

**Отчет о выполнении практической работы «Экологические
стратегии эпигейных фоллиозных лишайников в окрестностях ББС
им. Н.А. Перцова»**

Отчет выполнили

Студенты 1 курса магистратуры

Кафедры Микологии и альгологии

Биологического факультета МГУ
им. М.В.Ломоносова

Кухаренко А.М.

Корнилова П.Н.

Научный руководитель

Проф., д.б.н., Камзолкина О.В.

ББС МГУ

2026

ВВЕДЕНИЕ

Лишайники — это сложные симбиотические системы, состоящие из двух или более компонентов. Обязательные участники симбиотической системы — гриб (микобионт) и водоросль (фотобионт). Микобионты чаще всего относятся к отделу Ascomycota (исключения — несколько видов базидиолишайников, из которых на Белом море встречается только один — *Lichenomphalia umbellifera* (L.) Redhead, Lutzoni, Moncalvo & Vilgalys), а фотобионты — к отделу Chlorophyta (хлоролишайники) или группе Cyanobacteria (цианолишайники). Микобионт выполняет функцию структурирования таллома и снабжения фотобионта водой и минеральными веществами. Фотобионт, в свою очередь, обеспечивает лишайник продуктами фотосинтеза. В некоторых случаях третьим компонентом становится цианобионт, осуществляющий азотфиксацию и снабжающий, таким образом, всю систему азотом (цефалолишайники).

Фотобионты лишайников нуждаются в освещении для протекания процессов фотосинтеза. Приспособленность к определённым уровням освещённости — один из главных факторов, определяющих пространственное распределение фотосинтетиков, в том числе и лишайников. Так, показано, что интенсивность света влияет на распространение разных видов эпифитных лишайников. Также известно, что узкоспециализированные виды, обитающие в лесах, крайне плохо переносят яркий свет, эврибионты же способны регулировать работу фотосистем таким образом, чтобы эффективность фотосинтеза при различных уровнях освещённости оставалась высокой (Osyczka and Myśliwa-Kurdziel, 2023).

Приуроченность некоторых лишайников к лесным местообитаниям связывают с потребностью этих видов в увлажнении и низкой устойчивостью к пересыханию (Jonsson Čabrajić et al., 2010). Высокая сомкнутость крон влияет сразу на несколько факторов: освещённость, влажность, скорость высыхания таллома. У лишайников, предпочитающих местообитания с высокой инсоляцией, развиты сложные механизмы фотозащиты, функционирующие как в обводненном, так и в дегидратированном состоянии таллома (Heber et al., 2011). Например, у *Parmelia sulcata* при высокой инсоляции эффективно работает система NPQ (нефотохимическое тушение) (Osyczka and Myśliwa-Kurdziel, 2023).

У большинства лишайников такие фотозащитные реакции активируются как генетически закрепленные адаптации, но, помимо этого, каждый отдельный таллом способен к фенотипической акклимации к определенным условиям освещения. Среди основных механизмов толерантности лишайников к избыточному свету выделяют синтез экранирующих пигментов (париетин, вульпиновая кислота), удаление и нивелирование влияния активных форм кислорода (АФК), а также увеличение отражающей способности поверхности таллома и "структурное избегание" за счет завивания таллома (Beckett et al., 2021).

Также известно, что даже в пределах одного рода лишайников возможны существенные различия в предпочитаемых типах местообитаний, характеризующихся разным уровнем инсоляции. Так, представители рода *Peltigera* находили и в затененных местообитаниях, и на открытых участках суши с низкой сомкнутостью крон. У них

основным различием оказались не механизмы фотозащиты разных видов, а приуроченный к конкретным условиям инсоляции штамм *Nostoc* sp., функционирующий в качестве фотобионта. Более того, у одного и того же вида *Peltigera* штамм *Nostoc* sp. может меняться в зависимости от условий среды (Jüriado et al., 2023).

Однако зависимость встречаемости различных лишайников с разными фотобионтами от уровня инсоляции или сомкнутости крон над ними вблизи ББС им. Н.А.Перцова ранее практически не изучалась.

Лишайники пойкилогидричны, то есть не способны самостоятельно регулировать водный баланс. Поэтому для них важен не только уровень инсоляции, но и степень увлажненности таллома (Hartard et al., 2009). Различают степень увлажнённости (СУ) и влагоемкость (WHC) таллома. Степень увлажнённости — это параметр, отражающий состояние таллома в конкретный момент времени, а влагоёмкость — это индивидуальная характеристика таллома, отражающая его способность накапливать воду.

Пересыхание влияет на двухкомпонентные и трехкомпонентные лишайники по-разному. Двухкомпонентным цианолишайникам для эффективного фотосинтеза необходимо увлажнение слоевища капельно-жидкой водой, тогда как трёхкомпонентным лишайникам и двухкомпонентным хлоролишайникам для фотосинтеза достаточно поглощения талломом влаги из воздуха. Это в первую очередь связано с особенностями биологии про- и эукариотических фотобионтов (Worthy et al., 2024). Зеленые водоросли способны восстанавливать тургор клеток, поглощая водяной пар, и начинать фотосинтез без жидкой воды, в отличие от цианобактерий (Worthy et al., 2024). Известно, что цианолишайники обладают большей влагоудерживающей способностью, что, с одной стороны, позволяет им дольше сохранять воду в талломе после увлажнения, но с другой стороны, делает их зависимыми от дождя и росы (Worthy et al., 2024). Также существуют различия в эффективности фотосинтеза, связанные с возрастом и положением различных участков талломов лишайников: наиболее физиологически активными являются молодые периферические зоны, старые части талломов ответственны в основном за прикрепление к субстрату (Chekanov & Lobakova, 2021).

ЦЕЛЬ РАБОТЫ

Установить различия между циано- и цефалолишайниками во влагоёмкости талломов и в предпочтении местообитаний разной освещённости на примере фолиозных лишайников окрестностей ББС МГУ.

ЗАДАЧИ:

- 1) Собрать образцы нескольких видов фолиозных лишайников в окрестностях ББС МГУ им. Н.А.Перцова.
- 2) Измерить относительную влажность талломов.
- 3) Провести оценку степени затененности субстрата в зависимости от сомкнутости крон над лишайниками.
- 4) Определить физиологически оптимальную интенсивность света для *P.apthosa* и *P.canina*.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В окрестностях ББС МГУ им. Н.А. Перцова было собрано 10 талломов 4 видов лишайников: *Nephroma arcticum* (L.) Torss., *Peltigera aphthosa* (L.) Willd., *Peltigera canina* (L.) Willd., и *Peltigera horizontalis* (Huds.) Baumg. Идентификацию видов проводили по учебному определителю Т.Ю. Толпышевой. Принадлежность фотобионта к Chlorophyta или Cyanobacteria определяли, микроскопируя сделанные вручную срезы талломов.

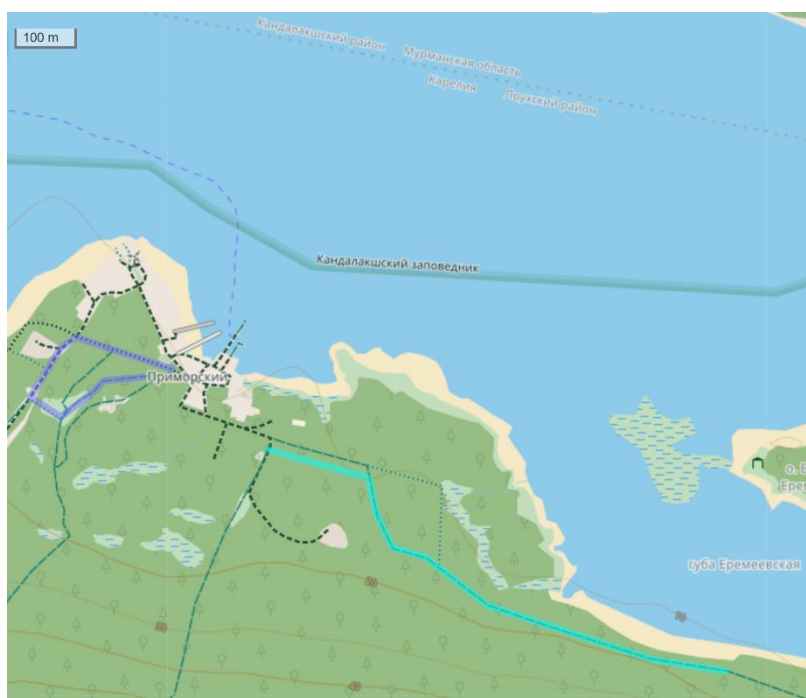


Рис. 1. Маршруты сбора талломов лишайников и фотографирования сомкнутости крон над ними. Салатовым отмечен маршрут «ББС — Кисло-Сладкое», синим — «ББС — ЛЭП».

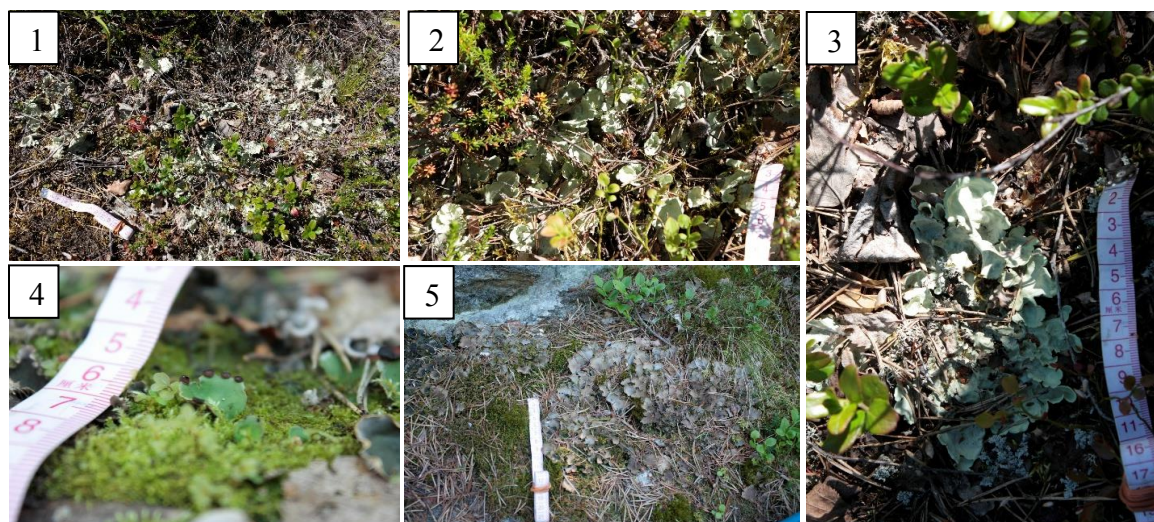


Рис 2. Фотографии талломов лишайников, собранных вблизи ББС им. Н.А.Перцова. 1,2,3 – *Nephroma arcticum*, 4 – *Peltigera horizontalis*, 5 – *Peltigera canina*.

Для определения влагоёмкости талломы взвешивали в воздушно-сухом [W_{dh}] (сушили до постоянной массы) и в полностью обводнённом [W_h] (после ночи в воде) состоянии. Влагоёмкость [WNC] рассчитывали по следующей формуле: $WNC = \frac{(W_h - W_{dh})}{W_{dh}}$.

После окончания всех измерений талломы лишайников были возвращены в лес.

Для определения приспособленности лишайников к естественной инсоляции маршрутным методом учитывали сомкнутость крон над лишайниками. Измерения проводили на двух маршрутах: ББС—Кисло-Сладкое и ББС—ЛЭП. Об освещённости местообитаний судили по сомкнутости крон над талломом (рис. 3). Для определения этого параметра делали по пять фотографий неба с уровня земли над и вокруг каждого встреченного на маршруте таллома. Полученные фотографии в формате JPG обрабатывали с помощью компьютерной программы: на каждой фотографии подсчитали число пикселей, яркость которых по сумме трёх каналов (R, G, B) была не ниже 350. Пороговое значение 350 выбрали опытным путём как позволяющее выделить на изображении участки открытого неба. Поделив число пикселей, принадлежащих открытому небу на общее число пикселей изображения, получали долю открытого неба над талломом, после чего вычитали это значение из единицы. Для оценки освещённости местообитания вычисляли среднее значение по пяти изображениям.



Рис. 3. Примеры фотографий сомкнутости крон.



Рис. 4. 1 – Темновая адаптация таллома *Peltigera aphthosa*, 2 – темновая адаптация таллома *Peltigera canina*, 3 – Waltz DIVING-PAM-II, 4 – таллом *Peltigera canina*.

Физиологическую приспособленность талломов *Peltigera aphthosa* и *Peltigera canina* к свету различной интенсивности определяли в условиях наибольшей обводнённости таллома (после ночного ливня) на основании световых кривых, полученных методом РАМ-флуориметрии на приборе Waltz DIVING-PAM-II/R (возбуждающий свет с длиной волны 655 нм). Измерения проводили 13 июля 2026 года. По данным станционной метеостанции, в тот день температура воздуха на биостанции — 12°C, влажность — 84%. Переменную флуоресценцию измеряли после десятиминутной темновой адаптации (на дистальную часть лопасти таллома крепили специальную прищепку-адаптер со шторкой) в 4 повторностях для *Peltigera aphthosa* и в 3 — для *Peltigera canina* (рис. 4). После измерения переменной флуоресценции в автоматическом режиме снимали световые кривые с возбуждающими вспышками 63, 88, 122, 186, 281, 414, 621, 811 μmol фотонов/с.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Определение видовой принадлежности лишайников

В ходе работы на территории и в окрестностях ББС МГУ им. Н.А.Перцова было собрано 10 образцов аскомицетных листоватых лишайников, относящихся к 4 видам: *Nephroma arcticum* (L.) Torss., *Peltigera aphthosa* (L.) Willd., *Peltigera canina* (L.) Willd., и *Peltigera horizontalis* (Huds.) Baumg (таблица 1). Определение проводили по учебному ключу Т.Ю.Толпышевой. Виды рода *Peltigera* относятся к семейству Peltigeraceae, *Nephroma* — Nephromaceae. Оба этих семейства принадлежат к одному порядку — Peltigerales (Species Fungorum, 2026).

Таблица 1. Характеристики образцов лишайников, собранных в ходе работы.

№ образца	Координаты	Субстрат	Род	Вид	Фотобионт
1	66°33'10.237729"N 33°5'50.508489"E	На растительных остатках	<i>Nephroma</i>	<i>Nephroma arcticum</i>	<i>Coccomyxa</i> sp., <i>Nostoc</i> sp.
2	66°33'10.237729"N 33°5'50.508489"E	На мхе	<i>Nephroma</i>	<i>Nephroma arcticum</i>	<i>Coccomyxa</i> sp., <i>Nostoc</i> sp.
3	66°33'9.948205"N 33°5'47.684018"E	На растительном опаде с песком	<i>Nephroma</i>	<i>Nephroma arcticum</i>	<i>Coccomyxa</i> sp., <i>Nostoc</i> sp.
4	66°33'10.025093"N 33°5'49.336116"E	На мхе	<i>Peltigera</i>	<i>Peltigera aphthosa</i>	<i>Coccomyxa</i> sp., <i>Nostoc</i> sp.
5	66°33'10.164578"N 33°5'48.717577"E	На мхе и вересковой подстилке	<i>Peltigera</i>	<i>Peltigera aphthosa</i>	<i>Coccomyxa</i> sp., <i>Nostoc</i> sp.
6	66°33'7.905070"N 33°5'54.660196"E	На мхе	<i>Peltigera</i>	<i>Peltigera canina</i>	<i>Nostoc</i> sp.
7	66°33'6.475590"N 33°6'28.243624"E	В зарослях черники	<i>Peltigera</i>	<i>Peltigera aphthosa</i>	<i>Coccomyxa</i> sp., <i>Nostoc</i> sp.
8	66°33'2.914761"N 33°6'42.752629"E	На земле	<i>Peltigera</i>	<i>Peltigera canina</i>	<i>Nostoc</i> sp.
9	66°32'41.114502"N 33°9'15.963137"E	На земле	<i>Peltigera</i>	<i>Peltigera horizontalis</i>	<i>Nostoc</i> sp.
10	66°32'55.969001"N 33°7'15.242887"E	На мхе	<i>Nephroma</i>	<i>Nephroma arcticum</i>	<i>Coccomyxa</i> sp., <i>Nostoc</i> sp.

Peltigera canina и *Peltigera horizontalis* — двухкомпонентные цианолишайники. В их талломах фотобионтом является цианобактерия *Nostoc* sp. Лишайники *Nephroma arcticum* и *Peltigera aphthosa* — трехкомпонентные, в составе их талломов фотосинтезирует преимущественно зеленая водоросль *Coccomyxa* sp., цианобактерия *Nostoc* sp. играет роль азотфиксатора и располагается в специальных структурах на поверхности таллома — цефалодиях.

Анатомические срезы талломов изученных лишайников представлены на рис. 5.

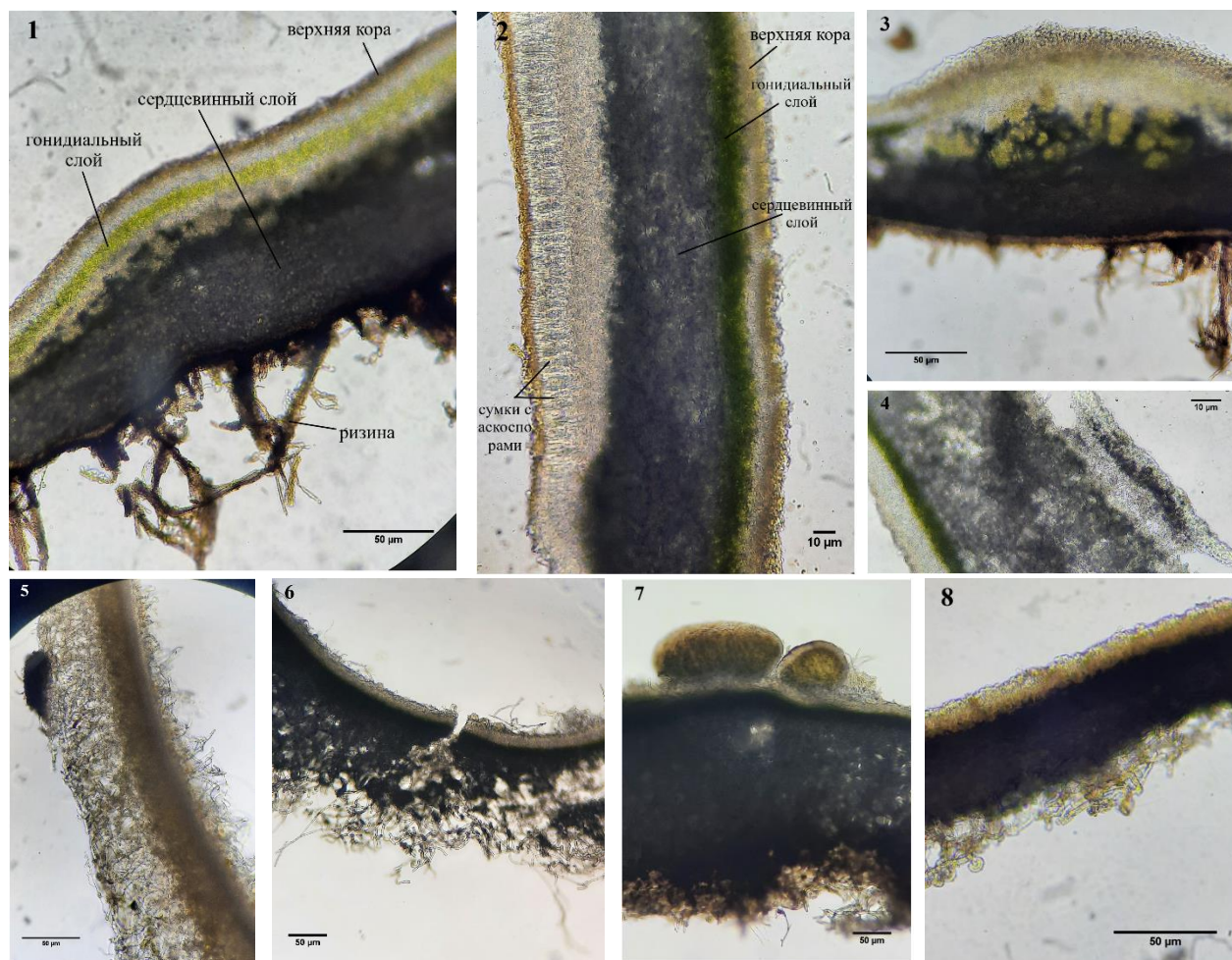


Рис. 5. Строение талломов лишайников на поперечных срезах. 1 – *N. arcticum*; 2 – *N. arcticum*, срез через таллом с апотецием; 3 – *N. arcticum*, срез через таллом с цефалодием, 4 – *P. horizontalis*; 5 – *P. aphthosa*, срез через апотеций с незрелыми сумками; 6 – *P. aphthosa*, 7 – *P. canina*.

Влагоудерживающая способность талломов лишайников

По полученным данным (таблица 2) видно, что талломы *Peltigera canina* обладают наибольшей влагоемкостью, что ожидаемо, поскольку цианолишайники способны накапливать большое количество воды в талломах (Worthy et al., 2024). Им для фотосинтеза требуется жидкая вода. Влагоемкость *Peltigera horizontalis* несущественно отличается от значений этого параметра для *Peltigera aphthosa* и *Nephroma arcticum*, однако в связи с недостатком данных и небольшой массой таллома (который весы, использованные в работе, определяли с погрешностью 0,1 г) мы не рассматриваем это значение как валидное. Влагоемкость талломов *Nephroma arcticum* оказалась довольно вариабельной, но данные измерений массы талломов этого вида также можно учитывать лишь по образцам 3 и 10, поскольку остальные, скорее всего, являются выбросами. В

целом можно сказать, что исследованные талломы показывают типичные различия во влагоемкости талломов цианолишайников и цефалолишайников, описанные в литературе (Worthy et al., 2024).

Таблица 2. Влагоемкость талломов лишайников, собранных на территории и вблизи ББС им. Н.А.Перцова. Серым цветом обозначены образцы двухкомпонентных цианолишайников, светло-зеленым — трехкомпонентных лишайников.

№ образца	Вид	масса первичная, г	масса обводненных талломов, г	масса высушенных талломов, г	Влагоемкость таллома (WHC), %
1	<i>Nephroma arcticum</i> (L.) Torss.	0.3	1.2	0.2	500.0
2	<i>Nephroma arcticum</i> (L.) Torss.	0.2	1	0.2	400.0
3	<i>Nephroma arcticum</i> (L.) Torss.	2.7	11	3.4	223.5
4	<i>Peltigera aphthosa</i> (L.) Willd.	0.7	5.4	0.7	671.4
5	<i>Peltigera aphthosa</i> (L.) Willd.	2.9	23.9	3.6	563.9
6	<i>Peltigera canina</i> (L.) Willd.	0.5	2.3	0.2	1050.0
7	<i>Peltigera aphthosa</i> (L.) Willd.	1.7	14.2	2	610.0
8	<i>Peltigera canina</i> (L.) Willd.	0.4	2	0.2	900.0
9	<i>Peltigera horizontalis</i> (Huds.) Baumg	0.4	1.2	0.18	566.7
10	<i>Nephroma arcticum</i> (L.) Torss.	5.1	13.7	4.7	191.5

Изучение сомкнутости крон над талломами лишайников

По данным, приведенным в таблице 3, видно, что сомкнутость крон над талломами *Nephroma arcticum* значительно меньше, чем над слоевищами *Peltigera aphthosa* и *Peltigera canina*. Можно предположить, что *Nephroma arcticum* более приспособлена к высушиванию, и предпочитает селиться на открытых участках леса. Наибольшая влагоемкость была свойственна

талломам *Peltigera canina*, найденным в местах с достаточно высокой затененностью. Это соотносится с литературными данными, по которым цианолишайники способны к активному влагонакоплению и селятся в затененных местообитаниях. Талломы же *Nephroma arcticum* были найдены в местах с низкой сомкнутостью крон, но при этом влагоемкость слоевищ этого вида оказалась наименьшей среди изученных лишайников.

Судя по всему, между влагоемкостью талломов цефалолишайников лишайников и затененностью местообитаний, в которых они обитают, нет прямой взаимосвязи. Возможно, что эту связь не удастся проследить из-за небольшого размера исследованных выборок. Этот вопрос требует дальнейшего изучения.

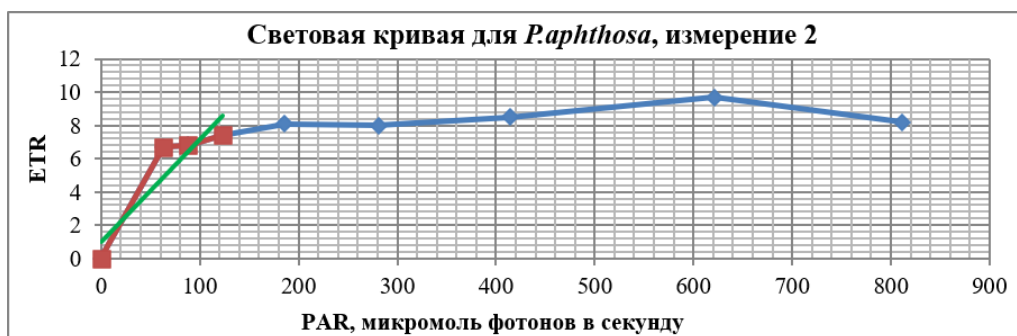
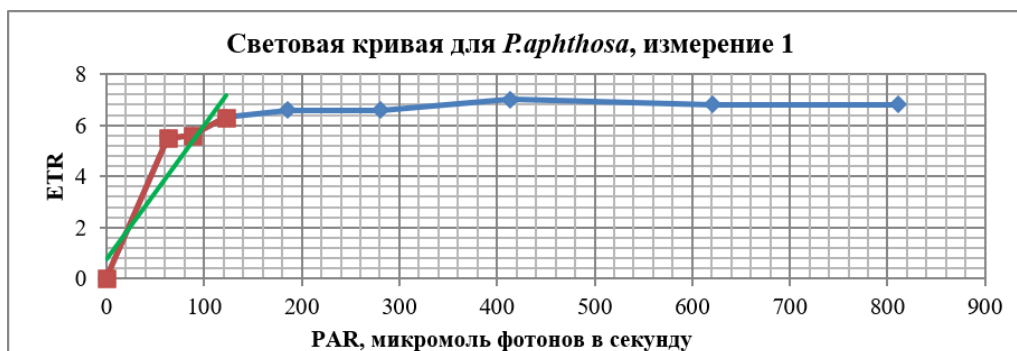
Таблица 3. Сомкнутость крон над талломами трех видов фоллиозных лишайников.

Вид	Сомкнутость крон, %	Вид	Сомкнутость крон, %	Вид	Сомкнутость крон, %
<i>Nephroma arcticum</i>	28.43	<i>Peltigera aphthosa</i>	30.76	<i>Peltigera canina</i>	57.43
	24.98		31.25		45.13
	22.58		31.89		47.64
	25.22		39.66		47.25
	19.72		49.10		21.39
	22.61		46.11		25.82
	34.04		52.16		55.12
	27.83		49.09		55.75
	30.33		42.77		60.14
	38.23		46.42		49.69
	27.77		48.76		52.28
среднее	27.43	среднее	42.54	среднее	47.06
стандартное отклонение	5.36	стандартное отклонение	7.96	стандартное отклонение	12.52

Построение световых кривых для *P.aphthosa* и *P.canina*

Для *Peltigera aphthosa* и *Peltigera canina* было получено по шесть световых кривых на разных концах сростков талломов. По световым кривым для каждого сростка были рассчитаны средняя энергия насыщения и физиологически оптимальная интенсивность света (ФОИС). Световые кривые приведены на рисунке 6. ФОИС для *Peltigera aphthosa* (около 120 $\mu\text{mol/s}$) оказался выше, чем для *Peltigera canina* (около 90 $\mu\text{mol/s}$). Это согласуется с нашими результатами по измерению сомкнутости крон в местах обитания этих видов в окрестностях ББС, поэтому мы предполагаем, что *Peltigera aphthosa* и *Peltigera canina* приспособлены к более и менее освещенным местообитаниям соответственно. Тот факт, что *Peltigera aphthosa* — трёхкомпонентный лишайник с фотобионтом из Chlorophyta, а *Peltigera canina* — двухкомпонентный цианолишайник, с учётом предыдущих исследований потребности в воде Chlorophyta и Cyanobacteria (см. выше), позволяет предположить, что такое разделение

экологических ниш может быть связано с особенностями физиологии фотобионтов двух изученных видов лишайников.



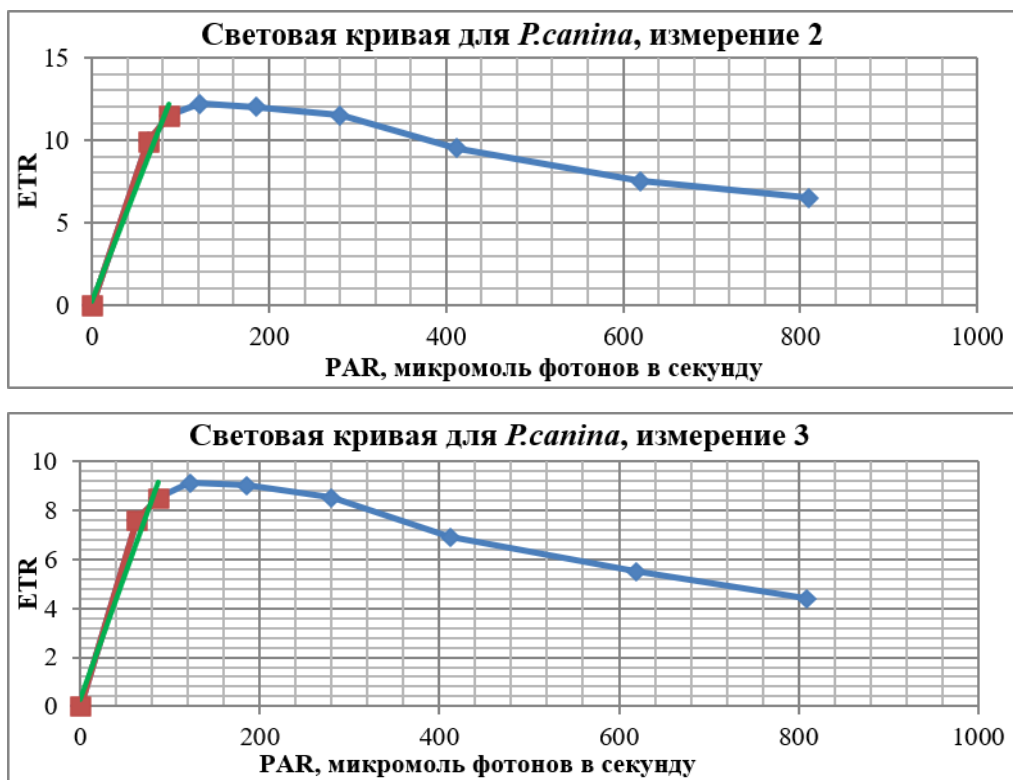


Рис. 6. Построение световых кривых для талломов *P.apthosa* и *P.canina* в трех повторностях.

ВЫВОДЫ

- 1) Талломы цианолишайника *P. canina* характеризуются значительно большей влагоемкостью, чем талломы трехкомпонентных лишайников *P. apthosa* и *N. arcticum*.
- 2) Лишайник *Nephroma arcticum* встречается на территориях с высоким уровнем инсоляции, для *P. apthosa* и *P. canina*, наиболее предпочтительны местообитания с высокой затененностью.
- 3) Физиологически оптимальная интенсивность света для *P. apthosa* выше, чем для *P. canina*.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Экологические адаптации фоллиозных лишайников вблизи ББС МГУ им. Н.А.Перцова во многом остаются неизученными. Возможно, различия во влагоемкости и предпочтениях местообитаний различными видами родов *Peltigera* и *Nephroma* связаны не только с отличиями в анатомии и физиологии лишайников как симбиотических систем, но также и с различиями в штаммах *Nostoc* sp., выполняющих роль фотобионтов.

ЛИТЕРАТУРА

- Beckett, R.P., Minibayeva, F., Solhaug, K.A., Roach, T., 2021. Photoprotection in lichens: adaptations of photobionts to high light. *The Lichenologist* 53, 21–33. <https://doi.org/10.1017/S0024282920000535>
- Chekanov, K., Lobakova, E., 2021. Photosynthesis measurements on the upper and lower side of the thallus of the foliose lichen *Nephroma arcticum* (L.) Torss. *Photosynth. Res.* 149, 289–301. <https://doi.org/10.1007/s11120-021-00860-0>
- Hartard, B., Cuntz, M., Máguas, C., Lakatos, M., 2009. Water isotopes in desiccating lichens. *Planta* 231, 179–193. <https://doi.org/10.1007/s00425-009-1038-8>
- Heber, U., Soni, V., Strasser, R.J., 2011. Photoprotection of reaction centers: thermal dissipation of absorbed light energy vs charge separation in lichens[‡]. *Physiol. Plant.* 142, 65–78. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2010.01417.x>
- IndexFungorum (2026). Published on the Internet <https://www.indexfungorum.org>, The Royal Botanic Gardens, Kew. [Retrieved 14 July 2026].
- Jüriado, I., Kaasalainen, U., Liira, J., Rikkinen, J., 2023. Peltigera (Ascomycota) living in open and shady environments depend on different Nostoc photobionts. *Folia Cryptog. Estonica*. 60, 75–99. <https://doi.org/10.12697/fce.2023.60.10>
- Osyczka, P., Myśliwa-Kurdiel, B., 2023. The pattern of photosynthetic response and adaptation to changing light conditions in lichens is linked to their ecological range. *Photosynth. Res.* 157, 21–35. <https://doi.org/10.1007/s11120-023-01015-z>
- Worthy, F.R., Schaefer, D.A., Wanasinghe, D., Xu, J.C., Wang, L.S., Wang, X.Y., 2024. Acquisition of green algal photobionts enables both chlorolichens and chloro-cyanolichens to activate photosynthesis at low humidity without liquid water. *AoB PLANTS* 16, plae025. <https://doi.org/10.1093/aobpla/plae025>
- Толпышева Т.Ю., 2026. Учебный ключ по лишенизированным грибам. Биота ББС МГУ имени Н.А.Перцова.