

**Ржавоокрашенные представители рода *Circinaria* Link.
(лихенизированные аскомицеты) в аридных сообществах
Богдинско-Баскунчакского заповедника**

**Rusty-colored representatives of genus *Circinaria* Link. (lichenized ascomycetes)
in arid habitats of Bogdinsko-Baskunchakskiy nature reserve**

Круглова Е. П., Пауков А. Г., Тептина А. Ю., Ширяева А. С.

Kruglova E. P., Paukov A. G., Teptina A. Yu., Shiryaeva A. S.

Уральский федеральный университет, г. Екатеринбург, Россия. E-mail: alexander_paukov@mail.ru

Ural federal university, Ekaterinburg, Russia

Реферат. Изучено разнообразие *Aspicilia desertorum* s. l. на территории Богдинско-Баскунчакского заповедника. Разнообразие группы составляет ориентировочно восемь видов, шесть из которых включают образцы, окрашенные в рыжий цвет. Выявлено, что отложение трехвалентного железа в коровом слое не является систематическим признаком, имеет связь с особенностями субстрата и, вероятно, защищает фотобионт от излишнего ультрафиолетового излучения.

Ключевые слова. Накопление железа, Megasporaceae, разграничение видов, таксономия, *Aspicilia desertorum*.

Summary. Diversity of *Aspicilia desertorum* s. l. was studied in Bogdinsko-Baskunchakskiy reserve (Astrakhan region, Russia). The group comprises eight species in the region. Six of them include specimens with rusty-colored thalli. We found that trivalent iron in the cortex of the studied species is not a taxonomic character but has a connection with chemistry of the substrate and may act as a sun-screen, decreasing levels of UV-B reaching the photobiont.

Key words. *Aspicilia desertorum*, iron accumulation, Megasporaceae, species delimitation, taxonomy.

Лишайники способны поглощать из атмосферы или субстрата высокие количества химических элементов. Они попадают в талломы в виде растворов, а также сухим осаждением, в результате которого в пределах корового слоя регистрируются крупные минеральные частицы (Knops et al., 1991). Основная часть соединений проникает в слоевище через верхний коровой слой, но в поглощении могут принимать участие ризины листоватых лишайников (Goyal, Seaward, 1982); накипные виды поглощают элементы из субстрата за счет взаимодействия со щавелевой кислотой или вторичными лишайниковыми метаболитами (Purvis et al., 1987).

Уровни поглощения элементов у лишайников могут достигать высоких значений, в результате чего талломы изменяют цвет в зависимости от свойств поглощаемых ионов (Purvis et al., 1990). Для многих видов изменение окраски таллома является константным признаком. Так, ржавоокрашенные представители встречаются в пределах рода *Acarospora* (Wedin et al., 2009). В пределах семейства Megasporaceae и рода *Circinaria* описано большое число таксонов с рыжим цветом слоевищ. Части из них присвоен ранг вида (*Aspicilia ferruginea* (J. Steiner) Szatala), разновидности (*Aspicilia polychroma* var. *ochracea* Anzi); наибольшее число описанных таксонов имеет ранг формы (*Aspicilia desertorum* f. *ferruginea* Mereschk., *Aspicilia calcarea* var. *concreta* f. *ochracea* Anzi) (Anzi, 1860; Мережковский, 1911; Szatala, 1957).

Богдинско-Баскунчакский заповедник, располагающийся в Астраханской области, является одним из районов, наиболее богатых представителями рода *Circinaria* на территории России. Из горы Богдо К. С. Мережковским (1911) было описано 6 видов, подвидов и форм, в настоящее время относящихся к данному роду (Пауков и др., 2017), большинство из которых он отнес к *Aspicilia desertorum*.

Мережковский считал, что цвет *Aspicilia desertorum* f. *ferruginea* обусловлен красным цветом почвы, и нет основания выделять особую форму этого вида (Мережковский, 1911). Тем не менее в «Lichenes Rossiae Exsiccati» для образца под номером 17 он использует это название. Разные формы *Aspicilia desertorum* часто встречаются совместно на одном субстрате. В коллекциях и эксиккатах, изученных нами в Н, KAZ и LE, Мережковский четко разграничивает их и указывает описанные им формы и вариации из горы Богдо. Однако *Aspicilia desertorum* f. *ferruginea* не встречается в коллекциях совместно с другими таксонами. Есть основание полагать, что Мережковский идентифицирует *Aspicilia desertorum* f. *ferruginea* с образцом, который он называет *Aspicilia desertorum* f. *typica* ined. sensu Mereschk. В ходе нашего изучения гербарных образцов, эксиккат и собственных сборов представителей рода *Circinaria* в районе горы Богдо стало очевидным, что накипные рыжеокрашенные представители не являются гомогенной группой, а представляют собой морфологически и экологически близкие таксоны невыясненного ранга. Таким образом, целью исследования явилось выявление статуса рыжеокрашенных образцов *Circinaria*, собранных на территории Богдинско-Баскунчакского заповедника.

Морфологические особенности строения талломов и апотециев, анатомия талломов, размер спор и конидий изучались под бинокулярной лупой и световым микроскопом. Содержание вторичных метаболитов определялось методом тонкослойной хроматографии. У образцов с изученными морфоанатомическими признаками определены последовательности ITS.

В филогенетическом дереве рода, построенном на основе ITS, накипные образцы, собранные в районе горы Богдо, формируют 8 групп, не являющихся близкородственными. Каждая из них, вероятно, представляет отдельный таксон видового ранга. Часть из потенциальных видов может быть определена с помощью морфологических или анатомических признаков, часть таксонов, несмотря на различие ДНК последовательностей, слабо отличимы. Наиболее распространенным представителем в районе г. Богдо является *Circinaria aspera* (Mereschk.) Sohrabi & Şenkardeşler. Вид развивается на камнях в виде толстой чешуйчато-ареолированной корочки, в процессе роста отстающей от субстрата и образующей на ареолах небольшие искривленные черноватые выросты. Генетическими методами показано, что *Aspicilia desertorum* var. *incisa* Mereschk. относится к этому же виду и характеризуется толстым талломом с многочисленными апотециями, имеющими растрескавшийся край с белым кантом вокруг диска, и не формируют выростов. В районе исследования собраны и изучены как рыжеокрашенные образцы, так и представители этого вида с серым талломом.

Вторым распространенным представителем в районе исследования является *Aspicilia desertorum* f. *ferruginea*. ITS последовательности этой формы образуют группу сестринскую последовательностям, выделенным из талломов *Aspicilia desertorum* f. *typica*, имеющих серый цвет. Поскольку нами не обнаружено никаких отличий этих образцов, кроме цвета, мы предполагаем, что различно окрашенные формы относятся к одному виду. Внешне его представители похожи на *Circinaria aspera*, однако отличаются более длинными конидиями и нерастрескавшимся талломным краем апотециев. Вид известен также из Ирана.

Описанная из Богдо *Aspicilia desertorum* f. *sublaevata* Mereschk. морфологически и анатомически похожа на представителей двух разных ветвей филогенетического дерева, построенного на основании последовательностей ITS и, как и *Circinaria aspera*, имеет апотеции с потрескавшимся краем и белой каймой вокруг диска, но хорошо отличается более короткими конидиями и тонким талломом. Какая из клад соответствует описанной Мережковским форме и, следовательно, представляет собой вид *Circinaria sublaevata* ined., какая представляет самостоятельный таксон, будет установлено в ходе дальнейшего морфологического анализа образцов. Оба вида включают как рыже-, так и сероокрашенные образцы.

Среди восьми обнаруженных таксонов группы *Aspicilia desertorum* только два не имеют талломов с рыжей окраской. Это связано с особенностями субстратов, на которых они произрастают. Один, внешне схожий с американским *Aspicilia reptans* (Looman) Wetmore, встречается на отмерших дернинках злаков, иногда переходя на почву. Второй вид обнаружен на гипсовых карстовых полях, имеет характерную для рода зеленовато-серую окраску и обильно покрыт белым кристаллическим налетом.

На анатомических срезах талломов, содержащих высокие концентрации железа, его локализация в изученных образцах определяется визуально за счет изменения цвета анатомических слоев.

Единственный слой, заметно изменяющий окраску по причине накопления окисленных форм железа – верхняя кора. У изученных видов она имеет толщину 50–100 мкм, параплектенхимное строение с толстыми клеточными стенками. Изменение цвета происходит только в пределах наружных 20–30 мкм верхнего корового слоя, что предполагает накопление железа за счет осаждения частиц субстрата на поверхности талломов, поглощения и связывания его преимущественно в клеточных стенках верхней коры. Изученные виды не имеют вторичных лишайниковых метаболитов, поэтому аккумуляция ионов железа, вероятно, происходит за счет его связывания с полисахаридами клеточной стенки. У сероватых талломов этих же видов наружная часть коры содержит меланиноподобный пигмент, действующий как солнечный фильтр. Поскольку оксид трехвалентного железа не пропускает ультрафиолет, его локализация в наружных слоях также может иметь адаптивное значение, уменьшая инсоляцию водорослевого слоя. Поглощение металлов талломами может не сопровождаться изменением цвета анатомических слоев, поэтому мы не исключаем высокого содержания железа в водорослевом слое и сердцевине, что будет изучено с использованием микроскопических методов.

Благодарности. Исследование проведено при финансовой поддержке РФФИ (проект 18-04-00414). Благодарим коллектив Богдинско-Баскунчакского заповедника и лично Н. Г. Пирогова за помощь в организации и проведении полевых работ.

ЛИТЕРАТУРА

- Мережковский К. С.** Лихенологическая поездка в Киргизские степи (гора Богдо) // Труды Общества естествоиспытателей при Императорском Казанском университете, 1911. – Т. XLIII, вып. 5. – С. 3–41.
- Пауков А. Г., Тентина А. Ю., Ширяева А. С.** Виды рода *Circinaria* (лихенизированные аскомицеты), описанные с горы Богдо (Астраханская область) // Экология биосистем: проблемы изучения, индикации и прогнозирования: Сборник материалов III Междунар. науч.-практ. конф., посвящ. 85-летию Астраханского государственного университета. – Астрахань, 2017. – С. 160–162.
- Anzi M.** Catalogus lichenum quos in provincia Sondriensi collegit et ordinavit et in ordinem systematicum digessit. – Novi-Comi, Tip. C. Franchi, 1860. – 126 p.
- Goyal R., Seaward M. R. D.** Metal uptake in terricolous lichens. II. Effects on the morphology of *Peltigera canina* and *Peltigera rufescens* // New Phytol., 1982. – Vol. 90. – Pp. 73–84.
- Knops J. M. H., Nash T. H. III, Boucher V. L., Schlesinger W. H.** Mineral cycling and epiphytic lichens: implications at the ecosystem level // Lichenologist, 1991. – Vol. 23, № 3. – Pp. 309–321.
- Purvis O. W., Elix J. A., Broomhead J. A., Jones G. C.** The occurrence of copper-norstictic acid in lichens from cupriferous substrata // Lichenologist, 1987. – Vol. 19. – Pp. 193–203.
- Purvis O. W., Elix J. A., Gaul K. L.** The occurrence of copper-psoromic acid in lichens from cupriferous substrata // Lichenologist, 1990. – Vol. 22, № 3. – Pp. 345–354.
- Szatala O.** Prodrum einer Flechtenflora des Irans // Ann. Hist. Nat. Mus. Natl. Hungarici, ser. nov., 1957. – Vol. 8. – Pp. 101–154.
- Wedin M., Westberg M., Crewe A. T., Tehler A., Purvis O. W.** Species delimitation and evolution of metal bioaccumulation in the lichenized *Acarospora smaragdula* (Ascomycota, Fungi) complex // Cladistics, 2009. – Vol. 25. – Pp. 161–172.