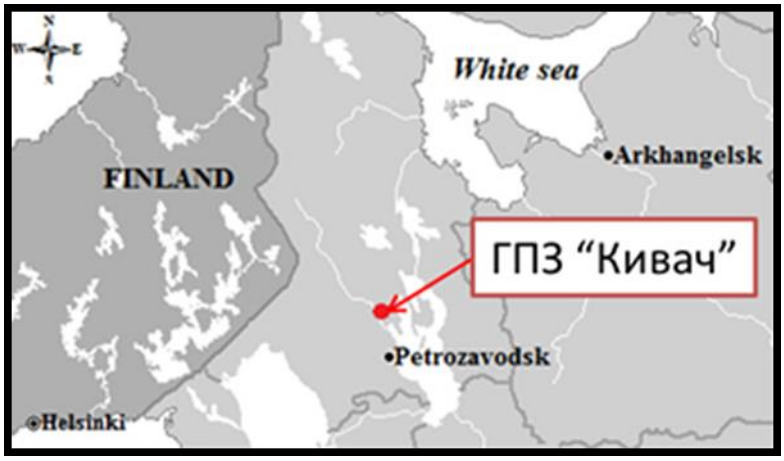


Рис. 6. Район исследования на карте

Государственный природный заповедник «Кивач» был создан в 1931 году между крупными озерами Сундозеро, Мунозеро, Пертозеро и долиной р. Суны по инициативе учёных. Территория площадью 110 км^2 располагается в Кондопожском районе Республики Карелия (РК), в 80 км от Петрозаводска (https://zapkivach.ru, 2020).

Заповедник «Кивач» расположен в юго-восточной области Фенноскандинавского кристаллического щита, представленного здесь Карельским кратоном. Он начал формироваться в раннем протерозое (от 2.5 млрд лет назад) и процесс завершился примерно 1.5 млрд лет назад. На юге кратона выделяют Онежскую палеопротерозойскую структуру – прогиб земной поверхности мощностью 45 км, сформированный различными осадочными горными породами с включениями магматических тел. Территория ГПЗ «Кивач» раскинулась на северо-западе этой структуры. На большей её части кристаллический щит перекрыт четвертичными отложениями. Преобладают четыре типа рельефа: денудационно-тектонический, моренные равнины, озёрно-ледниковые равнины и линейные аккумулятивные комплексы – флювиогляциальные гряды и дельты. Основные структурные элементы территории ориентированы с северо-запада на юго-восток – по пути движения ледника (https://zapkivach.ru, 2020; http://www.zapoved.net, 2020).

Распределение почв по территории заповедника подчиняется образованиям рельефа. На вершинах сельг процесс почвообразования после схождения ледника дошёл лишь до формирования мозаично разбросанной тонкой почвенной прослойки. Крутые склоны покрыты неоподзоленным почвоэлювием и малоразвитым подзолом. На плоских склонах под сосновыми лесами сформировались гумусово-железистые и иллювиально-железистые подзолы, а под лиственными – дерново-подзолистые почвы. Для плоских равнин и неглубоких понижений с избыточным увлажнением характерны торфяно-подзолисто-глеевые почвы. В замкнутых бессточных понижениях рельефа сформированы торфяно-болотные почвы (https://zapkivach.ru, 2020).

Климат переходный от морского к континентальному, относится к атлантико-арктической зоне умеренного пояса. Климатические условия на территории заповедника относительно мягкие, для них характерна продолжительная умеренно-холодная и снежная с частыми оттепелями зима, сухая весна, прохладное лето, короткая и тёплая по сравнению с весной осень. Средняя температура в году +2.4^{o}C, в январе -11°C, в июле +16.5^{o}C. Среднегодовое количество осадков составляет 625 мм – заповедник относится к одним из самых увлажненных районов РК. Общее число дней с осадками – 181. Снежный покров сохраняется в течение 171 дня. Особенности рельефа обуславливают искажение ветрового поля – в годовой розе ветров преобладают ветра юго-западного, южного и северного направлений. Во все сезоны погода неустойчива из-за частых циклонов, а особенностью местного климата является высокая изменчивость дат наступления сезонов (до двух месяцев) (https://zapkivach.ru, 2020).

Заповедник «Кивач» расположен в подзоне средней тайги. 85 % его территории покрыто лесами, возраст которых в среднем составляет 135 лет. Средний возраст по преобладающим породам: сосна – 151 год, ель – 152, береза – 81, осина – 89 лет. На территории преобладают сосновые леса, составляющие 44 % лесной площади. На долю ели приходится 32 %. Ведущее место среди лиственных пород принадлежит березе – 17 %, осина занимает 7 %. Особенностью флоры заповедника является присутствие в её составе растений разных природных зон: арктоальпийских, гипоарктических, бореальных, неморальных и сибирских. Такое уникальное сочетание объясняется ландшафтной неоднородностью территории и историей формирования современной флоры послеледникового периода. Флора сосудистых растений чрезвычайно богата – около 790 видов, 7 из которых включено в Красную книгу РФ. Флора лишайников представлена 314 видами, 2 из которых включены в Красную книгу РФ (*Brioria fremontii* (Tuck.) Brodo et D.Hawksw и *Lobaria pulmonaria* (L.)

Hoffm.), а 31 – в Красную книгу РК (https://zapkivach.ru, 2020; https://zapkivach.ru, 2020; http://www.kondopoga.ru, 2020).

Начиная с 20–30-х годов XIX века на большей части территории не велось сплошных рубок, и большинство лесных массивов успело восстановиться (http://www.kondopoga.ru, 2020).

3.2. Методы исследования

Методы исследования лесных сообществ. Исследования выполнены на территории заповедника «Кивач», где Р. В. Игнатенко заложена сеть постоянных пробных площадей размером 1 га (100 х 100 м), на которых им же в 2014–2015 годах были выполнены полные описания сообществ по традиционной в геоботанике методике (Методы изучения…, 2002), включающие в себя определение общих характеристик сообщества (тип леса, давность нарушения, сомкнутость, полнота и формула древостоя), параметров древесного яруса для деревьев с цианолишайником *Lobaria pulmonaria* (порода, возраст, диаметр, высота, параметры кроны), а также характеристик напочвенного покрова (грубая оценка видового разнообразия и покрытия травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов на основе учётных площадок 5 х 5 м) (Игнатенко, 2018). Исследования и сбор образцов талломов лишайника вида *Peltigera praetextata* проводились на 3-х пробных площадях (ПП) – 3, 4 и 8 (рис. 7) с разной давностью нарушения (80–250 лет).

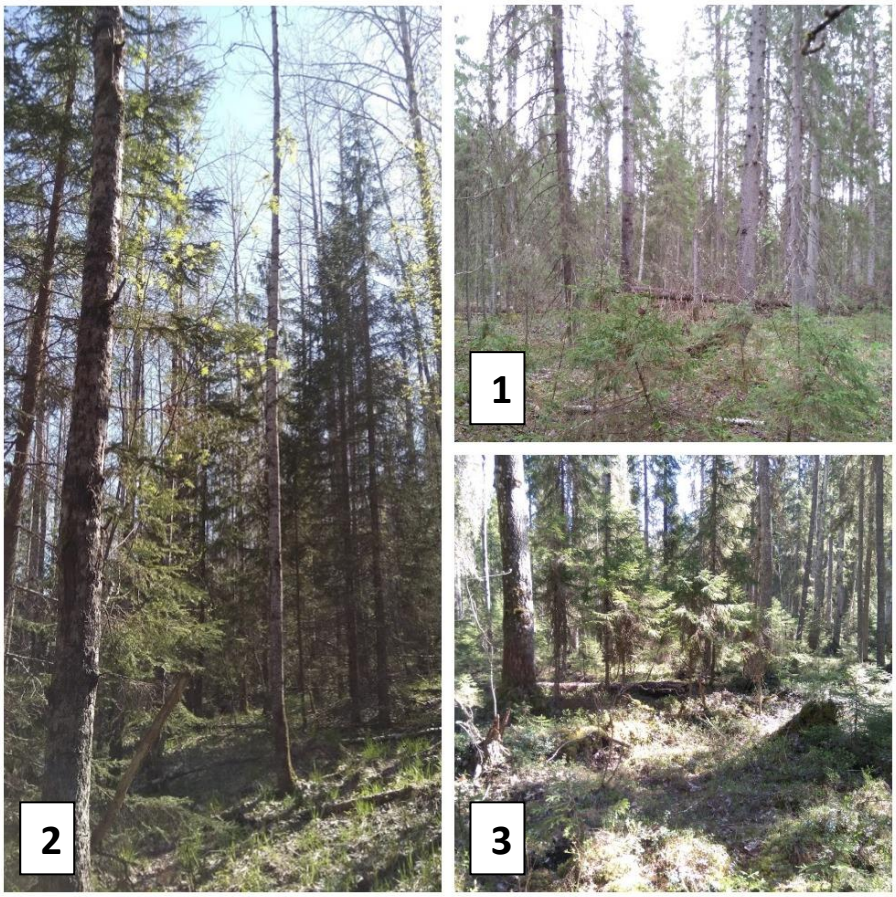


Рис. 7. Пробные площади в ГПЗ «Кивач»: 1 – ПП 3, 2 – ПП 4, 3 – ПП 8

ПП 3 – ельник кисличный, 62°16.517' с.ш., 33°59.828' в.д., высота н.у.м. – 57 м, формула древостоя 43Е42ОС9Б1С4ОСс2Бс, доля участия ели в древостое – 45 %, осины – 45 %, возраст самого старого дерева: ель – 88 лет, осина – 184 года. В травяно-кустарничковом ярусе, покрытие которого составляет 14–59 %, доминирует *Oxalis acetosella* L. со средним покрытием 6.4 %. В формировании травяно-кустарничкового яруса участвуют *Rubus saxatilis* L. (среднее покрытие – 6.3 %), *Vaccinium myrtillus* L. (среднее покрытие – 3.4 %), *Athyrium filix-femina* (L.) Roth ex Mert. (среднее покрытие – 2.1 %) и др. В сложении мохово-лишайникового яруса участвуют зелёные мхи, формирующие 21.8 % покрова. Опад занимает 78.2 % мохово-лишайникового яруса.

ПП 4 – осинник злаково-черничный, 62°15.794' с.ш., 33°58.855' в.д., высота н.у.м. – 57 м, формула древостоя 30Е59ОС2Б1С1Ес1ОСс, доля участия ели в древостое – 30 %, осины – 68 %, возраст самого старого дерева: ель – 78 лет, осина – 174 года. В травяно-кустарничковом ярусе, покрытие которого составляет 40–92 %, доминирует *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth со средним покрытием 31.9 %. В формировании травяно-кустарничкового яруса участвуют *Rubus saxatilis* (среднее покрытие – 11.7 %), *Vaccinium*

myrtillus (среднее покрытие – 8.4 %), *Vaccinium vitis-idaea* L. (среднее покрытие – 5.9 %), *Oxalis acetosella* (среднее покрытие – 4.4 %) и др. В сложении мохово-лишайникового яруса участвуют зелёные мхи, формирующие 10.3 % покрова. Опад занимает 89.7 % мохово-лишайникового яруса.

ПП 8 – ельник черничный свежий, 62°17.225' с.ш., 33°57.817' в.д., высота н.у.м. – 70 м, формула древостоя 70Е10ОС10Б7Ес2ОСс1Бс, доля участия ели в древостое – 74 %, осины – 11 %, возраст самого старого дерева: ель – 180 лет, осина – 181 год. В травяно-кустарничковом ярусе, покрытие которого составляет 14–98 %, доминирует *Vaccinium myrtillus* со средним покрытием 34.1 %. В формировании травяно-кустарничкового яруса участвуют *Vaccinium vitis-idaea* (среднее покрытие – 16.8 %), *Linnaea borealis* L. (среднее покрытие – 3.3 %), *Calamagrostis arundinacea* (среднее покрытие – 1.9 %) и др. В сложении мохово-лишайникового яруса участвуют зелёные мхи, формирующие 87.1 % покрова. Опад занимает 12.9 % мохово-лишайникового яруса.

Основные характеристики исследованных лесных сообществ ГПЗ «Кивач» представлены в таблице 5.

Таблица 5

Основные характеристики исследованных лесных сообществ ГПЗ «Кивач» (Игнатенко, 2018)

№ ПП	Коорд. GPS, с.ш./ в.д.	Тип леса	Давность нарушения, лет	Напочвенный покров – покрытие, %		Сумма сечений, м²/га			Состав древостоя	Сомкнутость древостоя, %
				МЛЯ	ТКЯ	Живых	Сухостоя	Валежа		
3	62°16.517' с.ш., 33°59.828' в.д.	Ельник кисличный	170	22	37	37	2.2	3.4	43Е42ОС9Б1С4ОСс2Бс	60
4	62°15.794' с.ш., 33°58.855' в.д.	Осинник злаково-черничный	80	10	73	39	0.8	2.2	30Е59ОС2Б1С1Ес1ОСс	58
8	62°17.225' с.ш., 33°57.817' в.д.	Ельник черничный свежий	250	87	37	26	1.8	6	70Е10ОС10Б7Ес2ОСс1Бс	84

Примечание. В таблице приняты следующие сокращения: № ПП – номер пробной площади (ПП); коорд. GPS – координаты ПП (юго-западный угол); МЛЯ – мохово-лишайниковый ярус, ТКЯ – травяно-кустарничковый ярус; сумма сечений – относительная сумма площадей поперечных сечений стволов древостоя, м²/га.

На каждой пробной площади со всех форофитов были собраны все образцы талломов лишайника *Peltigera praetextata* с измерением следующих характеристик местообитания:

1. Экспозиция (компас);
2. Угол наклона (горный компас);
3. Освещённость в месте произрастания талломов *Peltigera praetextata* (люксметр);
4. Высота от земли, на которой произрастают талломы *Peltigera praetextata* (замер измерительной лентой от основания дерева до нижней и верхней точек талломов);
5. Проективное покрытие талломов *Peltigera praetextata* и мхов (рамка).

Образцы талломов собирались в целлофановые пакеты, снабжённые карточкой с информацией о месте сбора.

Для форофитов с использованием специальных приборов определялись следующие характеристики:

1. Окружность ствола дерева (замер измерительной лентой у основания и на высоте 130 см);
2. Высота дерева (эклиметр «ЭВ 1» в м);
3. Высота кроны (эклиметр «ЭВ 1» в м);
4. Возраст дерева (число годичных колец на кернах, полученных с помощью возрастного бура).

Степень освещённости местообитания оценивалась у каждого форофита на основе измерения сквозистости лесного полога сквозистомером Ипатова по четырём экспозициям (север, запад, юг, восток), а также с помощью люксметра (lx, расчёт относительной локальной освещённости в процентах от открытой поверхности).

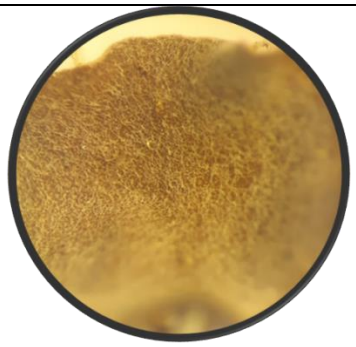
Всего было собрано 270 образцов с 30 субстратных единиц – форофитом во всех случаях являлась осина.

Методы исследования онтогенеза. Принадлежность талломов к определённым онтогенетическим состояниям устанавливалась по методике Суетиной Ю. Г. (Суетина, 2001) на основе данных морфологии и анатомии. Описание самых ранних стадий онтогенеза (от *sp* до *j*) дано с учётом литературных данных, общих для лишайников (Окснер, 1974; Суетина, Глотов, 2015).

Для выделения онтогенетический стадий и состояний анализировались морфологические особенности структур талломов *Peltigera praetextata* с помощью бинокуляра «Микромед-МС2», при этом регистрировались следующие признаки талломов: длина, ширина, линейная площадь, наличие и длина ризин, наличие и ширина жилок, наличие и размер филлидий, наличие апотециев, число выемок и лопастей, форма края, курчавость края, развитие войлока на поверхности (табл. 6). Измерения проводились окуляр-микрометром и линейкой.

Таблица 6

Морфологические структуры таллома лишайника *Peltigera praetextata*

Морфологическая структура	Фотография	Описание
Жилки (вены)		Уплотнённые тяжи сердцевинных гиф. Могут быть пигментированы (Гимельбрант, Кузнецова, 2014)
Ризины		Пучки плотно переплетённых гиф, формирующиеся как выросты сердцевины. Могут быть пигментированы. Орган прикрепления к субстрату (Гимельбрант, Кузнецова, 2014)
Войлок (покрывальце, томентум)		Слой беспорядочно переплетённых, ветвящихся, мягких гиф. Производное корового слоя. Снижает нагрев поверхности таллома и задерживает влагу (Гимельбрант, Кузнецова, 2014)

Филлидии		Выросты таллома. Представляют собой мелкие чешуевидные или коралловидные лопастинки, структура которых подобна лопастям таллома. Образуются по краям лопастей, трещин и раневых поверхностей. Вегетативные пропагулы; близки к изидиям (Гимельбрант, Кузнецова, 2014)
Апотеции		Открытые в зрелости плодовые тела лихенизированного гриба. При увлажнении – красного цвета. Тип апотеция леканоровый. Несёт аски со спорами (Гимельбрант, Кузнецова, 2014)

Таблица 6. Окончание

Анатомические параметры отдельных состояний, такие как общая толщина таллома, толщина войлока, толщина корового слоя, толщина альгального слоя, толщина сердцевины, размеры клеток водорослей, изучались с помощью приготовления анатомических срезов. Срезы были выполнены с образцов талломов всех онтогенетических состояний с апикальной, медиальной и базальной частей в трёхкратной повторности. Срезы изучались с помощью микроскопа «Axio Scope A1» с установленной фотокамерой при увеличении x10, x40, x63, x100; параметры срезов замерялись с помощью инструментов программы «ZEN 3.1». Доля альгального слоя высчитывалась в среде Microsoft Office Excel 2010.

Методы проращивания филлидий. Проращивание филлидий в климатостате «КС-200СПУ» проводилось на кафедре ботаники и физиологии растений ПетрГУ по методике проращивания соредий в климакамере (Булдаков, 2010). Условия инкубации следующие: влажность воздуха – 80 %, температура днём – +13°C, ночью – +10°C, освещённость в

течение 13 ч. – 700–750 лк. Длительность инкубации – 8 суток с последующей ночной акклиматизацией к комнатной температуре. Филлидии собирались с нескольких образцов талломов *Peltigera praetextata* онтогенетических состояний виргинильное 2 (*v2*) и генеративное (*g*). Для эксперимента было подготовлено 4 чашки Петри с несколько различающимися средами и условиями содержания (таблица 7).

Таблица 7

Условия эксперимента по выращиванию филлидий лишайника *Peltigera praetextata*

Условие	Чашка Петри, №			
	1	2	3	4
Слой 1.8 % агара с минеральной средой Болда для зелёных водорослей	+	+	+	+
Посеянные филлидии	+	+	+	+
Крахмал	+	–	–	+
Ежедневное (в 11 ч. 30 мин.) вспрыскивание содержимого чашки раствором коры осины	+	+	–	+
Содержание в климатостате	+	+	+	–
Содержание в условиях избыточного увлажнения при естественном освещении (свет из окна – северо-запад)	–	–	–	+

После 8 суток инкубации и ночи акклиматизации содержимое каждой чашки Петри изучалось с помощью бинокуляра «Микромед-МС2» и микроскопа «Axio Scope A1» на предмет начала процессов роста филлидий и наличия возможных особенностей.

Методы исследования параметров водного режима талломов разных онтогенетических состояний. Оценка параметров водного режима проводилась на кафедре ботаники и физиологии растений ПетрГУ по стандартной методике (Андросова, 2019). Для этого была сделана выборка талломов онтогенетических состояний виргинильное 1 (*v1*), виргинильное 2 (*v2*), генеративное (*g*), субсенильное (*ss*), сенильное (*s*).

Величина максимального водонасыщения измерялась путём взвешивания воздушно-сухих образцов талломов на электронных весах «OHAUS, Discovery». Затем талломы помещались в чашки Петри с дистиллированной водой и вымачивались в течение часа, после чего снова взвешивались.

Площадь талломов в данной выборке измерялась с помощью программы «Ruller».

Далее производился расчёт в среде Microsoft Office Excel 2010 следующих параметров:

1. Водоудерживающая способность (water holding capacity, WHC) – показатель, выражаемый как отношение массы воды при насыщении к площади таллома и определяющий продолжительность периода гидратации;
2. Специфическая масса таллома (specific thallus mass, STM) – показатель, определяемый как отношение сухой массы таллома к его площади.

Методы статистической обработки данных. Все образцы и полученные для них значения параметров морфологии, анатомии и физиологии были занесены в базу данных. Статистическая обработка осуществлялась на основе однофакторного дисперсионного анализа (Ивантер, Коросов, 2011) пакета статистических программ в среде Microsoft Office Excel 2010.

Глава 4. Результаты исследования и обсуждение

4.1. Онтогенетические состояния цианобионтного лишайника *Peltigera praetextata*

Онтогенетическое развитие – череда постепенно сменяющих друг друга состояний, слагающая жизненный цикл организма. Каждый этап жизненного цикла представляет собой определённый период, в который входят характерные для него онтогенетические состояния. В соответствии с концепцией дискретного описания онтогенеза растений Работнова–Уранова, адаптированной Суетиной для лишайников, в ходе исследования было выделено и описано 4 периода и 12 онтогенетических состояний цианолишайника *Peltigera praetextata*: латентный (*sp*), прегенеративный (*pr, prt, j, im1, im2, im3, v1, v2*), генеративный (*g*), постгенеративный (*ss, s*). Все периоды и онтогенетические состояния талломов с общим описанием представлены в таблице 8. Описание самых ранних стадий онтогенеза (от *sp* до j) дано с учётом литературных данных, общих для лишайников (Окснер, 1974; Суетина, Глотов, 2015).

Таблица 8

Онтогенетические состояния цианобионтного лишайника *Peltigera praetextata*

Период	Онтогенетические состояния и их индексы	Признаки
Латентный	Спора гриба (*sp*)	Спора четырёхклеточная, веретеновидная, бесцветная
Прегенера-тивный	Прототаллюс (*pr*)	Образование из спор гиф мицелия
	Протероталлюс (*prt*)	Обвивание гифами клеток сине-зелёной водоросли, образование зачатка слоевища
	Ювенильный таллом (*j*)	Округлое, выпуклое, каплевидной формы накипное слоевище
	Имматурное 1 (*im1*)	Листоватое слоевище в форме округлой плоской пластинки; к субстрату прикрепляется основанием
	Имматурное 2 (*im2*)	Слоевище округлой формы, с 1–3 выемками; края слегка курчавые. На нижней поверхности начинают проступать жилки – ясно видна главная жилка. От неё отходят 1-2 ризины

Таблица 8. Продолжение

Прегенера-тивный	Имматурное 3 (*im3*)	Появляются курчавые зачаточные лопасти. Жилки видны достаточно хорошо; на них формируются и отходят ризины
	Виргинильное 1 (*v1*)	Таллом имеет характерный взрослый облик, хорошо сформированные лопасти с курчавым краем; ризины тёмно-серые в базальной и медиальной зонах таллома, сереют от кончиков к основанию; ризины белого цвета на молодых частях таллома; ризины ветвятся с середины и до кончика; жилки белого (апикальная зона), однако могут встречаться желтоватого (медиальная и базальная зоны) и тёмно-серого (базальная зона, где ризины полностью до основания окрашены тёмно-серым цветом) цветов; стерильный, без репродуктивных структур
	Виргинильное 2 (*v2*)	Таллом с филлидиями. Филлидии образуют группы и гребни в местах повреждений таллома и по краям лопастей. Сами сплюснутые; в особо крупных скоплениях формируют коралловидные структуры. Состояние может быть пропущено
Генератив-ный	Генеративное (*g*)	Слоевище с седлообразными апотециями; развиваются на концах лопастей. Ризины тёмно-серые в базальной и медиальной зонах таллома, сереют от кончиков к основанию; ризины белого цвета на молодых частях таллома; ризины ветвятся с середины и до кончика; жилки белого (молодые части), желтоватого (медиальная и базальная зоны) и тёмно-серого/коричневого (медиальная и базальная зоны таллома, где ризины полностью до основания окрашены тёмно-серым цветом) цветов. Сердцевинный слой

		желтеет и сереет в медиальной и базальной зонах. Таллом может нести филлидии
Постгене-ративный	Субсенильное (*ss*)	Частично разрушенное слоевище, у которого молодых лопастей по сравнению со старой частью таллома не более 30 %. Ризины и жилки тёмно-серого, коричневого или чёрного цвета в медиальной и базальной зонах, в апикальной зоне белого цвета. Сердцевинный слой грязно-жёлтый или тёмно-серый в медиальной и базальной зонах
	Сенильное (*s*)	Распад крупного таллома, наличие большого количества некротических образований; помимо этого, полное отсутствие молодых лопастей. Ризины и жилки тёмно-серые, коричневые или чёрные во всех зонах. Сердцевинный слой грязно-жёлтый или тёмно-серый во всех зонах

Таблица 8. Окончание

В латентном периоде выделяется одно онтогенетическое состояние – спора гриба (*sp*) (рис. 8). Попадая в благоприятные условия, споры прорастают, образуя прототаллюс (*pr*). Если гифы лихенизированного гриба *Peltigera praetextata* находят в среде клетки цианопрокариота рода *Nostoc* с подходящим генотипом – A1, A2, B, J (Jüriado et al., 2019), то гифы гриба их обвивают, и начинается процесс релихенизации, завершающийся образованием зачатка слоевища – все эти процессы происходят в онтогенетическом состоянии протероталлюс (*prt*) (рис. 8). Далее происходит образование накипного слоевища лишайника – ювенильного таллома (*j*).

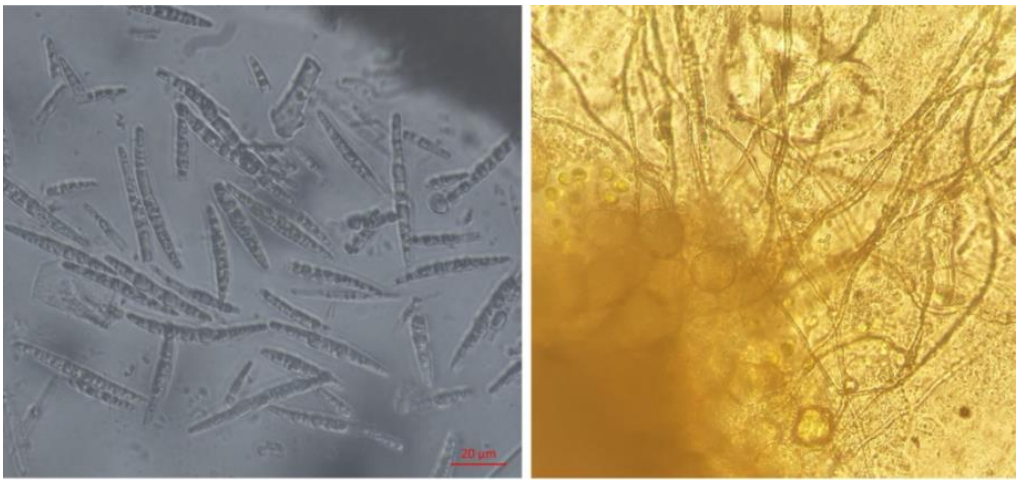


Рис. 8. Слева: латентный период – спора гриба (*sp*); справа: прегенеративный период – протероталлюс (*prt*) (ув. x100)

Иллюстративный материал двух ранних стадий онтогенеза был получен нами с помощью изготовления срезов (срез через апотеций) и путём постановки эксперимента по проращиванию филлидий. Во всех чашках Петри после 8 суток инкубации и ночи акклиматизации был обнаружен отходящий от филлидий мицелий лишайникообразующего гриба и клетки сине-зелёной водоросли *Nostoc* sp.

Чашка Петри №1 не содержала паразитических грибов. От филлидий отходили гифы лихенизированного гриба, среди или рядом с которыми находились скопления и отдельные округлые клетки цианобактерии рода *Nostoc* (рис. 9).

Рис. 9. Слева: отходящие от филлидии гифы лихенизированного гриба *Peltigera praetextata* (ув. x16); справа: скопления клеток и одиночные клетки *Nostoc* sp. и гифы лихенизированного гриба близ филлидий (ув. x63)

В условиях эксперимента, поставленного в чашке Петри №2, отмечен мицелий паразитических грибов, сопровождающий гифы микобионта лишайника, отходящие от филлидий (рис. 10).

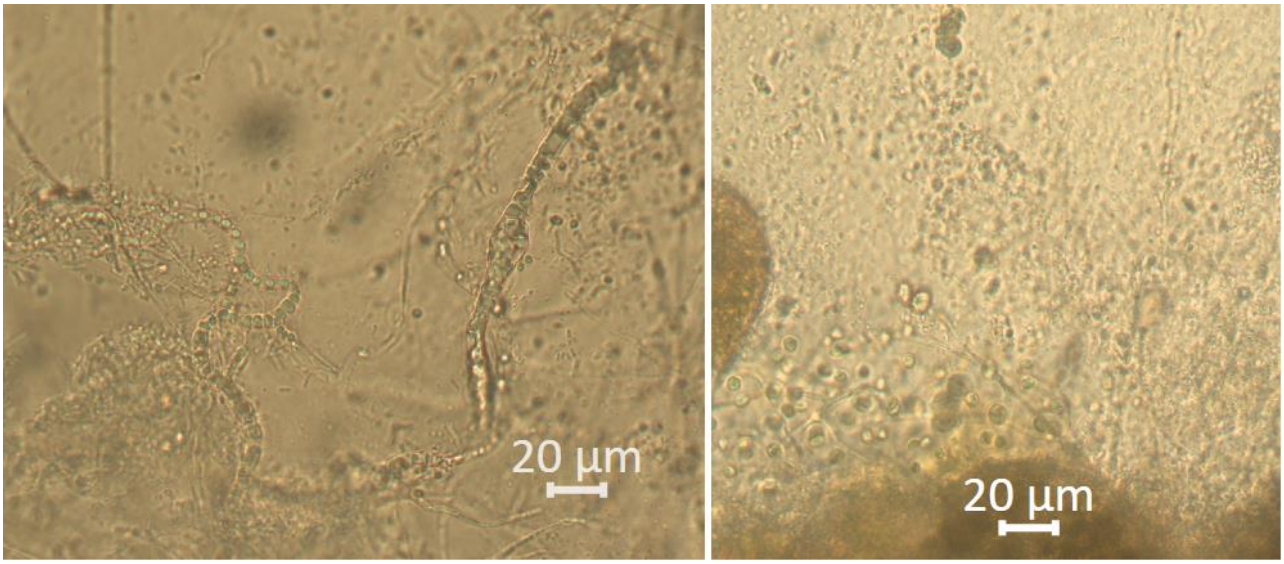


Рис. 10. Слева: мицелий паразитического гриба; справа: клетки цианобионта *Nostoc* sp. и гифы микобионта

Некоторые филлидии в чашке Петри №3 оказались поражены грибами-паразитами (рис. 11) – гифов микобионта и клеток цианобионта рядом с ними обнаружено не было. Здоровые филлидии проросли.

Рис. 11. Мицелий паразитического гриба с конидиеносцами на филлидии (ув. x16)

Чашка Петри №4, находившаяся в условиях избыточного увлажнения при естественном освещении, содержала несколько колоний грибов-паразитов, поразивших большинство филлидий *Peltigera praetextata* (рис. 12).

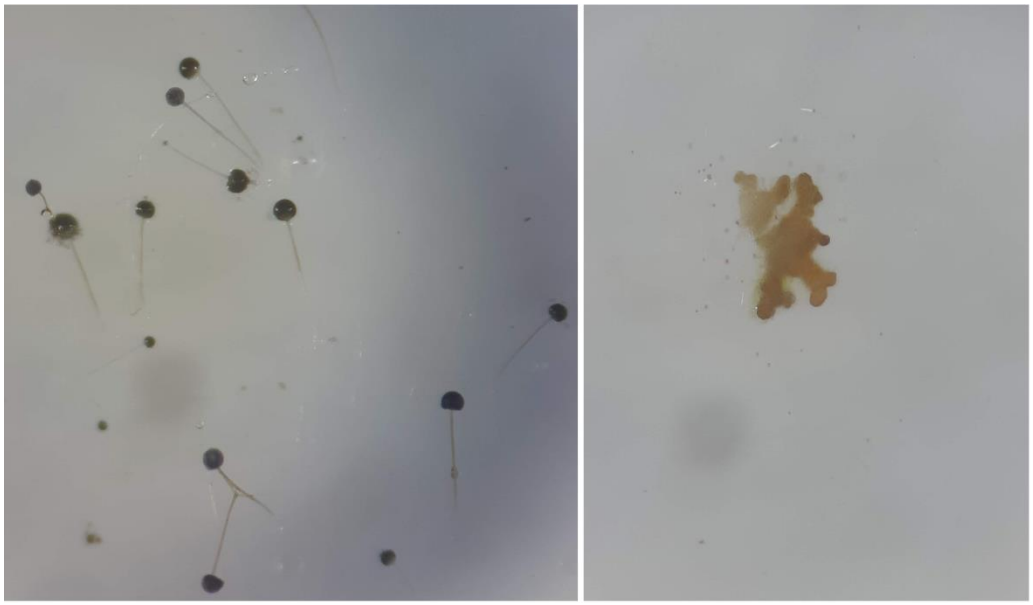


Рис. 12. Мицелий паразитического гриба с конидиеносцами на питательной среде (слева) и на филлидии (справа) (ув. х16)

Проведённый эксперимент частично подтвердил имеющиеся литературные данные о протекании самых ранних стадий онтогенеза лишайника. Из результатов становится ясно, что выращивание вегетативных пропагул лишайников в лабораторных условиях может быть успешным лишь при их инкубации в климатостате (чашки Петри № 1, 2, 3). Ежедневное вспрыскивание содержимого чашек Петри №1 и №2 раствором коры осины (форофита всех собранных образцов), возможно, позволило сократить обилие их заражения паразитическими грибами, что видно в сравнении с результатами, полученными в чашке Петри №3. Вспрыскивание содержимого чашки №4 не сыграло особой роли: содержание в условиях избыточного увлажнения вне климатостата вызвало бурный рост и развитие грибов-паразитов.

Дальнейший этап онтогенеза после накипного слоевища (*j*) связан с формированием листоватого таллома – это происходит в состоянии *im1*. Все проанализированные 8 образцов развились из филлидий неотрывно от материнского таллома – крепились к нему своей базальной частью и не имели ризин вовсе (рис. 13).

Рис. 13. Отделённые от материнского таллома листоватые слоевища *Peltigera praetextata* онтогенетического состояния имматурное 1 (*im1*) (ув. х56)

В онтогенетическом состоянии имматурное 2 (*im2*) на листоватом слоевище появляются выемки (от 1 до 3) – будущие зачатки лопастей. Их края слегка курчавые. Гифы сердцевинного слоя формируют уплотнённые тяжи – становится ясно видна одна жилка (главная), иногда можно увидеть отходящие от неё зачатки других жилок. От главной жилки отходят 1–2 ризины белого цвета (рис. 14). Было проанализировано 47 образцов этого состояния, собранных как с материнских талломов, так и с субстрата (корка осины).

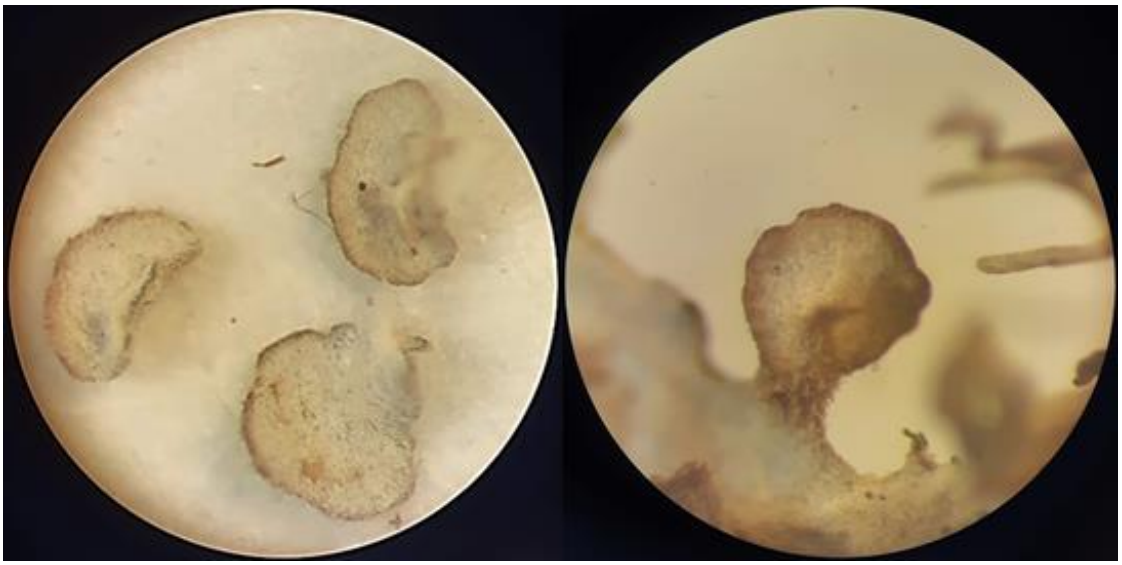


Рис. 14. Нижняя поверхность талломов *Peltigera praetextata* онтогенетического состояния имматурное 2 (*im2*): слева – слоевища с корки осины, справа – слоевище на материнском талломе (ув. х56)

Талломы онтогенетического состояния имматурное 3 (*im3*) характеризуются наличием зачаточных курчавых лопастей. На нижней поверхности активно развивается сердцевинный слой: всё яснее проявляются уплотнённые тяжи, на которых формируются и отходят ризины (рис. 15, 16). Описание дано на основе анализа 21 образца.

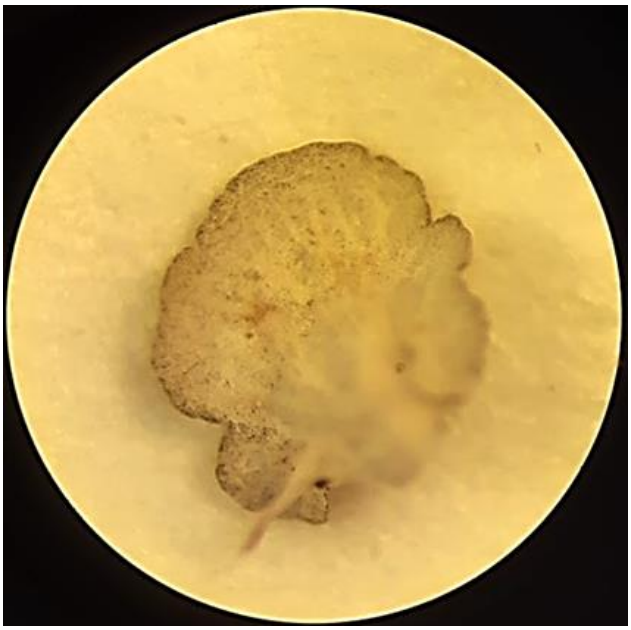


Рис. 15. Нижняя поверхность талломов *Peltigera praetextata* онтогенетического состояния имматурное 3 (*im3*) (ув. х56)

Рис. 16. Талломы *Peltigera praetextata* онтогенетического состояния имматурное 3 (*im3*) на субстрате – корке осины (ув. х32)

Таллом приобретает взрослый облик в онтогенетическом состоянии виргинильное 1 (*v1*). Для всех 43 образцов отмечено наличие сформированных лопастей с курчавым краем, хорошо различимых жилок, большого количества ризин. На некоторых образцах отмечено появление пигментации на ризинах и жилках в медиальной и базальной зонах таллома: ризины сереют от кончика к основанию в базальной и медиальной зонах слоевища, а жилки иногда желтеют в медиальной зоне и сереют вслед за ризинами в базальной зоне таллома. Обе морфологические структуры белого цвета в апикальной зоне таллома. Признаком этого состояния является отсутствие органов размножения на талломе – стерильность (рис. 17).

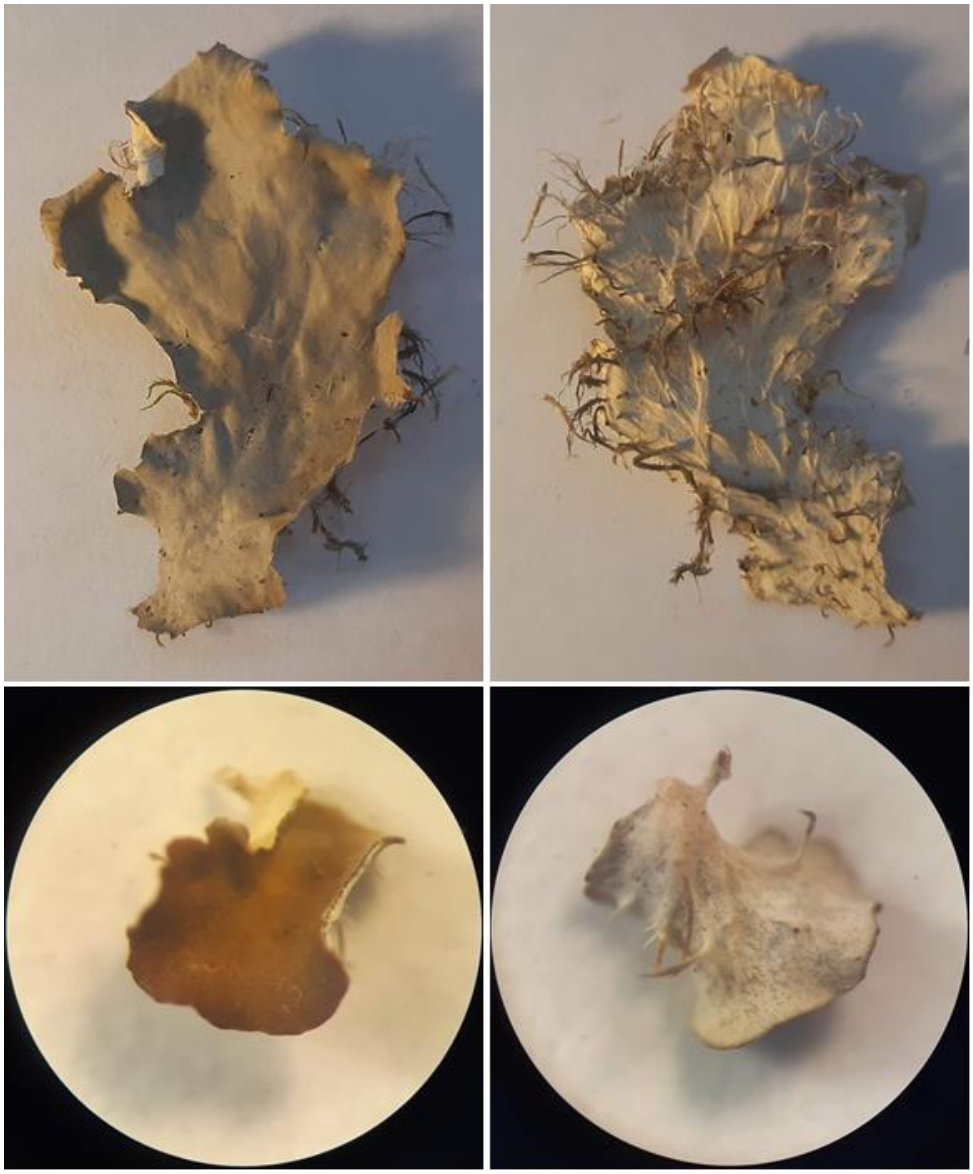


Рис. 17. Верхняя (слева) и нижняя (справа) поверхности талломов *Peltigera praetextata* онтогенетического состояния виргинильное 1 (*v1*). Верхние фото – без увеличения, нижние фото – ув. х16

После онтогенетического состояния виргинильное 1 (*v1*) таллом может перейти либо в состояние виргинильное 2 (*v2*), образуя филлидии (рис. 18), либо в состояние генеративное (*g*), формируя апотеции. В последнем случае таллом обретает филлидии после формирования плодовых тел грибного компонента.

Число вошедших в анализ талломов состояния *v2* составило 59 образцов.

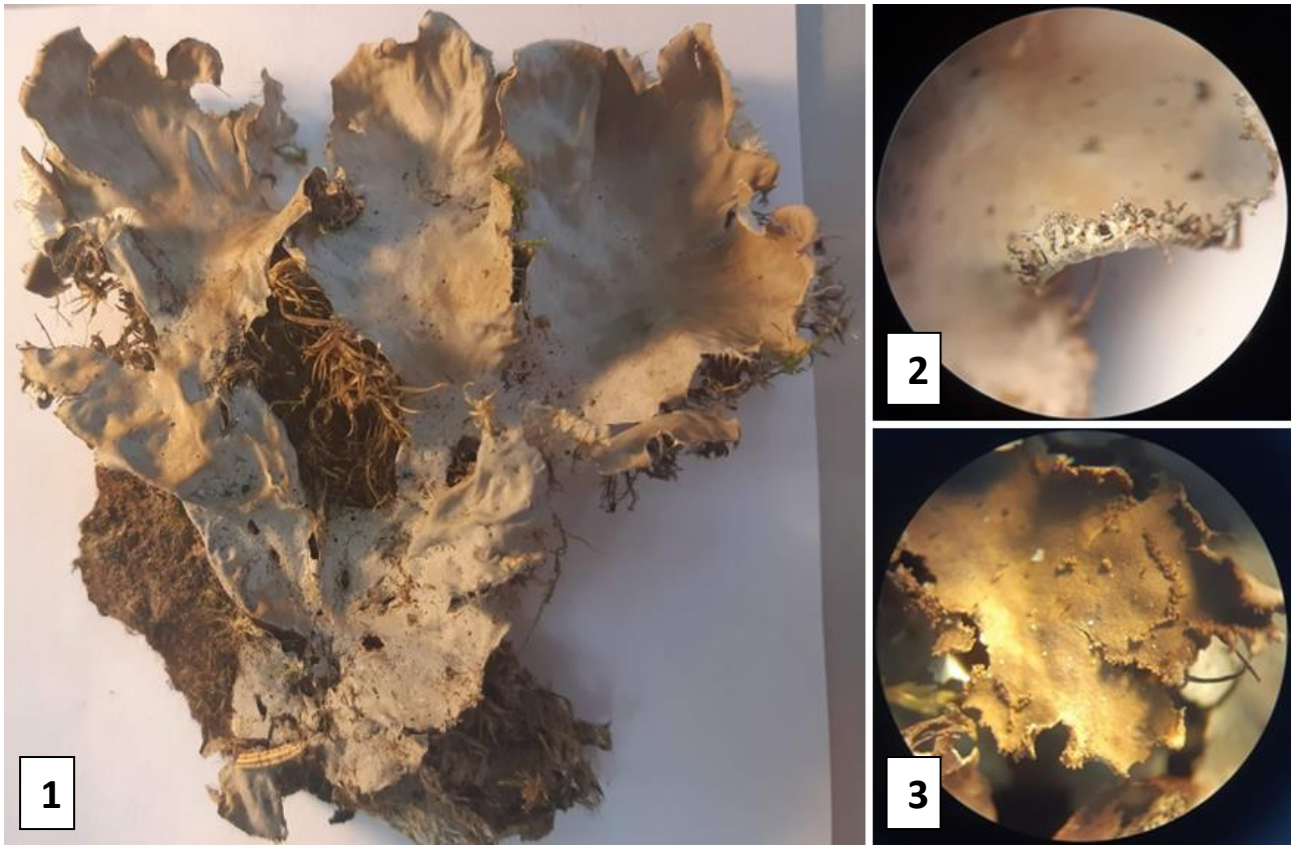


Рис. 18. Таллом *Peltigera praetextata* онтогенетического состояния виргинильное 2 (*v2*): 1 – общий вид таллома, 2 – край лопасти, усеянный филлидиями, формирующими коралловидные структуры (ув. х16), 3 – часть таллома, по краям и местам повреждений которой растут филлидии (ув. х16)

Развитие на концах лопастей таллома лишайника *Peltigera praetextata* седлообразных апотециев является ключевым признаком онтогенетического состояния генеративное (*g*). Анализ 86 талломов позволил проследить основные этапы формирования апотециев (рис. 19).

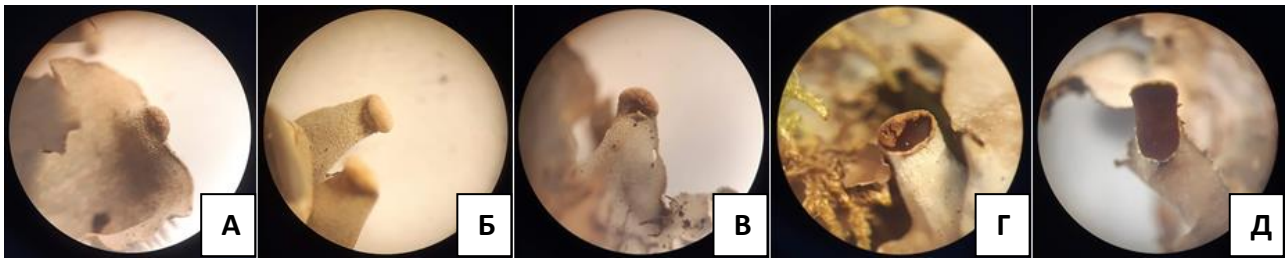


Рис. 19. А–Д: основные этапы развития апотеция на талломе *Peltigera praetextata* (ув. х16)

Первоначально на краю лопасти формируется замкнутый апотеций (А), под которым со временем вырастает структура, возвышающая его над талломом – ножка (Б). Последовательное увеличение количества сумок со спорами вызывает прорыв апотеция (В) и постепенное раскрытие (Г). Созревший апотеций *Peltigera praetextata* широко открыт, имеет седлообразную форму (Д).

Кроме того, на всех образцах выражена пигментация на ризинах и жилках в медиальной и базальной зонах таллома: ризины сереют от кончика к основанию в базальной и медиальной зонах слоевища, а жилки желтеют или сереют вслед за ризинами в медиальной зоне и сереют или приобретают коричневый цвет в базальной зоне таллома. Отмечено и изменение цвета сердцевинного слоя в целом – он может становиться грязно-жёлтым или серым. В апикальной зоне таллома обе морфологические структуры имеют белый цвет (рис. 20).

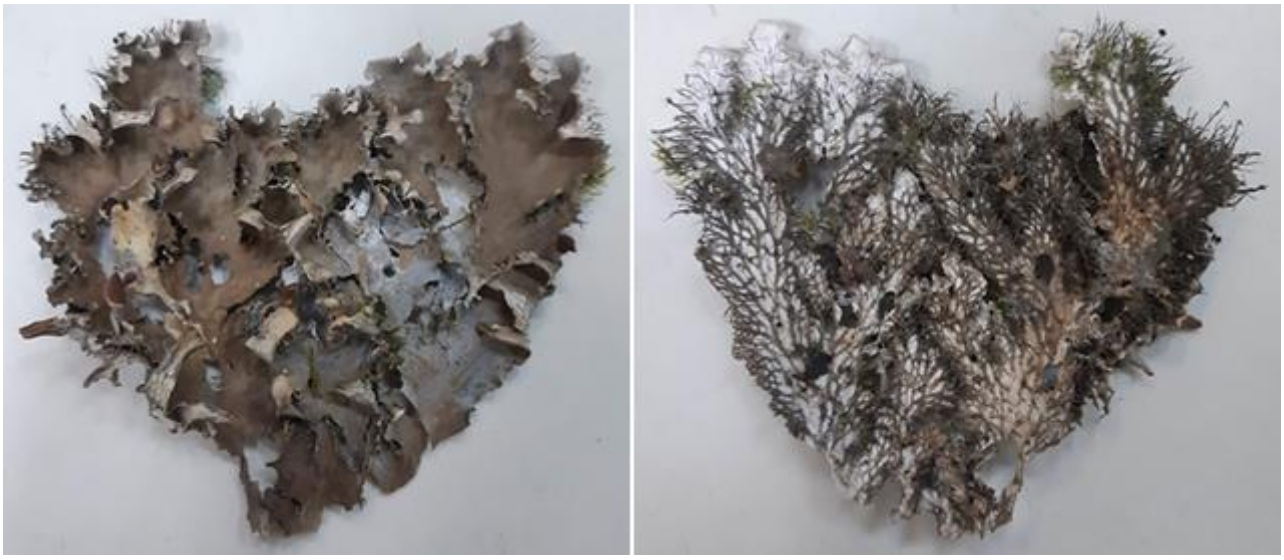


Рис. 20. Верхняя и нижняя поверхности таллома *Peltigera praetextata* онтогенетического состояния генеративное (*g*)

Начало постепенного отмирания (разрушения) таллома – онтогенетическое состояние субсенильное (*ss*). У описанных трёх образцов молодые лопасти (апикальная зона) от всего таллома составляли не больше 30 %. Наблюдается отмирание апотециев. Слоевище характеризуется желтоватой окраской, наличием некрозов (рис. 21). Образования сердцевинного слоя – ризины и жилки – имеют тёмно-серый, коричневый или чёрный цвет в медиальной и базальной зонах, в апикальной зоне белого цвета. Сам сердцевинный слой грязно-жёлтый или тёмно-серый уже в медиальной и базальной зонах.

Рис. 21. Таллом *Peltigera praetextata* онтогенетического состояния субсенильное (*ss*) (апотеций – ув. х16)

Завершает онтогенетическое развитие лишайника *Peltigera praetextata* онтогенетическое состояние сенильное (*s*). Три исследованных образца представляли собой остатки разрушенного слоевища, молодые лопасти отсутствовали. Были зафиксированы крупные некротические образования (рис. 22), ризины и жилки имеют тёмно-серый, коричневый или чёрный цвета во всех зонах таллома, а сердцевинный слой грязно-жёлтого и тёмно-серого цвета во всех зонах.

Рис. 22. Таллом *Peltigera praetextata* онтогенетического состояния сенильное (*s*)

Начиная с состояния *v1* и заканчивая состоянием *s* мы можем наблюдать постепенное пигментирование сердцевинного слоя и его образований (жилок и ризин), в направлении от наиболее старой части таллома – базальной.

Особенности онтогенетического развития *Peltigera praetextata*. От стадии к стадии базальная зона таллома стареет – именно на ней первыми начинают сереть ризины, а впоследствии и жилки, изменяться цвет нижней поверхности с белоснежного на желтоватый и серый, образовываться некрозы. Молодые же части таллома имеют признаки более ранних стадий онтогенеза – их нижняя поверхность, жилки и ризины белые, кортекс явственно томентозный. Получается, на одном слоевище могут быть представлены сразу несколько стадий онтогенетического развития (рис. 23). Такая тактика роста характерна для многих листоватых лишайников: при давно отмершей базальной зоне таллома лопастинки продолжают расти и тянуться всё дальше.

Рис. 23. Таллом *Peltigera praetextata*, на котором можно увидеть разные стадии онтогенетического развития зон таллома

Ранее уже отмечалась возможность прорастания филлидий на материнском талломе – на нескольких талломах нашей выборки были найдены образцы, достигшие состояния *v1*. Таким образом, происходит как бы «наслаивание» дочерних талломов на материнский (рис. 24). Филлидии и возможность их онтогенетического развития на талломе позволяют лишайнику *Peltigera praetextata* закрепить за собой местообитание: они увеличивают проективное покрытие слоевища и, нарастая поверх начинающего отмирать материнского таллома, обеспечивают возобновление лишайникового организма на прежнем месте.

Рис. 24. Молодое слоевище *Peltigera praetextata* на отмирающей части материнского таллома

Таким образом, онтогенез листоватого цианобионтного лишайника *Peltigera praetextata* включает в себя развитие гиф гриба из споры, их объединение с сине-зелёной водорослью в зачаток слоевища и последовательный морфогенез таллома (приобретение характерной жизненной формы и морфоструктур, включая органы вегетативного и полового размножения), заканчивающийся его распадом.

4.2. Морфологические и структурные особенности онтогенетических состояний цианобионтного лишайника *Peltigera praetextata*

Рост и развитие – два взаимосвязанных процесса, являющиеся составляющими онтогенеза. Они были подробно изучены Сабининым на примере растений. По его определениям, под ростом понимается процесс новообразования структурных элементов организма, а под развитием – качественные изменения структуры и функций, возникающие в онтогенетическом развитии (Сабинин, 1963). Морфогенез таллома лишайника тоже включает в себя процессы роста и развития клеток, а впоследствии всего лишайникового организма. Далее последовательно представлены постадийные изменения таллома *Peltigera praetextata* и его морфологических структур в онтогенезе.

Морфологические особенности онтогенетических состояний цианобионтного лишайника *Peltigera praetextata*. Согласно полученным результатам, в изученном последовательном морфологическом ряду выявлено увеличение линейных размеров и площади талломов от ранних стадий развития к более поздним (табл. 9).

Таблица 9

Морфологические параметры талломов *Peltigera praetextata* разных онтогенетических состояний

Состояние	Длина таллома, см	CV, %	Ширина таллома, см	CV, %	Площадь таллома, см	CV, %
im1	0.050 ± 0.006	32	0.050 ± 0.005	30	0.003 ± 0.000	53
im2	0.099 ± 0.003	24	0.093 ± 0.005	33	0.010 ± 0.001	48
im3	0.142 ± 0.007	22	0.148 ± 0.010	31	0.022 ± 0.002	44
v1	0.80 ± 0.16	135	0.56 ± 0.12	141	1.20 ± 0.53	291
v2	3.41 ± 0.25	57	2.36 ± 0.20	65	10.30 ± 1.62	121
g	7.74 ± 0.44	53	6.42 ± 0.45	65	61.61 ± 8.05	121

ss	6.77 ± 1.41	36	6.60 ± 1.99	52	47.68 ± 21.99	80
s	10.53 ± 0.61	10	8.83 ± 2.76	54	93.37 ± 29.33	54

Таблица 9. Окончание

Примечание (здесь и далее): *im1* – имматурное 1, *im2* – имматурное 2, *im3* – имматурное 3, *v1* – виргинильное 1, *v2* – виргинальное 2, *g* – генеративное, *ss* – субсенильное, *s* – сенильное.

В ходе исследования также измерялись длина и ширина филлидий. Средние значения составили 0.028 ± 0.01 и 0.039 ± 0.01 соответственно.

Начальные состояния, на которых происходит формирование листоватого слоевища и закладка морфоструктур (*im1, im2, im3*), в отношении варьирования от средних размерных показателей более-менее равномерны. Сильная вариация длины и ширины талломов отмечается от состояния *v1* до *s*. Состояние виргинильное 1, по-видимому, является самым длительным в онтогенетическом периоде, поскольку здесь процессы роста и развития структур, сформированных за все предыдущие стадии, проявляются наиболее активно: наименьший показатель длины и ширины таллома в выборке состояния *v1* составил 0.17 х 0.13 см, а наибольший – 4.5 х 4.5 см. Среди слоевищ состояния *v1* присутствовали как образцы, требовавшие изучения под бинокуляром (ув. х16, х8) и измерения показателей окуляр-микрометром, так и те, которые возможно было измерять без применения увеличительных приборов простой линейкой. Превышение коэффициентом вариации (CV) значения в 100 % для этого состояния обусловлено значительными колебаниями длины и ширины образцов талломов. В дальнейшем (состояния *v2, g*) процессы роста и развития таллома идут медленно и слаженно. Образцов талломов постгенеративного периода (состояния *ss, s*) в выборке очень мало, поэтому морфометрические показатели не отражают те процессы, которые происходят, в полной мере. Однако разница между состояниями *g* и *ss* заметна. Дополнительно стоит отметить, что указанные значения площади талломов являются линейными – они рассчитаны путём умножения длины таллома на его ширину.

С течением онтогенетического развития процессы роста и развития характерны не только для самого таллома, но и его структур – данные, свидетельствующие об этом, представлены в таблице 10.

Таблица 10

Морфологические параметры морфоструктур талломов *Peltigera praetextata* разных онтогенетических состояний

Состояние	Морфологические параметры морфоструктур таллома, см	CV, %
im2	Длина ризин варьирует от 0.014 до 0.157 (в среднем 0.037 ± 0.005)	87
	Ширина жилок варьирует от 0.004 до 0.006 (в среднем 0.005 ± 0.000)	19
im3	Длина ризин варьирует от 0.001 до 0.14 (в среднем 0.052 ± 0.011)	85
	Ширина жилок варьирует от 0.007 до 0.007 (в среднем 0.007 ± 0.000)	0
v1	Длина ризин варьирует от 0.015 до 1.1 (в среднем 0.187 ± 0.036)	127
	Ширина жилок варьирует от 0.001 до 0.1 (в среднем 0.02 ± 0.00)	97
	Длина лопастей варьирует от 0.045 до 3.9 (в среднем 1.87 ± 0.35)	61
	Ширина лопастей варьирует от 0.02 до 1.5 (в среднем 0.87 ± 0.16)	60
v2	Длина ризин варьирует от 0.165 до 1.2 (в среднем 0.48 ± 0.03)	44
	Ширина жилок варьирует от 0.014 до 0.125 (в среднем 0.05 ± 0.00)	42
	Длина лопастей варьирует от 0.7 до 9.5 (в среднем 2.95 ± 0.22)	58
	Ширина лопастей варьирует от 0.4 до 4.1 (в среднем 1.34 ± 0.12)	68
g	Длина ризин варьирует от 0.325 до 1.1 (в среднем 0.60 ± 0.02)	26
	Ширина жилок варьирует от 0.03 до 0.1 (в среднем 0.07 ± 0.00)	29
	Длина лопастей варьирует от 1.4 до 16 (в среднем 5.97 ± 0.30)	47
	Ширина лопастей варьирует от 0.5 до 7.2 (в среднем 1.96 ± 0.12)	55
ss	Длина ризин варьирует от 0.5 до 0.65 (в среднем 0.60 ± 0.05)	14
	Ширина жилок варьирует от 0.05 до 0.1 (в среднем 0.08 ± 0.02)	33
	Длина лопастей варьирует от 5.2 до 6 (в среднем 5.57 ± 0.23)	7
	Ширина лопастей варьирует от 1.6 до 3 (в среднем 2.20 ± 0.42)	33
s	Длина ризин варьирует от 0.65 до 0.65 (в среднем 0.65 ± 0.00)	0
	Ширина жилок варьирует от 0.09 до 0.1 (в среднем 0.09 ± 0.00)	6
	Длина лопастей варьирует от 6 до 7.2 (в среднем 6.57 ± 0.35)	9
	Ширина лопастей варьирует от 1.5 до 2 (в среднем 1.73 ± 0.15)	15

Диапазоны варьирования и коэффициенты вариации наиболее высоки у длины ризин состояний *im2* и *im3*, всех параметров морфоструктур состояния *v1* и длины и ширины лопастей состояния *v2*. Это связано с активными ростовыми процессами и развитием структур таллома на этих стадиях. Коэффициент вариации каждого параметра изрядно

понижается на стадии *g*. Состояние генеративное характеризуется полной развитостью таллома, из-за чего указанные процессы замедляются и варьируют в не столь широких пределах. Зарегистрированное варьирование всех параметров морфоструктур можно объяснить разным временем перехода таллома в следующую фазу жизненного цикла (генеративный период) и воздействием условий местообитания на скорость процессов роста и развития в предшествующих состояниях.

Анализ морфологических параметров талломов *Peltigera praetextata* и их морфоструктур позволил проследить процессы роста и развития в онтогенезе и морфогенезе.

Анатомические особенности онтогенетических состояний цианобионтного лишайника *Peltigera praetextata*. В изученном последовательном онтогенетическом ряду выявлено увеличение значений различных анатомических параметров талломов (табл. 11).

Таблица 11

Анатомические параметры талломов *Peltigera praetextata* разных онтогенетических состояний

Состояние	Общая толщина таллома, µm	Толщина войлока, µm	Толщина корового слоя, µm	Толщина альгального слоя, µm	Размер клеток водоросли, µm	Толщина сердцевины, µm
im1	167.07 ± 5.87	12.26 ± 3.44	45.14 ± 1.25	51.88 ± 2.02	8.72 ± 0.73	49.41 ± 2.74
im2	165.66 ± 6.54	18.17 ± 3.39	38.62 ± 1.40	48.20 ± 1.52	10.64 ± 0.34	66.68 ± 3.15
im3	211.79 ± 6.03	11.23 ± 2.76	43.10 ± 0.95	61.79 ± 2.76	10.54 ± 0.31	91.86 ± 3.30
v1	247.10 ± 6.36	24.30 ± 3.65	46.58 ± 0.87	64.83 ± 1.31	12.69 ± 0.18	142.70 ± 5.86
v2	282.09 ± 5.14	26.05 ± 3.81	57.54 ± 1.83	75.41 ± 2.10	12.93 ± 0.17	179.13 ± 5.14
g	329.71 ± 6.96	51.09 ± 4.53	57.56 ± 1.42	70.08 ± 1.86	12.18 ± 0.22	199.04 ± 6.32
ss	253.49 ± 4.35	7.59 ± 1.67	51.00 ± 1.28	31.19 ± 2.71	7.67 ± 0.52	176.45 ± 4.81
s	219.83 ± 4.69	2.96 ± 1.09	44.77 ± 0.76	1.72 ± 0.98	1.05 ± 0.35	167.56 ± 4.94

Между состояниями *im1*, *im2* и *im3* наблюдается варьирование общей толщины, толщины войлока и толщины корового и альгального слоёв. Это связано с неравномерным распределением гиф гриба и фотобионта по слоевищу онтогенетического состояния *im1*: места их обильного скопления чередуются с рыхлыми и тонкими (рис. 25). Согласно однофакторному дисперсионному анализу различия между состояниями *im1* и *im2*

недостоверны. Клетки водоросли характеризуются мелкими размерами. Варьирование толщины войлока, помимо этого, мы связываем с лёгкостью его отделения от таллома – на некоторых образцах различных стадий онтогенеза он полностью отсутствовал.

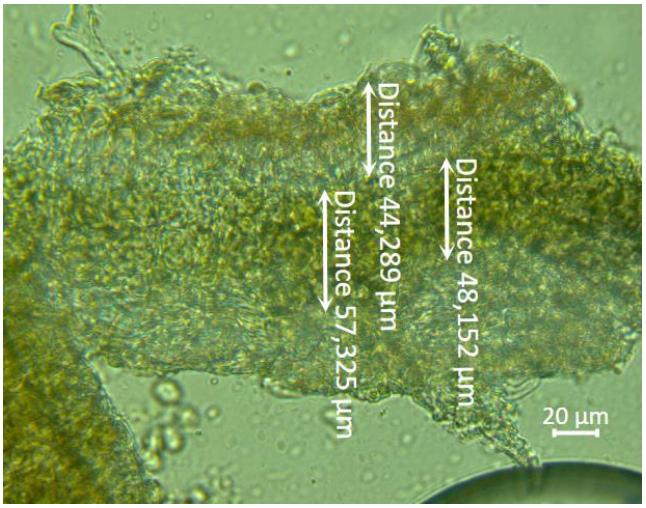


Рис. 25. Анатомический срез таллома *Peltigera praetextata* онтогенетического состояния имматурное 1 (*im1*): стрелками и значениями показана толщина корового слоя, толщина альгального слоя

На состоянии *im2* происходит распределение гиф гриба и как бы «разглаживание» слоя цианобактерии по таллому, что уменьшает толщину некоторых слоёв (рис. 26). Вместе с этими процессами происходит и увеличение размера клеток цианобионта, что видно в таблице 11.

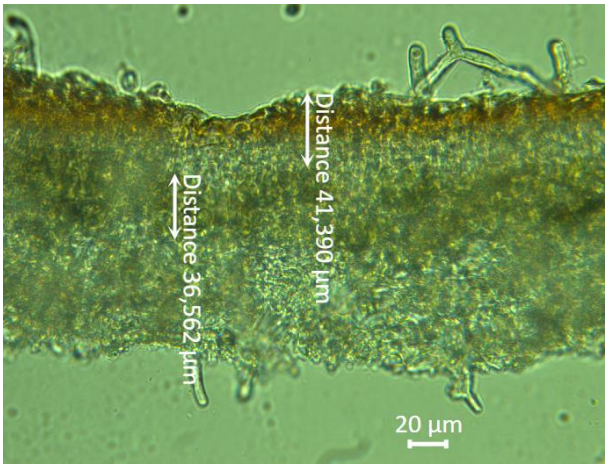


Рис. 26. Анатомический срез таллома *Peltigera praetextata* онтогенетического состояния имматурное 2 (*im2*): стрелками и значениями показана толщина корового слоя, толщина альгального слоя

Когда альгальный слой становится единым, непрерывным и более-менее равномерным, в онтогенетическом состоянии *im3* начинает проявляться его рост в толщину (рис. 27).

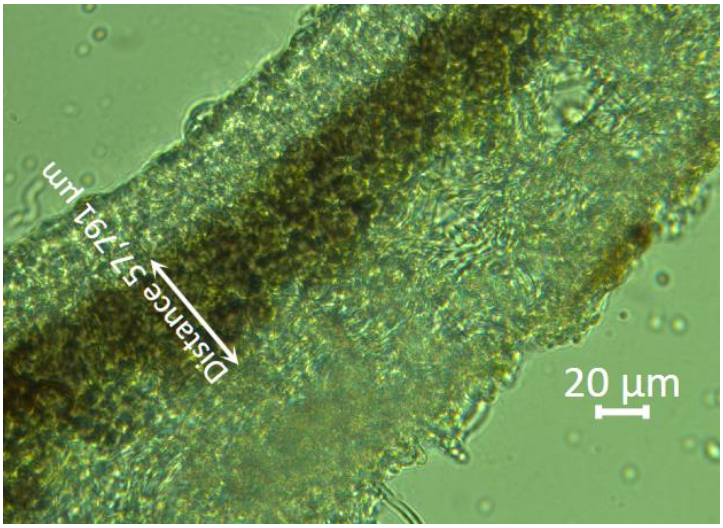


Рис. 27. Анатомический срез таллома *Peltigera praetextata* онтогенетического состояния имматурное 3 (*im3*): стрелкой и значением показана толщина альгального слоя

Онтогенетическое состояние *v1* характеризуется достижением слоевищем взрослого облика. Толщина всех анатомических параметров этого состояния в сравнении с предшествующим состоянием *im3* неуклонно растёт, как и размер клеток фотобионта. Анатомический срез таллома состояния *v1* представлен на рисунке 28.

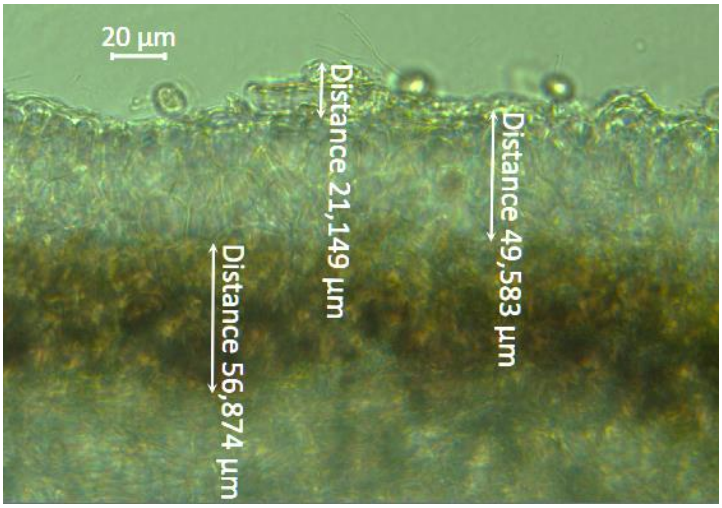


Рис. 28. Анатомический срез таллома *Peltigera praetextata* онтогенетического состояния виргинильное 1 (*v1*): стрелками и значениями показана толщина войлока, толщина корового слоя, толщина альгального слоя

Варьирование толщины альгального слоя между состояниями *v2* и *g* скорее всего связано с тем, что состояние *v2* может быть пропущено, и образуются талломы с апотециями, но без филлидий. Также, вероятно, в связи с формированием филлидий в лишайнике и наблюдается увеличение толщины альгального слоя – впоследствии часть этих клеток водоросли будет мигрировать в филлидии. Анатомические срезы состояний *v2* и *g* представлены на рисунке 29.

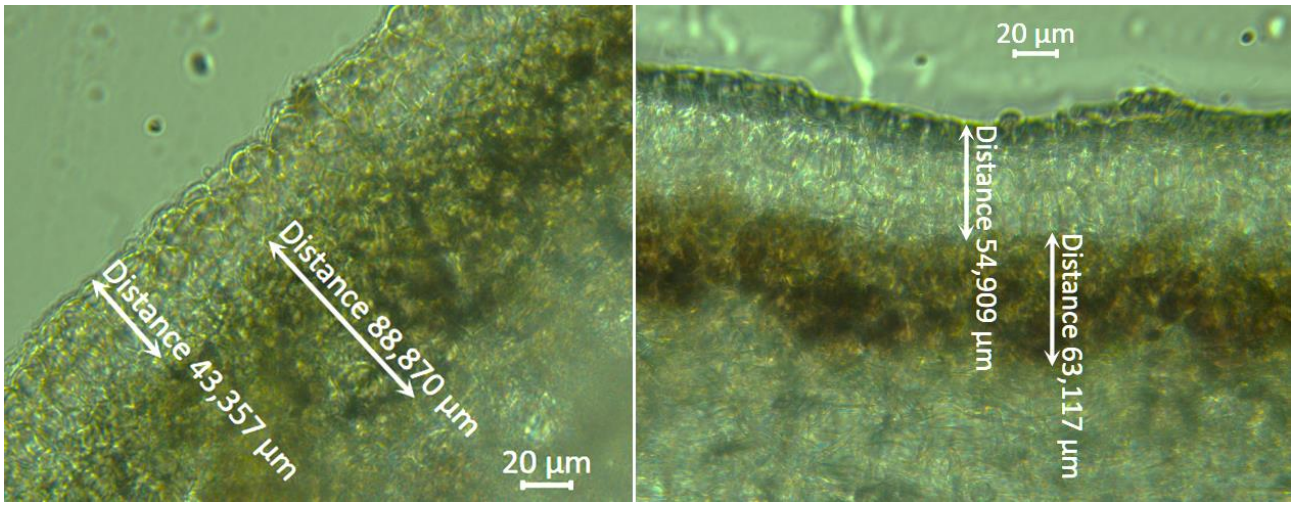


Рис. 29. Анатомические срезы талломов *Peltigera praetextata* онтогенетических состояний виргинильное 2 (*v2*) (слева) и генеративное (*g*) (справа): стрелками и значениями показана толщина корового слоя, толщина альгального слоя

С течением времени на талломе появляются некрозы (*ss*) и доля альгального слоя значительно уменьшается: его непрерывность нарушается, и он сохраняется только небольшими участками (рис. 30).

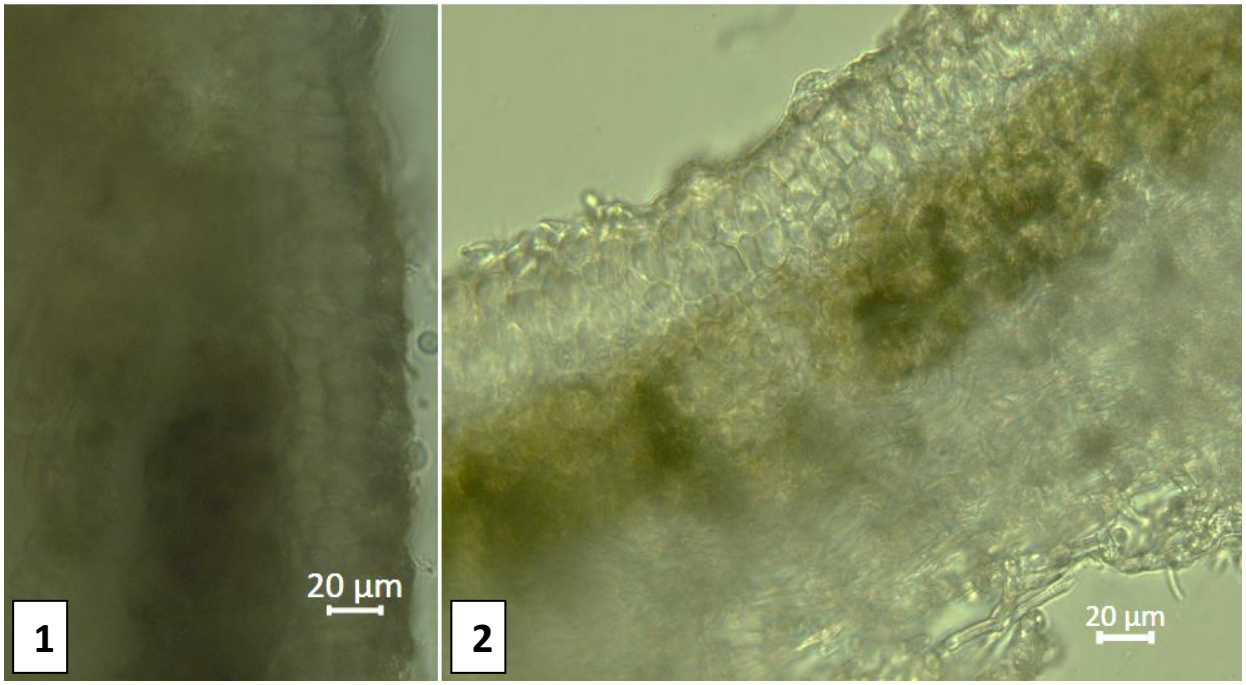


Рис. 30. Анатомические срезы талломов *Peltigera praetextata* онтогенетического состояния субсенильное (*ss*): 1 – обрывание альгального слоя, 2 – нарушение непрерывности альгального слоя

В сенильных (*s*) талломах в редких случаях регистрируются отдельные мелкие клетки фотобионта, как правило, при отсутствии сформированного альгального слоя (рис. 31).

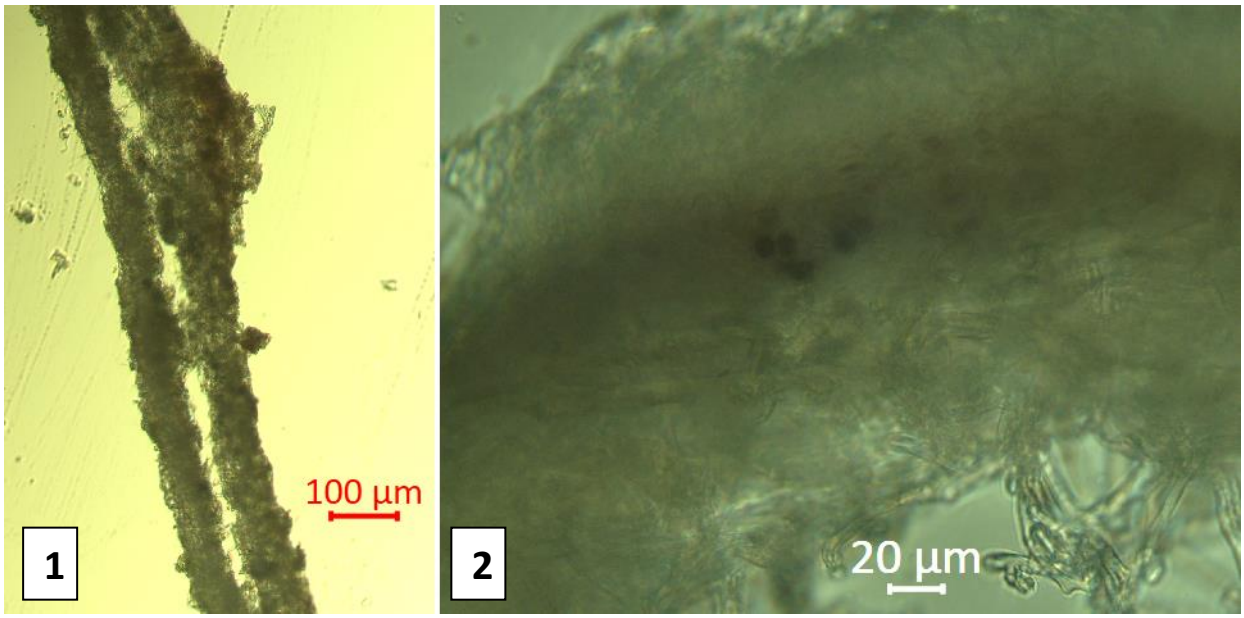


Рис. 31. Анатомические срезы талломов *Peltigera praetextata* онтогенетического состояния сенильное (*s*): 1 – полость на месте альгального слоя, 2 – отдельные клетки фотобионта среди заполненного гифами гриба пространства бывшего альгального слоя

Следует также отметить, что некрозы и признаки старения в исследуемой выборке были характерны для талломов постгенеративного периода и не встречались у талломов других периодов.

Значения коэффициентов вариации для анатомических параметров талломов *Peltigera praetextata*, представленных в таблице 11, приведены в таблице 12.

Таблица 12

Коэффициенты вариации анатомических параметров талломов разных онтогенетических состояний лишайника *Peltigera praetextata*

Состояние	Анатомический параметр					
	Общая толщина таллома	Толщина войлока	Толщина корового слоя	Толщина альгального слоя	Размер клеток водоросли	Толщина сердцевины
	CV, %					
im1	21	168	17	23	50	33
im2	24	112	22	19	19	28
im3	17	147	13	27	18	22
v1	27	156	19	21	15	43
v2	19	152	33	29	13	30
g	22	92	26	28	19	33
ss	15	198	23	78	61	25
s	19	330	15	515	298	27

Превышающие 100 % значения CV толщины войлока мы связываем с лёгкостью его отделения от старших частей таллома; на апикальной зоне (состояния *v1, v2, g, ss*) он присутствует всегда и развит хорошо, а на медиальной и базальной зонах таллома часто отсутствует. Высокие значения CV в *ss* и *s* состояниях связаны с малым числом образцов и различными степенями сохранности альгального слоя и клеток фотобионта в них.

От состояния имматурное 1 до состояния генеративное доля альгального слоя в талломе варьирует в очень небольших пределах 22–32 %, опускаясь до минимальных значений в постгенеративном периоде (рис. 32). Таким образом, фактически толщина фотокомпонента этого лишайника не изменяется на протяжении всего онтогенеза и только начинает деградировать в сенильной стадии.

Согласно известным литературным данным, толщина альгального слоя, среди других анатомических показателей – один из самых менее варьирующих и стабильных при развитии таллома лишайника. Так, установлено, что клетки водорослей в зрелых частях таллома функционируют достаточно долго с незначительной степенью деления и обновлением популяций (Hill, 1992), сохраняя при этом фотосинтетическую активность много лет. В исследованиях сделаны предположения, что механизм, подавляющий деление клеток водорослей, определяется действием антимитотических агентов, продуцируемых микобионтом (Sucharita et al., 1983), а также конкуренцией за фиксированный азот между симбионтами или органический углерод, транспортируемый от фотобионта к микобионту.

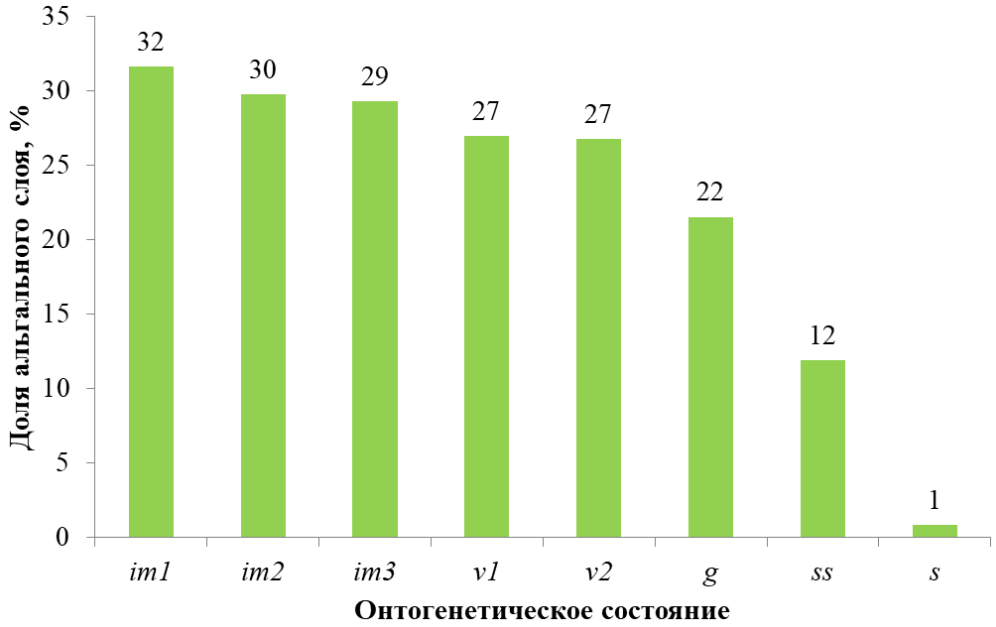


Рис. 32. Доля альгального слоя в талломах *Peltigera praetextata* разных онтогенетических состояний

Коэффициенты вариации для доли альгального слоя в талломах, находящихся на разных стадиях онтогенеза, представлены в таблице 13.

Таблица 13

Коэффициенты вариации доли альгального слоя талломов разных онтогенетических состояний лишайника *Peltigera praetextata*

Доля альгального слоя	Состояние							
	im1	*im2*	*im3*	*v1*	*v2*	*g*	*ss*	*s*
CV, %	15	17	13	19	20	19	66	300

В сенильном и субсенильном состоянии высокое варьирование толщины альгального слоя обусловлено неоднородностью анатомических слоев в этих талломах, связанных с локальными процессами деградации. В сенильном состоянии (*s*) CV превышает 100 %, поскольку в 3 случаях из 81 в медиальной зоне таллома встретились фрагменты альгального слоя с толщиной, характерной для состояния субсенильное (*ss*).

Снижение доли альгального слоя в талломе от состояния *im1* до *g* также связано с одновременным активным наращиванием массы микобионтом – это видно по данным таблицы 11 и отдельно продемонстрировано на графике соотношения толщины всех структур таллома, сформированных микобионтом и толщины альгального слоя (фотобионта) (рис. 33).

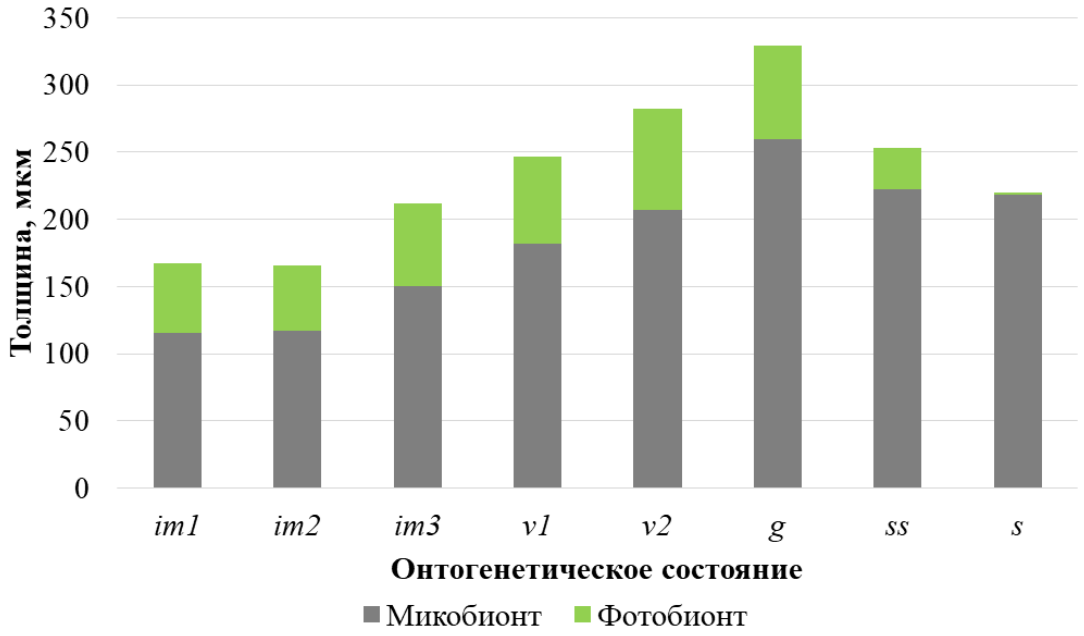


Рис. 33. Соотношение толщины микобионта и фотобионта в талломах *Peltigera praetextata* разных онтогенетических состояний

Согласно однофакторному дисперсионному анализу по толщине альгального слоя различий нет между состояниями *im1* и *im2, im3* и *v1*. Анализ анатомических параметров талломов *Peltigera praetextata*, принадлежащих к разным онтогенетическим состояниям, показал последовательное, постадийное протекание процессов роста и развития различных клеточных структур лишайникового организма и позволил выделить анатомические особенности каждого состояния. Доля фотобионта в молодых и зрелых талломах *Peltigera praetextata* колеблется в диапазоне 22–32 %, значительно снижаясь в постгенеративном периоде.

Имеющиеся на кафедре ботаники и физиологии растений ПетрГУ данные по анатомии хлоролишайника *Hypogymnia physodes*, цианобионтного лишайника *Nephroma parile* (Ach.) Ach. и цефалодиевого лишайника *Lobaria pulmonaria*, представленные далее, позволяют произвести сравнение разных видов и групп лишайников. В таблице 14 представлено сравнение доли альгального слоя в талломах разных онтогенетических состояний цианобионтных лишайников *Peltigera praetextata* и *Nephroma parile*.

Таблица 14

Сравнение доли альгального слоя талломов разных онтогенетических состояний двух видов цианобионтных лишайников

Цианобионтные лишайники			
Peltigera praetextata		*Nephroma parile**	
Состояние	Доля альгального слоя, %	Состояние	Доля альгального слоя, %
im1	31.7	Нет данных	
im2	29.8		
im3	29.3		
v1	27.0	*v1*	49.2
v2	26.8	*v2a*	37.8
		v2b	26
		v2c	25
g	21.5	*g*	19.2
ss	11.9	*ss*	24.8
s	0.8	*s*	22.9

Примечание. * – по данным Андросова, Тесля, 2020.

Использование одной методики выделения онтогенетических состояний позволяет произвести подробное сравнение полученных результатов. Цианобионтный лишайник *Nephroma parile* характеризуется достаточно высоким содержанием фотобионта в талломах состояния *v1* – практически половину слоевища занимает альгальный слой, в то время как у *Peltigera praetextata* в талломах этого состояния наблюдается доминирование микобионта. В целом, диапазон варьирования доли альгального слоя в талломе *Nephroma parile* очень широк – от 19.2 до 49.2 %, причём самое низкое среднее значение приходится на состояние *g*. Доля фотобионта в талломах лишайника *Peltigera praetextata* колеблется в диапазоне 22–32 %, а состояния *ss* и *s* характеризуются отмиранием фотобионта – его доля в талломе опускается до 0 % (в среднем по стадии 0.8 %). Таким образом, самое низкое значение приходится на состояние *s*. Дополнительно привлечём к обсуждению остальные данные по анатомии *Nephroma parile* (табл. 15).

Таблица 15

Анатомические параметры талломов разных онтогенетических состояний лишайника *Nephroma parile* (Андросова, Тесля, 2020)

Состояние	Общая толщина, мкм	Толщина корового слоя, мкм	Толщина альгального слоя, мкм	Толщина нижнего корового слоя, мкм	Толщина сердцевины, мкм
v1	85.42 ± 4.47	11.44 ± 0.75	42.05 ± 3.33	11.39 ± 0.58	22.85 ± 1.87
v2a	146.32 ± 8.71	21.32 ± 1.28	55.25 ± 5.32	19.43 ± 1.47	52.74 ± 5.30
v2b	163.88 ± 10.72	29.65 ± 2.28	42.65 ± 3.44	21.36 ± 1.03	76.02 ± 5.91
v2c	175.34 ± 10.48	27.40 ± 2.16	43.83 ± 3.35	22.67 ± 1.53	82.16 ± 6.10
g	273.42 ± 25.43	44.30 ± 4.52	52.45 ± 5.88	39.35 ± 4.35	136.09 ± 12.95
ss	155.35 ± 6.90	28.29 ± 1.78	38.54 ± 1.96	22.93 ± 1.26	70.87 ± 4.48
s	150.39 ± 7.40	28.88 ± 1.65	34.50 ± 1.70	21.99 ± 1.45	67.41 ± 3.76

По данным таблицы 15 видно, что в целом описанные для лишайника *Peltigera praetextata* закономерности онтогенетического развития на клеточном уровне характерны и для лишайника *Nephroma parile*. Наибольшая толщина всех анатомических структур талломов достигается на стадии *g*. В постгенеративном периоде толщина альгального слоя у этого лишайника снижается не так резко, как у *Peltigera praetextata*; по большей части

снижение общей толщины таллома происходит за счёт микобионта, на фоне чего доля альгального слоя приобретает большие значения, чем на стадии *g* (рис. 34).

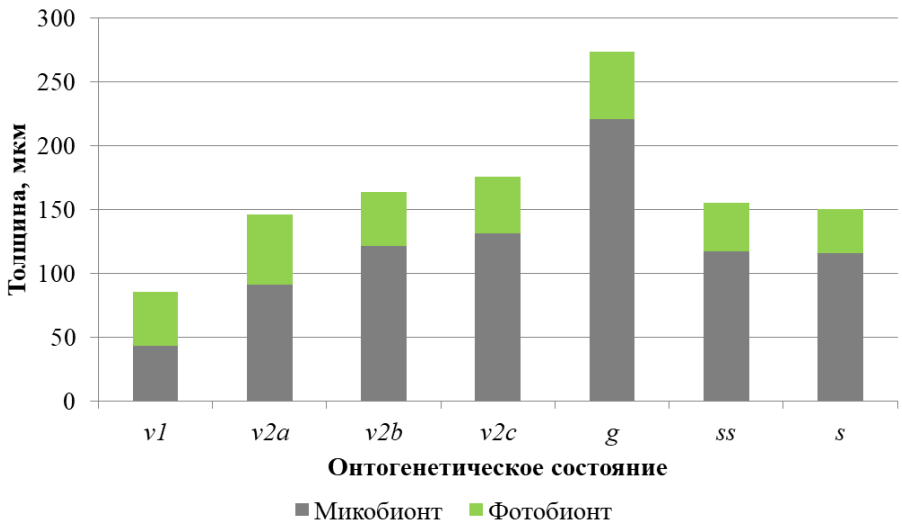


Рис. 34. Соотношение толщины микобионта и фотобионта в талломах *Nephroma parile* разных онтогенетических состояний

В ходе исследование было проведено сравнение и с другими видами лишайников, принадлежащими к разным структурным группам (табл. 16).

Таблица 16

Данные о доле альгального слоя в талломах хлоролишайника и цефалоидного лишайника

Хлоролишайник	Цефалоидный лишайник		
*Hypogymnia physodes**	*Lobaria pulmonaria***		
Доля альгального слоя, %	Стадия	Функционально-возрастная группа	Доля альгального слоя, %
12–64	Имматурная	Стерильные (*st*)	14.7–16.2
	Виргинильная	Гипосоредиозные (*s1*)	14.2–16.5
		Мезосоредиозные (*s2*)	15.1–13.3
		Гиперсоредиозные (*s3*)	17.5–21.2
	Генеративная	Фертильные (*fert*)	13.8–14.3
	Постгенеративная	Субсенильные (*s/sen*)	11.5–13.4
		Сенильные (*sen*)	12.3–19.8

Примечание. * – по данным Андросова, Суроева, 2018; ** – по данным Андросова, Чирва, 2019.

Различные подходы к выделению онтогенетических состояний не позволяют произвести детальное сравнение указанного параметра для конкретных состояний с нашим объектом, а анатомическое исследование лишайника *Hypogymnia physodes* вообще проводилось без привязки к онтогенетическим состояниям талломов, однако полученные значения доли альгального слоя в целом для видов подлежат сравнению. Таким образом, для хлоролишайника *Hypogymnia physodes* характерно варьирование доли альгального слоя в талломе в пределах 12–64 %, для цефалоидного лишайника *Lobaria pulmonaria* – 11.5–21.2 % (11–19 % в среднем по всей выборке). В цианобионтном лишайнике *Peltigera praetextata* доля фотобионта в талломе (состояния от *im1* до *g*) колеблется в диапазоне 22–32 %, снижаясь в субсенильном и сенильном состояниях до 0 %. Остаются неясными причины, по которым талломы аналогичных онтогенетических состояний других видов лишайников в постгенеративном периоде сохраняют достаточно высокий процент фотобионта в талломе. Значения анатомических параметров талломов *Lobaria pulmonaria* в течение онтогенетического развития достигают своих максимальных показателей в функционально-возрастной группе *fert* (аналогична состоянию *g*), однако толщина альгального слоя уменьшается постепенно и совместно с толщиной всех структур таллома, сформированных микобионтом. По результатам нашего исследования, в талломе *Peltigera praetextata* наиболее сильно в постгенеративном периоде уменьшалась толщина альгального слоя, а толщина микобионта снижалась намного меньше. Варьирование же доли фотобионта в талломе каждого вида связано с процессами роста и развития лишайникового организма, составляющими онтогенез, а широкие диапазоны изменчивости позволяют симбиотической ассоциации успешно существовать в различных условиях (Сонина, 2015).

4.3. Физиологические особенности некоторых онтогенетических состояний цианобионтного лишайника *Peltigera praetextata*

Влажность – ведущий фактор для поддержания жизнедеятельности лишайника, так как степень увлажнения таллома определяет интенсивность всех протекающих в нём физиологических процессов (Tretiach, Carpanelli, 1992; Андросова, 2012). Это обусловлено отсутствием специализированных органов для регуляции водного режима. Преодоление стрессов, связанных с недостатком или отсутствием влаги в местообитании, осуществляется с помощью состояния криптобиоза, в которое переходят лишайники при оводнённости

таллома в 5–10 % (Слонов, 2009). Цианолишайники для выхода из него и восстановления своей жизнедеятельности требуют наличия в среде капельно-жидкой воды (Honegger, 2006).

Оценка водного режима лишайников производится по двум параметрам: специфическая масса таллома (STM) и водоудерживающая способность (WHC). Для цианобионтного лишайника *Peltigera praetextata* исследований водного режима не проводилось. По имеющимся данным, в онтогенезе цефалоидного хлоролишайника *Lobaria pulmonaria* повышение показателя STM происходит совместно с увеличением размера в ходе развития таллома (MacDonald, Coxson, 2013).

В ходе исследования для талломов *Peltigera praetextata*, относящихся к разным онтогенетическим состояниям, были определены некоторые физиологические параметры (табл. 17).

Таблица 17

Средние значения исследованных параметров водного режима талломов *Peltigera praetextata* разных онтогенетических состояний

Параметры	Онтогенетическое состояние				
	v1	*v2*	*g*	*ss*	*s*
Общая толщина таллома, μm	247.10 ± 6.36	282.09 ± 5.14	329.71 ± 6.96	253.49 ± 4.35	219.83 ± 4.69
Площадь таллома, $см^2$	3.79 ± 1.39	10.13 ± 4.00	26.98 ± 8.15	15.42 ± 1.35	14.28 ± 3.68
STM, мг сух. веса · $см^{-2}$	5.91 ± 0.50	7.97 ± 0.62	12.36 ± 1.01	10.25 ± 1.12	10.50 ± 1.41
Максимальное водонасыщение, %	361 ± 21	329 ± 18	397 ± 17	375 ± 7	376 ± 12
WHC, мг H_2O · $см^{-2}$	15.09 ± 1.22	18.46 ± 2.41	37.15 ± 4.28	28.12 ± 2.52	28.67 ± 2.93

Показатель удельной поверхности талломов (STM) определяет степень удержания воды, а параметр водоудерживающей способности (WHC) является его функцией – последнее доказывается результатом проведённого регрессионного анализа и полученным близким к единице значением коэффициента детерминации (рис. 35).

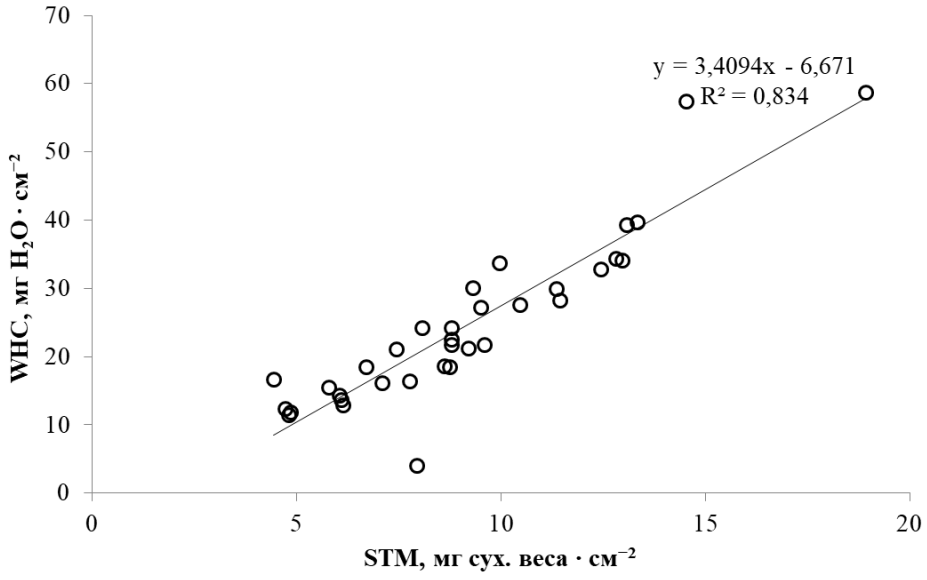


Рис. 35. Зависимость водоудерживающее способности (WHC) от значений параметра специфической массы таллома (STM) в талломах *Peltigera praetextata*

Данные таблицы 17 дополнительно представлены графически: значения параметра STM – на рисунке 36, максимальное водонасыщение – на рисунке 37, значения параметра WHC – на рисунке 38.

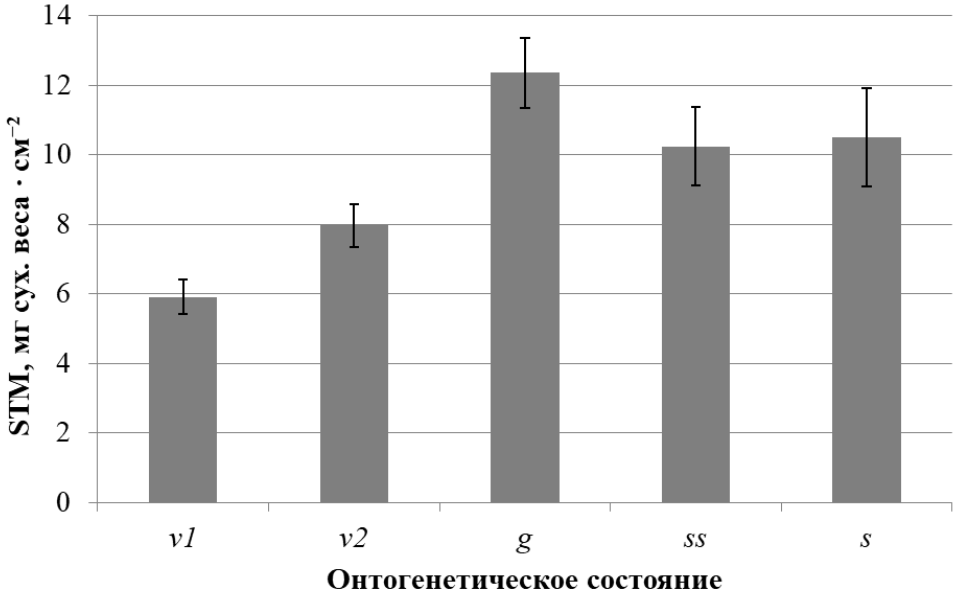


Рис. 36. Значения удельной поверхности (STM) талломов *Peltigera praetextata* разных онтогенетических состояний

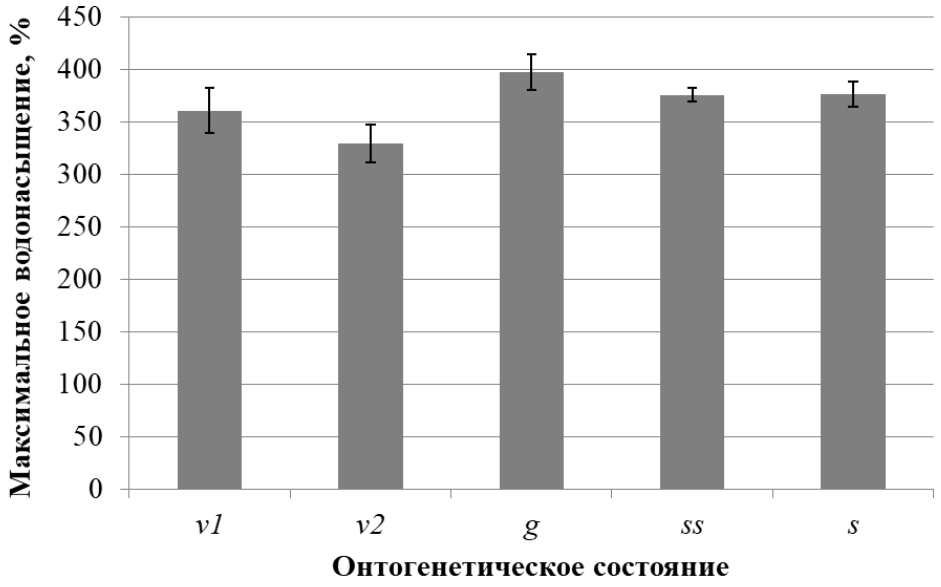


Рис. 37. Максимальное водонасыщение талломов *Peltigera praetextata* разных онтогенетических состояний

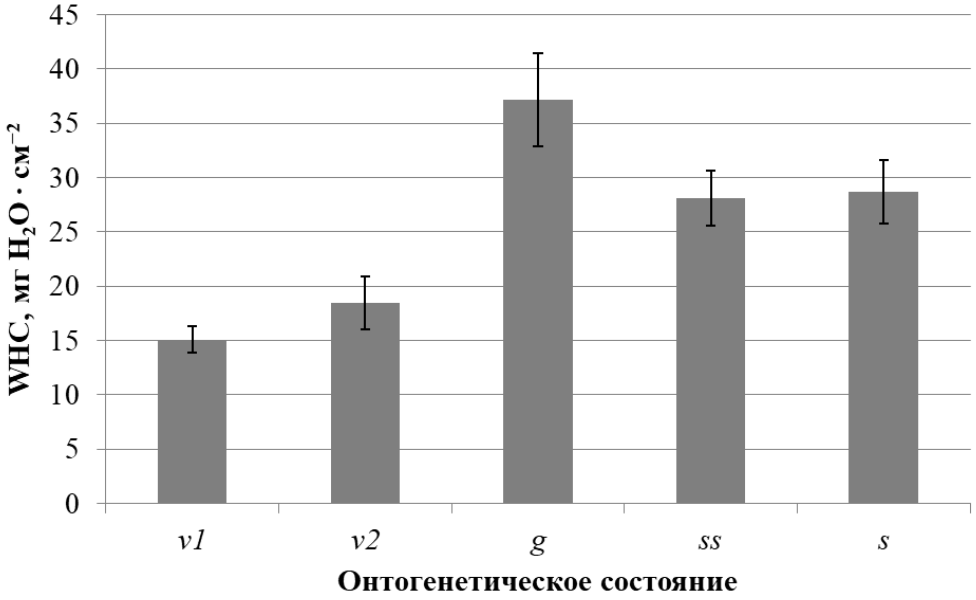


Рис. 38. Значения водоудерживающее способности (WHC) талломов *Peltigera praetextata* разных онтогенетических состояний

Специфическая масса таллома (STM) увеличивается от состояния *v1* до *g*, несколько падая у состояний *ss* и *s*. По результатам однофакторного дисперсионного анализа значимо не различаются состояния *g*, *ss* и *s*. В среднем таллом *Peltigera praetextata* впитывает воды в 3.5 раза больше своего сухого веса. Однако для состояния *v1* характерно повышенное максимальное водонасыщение в сравнении с состоянием *v2*, хотя все остальные показатели

закономерно увеличиваются от состояния *v1* до *g*. Вероятно, молодые талломы потенциально обладают большим по объему водопоглощением, но при этом по результатам реальной низкой водоудерживающей способностью (WHC). В данном случае различия достоверны только по отношению к состоянию *g*, остальные состояния между собой значимо не различаются.

Имеющиеся на кафедре ботаники и физиологии растений ПетрГУ данные по водному режиму хлоролишайника *Hypogymnia physodes* и цефалодиевого лишайника *Lobaria pulmonaria*, представленные в таблице 18, позволяют произвести сравнение разных видов лишайников.

Таблица 18

Сравнение средних значений исследованных параметров водного режима талломов разных онтогенетических состояний лишайников, принадлежащих к разным группам

Параметры	Группа лишайника	Вид лишайника	Онтогенетическое состояние	
			v1	*v2*
STM (мг сух. веса · см$^{-2}$)	Хлоролишайник	*Hypogymnia physodes**	12.29	23.68
	Цианобионтный	*Peltigera praetextata*	5.91	7.97
	Цефалодиевый	*Lobaria pulmonaria***	7.94	10.93
WHC (мг H_2O · см$^{-2}$)	Хлоролишайник	*Hypogymnia physodes**	82.38	65.48
	Цианобионтный	*Peltigera praetextata*	15.09	18.46
	Цефалодиевый	*Lobaria pulmonaria***	11.57	14.85

Примечание. * – по данным Андросова, Суроева, 2018; ** – по данным Андросова, Чирва, 2019.

Отметим, что рост показателя STM происходит с увеличением размера и возраста талломов всех представленных видов лишайников. STM цианобионтного лишайника *Peltigera praetextata* характеризуется самым низким значением среди сравниваемых видов трёх групп.

WHC цианобионтного лишайника немногим больше, чем у цефалодиевого *Lobaria pulmonaria*, но в разы меньше, чем у хлоролишайника *Hypogymnia physodes*. Это объясняет произрастание цианолишайников со мхами, поскольку они увеличивают период их гидратации.

Низкие по сравнению с хлоролишайниками значения исследованных параметров водного режима, необходимость наличия капельно-жидкой воды в среде для выхода из состояния криптобиоза и восстановления всех метаболических функций у цианолишайников объясняет их приуроченность к влажным местообитаниям с моховым покровом и уязвимость к изменениям условий местообитания.

4.4. Онтогенетические спектры цианобионтного лишайника *Peltigera praetextata* в сообществах с разной давностью нарушения

Онтогенетический спектр – число образцов каждого состояния онтогенеза вида в исследованных фитоценозах. Нами осуществлялся сбор образцов талломов цианобионтного лишайника *Peltigera praetextata* в трёх сообществах с разной давностью нарушения – от 80 до 250 лет. После определения качественного признака каждого из них – онтогенетического состояния – мы произвели анализ частоты встречаемости каждого такого состояния в трёх исследованных сообществах. Результаты представлены на рисунке 39, рисунке 40, рисунке 41.

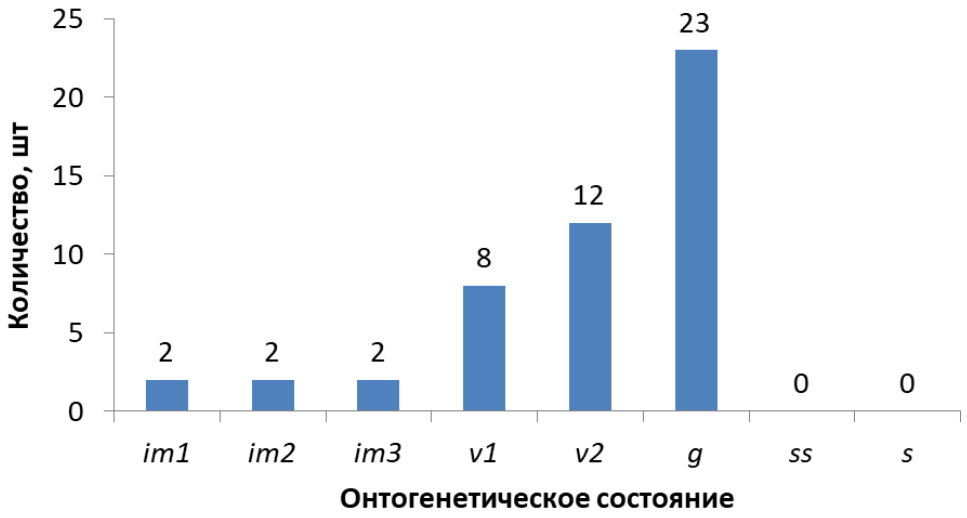


Рис. 39. Онтогенетический спектр цианобионтного лишайника *Peltigera praetextata* в сообществах с давностью последнего нарушения 80 лет (ПП 4, осинник злаково-черничный)

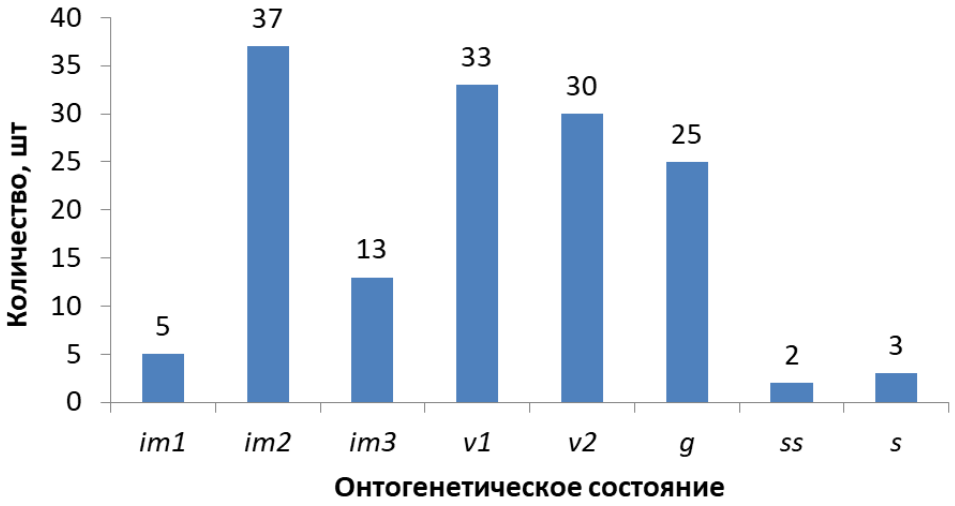


Рис. 40. Онтогенетический спектр цианобионтного лишайника *Peltigera praetextata* в сообществах с давностью последнего нарушения 170 лет (ПП 3, ельник кисличный)

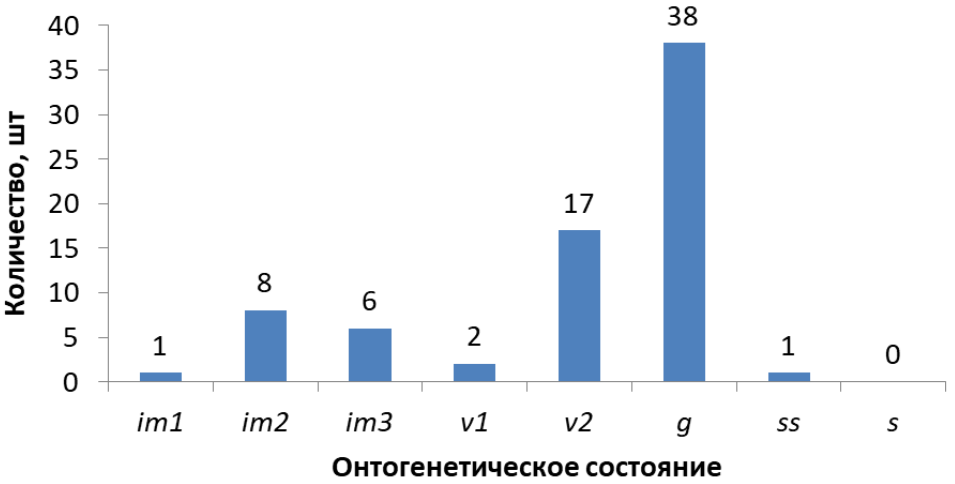


Рис. 41. Онтогенетический спектр цианобионтного лишайника *Peltigera praetextata* в сообществах с давностью нарушения 250 лет (ПП 8, ельник черничный свежий)

На пробной площади 4 с давностью последнего нарушения 80 лет наблюдается доминирование талломов прегенеративного периода (53.1 % от всех), большее количество из которых относится к состоянию *v2*. Доля особей генеративного периода несколько отстаёт – 46.9 %. Как известно, вегетативное размножение используется лишайниками для распространения на уже освоенной территории (Ott, 1987), значит половое – для распространения на территории, где ареал популяции ещё не широк. В данном сообществе популяция лишайника активно расширяет свой ареал с помощью полового размножения

гриба и закрепляется на захваченных субстратах с помощью вегетативных пропагул лишайникового организма.

Наиболее богатой на количество талломов всех онтогенетических состояний оказалась пробная площадь 3 с давностью последнего нарушения 170 лет. Доля талломов прегенеративного периода составляет 79.7 %, генеративного – 16.9 %, постгенеративного – 3.4 %, что говорит об успехе предшествовавшего процесса расширения ареала. Появляются особи сенильного (ss) и субсенильного (s) онтогенетического состояния.

На пробной площади 8 с давностью последнего нарушения 250 лет процессы расширения ареала идут медленно. Доля талломов прегенеративного периода – 46.6 %, генеративного – 52 %, постгенеративного – 1.4 %. Скорее всего, такое соотношение связано с явным доминированием ели на ПП 8 и недостатком в сообществе основного форофита *Peltigera praetextata* – осины.

В онтогенетическом спектре всех изученных сообществ наблюдается явное доминирование талломов *Peltigera praetextata* прегенеративного периода – их доля составляет 65.9 %. Доля талломов генеративного периода – 31.9 %, постгенеративного – 2.2 %.

Заключение

Цианолишайники составляют около 13–14% (Henskens et al., 2012) от всех известных лишайников и вносят вклад в азотный баланс различных экосистем (Forman, 1975; Antoine, 2004, Головко и др., 2015). Однако цианолишайники характеризуются высокой чувствительностью к изменениям условий местообитания (Rikkinen, 2015). Существенный вклад в понимание причин их уязвимости могут внести исследования хода онтогенеза, а также структурных и физиологических показателей талломов, находящихся на разных онтогенетических стадиях. Кроме того, эти знания необходимы и для активно развивающихся в современной лихенологии популяционных исследований – онтогенетические характеристики являются необходимой основой для анализа структуры популяций и прогнозирования их будущего.

Целью настоящей работы являлось изучение онтогенеза листоватого цианолишайника *Peltigera praetextata*, выявление морфологических и структурных особенностей отдельных его стадий. Сбор образцов талломов производился на постоянных пробных площадях в лесных сообществах средней тайги с давностью последнего нарушения 80–250 лет ГПЗ «Кивач». Образцы изучались в лабораторных условиях на кафедре ботаники и физиологии растений ПетрГУ. В ходе исследования были выявлены онтогенетические состояния, особенности их морфологии, анатомии и водного режима, а также представлены онтогенетические спектры в изученных сообществах с разной давностью нарушения.

В результате исследования было выявлено 12 онтогенетических состояний цианолишайника *Peltigera praetextata*, входящих в 4 периода. Дано последовательное описание протекания онтогенетического развития от состояния *sp* до состояния *s* с привлечением богатого иллюстративного материала.

В ходе работы подробно разобраны рост и развитие листоватого таллома и его морфоструктур от состояния *im1* до состояния *s*, представлены таблицы с численными характеристиками, отражающими каждое состояние онтогенеза. Проведённое анатомическое исследование позволило выявить дополнительные признаки каждого онтогенетического состояния и провести сравнение с другими видами и группами лишайников.

Изученные параметры водного режима *Peltigera praetextata* в сравнении с данными для других групп лишайников подтвердили высказываемые другими авторами причины чувствительности цианолишайников к условиям местообитаний. Кроме того, полученные данные, подтвердили обоснованность выделенных онтогенетических стадий.

Полученные данные по онтогенетическому спектру цианобионтного лишайника *Peltigera praetextata* в лесных сообществах средней тайги с давностью последнего нарушения 80–250 лет выявили доминирование особей прегенеративного периода в сообществах с давностью нарушения в 80 и 170 лет, и доминирование особей генеративного периода в сообществе с давностью последнего нарушения 250 лет. В онтогенетическом спектре по всем изученным сообществам ГПЗ «Кивач» преобладают талломы прегенеративного периода – их доля составляет 65.9 %.

В связи с тем, что подобное исследование для цианобионтного лишайника *Peltigera praetextata* проведено впервые, полученные данные нуждаются в дальнейшей обработке и анализе. Необходимо продолжение исследований, в которых будут рассмотрены связи условий местообитаний вида *Peltigera praetextata* и структурно-функциональных особенностей разных стадий онтогенеза, увеличение числа измеряемых и оцениваемых параметров талломов. Полученные результаты по водному режиму на шаг приближают нас к пониманию причин уязвимости цианолишайников как компонентов экосистем. Имеющиеся теперь благодаря нашему исследованию данные по онтогенезу и морфогенезу этого вида возможно могут стать базисом для других исследований цианолишайников, а также для изучения популяционной структуры этого вида в сообществах.

Выводы

1. На основе концепции дискретного описания онтогенеза выделено и подробно описано 4 периода и 12 онтогенетических состояний цианобионтного лишайника *Peltigera praetextata*: латентный (*sp*), прегенеративный (*pr, prt, j, im1, im2, im3, v1, v2*), генеративный (*g*), постгенеративный (*ss, s*).

2. Все морфологические и структурные элементы достигают максимальных показателей в состоянии *g*: длина ризин – 0.60 ± 0.02 см, ширина жилок – 0.07 ± 0.00 см, длина лопастей – 5.97 ± 0.30 см, ширина лопастей – 1.96 ± 0.12 см, общая толщина таллома – 329.71 ± 6.96 мкм, толщина войлока – 51.09 ± 4.53 мкм, толщина корового слоя – 57.56 ± 1.42 мкм, толщина альгального слоя – 70.08 ± 1.86 мкм, размер клеток водоросли – 12.18 ± 0.22 мкм, толщина сердцевины – 199.04 ± 6.32 мкм. Доля альгального слоя талломов онтогенетических состояний от *im1* до *g* варьирует в пределах 22–32 %. На поздних стадиях развития (*ss, s*) доля альгального слоя уменьшается до 0 %.

3. Водоудерживающая способность (WHC, мг $H_2O \cdot см^{-2}$) талломов *Peltigera praetextata* разных онтогенетических состояний составила: *v1* – 15.09, *v2* – 18.46, *g* – 37.15, *ss* – 28.12, *s* – 28.67. Максимальным водонасыщением (397 %) обладают генеративные (*g*) талломы. Талломы *Peltigera praetextata* обладают низкой водоудерживающей способностью по сравнению с хлоролишайниками, но несколько более высокой по сравнению с цефалодиевыми лишайниками.

4. Совместно с увеличением удельной поверхностной площади талломов лишайника *Peltigera praetextata* (STM, мг сух. веса $\cdot$ $см^{-2}$) водоудерживающая способность линейно увеличивается (WHC, мг $H_2O \cdot см^{-2}$).

5. В онтогенетическом спектре всех изученных сообществ наблюдается доминирование талломов *Peltigera praetextata* прегенеративного периода – их доля составляет 65.9 %. Доля талломов генеративного периода – 31.9 %, постгенеративного – 2.2 %.

Список литературы

1. Андросова, В. И. Особенности физиологии и биохимии лишайников / В. И. Андросова // Лишайники : учебное пособие. Ч. 2. Физиология, экология, лихеноиндикация. — Петрозаводск : Изд-во ПетрГУ, 2012. — С. 8–73.
2. Андросова, В. И. Параметры водного режима талломов лишайника лобария лёгочная (*Lobaria pulmonaria*) лесных сообществ южной Карелии / В. И. Андросова, О. В. Чирва, Р. В. Игнатенко // Экология и эволюция: новые горизонты: материалы Международного симпозиума, посвященного 100-летию академика С. С. Шварца (1–5 апреля, 2019, г. Екатеринбург). — Екатеринбург : Гуманитарный университет, 2019. — 215–217 с.
3. Булдаков, М. С. Внутривидовая изменчивость жизнеспособности соредий *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl. (*Ascomycota*: *Lecanorales*) / М. С. Булдаков // Экология. — 2010. — № 3. — С. 173–179.
4. Войцехович, А. А. Водоросли-фотобионты лишайников / А. А. Войцехович, О. В. Надеина // Флора лишайников России. Биология, экология, разнообразие, распространение и методы изучения лишайников. — М. : Товарищество научных изданий КМК, 2014. — С. 143–175.
5. Войцехович, А. А. Фотобионты лишайников. 1: разнообразие, экологические особенности, взаимоотношения и пути совместной эволюции с микобионтом / А. А. Войцехович, Т. И. Михайлюк, Т. М. Дариенко // Альгология. — 2011. — Т. 21, вып. 1. — С. 3–26.
6. Гимельбрант, Д. Е. Таллом и репродуктивные структуры лишайников / Д. Е. Гимельбрант, Е. С. Кузнецова // Флора лишайников России. Биология, экология, разнообразие, распространение и методы изучения лишайников. — М. : Товарищество научных изданий КМК, 2014. — С. 63–142.
7. Головко, Т. К. Фотосинтетические пигменты и азот в талломах лишайников бореальной флоры / Т. К. Головко, О. В. Дымова, Г. Н. Табаленкова, Т. Н. Пыстина // Теоретическая и прикладная экология. — 2015. — № 4. — С. 38–44.
8. Голубкова, Н. С. Внешнее и внутреннее строение лишайников / Н. С. Голубкова // Жизнь растений. Том 3. Водоросли. Лишайники. — М. : Просвещение, 1977. — С. 390–420.
9. Голубкова, Н. С. Семейство пельтигеровые (*Peltigeraceae*) / Н. С. Голубкова // Жизнь растений. Том 3. Водоросли. Лишайники. — М. : Просвещение, 1977а. — С. 449–451.

10. Ивантер, Э. В. Введение в количественную биологию : учеб. пособие / Э. В. Ивантер, А. В. Коросов. — Петрозаводск : Изд-во ПетрГУ, 2011. — 302 с.
11. Игнатенко, Р. В. Онтогенез лишайника *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. в растительных сообществах бореальной зоны / Р. В. Игнатенко, В. Н. Тарасова, Е. Ф. Марковская // Онтогенез. — 2020. — Т. 51, № 2. — С. 132–142.
12. Игнатенко, Р. В. Экология лишайника *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. в растительных сообществах Карелии : специальность 03.02.08 «Экология» : диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук / Игнатенко Роман Викторович ; Ботан. ин-т им. В. Л. Комарова РАН. — СПб, 2018. — 220 с.
13. Лиштва, А. В. Лихенология : учеб.-метод. пособие / А. В. Лиштва. — Иркутск : Изд-во Иркут. гос. ун-та, 2007. — 121 с.
14. Макрый, Т. В. Экология лишайников / Т. В. Макрый // Флора лишайников России. Биология, экология, разнообразие, распространение и методы изучения лишайников. — М. : Товарищество научных изданий КМК, 2014. — С. 242–261.
15. Маторин, Д. Н. Изучение особенностей фотосинтеза лишайников с использованием методов флуоресценции хлорофилла / Д. Н. Маторин, А. А. Алексеев, С. Н. Горячев, Л. Б. Братковская, В. С. Орлова // Вестник РУДН, серия Экология и безопасность жизнедеятельности. — М., 2013. — №3. — С. 5–11.
16. Методы изучения лесных сообществ : [Монография] / [Е. Н. Андрева, И. Ю. Баккал, В. В. Горшков и др.]; Рос. акад. наук. Ботан. ин-т им. В. Л. Комарова. — СПб. : НИИХ Химии СПбГУ, 2002. — 240 с.
17. Михайлова, И. Н. Анализ субпопуляционных структур эпифитных лишайников (на примере *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm.) / И. Н. Михайлова // Вестник Нижегородского университета им. Н. И. Лобачева. — 2005. — № 1. — Вып. 9. — С. 124–134.
18. Окснер, А. Н. Визначник лишайників УРСР / А. Н. Окснер. — К. : Вид-во АН УРСР, 1937. — 341 с.
19. Окснер, А. Н. Определитель лишайников СССР. Морфология, систематика и географическое распространение / А. Н. Окснер. — Вып. 2. — Л. : Наука, 1974. — 283 с.
20. Пыстина, Т. Н. Видовое разнообразие цианобионтных лишайников и их азотфиксирующая активность на территории Республики Коми / Т. Н. Пыстина, Г. Г. Романов // Ботанический журнал. — 2010. — Т. 95. — № 2. — С. 177–187.

21. Работнов, Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах / Т. А. Работнов // Тр. БИН АН СССР. — Геоботаника. — 1950. Сер. 3. — Вып. 6. — С. 7–204.
22. Сабинин, Д. А. Физиология развития растений / Д. А. Сабинин. – Акад. наук СССР. Ин-т физиологии растений им. К. А. Тимирязева. — М. : Изд-во Акад. наук СССР, 1963. — 196 с.
23. Семенова Н. А. Критерии для выделения онтогенетических состояний лишайника *Lobaria pulmonaria* (L.) Th. Fr. // Актуальные проблемы биологии и экологии: Тезисы докладов XII молодежной научной конференции Института биологии Коми НЦ УрО РАН (Сыктывкар, Республика Коми, Россия 4–7 апреля 2005 г.). — Сыктывкар, 2005. — С. 212–213.
24. Слонов, Л. Х. Эколого-физиологические особенности лишайников горной системы Центральной части Северного Кавказа / Л. Х. Слонов, Т. Л. Слонов, З. М. Ханов. — Нальчик : Эльбрус, 2009. — 155 с.
25. Солодянкин, П. А. Органические метаболиты лишайников: потенциал, причины, сдерживающие широкое производство на их основе фармацевтических препаратов, перспективы исследований / П. А. Солодянкин // Актуальные вопросы современной науки и практики: Сборник статей по материалам II Международной научно-практической конференции (28 апреля 2020 г., г. Уфа). — Уфа: Изд. НИЦ Вестник науки, 2020 — С. 10–19.
26. Сонина, А. В. Функциональные адаптации фотосинтетического аппарата эпилитных лишайников к условиям побережий Белого и Баренцева морей / А. В. Сонина, Е. Ф. Марковская, А. А. Кособрюхов // Растения в условиях глобальных и локальных природно-климатических и антропогенных изменений. Тезисы докладов Всероссийской научной конференции с международным участием и школы для молодых ученых (21–26 сентября 2015 г.). — Петрозаводск : Карельский научный центр РАН. — 2015. — С. 502.
27. Стаселько, Е. А. Биоиндикация и экологическое районирование урбанизированных территорий (на примере города Элиста) : специальность 03.00.16 «Экология» : диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук / Стаселько Елена Анатольевна ; Астрахан. гос. ун-т. — Астрахань, 2007. — 148 с.
28. Суетина, Ю. Г. Изменения эпифитной лихенофлоры и структуры популяции *Xanthoria parietina* (L.) Th. Fr. в городской среде : специальность 03.00.16 «Экология» :

автореферат дис. ... канд. биологических наук / Суетина Юлия Геннадиевна ; Йошкар-Ола, 1999. — 26 с.

29. Суетина, Ю. Г. Изменчивость признаков в онтогенезе эпифитного лишайника *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl. / Ю. Г. Суетина, Н. В. Глотов // Онтогенез. — 2014. — Т. 45, № 3. — С. 201–206.
30. Суетина, Ю. Г. Онтогенез и возрастно-виталитетная структура популяции лишайника *Evernia prunastri* (L.) Ach. / Ю. Г. Суетина, Е. И. Ямбердова // Вестник Удмуртского университета. Серия «Биология». Науки о земле. — 2010. — Вып. 3. — С. 44–52.
31. Суетина, Ю. Г. Онтогенез и морфогенез кустистого лишайника *Usnea florida* (L.) Weber ex F. H. Wigg. / Ю. Г. Суетина, Н. В. Глотов // Онтогенез. — 2010. — Т. 41, № 1. — С. 32–40.
32. Суетина, Ю. Г. Онтогенез и популяционная структура *Xanthoria parietina* (L.) Th. Fr. В различных экологических условиях / Ю. Г. Суетина // Экология. — 2001. — № 3. — С. 203–208.
33. Суетина, Ю. Г. Онтогенетическая изменчивость морфологических признаков эвернии сливовой (*Evernia prunastri* (L.) Ach.) на разных видах деревьев в различных экологических условиях / Ю. Г. Суетина // Самарский научный вестник. — 2017. — Т. 6, № 4 (21). — С. 71–76.
34. Суетина, Ю. Г. Популяционно-онтогенетические исследования эпифитных лишайников / Ю. Г. Суетина, Н. В. Глотов // Теоретические проблемы экологии и эволюции: Шестые Любищевские чтения, 11-й Всероссийский популяционный семинар и Всероссийский семинар «Гомеостатические механизмы биологических систем» с общей темой «Проблемы популяционной экологии» (Тольятти, 6–10 апреля 2015 г.). — Тольятти : Кассандра, 2015. — С. 288–292.
35. Суетина, Ю. Г. Структура популяции лишайника *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl. на разных форофитах / Ю. Г. Суетина // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. — 2016. — Т. 18, №2. — С. 217–220.
36. Табаленкова, Г. Н. Элементный состав биомассы некоторых видов лишайников бореальной зоны на европейском северо-востоке / Г. Н. Табаленкова, И. В. Далькэ, Т. К. Головко // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. — 2016. — Т. 18, №2. — С. 221–225.
37. Уранов, А. А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов / А. А. Уранов // Биол. науки. — 1975. — № 2. — С. 7–34.

38. Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии) / Л. Б. Заугольнова, Л. А. Жукова, А. С. Комаров и др, — М. : Наука, 1988. — 184 с.
39. Abdulmanova, S. U. Variations in the Growth Rate of *Cladonia* Lichens during LongTerm Postfire Successions in the North of West Siberia / S. U. Abdulmanova, S. N. Ektova // Contemporary Problems of Ecology. — 2015. — Vol. 8, No. 3. — P. 326–336.
40. Ainsworth & Bisby's Dictionary of the Fungi / Ed. by P. M. Kirk, P. F. Cannon, D. W. Minter, J. A. Stalpers // CAB International. — 2008. — 771 p.
41. Alam, M. A. Soluble carbohydrates and relative growth rates in chloro-, cyano- and cephalolichens: effects of temperature and nocturnal hydration / M. A. Alam, Y. Gauslaa, K. A. Solhaug // New Phytologist. — 2015. — № 208. — P. 750–762.
42. Antoine, M. E. An ecophysiological approach to quantifying nitrogen fixation by *Lobaria oregano* / M. E. Antoine // Bryologist. — 2004. — № 107. — P. 82–87.
43. Beck, A. Myco-photobiontal selection in a Mediterranean cryptogam community with *Fulgensia fulgida* / A. Beck, T. Kasalicky, G. Rambold // New Phytologist. — 2002. — № 153. — P. 317–326.
44. Chekanov, K. Spatial organization of the three-component lichen *Peltigera aphthosa* in functional terms / K. Chekanov, A. Feoktistov, E. Lobakova // Physiologia Plantarum. — 2017. — № 160 (3). — P. 328–338.
45. Dahlman, L. Growth in two foliose tripartite lichens, *Nephroma arcticum* and *Peltigera aphthosa*: empirical modelling of external *vs* internal factors / L. Dahlman, K. Palmqvist // Functional Ecology. — 2003. — № 17. — P. 821–831.
46. Ellis, C. J. Contrasting functional traits maintain lichen epiphyte diversity in response to climate and autogenic succession / C. J. Ellis, B. J. Coppins // Journal of biogeography. — 2006. — № 33 (9). — P. 1643–1656.
47. Fedrowitz, K. Metapopulation dynamics and future persistence of epiphytic cyanolichens in a European boreal forest ecosystem / K. Fedrowitz, M. Kuusinen, T. Snäll // Journal of Applied Ecology. — 2012. — Vol. 49 (2). — P. 493–502.
48. Forman, R. T. T. Canopy lichens with blue-green algae – nitrogen source in a Colombian rainforest / R. T. T. Forman // Ecology. — 1975. — № 56. — P. 1176–1184.
49. Henskens, F. L. Cyanolichens can have both cyanobacteria and green algae in a common layer as major contributors to photosynthesis / F. L. Henskens, T. G. Allan Green, A. Wilkins // Annals of Botany. — 2012. — № 110. — P. 555–563.
50. Hill, DJ Lobe growth in lichen thalli / DJ Hill // Symbiosis. — 1992. — № 12. — P. 43–55.

51. Honegger, R. Water relations in lichens // Fungi in the Environment / Ed. G. Gadd, S. Watkinson, & P. Dyer, Cambridge : Cambridge University Press, 2006. — P. 185–200.
52. Jüriado, I. Relationships between mycobiont identity, photobiont specificity and ecological preferences in the lichen genus *Peltigera* (*Ascomycota*) in Estonia (northeastern Europe) / I. Jüriado, U. Kaasalainen, M. Jylhä, J. Rikkinen // Fungal Ecology. — 2019. — № 39. — P. 45–54.
53. Kaasalainen, U. Cyanobacteria produce a high variety of hepatotoxic peptides in lichen symbiosis / U. Kaasalainen, D. P. Fewer, J. Jokela, M. Wahlsten, K. Sivonen, J. Rikkinen // Proceedings of the National Academy of Sciences. — 2012. — Vol. 109, № 15. — P. 5886–5891.
54. Kappen, L. Die Kaltresistenz einiger Makrolichenen / L. Kappen, O. L. Lange // Flora. – 1972. — Bd 161. — P. 1–29
55. Kershaw, K. A. Physiological ecology of lichens / K. A. Kershaw. — Cambridge : Cambridge Univ. Press, 1985. — 293 p.
56. Lange, O. L. Pflanxenleben unter Stress: Flechten als Pioniere der Vegetation an Extremstandorten der Erde / O. L. Lange. — Rostra Universitatis Wirceburgensis, 1992. — 59 p.
57. Lesica, P. Differences in lichen and bryophyte communities between old-growth and managed second-growth forests in the Swan Valley, Montana / P. Lesica, B. McCune, S. V. Cooper, W. S. Hong // Canadian Journal of Botany. — 1991. — Vol. 69 (8). — P. 1745–1755.
58. MacDonald, A. A comparison of *Lobaria pulmonaria* population structure between subalpine fir (*Abies lasiocarpa*) and mountain alder (*Alnus incana*) host-tree species in British Columbia's inland temperate rainforest / A. MacDonald, D. Coxson // Botany. — 2013. — № 91. — P. 535–544.
59. Mikhailova, I. Influence of environmental factors on the local-scale distribution of cyanobacterial lichens: case study in the North Urals, Russia / I. Mikhailova, M. Trubina, E. Vorobeichik, C. Scheidegger // Folia Cryptogamica Estonica. — 2005. — № 41. — P. 45–54.
60. Millanes, A. M. *Cyphobasidium* gen. nov., a new lichen-inhabiting lineage in the *Cystobasidiomycetes* (*Pucciniomycotina*, *Basidiomycota*, *Fungi*) / A. M. Millanes, P. Diederich, M. Wedin // Fungal Biology. — 2016. — Vol. 120, Is. 11. — P. 1468–1477.

61. Nardini, A. Water relation parameters of six *Peltigera* species correlate with their habitat preferences / A. Nardini, A. Marchetto, M. Tretiach // Fungal Ecology. — 2013. — Vol. 6, Is. 5. — P. 397–407.
62. Nash III, T. H. Lichen biology / T. H. Nash III (ed.). — Cambridge University Press, 1996. — P. 1–8; 88–135.
63. Nash III, T. H. Nitrogen, its metabolism and potential contribution to ecosystems / T. H. Nash III (ed.). — Cambridge University Press, 2008. — P. 216–233.
64. Nordic Lichen Flora Vol. 3. Cyanolichens / P. M. Jørgensen, T. Tønsberg, O. Vitikainen. — Uddevalla : The Nordic Lichen Society, Museum of Evolution, Uppsala University, Sweden, 2007. — 219 p.
65. Ott, S. Photosymbiodemes and their development in *Peltigera venosa* / S. Ott // Lichenologist. — 1988. — № 20(4). — P. 361–368.
66. Ott, S. Reproductive strategies in lichens // Progress and problems in lichenology in the eighties / E. Peveling [ed.]. — Bibliotheca Lichenologica. — 1987. — Vol. 25. — P. 81–93.
67. Palmqvist, K. Carbon economy in lichens / K. Palmqvist // New Phytologist. — 2000. — № 148. — P. 11–36.
68. Rikkinen, J. Cyanolichens / J. Rikkinen // Biodiversity and Conservation. — 2015. — № 24. — P. 973–993.
69. Rikkinen, J. Cyanolichens: An Evolutionary Overview // Cyanobacteria in Symbiosis / A. N. Rai, B. Bergman & U. Rasmussen [eds.]. — Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, 2002. — P. 31–72.
70. Rikkinen, J. Molecular studies on cyanobacterial diversity in lichen symbioses / J. Rikkinen // MycoKeys. — 2013. — № 6. — P. 3–32.
71. Smith, D. Carbohydrate movement from autotrophs to heterotrophs in parasitic and mutualistic symbiosis / D. Smith, L. Muscatine, D. Lewis // Biological Reviews. — 1969. — № 44. — P. 17–85.
72. Smith, D. Lichen physiology XIII. Effects of rewetting dry lichens / D. Smith, S. Molesworth // New Phytologist. — 1973. — № 72. — P. 525–533.
73. Spribille, T. Basidiomycete yeasts in the cortex of ascomycete macrolichens / T. Spribille et al. // Science. — 2016. — Vol. 353, Is. 6298. — P. 488–492.
74. Stocker-Wörgötter, E. Thallus Formation of the Cyanobacterial Lichen *Peltigera didactyla* from Soredia under Laboratory Conditions / E. Stocker-Wörgötter, R. Türk // Bot. Acta. — 1990. — № 103. — P. 315–321.

75. Stocker-Wörgötter, E. Thallus formation of two cyanobacterial lichens: *Peltigera didactyla* and *Peltigera praetextata*, under laboratory conditions / E. Stocker-Wörgötter // Bulletin de la Société Botanique de France. Lettres Botaniques. — 1991. — № 138 (3). — P. 179–187.
76. Sucharita, B. Extraction of lecanoric acid from *Parmelia andina* Mull. Arg. & its effect on mitosis in *Allium crepa* L. root tips / B. Sucharita, D. Malleshwar, C. Manoharachary, K. Muralikrishna // Current Science (India). — 1983. — № 52. — P. 21–22.
77. Tretiach, M. Chlorophyll content and morphology as factors influencing the photosynthetic rate of *Parmelia caperata* / M. Tretiach, A. Carpanelli // The Lichenologist. — 1992. — V. 24. — P. 81–90.
78. Tschermak-Woess, E. The algal partner // CRC Handbook of Lichenology. — Boca Raton, Fla. : CRC Press, 1989. — P. 39–92.
79. Tuovinen, V. Two Basidiomycete Fungi in the Cortex of Wolf Lichens / V. Tuovinen et. al. // Current Biology. — 2019. — Vol. 29, Is. 3. — P. 476–483.
80. Заповедник Кивач | РАСТИТЕЛЬНОСТЬ И ФЛОРА ЗАПОВЕДНИКА // Жемчужина Карелии. Город Кондопога [Электронный ресурс]. URL: http://www.kondopoga.ru/2153-zapovednik-kivach-rastitelnost-i-flora-zapovednika.html (дата обращения: 07.05.2020).
81. Заповедник Кивач | ФЛОРА ЗАПОВЕДНИКА // Жемчужина Карелии. Город Кондопога [Электронный ресурс]. URL: http://www.kondopoga.ru/2155-zapovednik-kivach-flora-zapovednika.html (дата обращения: 07.05.2020).
82. Кивач государственный природный заповедник // Заповедная Россия [Электронный ресурс]. URL: http://www.zapoved.net/index.php/katalog/regiony-rossii/severo-zapadnyj-fo/respublika-kareliya/Кондопожский_район/595-заповедник_Кивач (дата обращения: 07.05.2020).
83. Лишайники // Википедия [Электронный ресурс]. URL: https://ru.wikipedia.org/wiki/Лишайники (дата обращения: 15.06.2019).
84. Мхи и лишайники // ФГБУ «Государственный заповедник «Кивач» [Электронный ресурс]. URL: https://zapkivach.ru/company/projects/flora/mkhi-i-lishayniki/ (дата обращения: 07.05.2020).
85. Общая информация // ФГБУ «Государственный заповедник «Кивач» [Электронный ресурс]. URL: https://zapkivach.ru/company/projects/klimat/obshchaya-informatsiya/ (дата обращения: 07.05.2020).
86. Покровное оледенение. Рельеф заповедника // ФГБУ «Государственный заповедник «Кивач» [Электронный ресурс]. URL:

https://zapkivach.ru/company/projects/geologiya/pokrovnoe-oledenenie-relef-zapovednika/ (дата обращения: 07.05.2020).

87. Почвы // ФГБУ «Государственный заповедник «Кивач» [Электронный ресурс]. URL: https://zapkivach.ru/company/projects/geologiya/pochvy/ (дата обращения: 07.05.2020).
88. Расположение заповедника "Кивач" // ФГБУ «Государственный заповедник «Кивач» [Электронный ресурс]. URL: https://zapkivach.ru/company/projects/raspolozhenie/raspolozhenie-zapovednika-kivach/ (дата обращения: 07.05.2020).
89. Растительный мир // ФГБУ «Государственный заповедник «Кивач» [Электронный ресурс]. URL: https://zapkivach.ru/company/projects/flora/rastitelnyy-mir/ (дата обращения: 07.05.2020).
90. *Peltigera* // Wikipedia [Электронный ресурс]. URL: https://en.wikipedia.org/wiki/Peltigera (дата обращения: 20.08.2019).