

ФОТОСИНТЕТИЧЕСКАЯ И ДЫХАТЕЛЬНАЯ СПОСОБНОСТЬ ТАЛЛОМОВ КРУПНОЛИСТОВАТОГО ЛИШАЙНИКА *Lobaria pulmonaria* В ГОДИЧНОМ ЦИКЛЕ

© 2021 г. М. А. Шелякин^а, *, И. Г. Захожий^а, И. В. Далькэ^а, О. В. Дымова^а,
Р. В. Малышев^а, Т. К. Головкин^а

^аИнститут биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук, Сыктывкар, Россия

*e-mail: shelyakin@ib.komisc.ru

Поступила в редакцию 25.02.2021 г.

После доработки 25.03.2021 г.

Принята к публикации 25.03.2021 г.

Лишайники – уникальные фототрофные организмы, физиология устойчивости которых привлекает большое внимание. Исследовали показатели фотосинтеза и дыхания эпифитного крупнолистоватого лишайника *Lobaria pulmonaria* с целью выявления реакций на сезонные изменения условий среды. Максимум накопления хлорофиллов, 2.3 мг/г сухой массы таллома, отмечали осенью (октябрь), к весне (апрель) количество зеленых пигментов уменьшалось в 2.5 раза. Соотношение хлорофиллы/каротиноиды варьировало в пределах 3.1–4.4. Уровень дезоксидации пигментов ксантофиллового цикла зимой составлял 34%, летом был вдвое ниже. Гидратированные и кратковременно акклимированные в стандартных условиях талломы *L. pulmonaria* проявляли сравнительно высокую фотохимическую активность и способность к фиксации CO₂ на протяжении всего годового цикла. Интенсивность нетто-поглощения CO₂ талломами при оптимальных свето-температурных условиях варьировала в пределах 3–5 мкмоль CO₂/м² с, наибольшие значения регистрировали весной. Не выявили значимых сезонных изменений дыхания талломов. Изменение соотношения дыхательных путей и повышение скорости метаболического тепловыделения весной и осенью было следствием активации энергетически мало эффективного альтернативного пути дыхания. Полученные данные свидетельствуют о роли функциональной адаптации фото- и микобионта в устойчивости лишайника как целостной системы к сезонным изменениям условий среды.

Ключевые слова: *Lobaria pulmonaria*, фотосинтетические пигменты, ксантофилловый цикл, флуоресценция хлорофилла, фотосистемы, CO₂-газообмен, дыхание, дыхательные пути, тепловыделение, устойчивость, лишайник

DOI: 10.31857/S001533032106018X

ВВЕДЕНИЕ

Лишайники – устойчивая ассоциация гетеротрофного организма (микобионта) и фотосинтезирующего организма (фотобионта). Присутствие фотобионта (зеленые водоросли и/или цианобактерии) превращает лишайник в автотрофную систему. Зеленые водоросли поставляют клеткам микобионта сахароспирты, цианобактерии – глюкозу и продукты биологической азотфиксации [1]. Большой вклад в развитие представлений о симбиотической природе лишайников внес выдающийся русский ботаник, один из основоположников отечественной физиологии растений А.С. Фа-

минцын [2]. Он фактически положил начало физиологическим исследованиям этих уникальных фототрофных организмов и получил ценный материал для понимания их биологии.

Лишайники вызывают большой интерес своей устойчивостью к обезвоживанию, гипо- и гипертермии, ионизирующему излучению и действию других неблагоприятных факторов [3]. Они доминируют в крайних местообитаниях (Арктика, Антарктида, пустыни, высокогорья), но наиболее благоприятны для обитания лишайников леса, о чем свидетельствует высокое биологическое разнообразие лишайников в бореальной зоне [4]. Полагают, что в основе устойчивости лишайников лежат конститутивные механизмы поддержания структурно-функциональной целостности и индуцибельные процессы, обеспечивающие репарацию повреждений, возникающих при воздействии стресса или выходе из него [5]. Однако

Сокращения: АП – альтернативный путь дыхания; ВКЦ – виолаксантиновый цикл; Кар – каротиноиды; ОВВ – относительная влажность воздуха; ФСА – фотосинтетический аппарат; Хл – хлорофиллы; ЦП – цитохромный путь дыхания; DEPS – уровень дезоксидации пигментов ВКЦ; PPFD – плотность потока квантов ФАР.

Таблица 1. Микроклиматические условия в местообитании лишайника *Lobaria pulmonaria* в разное время года

Месяц	Интенсивность ФАР, мкмоль квантов/м ² с			Температура воздуха, °С			Относительная влажность воздуха, %		
	мин.	макс.	средняя	мин.	макс.	средняя	мин.	макс.	средняя
Апрель	57	1300	306 ± 48	0.3	10	5.2 ± 0.5	45	79	61 ± 2
Июнь	11	1300	234 ± 32	23	30	27.3 ± 0.3	36	69	52 ± 2
Октябрь	8	137	25 ± 4	5	18	12.0 ± 0.8	58	88	70 ± 2
Январь	23	78	48 ± 4	–13	–12	–12.5 ± 0.2	43	60	51 ± 5

Примечание. При обработке результатов учитывали весь массив данных, полученных в дни отбора проб за период 2012–2017 гг.

наши знания о физиологических механизмах устойчивости лишайников как целостной системы – микобионта, на долю которого приходится свыше 90% биомассы, и фотобионта, обеспечивающего всю ассоциацию восстановленным углеродом, все еще остаются неполными.

Lobaria pulmonaria (L.) Hoffm. (лобария легочная) – эпифитный крупнолистоватый лишайник. Вид распространен в бореальных, умеренных, горных и океанических районах северного полушария и тропических лесах Восточной и Южной Африки. Охраняется в большинстве стран северной и центральной Европы [6]. Основным фотобионтом лобарии является зеленая водоросль *Symbiochloris reticulata*. В цефалодиях внутри таллома заключены цианобактерии рода *Nostoc*, осуществляющие азотфиксацию. Водоросли образуют хорошо выраженный альгальный слой, который располагается под верхним коровым, состоящим из плотно прилегающих друг к другу грибных гиф. По нашим данным, толщина альгального слоя у зрелых талломов составляет 45–50 мкм, а клетки зеленой водоросли имеют диаметр около 5 мкм [7]. Под слоем водоросли рыхло расположены грибные гифы, формирующие сердцевину, которая определяет толщину всего таллома. Нижний коровый слой сложен плотно упакованными гифами и имеет выросты (ризиды), обеспечивающие прикрепление таллома к субстрату.

Цель работы – выявление сезонных изменений функциональной активности процессов фотосинтеза и дыхания *Lobaria pulmonaria*, связанных с энерго-пластическим метаболизмом и устойчивостью лишайника к внешним воздействиям.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в 2012–2017 гг. Талломы (слоевища) лишайника *Lobaria pulmonaria* отбирали вблизи г. Сыктывкара (61°34′ с.ш., 50°33′ в.д.) в старовозрастном осиннике с примесью ели и пихты. Сбор слоевищ осуществляли со стволов деревьев на высоте 1–3 м от земли. Район исследований характеризуется умеренно-континентальным климатом, со среднегодовой темпера-

турой воздуха около +1°С. Среднесуточная температура самого теплого месяца (июля) около 17°С, самого холодного (января) – около –16°С. Годовое количество осадков составляет 600–700 мм. Наибольшее их количество выпадает летом и осенью, 60–80 мм за месяц; зимой и весной месячная норма осадков в 1.5–2 раза меньше. Переход средней суточной температуры через 0°С весной происходит во второй декаде апреля, осенью – в начале октября. Длительность безморозного периода составляет 180–190 дней, а продолжительность периода со среднесуточной температурой >5°С около 160 дней [8].

Во время отбора талломов измеряли освещенность, температуру и относительную влажность воздуха в местообитании лишайника с помощью регистрирующего устройства LI-1400 (“LI-COR”, США) с набором метеорологических датчиков. Микроклиматические параметры среды изменялись в широких пределах в зависимости от погодных условий и времени года (табл. 1). В весенне-летний период интенсивность ФАР составляла в среднем 250–300 мкмоль квантов/м² с, но при наличии солнечных бликов и “окон” в древесном пологом достигала 1000 и более мкмоль квантов/м² с. Осенью и зимой освещенность была существенно ниже. Средние значения относительной влажности воздуха (ОВВ) варьировали в зависимости от сезона года в пределах 50–70%.

Фотосинтетические пигменты экстрагировали из периферийной части свежесобранных талломов смесью ацетона с диметилсульфоксидом в соотношении 1 : 2 [9]. Содержание пигментов определяли спектрофотометрически на приборе UV-1700 (“Shimadzu”, Япония) при длинах волн 662, 644 нм (хлорофиллы *a* и *b*) и 478 нм (каротиноиды). Для анализа состава каротиноидов использовали зафиксированные в жидком азоте и лиофильно высушенные образцы. Разделение индивидуальных каротиноидов (Кар) проводили с помощью обращенно-фазовой ВЭЖХ на хроматографической системе серии Smartline (“Knauer”, Германия) с использованием колонки Диасфер-110-С18-NT (“БиоХимМак СТ”, Россия). Для построения градуировочных зависимостей исполь-

зовали стандарты пигментов (“Sigma” и “Fluka”, США). Уровень дезоксидации пигментов (DEPS) виолаксантофиллового цикла (ВКЦ) характеризовали по соотношению $(Zea + 0.5 \text{ Ант}) / (\text{Вио} + \text{Ант} + Zea)$, где: Zea – зеаксантин, Ант – антераксантин и Вио – виолаксантин. Определение содержания и состава фотосинтетических пигментов проводили в 4–6-кратной биологической повторности.

Спектры низкотемпературной флуоресценции хлорофилла a изучали у собранных в январе и хранящихся до конца апреля при температуре -18°C и свежесобранных в апреле талломоов. Измерения проводили на спектрофлуориметре Hitachi-850 (“Hitachi”, Япония) при 77K (-196°C). Для возбуждения флуоресценции применяли излучение с длиной волны 435 нм . Спектры флуоресценции регистрировали в области $650\text{--}780\text{ нм}$ и нормировали по интенсивности флуоресценции при $\lambda = 735\text{ нм}$.

Показатели индуцированной флуоресценции хлорофилла a ФСП измеряли с помощью флуориметра РАМ-2100 (“Walz”, Германия) после гидратации и кратковременной акклимации талломоов в лабораторных условиях (температура около 22°C , интенсивность ФАР $20\text{--}30\text{ мкмоль квантов/м}^2\text{ с}$, продолжительность $1.5\text{--}2\text{ ч}$). Уровень минимальной (F_0) и максимальной (F_m) флуоресценции измеряли после выдерживания талломоов $30\text{--}40\text{ мин}$ в темноте. Затем в течение $10\text{--}15\text{ мин}$ адаптировали таллом к актиничному свету различной интенсивности в диапазоне от 0 до $2000\text{ мкмоль квантов/м}^2\text{ с}$ и измеряли величины стационарного (F_t), фонового (F_0') и максимального (F_m') уровней флуоресценции. В качестве источника света использовали встроенную галогеновую лампу флуориметра. При оценке динамики восстановления функциональных параметров фотобионта талломоов, отобранных в зимний период, слоевища после отбора в природе хранили одни сутки при -16°C , измерения проводили при температуре 22°C через определенные промежутки времени.

Потенциальный квантовый выход ФСП рассчитывали согласно [10]:

$$F_v/F_m = (F_m - F_0)/F_m. \quad (1)$$

Реальный квантовый выход ФСП (Φ_{PSII}) у адаптированных к действующему свету талломоов рассчитывали по формуле:

$$\Phi_{\text{PSII}} = (F_m' - F_t)/F_m'. \quad (2)$$

Значения коэффициента нефотохимического тушения флуоресценции хлорофилла a ФСП (NPQ) определяли по формуле:

$$\text{NPQ} = (F_m - F_m')/F_m'. \quad (3)$$

Относительную скорость транспорта электронов через ФСП рассчитывали как:

$$\text{ETR} = \Phi_{\text{PSII}} \times \text{PPFD} \times 0.5, \quad (4)$$

где PPFD – плотность потока квантов ФАР. Для описания зависимости ETR от уровня PPFD применяли экспоненциальную функцию:

$$f(x) = a(1 - e^{-bx}) \quad (5)$$

и рассчитывали величину максимальной скорости транспорта электронов (ETR_{max}) и величину PPFD_{sat} , при которой ETR равна 90% от ETR_{max} [11]. Определения параметров индуцированной флуоресценции хлорофилла проводили в $5\text{--}10$ -кратной биологической повторности.

$\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O}$ -газообмен измеряли с помощью поративной системы ADC LCPPro+ (“ADC BioScientific Ltd”, Англия) при температуре 20°C . Перед проведением измерений талломы адаптировали в условиях, аналогичных примененным при измерении показателей индуцированной флуоресценции хлорофилла. Лопасть таллома площадью $3\text{--}4\text{ см}^2$ заключали в листовую камеру-прищепку, выдерживали в течение 2 мин и проводили серию измерений газообмена с интервалом записи данных 1 мин . Зависимость скорости нетто-поглощения CO_2 (Φ_n) талломоов от освещенности определяли в диапазоне ФАР от 0 до $2000\text{ мкмоль квантов/м}^2\text{ с}$ при концентрации CO_2 около 0.04% . Для получения световой кривой использовали от 10 до 30 талломоов. Квантовый выход фотосинтеза (Φ) и световой компенсационный пункт (СКП) CO_2 -газообмена таллома находили по результатам регрессионного анализа начального участка световой кривой в диапазоне ФАР от 0 до $200\text{ мкмоль квантов/м}^2\text{ с}$.

Скорость дыхания талломоов определяли по поглощению O_2 при 20°C полярографически с использованием электрода Кларка на системе Oxytherm (“Hansatech Inst.”, Англия) и выражали в $\text{нмоль O}_2/\text{г сухой массы мин}$. Высечки из краевых функционально активных участков талломоов общей массой $15\text{--}20\text{ мг}$ помещали в реакционный сосуд объемом 4 мл , содержащий 1.5 мл буфера HEPES (“Helicon”, Россия), в концентрации 50 мМ , величина pH 7.2 . Измерения проводили при постоянном перемешивании образцов.

Активность дыхательных путей оценивали при помощи специфических ингибиторов [12]. Скорость поглощения кислорода выражали как сумму отдельных компонент:

$$V_t = V_{\text{alt}} + V_{\text{cyt}} + V_{\text{res}}, \quad (6)$$

где V_t – общее дыхание; V_{alt} – альтернативное дыхание, подавляемое ингибитором альтернативной оксидазы, V_{cyt} – цианидчувствительное (цитохромное) дыхание; V_{res} – остаточное дыхание, регистри-

Таблица 2. Содержание и соотношение фотосинтетических пигментов в талломах крупнолистоватого лишайника *Lobaria pulmonaria* в разные сезоны года

Месяцы	Хлорофиллы, мг/г сухой массы	Хл <i>a</i> , % суммы хлорофиллов	Каротиноиды, мг/г сухой массы	<u>Хлорофиллы</u> Каротиноиды
Апрель	0.86 ± 0.05 ^a	76.7	0.28 ± 0.01 ^a	3.1 ± 0.1 ^a
Июнь	1.89 ± 0.08 ^{cd}	72.0	0.40 ± 0.02 ^b	4.7 ± 0.3 ^b
Октябрь	2.30 ± 0.30 ^d	75.2	0.70 ± 0.07 ^c	3.3 ± 0.1 ^a
Январь	1.64 ± 0.21 ^{bc}	76.2	0.48 ± 0.05 ^{bc}	3.4 ± 0.7 ^a

Примечание. Приведены средние арифметические значения и их стандартные ошибки; разные надстрочные символы обозначают статистическую значимость изменений параметра в течение года при заданном уровне значимости $P \leq 0.05$ (дисперсионный анализ ANOVA, критерий Дункана, $n = 6$).

руемое в присутствии ингибиторов альтернативного и цитохромного дыхательных путей.

В качестве ингибитора альтернативной оксидазы использовали 6 мМ раствор салицилгидроксамовой кислоты ("Lancaster", Англия). Активность цитохромоксидазы подавляли 2 мМ раствором KCN ("Sigma", США). Оптимальные концентрации ингибиторов митохондриальных оксидаз были подобраны в предварительных экспериментах.

Скорость метаболического тепловыделения измеряли на изотермическом микрокалориметре Биотест-2 (Институт биологического приборостроения Российской академии наук, г. Пушкино, Россия) при 20°C. Краевые участки талломов массой около 100 мг помещали в контейнеры, герметично закрывали крышкой и устанавливали в рабочие ячейки. Для выравнивания различий тепловых потоков в ячейку сравнения устанавливали пустой контейнер. Интенсивность тепловыделения (Q , мкВт/мг сухой массы) рассчитывали по уравнению:

$$Q = [(q_1 - (q_{n1} + q_{n2})/2) \times 0.22] / m, \quad (7)$$

где q_1 – метаболическое тепловыделение от образца; q_{n1} и q_{n2} – нулевое значение теплового потока перед и после измерения тепловыделения объекта (отн. ед.); 0.22 – калибровочный коэффициент калориметра, мкВт, m – сухая масса образца, мг.

Статистическую обработку данных осуществляли с использованием программы Statistica 10 (StatSoft Inc., США). Значимость различий между средними значениями измеряемых показателей оценивали с применением однофакторного дисперсионного анализа ANOVA (критерий Дункана). Нормальность распределения данных оценивали с помощью критерия Шапиро–Уилкса. Расчеты осуществляли при заданном уровне значимости $P \leq 0.05$. В таблицах и на рисунках приведены средние арифметические значения со стандартной ошибкой.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Содержание фотосинтетических пигментов и уровень конверсии пигментов виолаксантинового цикла. В талломе лишайников фотосинтетические пигменты являются маркерами фотобионта. Согласно полученным данным, пигментный фонд *L. pulmonaria* подвергался сезонным изменениям (табл. 2). Наименьшее содержание зеленых пигментов было отмечено весной (апрель). К осени (сентябрь–октябрь) фонд хлорофиллов заметно возрос. На долю Хл *a* приходилось в среднем 75% суммы всех зеленых пигментов. Содержание каротиноидов (Кар) было в 3–4 раза меньше, чем хлорофиллов.

Пул Кар был представлен в основном ксантофиллами (табл. 3). Лютеин составлял около 50%, тогда как на долю неоксантина приходилось 10–12%. Пигменты виолаксантинового цикла (ВКЦ) – виолаксантин, зеаксантин и антраксантин – в сумме составляли 20–25% фонда Кар, большая их часть приходилась на виолаксантин. Уровень конверсии пигментов ВКЦ летом составлял в среднем 15%, зимой и весной повышался в 1.5–2 раза.

Анализ спектров низкотемпературной флуоресценции хлорофилла выявил, что у отобранных весной талломов соотношение интенсивностей интегрального сигнала флуоресценции при 735 и 685 нм, соответствующих максимумам флуоресценции светособирающих комплексов ФС I и ФС II, составляло 1.27 (рис. 1а). Длительное (с января по апрель) хранение талломов при –18°C приводило к повышению соотношения F_{735}/F_{685} до 1.98 (рис. 1б). После гидратации и 30-часовой акклимации этих же талломов при температуре 22°C отмечали снижение соотношения F_{735}/F_{685} до значений, близких к зарегистрированным у отобранных в весенний период талломов.

Показатели индуцированной флуоресценции хлорофилла а ФС II и CO₂ – газообмен талломов. Отобранные в зимний период образцы лишайника проявляли фотохимическую активность практически сразу же после их гидратации и акклимации при

Таблица 3. Сезонная динамика содержания индивидуальных каротиноидов в талломах *Lobaria pulmonaria*, ммоль/моль хлорофилла

Каротиноиды	Апрель	Июнь	Октябрь	Январь
Неоксантин	45.0 ± 3.0 ^a	15.0 ± 0.7 ^a	108.8 ± 43.2 ^b	20.3 ± 4.8 ^a
Виолаксантин	61.8 ± 1.1 ^a	27.0 ± 2.9 ^a	131.1 ± 57.9 ^b	21.0 ± 2.2 ^a
Антраксантин	10.6 ± 1.6 ^b	0.74 ± 0.1 ^a	9.1 ± 4.0 ^b	11.3 ± 2.2 ^b
Лютеин	215.5 ± 18.5 ^b	67.5 ± 3.4 ^a	408.8 ± 137.4 ^c	89.8 ± 21.7 ^a
Зеаксантин	15.9 ± 1.4 ^c	4.0 ± 0.1 ^a	19.6 ± 3.1 ^d	8.0 ± 0.7 ^b
β-каротин	66.5 ± 3.8 ^a	23.7 ± 1.9 ^a	135.4 ± 60.9 ^b	35.5 ± 7.8 ^a
Вио + Ант + Зеа	88.3 ± 1.6 ^b	31.8 ± 2.9 ^a	159.8 ± 52.1 ^c	40.3 ± 1.3 ^a
DEPS, %	24 ± 1 ^b	14 ± 1 ^a	17 ± 10 ^{ab}	34 ± 4 ^c

Примечание. Вио + Ант + Зеа – сумма компонентов ВКЦ (% от суммы Кар); DEPS – степень дезоксидации пигментов ВКЦ. Приведены средние арифметические значения и их стандартные ошибки, разные надстрочные символы обозначают статистическую значимость изменений параметра в течение года при заданном уровне значимости $P \leq 0.05$ (дисперсионный анализ ANOVA, критерий Дункана, $n = 4-6$).

22°C. В лабораторных условиях максимальный квантовый выход ФСП (F_v/F_m) возрастал в течение первого часа с 0.54 до 0.68 отн. ед. и в дальнейшем практически не изменялся (табл. 4). Динамика изменения величины реального квантового выхода (Φ_{PSII}) имела сходный характер, однако временной период, необходимый для достижения стационарного уровня, был несколько больше. При умеренной освещенности (200 мкмоль квантов/м² с) величина Φ_{PSII} после 4 ч акклимации талломов в лабораторных условиях составила около 0.4 отн. ед. Величина коэффициента нефотохимического тушения флуоресценции хлорофилла *a* ФСП (NPQ),

характеризующего уровень тепловой диссипации поглощенной энергии светового потока, практически не изменялась во времени и варьировала в пределах 0.8–1.2 отн. ед., проявляя тенденцию к снижению после 4 ч акклимации. Скорость фотохимического транспорта электронов через ФСП (ETR) в процессе акклимации талломов изменялась незначительно. Зарегистрированная в первые минуты после перенесения талломов в контролируемые условия величина ETR была всего на 25% меньше, чем спустя 20 ч акклимации. По сравнению с показателями ФСА, характеризующими фотохимическую активность, изменения процессов, связанных с ассимиляцией CO₂, были более выражены. Скорость нетто-поглощения CO₂ (Φ_n) неуклонно возрастала, и спустя 20 ч с начала акклимации талломов превысила 4 мкмоль CO₂/м² с.

Чтобы выявить влияние сезонных изменений факторов среды на состояние фотосинтетического аппарата, сравнивали функциональные показатели у отобранных в разные периоды года талломов. Талломы предварительно гидратировали и акклимировали в течение 1.5 ч при 22°C.

Величина F_v/F_m в течение года варьировала незначительно, в пределах 0.6–0.7 отн. ед. Показатели, характеризующие реальный квантовый выход, нефотохимическое тушение и скорость потока электронов через фотосистемы, сильно зависели от освещенности, но мало изменялись в зависимости от сезона года (рис. 2, 3). В то же время можно отметить тенденцию к снижению величины Φ_{PSII} и повышению NPQ у талломов, отобранных в зимне-весенний период. На сильном свете величина NPQ, отражающая активность процессов тепловой диссипации энергии, у “зимних” талломов достигала 4–5 отн. ед., а у “летних” и “осенних” не превышала 3 отн. ед.

Показатель ETR зависит от реального квантового выхода и плотности светового потока. В диапазоне

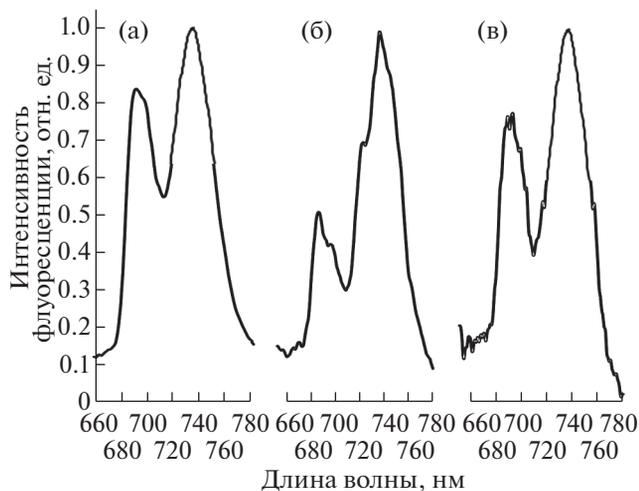


Рис. 1. Спектры излучения флуоресценции хлорофилла *a* фотобионта *Lobaria pulmonaria*. $\lambda_{(возб.)} = 435$ нм, $T = 77$ К. Спектры нормированы по интенсивности флуоресценции при 735 нм. Измерения проводили на собранных в апреле талломах (а), талломах, содержащихся в течение 5 месяцев при -18°C (б), и этих же талломах спустя 30 ч акклимации в условиях лаборатории (в).

Таблица 4. Динамика изменений функциональных параметров ФСII фотобионта *Lobaria pulmonaria* после перенесения талломов из природных в контролируемые условия зимой (январь)

Показатели	5 мин	60 мин	120 мин	240 мин	20 ч
F_v/F_m , отн. ед.	0.54 ± 0.02^a	0.68 ± 0.01^b	0.69 ± 0.01^b	0.70 ± 0.01^b	0.72 ± 0.01^b
Φ_{PSII} , отн. ед.	0.32 ± 0.02^a	0.34 ± 0.02^a	0.39 ± 0.02^{ab}	0.39 ± 0.02^{ab}	0.43 ± 0.02^b
NPQ, отн. ед.	1.18 ± 0.14^a	1.16 ± 0.17^a	1.23 ± 0.19^a	0.84 ± 0.10^a	0.94 ± 0.17^a
ETR, мкмоль/м ² с	31 ± 2^a	32 ± 1^a	37 ± 2^{ab}	37 ± 2^{ab}	41 ± 2^b
Φ_n , мкмоль CO ₂ /м ² с	Не измеряли	1.51 ± 0.47^a	2.65 ± 0.39^{ab}	3.18 ± 0.47^{bc}	4.29 ± 0.52^c

Представлены средние арифметические значения и их стандартные ошибки. Измерения показателей флуоресценции Хл *a* и нетто-поглощения CO₂ (Φ_n) выполнены при интенсивности PPFD ~ 200 мкмоль квантов/м²с на гидратированных талломах при 18–22°C. Разные надстрочные символы обозначают статистическую значимость изменений параметра в течение года при заданном уровне значимости $P \leq 0.05$ (дисперсионный анализ ANOVA, критерий Дункана, $n = 5-10$).

Таблица 5. Результаты моделирования световой зависимости скорости транспорта электронов через ФСII фотобионта *Lobaria pulmonaria* в разные сезоны года

Параметр	Апрель	Июнь	Октябрь	Январь
ETR _{max} , мкмоль/м ² с	88 ± 5	95 ± 4	80 ± 3	66 ± 3
ETR _{sat} , мкмоль/м ² с	79	86	72	59
PPFD _{sat} , мкмоль/м ² с	678	562	470	476

Примечание. Для описания зависимости ETR от интенсивности PPFD применяли экспоненциальную функцию $f(x) = a(1 - e^{-bx})$, расчет основных параметров (ETR_{max}, PPFD_{sat}, ETR_{sat}) проводили согласно [11]. Значения независимых параметров *a* ($P \leq 0.001$) и *b* ($P \leq 0.001$) были статистически значимы для выбранной функции.

PPFD от 0 до 400 мкмоль/м² с скорость переноса электронов через ФСII увеличивалась линейно ($N = 85$, $F(1,83) = 445$, $P < 0.001$, $R^2 = 0.84$). Как следует из данных табл. 5, более высокие величины ETR_{max} (88–95 мкмоль/м² с), были зарегистрированы у талломов в теплое время года. В зимний период отмечено достоверное ($t_{st} = 3.3$, $P \leq 0.05$) снижение значений ETR_{max} на 30%. Для талломов, собранных в апреле–июне, насыщение скорости транспорта электронов через ФСII происходило при PPFD 600–700 мкмоль квантов/м² с (рис. 3, табл. 5). Осенью и зимой световое насыщение фотохимических реакций ФСII достигалось при более низкой освещенности, величина PPFD_{sat} составляла менее 500 мкмоль квантов/м² с.

Определения CO₂-газообмена показали, что скорость выделения CO₂ в темноте составляла 1–2 мкмоль CO₂/м² с, причем отмечали тенденцию к увеличению дыхания талломов, отобранных в холодное время года (рис. 4, табл. 6). Переход талломов от выделения к нетто-поглощению CO₂ наблюдался при сравнительно высокой PPFD (20–70 мкмоль квантов/м² с). Скорость нетто-поглощения CO₂ талломов возрастала с повышением уровня освещенности. В области светового насыщения скорость Φ_n “летних” талломов была почти вдвое ниже, чем у талломов, отобранных весной, осенью и даже зимой.

Активность и соотношение дыхательных путей в талломах лишайника. Талломы *L. pulmonaria* характеризовались довольно высокой дыхательной способностью во все сезоны года (табл. 7). Скорость поглощения O₂ при 20°C варьировала в пределах 700–900 нмоль/г сухой массы мин. Более высокие значения данного показателя были зарегистрированы весной и осенью, чем летом и зимой. Однако различия были статистически незначимы. Интенсивность общего поглощения O₂ была обусловлена митохондриальным дыханием, доля остаточного (не связанного с митохондриями) дыхания составляла не более 15%. Активность дыхательных путей и их вклад в общее дыхание изменялись в течение года. Доля цитохромного пути (ЦП) варьировала от 30 (октябрь) до 56% (июнь), а на дыхание по альтернативному пути (АП) приходилось от 29 (июнь) до 56% (октябрь). В среднем за год вклад ЦП и АП в общее поглощение O₂ составил 45 и 40%, соответственно. Величина соотношения активности цитохромного и альтернативного путей дыхания (V_{cyt}/V_{alt}) изменялась от 0.5 (октябрь) до 1.9 (июнь).

Интенсивность тепловыделения (*Q*), отражающая общую метаболическую активность, изменялась в пределах 1.7–4.4 мкВт/мг сухой массы, более высокие значения данного показателя регистрировали весной и осенью. Следует отметить

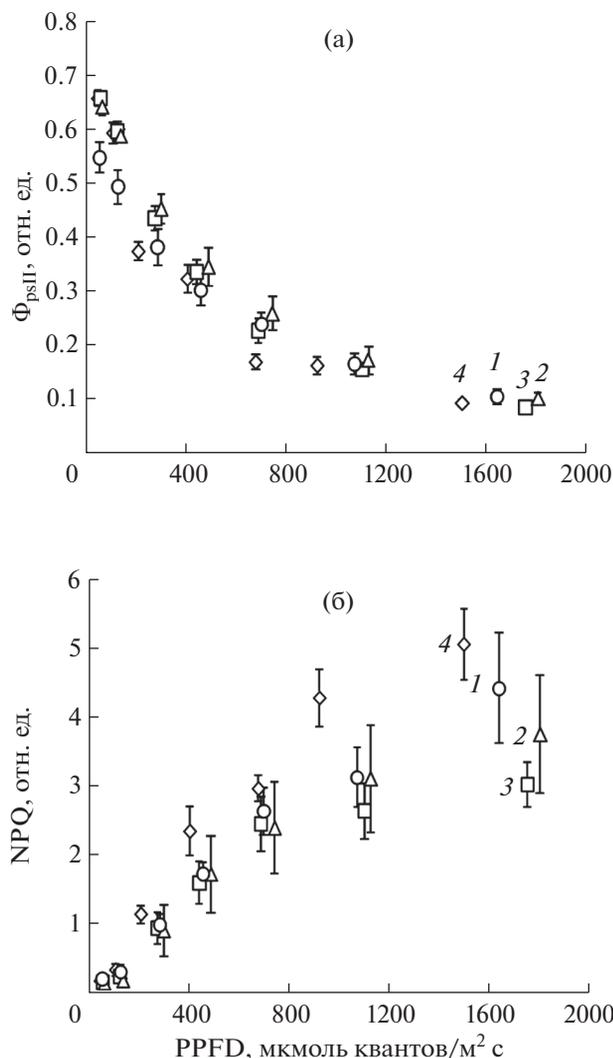


Рис. 2. Зависимость реального квантового выхода ФСII (а) и коэффициента нефотохимического тушения флуоресценции хлорофилла *a* (б) от плотности потока фотонов у талломов *Lobaria pulmonaria*, отобранных в разные месяцы года: 1 – апрель, 2 – июнь, 3 – октябрь, 4 – январь. Представлены средние арифметические значения и стандартные ошибки измеряемых показателей. Измерения проводились в течение 2012–2014 гг. ($n = 5–7$ для каждого уровня PPFD в каждый год исследований).

сходство сезонных изменений величины Q и активности альтернативного дыхания.

ОБСУЖДЕНИЕ

Лишайники являются пойкилогидрическими организмами, неспособными удерживать воду. Наиболее благоприятными для роста *L. pulmonaria* считаются весенний и осенний периоды с умеренной температурой и высокой влажностью [13]. Летом талломы часто подсыхают и становятся физиологически неактивными. Проведенные на-

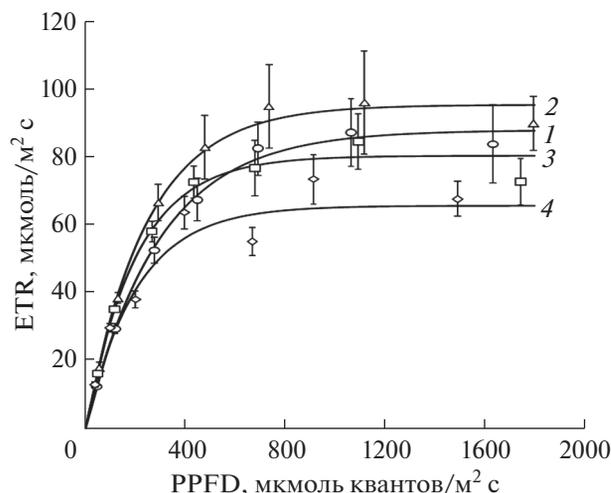


Рис. 3. Зависимость скорости транспорта электронов через ФСII от плотности потока фотонов у талломов *Lobaria pulmonaria*, отобранных в разные месяцы года: 1 – апрель, 2 – июнь, 3 – октябрь, 4 – январь. Маркерами представлены средние арифметические значения и стандартные ошибки ETR для талломов *L. pulmonaria*, отобранных в разные месяцы в течение 2012–2014 гг. ($n = 5–7$ для каждого уровня PPFD в каждый год исследований). Сплошные кривые отражают результаты моделирования зависимости ETR от PPFD с помощью экспоненциальной функции $f(x) = a(1 - e^{-bx})$ [11]. Значения независимых параметров a ($P \leq 0.001$) и b ($P \leq 0.001$) были статистически значимы для выбранной функции.

ми ранее исследования показали, что при потере влаги площадь талломов лобарии уменьшалась, края их скручивались, а сложенный грибными гифами верхний коровый слой уплотнялся и плохо пропускал свет к водорослям [7]. Поэтому для получения сопоставимых данных, характеризующих сезонные изменения фотосинтетической и дыхательной активности, свежеобранные талломы *L. pulmonaria* предварительно гидратировали и акклимировали в стандартных условиях в течение 1.5–2 ч. Целесообразность такой подготовки талломов была отмечена и другими авторами [10].

Нами установлено, что фотобионт зимующих талломов лишайника способен достаточно быстро восстанавливать функциональную активность ФСА в лабораторных условиях (табл. 4). Одночасовой адаптации гидратированных талломов при 22°C было достаточно для достижения величины F_v/F_m , близкой к максимальной для хлоробионтных лишайников [10]. Величины Φ_{psII} и NPQ талломов *L. pulmonaria* в зимний период были сопоставимы с типичными для лета значениями этих показателей уже после 4-часовой акклимации. При этом скорость нетто-поглощения CO_2 у акклимированных в течение 2–4 ч в лабораторных условиях талломов составила около 3 $\mu\text{mole}/\text{m}^2 \text{c}$.

Эти результаты свидетельствуют о сохранности структуры ФСА фотобионта при перезимовке лишайника, что подтверждается также данными, полученными при измерении спектров низкотемпературной флуоресценции хлорофилла *a* (рис. 1). Их анализ показал, что длительное воздействие низкой отрицательной температуры не приводило к деградации пигмент-белковых комплексов ФСА фотобионта. У талломов, длительное время хранившихся при отрицательной температуре, отмечали небольшое изменение соотношения F_{735}/F_{685} по сравнению с образцами, отобранными весной, а после 30-часовой акклимации этих талломов в условиях лаборатории разница практически нивелировалась. Подобные закономерности наблюдали у *L. pulmonaria* при десикации и в условиях осмотического стресса [14]. Вероятно, быстрое перераспределение потока энергии между ФСII и ФСI может способствовать сохранению целостности пигмент-белковых комплексов фотосистем в периоды с частыми изменениями условий влагообеспеченности или в условиях повторяющихся переходов температуры воздуха через 0°C, сопровождающихся изменением состояния воды в талломах.

В опытах с листоватым лишайником *Umbilicaria aprina* было показано наличие в талломах трех фракций воды: слабо, сильно и очень сильно связанной [15]. При постепенном охлаждении слоевищ до -20°C слабо связанная вода диффундировала из клеток на поверхность гиф и в межклетники медуллярного и альгального слоев [16]. В результате образующийся в межклетниках лед не повреждал таллом. При оттаивании таллома клетки водоросли и гриба поглощали талую воду из межклетников и вновь становились тургесцентными. Ранее с использованием метода биологической калориметрии нами было показано, что фазовый переход вода-лед в талломах *L. pulmonaria* зимой происходит при температуре -10 °C, при этом замерзает около 30% содержащейся в них воды [7].

Несмотря на устойчивость ФСА лишайника к действию неблагоприятных факторов среды в зимнее время, весной отмечали двукратное со-

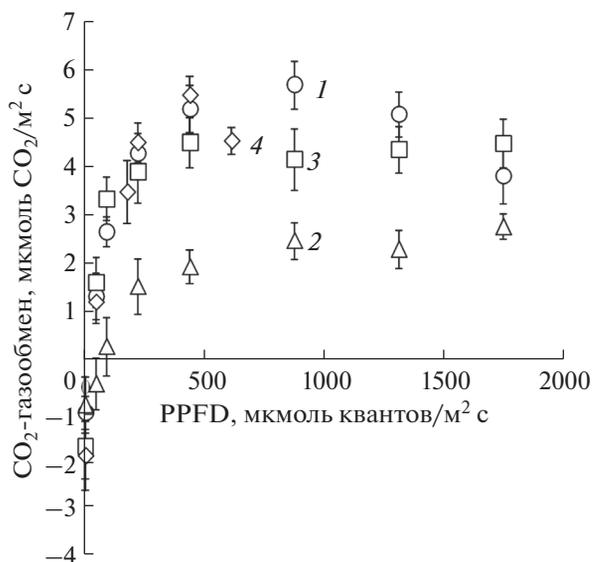


Рис. 4. Зависимость скорости нетто-поглощения CO₂ от плотности потока фотонов в талломах *Lobaria pulmonaria*, отобранных в разные месяцы года: 1 – апрель, 2 – июнь, 3 – октябрь, 4 – январь. Маркерами представлены средние арифметические значения и стандартные ошибки для талломов *L. pulmonaria*, отобранных в разные месяцы в течение 2012–2014 гг. ($n = 5–7$ для каждого уровня PPFD в каждый год исследований).

кращение фонда хлорофиллов (табл. 2). Уменьшение содержания зеленых пигментов можно считать адаптивной реакцией, так как это снижает поглощение световой энергии в период, когда температуры ограничивают ее использование для ассимиляции CO₂, а избыточная инсоляция может привести к фотодеструкции ФСА. Некоторые авторы связывают изменение пигментного фонда лишайников в течение вегетационного периода с изменением количества клеток фотобионта [17]. Видимо, сезонная регуляция численности клеток фотобионта позволяет лишайникам адаптироваться к изменению условий освещения и обеспечивать поступление необходимого количества органического углерода к микобионту в течение вегетации.

Таблица 6. Характеристики световой зависимости CO₂-газообмена талломов *Lobaria pulmonaria* в разные сезоны года

Показатели	Апрель	Июнь	Октябрь	Январь
Квантовый выход, ϕ	0.043 ± 0.008 ^a	0.011 ± 0.003 ^b	0.056 ± 0.009 ^a	0.029 ± 0.006 ^c
СКП, мкмоль квантов/м ² с	20 ± 14 ^a	77 ± 59 ^a	24 ± 13 ^a	33 ± 22 ^a
Φ_n , мкмоль CO ₂ /м ² с	5.7 ± 0.5 ^a	2.5 ± 0.4 ^b	4.5 ± 0.5 ^a	5.5 ± 0.4 ^a
D_T , мкмоль CO ₂ /м ² с	-1.1 ± 0.5 ^a	-0.9 ± 0.6 ^a	-1.8 ± 0.7 ^a	-1.9 ± 0.7 ^a

Примечание: ϕ – квантовый выход фотосинтеза, СКП – световой компенсационный пункт, Φ_n – максимальные значения нетто-поглощения CO₂, D_T – темновое дыхание. Разные надстрочные символы обозначают статистическую значимость изменений параметра в течение года при заданном уровне значимости $P \leq 0.05$ (дисперсионный анализ ANOVA, критерий Дункана, $n = 5–10$).

Таблица 7. Сезонная динамика интенсивности общего (V_t), цитохромного (V_{cyt}), альтернативного дыхания (V_{alt}) и метаболического тепловыделения (Q) в талломах лишайника *Lobaria pulmonaria* в разные сезоны года

Сроки отбора образцов	Поглощение O_2 , нмоль/(г сухой массы мин)				Тепловыделение (Q), мкВт/мг сухой массы
	V_t	V_{cyt}	V_{alt}	$V_{\text{cyt}}/V_{\text{alt}}$	
Апрель	885 ± 58 ^a	382 ± 56 ^a	382 ± 25 ^{bc}	1.0 ± 0.2 ^{ab}	4.4 ± 0.3 ^c
Июнь	688 ± 47 ^a	387 ± 33 ^a	201 ± 31 ^a	2.4 ± 0.5 ^b	1.7 ± 0.3 ^a
Октябрь	945 ± 61 ^a	265 ± 43 ^a	534 ± 76 ^c	0.5 ± 0.1 ^a	3.4 ± 0.4 ^{bc}
Январь	796 ± 82 ^a	387 ± 63 ^a	287 ± 31 ^{ab}	1.5 ± 0.4 ^{ab}	2.8 ± 0.2 ^{ab}

Примечание. Представлены средние арифметические значения данных нескольких серий независимых измерений, выполненных с 2012 по 2017 гг. ($n = 5-11$ для каждого месяца). Измерения проводили при температуре 20°C. Разные надстрочные символы обозначают статистическую значимость изменений параметра в течение года при заданном уровне значимости $P \leq 0.05$ (дисперсионный анализ ANOVA, критерий Дункана).

Основным механизмом, предотвращающим фотодеструкцию ФСА, является зеаксантин-зависимое тушение избыточной энергии в ФСII зеленой водоросли. Светозависимая конверсия виолаксантина с образованием зеаксантина осуществляется ксантофилловым циклом [18], но, в отличие от высших растений, регуляторным белком здесь служит LHCSR [19], а не PSBS. У *L. pulmonaria* более высокие значения DEPS (24–34%) были зарегистрированы в зимне-весенний период (табл. 3). Летом уровень DEPS составлял около 15%. Повышение DEPS зимой согласуется с наблюдаемым в этот период увеличением параметра нефотохимического тушения, связанного с тепловой диссипацией энергии (рис. 2б) и тенденцией к снижению реального квантового выхода ФСII (рис. 2а). Ранее сходные сезонные изменения в активности фотопротекторных механизмов были показаны для талломов *L. pulmonaria* в условиях листопадных лесов [20] и эпилитного лишайника *Xanthoria parietina* при изучении механизмов адаптации ФСА к световым условиям среды [21].

Анализ динамики сезонных изменений зависимости ETR от PPFD указывает на сохранение высокой эффективности фотохимических процессов ФСII фотобионта в широком диапазоне освещенности в течение всего года. Более высокие значения ETR_{max} отмечены для талломов летом, а в весенний и осенний периоды величина ETR_{max} снижалась незначительно (табл. 5). Световое насыщение ETR наблюдалось при PPFD от 470 до 680 мкмоль/м² с, в несколько раз превышающей средний уровень освещенности в естественных условиях обитания лишайника. По всей видимости, сезонные изменения фотохимической активности ФСА не ограничивают интенсивность фотосинтеза, а реализация способности ассимилировать CO₂ определяется на уровне тем-

новых стадий связывания углерода и зависит от условий среды и состояния самого лишайника.

Принято относить лишайники к фототрофным организмам с низкой фотосинтетической активностью. Судя по полученным нами данным, гидратированные талломы крупнолистоватого лишайника *L. pulmonaria* при насыщающей интенсивности света способны ассимилировать CO₂ со скоростью до 5 мкмоль/м² с (рис. 4, табл. 6). Снижение скорости Φ_n , увеличение СКП и уменьшение квантового выхода в июне, скорее всего, были обусловлены сильной потерей влаги талломами. Установлено, что в природных условиях летом при высокой температуре и низкой влажности воздуха талломы *L. pulmonaria* быстро теряли влагу, и в дневные часы у них наблюдалось выделение CO₂ [7]. Положительный газообмен регистрировали только рано утром, когда талломы частично гидратировались за счет поглощения атмосферной влаги. В результате большую часть суток углеродный баланс лишайника был отрицательным. Наши результаты подтверждают мнение ряда авторов [13, 17] о том, что наиболее благоприятными для лишайников лесной зоны являются переходные (весенний и осенний) периоды с умеренно теплой и влажной погодой, когда складывается положительный углеродный баланс и активизируется рост талломов.

С другой стороны, CO₂-газообмен *L. pulmonaria* в летний период может зависеть от количества рибулозобифосфаткарбоксилазы/оксигеназы (Рубиско). По имеющимся в литературе данным [22], снижение освещенности в древостое с доминированием листопадных видов летом привело к уменьшению содержания в талломах *L. pulmonaria* большой субъединицы Рубиско. Увеличение количества субъединиц Рубиско в осенне-зимний период авторы связывали с адаптацией лишайника к ожидаемому предстоящей весной повышению

уровня освещенности в пологе. Это отчасти может объяснить наблюдаемую нами высокую потенциальную активность фотосинтеза талломов в зимний период. Важно отметить, что насыщение нетто-фотосинтеза *L. pulmonaria* световой энергией наблюдалось при PPFD не менее 500 мкмоль квантов/м² с (рис. 4), тогда как большую часть времени освещенность в природных условиях была существенно (в 2–5 раз) ниже (табл. 1).

В листьях растений темновое дыхание не превышает 15–20% видимого фотосинтеза. Превалирование гетеротрофного микобионта в биомассе лишайника сказывается на соотношении поглощения и выделения CO₂ в талломах (табл. 6). По данным литературы [23], в природных условиях дыхание лишайников повышается в летне-осенний период и сильнее реагирует на изменение температуры, чем зимой. Мы не выявили значимых сезонных изменений дыхательной способности гидратированных талломов *L. pulmonaria*, измеренной при температуре 20°C по скорости темнового выделения CO₂ и поглощения O₂ (табл. 6, 7). При этом весной и осенью наблюдали активацию дыхания через цианидустойчивую альтернативную оксидазу (АОХ), что приводило к изменению соотношения дыхательных путей. Известно, что АОХ присутствует в митохондриальной ЭТЦ клеток растений, водорослей, грибов, а транспорт электронов через АОХ при дыхании клеток не сопряжен с образованием энергии и приводит к ее тепловой диссипации [24]. До последнего времени сведения о функционировании дыхательных путей у лишайников практически отсутствовали. У *L. pulmonaria* способность к дыханию по основному энергетически эффективному цитохромному пути (ЦП) значимо не изменялась в течение сезона. Индукция альтернативного пути (АП) дыхания у растений рассматривается как один из основных физиологических маркеров стресса [25]. Ранее нами было отмечено повышение активности АП в талломах лишайников при действии УФ-В облучения и кратковременном действии высокой температуры [26, 27]. Возможно, что активация АП дыхания в талломах лишайника весной и осенью направлена на предотвращение перевосстановления пула убихинона и, следовательно, избыточного образования АФК. Роль АП дыхания как компонента антиоксидантной системы показана для высших растений и нелихенизированных грибов [28, 29]. С другой стороны, весна и осень – наиболее благоприятное время для роста лишайников. Высокая скорость транспорта электронов по АП могла способствовать интенсивному обороту цикла ди- и трикарбоновых кислот и поддержанию стабильной активности энергетически эффективного ЦП дыхания без перевосстановления митохондриальной ЭТЦ. В этом случае АП может служить индикатором повышения уровня метаболизма лишайников.

О повышении активности метаболизма в талломах *L. pulmonaria* весной и осенью свидетельствует также усиление метаболического тепловыделения (табл. 7). Причем увеличение Q совпадало с активацией АП. По мнению авторов работы [30], причиной наблюдаемого существенного повышения скорости тепловыделения в талломах *Peltigera polydactylon* после регидратации было увеличение интенсивности дыхания по АП. Однако прямых определений дыхания лишайника в данной работе не проводили.

Итак, многолетние исследования функциональных показателей крупнолистоватого лишайника *L. pulmonaria* выявили, что в оптимальных свето-температурных условиях гидратированные талломы способны ассимилировать CO₂ со скоростью 3–5 мкмоль/м² с в течение всего годового цикла. Во время перезимовки фотобионт лишайника проявляет фотохимическую активность и способность ассимилировать CO₂ сразу же после перенесения из природы в лабораторные условия, что свидетельствует о поддержании структурно-функциональной целостности ФСА. В сохранении метаболической активности участвует комплекс адаптивных физиологических механизмов. На уровне фотобионта происходят сезонные изменения содержания и соотношения пигментов, наблюдаются сезонные модуляции уровня конверсии пигментов ВКЦ, активности фотохимических процессов и энергодиссипации в ФСЦ. Микобионт доминирует в биомассе и дыхании лишайника, регулирует метаболизм вовлечением энергетически мало эффективного АП дыхания и поддержанием конститутивного уровня активности основного цитохромного дыхательного пути в течение годового цикла. Адаптивные механизмы активизируются в наиболее благоприятные для роста весенний и осенний периоды.

Работа выполнена в рамках темы госбюджетных НИОКТР “Физиология и стресс-устойчивость фотосинтеза растений и пойкилогидрических фотоавтотрофов в условиях Севера” (№ АААА-А17-117033010038-7).

Авторы выражают благодарность к.б.н. М.С. Христину (Институт фундаментальных проблем биологии РАН, Пушино) за помощь при измерении спектров низкотемпературной флуоресценции талломов *L. pulmonaria*.

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов. Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с участием людей и животных в качестве объектов исследований.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Honegger R. Metabolic interactions at the mycobiont-photobiont interface in lichens // Plant Relationships /

- Eds. Carroll P.D.G.C., Tudzynski P.D.P. Berlin, Heidelberg: Springer, 1997. P. 209.
2. Маноїленко К.В. Академик А.С. Фаминцын: от фундаментальной науки к запросам сельского хозяйства // Сельскохозяйственная биология. 2010. Т. 45. С. 117.
 3. Kappen L., Valladares F. Opportunistic growth and desiccation tolerance: The ecological success of poikilohydrous autotrophs // Handbook of Functional Plant Ecology / Eds. Pugnaire F., Valladares F. New York: Marcel Dekker, Inc., 1999. P. 9.
 4. Пыстина Т.Н. Лишайники таежных лесов Европейского Северо-Востока: подзоны южной и средней тайги. Екатеринбург: Уральское отделение РАН, 2003. 239 с.
 5. Beckett R.P., Kranner I., Minibayeva F.V. Stress physiology and the symbiosis // Lichen Biology. 2nd ed. / Ed. Nash T.H.III. Cambridge: Cambridge University Press, 2008. P. 134.
<https://doi.org/10.1017/SBO9780511790478.009>
 6. Yoshimura I. Lung lichens and their vegetation in Japan and the other regions // Lobarion lichens as indicators of the primeval forests of the Eastern Carpathians. / Eds. Kondratyuk S.Y., Coppins B.J. Kiev: Phytosociocentre, 1998. P. 53.
 7. Головки Т.К., Далькэ И.В., Дымова О.В., Мальшеев Р.В., Плюснина С.Н., Пыстина Т.Н., Семенова Н.А., Табленкова Г.Н., Шелякин М.А. Функциональная экология лишайника *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. в таежной зоне на Европейском Северо-Востоке России // Известия Коми научного центра УрО РАН. 2018. Т. 3. С. 23.
 8. Атлас Республики Коми по климату и гидрологии / Отв. ред. Таскаев А.И. Москва: Издательский дом "Дрофа", Изд-во "ДиК", 1997. 115 с.
 9. Дымова О.В., Кузиванова О.А. Оптимизация способа экстракции фотосинтетических пигментов и их содержание в талломах лишайников // Химия растительного сырья. 2018. Т.2. С. 137.
<https://doi.org/10.14258/jcprm.2018023013>
 10. Jensen M. Measurement of chlorophyll fluorescence in lichens // Protocols in Lichenology: Culturing, biochemistry, ecophysiology and use in biomonitoring / Eds. Kranner I.S., Beckett R.P., Varma A.K. Berlin, Heidelberg: Springer, 2002. P. 135.
https://doi.org/10.1007/978-3-642-56359-1_9
 11. Rascher U., Liebig M., Lüttge U. Evaluation of instant light-response curves of chlorophyll fluorescence parameters obtained with a portable chlorophyll fluorometer on site in the field // Plant Cell Environ. 2000. V. 23. P. 1397.
<https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2000.00650.x>
 12. Bahr J.T., Bonner W.D. Cyanide-insensitive respiration I. The steady states of skunk cabbage spadix and bean hypocotyl mitochondria // J. Biol. Chem. 1973. V. 248. P. 3441.
 13. Muir P.S., Shirazi A.M., Patrie J. Seasonal growth dynamics in the lichen *Lobaria pulmonaria* // Bryologist. 1997. V. 100. P. 458.
<https://doi.org/10.2307/3244407>
 14. Chakir S., Jensen M. How does *Lobaria pulmonaria* regulate photosystem II during progressive desiccation and osmotic water stress? A chlorophyll fluorescence study at room temperature and at 77 K // Physiol. Plant. 1999. V. 105. P. 257.
<https://doi.org/10.1034/j.1399-3054.1999.105210.x>
 15. Harańczyk H., Baciór M., Olech M.A. Deep dehydration of *Umbilicaria aprina* thalli observed by proton NMR and sorption isotherm // Antarct. Sci. 2008. V. 20. P. 527.
<https://doi.org/10.1017/S0954102008001363>
 16. Schroeter B., Scheidegger C. Water relations in lichens at subzero temperatures: structural changes and carbon dioxide exchange in the lichen *Umbilicaria aprina* from continental Antarctica // New Phytol. 1995. V. 131. P. 273.
<https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1995.tb05729.x>
 17. Tretiach M., Bertuzzi S., Candotto Carniel F., Virgilio D. Seasonal acclimation in the epiphytic lichen *Parmelia sulcata* is influenced by change in photobiont population density // Oecologia. 2013. V. 173. P. 649.
<https://doi.org/10.1007/s00442-013-2654-3>
 18. Demmig-Adams B. Carotenoids and photoprotection in plants: A role for the xanthophyll zeaxanthin // BBA – Bioenergetics. 1990. V. 1020. P. 1.
[https://doi.org/10.1016/0005-2728\(90\)90088-L](https://doi.org/10.1016/0005-2728(90)90088-L)
 19. Pinnola A. The rise and fall of light-harvesting complex stress-related proteins as photoprotection agents during evolution // J. Exp. Bot. 2019. V. 70. P. 5527.
<https://doi.org/10.1093/jxb/erz317>
 20. MacKenzie T.D., Król M., Huner N.P.A., Campbell D.A. Seasonal changes in chlorophyll fluorescence quenching and the induction and capacity of the photoprotective xanthophyll cycle in *Lobaria pulmonaria* // Can. J. Bot. 2002. V. 80. P. 255.
<https://doi.org/10.1139/b02-005>
 21. Vrábliková H., McEvoy M., Solhaug K.A., Barták M., Gauslaa Y. Annual variation in photoacclimation and photoprotection of the photobiont in the foliose lichen *Xanthoria parietina* // J. Photochem. Photobiol. B. 2006. V. 83. P. 151.
<https://doi.org/10.1016/j.jphotobiol.2005.12.019>
 22. MacKenzie T.D., MacDonald T.M., Dubois L.A., Campbell D.A. Seasonal changes in temperature and light drive acclimation of photosynthetic physiology and macromolecular content in *Lobaria pulmonaria* // Planta. 2001. V. 214. P. 57.
<https://doi.org/10.1007/s004250100580>
 23. Lange O.L., Green T.G.A. Lichens show that fungi can acclimate their respiration to seasonal changes in temperature // Oecologia. 2005. V. 142. P. 11.
<https://doi.org/10.1007/s00442-004-1697-x>
 24. MacDonald A.E., Vanlerberghe G.C. Origins, evolutionary history, and taxonomic distribution of alternative oxidase and plastoquinol terminal oxidase // Comp. Biochem. Physiol. Part D Genomics Proteomics. 2006.

- V. 1. P. 357.
<https://doi.org/10.1016/j.cbd.2006.08.001>
25. *van Dongen J.T., Gupta K.J., Ramírez-Aguilar S.J., Araújo W.L., Nunes-Nesi A., Fernie A.R.* Regulation of respiration in plants: a role for alternative metabolic pathways // *J. Plant Physiol.* 2011. V. 168. P. 1434.
<https://doi.org/10.1016/j.jplph.2010.11.004>
26. *Шелякин М.А., Захожий И.Г., Головка Т.К.* Изменение дыхания и соотношения дыхательных путей при адаптации лишайников к действию УФ-В радиации // *Известия Уфимского научного центра РАН.* 2018. Т 3(5). С. 100.
27. *Shelyakin M., Zakhozhiy I., Golovko T.* The effect of temperature on Antarctic lichen cytochrome and alternative respiratory pathway rates // *Polar Biol.* 2020. V. 43. P. 2003.
<https://doi.org/10.1007/s00300-020-02758-4>
28. *Maxwell D.P., Wang Y., McIntosh L.* The alternative oxidase lowers mitochondrial reactive oxygen production in plant cells // *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 1999. V. 96. P. 8271.
<https://doi.org/10.1073/pnas.96.14.8271>
29. *Joseph-Horne T., Hollomon D.W., Wood P.M.* Fungal respiration: a fusion of standard and alternative components // *Biochim Biophys Acta Bioenerg.* 2001. V. 1504. P. 179.
[https://doi.org/10.1016/S0005-2728\(00\)00251-6](https://doi.org/10.1016/S0005-2728(00)00251-6)
30. *Beckett R.P., Alyabyev A.J., Minibayeva F.V.* Patterns of heat production during desiccation and rehydration in lichens differing in desiccation tolerance // *Lichenologist.* 2011. V. 43. P. 178.
<https://doi.org/10.1017/S0024282910000769>