

Изменение фотосинтетической активности и содержания хлорофиллов и каротиноидов в лишайниках *Peltigera canina* и *Peltigera aphthosa* при действии повышенной температуры

А. Ф. Хайруллина*, В. Р. Хабибрахманова*,**,
Д. Ф. Рахматуллина*, Е. И. Галеева*,
О. П. Гурьянов*, Р. П. Бекетт***,
Ф. В. Минибаева*,****, Ю. Н. Валитова*

* Казанский институт биохимии и биофизики ФИЦ КазНЦ РАН,
г. Казань,

** Казанский национальный исследовательский
технологический университет,
г. Казань

*** Школа наук о жизни, Университет КваЗулу-Натал,
г. Скоттсвилл, Южно-Африканская Республика

**** Казанский (Приволжский) федеральный университет,
г. Казань

a16280110@gmail.com

Аннотация

Лишайники – древнейшие экстремофильные организмы, представляют собой ассоциации между грибом (микобионт) и водорослями и/или цианобактериями (фотобионты). Фотобионтный состав лишайника может определять специфичность стрессового ответа на действие абиотических факторов, в том числе на действие неблагоприятных температур. В настоящей работе были изучены стресс-индуцированные изменения фотосинтетической активности и содержания хлорофиллов и каротиноидов в близкородственных лишайниках *Peltigera canina* и *Peltigera aphthosa*, различающихся фотобионтным составом, при действии повышенной температуры. Стрессовая обработка приводила к снижению фотохимической активности ФСII обоих лишайников. Анализ стресс-индуцированных изменений в содержании фотосинтетических пигментов в лишайниках показал, что воздействие повышенной температурой на лишайник *P. canina* индуцировало накопление астаксантина, тогда как в лишайнике *P. aphthosa* наблюдалось снижение содержания хлорофилла *a* и ксантофиллов. Выявленные значительные отличия в составе хлорофиллов и каротиноидов у исследуемых лишайников могут свидетельствовать о различных механизмах стрессового ответа на действие повышенной температуры, обусловленных особенностями их фотобионтного состава.

Ключевые слова:

лишайник, температурный стресс, каротиноиды, хлорофиллы, фотосинтетическая активность, фотосистема II

Changes in the photosynthetic activity and content of chlorophylls and carotenoids in the *Peltigera canina* and *Peltigera aphthosa* lichens under the action of elevated temperature

A. F. Khajrullina*, V. R. Khabibrakhmanova*,**,
D. F. Rakhmatullina*, E. I. Galeeva*,
O. P. Guryanov*, R. P. Beckett***,
F. V. Minibayeva*,****, J. N. Valitova*

* Kazan Institute of Biochemistry and Biophysics, Kazan Science
Centre of the Russian Academy of Sciences, Kazan

** Kazan National Research Technological University,
Kazan

*** School of Life Sciences, University of KwaZulu-Natal,
Scottsville, Republic of South Africa

**** Kazan (Volga Region) Federal University,
Kazan

a16280110@gmail.com

Abstract

Lichens are ancient symbiotic organisms that can survive in extreme conditions through unique resistance mechanisms. Lichens are associations between a fungus (mycobiont) and algae and/or cyanobacteria (photobionts). The photobiont composition of lichen can determine the specificity of the stress response to abiotic factors, including unfavorable temperatures. This work analysed stress-induced changes in the photosynthetic activity and content of chlorophylls and carotenoids on the closely related *Peltigera canina* and *Peltigera aphthosa* lichens, which differ by photobiontic composition, under elevated temperature. Stress treatment resulted in a decrease in the photochemical activity of photosystem II (PSII) in both lichens. By the analysis of stress-induced changes in the content of photosynthetic pigments in lichens, the exposure to elevated temperature of the *P. canina* lichen induced astaxanthin accumulation but *P. aphthosa* significantly decreased in the content of chlorophyll *a* and xanthophylls synthesized from β -carotene. Thus, the identified significant differences in the composition of chlorophylls and carotenoids in the studied lichens suggest the involvement of various mechanisms of stress response to the action of elevated temperature due to the specificity of their photobiontic composition.

Keywords:

lichens, temperature stress, carotenoids, chlorophylls, photosynthetic activity, photosystem II

Введение

Растения-экстремофилы, способные выживать в неблагоприятных условиях, давно привлекают внимание исследователей. К таким организмам относятся и лишайники, представляющие собой ассоциации между грибом (микобионт) и водорослями и/или цианобактериями (фотобионты). Несмотря на то, что фотобионт составляет всего лишь около 5 % от общей массы лишайника, он играет важную роль в жизнедеятельности лишайникового симбиоза, осуществляя фотосинтез и снабжая весь организм органическими субстратами. Функциональная активность фотосинтетического аппарата (далее – ФСА) является необходимым условием для поддержания жизнеспособности фотосинтезирующих организмов в стрессовых условиях. Известно, что у растений большой вклад в защиту ФСА вносят каротиноиды: они проявляют антиоксидантную активность, защищают от УФ-лучей, действуя как экранирующие пигменты, повышают устойчивость фотосинтетических мембран, связываясь с белками и липидами [1, 2]. Спектр каротиноидов ряда лишайников изучен достаточно подробно [3, 4], однако роль каротиноидов в стрессовой устойчивости лишайников – недостаточно.

Интересным объектом для изучения стрессовых воздействий являются лишайники рода *Peltigera*, так как они имеют относительно высокое содержание фотобионта и, следовательно, богаты пигментами, а также обладают высокой фотосинтетической активностью [5]. Эти лишайники произрастают преимущественно в умеренном климате и широко распространены по всему миру [6]. Большинство видов *Peltigera* в качестве фотобионта содержат цианобактерии, небольшое число – цианобактерии и зеленые водоросли, и лишь несколько видов – только зеленые водоросли. Особенности в составе фотобионтов у Пельтигеровых лишайников могут определять специфику их стрессового ответа.

Температурный стресс – достаточно обычное явление для лишайников в условиях их произрастания [7]. Высокая устойчивость лишайников к низким температурам, обусловленная наличием криопротекторов, достаточно хорошо изучена, в то время как механизмы, обеспечивающие толерантность лишайников к высоким температурам, остаются недостаточно раскрытыми [8–10]. Известно, что большинство лишайников чрезвычайно устойчивы к высокотемпературному стрессу в состоянии низкой оводненности, тогда как талломы с высоким содержанием влаги очень чувствительны к изменению температур [8, 11]. Показано, что наибольшие изменения при действии неблагоприятных температур наблюдаются именно у фотобионтов [8, 12].

Цель работы – выявление изменений в фотосинтетической активности фотосистемы II (далее – ФСII), и содержании хлорофиллов и каротиноидов у двух близкородственных представителей лишайников рода *Peltigera*, отличающихся по составу фотобионтов, в условиях высокотемпературного стресса.

Полученные данные позволяют установить различия в составе фотосинтетических пигментов у исследуемых

лишайников, выявить пигмент-опосредованную специфичность их стрессового ответа в зависимости от состава фотобионтов на действие повышенной температуры.

Материалы и методы

Лишайник *P. aphthosa* собран в Республике Коми, Россия (55°53' 21.3" с. ш. 48°38' 14.3" в. д.) в мае 2022 г., лишайник *P. canina* – на территории Айшинского лесничества Республики Татарстан, Россия (55°53' 21.3" с. ш. 48°38' 14.3" в. д.) в июне 2023 г.

После предварительной очистки талломы лишайников высушивали при комнатной температуре. Высушенный материал хранили при –20 °С до использования в экспериментах.

Талломы лишайника гидратировали в течение 2 суток при температуре +10 °С. Перед стрессовой обработкой контейнеры с гидратированными талломами оставляли на 2 ч при комнатной температуре и естественном освещении. Оводненность талломов лишайников определяли на анализаторе влажности АВГ-60 (Госметр, Россия).

Температурный стресс создавали выдерживанием гидратированных талломов в климатической камере в течение 3 ч при температуре +40 °С, освещении 45–50 мкмоль фотонов/м²/с и относительной влажности среды 50–60 %. Контролем служили гидратированные талломы лишайников, выдержанные в течение того же времени при комнатной температуре +23 °С, такой же интенсивности освещения и относительной влажности воздуха.

Оценка фотосинтетической активности ФСII. Модулированную флуоресценцию хлорофилла *a* измеряли на флуориметре FMS1+ (Hansatech Instruments, Великобритания). После периода темновой адаптации (10 мин) производили вспышку насыщающего света интенсивностью 9100 мкмоль фотонов/м²/с для измерения максимальной фотохимической эффективности ФСII, обозначаемой как F_v/F_m , где F_m – максимальная флуоресценция и F_v – переменная флуоресценция, или $(F_m - F_0)$, где F_0 – начальная флуоресценция. Затем включали непрерывный действующий свет с интенсивностью потока 105 мкмоль фотонов/м²/с. После снижения эффективности флуоресценции до стационарного уровня F_T включали второй насыщающий импульс для определения максимального выхода флуоресценции F'_m в адаптированном к свету состоянии и для расчета относительной скорости линейного переноса электронов $rETR$ ($rETR = 0.5 \times PAR \times \Phi_{ФСII}$), где PAR – фотосинтетически активное излучение, а $\Phi_{ФСII}$ – действительный квантовый выход фотохимических реакций в ФСII на свету, рассчитываемый как $(F'_m - F_T)/F_m$. Рассчитывали также коэффициент относительного уменьшения флуоресценции Rfd , который также называют коэффициентом жизненности ФСII: $Rfd = (F_m - F_T) / F_T$ [13].

Исследование состава и содержания хлорофиллов и каротиноидов. Пробоподготовку и анализ хлорофиллов и каротиноидов осуществляли согласно работе [4] с небольшими модификациями. Образец лишайника (фрагменты талломов) растирали в жидком азоте, из получен-

ного порошка отбирали навеску массой 0,1 г, переносили в пробирку эппендорф и полностью экстрагировали ацетоном при условиях: соотношение материал : экстрагент 1:10 (м/в), обработка в ультразвуковой ванне (Сапфир, Россия) в течение 5 мин при мощности 60 %, настаивание – 15 мин. Полученный экстракт высушивали на ротаторном испарителе RV 8 (IKA, Германия). Исследование состава и содержания пигментов проводили с помощью высокоэффективной жидкостной хроматографии (далее – ВЭЖХ) на хроматографе LicArt 62 (Лабконцепт, Россия). Для ВЭЖХ использовали: элюент А – смесь ацетонитрила, метанола, дистиллированной воды (75:12:4), элюент В – смесь метанола и этилацетата (68:32). Высушенные экстракты лишайников растворяли в 200 мкл элюента В, центрифугировали 5 мин при 10000 об/мин на микроцентрифуге MiniSpin (Eppendorf, Германия), 20 мкл супернатанта отбирали и хроматографировали на колонке с обращенной фазой Inertsil ODS-3,3 μ m, 4,6×250 mm (GL Sciences, Япония). Соединения хроматографировали при градиентном режиме со следующей последовательностью элюентов: 0 мин А – 100 %; 0–10 мин А – 90 и В – 10; 10–20 мин А – 50 и В – 50; 20–60 мин В – 100 %. Скорость потока элюента составляла 0,5 мл/мин, температура хроматографирования – 25 °C выше 0°. Пигменты детектировали с помощью диодно-матричного детектора DAD-62 (Лабконцепт, Россия). Управление работой хроматографа, прием и обработку полученных данных проводили с помощью специализированной компьютерной программы LicArt WSV. Идентификацию хлорофиллов и каротиноидов осуществляли по времени удерживания и электронным спектром в области 300–700 нм путем сопоставления с аналогичными параметрами веществ-стандартов (β -каротин, лютеин, кантаксантин и зеаксантин (Sigma-Aldrich, США, степень чистоты – не менее 95 %) и данными литературы [4, 5, 14, 15].

Статистическая обработка. Опыты проводили в 3–5 биологических и 3–10 аналитических повторностях. Результаты представлены в виде средних арифметических значений со стандартными ошибками (SE). Все экспериментальные данные имеют нормальное распределение признака. Для проверки значимости и сравнения их средних арифметических значений использовался однофакторный дисперсионный анализ (ANOVA) с оценкой попарных различий с применением критериев Тьюки и Бонферрони.

Результаты и их обсуждение

Основной идеей нашего исследования было проведение сравнительного анализа стресс-индуцированных изменений фотосинтетической активности и содержания хлорофиллов и каротиноидов у двух близкородственных лишайников *P. canina* и *P. aphthosa* при действии повышенной температуры.

Эти виды достаточно широко распространены от арктических до умеренных широт в Северном полушарии и рассеянно – в Южном, относятся к эпигейным листоватым лишайникам с крупными широкими слоевищами.

P. canina – цианолишайник, фотобионтом которого является цианобактерия *Nostoc punctiforme* (Kütz.) Har., а микобионтом – гриб *Peltigera* Willd. (тип *Ascomycota*). *P. aphthosa*, в отличие от *P. canina*, трехкомпонентный лишайник, в его состав, помимо цианобактерии *Nostoc*, входит зеленая водоросль *Coccomyxa* sp. Известно, что у *P. canina* цианобактерии компактно расположены в гонидиальном слое и выполняют как фотосинтезирующую, так и азотфиксирующую функции, тогда как у *P. aphthosa* *Nostoc* находятся в цефалодиях и выполняют азотфиксирующую функцию, а фотосинтетическую функцию выполняет в основном зеленая водоросль *Coccomyxa* sp., расположенная в слоевище лишайника [16, 17].

Фотосинтетическая активность ФСII при действии повышенной температуры. Уровень фотосинтетической активности является важным интегральным физиологическим показателем, который считается маркером жизнеспособности лишайника [13, 18]. В нашем исследовании методом флуориметрии оценивали фотохимическую активность ФСII путем измерения таких параметров, как максимальная квантовая эффективность ФСII (F_v/F_m), начальная флуоресценция (F_0), относительная скорость линейного переноса электронов ($rETR$) и коэффициент жизнеспособности ФСII (Rfd). Показано, что у контрольных образцов исследуемых лишайников F_v/F_m и Rfd у *P. aphthosa* были выше, чем у *P. canina* (рис. 1). Достоверных различий по $rETR$ и F_0 между исследуемыми лишайниками не обнаружено. Ранее установлено, что цианобактерии, в том числе цианолишайники, имеют гораздо более низкие значения F_v/F_m , чем зеленые водоросли, мохообразные, высшие растения [19]. Таким образом, полученные данные свидетельствуют о более развитой фотосинтетической системе у *P. aphthosa* по сравнению с *P. canina*. Очевидно, это связано с различным устройством ФСА у фотобионтов этих лишайников. Светособирающую функцию у цианобактерий выполняют белки фикобилина (также называемые фикобилисомами), образующиеся из светопоглощающего тетрапирролсодержащего фикоцианина и аллофикоцианиновых пигментов, что, по-видимому, имеет место и у цианолишайника *P. canina*. У хлоробионтов (в данном случае, у зеленой водоросли *Coccomyxa* sp.) фикобилисомы в ходе эволюции были функционально заменены светособирающим комплексом (далее – ССК), который представляет собой антенные белки, содержащие каротиноидные и хлорофилльные пигменты [19].

Было предположено, что различия в фотобионтом составе исследуемых лишайников могут определить характерный для каждого лишайника стрессовый ответ при высокотемпературном воздействии. Известно, что температурный оптимум для нормальной работы фотосинтетической системы у большинства лишайников находится в пределах от +10 до +25 °C [20]. Полученные нами данные свидетельствуют о стрессовом состоянии исследуемых лишайников при действии повышенной температуры +40 °C. У обоих видов лишайников снижались значения F_v/F_m и $rETR$, в среднем в 1,2 и 1,5 раза соответственно (рис. 1), что может свидетельствовать о нарушении функционирования

ФСII фотобионтов исследуемых лишайников при высокотемпературном воздействии. В частности, наблюдаемые изменения фотосинтетической активности могут быть обусловлены повреждением D1-белка ФСII, приводящего к инактивации фотосинтетических реакционных центров и повышению образования активных форм кислорода (далее – АФК) [18, 21].

Действие повышенной температуры приводило к увеличению значений F_0 у *P. canina*, но не оказывало влияния на тот же параметр у *P. aphthosa*. Начальная флуоресценция является индикатором энергетических потерь при передаче энергии возбуждения от светособирающих молекул к реакционному центру ФСII. Полученные данные могут свидетельствовать о менее эффективной передаче энергии возбуждения между пигментными молекулами в светособирающем комплексе ФСII в лишайнике *P. canina*. По мнению авторов исследований [19, 22], общее увеличение F_0 , наблюдаемое после теплового стресса, может быть обусловлено отделением светособирающих комплексов от ядра ФСII.

Коэффициент жизнестойкости Rfd при действии повышенной температуры снижался у обоих лишайников, причем более заметно у *P. aphthosa*, что может свидетельствовать

о более значительном подавлении ассимиляции CO_2 у хлоролишайника при высокотемпературном воздействии [18, 21].

Таким образом, выдерживание лишайников *P. aphthosa* и *P. canina* при повышенной температуре приводит к снижению фотохимической активности ФСII, причем лишайник *P. aphthosa* демонстрирует более сильную стрессовую реакцию.

Изменения состава и содержания хлорофиллов и каротиноидов при действии повышенной температуры. В фотофизических и фотохимических реакциях фотосинтеза центральную роль играют пигменты, которые обеспечивают поглощение, запасание и превращение световой энергии [23]. При изменении температуры окружающей среды меняются пигментный состав и функциональное состояние ФСА [4]. Количественные изменения в содержании хлорофиллов и каротиноидов зачастую рассматриваются как биомаркеры экологического состояния мест произрастания видов [4, 13].

Сравнительный анализ состава и содержания хлорофиллов и каротиноидов в лишайниках *P. canina* и *P. aphthosa* позволил выявить существенные различия в их профиле пигментов, что, с нашей точки зрения, обусловлено в первую очередь различным фотобионтным составом исследуемых лишайников.

В цианолишайнике *P. canina* обнаружен хлорофилл *a* (табл. 1), что согласуется с литературными данными. Показано, что у цианобактерии *Nostoc*, являющейся фотобионтом исследуемого лишайника, функции хлорофилла *b* выполняют фикобилисомы [19, 24]. К производным хлорофилла *a* могут быть отнесены два неидентифицированных хлорофилла со временами выхода 36,2 и 37,9 мин, занимающие около 3 % от суммы пигментов. По спектральным характеристикам они являются эпимерами хлорофилла *a* [15, 24]. Также в составе пигментов лишайника *P. canina* были обнаружены феофитин *a* и предположительно его эпимер (соединение со временем выхода 40,9 мин), имеющие сопоставимое содержание – около 4 % от содержания хлорофилла *a* (табл. 1). Известно, что феофитин *a* отводится важная роль в функционировании ФСА у цианобактерий, где он выполняет функции первичного и вторичного акцепторов [19, 24]. Сопоставимое содержание феофитина *a*, в среднем 3 %, было установлено в пленках цианобактерий рода *Phormidium*, которое возрастало в 20–30 раз после воздействия ионов меди и никеля, при одновременном снижении хлорофилла *a* [25]. В трех разных штаммах свободноживущих цианобактерий *Nostoc*, подвергнутых обезвоживанию, также содержание феофитина *a* и хлорофилла

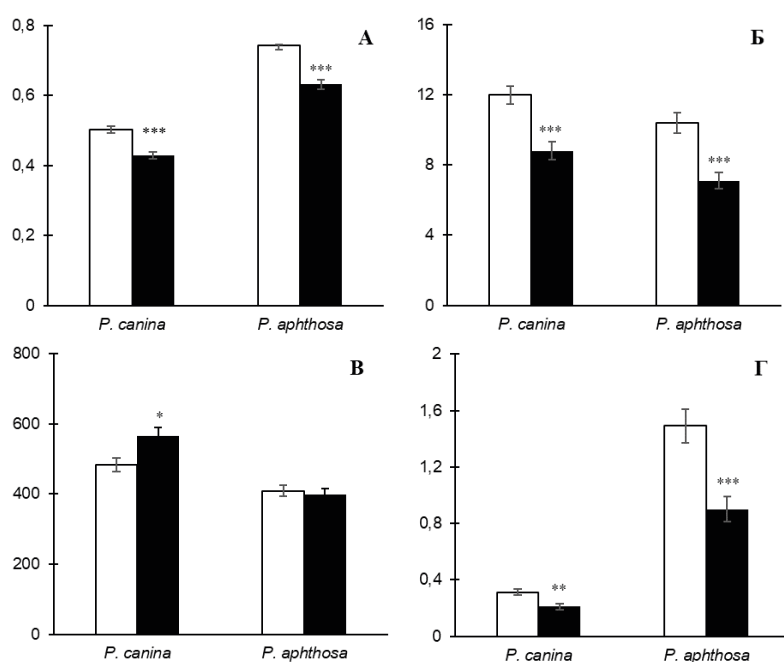


Рисунок 1. Параметры фотосинтетической активности лишайников *P. canina* и *P. aphthosa* после температурного воздействия +40 °C в течение 3 ч.

Условные обозначения. □ – контроль; ■ – опыт; А – максимальная фотохимическая эффективность ФС II (F_v/F_m); Б – относительная скорость линейного переноса электронов (rETR); В – начальная флуоресценция (F_0); Г – коэффициент жизнестойкости ФС II (Rfd).

Примечание. Здесь и в табл. 1, 2. Различия с контролем статистически значимы: * – при $p < 0,05$; ** – при $p < 0,01$; *** – при $p < 0,001$. Достоверность различий определяли с помощью однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA).

Figure 1. Photosynthetic activity parameters of *P. canina* and *P. aphthosa* lichens after exposure to temperature +40 °C for 3 h.

Keys: □ – control; ■ – experiment; A – maximum photochemical efficiency of PS II (F_v/F_m); Б – relative electron linear transfer rate (rETR); В – initial fluorescence (F_0); Г – vitality factor of PS II (Rfd).

Note. Here and in Tables 1, 2 the differences with control are statistically significant at * – $p < 0.05$; ** – $p < 0.01$; *** – $p < 0.001$. The reliability of differences was determined by the one-factor analysis of variance (ANOVA).

а было почти равным [24]. Имеющиеся данные свидетельствуют о существенном влиянии стрессовых факторов на содержание основных фотосинтетических пигментов в цианобактериях. В настоящем исследовании при действии повышенной температуры на талломы лишайника *P. canina* не установлено изменений в содержании идентифицированных хлорофиллов, а наоборот, даже наблюдалось незначительное увеличение содержания хлорофилла *a*. Сопоставляя полученные данные по профилю хлорофиллов и флуоресценции хлорофилла *a* в лишайнике *P. canina*, можно предположить, что выявленное снижение фотосинтетической активности ФСII у фотобионта при тепловом стрессе, главным образом, обусловлено повреждением ССК, содержащих сложные белки – фикобилисомы (табл. 1, рис. 1).

В лишайнике *P. aphthosa*, имеющем наряду с цианобактериями в качестве фотобионта зеленую водоросль *Coccosuxa*, обнаружены два основных хлорофилла – *a* и *b*, их соотношение составляет 3,6:1 соответственно (табл. 2). Это согласуется с данными литературы по соотношению хлорофиллов у высших растений и большинства зеленых водорослей [26]. Участие этих двух хлорофиллов в ФСА позволяет более эффективно осуществлять фотосинтез, что было подтверждено результатами оценки фотосинтетической активности ФСII исследуемых лишайников (рис. 1). Кроме того, в лишайнике *P. aphthosa*, по сравнению с лишайником *P. canina*, содержание хлорофилла *a* больше в 2,3 раза (табл. 1 и 2), что также способствует более активной фотосинтетической деятельности. Содержание эпимеров хлорофилла *a* и феофетина *a* в лишайнике *P. aphthosa* оказалось ниже, чем в лишайнике *P. canina*, их суммарная доля составляет не более 1% от суммы пигментов (табл. 2).

В условиях высокотемпературного стресса в лишайнике *P. aphthosa* происходит снижение содержания хлорофиллов *a* и *b* в 1,2 раза, что, по-видимому, и привело к понижению его фотосинтетической активности (см. рис. 1). Таким образом, полученные данные указывают на повреждение ФСА фотобионтов лишайни-

ка *P. aphthosa*, главным образом, у водорослевого партнера при действии повышенной температуры. Можно предположить, что это обусловлено морфологией таллома лишайника, альгальный слой которого подвержен сильному нагреву при действии повышенной температуры, поскольку расположен под верхним кортексом, сформированным гифами микобионта [16].

Важными соединениями в защите ФСА являются каротиноиды: они выполняют функцию антиоксидантов, преобразуют излишнюю энергию возбуждения хлорофиллов в тепло, действуют как экранирующие пигменты и защищают от УФ-лучей, связываясь с белками и липидами, повышают устойчивость фотосинтетических мембран. На сегодняшний день известно более 1200 каротиноидов, которые по химическому строению делятся на две группы: каротины, представляющие собой углеводороды, и ксан-

Состав и содержание пигментов в лишайнике *P. canina*

Composition and pigment content in the *P. canina* lichen

Идентифицированные пигменты	Время выхода, мин	Максимумы поглощения в электронных спектрах, нм	Площадь пика, mUA*мин/0,1 г навески	
			Контроль	Опыт
н.и. каротиноид	13,7	415, 463, 507	29±2	24±1*
н.и. каротиноид	17,2	473	177±10	203±1
астаксантин	21,1	413, 476	68±4	82±2*
зеаксантин	24,3	421, 450, 475	140±5	125±9*
кантаксантин	29,2	379, 476	159±20	85±4*
н.и. хлорофилл	36,2	471, 654	77±1	56±4**
н.и. хлорофилл	37,9	419, 434, 476, 487, 641, 665	73±1	68±1***
хлорофилл <i>a</i>	39,6	416, 432, 618, 665	2539±20	2883±16
эхиненон	40,4	354, 474	544±13	480±20
н.и. хлорофилл	40,9	413, 439, 476, 485, 655, 666	93±1	96±10
феофитин <i>a</i>	51,7	409, 476, 496, 536, 609, 666	108±8	39±6**
β-каротин	56,9	412, 457, 476	933±16	1014±49

Условные обозначения. н. и. – не идентифицированный.
Keys: н. и. – not identified.

Состав и содержание пигментов в лишайнике *P. aphthosa*

Composition and pigment content in the *P. aphthosa* lichen

Идентифицированные пигменты	Время выхода, мин	Максимумы поглощения в электронных спектрах, нм	Площадь пика, mUA*мин/0,1 г навески	
			Контроль	Опыт
неоксантин	14,7	414, 441, 463	319±8	182±5***
виолаксантин	17,2	417, 444, 471	609±28	413±16**
лютеин	24,7	421, 448, 474	1921±92	1665±39
зеаксантин	25,2	412, 450, 474	12±1	6±1**
н.и. каротиноид	26,6	412, 423, 473	60±4	38±8
н.и. каротиноид	27,1	412, 423, 473	79±9	60±10
н.и. каротиноид	27,8	412, 423, 473	166±19	121±3
хлорофилл <i>b</i>	36,1	467, 601, 654	1623±19	1385±10
н.и. хлорофилл	36,9	412, 473, 791	47±13	26±1
н.и. хлорофилл	37,7	415, 473, 491	37±4	78±3**
хлорофилл <i>a</i>	39,4	415, 432, 618, 665	5825±33	4599±15*
β-криптоксантин	40,1	412, 450, 473, 485	26±1	9±1***
н.и. хлорофилл	40,5	412, 473, 665	25±3	29±2
α-каротин	54,5	412, 474, 485	32±2	44±3*
β-каротин	55,7	412, 457, 473	276±13	220±8*

тофилы, содержащие в структуре кислородсодержащие функциональные группы [27]. Биосинтез каротиноидов осуществляется по мевалонатному пути, в котором тетра-терпеноиды циклизируются с формированием каротинов (α - и β -каротинов), далее из них в ходе ферментативного окисления образуются различные ксантофиллы [26, 28]. Состав каротиноидов в различных организмах (растениях, мхах, водорослях, грибах и др.) может существенно различаться. Важным аспектом исследования каротиноидов лишайников является не только установление их спектра, но и определение симбиотического партнера, синтезирующего пигменты. На основе имеющихся данных [3, 14, 26, 29] по профилю каротиноидов у водорослей, цианобактерий и аскомицетов была составлена обобщенная схема их биосинтеза (рис. 2).

Установлено, что состав каротиноидов, идентифицированных в лишайниках *P. canina* и *P. aphthosa*, существенно отличается (табл. 1 и 2). В лишайнике *P. canina* обнаружены каротиноиды, характерные для цианолишайников, среди которых преобладает β -каротин (табл. 1). Надо отметить, последний также является основным каротиноидом микобионта [5]. Известно, что у свободноживущих цианобактерий преобладающими являются ксантофиллы – эхиненон и кантаксантин, образующиеся последовательно из β -каротина (рис. 2) [14, 24]. В лишайнике *P. canina* содержание этих ксантофилов, по сравнению с β -каротином, меньше

почти в два и шесть раз соответственно. Астаксантин, синтезируемый из кантаксантина, обнаруженный в лишайнике, практически не встречается в свободноживущих цианобактериях. Этот ксантофилл содержит как кетонные (в положении 4, 4'), так и гидроксильные (в положении 3, 3') группы, что обуславливает его высокую химическую реакционную способность, например, выраженные антиоксидантные свойства. Известно, что астаксантин накапливается в водорослях при стрессовых условиях, в частности, при недостатке питательных веществ, повышенной солености и инсоляции [30]. Также в лишайнике *P. canina* был обнаружен зеаксантин, синтезируемый из β -каротина по другому пути (рис. 2), причем его содержание выше в среднем в 10 раз, чем в свободноживущей цианобактерии *N. commune* NIES-24 [14]. Этот ксантофилл был обнаружен в образцах лишайника *P. canina*, собранных с каменистых холмов, в том числе затененных, сухих лугов, известнякового карьера в Финляндии [3]. Надо отметить, что в них же обнаружен β -каротин, профиль других идентифицированных каротиноидов существенно отличался. Наибольшую долю в исследуемых образцах занимал диатоксантин – ксантофилл, характерный для диатомовых водорослей [26], также в них присутствовал капсохром. Таким образом, видно, что местообитание лишайника *P. canina* определяет специфичность его профиля каротиноидов, однако неизменным является наличие зеаксантина и β -каротина во всех исследуемых образцах лишайника этого вида.

Воздействие повышенной температуры на лишайник *P. canina* не привело к существенным изменениям в профиле каротиноидов. Содержание основного каротиноида β -каротина в лишайнике достоверно не отличается от контрольного варианта (см. табл. 1). При этом были выявлены изменения в содержании ксантофиллов, при одновременном снижении кантаксантина увеличивается содержание астаксантина. Это представляется логичным, так как астаксантин синтезируется из кантаксантина (рис. 2). Ранее уже упоминалось, что астаксантин накапливается при различных стрессовых воздействиях [30]. Этот ксантофилл в лишайнике при температурном стрессе может действовать как антиоксидант, защищающий тилакоидные мембраны от окисления [31] более эффективно, чем его предшественник кантаксантин. О накоплении АБК косвенно свидетельствует небольшое снижение содержания зеаксантина и эхиненона в лишайнике (табл. 1). Известно, что у свободноживущей цианобактерии

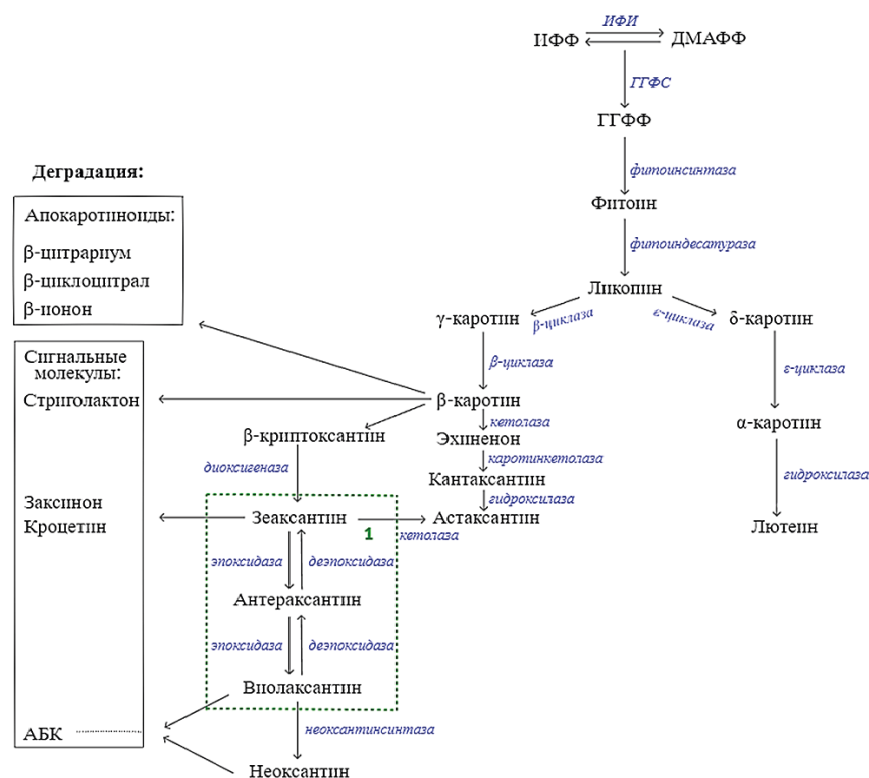


Рисунок 2. Схема биосинтеза каротиноидов.

Условные обозначения. 1 – виолаксантиновый цикл. ИФФ – изопентилдифосфат; ИФИ – изопентилизомеразы; ДМАФФ – диметилаллилдифосфат; ГГФФ – геранилгеранилдифосфат; ГГФС – геранилгеранилдифосфатсинтаза; АБК – абсцизовая кислота.

Figure 2. Scheme of carotenoid biosynthesis.

Keys: 1 – violaxanthin cycle; 2 – lutein-5,6-epoxide cycle. ИФФ – isopentyl diphosphate; ИФИ – isopentyl isomerase; ДМАФФ – dimethylallyl diphosphate; ГГФФ – geranylgeranyl diphosphate; ГГФС – geranylgeranyl diphosphate synthase; АБК – abscisic acid.

Synechococcus дефицит ксантофиллов (зеаксантина, эхинонена) приводил к увеличению АФК и содержания активных форм азота [32].

Таким образом, установлено, что у цианобактерии, ассоциированной с микобиотом, лишайнике *P. canina* выявлен более широкий спектр ксантофиллов по сравнению со свободноживущими. Можно предположить, что это позволяет цианобактерии в лишайнике успешно существовать в симбиотических условиях. Также показано, что воздействие повышенной температуры не привело к сильным изменениям содержания каротиноидов, тем не менее выявлена тенденция к накоплению в лишайнике астаксантина с наиболее выраженными антиоксидантными свойствами.

В лишайнике *P. aphthosa* были обнаружены характерные для водорослевого партнера каротиноиды [5], и не установлено наличие эхинонена и других специфических для цианобактерий каротиноидов (см. табл. 2). Основным каротиноидом в лишайнике является лютеин, синтезируемый из α -каротина (см. рис. 2). На долю этого ксантофилла приходится около 17 % от суммы идентифицированных пигментов (см. табл. 2). Известно, что штаммы зеленой водоросли *Coccomyxa* при культивировании способны накапливать каротиноиды в количестве 10 мг/г сухой массы, из которых до 80 % может занимать лютеин [33, 34]. У двух лишайников *P. aphthosa*, произрастающих в Карелии, лютеин также присутствовал в составе каротиноидов, но не был преобладающим [3]. Наибольшую долю в профиле каротиноидов этих лишайников занимал виолаксантин. В исследуемом нами лишайнике виолаксантин также обнаружен, и по содержанию он является вторым после лютеина (см. табл. 2). Известно, что его основная функция – это перенос энергии на хлорофилл *a* [1, 4]. Надо отметить, что содержание виолаксантина в среднем в 50 раз больше, чем зеаксантина, из которого он синтезируется (см. рис. 2). Антераксантин, являющийся промежуточным продуктом взаимопревращения этих ксантофиллов, нами не обнаружен.

Другим ксантофиллом, идентифицированным в лишайнике *P. aphthosa*, является неоксантин. Он образуется из виолаксантина, и является промежуточным метаболитом в биосинтезе фитогормона – абсцизовой кислоты (далее – АБК) (см. рис. 2). Надо отметить, что неоксантин обнаружен и в других образцах лишайника *P. aphthosa* [3, 5], но нет данных о его содержании в свободноживущих культурах *Coccomyxa* sp. [33, 34]. Можно предположить, что неоксантин – важный метаболит, позволяющий водоросли функционировать в симбиотической ассоциации с грибом.

Действие повышенной температуры привело к снижению содержания в лишайнике *P. aphthosa* всех идентифицированных каротиноидов (см. табл. 2). Несмотря на то, что изменения являются несильно выраженными, они могут вносить вклад в выявленное снижение фотосинтетической активности лишайника в условиях температурного стресса (см. рис. 1). Наибольшее падение в 1,7 раза наблюдается в содержании неоксантина, что может свидетельствовать

об активации синтеза АБК при действии повышенной температуры для замедления метаболизма и экономии энергетических ресурсов [35].

Таким образом, был установлен профиль каротиноидов в лишайнике *P. aphthosa*, подтверждающий, что из двух его фотобионтов именно зеленая водоросль выполняет фотосинтетическую деятельность [16, 17]. Отличием *Coccomyxa* sp. в лишайнике от свободноживущих штаммов является накопление неоксантина, являющегося предшественником АБК. Воздействие повышенной температуры приводит к достоверному снижению в лишайнике *P. aphthosa* содержания β -каротина и последовательно синтезируемых из него зеаксантина, виолаксантина и неоксантина.

На основании полученных данных можно заключить, что несмотря на сходство близкородственных лишайников *P. canina* и *P. aphthosa*, в условиях высокотемпературного стресса они демонстрируют различный пигмент-опосредованный стрессовый ответ. Зеленая водоросль – доминирующий фотобионт *P. aphthosa* – обладает более эффективным фотосинтезом, ввиду большего спектра хлорофиллов и более высокого их содержания, а также благодаря наличию каротиноидов, участвующих в сборе фотосинтетически активной радиации и обеспечивающих защиту ФСА от излишней солнечной энергии. Наличие зеленой водоросли в качестве основного фотобионта дает возможность цианобактерии выполнять роль только азотфиксатора и обеспечивать весь симбиотический организм необходимым количеством азотсодержащих соединений. Тем не менее именно в лишайнике *P. aphthosa* при действии повышенной температуры наблюдались более выраженные изменения в фотосинтетической активности, и содержании хлорофиллов и каротиноидов в отличие от *P. canina*. Можно предположить, что это обусловлено особенностями каротиногенеза цианобактерии в *P. canina*, заключающимися в биосинтезе кантаксантина и астаксантина с высокой антиоксидантной активностью, которые обеспечивают более эффективную защиту ФСА от последствий температурного стресса.

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Источники и литература

1. Маслова, Т. Г. Функции каротиноидов в листьях высших растений (обзор) / Т. Г. Маслова, Е. Ф. Марковская, Н. Н. Слемнев // Журнал общей биологии. – 2020. – Т. 81, № 4. – С. 297–310. – DOI: 10.31857/S0044459620040065
2. Caferri, R. Assessing photoprotective functions of carotenoids in photosynthetic systems of plants and green algae / R. Caferri, Z. Guardini, R. Bassi, L. Dall'Osto // Methods Enzymology. – 2022. – Vol. 674. – P. 53–84.
3. Czezug, B. Carotenoids from green-algae and cyanobacteria as phyco- and photobionts of *Peltigera* species / B. Czezug, E. Czezug-Semeniuk, O. Vitikainen, T. Ahti // Journal of the Hattori Botanical Laboratory. – 2024. – Vol. 96. – P. 281–290.

4. Дымова, О. В. Пигментный комплекс растений в условиях таежной зоны европейского Северо-Востока (организация и функционирование) : дис. ... д-ра биол. наук / О. В. Дымова – Уфа, 2019. – 46 с.
5. Котлова, Е. Р. Антиокислительные системы лишайников : дис. ... канд. биол. наук / Е. Р. Котлова. – Санкт-Петербург, 2000. – 34 с.
6. Vallese, C. Modelling range dynamics of terricolous lichens of the genus *Peltigera* in the Alps under a climate change scenario / C. Vallese, J. Nascimbene, P. Giordani [et al.] // *Fungal Ecology*. – 2020. – Vol. 49.
7. Tegler, B. Physiological-environmental interactions in lichens. XII. The seasonal variation of the heat stress response of *Cladonia rangiferina* / B. Tegler, K. A. Kershaw // *The New Phytologist*. – 1981. – Vol. 87, № 2. – P. 395–401.
8. Dyakov, M. Yu. Influence of extreme ambient temperatures and anaerobic conditions on *Peltigera aphthosa* (L.) Willd. viability / M. Yu. Dyakov, I. D. Insarova, D. E. Khara-badze [et al.] // *Life Sciences in Space Research*. – 2015. – Vol. 7. – P. 66–72.
9. Beckett, R. P. Stress physiology and the symbiosis / P. R. Beckett, I. Kranner, F. V. Minibayeva // *Lichen Biology*. – 2008. – P. 134–151.
10. Chen, K. Heat tolerance of the mycobionts and phycobionts from three desert lichens / K. Chen, J.-C. Wei // *Mycosystema*. – 2015. – Vol. 34, № 5. – P. 1007–1014.
11. Nascimbene, J. Epiphytic lichen diversity along elevational gradients: biological traits reveal a complex response to water and energy / J. Nascimbene, L. Marini // *Journal of Biogeography*. – Vol. 42. – P. 1222–1232.
12. Phinney, N. Photobiont-dependent humidity threshold for chlorolichen photosystem II activation / N. Phinney, K. A. Solhaug, Y. Gauslaa // *Planta*. – 2019. – Vol. 250.
13. Использование переменной флуоресценции хлорофилла для оценки физиологического состояния фотосинтетического аппарата растений / В. Н. Гольцев, В. Н. Калладжи, М. Паунов [и др.] // *Физиология растений*. – 2016. – Т. 63, № 6. – С. 881–907.
14. Takaichi, S. Unique carotenoids in the terrestrial cyanobacterium *Nostoc commune* NIES-24: 2'-hydroxymyxol 2'-fucoside, nostoxanthin and canthaxanthin / S. Takaichi, T. Maoka, M. Mochimaru // *Current Microbiology*. – 2009. – Vol. 59. – P. 413–419.
15. Rumengan, A. Identification of pigment profiles and antioxidant activity of *Rhizophora mucronata* mangrove leaves origin Lembeh, North Sulawesi, Indonesia / A. Rumengan, E. Mandiangan, W. Tanod [et al.] // *Biodiversitas [Journal of Biological Diversity]*. – 2021. – Vol. 22.
16. *Lichen Biology* / ed. T. H. Nash III. – London : Cambridge University Press, 2008.
17. Chekanov, K. Spatial organization of the three-component lichen *Peltigera aphthosa* in functional terms / K. Chekanov, A. Feoktistov, E. Lobakova // *Physiologia Plantarum*. – 2017. – Vol. 160. – P. 328–338.
18. Goltsev, V. N. Variable chlorophyll fluorescence and its use for assessing physiological condition of photosynthetic apparatus / V. N. Goltsev, P. M. Russ, H. M. Kalaji [et al.] // *Journal of Plant Physiology*. – 2016. – Vol. 6. – P. 869–893.
19. Beckett, R. Photoprotection in lichens: adaptations of photobionts to high light / R. Beckett, F. Minibayeva, K. A. Solhaug, T. Roach // *The Lichenologist*. – 2021. – Vol. 53. – P. 21–33.
20. Голубкова, Н. С. Отношение лишайников к субстрату и другим факторам внешней среды / Н. С. Голубкова. – Москва : Просвещение, 1977. – 487 с.
21. Pokorska, B. Photoinhibition and D1 protein degradation in mesophyll and agranal bundle sheath thylakoids of maize / B. Pokorska, E. Romanowska // *Functional Plant Biology*. – 2007. – Vol. 34. – P. 844–852.
22. Kalaji, H. M. Frequently asked questions about chlorophyll fluorescence, the sequel / H. M. Kalaji, G. Schansker, M. Brestic [et al.] // *Photosynthesis Research*. – 2017. – Vol. 132. – P. 13–66.
23. Фотосинтетические пигменты и азот в талломах лишайников бореальной флоры / Т. К. Головки, О. В. Дымова, Г. Н. Табаленкова [и др.] // *Теоретическая и прикладная экология*. – 2015. – Т. 4. – С. 38–44.
24. Potts, M. Variation in phospholipid ester-linked fatty acids and carotenoids of desiccated *Nostoc commune* (Cyanobacteria) from different geographic locations / M. Potts, J. J. Olie, J. S. Nickels [et al.] // *Applied and Environmental Microbiology*. – 1987. – Vol. 53, № 1. – P. 4–9.
25. Горностаева, Е. А. Влияние ионов меди и никеля на почвенные цианобактерии и цианобактериальные сообщества : дис. ... канд. биол. наук / Е. А. Горностаева. – Москва, 2015. – 189 с.
26. Ладыгин, В. Г. Пути биосинтеза, локализация, метаболизм и функции каротиноидов в хлоропластах различных видов водорослей / В. Г. Ладыгин // *Вопросы современной альгологии*. – Пушино, 2015. – 87с.
27. Bobzin, K. Influence of residual stresses in hard tool coatings on the cutting performance / K. Bobzin, T. Brögelmann, H. J. Maier [et al.] // *Journal of Manufacturing Processes*. – 2021. – Vol. 69. – P. 340–350.
28. Matsubara, S. Short- and long-term operation of the lutein-epoxide cycle in light-harvesting antenna complexes / S. Matsubara, T. Morosinotto, C. B. Osmond, R. Bassi // *Plant Physiology*. – 2007. – Vol. 144, № 2. – P. 926–941.
29. Sandmann, G. Carotenoids and their biosynthesis in fungi / G. Sandmann // *Molecules*. – 2022. – Vol. 27, № 4. – 1431 p.
30. Aizpuru, A. Traditional and new trend strategies to enhance pigment contents in microalgae / A. Aizpuru, A. González-Sánchez // *World Journal of Microbiology and Biotechnology*. – 2024. – Vol. 40, № 9. – 272 p.
31. Domonkos, I. Carotenoids, versatile components of oxygenic photosynthesis / I. Domonkos, M. Kis, Z. Gombos, B. Ughy // *Progress in Lipid Research*. – 2013. – Vol. 52, № 4. – P. 539–561.
32. Yuehui, Z. Roles of xanthophyll carotenoids in protection against photoinhibition and oxidative stress in the cyano-

- bacterium *Synechococcus* sp. strain PCC 7002 / Z. Yuehui, E. Joel, M. L. Graham [et al.] // Archives of Biochemistry and Biophysics. – 2010. – Vol. 504, № 1. – P. 86–99.
33. Garbayo, I. Identification and physiological aspects of a novel carotenoid-enriched, metal-resistant microalga isolated from an acidic river in Huelva (Spain) (I) / I. Garbayo, R. Torronteras, E. Forján [et al.] // Journal of Phycology. – 2012. – Vol. 48, № 3. – P. 607–614.
 34. Pasqualetti, M. Lutein production by *Coccomyxa* sp. SCCA048 isolated from a heavy metal-polluted river in Sardinia (Italy) / M. Pasqualetti, S. Tempesta, V. Malavasi [et al.] // Journal of Environmental Protection and Ecology. – 2015. – Vol. 16. – P. 1262–1272.
 35. Hartung, W. The evolution of abscisic acid (ABA) and ABA function in lower plants, fungi and lichen / W. Hartung, J. Sachsplatz // Functional Plant Biology. – 2010. – Vol. 37, № 9. – P. 806–812.
- ## References
1. Maslova, T. G. Funkcii karotinoidov v listyah vysshih rastenij (obzor) [Functions of carotenoids in leaves of higher plants (review)] / T. G. Maslova, E. F. Markovskaya, N. N. Stennev // Zhurnal obshchei biologii [Journal of General Biology]. – 2020. – Vol. 81, № 4. – P. 297–310.
 2. Caferri, R. Assessing photoprotective functions of carotenoids in photosynthetic systems of plants and green algae / R. Caferri, Z. Guardini, R. Bassi, L. Dall'Osto // Methods Enzymology. – 2022. – Vol. 674. – P. 53–84.
 3. Czczuga, B. Carotenoids from green-algae and cyanobacteria as phyco- and photobionts of *Peltigera* species / B. Czczuga, E. Czczuga-Semeniuk, O. Vitikainen, T. Ahti // Journal of the Hattori Botanical Laboratory. – 2024. – Vol. 96. – P. 281–290.
 4. Dymova, O. V. Pigmentnyj kompleks rastenij v usloviyah tayozhnoj zony evropejskogo Severo-Vostoka (organizaciya i funkcionirovanie) [The pigment complex of plants in the conditions of the taiga zone of the European Northeast (organization and functioning): extended abstract of Doctor's thesis (Biology) / Dymova O. V. – Ufa, 2019. – 46 p.
 5. Kotlova, E. R. Antiokislitelnye sistemy lishajnikov [Antioxidant systems of lichens]: extended abstract of Candidate's thesis (Biology) / Kotlova E. R. – Saint-Petersburg, 2000. – 34 p.
 6. Vallese, C. Modelling range dynamics of terricolous lichens of the genus *Peltigera* in the Alps under a climate change scenario / C. Vallese, J. Nascimbene, P. Giordani [et al.] // Fungal Ecology. – 2020. – Vol. 49.
 7. Tegler, B. Physiological-environmental interactions in lichens. XII. The seasonal variation of the heat stress response of *Cladonia rangiferina* / B. Tegler, K. A. Kershaw // The New Phytologist. – 1981. – Vol. 87, № 2. – P. 395–401.
 8. Dyakov, M. Yu. Influence of extreme ambient temperatures and anaerobic conditions on *Peltigera aphthosa* (L.) Willd. viability / M. Yu. Dyakov, I. D. Insarova, D. E. Khara-badze [et al.] // Life Sciences in Space Research. – 2015. – Vol. 7. – P. 66–72.
 9. Beckett, R. P. Stress physiology and the symbiosis / P. R. Beckett, I. Kranner, F. V. Minibayeva // Lichen Biology. – 2008. – P. 134–151.
 10. Chen, K. Heat tolerance of the mycobionts and phycobionts from three desert lichens / K. Chen, J.-C. Wei // Mycosystema. – 2015. – Vol. 34, № 5. – P. 1007–1014.
 11. Nascimbene, J. Epiphytic lichen diversity along elevational gradients: biological traits reveal a complex response to water and energy / J. Nascimbene, L. Marini // Journal of Biogeography. – Vol. 42. – P. 1222–1232.
 12. Phinney, N. Photobiont-dependent humidity threshold for chlorolichen photosystem II activation / N. Phinney, K. A. Solhaug, Y. Gauslaa // Planta. – 2019. – Vol. 250.
 13. Goltsev, V. N. Ispolzovanie peremennoj fluorescencii hlorofilla dlya ocenki fiziologicheskogo sostoyaniya fotosinteticheskogo apparata rastenij [The use of variable chlorophyll fluorescence for assessments of the physiological state of the photosynthetic apparatus of plants] / V. N. Goltsev, V. N. Kalaji, M. Paunov [et al.] // Plant Physiology. – 2016. – Vol. 63, № 6. – P. 881–907.
 14. Takaichi, S. Unique carotenoids in the terrestrial cyanobacterium *Nostoc commune* NIES-24: 2-hydroxymyxol 2'-fucoside, nostoxanthin and canthaxanthin / S. Takaichi, T. Maoka, M. Mochimaru // Current Microbiology. – 2009. – Vol. 59. – P. 413–419.
 15. Rumengan, A. Identification of pigment profiles and antioxidant activity of *Rhizophora mucronata* mangrove leaves origin Lembeh, North Sulawesi, Indonesia / A. Rumengan, E. Mandiangan, W. Tanod [et al.] // Biodiversitas [Journal of Biological Diversity]. – 2021. – Vol. 22.
 16. Lichen Biology / ed. T. H. Nash III. – London : Cambridge University Press, 2008.
 17. Chekanov, K. Spatial organization of the three-component lichen *Peltigera aphthosa* in functional terms / K. Chekanov, A. Feoktistov, E. Lobakova // Physiologia Plantarum. – 2017. – Vol. 160. – P. 328–338.
 18. Goltsev, V. N. Variable chlorophyll fluorescence and its use for assessing physiological condition of photosynthetic apparatus / V. N. Goltsev, P. M. Russ, H. M. Kalaji [et al.] // Journal of Plant Physiology. – 2016. – Vol. 6. – P. 869–893.
 19. Beckett, R. Photoprotection in lichens: adaptations of photobionts to high light / R. Beckett, F. Minibayeva, K. A. Solhaug, T. Roach // The Lichenologist. – 2021. – Vol. 53. – P. 21–33.
 20. Golubkova, N. S. Otnoshenie lishajnikov k substratu i drugim faktoram vneshnej sredy [The relation of lichens to the substrate and other environmental factors] / N. S. Golubkova. – Moscow : Enlightenment, 1977. – 487 p.
 21. Pokorska, B. Photoinhibition and D1 protein degradation in mesophyll and agranal bundle sheath thylakoids of maize / B. Pokorska, E. Romanowska // Functional Plant Biology. – 2007. – Vol. 34. – P. 844–852.
 22. Kalaji, H. M. Frequently asked questions about chlorophyll fluorescence, the sequel / H. M. Kalaji, G. Schansker, M. Brestic [et al.] // Photosynthesis Research. – 2017. – Vol. 132. – P. 13–66.

23. Golovko, T. K. Fotosinteticheskie pigmenty i azot v tallo-mah лишайников boreal'noj flory [Photosynthetic pigments and nitrogen in the thallomas of lichens of the boreal flora] / T. K. Golovko, O. V. Dymova, G. N. Tabalenkova, T. N. Pystina // Teoreticheskaya i prikladnaya ekologiya [Theoretical and Applied Ecology]. – 2015. – Vol. 4. – P. 38–44.
24. Potts, M. Variation in phospholipid ester-linked fatty acids and carotenoids of desiccated *Nostoc commune* (Cyanobacteria) from different geographic locations / M. Potts, J. J. Olie, J. S. Nickels [et al.] // Applied and Environmental Microbiology. – 1987. – Vol. 53, № 1. – P. 4–9.
25. Gornostaeva, E. A. Vliyaniye ionov medi i nikelya na pochvennyye cianobakterii i cianobakterialnye soobshchestva [The influence of copper and nickel ions on soil cyanobacteria and cyanobacterial communities] : Candidate's thesis (Biology) / Gornostaeva E. A. – Moscow, 2015. – 189 p.
26. Ladygin, V. G. Puti biosinteza, lokalizatsiya, metabolism i funktsii karotinoidov v hloroplastah razlichnykh vidov vodoroslej [Ways of biosynthesis, localization, metabolism and functions of carotenoids in chloroplasts of various types of algae] / V. G. Ladygin // Voprosy sovremennoy algologii [Issues of Modern Algology]. – Pushchino, 2015. – 87 p.
27. Bobzin, K. Influence of residual stresses in hard tool coatings on the cutting performance / K. Bobzin, T. Brögelmann, H. J. Maier [et al.] // Journal of Manufacturing Processes. – 2021. – Vol. 69. – P. 340–350.
28. Matsubara, S. Short- and long-term operation of the lutein-epoxide cycle in light-harvesting antenna complexes / S. Matsubara, T. Morosinotto, C. B. Osmond, R. Bassi // Plant Physiology. – 2007. – Vol. 144, № 2. – P. 926–941.
29. Sandmann, G. Carotenoids and their biosynthesis in fungi / G. Sandmann // Molecules. – 2022. – Vol. 27, № 4. – 1431 p.
30. Aizpuru, A. Traditional and new trend strategies to enhance pigment contents in microalgae / A. Aizpuru, A. González-Sánchez // World Journal of Microbiology and Biotechnology. – 2024. – Vol. 40, № 9. – 272 p.
31. Domonkos, I. Carotenoids, versatile components of oxygenic photosynthesis / I. Domonkos, M. Kis, Z. Gombos, B. Ughy // Progress in Lipid Research. – 2013. – Vol. 52, № 4. – P. 539–561.
32. Yuehui, Z. Roles of xanthophyll carotenoids in protection against photoinhibition and oxidative stress in the cyanobacterium *Synechococcus sp.* strain PCC 7002 / Z. Yuehui, E. Joel, M. L. Graham [et al.] // Archives of Biochemistry and Biophysics. – 2010. – Vol. 504, № 1. – P. 86–99.
33. Garbayo, I. Identification and physiological aspects of a novel carotenoid-enriched, metal-resistant microalga isolated from an acidic river in Huelva (Spain) (1) / I. Garbayo, R. Torronteras, E. Forján [et al.] // Journal of Phycology. – 2012. – Vol. 48, № 3. – P. 607–614.
34. Pasqualetti, M. Lutein production by *Coccomyxa sp.* SCCA048 isolated from a heavy metal-polluted river in Sardinia (Italy) / M. Pasqualetti, S. Tempesta, V. Malavasi [et al.] // Journal of Environmental Protection and Ecology. – 2015. – Vol. 16. – P. 1262–1272.
35. Hartung, W. The evolution of abscisic acid (ABA) and ABA function in lower plants, fungi and lichen / W. Hartung, J. Sachsplatz // Functional Plant Biology. – 2010. – Vol. 37, № 9. – P. 806–812.

Благодарность (госзадание):

Работа выполнена в рамках выполнения государственного задания ФИЦ Казанского научного центра РАН (оценка фотосинтетической активности лишайников), а также при финансовой поддержке гранта Российского научного фонда № 22-14-00362 (рук. Ю. Н. Валитова, идентификация и анализ содержания фотосинтетических пигментов лишайников).

Acknowledgements (state task):

The work was performed within the frames of the state task of the Federal Research Centre, Kazan Science Centre of the Russian Academy of Sciences (assessment of the photosynthetic activity of lichens) and with financial support of the grant of the Russian Science Foundation № 22-14-00362 (supervised by J. N. Valitova, identification and analysis of the content of photosynthetic pigments in lichens).

Информация об авторах:

Хайруллина Айсылу Фаридовна – магистрант, лаборант-исследователь лаборатории окислительно-восстановительно-го метаболизма Казанского института биохимии и биофизики ФИЦ КазНЦ РАН; <https://orcid.org/0009-0009-5349-604X> (420111, Российская Федерация, г. Казань, ул. Лобачевского, д. 2/31; e-mail: a16280110@gmail.com).

Хабибрахманова Венера Равиловна – кандидат химических наук, доцент кафедры пищевой биотехнологии Казанского национального исследовательского технологического университета (420015, Российская Федерация, Республика Татарстан, г. Казань, ул. Карла Маркса, д. 68), старший научный сотрудник лаборатории окислительно-восстановительного метаболизма Казанского института биохимии и биофизики ФИЦ КазНЦ РАН; <https://orcid.org/0000-0002-0969-7591> (420111, Российская Федерация, г. Казань, ул. Лобачевского, д. 2/31; e-mail: venerakhabirakhmanova@gmail.com).

Рахматуллина Дания Фаритовна – кандидат биологических наук, научный сотрудник лаборатории окислительно-восстановительного метаболизма Казанского института биохимии и биофизики ФИЦ КазНЦ РАН; <https://orcid.org/0000-0002-8237-2929> (420111, Российская Федерация, г. Казань, ул. Лобачевского, д. 2/31; e-mail: rd137@mail.ru).

Галеева Екатерина Инсафовна – кандидат биологических наук, научный сотрудник лаборатории окислительно-восстановительного метаболизма Казанского института биохимии и биофизики ФИЦ КазНЦ РАН; <https://orcid.org/0000-0002-5827-6339> (420111, Российская Федерация, г. Казань, ул. Лобачевского, д. 2/31; e-mail: kgu@mail.ru).

Гурьянов Олег Петрович – кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории окислительно-восстановительного метаболизма Казанского института биохимии и биофизики ФИЦ КазНЦ РАН; <https://orcid.org/0009-0002-9946-9150> (420111, Российская Федерация, г. Казань, ул. Лобачевского, д. 2/31; e-mail: gurjanov58@gmail.com).

Бекетт Питер Ричард – профессор, PhD, Школа наук о жизни, Университет КваЗулу-Натал (Южно-Африканская Республика, г. Скоттсвилл, 3209, а/я X01; email: rpbeckett@gmail.com).

Минибаяева Фарида Вилевна – доктор биологических наук, заведующий лаборатории окислительно-восстановительного метаболизма Казанского института биохимии и биофизики ФИЦ КазНЦ РАН; <https://orcid.org/0000-0003-0827-181X> (420111, Российская Федерация, г. Казань, ул. Лобачевского, д. 2/31; e-mail: fminibayeva@gmail.com).

Валитова Юлия Наилевна – кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории окислительно-восстановительного метаболизма Казанского института биохимии и биофизики ФИЦ КазНЦ РАН; <https://orcid.org/0000-0003-3486-9989> (420111, Российская Федерация, г. Казань, ул. Лобачевского, д. 2/31; e-mail: yulavalitova@mail.ru).

About the authors:

Aisylu F. Khajrullina – Master's Degree Student, Laboratory Researcher at the Laboratory of Redox Metabolism of the Kazan Institute of Biochemistry and Biophysics, Kazan Science Centre of the Russian Academy of Sciences; <https://orcid.org/0009-0009-5349-604X> (2/31 Lobachevsky str., Kazan, 420111, Russian Federation; e-mail: a16280110@gmail.com).

Venera R. Khabibrakhmanova – Candidate of Sciences (Chemistry), Associate Professor at the Department of Food Biotechnology at the Kazan National Research Technological University, Senior Researcher at the Laboratory of Redox Metabolism of the Kazan Institute of Biochemistry and Biophysics, Kazan Science Centre of the Russian Academy of Sciences; <https://orcid.org/0000-0002-0969-7591> (2/31 Lobachevsky str., Kazan, 420111, Russian Federation; e-mail: venerakhabirakhmanova@gmail.com).

Daniya F. Rakhmatullina – Candidate of Sciences (Biology), Researcher at the Laboratory of Redox Metabolism of the Kazan Institute of Biochemistry and Biophysics, Kazan Science Centre of the Russian Academy of Sciences; <https://orcid.org/0000-0002-8237-2929> (2/31 Lobachevsky str., Kazan, 420111, Russian Federation; e-mail: rd137@mail.ru).

Ekaterina I. Galeeva – Candidate of Sciences (Biology), Researcher at the Laboratory of Redox Metabolism of the Kazan Institute of Biochemistry and Biophysics, Kazan Science Centre of the Russian Academy of Sciences; <https://orcid.org/0000-0002-5827-6339> (2/31 Lobachevsky str., Kazan, 420111, Russian Federation; e-mail: kgu@mail.ru).

Oleg P. Guryanov – Candidate of Sciences (Biology), Senior Researcher at the Laboratory of Redox Metabolism of the Kazan Institute of Biochemistry and Biophysics, Kazan Science Centre of the Russian Academy of Sciences; <https://orcid.org/0009-0002-9946-9150> (2/31 Lobachevsky str., Kazan, 420111, Russian Federation; e-mail: gurjanov58@gmail.com).

Richard Peter Beckett – Professor, PhD, School of Life Sciences, University of KwaZulu-Natal, Private Bag X01, Scottsville 3209, Republic of South Africa; <https://orcid.org/0000-0002-0530-4244> (e-mail: rpbeckett@gmail.com).

Farida V. Minibayeva – Doctor of Sciences (Biology), Head of the Laboratory of Redox Metabolism of the Kazan Institute of Biochemistry and Biophysics, FRC Kazan Science Centre of the Russian Academy of Sciences; <https://orcid.org/0000-0003-0827-181X> (2/31 Lobachevsky str., Kazan, 420111, Russian Federation; e-mail: fminibayeva@gmail.com).

Julia N. Valitova – Candidate of Sciences (Biology), Senior Researcher at the Laboratory of Redox Metabolism of the Kazan Institute of Biochemistry and Biophysics, Kazan Science Centre of the Russian Academy of Sciences; <https://orcid.org/0000-0003-3486-9989> (2/31 Lobachevsky str., Kazan, 420111, Russian Federation; e-mail: yulavalitova@mail.ru).

Для цитирования:

Хайруллина, А. Ф. Изменение фотосинтетической активности и содержания хлорофиллов и каротиноидов в лишайниках *Peltigera canina* и *Peltigera aphthosa* при действии повышенной температуры / А. Ф. Хайруллина, В. Р. Хабибрахманова, Д. Ф. Рахматуллина [и др.] // Известия Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук. Серия «Экспериментальная биология и экология». – 2024. – № 9 (75). – С. 18–29.

For citation:

Khajrullina, A. F. Izmenenie fotosinteticheskoy aktivnosti i sodержaniya hlorofillov i karotinoidov v lishajnikah *Peltigera canina* i *Peltigera aphthosa* pri dejstvii povyshennoj temperatury [Changes in the photosynthetic activity and content of chlorophylls and carotenoids in the *Peltigera canina* and *Peltigera aphthosa* lichens under the action of elevated temperature] / A. F. Khajrullina, V. R. Khabibrakhmanova, D. F. Rakhmatullina, E. I. Galeeva, O. P. Guryanov [et al.] // Proceedings of the Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences. Series "Experimental Biology and Ecology". – 2024. – № 9 (75). – P. 18–29.

Дата поступления статьи: 13.09.2024

Прошла рецензирование: 26.09.2024

Принято решение о публикации: 04.10.2024

Received: 13.09.2024

Reviewed: 26.09.2024

Accepted: 04.10.2024