

БОТАНИКА

Научная статья

УДК 582.291

doi: 10.17223/19988591/58/4

Анатомо-морфологические и физиологические особенности талломов цианолишайника *Peltigera praetextata* (Flörke ex Sommerf.) Zopf разных онтогенетических состояний

Вера Ивановна Андросова¹, Павел Алексеевич Виролайнен²

¹ Петрозаводский государственный университет, Петрозаводск, Россия,
vera.androsova28@gmail.com

² Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, Россия,
s.pasha98@yandex.ru

Аннотация. На основе концепции дискретного описания онтогенеза растений, адаптированной для лишайников, выделено 4 периода и 12 онтогенетических состояний цианолишайника *Peltigera praetextata* в среднетаёжных сообществах: латентный (*sp*), прегенеративный (*pr*, *prr*, *j*, *im1*, *im2*, *im3*, *v1*, *v2*), генеративный (*g*), постгенеративный (*ss*, *s*). Для талломов каждой стадии определены морфологические, анатомические и некоторые физиологические особенности. Наибольшая изменчивость указанных параметров характерна для ранних стадий онтогенеза. Среди изученных структур таллома наибольшая изменчивость в ряду онтогенетических состояний регистрировалась для длины ризин, ширины жилок и толщины сердцевинного слоя, а наибольшим постоянством характеризовалась доля альгального слоя в талломе. Изученные физиологические характеристики талломов *P. praetextata* отличались у разных онтогенетических состояний и имели максимальные значения у генеративных талломов, для которых зарегистрировано нормальное соотношение фотосинтетических пигментов, максимальное водонасыщение и максимальная водоудерживающая способность. Полученные данные подтвердили обоснованность выделенных онтогенетических стадий.

Ключевые слова: онтогенез, лишайник, фотосинтетические пигменты, водоудерживающая способность, специфическая масса таллома

Благодарности: авторы выражают благодарность старшему научному сотруднику лаборатории биотехнологии растений КарНЦ РАН (г. Петрозаводск) Игнатенко Р.В. за предоставленную возможность сбора образцов на заложенных им постоянных пробных площадях в ГПЗ «Кивач».

Для цитирования: Андросова В.И., Виролайнен П.А. Анатомо-морфологические и физиологические особенности талломов цианолишайника *Peltigera praetextata* (Flörke ex Sommerf.) Zopf разных онтогенетических состояний // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2022. № 58. С. 71–95. doi: 10.17223/19988591/58/4

Anatomical, Morphological, and Physiological Features of Cyanolichen *Peltigera praetextata* (Flörke ex Sommerf.) Zopf Thalli in Different Ontogenetic States

Vera I. Androsova¹, Pavel A. Virolainen²

¹ Petrozavodsk State University, Petrozavodsk, Russian Federation,
vera.androsova28@gmail.com

² St. Petersburg State University, St. Petersburg, Russian Federation, s.pasha98@yandex.ru

Summary. The goal of this study is to describe the cyanolichen *Peltigera praetextata* ontogenesis stages and reveal some of their morphological, anatomical, and physiological features.

This paper analyzes 300 *P. praetextata* thalli taken in 2019 from aspen trunks in the aspen-spruce communities of the middle taiga territory in Kivach Nature Reserve (62°15'15.9"N, 33°58'746.1"E) from permanent sample plots. The authors determined the ontogenetic state of each thallus based on morphology and anatomy data using the concept of a discrete approach to the description of ontogenesis (Suetina, 2001). They registered the following thalli parameters: length, width, presence and length of rhizines, presence and width of veins, presence of phyllidia and apothecia, number of notches and lobes, shape, edge curl, and surface tomentum. They studied the anatomical parameters (thallus total thickness, tomentum thickness, cortical layer, algal layer and medulla thickness, algae cell size) using sections of thalli samples in all ontogenetic states from the apical, medial, and basal parts in triplicate. They measured the content of photosynthetic pigments spectrophotometrically with preparation of alcoholic extracts. To assess the parameters of the water regime of thalli having different ontogenetic states, the authors calculated a specific thallus mass (STM) and water holding capacity (WHC). They made a statistical data measurement using one-way ANOVA and regression analysis. They also calculated the coefficient of variation (CV) to assess the variability of the features under study.

The study identified four periods and 12 ontogenetic states of *P. praetextata*: latent (*sp*), pre-generative (*pr*, *prt*, *j*, *im1*, *im2*, *im3*, *v1*, *v2*), generative (*g*), and post-generative (*ss*, *s*). The values of the morphological and anatomical parameters of the thalli increase during their development. The early ontogenesis stages demonstrate the highest variability of the parameters. The highest variability of the thallus structures under study within the ontogenetic states is registered for the rhizine length, vein width, and medulla thickness, while the highest constancy is typical of the share of the algal layer in the thallus that varies within a very limited range (22–32%) and reaches the minimum values in the post-generative period. The mycobiont increases in volume through a medulla growth. The physiological characteristics of the *P. praetextata* thalli differ in various ontogenetic states, while the generative thalli characterized by a normal ratio of photosynthetic pigments, maximum water saturation, and maximum water holding capacity have the maximum values. Thus, at early development stages, the thalli demonstrate a lower ability to retain moisture and may represent a critical stage in a lichen life cycle. On the one hand, the revealed wide variability of the morphological and anatomical parameters of young thalli testifies to their high adaptability, but the physiological parameters of water saturation indicate the vulnerability of these stages. These parameters confirm the validity of the ontogenetic stages identified.

The paper contains 5 Figures, 5 Tables and 55 References.

Keywords: ontogenesis, lichen, photosynthetic pigments, water holding capacity, specific thallus mass

Acknowledgments: the authors are grateful to Ignatenko R.V. (Laboratory of Plant Biotechnology, Karelian Research Center of Russian Academy of Sciences) for the opportunity to collect samples on the permanent sample plots established by him in the Kivach Nature Reserve.

For citation: Androsova VI, Virolainen PA. Anatomical, Morphological, and Physiological Features of Cyanolichen *Peltigera praetextata* (Flörke ex Sommerf.) Zopf Thalli in Different Ontogenetic States. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya* = *Tomsk State University Journal of Biology*. 2022;58:71-95. doi: 10.17223/19988591/58/4

Введение

Цианолишайники в настоящее время являются популярным объектом большинства направлений исследований в лихенологии. Они представляют собой группу лишайников (13–14%) [1], которые содержат цианобактерии в качестве основного фотобионта в талломе или дополнительного – в специальных структурах (цефалодиях) на его поверхности и вносят значительный вклад в азотный баланс различных экосистем, фиксируя азот от 1,5 до более чем 17 кг·га⁻¹·год⁻¹ [2–5]. Структурные и физиологические особенности определяют чувствительность этой группы лишайников к изменениям условий местообитания, вызванным как природными, так и антропогенными факторами [6–11]. Так, например, нитрогеназная активность цианолишайников чутко реагирует на изменения среды, в том числе климатические [12–13]. Существенный вклад в понимание причин уязвимости лишайников могут внести исследования хода их 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 состояния.

Peltigera praetextata (Flörke ex Sommerf.) Zopf – пельтигера окаймленная, относится к цианобионтным лишайникам семейства *Peltigeraceae* [14]. Вид широко распространен в бореальных сообществах и поселяется поверх мхов, на камнях, основаниях деревьев, почве и валеже [15]. Это крупный листоватый лишайник, фотобионтом которого являются цианобактерии рода *Nostoc*, расположенные в альгальном слое таллома. Таким образом, цианобактериальный компонент в талломе этого вида несёт двойную нагрузку, обеспечивая себя и микобионта продуктами фотосинтеза, а также осуществляя процесс азотфиксации. Вид *P. praetextata* является объектом разных исследований, согласно недавним из которых этот лишайник рекомендован как индикатор генотоксичности загрязнителей воздуха [16]. Кроме того, изучались также его фотосинтетическая активность [17–18], нитрогеназная активность [19], параметры водного режима талломов [20], устойчивость к загрязнению [21]. Следует отметить, что стадия онтогенеза талломов не учитывалась в исследованиях и сравнения между разными возрастными состояниями не проводились. Однако в ряде работ исследо-

ватели отмечают необходимость учитывать возрастную стадию таллома для лучшего понимания принципов взаимодействия компонентов лишайниковой ассоциации, формирования популяционной структуры и правильной оценки состояния популяции [22–24]. Выделение онтогенетических стадий и изучение физиологических параметров с привязкой к ним особенно важно для модульных организмов, поскольку это позволяет полностью охарактеризовать развитие лишайниковой ассоциации, ведь её онтогенетическое развитие включает в себя постоянное поддержание сложного динамического равновесия в системе модулей. Определение параметров без привязки к стадиям может привести к получению различных результатов для одного и того же вида [25–26]. Распространение вида *P. praetextata*, морфология таллома и чувствительность к условиям обитания делают его удобным объектом мониторинговых исследований влияния изменений параметров окружающей среды на организм на всех уровнях его организации. Исследования хода онтогенеза, изменения в течение времени структурно-физиологических особенностей талломов могут внести существенный вклад и в понимание уязвимости этого компонента экосистем на причинно-следственном уровне.

Цель настоящего исследования – описание этапов онтогенеза цианолишайника *Peltigera praetextata* и выявление их некоторых структурных и физиологических особенностей.

Материалы и методики исследования

Талломы *P. praetextata* для исследования собраны со стволов осин в схожих экологических условиях смешанных осиново-еловых сообществ средней тайги на территории государственного природного заповедника «Кивач» (62°15'15,9"N, 33°58'746,1"E) в 2019 г., на постоянных пробных площадях [27] размером 1 га, на которых выполнены полные геоботанические описания сообществ по традиционной методике [28].

В лабораторных условиях образцы изучались с помощью бинокля «Микромед-МС2» (Россия), при этом регистрировались следующие признаки талломов: длина, ширина, наличие и длина ризин, наличие и ширина жилок, наличие филлидий и апотециев, число выемок и лопастей, форма, курчавость края, развитие войлока на поверхности. Для талломов фиксировались максимальные размеры изучаемого параметра. Анатомические параметры отдельных стадий (общая толщина таллома, толщина войлока, толщина корового слоя, толщина альгального слоя, толщина сердцевины, размеры клеток водорослей) изучались с помощью приготовления срезов и микроскопа «Axio Scope A1» (Германия). Срезы выполнялись с образцов талломов всех онтогенетических состояний с апикальной, медиальной и базальной частей в трёхкратной повторности.

На основании данных морфологии и анатомии устанавливалась принадлежность талломов к определённым онтогенетическим состояниям в соответствии с концепцией дискретного описания онтогенеза растений Работнова–Уранова, адаптированной Ю.Т. Суетиной для лишайников [29].

Самые ранние стадии онтогенеза (прототаллюс, протероталлюс, ювенильный таллом) не изучались; их описание дано согласно литературным данным, общим для лишайников [30–31], а также результатам, полученным при культивировании этого вида в лабораторных условиях [32]. Анализ выполнен на основе описания 300 талломов *P. praetextata*, произраставших на основаниях стволов осин. Минимальный размер анализируемого таллома составил 0,03×0,03 см. Поскольку определение видовой принадлежности талломов небольших размеров ранних онтогенетических стадий вызывает затруднение вследствие несформированности важных морфологических признаков, молодые талломы отбирались среди зрелых из моновидовой «куртины» *P. praetextata*.

Содержание фотосинтетических пигментов измерялось спектрофотометрическим методом («СФ-2000», Россия) с приготовлением спиртовых вытяжек. Концентрация и содержание хлорофилла *a* и каротиноидов рассчитывались по формуле, представленной в методике Винтерманса и Де Мотса [33].

Оценка параметров водного режима талломов разных онтогенетических состояний проводилась гравиметрическим методом согласно известной методике [34] с использованием электронных весов «ОНАУС, Discovery» (Швейцария). Рассчитывались следующие параметры водного режима: специфическая масса таллома (specific thallus mass, STM) и водоудерживающая способность (water holding capacity, WHC).

В ходе исследования проведены описания морфологических параметров 300 талломов, для которых проведено около 4 000 измерений анатомических параметров, 117 измерений содержания пигментов и 102 измерения параметров водного режима. Все измерения сделаны в трёхкратной повторности. Статистический анализ данных проведён с использованием однофакторного дисперсионного (ОДА) и регрессионного анализа [35] в среде Microsoft Office Excel 2010. Данные на рисунках и в таблицах приведены в виде средних арифметических со стандартными ошибками. Для оценки варьирования изучаемых признаков рассчитывался коэффициент вариации (CV).

Результаты исследования и обсуждение

Морфологические особенности онтогенетических состояний лишайника *P. praetextata*. В ходе исследования выделено и описано 4 периода и 12 онтогенетических состояний вида *P. praetextata*: латентный (*sp*), прегенеративный (*pr*, *prt*, *j*, *im1*, *im2*, *im3*, *v1*, *v2*), генеративный (*g*), постгенеративный (*ss*, *s*), представленных в табл. 1.

Попадая в благоприятные условия, споры *P. praetextata* прорастают, образуя прототаллюс (*pr*). Согласно данным исследователей, осуществивших синтез таллома *P. praetextata* в лабораторных условиях [36], прорастание гиф начинается с обоих концов веретеновидных спор. В присутствии цианобионта гифы начинают ветвиться и формировать мицелий, что приводит к образованию рыхлой ассоциации мицелия и цианобактерии. Ассоциации

постепенно становятся шаровидными и приобретают соредиеподобный вид (soredia-like stage) – клетки цианобионта заключены в гифы гриба. Далее от этих структур отходят радиальные гифы, формируя подобие паутиной сети (arachnoidal stage). Сходные процессы наблюдались исследователями при развитии других листоватых лишайников [37–38]. В следующей фазе развития (через 5–6 мес) соседние соредиеподобные структуры сливаются с образованием недифференцированного скопления, размер которого зависит от количества слившихся структур [36]. Эта масса развивается в зачаточный таллом, который имеет накипную жизненную форму и соответствует ювенильной стадии (*j*). Для листоватого цианолишайника *Lobaria scrobiculata* (Scop.) P. Gaertn., из того же семейства, что и *P. praetextata*, на этой стадии онтогенеза показана уже дифференциация анатомических слоёв в талломе – хорошо развиты кортекс, альгальный слой, сформированный клетками *Nostoc* sp., и сердцевина [38].

Таблица 1 [Table 1]

Онтогенетические состояния цианобионтного лишайника *Peltigera praetextata*
[Ontogenetic states of the cyanobiont lichen *Peltigera praetextata*]

Период [Period]	Онтогенетические состояния и их индексы [Ontogenetic states and their indexes]	Признаки [Features]
Латентный [Latent]	*Спора гриба (<i>sp</i>) [*Ascospore]	Спора четырёхклеточная, веретеновидная, бесцветная, (29–38–58(–65) × 2,5–5 мкм [The spore is 4-celled, fusiform, colorless, (29–38–58 (–65) × 2.5–5 μm]
Прегенеративный [Pregenerative]	*Прототаллус (<i>pr</i>) [*Protothallus]	Образование из спор гиф мицелия [Hyphae formation from ascospore]
	*Протероталлус (<i>pri</i>) [*Proterothallus]	Обвивание грибными гифами клеток сине-зелёной водоросли, образование зачаточного слоевища [Hyphae entwinements of blue-green algae cells, forming an embryonic thallus]
	*Ювенильный таллом (<i>j</i>) [*Juvenile]	Округлый, выпуклый, каплевидной формы накипной таллом с дифференцированными анатомическими слоями [Rounded, convex, teardrop-shaped crustose thallus with differentiated anatomical layers]
	Имматурное 1 (<i>im1</i>) [Immature 1]	Листоватый таллом в форме округлой пластинки; к субстрату прикрепляется базальной частью, иногда заметен войлок [Foliose thallus in the form of rounded plate; attached to the substrate by the basal part, sometimes tomentum is noticeable]
	Имматурное 2 (<i>im2</i>) [Immature 2]	Таллом округлой формы, с 1–3 выемками; края слегка курчавые. На нижней поверхности ясно видна одна жилка, от которой отходят 1–2 простые ризины [Round-shaped thallus with 1–3 notches; slightly curly edges. One vein is clearly visible on the lower surface, from which 1–2 simple rhizines extend]

Период [Period]	Онтогенетические состояния и их индексы [Ontogenetic states and their indexes]	Признаки [Features]
	Имматурное 3 (<i>im3</i>) [Immature 3]	Появляются курчавые зачаточные лопасти. Жилки видны достаточно хорошо; на них формируются ризины [Curly rudimentary lobes appear. The veins are clearly visible; rhizines are formed on them]
	Виргинильное 1 (<i>v1</i>) [Virginal 1]	Таллом имеет характерный зрелый облик, хорошо сформированные лопасти с курчавым краем, развитую сеть жилок и простые, слегка ветвящиеся косицеобразные ризины. Войлок развит на апикальных частях таллома, часто истончается и пропадает к базальной части. Таллом стерильный, без репродуктивных структур [Thallus has a mature appearance, well-formed lobes with a curly edge, a developed network of veins and simple, slightly branching braid-like rhizines. The tomentum is developed on the apical parts of the thallus, often becomes thinner and disappears towards the basal part. Thallus sterile, without reproductive structures]
	Виргинильное 2 (<i>v2</i>) [Virginal 2]	Таллом с филлидиями. Филлидии вертикально ориентированы, образуют группы и гребни в местах повреждений таллома и по краям лопастей. Сами сплюснутые; в особо крупных скоплениях формируют кораллоподобные структуры. Состояние <i>v2</i> может не наблюдаться, талломы могут не формировать филлидии [Thallus with phyllidia. Phyllidia are vertically oriented; they form groups and ridges at the sites of thallus damage and along the edges of lobes. Phyllidia are flattened, in especially large clusters they form coral-like structures. State <i>v2</i> may not be observed, thallus may not form phyllidia]
Генеративный [Generative]	Генеративное (<i>g</i>) [Generative]	Таллом с седлообразными апотециями, развивающимися на концах лопастей. На талломе могут быть и филлидии [Thallus with saddle-shaped apothecia developing at the ends of lobes. There may be phyllidia on the thallus]
Постгенеративный [Postgenerative]	Субсенильное (<i>ss</i>) [Subsenile]	Частично разрушенное слоевище, у которого молодых лопастей по сравнению со старой частью таллома не более 30%, появляются некрозы [Partially destroyed thallus, young lobes in comparison with the old part of the thallus are no more than 30%, necrosis appear]
	Сенильное (<i>s</i>) [Senile]	Распад крупного таллома, наличие большого количества некротических образований; полное отсутствие молодых лопастей [The decay of a large thallus, presence of a large necrotic formations; complete absence of young lobes]

Примечание. * Описание состояний дано согласно литературным данным [30–32].

[Note. *Description of the states is given according to the data from literature].

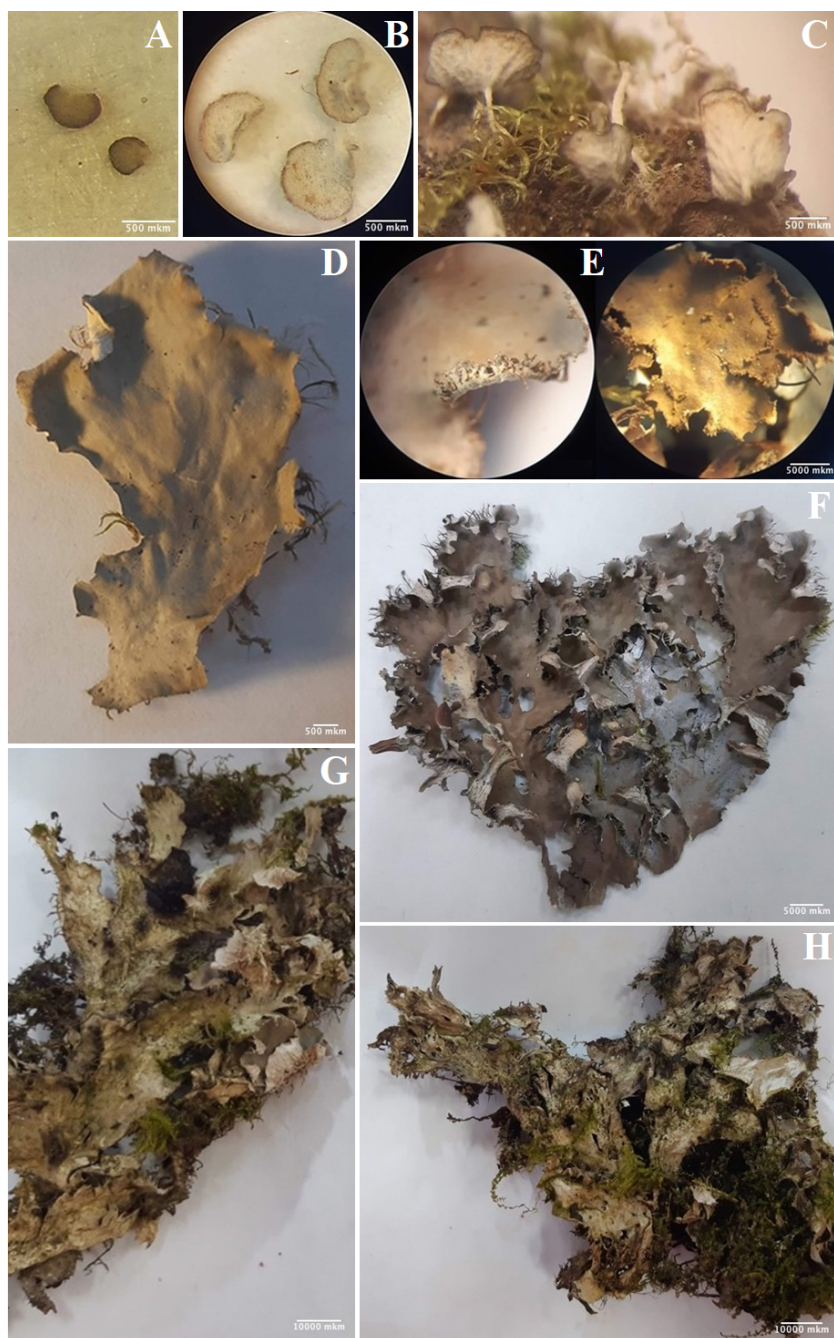


Рис. 1. Талломы *Peltigera praetextata* разных онтогенетических состояний: A – im1 (x56); B – im2 (x56); C – im3 (x32); D – v1; E – v2 (x16); F – g; G – ss; H – s (фото П.А. Виролайнена)

[Fig. 1. Thalli of *Peltigera praetextata* at different ontogenetic states: A – im1 (x56); B – im2 (x56); C – im3 (x32); D – v1; E – v2 (x16); F – g; G – ss; H – s. Photo by Pavel Virolainen]

Дальнейший этап онтогенеза связан с формированием листоватого таллома. Изученные имматурные талломы (*im1*) имели форму округлой пластинки, по площади не превышающей $25 \cdot 10^{-4} \text{ см}^2$ и прикрепляющейся к субстрату базальной частью (рис. 1, *A*). В онтогенетическом состоянии имматурное 2 (*im2*) на листоватом слоевище площадью до $92 \cdot 10^{-4} \text{ см}^2$ появляются выемки (от 1 до 3) – будущие зачатки лопастей, края которых слегка курчавые. Гифы сердцевинного слоя формируют уплотнённые тяжи – становится ясно видна жилка, от которой отходят 1–2 ризины белого цвета (рис. 1, *B*). Талломы онтогенетического состояния имматурное 3 (*im3*) характеризуются наличием зачаточных курчавых лопастей и в среднем имели площадь $21 \cdot 10^{-3} \text{ см}^2$. На нижней поверхности активно развивается сердцевинный слой: всё яснее проявляются жилки, на которых формируются простые ризины (рис. 1, *C*). Таллом приобретает зрелый облик в онтогенетическом состоянии виргинильное 1 (*v1*), характеризуясь наличием сформированных лопастей с курчавым краем, развитого войлочного покрова на апикальных частях таллома, часто истончающегося и пропадающего к базальной части, хорошо различимой сети жилок, большого количества простых, слегка ветвящихся косицеобразных ризин [39]. Средняя площадь таллома состояния *v1* в изученной выборке – $0,448 \text{ см}^2$. Структуры размножения на этой стадии развития таллома отсутствуют (рис. 1, *D*).

Из онтогенетического состояния виргинильное 1 (*v1*) таллом может перейти в состояние виргинильное 2 (*v2*), образуя филлидии – структуры вегетативного размножения (рис. 1, *E*) или сразу в генеративное (*g*) состояние (рис. 1, *F*), формируя на концах лопастей таллома седловидные плодовые тела – апотеции. Это наблюдалось, например, при культивировании вида *Peltigera didactyla* (With.) J.R. Laundon – около 60% талломов сформировало соредии, а остальные сразу перешли в генеративную стадию, сформировав апотеции [40].

В изученной выборке все образцы генеративных талломов *P. praetextata* имели филлидии. Средние значения длины и ширины филлидий *P. praetextata* составили $0,028 \pm 0,003$ и $0,039 \pm 0,002 \text{ см}$, соответственно. Согласно литературным данным, в лабораторных условиях талломы *P. praetextata* формировали филлидии через 20,5 мес после ресинтеза, однако при этом перехода в стадию *g* за 3 года культивации достичь не удалось [36]. Филлидии, вероятнее всего, могут также образовываться на талломе уже после формирования плодовых тел.

При формировании плодовых тел на талломе *P. praetextata* первоначально на краю лопасти формируется замкнутый апотечий (рис. 2, *A*), под которым вырастает структура, возвышающая его над талломом – ножка (рис. 2, *B*). Последовательное увеличение количества сумок со спорами вызывает постепенное раскрытие апотечия (рис. 2, *C*, *D*). Сформированный апотечий *P. praetextata* широко открыт, имеет седлообразную форму (рис. 2, *E*) [30, 41]. Известно также, что *P. didactyla* в естественных условиях формирует апотеции через 6–7 месяцев после развития таллома из соредий [40].



Рис. 2. Основные этапы развития апотеция на талломе *Peltigera praetextata*, увеличение $\times 16$ (пояснения даны в тексте) (фото П.А. Виролайнена)

[Fig. 2. The main stages in the development of apothecia on the thallus of *Peltigera praetextata*, magnification $\times 16$ (explanations are given in the text). Photo by Pavel Virolainen]

Для талломов субсенильной стадии (*ss*) отмечено появление некрозов, составляющих до 20–30% поверхности таллома. Новые лопасти на талломе этой стадии формируются редко (см. рис. 1, *G*).

Сенильные талломы (*s*) *P. praetextata* крупные по размерам (площадь в среднем 93 см²), имеют большую площадь некрозов, достигающую иногда 70%, а также участки с уже разрушенным талломом (см. рис. 1, *H*).

Несколько талломов среди изученных характеризовались очень большим количеством филлидий по краям лопастей, а также в разрывах и трещинах корового слоя. Вероятнее всего, именно такие талломы могут перейти в состояние *ss* сразу из *v2*, минуя генеративное состояние.

Начиная с виргинильной стадии и до сенильной, у талломов наблюдается постепенное пигментирование сердцевинного слоя и его образований (жилок и ризин) от апикальной (краевой, более молодой) части в направлении центральной (базальной, более зрелой) зоны: нижняя поверхность таллома буреет, ризины постепенно от кончика к основанию обретают серый и тёмно-серый цвет, жилки темнеют до тёмно-коричневого цвета. Однако пигментацию слоевища нельзя отнести к признакам, маркирующим онтогенетическое состояние, так как этот процесс, вероятнее всего, зависит не от стадии развития, а от условий микроместообитания. Известно, что меланизация корового слоя таллома происходит, главным образом, в ответ на ультрафиолетовое воздействие. Меланины являются активными участниками редокс-метаболизма и могут накапливаться во всех частях таллома лишайника [42, 43].

Согласно полученным результатам, в изученном последовательном морфологическом ряду выявлено увеличение линейных размеров и площади талломов *P. praetextata* от ранних стадий развития к более поздним (табл. 2).

Значения изученных морфологических параметров таллома на начальных стадиях, на которых происходит формирование листоватого слоевища и закладка морфоструктур (*im1*, *im2*, *im3*), варьировали незначительно (CV 30–40%). Наиболее сильное варьирование значений параметров таллома и его структур (CV 60–90%) отмечается для состояния *v1*. Так, длина и ширина *v1*-талломов в пределах изученной выборки варьируют от 0,17 $\times$ 0,13 до 4,5 $\times$ 4,5 см (CV = 71%), длина ризин – 0,015–1,1 см (CV = 97%), ширина жилок – 0,001–0,1 см (CV = 97%), длина лопастей – 0,045–3,9 см (CV =

61%), ширина лопастей – от 0,02 до 1,5 см (CV = 60%). Высокое варьирование значений связано с активными ростовыми процессами и развитием структур таллома на этой стадии [23], а также на раннее развитие таллома большое влияние оказывают микроклиматические факторы [38].

Таблица 2 [Table 2]

Средние значения некоторых морфологических параметров талломов *Peltigera praetextata* разных онтогенетических состояний
[Mean values of some morphological parameters of *Peltigera praetextata* thalli of different ontogenetic states]

Онтогенетическое состояние [Ontogenetic state]	Длина таллома, см [Thallus length, cm]	Ширина таллома, см [Thallus width, cm]	Длина лопастей, см [Length of lobes, cm]	Ширина лопастей, см [Width of lobes, cm]	Длина ризин, см [Length of rhizines, cm]	Ширина жилок, см [Width of veins, cm]
<i>im1</i>	0,050 ± 0,006	0,050 ± 0,005	–	–	–	–
<i>im2</i>	0,099 ± 0,003	0,093 ± 0,005	–	–	0,037 ± 0,005	0,005 ± 0,000
<i>im3</i>	0,142 ± 0,007	0,148 ± 0,010	–	–	0,052 ± 0,011	0,007 ± 0,000
<i>v1</i>	0,80 ± 0,16	0,56 ± 0,12	1,87 ± 0,35	0,87 ± 0,16	0,187 ± 0,036	0,02 ± 0,00
<i>v2</i>	3,41 ± 0,25	2,36 ± 0,20	2,95 ± 0,22	1,34 ± 0,12	0,48 ± 0,03	0,05 ± 0,00
<i>g</i>	7,74 ± 0,44	6,42 ± 0,45	5,97 ± 0,30	1,96 ± 0,12	0,60 ± 0,02	0,07 ± 0,00
<i>ss</i>	6,77 ± 1,41	6,60 ± 1,99	5,57 ± 0,23	2,20 ± 0,42	0,60 ± 0,05	0,08 ± 0,02
<i>s</i>	10,53 ± 0,61	8,83 ± 2,76	6,57 ± 0,35	1,73 ± 0,15	0,65 ± 0,00	0,09 ± 0,00

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 состояние.

[Note (hereafter). *im1* – immature 1, *im2* – immature 2, *im3* – immature 3, *v1* – virginal 1, *v2* – virginal 2, *g* – generative, *ss* – subsenile, *s* – senile].

В дальнейшем (состояния *v2*, *g*) коэффициент вариации каждого параметра достигает минимальных значений, что, вероятнее всего, связано с замедлением процессов роста и развития таллома. Для параметров талломов стадии *g* коэффициенты вариации не превышают уже 20–50%: длина ризин варьировала от 0,325 до 1,1 см (CV = 26%), ширина жилок – от 0,03 до 0,1 см (CV = 29%), длина лопастей – 1,4–16 см (CV = 47%), ширина лопастей – 0,5–7,2 см (CV = 55%). Генеративное состояние характеризуется завершением развития таллома, процессы роста замедляются, и размеры морфоструктур варьируют в небольших пределах.

Похожие закономерности выявлены и для цианолишайника *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. – активное увеличение линейных размеров таллома происходит в виргинильной стадии, а максимальные значения достигаются в генеративном состоянии [24].

Анатомические особенности онтогенетических состояний лишайника *P. praetextata*. В изученном онтогенетическом ряду выявлено изменение значений анатомических параметров талломов *P. praetextata* (табл. 3).

Значения большинства изученных параметров увеличиваются в ряду от талломов имматурных состояний до генеративных. Значимые различия в значениях общей толщины, толщины корового и толщины сердцевинного слоя зарегистрированы между имматурными, виргинильными и генеративными талломами (ОДА, $p < 0,05$).

Толщина войлока варьировала сильно (CV = 91%): в апикальной зоне (состояния *v1*, *v2*, *g*, *ss*) он присутствует всегда и развит хорошо, а на медиальной и базальной зонах таллома часто отсутствует.

Таблица 3 [Table 3]

Средние значения некоторых анатомических параметров талломов
Peltigera praetextata разных онтогенетических состояний
 [Mean values of some anatomical parameters of *Peltigera praetextata* thalli
 of different ontogenetic states]

Онтогенетическое состояние [Ontogenetic state]	Общая толщина таллома, мкм [Total thallus thickness, μm]	Толщина войлока, мкм [Tomentum thickness, μm]	Толщина корового слоя, мкм [Cortex thickness, μm]	Толщина альгального слоя, мкм [Algal layer thickness, μm]	Размер клеток фотобионта, мкм [Photobiont cell size, μm]	Толщина сердцевины, мкм [Medulla thickness, μm]
<i>im1</i>	167,07 $\pm$ 5,87	12,26 $\pm$ 3,44	45,14 $\pm$ 1,25	51,88 $\pm$ 2,02	8,72 $\pm$ 0,73	49,41 $\pm$ 2,74
<i>im2</i>	165,66 $\pm$ 6,54	18,17 $\pm$ 3,39	38,62 $\pm$ 1,40	48,20 $\pm$ 1,52	10,64 $\pm$ 0,34	66,68 $\pm$ 3,15
<i>im3</i>	211,79 $\pm$ 6,03	11,23 $\pm$ 2,76	43,10 $\pm$ 0,95	61,79 $\pm$ 2,76	10,54 $\pm$ 0,31	91,86 $\pm$ 3,30
<i>v1</i>	247,10 $\pm$ 6,36	24,30 $\pm$ 3,65	46,58 $\pm$ 0,87	64,83 $\pm$ 1,31	12,69 $\pm$ 0,18	142,70 $\pm$ 5,86
<i>v2</i>	282,09 $\pm$ 5,14	26,05 $\pm$ 3,81	57,54 $\pm$ 1,83	75,41 $\pm$ 2,10	12,93 $\pm$ 0,17	179,13 $\pm$ 5,14
<i>g</i>	329,71 $\pm$ 6,96	51,09 $\pm$ 4,53	57,56 $\pm$ 1,42	70,08 $\pm$ 1,86	12,18 $\pm$ 0,22	199,04 $\pm$ 6,32
<i>ss</i>	253,49 $\pm$ 4,35	7,59 $\pm$ 1,67	51,00 $\pm$ 1,28	31,19 $\pm$ 2,71	7,67 $\pm$ 0,52	176,45 $\pm$ 4,81
<i>s</i>	219,83 $\pm$ 4,69	2,96 $\pm$ 1,09	44,77 $\pm$ 0,76	1,72 $\pm$ 0,98	1,05 $\pm$ 0,35	167,56 $\pm$ 4,94

Согласно полученным данным, для талломов *im1* характерно неравномерное распределением гиф микобионта и клеток фотобионта в талломе: места обильного скопления клеток водоросли чередуются с рыхлыми и тонкими участками. Клетки водоросли характеризуются мелкими размерами (см. табл. 3). В талломах состояния *im2* наблюдается более равномерное распределение гиф гриба и «разглаживание» слоя фотобионта, его выравнивание, клетки водорослей увеличиваются в размере. На стадии *im3* альгальный слой таллома становится единым, равномерным и непрерывным. Анатомическое строение талломов в онтогенетическом состоянии *v1* имеет характерные особенности зрелого таллома. Сенильные талломы характеризуются значительным снижением толщины альгального слоя, его непрерывность нарушается, и он сохраняется небольшими участками.

От имматурной до генеративной стадии онтогенеза наибольшее увеличение толщины зарегистрировано для сердцевины таллома (ОДА, $p < 0,01$), наименьшими изменениями размеров в изученном онтогенетическом ряду характеризуется альгальный слой (рис. 3). Достоверных различий в толщине альгального слоя между онтогенетическими состояниями не выявлено (ОДА, $p > 0,05$). В изученном онтогенетическом ряду от состояния *im1* до *g* доля альгального слоя в талломе варьирует в очень небольших пределах (22–32%), снижаясь до минимальных значений в постгенеративном периоде. Таким образом, толщина слоя цианобионта в талломе лишайника остается постоянной на протяжении всего онтогенеза, начиная деградировать в сенильной стадии. Микобионт наращивает объем за счёт увеличения сердцевины.

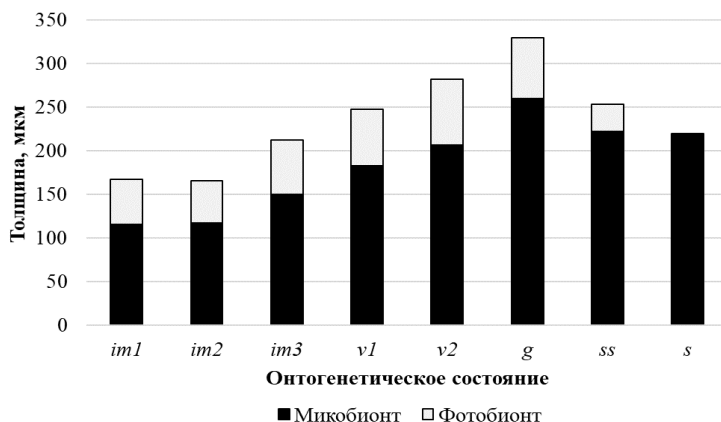


Рис. 3. Соотношение толщины микобионта (чёрный цвет) и фотобионта (светло-серый цвет) в талломах *Peltigera praetextata* разных онтогенетических состояний

[Fig. 3. The ratio of mycobiont (black) and photobiont (gray) thickness in *Peltigera praetextata* thalli of different ontogenetic states: on the X-axis – Ontogenetic state; on the Y-axis – Thickness of the layer (μm)]

Полученные результаты согласуются с известными данными, толщина альгального слоя в талломе – один из наименее варьирующих и стабильных среди других анатомических показателей при развитии лишайника [44]: клетки водорослей в зрелых частях таллома продолжительно функционируют с незначительной степенью деления и обновления популяции, сохраняя фотосинтетическую активность в течение многих лет. Предполагается, что в основе механизма, подавляющего деление клеток водорослей, лежит действие антимиотических агентов, продуцируемых микобионтом [45], а также конкуренцией за фиксированный азот и органический углерод между симбионтами таллома лишайника. Так, для хлоробионтного лишайника *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl. характерно варьирование доли альгального слоя в талломе в пределах 31–43% [46], для цефалодиевого хлоробионтного лишайника *Lobaria pulmonaria* – 11–19% [47]. В исследованиях отмечено, что несмотря на закономерный рост общей толщины таллома от стерильной к сенильной группе, доля альгального слоя остаётся относительно постоянной и достоверно не отличается. Варьирование доли фотобионта в талломе связано с процессами роста и развития лишайника в ходе онтогенеза, а широкие диапазоны изменчивости позволяют симбиотической ассоциации успешно существовать в различных условиях [48].

Физиологические особенности онтогенетических состояний лишайника *P. praetextata*. По мере развития таллома лишайника, изменения морфологических и анатомических характеристик изменяются и его физиологические параметры. Одним из параметров состояния фотосинтетического аппарата является содержание фотосинтетических пигментов. Фотосинтетические пигменты цианобактерий-фотобионтов лишайников представлены хлорофиллом *a*, каротиноидами и билиновыми пигментами [5]. Согласно полученным результатам анализа содержания фотосинтети-

ческих пигментов (хлорофилла *a* и каротиноидов) в талломах *P. praetextata* разных онтогенетических стадий (табл. 4), наиболее высокое содержание хлорофилла *a* обнаружено для виргинильных талломов, а каротиноидов – для генеративных (ОДА, $p < 0,01$). Для сенильных талломов *P. praetextata* зарегистрировано самое низкое содержание проанализированных пигментов. При этом у генеративных талломов фиксировалось наиболее характерное для лишайников соотношение пигментов (2,7), зарегистрированное и другими исследователями [49].

Таблица 4 [Table 4]

Содержание фотосинтетических пигментов в талломах *Peltigera praetextata* разных онтогенетических стадий

[The photosynthetic pigments content in *Peltigera praetextata* thalli of different ontogenetic stages]

Стадия онтогенеза [Ontogenetic stage]	Содержание хлорофилла <i>a</i> , $\text{мг} \cdot \text{г}^{-1}$ сух. массы [Chlorophyll <i>a</i> content, mg/g^{-1} of dry weight]	Содержание каротиноидов, $\text{мг} \cdot \text{г}^{-1}$ сух. массы [Carotenoids content, mg/g^{-1} of dry weight]	Соотношение Хл <i>a</i> /кар [Chlorophyll <i>a</i> /carotenoids ratio]
v	$0,212 \pm 0,011$	$0,027 \pm 0,012$	7,4
g	$0,136 \pm 0,011$	$0,049 \pm 0,012$	2,7
ss	$0,060 \pm 0,005$	$0,008 \pm 0,003$	7,6

Полученные данные по содержанию фотосинтетических пигментов в целом сопоставимы с данными других исследователей [50], однако в имеющихся на сегодняшний день источниках не приводятся значения этих показателей для разных стадий онтогенеза талломов лишайников.

Влажность – ведущий фактор для поддержания жизнедеятельности лишайников как пойкилогидрических организмов. 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% [51]. Цианолишайникам для выхода из этого состояния и восстановления активности процессов жизнедеятельности требуется наличие в среде капельно-жидкой воды [52].

Водный режим цианолишайника *P. praetextata* в ходе исследования оценивался следующими параметрами: максимальное водонасыщение таллома, специфическая масса таллома (STM), водоудерживающая способность (WHC) на единицу площади таллома (табл. 5). Эти параметры определяют возможность таллома удерживать воду и, таким образом, находиться в физиологически активном состоянии.

Значения специфической массы таллома (STM) в исследованной выборке талломов варьируют от 52,87 до 225,00 $\text{мг сух. массы} \cdot \text{см}^{-2}$. Согласно результатам однофакторного анализа, значения специфической массы таллома (STM) имеют наибольшие значения у талломов генеративного состояния (ОДА, $p < 0,001$).

Максимальное водонасыщение талломов варьировало от 151,5 до 495,4% от абс. сух. массы, и в среднем таллом *P. praetextata* впитывает воды в 3,5 раза больше своей сухой массы. Наибольшее максимальное водонасыщение зарегистрировано для генеративных талломов (ОДА, $p < 0,001$), составляющее в среднем 397,1% (рис. 4, А).

Таблица 5 [Table 5]

Средние значения исследованных параметров водного режима талломов
Peltigera praetextata разных онтогенетических состояний
[Mean values of the studied water regime parameters of *Peltigera praetextata* thalli
of different ontogenetic states]

Параметры [Parameters]	Онтогенетическое состояние [Ontogenetic state]				
	<i>v1</i>	<i>v2</i>	<i>g</i>	<i>ss</i>	<i>s</i>
Общая толщина таллома, мкм [Total thallus thickness, μm]	247,10 $\pm$ 6,36	282,09 $\pm$ 5,14	329,71 $\pm$ 6,96	253,49 $\pm$ 4,35	219,83 $\pm$ 4,69
Площадь таллома, cm^2 [Thallus area, cm^2]	3,79 $\pm$ 1,39	10,13 $\pm$ 4,00	26,98 $\pm$ 8,15	15,42 $\pm$ 1,35	14,28 $\pm$ 3,68
STM, мг сух. массы $\cdot$ cm^{-2} [STM, mg dry weight $\cdot$ cm^{-2}]	5,91 $\pm$ 0,50	7,97 $\pm$ 0,62	12,36 $\pm$ 1,01	10,25 $\pm$ 1,12	10,50 $\pm$ 1,41
Максимальное водона- сыщение, % [Maximum water saturation, %]	361 $\pm$ 21	329 $\pm$ 18	397 $\pm$ 17	375 $\pm$ 7	376 $\pm$ 12
WHC, мг $\text{H}_2\text{O} \cdot \text{cm}^{-2}$ [WHC, mg $\text{H}_2\text{O} \cdot \text{cm}^{-2}$]	15,09 $\pm$ 1,22	18,46 $\pm$ 2,41	37,15 $\pm$ 4,28	28,12 $\pm$ 2,52	28,67 $\pm$ 2,93

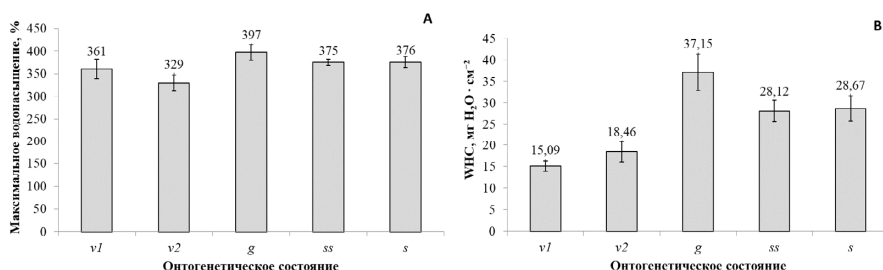


Рис. 4. Средние значения максимального водонасыщения (А) и водоудерживающей способности (В) талломов *Peltigera praetextata* разных онтогенетических состояний
[Fig. 4. Mean values of maximum water saturation (A) and water-holding capacity (B) of *Peltigera praetextata* thalli of different ontogenetic states: on the X-axis – Ontogenetic state; on the Y-axis А – Maximum water saturation (%), В – Water holding capacity (mg $\text{H}_2\text{O} \cdot \text{cm}^{-2}$)]

Водоудерживающая способность (WHC) на единицу площади таллома *P. praetextata* в изученной выборке варьировала от 4,09 до 58,71 мг $\text{H}_2\text{O} \cdot \text{cm}^{-2}$. Согласно полученным результатам, наименьшей водоудерживающей способностью обладают виргинильные талломы, а максимальных значений показатель достигает у генеративных талломов (рис. 4, В). По мере старения талломов на сенильной стадии водоудерживающая способность снижается (ОДА, $p < 0,001$).

Согласно полученным результатам, водоудерживающая способность является функцией удельной поверхности талломов (STM) (рис. 5). С увеличением удельной поверхности увеличивается и водоудерживающая способность талломов, что подтверждают и результаты других исследователей [34, 53].

Полученные в ходе исследования данные во многом согласуются с данными, полученными для других видов лишайников.

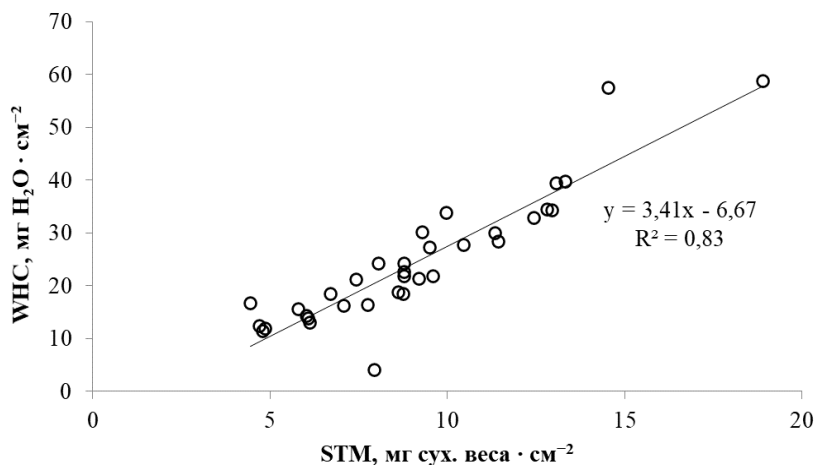


Рис. 5. Водоудерживающая способность (WHC) талломов *Peltigera praetextata* с разными значениями их специфической массы таллома (STM)

[Fig. 5. Water holding capacity (WHC) of *Peltigera praetextata* thalli with different values of their specific thallus mass (STM): on the X-axis – Specific thallus mass (mg dry weight · cm⁻²); on the Y-axis – Water holding capacity (mg H₂O · cm⁻²)]

Так, в ходе исследований водного режима отдельных состояний онтогенеза хлоробионтного (фотобионт – зеленая водоросль) листоватого лишайника *Hypogymnia physodes* [54] и цефалодиевого хлоробионтного (фотобионт – зеленая водоросль, цианобактерии в специальных структурах – цефалодиях) листоватого лишайника *Lobaria pulmonaria* [55] также зарегистрировано увеличение показателя STM с увеличением размеров и возраста талломов. Однако значения этого показателя у исследованных талломов *P. praetextata* в 1,5–2 раза ниже, чем у вышеуказанных видов. Значения водоудерживающей способности талломов вида *P. praetextata* в 5–6 раз меньше, чем у широко распространённого вида *Hypogymnia physodes*. Такие низкие по сравнению с хлоробионтными лишайниками значения исследованных параметров водного режима, необходимость наличия капельно-жидкой воды в среде для восстановления метаболических функций у цианолишайников при выходе из состояния криптобиоза во многом объясняют приуроченность *P. praetextata* к влажным местообитаниям с моховым покровом и уязвимость к изменениям условий местообитания.

Заключение

Лишайники, представляющие собой неотъемлемый компонент растительных сообществ, известны своей уязвимостью к изменениям условий среды. Это подтверждается большим числом исследований экологии и физиологии этих организмов. Исследования хода онтогенеза, а также структурных и физиологических показателей талломов, находящихся на разных онтогенетических стадиях, могут внести существенный вклад в понимание

причины чувствительности этого компонента экосистем на более глубоком, причинно-следственном уровне.

Онтогенез цианолишайника *P. praetextata* представлен следующими основными этапами: зачаток слоевища, накипной дифференцированный таллом, листоватое слоевище (формируется на *im1*), на котором развиваются жилки, ризины (*im2*) и зачаточные лопасти с курчавым краем (*im3*), достигая зрелого облика (*v1*). Затем на талломе формируются филлидии (*v2*) и/или апотеции (*g*). Старение таллома (*ss, s*) сопровождается увеличением площади некрозов.

Значения морфологических (длина, ширина таллома и лопастей, линейная площадь таллома, длина ризин, ширина жилок) и анатомических параметров талломов (толщина общая, корового, альгального слоёв, сердцевинны) увеличиваются по мере его развития. Наибольшая изменчивость изученных признаков характерна для ранних стадий онтогенеза. Среди изученных структур таллома наибольшая изменчивость в ряду онтогенетических состояний регистрировалась для длины ризин, ширины жилок и толщины сердцевинного слоя, а наибольшим постоянством отличалась доля альгального слоя в талломе.

Изученные физиологические характеристики талломов *P. praetextata* отличались у разных онтогенетических состояний и имели максимальные значения у генеративных талломов, для которых зарегистрированы нормальное соотношение фотосинтетических пигментов, максимальное водонасыщение и максимальная водоудерживающая способность. Таким образом, талломы ранних стадий развития обладают меньшей возможностью сохранять влагу, и могут представлять критическую стадию в жизненном цикле лишайника. Выявленное широкое варьирование морфолого-анатомических показателей молодых талломов, с одной стороны, говорит об их высокой приспособляемости, однако физиологические показатели водонасыщения свидетельствуют об уязвимости как раз этих стадий. Кроме того, полученные данные изученных параметров подтвердили обоснованность выделенных онтогенетических стадий.

Исследование онтогенеза и морфогенеза цианобионтного лишайника *P. praetextata* проведено впервые, и полученные данные могут стать основой для дальнейшего изучения особенностей анатомии и морфологии цианолишайников, а также для изучения популяционной структуры этого вида в сообществах.

Список источников

1. Henskens F.L., Green T.G.A., Wilkins A. Cyanolichens can have both cyanobacteria and green algae in a common layer as major contributors to photosynthesis // *Annals of Botany*. 2012. Vol. 110, № 3. PP. 555–563. doi: 10.1093/aob/mcs108
2. Forman R.T.T. Canopy lichens with blue-green algae – nitrogen source in a Colombian rainforest // *Ecology*. 1975. № 56. PP. 1176–1184. doi: 10.2307/1936157
3. Green T.G.A., Horstmann T., Bonnett H., Wilkins A., Silvester W. Nitrogen fixation by members of the *Stictaceae* (*Lichenes*) of New Zealand // *New Phytologist*. 1980. Vol. 84, № 2. PP. 339–348. doi: 10.1111/j.1469-8137.1980.tb04434.x

4. Antoine M.E. An ecophysiological approach to quantifying nitrogen fixation by *Lobaria oregana* // Bryologist. 2004. Vol. 107, № 1. PP. 82–87. doi: 10.1639/0007-2745(2004)107[82:AEATQN]2.0.CO;2
5. Головки Т.К., Дымова О.В., Табаленкова Г.Н., Пыстина Т.Н. Фотосинтетические пигменты и азот в талломах лишайников бореальной флоры // Теоретическая и прикладная экология. 2015. № 4. С. 38–44. doi: 10.25750/1995-4301-2015-4-038-044
6. Lesica P., McCune B., Cooper S.V., Hong W.S. Differences in lichen and bryophyte communities between old-growth and managed second-growth forests in the Swan Valley, Montana // Canadian Journal of Botany. 1991. Vol. 69, № 8. PP. 1745–1755. doi: 10.1139/b91-222
7. Nash III T.H. Lichen biology. Cambridge University Press, 1996. 303 p.
8. Mikhailova I., Trubina M., Vorobeichik E., Scheidegger C. Influence of environmental factors on the local-scale distribution of cyanobacterial lichens: case study in the North Urals, Russia // Folia Cryptogamica Estonica. 2005. № 41. PP. 45–54.
9. Ellis C.J., Coppins B.J. Contrasting functional traits maintain lichen epiphyte diversity in response to climate and autogenic succession // Journal of Biogeography. 2006. Vol. 33, № 9. PP. 1643–1656. doi: 10.1111/j.1365-2699.2006.01522.x
10. Fedrowitz K., Kuusinen M., Snäll T. Metapopulation dynamics and future persistence of epiphytic cyanolichens in a European boreal forest ecosystem // Journal of Applied Ecology. 2012. Vol. 49, № 2. PP. 493–502. doi: 10.1111/j.1365-2664.2012.02113.x
11. Rikkinen J. Cyanolichens // Biodiversity and Conservation. 2015. № 24. PP. 973–993. doi: 10.1007/s10531-015-0906-8
12. Belnap J. Factors influencing nitrogen fixation and nitrogen release in biological soil crusts // Biological Soil Crusts: Structure, Function, and Management / Belnap J., Lange O.L., editors. Berlin: Springer-Verlag, 2001. PP. 241–261. doi: 10.1007/978-3-642-56475-8_19
13. Liu Y.-R., Delgado-Baquerizo M., Trivedi P., He J.-Z., Wang J.-T., Singh B.K. Identity of biocrust species and microbial communities drive the response of soil multifunctionality to simulated global change // Soil Biology and Biochemistry. 2017. Vol. 107. PP. 208–217. doi: 10.1016/j.soilbio.2016.12.003
14. Wijayawardene N.N., Hyde K.D., Al-Ani L.K.T., Tedersoo L., Haelewaters D., Rajeshkumar K.C. et al. Outline of fungi and fungus-like taxa // Mycosphere. 2020. Vol. 11, № 1. PP. 1060–1456. doi: 10.5943/mycosphere/11/1/8
15. Vitikainen O. *Peltigeraceae* // Nordic Lichen Flora. Vol. 3. Ahti T., Jørgensen P.M., Krisninnson H., Moberg R., Söchting U., Thor G., editors. Uddevalla, 2007. PP. 113–131.
16. Cansaran-Duman D., Altunkaynak E., Aslan A., Büyük İ., Aras S. Application of molecular markers to detect DNA damage caused by environmental pollutants in lichen species // Genetics and Molecular Research. 2015. № 14. PP. 4637–4650. doi: 10.4238/2015.May.4.23
17. Leisner J.M.R., Bilger W., Czygan F.-C., Llinge O.L. Light exposure and the composition of lipophilous carotenoids in cyanobacterial lichens // Journal of Plant Physiology. 1994. Vol. 143, № 4-5. PP. 514–519. doi: 10.1016/S0176-1617(11)81815-8
18. Solhaug K.A., Xie L., Gauslaa Y. Unequal allocation of excitation energy between photosystem II and I reduces cyanolichen photosynthesis in blue light // Plant and Cell Physiology. 2014. Vol. 55, № 8. PP. 1404–1414. doi: 10.1093/pcp/pcu065
19. Cassar N., Bellenger J.-P., Jackson R.B., Karr J.D., Barnett B. N₂ fixation estimates in real-time by cavity ring-down laser absorption spectroscopy // Oecologia. 2012. № 168. PP. 335–342. doi: 10.1007/s00442-011-2105-y
20. Nardini A., Marchetto A., Tretiach M. Water relation parameters of six *Peltigera* species correlate with their habitat preferences // Fungal Ecology. 2013. Vol. 6, № 5. PP. 397–407. doi: 10.1016/j.funeco.2013.05.004
21. Paoli L., Guttová A., Sorbo S., Grassi A., Lackovičová A., Basile A., Senko D., Loppi S. Vitality of the cyanolichen *Peltigera praetextata* exposed around a cement plant (SW Slovakia): A comparison with green algal lichens // Biologia. 2016. Vol. 71, № 3. PP. 272–280. doi: 10.1515/biolog-2016-0059

22. Михайлова И.Н. Анализ субпопуляционных структур эпифитных лишайников (на примере *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm.) // Вестник Нижегородского университета им. Н.И. Лобачевского. Биология. 2005. № 1. С. 124–134.
23. Суетина Ю.Г., Глотов Н.В. Онтогенез и морфогенез кустистого лишайника *Usnea florida* (L.) Weber ex F. H. Wigg. // Онтогенез. 2010. Т. 41. № 1. С. 32–40. doi: 10.1134/S1062360410010030
24. Игнатенко Р.В., Тарасова В.Н., Марковская Е.Ф. Онтогенез лишайника *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. в растительных сообществах бореальной зоны // Онтогенез. 2020. Т. 51, № 2. С. 132–142. doi: 10.31857/S0475145020020044
25. Гранович А.И., Островский А.Н., Добровольский А.А. Морфопроцесс и жизненные циклы организмов // Журнал общей биологии. 2010. Т. 71, № 6. С. 514–522.
26. Spribille T. Relative symbiont input and the lichen symbiotic outcome // Current Opinion in Plant Biology. 2018. Vol. 44. PP. 57–63. doi: 10.1016/j.pbi.2018.02.007
27. Игнатенко Р.В. Экология лишайника *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. в растительных сообществах Карелии : дис. ... канд. биол. наук. СПб. : Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, 2017. 220 с.
28. Андреева Е.Н., Баккал И.Ю., Горшков В.В., Лянгузова И.В., Мазная Е.А., Нешатаев В.Ю., Нешатаева В.Ю., Ставрова Н.И., Ярмишко В.Т., Ярмишко М.А. Методы изучения лесных сообществ. СПб. : Изд-во СПбГУ, 2002. 240 с.
29. Суетина Ю.Г. Онтогенез и популяционная структура *Xanthoria parietina* (L.) Th. Fr. в различных экологических условиях // Экология. 2001. № 3. С. 203–208.
30. Окснер А.Н. Определитель лишайников СССР. Морфология, систематика и географическое распространение. 2-е изд. Л. : Наука, 1974. 283 с.
31. Суетина Ю.Г., Глотов Н.В. Популяционно-онтогенетические исследования эпифитных лишайников // Теоретические проблемы экологии и эволюции: Шестые Любимцевские 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 : Касандра, 2015. С. 288–292.
32. Stocker-Wörgötter E. Thallus formation of two cyanobacterial lichens: *Peltigera didactyla* and *Peltigera praetextata*, under laboratory conditions // Bulletin de la Société Botanique de France, Lettres Botaniques. 1991. Vol. 138, № 3. PP. 179–187. doi: 10.1080/01811797.1991.10824920
33. Wintermans J.F.G.M., De Mots A. Spectrophotometric characteristics of chlorophylls a and b and their phenophytins in ethanol // Biochimica et Biophysica Acta (BBA) – Biophysics including Photosynthesis. 1965. Vol. 109. PP. 448–453. doi: 10.1016/0926-6585(65)90170-6
34. Gauslaa Y., Coxson D.S. Interspecific and intraspecific variations in water storage in epiphytic old forest foliose lichens // Botany. 2011. Vol. 89. PP. 787–798. doi: 10.1139/b11-070
35. Ивантер Э.В., Коросов А.В. Введение в количественную биологию : учеб. пособие. Петрозаводск : Изд-во ПетрГУ, 2011. 302 с.
36. Stocker-Wörgötter E., Türk R. Artificial resynthesis of thalli of the cyanobacterial lichen *Peltigera praetextata* under laboratory conditions // The Lichenologist. 1991. Vol. 23, № 2. PP. 127–138. doi: 10.1017/S0024282991000294
37. Schuster G., Ott S., Jahns H.M. Artificial cultures of lichens in the natural environment // The Lichenologist. 1985. Vol. 17, № 3. PP. 247–253. doi: 10.1017/S0024282985000317
38. Hilmo O., Ott S. Juvenile development of the cyanolichen *Lobaria scrobiculata* and the green algal lichen *Platismatia glauca* and *Platismatia norvegica* in a boreal *Picea abies* forest // Plant Biology. 2002. Vol. 4. PP. 273–280. doi: 10.1055/s-2002-25734
39. Толпышева Т.Ю., Шишконокова Е.А. Лишайники природного парка «Нумто». Краткий определитель. БУ ХМАО-Югры «Природный парк «Нумто», 2018. 187 с.
40. Stocker-Wörgötter E., Türk R. Artificial cultures of the cyanobacterial lichen *Peltigera didactyla* (*Peltigeraceae*) in the natural environment // Plant Systematics and Evolution. 1989. Vol. 165. PP. 39–48. doi: 10.1007/BF00936033

41. Bellemère A., Letrouit-Galinou M.A. Asci, Ascospores, and Ascomata // CRC Handbook of Lichenology. Vol. 1. Boca Raton: CRC Press, Inc., 1988. PP. 161–179.
42. Beckett R.P., Solhaug K.A., Gauslaa Y., Minibayeva F.V. Improved photoprotection in melanized lichens is a result of fungal solar radiation screening rather than photobiont acclimation // The Lichenologist. 2019. Vol. 51, № 5. PP. 483–491. doi: 10.1017/S0024282919000276
43. Rassabina A.E., Gurjanov O.P., Beckett R.P., Minibayeva F.V. Melanin from the Lichens *Cetraria islandica* and *Pseudevernia furfuracea*: Structural Features and Physicochemical Properties // Biochemistry (Moscow). 2020. Vol. 85, № 5. PP. 623–628. doi: 10.1134/S0006297920050119
44. Hill D.J. Lobe growth in lichen thalli // Symbiosis. 1992. № 12. PP. 43–55.
45. Sucharita B., Malleshwar D., Manoharachary C., Mulaikrishna K. Extraction of lecanoric acid from *Parmelia andina* Mull. Arg. & its effect on mitosis in *Allium crepa* L. root tips // Current Science. 1983. № 52. PP. 21–22.
46. Sonina A.V., Androsova V.I., Tsunskaya A.A., Suroeva L.E. Comparative study of structural and ecophysiological features of lichens of different ecological groups in rocky forest communities of northernmost boreal zone (Karelia, Russia) // Czech Polar Reports. 2018. Vol. 8, № 2. PP. 186–197. doi: 10.5817/CPR2018-2-15
47. Андросова В.И., Чирва О.В. Структурно-функциональные особенности талломов *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. разных онтогенетических стадий // Экспериментальная биология растений: фундаментальные и прикладные аспекты: Годичное собрание ОФР : науч. конф. и школа для мол. уч., 18–24 сент. 2017 г., Судак : сб. мат. докл. М. : Центр содействия научной, образовательной и просветительской деятельности «Соцветие», 2017. С. 93.
48. Сони́на А.В., Марковская Е.Ф., Кособрюхов А.А. Функциональные адаптации фотосинтетического аппарата эпилитных лишайников к условиям побережий Белого и Баренцева морей // 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 : КарНЦ РАН, 2015. С. 502.
49. Golovko T., Dymova O., Zakhochiy I., Dalke I., Kokovkina E. Photosynthetic physiology and pigments in *Lobaria pulmonaria* lichen // Photosynthetic pigments – chemical structure, biological function and ecology. Syktyvkar : Komi Scientific Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, 2014. PP. 384–395.
50. Табаленкова Г.Н., Дымова О.В., Головки Т.К. Цианопрокариоты как компонент лишайников рода *Peltigera* // Цианопрокариоты/цианобактерии: систематика, экология, распространение : материалы докладов II Международной научной школы-конференции, 16–21 сентября 2019 г., Сыктывкар, Россия. Сыктывкар : ИБ ФИЦ Коми НЦ УрО РАН, 2019. С. 259–263. doi: 10.31857/S0006813620010093
51. Слонов Л.Х., Слонов Т.Л., Ханов З.М. Эколого-физиологические особенности лишайников горной системы центральной части Северного Кавказа. Нальчик : Эльбрус, 2009. 155 с.
52. Honegger R. Water relations in lichens // Fungi in the Environment. Cambridge: Cambridge University Press, 2006. P. 185–200.
53. Gauslaa Y., Arsenault A. The cyanolichens *Erioderma pedicellatum* and *Coccocarpia palmicola* need much more than a dewfall to fill their water holding capacity // Flora. 2020. Vol. 269. doi: 10.1016/j.flora.2020.151648
54. Андросова В.И., Суроева Л.Е. Структурно-функциональные особенности доминантного вида лишайника *Hyrogymnia physodes* в лесных сообществах Карелии // Ботаника в современном мире : труды XIV съезда Русского ботанического общества и конференции «Ботаника в современном мире» (г. Махачкала, 18–23 июня 2018 г.). Т. 3: Споровые растения. Микология. Структурная ботаника. Физиология и биохимия растений. Эмбриология растений. Махачкала : АЛЕФ, 2018. С. 11–13.
55. Андросова В.И., Чирва О.В., Игнатенко Р.В. Параметры водного режима талломов лишайника лобария легочная (*Lobaria pulmonaria*) лесных сообществ южной Каре-

лии // 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. С. 215–217.

References

1. Henskens FL, Green TGA, Wilkins A. Cyanolichens can have both cyanobacteria and green algae in a common layer as major contributors to photosynthesis. *Annals of Botany*. 2012;110(3):555-563. doi: 10.1093/aob/mcs108
2. Forman RTT. Canopy lichens with blue-green algae – nitrogen source in a Colombian rainforest. *Ecology*. 1975;56:1176-1184. doi: 10.2307/1936157
3. Green TGA, Horstmann T, Bonnett H, Wilkins A, Silvester W. Nitrogen fixation by members of the *Stictaceae* (*Lichenes*) of New Zealand. *New Phytologist*. 1980;84(2):339-348. doi: 10.1111/j.1469-8137.1980.tb04434.x
4. Antoine M.E. An ecophysiological approach to quantifying nitrogen fixation by *Lobaria oregana*. *Bryologist*. 2004;107(1):82-87. doi: 10.1639/0007-2745(2004)107[82:AEA TQN]2.0.CO;2
5. Golovko TK, Dymova OV, Tabalenkova GN, Pystina TN. Photosynthetic pigments in the thalli of lichens of boreal flora // *Theoretical and Applied Ecology*. 2015;4:38-44. doi: 10.25750/1995-4301-2015-4-038-044 In Russian, English Summary
6. Lesica P, McCune B, Cooper SV, Hong WS. Differences in lichen and bryophyte communities between old-growth and managed second-growth forests in the Swan Valley, Montana. *Canadian Journal of Botany*. 1991;69(8):1745-1755. doi: 10.1139/b91-222
7. Nash III TH. Lichen biology. Cambridge University Press, 1996. 303 p.
8. Mikhailova I, Trubina M, Vorobeichik E, Scheidegger C. Influence of environmental factors on the local-scale distribution of cyanobacterial lichens: case study in the North Urals, Russia. *Folia Cryptogamica Estonica*. 2005;41:45-54.
9. Ellis CJ, Coppins BJ. Contrasting functional traits maintain lichen epiphyte diversity in response to climate and autogenic succession. *Journal of Biogeography*. 2006;33(9):1643-1656. doi: 10.1111/j.1365-2699.2006.01522.x
10. Fedrowitz K, Kuusinen M, Snäll T. Metapopulation dynamics and future persistence of epiphytic cyanolichens in a European boreal forest ecosystem. *Journal of Applied Ecology*. 2012;49(2):493-502. doi: 10.1111/j.1365-2664.2012.02113.x
11. Rikkinen J. Cyanolichens. *Biodiversity and Conservation*. 2015;24:973-993. doi: 10.1007/s10531-015-0906-8
12. Belnap J. Factors influencing nitrogen fixation and nitrogen release in biological soil crusts. In: *Biological Soil Crusts: Structure, Function, and Management*. Belnap J, Lange OL, editors. Berlin: Springer-Verlag, 2001. pp. 241-261. doi: 10.1007/978-3-642-56475-8_19
13. Liu Y-R, Delgado-Baquerizo M, Trivedi P, He J-Z, Wang J-T, Singh BK. Identity of biocrust species and microbial communities drive the response of soil multifunctionality to simulated global change. *Soil Biology and Biochemistry*. 2017;107:208-217. doi: 10.1016/j.soilbio.2016.12.003
14. Wijayawardene NN, Hyde KD, Al-Ani LKT, Tedersoo L, Haelewaters D, Rajeshkumar KC et al. Outline of fungi and fungus-like taxa. *Mycosphere*. 2020;11(1):1060-1456. doi: 10.5943/mycosphere/11/1/8
15. Vitikainen O. *Peltigeraceae*. In: *Nordic Lichen Flora*. Vol. 3. Ahti T, Jørgensen PM, Krisninson H, Moberg R, Söchting U, Thor G, editors. Uddavalla; 2007. pp. 113–131.
16. Cansaran-Human D, Altunkaynak E, Aslan A, Büyük İ, Aras S. Application of molecular markers to detect DNA damage caused by environmental pollutants in lichen species. *Genetics and Molecular Research*. 2015;14:4637-4650. doi: 10.4238/2015.May.4.23
17. Leisner JMR, Bilger W, Czygan F-C, Llange OL. Light exposure and the composition of lipophilous carotenoids in cyanobacterial lichens. *Journal of Plant Physiology*. 1994;143(4-5):514-519. doi: 10.1016/S0176-1617(11)81815-8

18. Solhaug KA, Xie L, Gauslaa Y. Unequal allocation of excitation energy between photosystem II and I reduces cyanolichen photosynthesis in blue light. *Plant and Cell Physiology*. 2014;55(8):1404-1414. doi: 10.1093/pcp/pcu065
19. Cassar N, Bellenger J-P, Jackson RB, Karr JD, Barnett B. N₂ fixation estimates in real-time by cavity ring-down laser absorption spectroscopy. *Oecologia*. 2012;168:335-342. doi: 10.1007/s00442-011-2105-y
20. Nardini A, Marchetto A, Tretiach M. Water relation parameters of six *Peltigera* species correlate with their habitat preferences. *Fungal Ecology*. 2013;6(5):397-407. doi: 10.1016/j.funeco.2013.05.004
21. Paoli L, Guttová A, Sorbo S, Grassi A, Lackovičová A, Basile A, Senko D, Loppi S. Vitality of the cyanolichen *Peltigera praetextata* exposed around a cement plant (SW Slovakia): A comparison with green algal lichens. *Biologia*. 2016;71(3):272-280. doi: 10.1515/biolog-2016-0059
22. Mikhailova IN. Analiz subpopulyatsionnykh struktur epifitnykh lishaynikov (na primere *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm.) [Analysis of subpopulation structures of epiphytic lichens (on the example of *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm.)]. *Vestnik of Lobachevsky University of Nizhni Novgorod*. 2005;1:124-134. In Russian
23. Suetina YG, Glotov NV. Ontogeny and morphogenesis of the fruticose lichen *Usnea florida* (L.) Weber ex F.H. Wigg. *Russian Journal of Developmental Biology*. 2010;41:24-31. doi: 10.1134/S1062360410010030
24. Ignatenko RV, Tarasova VN, Markovskaya EF. *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. lichen ontogenesis in plant communities of the boreal zone. *Russian Journal of Developmental Biology*. 2020;51(2):132-142. doi: 10.31857/S0475145020020044. In Russian, English Summary
25. Granovitch AI, Ostrovsky AN, Dobrovolsky AA. Morphoprocess and life cycles of organisms. *Zhurnal Obshchei Biologii – Journal of General Biology*. 2010;71(6):514-522. In Russian, English Summary
26. Spribille T. Relative symbiont input and the lichen symbiotic outcome. *Current Opinion in Plant Biology*. 2018;44:57-63. doi: 10.1016/j.pbi.2018.02.007
27. Ignatenko RV. *Ekologiya lishaynika Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. v rastitel'nykh soobshchestvakh Karelii. Dis. ... kand. biol. nauk. [Ecology of the lichen *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. in plant communities of Karelia. CandSci. Dissertation, Ecology (in Biology)] St. Petersburg: Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences; 2017. 220 p. In Russian
28. Andreeva EN, Bakkal IYu, Gorshkov VV, Lyanguzova IV, Maznaya EA, Neshataev VYu, Neshataeva VYu, Stavrova NI, Yarmishko VT, Yarmishko MA. *Metody izucheniya lesnykh soobshchestv* [Methods for studying forest communities]. St. Petersburg: Saint Petersburg State University Publ.; 2002. 240 p. In Russian
29. Suetina YG. Ontogenez i populyatsionnaya struktura *Xanthoria parietina* (L.) Th. Fr. v razlichnykh ekologicheskikh usloviyakh [Ontogenesis and population structure of *Xanthoria parietina* (L.) Th. Fr. in various environmental conditions]. *Russian Journal of Ecology*. 2001;3:203-208. In Russian
30. Oxner AN. Opredelitel' lishaynikov SSSR. Morfologiya, sistematika i geograficheskoe rasprostraneniye [Key to lichens of the USSR. Morphology, taxonomy and geographical distribution]. 2nd ed. Leningrad: Nauka; 1974. 283 p. In Russian
31. Suetina YG, Glotov NV. Population ontogenetic studies of epiphytic lichens. In: *Teoreticheskie problemy ekologii i evolyutsii: Shestye Lyubishchevskie chteniya, 11-y Vserossiyskiy populyatsionnyy seminar i Vserossiyskiy seminar "Gomeostaticheskie mekhanizmy biologicheskikh sistem" s obshchey temoy "Problemy populyatsionnoy ekologii" (Tol'yatti, 6–10 aprelya 2015 g.)* [Theoretical problems of ecology and evolution: the Sixth Lyubishchev's Readings, the 11th All-Russian Population Seminar and the All-Russian Seminar "Homeostatic Mechanisms of Biological Systems" with the general theme "Problems of Population Ecology" (Tolyatti, Russia, 6-10 April, 2015)]. Rozenberg GS, editor. Tolyatti: Kassandra Publ.; 2015. pp. 288-292. In Russian

32. Stocker-Wörgötter E. Thallus formation of two cyanobacterial lichens: *Peltigera didactyla* and *Peltigera praetextata*, under laboratory conditions. *Bulletin de la Société Botanique de France, Lettres Botaniques*. 1991;138(3):179-187. doi: 10.1080/01811797.1991.10824920
33. Wintermans JFGM, De Mols A. Spectrophotometric characteristics of chlorophylls a and b and their phenophytins in ethanol. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Biophysics including Photosynthesis*. 1965;109:448-453. doi: 10.1016/0926-6585(65)90170-6
34. Gauslaa Y, Coxson DS. Interspecific and intraspecific variations in water storage in epiphytic old forest foliose lichens. *Botany*. 2011;89:787-798. doi: 10.1139/b11-070
35. Ivanter EV, Korosov AV. Vvedenie v kolichestvennyu biologiyu [Introduction to Quantitative Biology]. Petrozavodsk: Petrozavodsk State University Publ.; 2011. 302 p. In Russian
36. Stocker-Wörgötter E, Türk R. Artificial resynthesis of thalli of the cyanobacterial lichen *Peltigera praetextata* under laboratory conditions. *The Lichenologist*. 1991;23(2):127-138. doi: 10.1017/S0024282991000294
37. Schuster G, Ott S, Jahns HM. Artificial cultures of lichens in the natural environment. *The Lichenologist*. 1985;17(3):247-253. doi: 10.1017/S0024282985000317
38. Hilmo O, Ott S. Juvenile development of the cyanolichen *Lobaria scrobiculata* and the green algal lichens *Platismatia glauca* and *Platismatia norvegica* in a boreal *Picea abies* forest. *Plant Biology*. 2002;4:273-280. doi: 10.1055/s-2002-25734
39. Tolpysheva TYu, Shishkonakova EA. Lishayniki prirodnogo parka "Numto". Kratkiy opredelitel' [Lichens of the Nature Park "Numto". A short key]. "Prirodnyy park "Numto" Publ.; 2018. 187 p. In Russian
40. Stocker-Wörgötter E, Türk R. Artificial cultures of the cyanobacterial lichen *Peltigera didactyla* (*Peltigeraceae*) in the natural environment. *Plant Systematics and Evolution*. 1989;165:39-48. doi: 10.1007/BF00936033
41. Bellemère A, Letrouit-Galinou MA. Asci, Ascospores, and Ascomata. In: *CRC Handbook of Lichenology: Volume 1*. Boca Raton: CRC Press, Inc.; 1988. pp. 161-179.
42. Beckett RP, Solhaug KA, Gauslaa Y, Minibayeva FV. Improved photoprotection in melanized lichens is a result of fungal solar radiation screening rather than photobiont acclimation. *The Lichenologist*. 2019;51(5):483-491. doi: 10.1017/S0024282919000276
43. Rassabina AE, Gurjanov OP, Beckett RP, Minibayeva FV. Melanin from the Lichens *Cetraria islandica* and *Pseudevernia furfuracea*: Structural Features and Physicochemical Properties. *Biochemistry (Moscow)*. 2020;85(5):623-628. doi: 10.1134/S0006297920050119
44. Hill DJ. Lobe growth in lichen thalli. *Symbiosis*. 1992;12:43-55.
45. Sucharita B, Malleshwar D, Manoharachary C, Mulaikrishna K. Extraction of lecanoric acid from *Parmelia andina* Mull. Arg. & its effect on mitosis in *Allium crepa* L. root tips. *Current Science*. 1983;52:21-22.
46. Sonina AV, Androsova VI, Tsunskaya AA, Suroeva LE. Comparative study of structural and ecophysiological features of lichens of different ecological groups in rocky forest communities of northernmost boreal zone (Karelia, Russia). *Czech Polar Reports*. 2018;8(2):186-197. doi: 10.5817/CPR2018-2-15
47. Androsova VI, Chirva OV. Strukturno-funktsional'nye osobennosti tallomov *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. raznykh ontogeneticheskikh stadiy [Structural and functional features of *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. thalli of different ontogenetic stages]. In: *Ekspерimental'naya biologiya rasteniy: fundamental'nye i prikladnye aspekty: Godichnoe sobranie OFR, nauch. konf. i shkola dlya mol. uch., 18-24 sent. 2017 g., Sudak: sb. mat. dokl.* [Experimental plant biology: fundamental and applied aspects: Annual meeting of the Society of Plant Physiologists, scientific conference and school for young scientists, 18-24 September, 2017, Sudak: collection of reports]. Kuznetsov VV, editor. Moscow: ANO "Tsentr sodeystviya nauchnoy, obrazovatel'noy i prosvetitel'skoy deyatel'nosti "Sotsvetie" Publ.; 2017. p. 93. In Russian
48. Sonina AV, Markovskaya EF, Kosobryukhov AA. Funktsional'nye adaptatsii fotosinteticheskogo apparata epilinykh lishaynikov k usloviyam poberezhnyy Belogo i Barentseva morey [Functional adaptations of photosynthetic apparatus of epilithic lichens to condi-

- tions of the White and Barents Seas coasts]. In: *Rasteniya v usloviyakh global'nykh i lokal'nykh prirodno-klimaticheskikh i antropogennykh izmeneniy. Tezisy dokladov Vserossiyskoy nauchnoy konferentsii s mezhdunarodnym uchastiem i shkoly dlya molodykh uchennykh (21-26 sentyabrya 2015 g.)* [Plants under the conditions of global and local natural-climatic and anthropogenic changes. Abstracts of the All-Russian Scientific Conference with International Participation and School for Young Scientists (21-26 September, 2015)]. Titov AF, editor. Petrozavodsk: Karelian Research Centre of Russian Academy of Sciences Publ.; 2015. p. 502. In Russian
49. Golovko T, Dymova O, Zakhoshy I, Dalke I, Kokovkina E. Photosynthetic physiology and pigments in *Lobaria pulmonaria* lichen. In: *Photosynthetic pigments - chemical structure, biological function and ecology*. Golovko TK, Gruszeski WI, Prasad MNV, Strzalka K, editors. Syktyvkar: Komi Scientific Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences; 2014. pp. 384-395.
 50. Tabalenkova GN, Dymova OV, Golovko TK. Cyanoprokaryota as a component of lichens of the genus *Peltigera*. In: *Cyanoprokaryota/Cyanobacteria: systematic, ecology, distribution: Proceedings of the 2nd International scientific Conference, September 16-21, 2019, Syktyvkar, Russia*. Patova EN, editor. Syktyvkar: Institute of Biology, Komi Scientific Center, UB RAS; 2019. pp. 259-263. doi: 10.31857/S0006813620010093. In Russian, English Summary
 51. Slonov LH, Slonov TL, Khanov ZM. Ekologo-fiziologicheskie osobennosti lishaynikov gornoy sistemy Tsentral'noy chasti Severnogo Kavkaza [Ecological and physiological features of lichens in the mountain system of the Central part of the North Caucasus]. Nalchik: El'brus Publ.; 2009. 155 p. In Russian
 52. Honegger R. Water relations in lichens. *Fungi in the Environment*. Cambridge: Cambridge University Press; 2006. pp. 185-200.
 53. Gauslaa Y, Arsenault A. The cyanolichens *Erioderma pedicellatum* and *Coccocarpia palmicola* need much more than a dewfall to fill their water holding capacity. *Flora*. 2020;269. doi: 10.1016/j.flora.2020.151648
 54. Androsova VI, Suroeva LE. Structural and functional characteristics of the dominant lichen species *Hypogymnia physodes* in forest communities of Karelia Republic. In: *Botanika v sovremennom mire. Trudy XIV S'ezda Russkogo botanicheskogo obshchestva i konferentsii "Botanika v sovremennom mire" (g. Makhachkala, 18-23 iyunya 2018 g.)*. T. 3: *Sporovye rasteniya. Mikologiya. Strukturnaya botanika. Fiziologiya i biokhimiya rasteniy. Embriologiya rasteniy* [Botany in the modern world. Proceedings of the XIV Congress of the Russian Botanical Society and the conference "Botany in the Modern World" (Makhachkala, 18-23 June, 2018). Vol. 3: Spore plants. Mycology. Structural botany. Physiology and biochemistry of plants. Embryology of plants]. Budantsev LA, editor. Makhachkala: ALEF Publ.; 2018. pp. 11-13. In Russian, English Summary
 55. Androsova VI, Chirva OV, Ignatenko RV. Parameters of water regime of *Lobaria pulmonaria* in boreal forests of southern Karelia. In: *Ecology and Evolution: New Challenges: Proceedings of the International Symposium dedicated to the celebration of 100th anniversary of RAS Academician S. S. Shwartz (April 1-5, 2019, Ekaterinburg, Russia)*. Ekaterinburg: Liberal Arts University - University for Humanities; 2019. pp. 215-217. In Russian, English Summary

Информация об авторах:

Андросова Вера Ивановна – канд. биол. наук, доцент кафедры ботаники и физиологии растений, Институт биологии, экологии и агротехнологий, Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, Россия).

E-mail: vera.androsova28@gmail.com

Виролайнен Павел Алексеевич – магистр магистерской программы «Биология», кафедра генетики и биотехнологии, биологический факультет, Санкт-Петербургский государственный университет (Санкт-Петербург, Россия).

E-mail: s.pasha98@yandex.ru

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Information about the authors:

Vera I. Androsova, Cand. Sci. (Biol.), Associate Professor, Department of Botany and Plant Physiology, Institute of Biology, Ecology and Agrotechnologies, Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Russian Federation).

E-mail: vera.androsova28@gmail.com

Pavel A. Virolainen, 2nd year master's student, Department of Genetics and Biotechnology, St. Petersburg State University (St. Petersburg, Russian Federation).

E-mail: s.pasha98@yandex.ru

The Authors declare no conflict of interest.

*Статья поступила в редакцию 18.02.2022;
одобрена после рецензирования 11.08.2022; принята к публикации 03.10.2022.*

*The article was submitted 18.02.2022;
approved after reviewing 11.08.2022; accepted for publication 03.10.2022.*