

Дыхательная активность талломов некоторых видов лишайников – представителей антарктической флоры

М. А. ШЕЛЯКИН¹, М. П. АНДРЕЕВ², Г. Н. ТАБАЛЕНКОВА¹, Т. К. ГОЛОВКО¹

¹Институт биологии Коми научного центра УрО РАН
167982, Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 28
E-mail: shelyakin@ib.komisc.ru

²Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376, Санкт-Петербург, ул. Профессора Попова, 2

Статья поступила 09.08.2018

После доработки 26.11.2018

Принята к печати 26.11.2018

АННОТАЦИЯ

Представлены данные о дыхательной активности талломов 12 видов антарктических лишайников. Установлено, что листоватые лишайники дышали интенсивней кустистых. Скорость поглощения O_2 положительно коррелировала с содержанием азота в биомассе талломов и зависела от температуры. С увеличением температуры от 5 до 15 °С интенсивность дыхания возрастала в 2,2–2,4 раза. Реакция дыхания на дальнейшее повышение температуры была видоспецифичной. Снижение температурного коэффициента дыхания Q_{10} с увеличением температуры талломов до 35 °С наиболее выражено у эндемичного вида *Usnea aurantiaco-atra*, хорошо адаптированного к антарктическим условиям. Расчеты показали, что в летний период за сутки лишайники могут использовать на дыхание количество субстрата, эквивалентное 0,8–1,4 % сухой биомассы таллома. Затраты на дыхание у лишайников, сохраняющих функциональную активность под снегом, за зиму могут достигать 30–35 % их биомассы. Полученные результаты дополняют и углубляют характеристику лишенобиоты Антарктиды, важны для прогнозирования изменения состояния лишайников в условиях потепления климата полярных регионов.

Ключевые слова: лишайники, Антарктида, дыхание, азот, температура.

Лишайники – это древняя устойчивая симбиотическая ассоциация, способная выживать в экстремальных условиях среды и восстанавливать жизнедеятельность после воздействий, вызывающих необратимые изменения в структуре и метаболизме клеток большинства других живых организмов. Благодаря устойчивости к экстремально низким температурам, обезвоживанию и способности активироваться, поглощая парообразную воду,

лишайники успешно колонизировали свободные ото льда районы континентальной Антарктиды и прилегающих островов [Карпен, 2000] и являются доминантами во флоре данного континента [Peat et al., 2007]. Систематические лишенологические исследования в Антарктиде продолжаются более полувека. К настоящему времени лишенофлора континента насчитывает около 500 видов лишайников [Øvstedal, Smith, 2001]. Существен-

ный вклад в изучение видового разнообразия флоры антарктических лишайников внесли отечественные лишайники [Андреев, 2014, 2018]. Пониманию роли и значения антарктической лишайниковой биоты способствовал наблюдаемый в последние три десятилетия прогресс в развитии экологических и физиологических исследований [Kappen, 1985; Kappen et al., 1991, 1996; Schroeter et al., 1992; Barták et al., 2004; Sancho, Pintado, 2004; Green et al., 2012; Sadowsky, Ott, 2016].

Низкие температуры являются основным лимитирующим фактором для всех живых организмов, обитающих в полярных регионах. Антарктида отличается от Арктики более суровым климатом, лето там холоднее, нередко с осадками в виде снега. В ночные часы биота довольно часто подвергается воздействию низких отрицательных температур. Днем средние температуры воздуха немногим выше 0 °С. При кратковременном повышении температуры воздуха до +5 °С талломы лишайников могут прогреваться до +35 °С [Øystedal, Smith, 2001]. Существенное значение для жизнедеятельности лишайников на континенте имеют довольно сильная солнечная радиация и ветер, абразивное действие минеральных частиц и кристаллов льда, а в прибрежной зоне – близкое расположение птиц и их колоний.

Лишайники являются фототрофными организмами. Они осуществляют фотосинтетическую ассимиляцию CO₂ благодаря симбиозу с зелеными водорослями и/или цианобактериями. Первые снабжают гетеротрофный микобионт восстановленным углеродом в форме сахароспиртов (рибит, сорбит, эритрит), а цианобактерии выделяют глюкозу [Elix, Stocker-Wörgötter, 2008]. На микобионт приходится свыше 90 % биомассы таллома, и он вносит основной вклад в дыхательное окисление ассимилятов и углеродный баланс лишайника в целом [Palmqvist et al., 2008].

По сравнению с фотосинтезом дыхание антарктических лишайников изучено недостаточно. Исследования дыхания представляют собой самостоятельную проблему, актуальность которой обусловлена необходимостью расширения представлений о фундаментальном процессе жизнедеятельности живых организмов в условиях возрастания климатических флуктуаций и угрозы потепления в полярных регионах планеты. Наблюдаемое

с середины 1950-х гг. увеличение среднегодовой температуры в Антарктиде составляет 0,05 °С в год [King, Turner, 1997].

Цель данной работы – изучение зависимости дыхательной активности талломов антарктических лишайников от содержания в них азота и температуры.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Образцы лишайников отбирались М. П. Андреевым (БИН РАН) в летний период (январь – апрель) 2015 и 2016 гг. в разных районах Антарктиды: на островах, прилегающих к Антарктическому полуострову, и в континентальной Восточной Антарктиде в окрестностях станций Молодежная и Дружная (рис. 1, табл. 1). Островные территории относятся к прохладной антарктической зоне с относительно теплым морским климатом [Longton, 1988]. Среднегодовая температура составляет –2,2 °С, летний период со средней температурой воздуха выше 0 °С длится около четырех месяцев [Jiahong et al., 1998]. Континентальные районы относятся к очень холодной антарктической зоне со среднегодовой температурой –11 °С. Летом средняя температура воздуха составляет –0,2 °С [Андреев, 2013].

Всего отобрали 70 образцов 12 видов лишайников, в том числе семь кустистых и пять листоватых видов. По отношению к субстрату пять видов относятся к эпилитным, три вида являются эпигейными, четыре вида встречаются на камнях и почве. По географическому распространению пять видов (*Himantormia lugubris*, *Placopsis contortuplicata*, *Umbilicaria antarctica*, *Usnea antarctica*, *Usnea auranziaco-atra*) являются эндемиками. Виды рода *Usnea* – наиболее распространенные и являются доминантами растительного покрова в местах отбора образцов. Образцы доставляли в лабораторию и хранили в воздушно-сухом состоянии при низкой положительной температуре.

Содержание азота определяли в сухих, измельченных пробах на элементном CHNS-O анализаторе (EA-1110 Италия). Содержания растворимого белка находили в лиофильно высушенном материале по методу М. М. Bradford [1976].

Перед определением дыхательной активности талломы гидратировали до полного на-

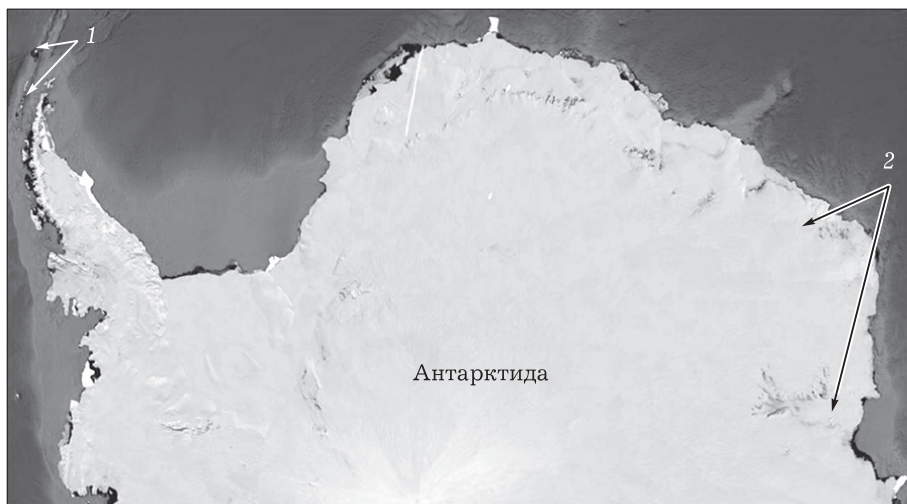


Рис. 1. Схематичное изображение мест сбора образцов антарктических видов лишайников (указано стрелками). 1 – места отбора на островах, прилегающих к Антарктическому полуострову (61–62° ю. ш., 55–58° з. д.); 2 – места отбора в восточной части континентальной Антарктиды (67–69° ю. ш., 45–73° в. д.)

сыщения периодическим капельным орошением и акклимировали в течение недели в камере Binder KWVF-720 (Германия) при температуре 15 °С и относительной влажности воздуха около 60 %. Освещенность составляла 60–80 мкмоль/(м²·с), фотопериод (день/ночь) – 10/14 ч.

Скорость дыхания лишайников фиксировали по поглощению O₂ полярнографически с использованием электрода Кларка (Oxytherm system, Hansatech Inst., Англия) в термостатируемой камере при температуре 15 °С

и выражали в нмоль O₂/г сухой массы в мин. Высечки площадью 2–3 мм² с общей массой 15–20 мг помещали в реакционный сосуд объемом 3 мл, содержащий 1,5 мл буфера НЕРЕС (Helicon, Россия) в концентрации 50 мМ, величина рН 7,2.

У трех видов лишайников (*Usnea sphacelata*, *Umbilicaria decussata* и *Usnea aurantiaco-atra*) исследовали температурную зависимость дыхания. Измерения поглощения O₂ проводили при 5, 15, 25 и 35 °С.

Т а б л и ц а 1
Характеристика исследованных лишайников

Вид	Жизненная форма	Экологическая группа	Фотобионт
<i>Cladonia squamosa</i> Hoffm.	Кустистый	Эпигейный	Зеленая водоросль
<i>Himantormia lugubris</i> (Hue) I. M. Lamb.	»	Эпилитный и эпигейный	То же
<i>Physcia caesia</i> (Hoffm.) Furnr.	Листоватый	То же	»
<i>Placopsis contortuplicata</i> I. M. Lamb.	»	»	Зеленая водоросль + цианобактерии
<i>Pseudephebe minuscula</i> (Nyl. ex Arnold) Brodo & D. Hawksw.	»	»	То же
<i>Sphaerophorus globosus</i> (Huds.) Vain.	Кустистый	Эпигейный	Зеленая водоросль
<i>Stereocaulon alpinum</i> Laurer ex Funck	»	»	Зеленая водоросль + цианобактерии
<i>Umbilicaria antarctica</i> Frey & I. M. Lamb.	Листоватый	»	Зеленая водоросль
<i>Umbilicaria decussata</i> (Vill.) Zahlbr.	»	»	То же
<i>Usnea antarctica</i> Du Rietz	Кустистый	»	»
<i>Usnea aurantiaco-atra</i> (Jacq.) Bory	»	»	»
<i>Usnea sphacelata</i> R. Br.	»	»	»

Статистическую обработку проводили с помощью программы Statistica 10.0 software (StatSoft. Inc., США). Измерения всех показателей осуществляли в 5–10-кратной биологической повторности. Нормальность распределения определяли с использованием критерия Шапиро – Вилкса. Сравнение средних величин проводили с применением дисперсионного анализа ANOVA, критерий Дункана. При расчете корреляции использовали коэффициент Пирсона. Все статистические расчеты осуществляли при заданном уровне значимости $p \leq 0,05$. На рисунках и в таблицах представлены средние арифметические значения и их стандартные ошибки.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Количество азота и белка в талломах характеризует азотный статус лишайников. Судя по полученным данным, виды отличались по содержанию общего азота (табл. 2). Наибольшее накопление данного элемента (10 мг/г сухой массы и более), отмечено у че-

тырех видов. Три из них (*Placopsis contortuplicata*, *Umbilicaria decussata* и *Pseudophebe minuscula*) являются листоватыми лишайниками. Наименьшее количество азота обнаружено в талломах кустистых лишайников *Sphaerophorus globosus* и *Usnea aurantiaco-atra*.

Содержание растворимого белка варьировало в диапазоне от 1,6 до 7,6 мг/г сухой массы и статистически значимо коррелировало с концентрацией азота. Высоким содержанием белка характеризовались кустистые *Cladonia squamosa* и *Himantormia lugubris* и листоватые формы лишайников *Umbilicaria decussata*, *Placopsis contortuplicata*. Наиболее низкая концентрация растворимого белка выявлена в талломах кустистых лишайников *Sphaerophorus globosus* и *Usnea aurantico-atra*, а также листоватого лишайника *Physcia caesia*.

У гидратированных талломов, предварительно выдерживаемых в климатической камере для полного восстановления их функциональной активности, скорость поглощения O_2 при температуре 15 °С варьировала в пределах от 220 до 750 нмоль/(г сухой массы

Т а б л и ц а 2
Дыхательная активность, содержание азота и растворимого белка в талломах лишайников

Вид	Содержание азота, мг /г	Содержание растворимого белка, мг/г	Скорость поглощения O_2 , нмоль/(г сухой массы мин)	Скорость поглощения O_2 , нмоль/(мг N мин)
<i>Cladonia squamosa</i>	7,3 ± 0,8	7,0 ± 0,1 ^c	382 ± 15 ^a	0,42 ± 0,02 ^a
<i>Himantormia lugubris</i>	6,0 ± 1,2	5,6 ± 0,3 ^d	309 ± 49 ^{ad}	0,38 ± 0,06 ^a
<i>Physcia caesia</i>	5,0 ± 0,9	2,4 ± 0,4 ^{ab}	618 ± 39 ^{bc}	0,98 ± 0,07 ^c
<i>Placopsis contortuplicata</i>	15,9 ± 2,9	7,6 ± 0,04 ^c	759 ± 51 ^c	0,39 ± 0,04 ^a
<i>Pseudophebe minuscula</i>	17,0 ± 3,0	Нет данных	745 ± 20 ^c	0,29 ± 0,01 ^a
<i>Sphaerophorus globosus</i>	3,6 ± 0,7	2,0 ± 0,2 ^b	319 ± 45 ^{ad}	0,76 ± 0,14 ^{bc}
<i>Stereocaulon alpinum</i>	10,2 ± 1,1	3,4 ± 0,4 ^a	404 ± 9 ^a	0,36 ± 0,01 ^a
<i>Umbilicaria antarctica</i>	8,7 ± 1,0	3,4 ± 0,003 ^a	584 ± 37 ^{be}	0,46 ± 0,03 ^a
<i>Umbilicaria decussata</i>	11,4 ± 2,0	6,6 ± 0,2 ^c	687 ± 66 ^{bc}	0,39 ± 0,04 ^a
<i>Usnea antarctica</i>	5,8 ± 1,2	4,0 ± 0,04 ^{ab}	223 ± 9 ^d	0,41 ± 0,02 ^a
<i>Usnea aurantiaco-atra</i>	4,5 ± 0,9	1,6 ± 0,3 ^a	451 ± 64 ^{ae}	0,89 ± 0,12 ^c
<i>Usnea sphacelata</i>	7,5 ± 1,4	3,0 ± 0,1 ^{ab}	577 ± 15 ^{be}	0,58 ± 0,02 ^{ab}

П р и м е ч а н и е. Представлены средние арифметические значения содержания азота и растворимого белка, скорости поглощения O_2 двух независимых серий измерений в 2015 и 2016 гг. Измерения скорости поглощения O_2 проводили при 15 °С. Для содержания растворимого белка и поглощения O_2 и во всех остальных таблицах $\pm \Delta$ – стандартные ошибки среднего арифметического. Для содержания азота $\pm \Delta$ – границы интервала абсолютной погрешности при $p = 0,95$, согласно методике определения. Разные надстрочные символы обозначают статистическую значимость межвидовых различий по исследуемому показателю ($n = 5-10$ для каждого вида) (ANOVA, критерий Дункана, $p \leq 0,05$).

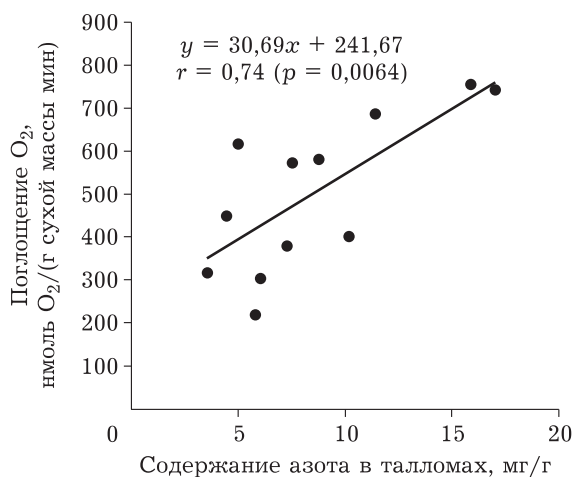


Рис. 2. Скорость поглощения O_2 как функция содержания азота в талломах антарктических видов лишайников (r – коэффициент корреляции Пирсона при $p \leq 0,05$)

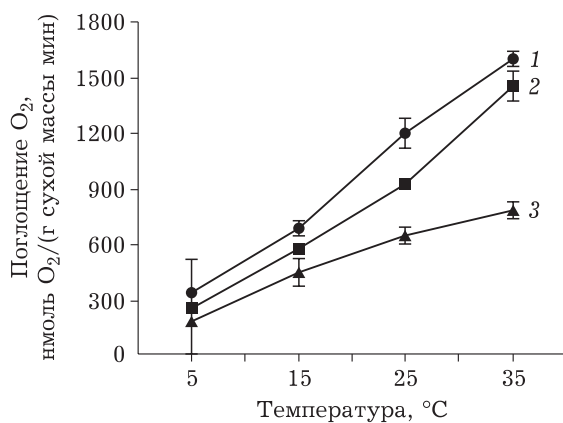


Рис. 3. Температурная зависимость интенсивности поглощения O_2 лишайников: 1 – *Umbilicaria decussata*, 2 – *Usnea sphacelata*, 3 – *Usnea aurantiaco-atra*

в мин). Наиболее интенсивно дышали листоватые лишайники *Pseudophebe minuscula* и *Placopsis contortuplicata*, талломы которых накапливали значительное количество азота. Низкой дыхательной активностью отличались

талломы кустистых лишайников *Usnea antarctica*, *Himantormia lugubris* и *Sphaerophorus globosus*. В целом листоватые лишайники дышали в 1,5 раза интенсивней и накапливали в 2 раза больше азота, чем кустистые. Анализ показал, что между содержанием азота в талломах исследованных видов лишайников Антарктиды и их дыхательной активностью существует статистически значимая корреляция (рис. 2).

Следует отметить, что при пересчете интенсивности поглощения O_2 на единицу азота различия в скорости дыхания между видами проявлялись в меньшей степени. У видов с низким азотным статусом дыхание оказалось заметно выше.

Температура является наиболее значимым для дыхания фактором среды. В работе исследована скорость поглощения O_2 у трех видов типичных для Антарктиды лишайников при 5, 15, 25 и 35 °C. Как видно на рис. 3, активность дыхания талломов *Usnea sphacelata* и *Umbilicaria decussata* возрастала с увеличением температуры практически экспоненциально. При 15 °C талломы дышали в 2,2–2,4 раза интенсивней, чем при 5 °C (табл. 3). При дальнейшем повышении температуры величина температурного коэффициента дыхания Q_{10} у *Usnea sphacelata* заметно снижалась. У *Umbilicaria decussata* такое снижение начиналось уже в диапазоне 15–25 °C. Наиболее выраженное снижение величины Q_{10} в диапазоне температур 15–35 °C отмечали у *Usnea aurantiaco-atra*. При температуре 35 °C талломы *Usnea aurantiaco-atra* дышали в 1,6 раза интенсивней, чем при 15 °C, тогда как у талломов *Usnea sphacelata* и *Umbilicaria decussata* скорость дыхания увеличивалась в 2,3–2,5 раза.

Таким образом, результаты исследований показали, что листоватые лишайники превосходили кустистые формы по дыхательной активности; скорость поглощения O_2 кор-

Т а б л и ц а 3
Значения температурного коэффициента дыхания Q_{10} трех видов антарктических лишайников в разных диапазонах температур

Вид	Q_{10} (5–15 °C)	Q_{10} (15–25 °C)	Q_{10} (25–35 °C)
<i>Umbilicaria decussata</i>	2,2 ± 0,3	1,9 ± 0,4	1,4 ± 0,1
<i>Usnea sphacelata</i>	2,2 ± 0,2	1,6 ± 0,1	1,6 ± 0,1
<i>Usnea aurantiaco-atra</i>	2,4 ± 0,5	1,0 ± 0,1	1,2 ± 0,1

релировала с содержанием азота в талломах и зависела от температуры.

ОБСУЖДЕНИЕ

Содержание азота в талломах 12 видов лишайников варьировало в пределах от 3,6 до 17 мг/г сухой массы. Полученные данные согласуются с имеющимися в литературе немногочисленными сведениями об азотном статусе антарктических лишайников [Palmqvist et al., 2002; Lee et al., 2009]. Ранее при изучении элементного состава большой группы представителей бореальной лишайнофлоры показано, что концентрация азота выше в лишайниковых ассоциациях с цианопрокариотами [Табаленкова и др., 2016]. Среди антарктических лишайников значительным накоплением азота характеризовались трехкомпонентные лишайники *Stereocaulon alpinum* и *Placopsis contortuplicata*. Однако два других вида (*Umbilicaria decussata* и *Pseudophebe minuscula*) с высоким содержанием азота являются хлоролишайниками, к которым относятся также *Sphaerophorus globosus* и *Usnea aurantiaco-atra*, виды с наименьшим содержанием азота. Поскольку среди изучаемых антарктических лишайников отсутствовали цианолишайники (виды, содержащие только цианобактерии), затруднительно оценить значимость типа фотобионта для азотного статуса антарктических лишайников.

Связь между содержанием азота в талломах и концентрацией растворимого белка оказалась статистически значимой ($r = 0,70$ при $p = 0,02$). Сравнительно низкое содержание растворимых белков в исследованных нами видах антарктических лишайников (менее 1 % сухой массы талломов) можно объяснить тем, что талломы перед извлечением белка длительно (около четырех месяцев) находились в состоянии, близком к анабиозу. Во фракцию растворимого белка входят ферменты, играющие важную роль в общем метаболизме, и их обновление является энергетически дорогостоящим процессом.

Дыхание – процесс извлечения заключенной в дыхательном субстрате энергии с образованием множества метаболитов, необходимых для роста и поддержания функциональной активности и целостности живых организмов [Головкин, 1999]. Как показал анализ данных, между дыханием и содержанием азота

в талломах исследованных видов антарктических лишайников существует статистическая значимая корреляция (см. рис. 2). Интенсивное дыхание листоватых лишайников может быть связано с их более активным, по сравнению с кустистыми формами, метаболизмом и ростом. Исследования линейного прироста лишайников свидетельствуют о том, что скорость роста листоватых форм выше по сравнению с кустистыми [Hale, 1973]. Данный параметр зависит от обеспеченности азотом и способности его использовать [Palmqvist et al., 2008]. О взаимосвязи дыхания с эффективностью использования азота лишайниками свидетельствуют данные о скорости дыхания в расчете на азот. Для девяти исследованных видов лишайников статистически значимых различий в скорости поглощения O_2 (нмоль O_2 /(мг N мин)) не выявлено, и только у трех видов лишайников с низким содержанием азота интенсивность поглощения O_2 оказалась достоверно выше (см. табл. 2).

Помимо наличия влаги в среде, значительное влияние на дыхание лишайников оказывает температура. Средняя годовая температура приземного слоя воздуха в местообитаниях исследованных антарктических лишайников варьирует от -2 до -10 °С. В летний период температура воздуха составляет в среднем 2 °С. Однако в течение дня талломы могут прогреваться до температуры свыше 20 °С [Pannewitz et al., 2003; Sadowsky, Ott, 2016].

Результаты изучения температурной зависимости дыхания трех видов лишайников (см. рис. 3, табл. 3) показали, что в диапазоне 5–15 °С изменения интенсивности дыхания подчинялись правилу Вант-Гоффа, которое гласит, что в термически оптимальной зоне скорость метаболических процессов увеличивается в 1,5–2,5 раза с повышением температуры на 10 °С. При дальнейшем росте температуры талломов температурный коэффициент дыхания Q_{10} снижался, наиболее выражено это происходило у *Usnea aurantiaco-atra*. Значительное снижение Q_{10} свидетельствует о переходе экспоненты в параболу и приближении к точке (зоне) температурного оптимума дыхания [Семихатова, Чиркова, 2001]. Полагают, что снижение Q_{10} при высоких температурах указывает на торможение метаболизма в целом и/или отдельных связанных с ростом процессов. Нельзя

исключить также лимитирование дыхания доступностью субстрата, необходимого для поддержания высокой скорости окисления. Более сильное снижение коэффициента Q_{10} при действии температур выше 15 °С на талломы *Usnea aurantiaco-atra* по сравнению с двумя другими видами лишайников может обуславливаться тем, что этот вид обитает только в пределах Антарктического пояса. *Usnea sphacelata* и *Umbilicaria decussata* являются биполярными видами, и, возможно, они эволюционно более приспособлены к действию повышенных температур.

По мнению некоторых авторов [Colesie et al., 2018], антарктические виды лишайников не способны к термальной акклимации дыхания, чтобы снизить дыхательные затраты при длительной экспозиции в более теплых условиях роста.

Основываясь на результатах измерения дыхания можно оценить суточные затраты дыхательного субстрата лишайников в летний период при средней температуре около 5 °С. Согласно балансового уравнения дыхания поглощение 1 мг O_2 эквивалентно окислению 0,375 мг С или 0,9375 мг глюкозы [Вознесенский и др., 1965]. По проведенным расчетам за сутки лишайники могут использовать на дыхание количество субстрата, равное 0,8–1,4 % их биомассы (табл. 4). При температуре 15 °С дыхательные затраты возрастут в среднем в 2,2 раза. Если учесть, что в течение дня талломы могут прогреваться до 20 °С и более, то затраты субстрата на дыхание лишайников будут достигать 3–5 % их биомассы. Такие величины сопоставимы с дыхательными затратами у высших растений [Головко, 1999]. Очевидно, повышение температуры среды вследствие потепления климата в Антарктиде может существенно повлиять на углеродный и энергетический баланс лишайников.

Экстраполяция кривых температурной зависимости дыхания исследованных лишайников к нулевому значению температуры показы-

вает, что скорость поглощения O_2 в талломах *Usnea sphacelata* и *Umbilicaria decussata* в 2 раза, а в талломах *Usnea aurantiaco-atra* в 3 раза ниже, чем при температуре 5 °С. В зимний период лишайники длительно находятся в активном состоянии под снегом в темноте при околонулевых и отрицательных температурах [Karpen, 1993, 2000]. По полученным данным, несмотря на низкую дыхательную активность, потери дыхательного субстрата за зиму (июнь – август) у антарктических лишайников могут достигать 30–35 % биомассы талломов.

Итак, результаты проведенных исследований выявили видовые различия в содержании азота и дыхательной активности талломов антарктических лишайников. Показано наличие высокой корреляционной связи между дыханием и азотным статусом лишайниковой ассоциации. В целом листоватые лишайники накапливали больше азота в биомассе и дышали интенсивней кустистых. Скорость поглощения O_2 талломов зависела от температуры. В диапазоне температуры 5–15 °С величина температурного коэффициента дыхания Q_{10} составляла 2,2–2,4. Увеличение температуры талломов до 35 °С приводило к уменьшению Q_{10} , наиболее значительному у *Usnea aurantiaco-atra*. В летний период за сутки талломы могут использовать на дыхание количество субстрата, эквивалентное 0,8–1,4 % их биомассы. Полученные данные являются новыми, актуальны для характеристики функциональной активности лишайнобиоты Антарктиды и являются полезными для прогнозирования изменения ее состояния в условиях значительных флуктуаций и потепления климата.

Работа выполнена в рамках темы «Физиология и стресс-устойчивость фотосинтеза растений и пойкилогидрических фотоавтотрофов в условиях Севера» (№ АААА-А17-117033010038-7), при финансовой поддержке Комплексной программы исследований УрО РАН по направлению «Живая природа и климат» по проекту 18-4-4-20 «Фототрофные организ-

Т а б л и ц а 4

Суточные затраты дыхательного субстрата у трех видов антарктических лишайников при температуре 5 °С

Вид	нмоль O_2 /(г мин)	мг O_2 /(г сут)	мг С/(г сут)	мг глюкозы/(г сут)
<i>Umbilicaria decussata</i>	332 ± 15	15,3 ± 0,7	5,7 ± 0,3	14,3 ± 0,6
<i>Usnea aurantiaco-atra</i>	189 ± 20	8,7 ± 0,9	3,3 ± 0,4	8,2 ± 0,9
<i>Usnea sphacelata</i>	262 ± 17	12,1 ± 0,8	4,5 ± 0,3	11,3 ± 0,7

мы как компонент живой природы и индикатор климатических изменений”, программы фундаментальных исследований РАН I.2.41 «Биологическое разнообразие и динамика растительного мира России» (№ ААА-А18-118032890101-8) и грантов РФФИ № 18-34-00346 мол_а “Дыхание и вовлечение энергетически малоэффективного альтернативного митохондриального пути в талломах лишайников в норме и при стрессе” и № 18-04-00900 “Орнитогенные почвы Антарктики: формирование, география и биогеохимия”.

ЛИТЕРАТУРА

- Андреев М. П. Лишайники Антарктики: видовой состав, история и перспективы изучения и особенности формирования синузид на орнитогенных почвах // Ботаника в современном мире: тр. XIV съезда Русского ботанического общества и конференции “Ботаника в современном мире” (Махачкала, 18–23 июня 2018 г.). Махачкала: Алеф, 2018. Т. 3. С. 7–10.
- Андреев М. П. Лишайники оазиса Молодежный и близлежащих территорий (Земля Эндерби, Антарктида) // Новости систематики низших растений. 2013. Т. 47. С. 167–178.
- Андреев М. П. Российские лихенологические исследования в Антарктике // Лихенология в России: актуальные проблемы и перспективы исследований: программа и тр. Второй Междунар. конф., посвящ. 300-летию Ботанического ин-та им. В. Л. Комарова и 100-летию Ин-та споровых растений (С.-Петербург, 5–8 ноября 2014 г.). СПб., 2014. С. 23–28.
- Вознесенский В. Л., Заленский О. В., Семихатова О. А. Методы исследования фотосинтеза и дыхания растений. М.; Л.: Наука, 1965. 305 с.
- Головко Т. К. Дыхание растений (физиологические аспекты). СПб.: Наука. С.-Петербург. отд-ние, 1999. 204 с.
- Семихатова О. А., Чиркова Т. В. Физиология дыхания растений. СПб.: Изд-во С.-Петерб. ун-та, 2001. 224 с.
- Табаленкова Г. Н., Далькэ И. В., Головко Т. К. Элементарный состав некоторых видов лишайников бореальной зоны на Европейском Северо-Востоке // Изв. Самар. науч. центра Рос. акад. наук. 2016. Т. 18, № 2. С. 221–225.
- Barták M., Hájek J., Vráblíková H., Dubová J. High-light stress and photoprotection in *Umbilicaria antarctica* monitored by chlorophyll fluorescence imaging and changes in zeaxanthin and glutathione // Plant Biol. 2004. Vol. 6, N 3. P. 333–341.
- Bradford M. M. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding // Anal. Biochem. 1976. Vol. 72, N 1-2. P. 248–254.
- Colesie C., Büdel B., Hurry V., Green T. G. A. Can Antarctic lichens acclimatize to changes in temperature? // Global Change Biology. 2018. Vol. 24. P. 1123–1125.
- Elix J. A., Stocker-Wörgötter E. Biochemistry and secondary metabolites // Lichen Biology / ed. T. H. Nash. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 2008. P. 104–133.
- Green T. G. A., Brabyn L., Beard C., Sancho L. G. Extremely low lichen growth rates in Taylor Valley, Dry Valleys, continental Antarctica // Polar Biol. 2012. Vol. 35, N 4. P. 535–541.
- Hale M. E. Growth // The Lichens / eds. V. Ahmadjian, M. E. Hale. L.: Acad. Press, 1973. P. 473–493.
- Jiahong W., Jiancheng K., Jiankang H., Zichu X., Leibao L., Dali W. Glaciological studies on the King George Island ice cap, South Shetland Islands, Antarctica // Ann. Glaciol. 1998. Vol. 27. P. 105–109.
- Kappen L. Lichen-habitats as micro-oases in the Antarctic – the role of temperature // Polarforschung. 1985. Vol. 55, N 1. P. 49–54.
- Kappen L. Plant Activity under Snow and Ice, with Particular Reference to Lichens // Arctic. 1993. Vol. 46, N 4. P. 297–302.
- Kappen L. Some aspects of the great success of lichens in Antarctica // Antarctic Sci. 2000. Vol. 12, N 3. P. 314–324.
- Kappen L., Schroeter B., Scheidegger C., Sommerkorn M., Hestmark G. Cold resistance and metabolic activity of lichens below 0 °C // Advances in Space Res. 1996. Vol. 18, N 12. P. 119–128.
- Kappen L., Breuer M., Bölter M. Ecological and physiological investigations in continental Antarctic cryptogams // Polar Biol. 1991. Vol. 11, N 6. P. 393–401.
- King J. C., Turner J. Antarctic Meteorology and Climatology Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1997. 425 p.
- Lee Y. I., Lim H. S., Yoon H. I. Carbon and nitrogen isotope composition of vegetation on King George Island, maritime Antarctic // Polar Biol. 2009. Vol. 32, N 11. P. 1607–1615.
- Longton R. E. The Biology of Polar Bryophytes and Lichens. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1988. 391 p.
- Øvstedal D. O., Smith R. I. L. Lichens of Antarctica and South Georgia: A Guide to their Identification and Ecology. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 2001. 460 p.
- Palmqvist K., Dahlman L., Valladares F., Tehler A., Sancho L. G., Mattsson J. CO₂ exchange and thallus nitrogen across 75 contrasting lichen associations from different climate zones // Oecologia. 2002. Vol. 133, N 3. P. 295–306.
- Palmqvist K., Danlman L., Jonsson A., Nash T. H. III. The carbon economy of lichens // Lichen biology / ed. T. H. Nash. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 2008. P. 183–215.
- Pannowitz S., Schlenz M., Green T. G. A., Sancho L. G., Schroeter B. Are lichens active under snow in continental Antarctica? // Oecologia. 2003. Vol. 135, N 1. P. 30–38.
- Peat H. J., Clarke A., Convey P. Diversity and biogeography of the Antarctic flora // J. Biogeogr. 2007. Vol. 34, N 1. P. 132–146.
- Sadowsky A., Ott S. Symbiosis as a successful strategy in continental Antarctica: Performance and protection of *Trebouxia* photosystem II in relation to lichen pigmentation // Polar Biol. 2016. Vol. 39, N 1. P. 139–151.
- Sancho L. G., Pintado A. Evidence of high annual growth rate for lichens in the maritime Antarctic // Polar Biol. 2004. Vol. 27, N 5. P. 312–319.
- Schroeter B., Green T. G. A., Seppelt R. D., Kappen L. Monitoring photosynthetic activity of crustose lichens using a PAM-2000 fluorescence system // Oecologia. 1992. Vol. 92, N 4. P. 457–462.

Respiratory activity of some lichen species – representatives of the Antarctic flora

M. A. SHELYAKIN¹, M. P. ANDREEV², G. N. TABALENKOVA¹, T. K. GOLOVKO¹

¹*Institute of Biology of Komi Scientific Centre of the Ural Branch of RAS
167982, Syktyvkar, Kommunisticheskaya str., 28
E-mail: shelyakin@ib.komisc.ru*

²*Komarov Botanical Institute of RAS
197376, Saint Petersburg, Professor Popov str., 2*

The data on the respiratory activity of 12 species of Antarctic lichens are presented. It was founded that respiration of the foliose lichens was more intensity then that fruticose lichens. The lichen respiration rate correlated positively with nitrogen content in the biomass, and depended on temperature. The thalli O₂ uptake rate was increased of 2.2–2.4 times with the increasing of temperature from 5 to 15 °C. The reaction of respiration to further rise of temperature was species-specific. The decrease in the temperature coefficient of respiration (Q_{10}) with an increasing temperature to 35 °C was most pronounced in the well adapted to Antarctic conditions of the endemic species *Usnea aurantiaco-atra*. The calculations showed that in summer daily, the lichens are able to lose in respiration the amount of substrate equivalent to 0.8–1.4 % of the thallus dry biomass. The total respiration cost of the lichen maintenance under snow during the winter can reach of 30–35 % from their biomass. The results extend our knowledge on the Antarctic lichens, and prediction their response to climatic change.

Key words: lichens, Antarctica, respiration, nitrogen, temperature.