

DOI: 10.31862/2500-2961-2020-10-2-170-184

Т.Ю. ТолпышеваМосковский государственный университет имени М.В. Ломоносова,
119991 г. Москва, Российская Федерация

Распределение микотоксинов в цианолишайниках на побережье Белого моря

В талломах лишайников 6 видов рода *Peltigera* и *Nephroma arcticum* методом иммуноферментного анализа исследовано распределение низкомолекулярных биологически активных метаболитов, относящихся к группе микотоксинов. У *N. arcticum* исследован также характер распределения усниновой кислоты в талломе. В лишайниках выявлено 13 микотоксинов. Качественный состав микотоксинов варьирует у разных видов лишайников рода *Peltigera* и у собранного в разные годы вида *P. aphthosa*. Для некоторых микотоксинов получены статистически значимые различия по их содержанию в верхних и нижних частях талломов у 4 видов лишайников рода *Peltigera* и у *Nephroma arcticum*. Для других микотоксинов прослеживается тенденция более высокого их накопления в нижних, более старых участках талломов лишайников. Получены статистически достоверные данные о более высоком содержании усниновой кислоты в верхних, более молодых участках таллома *N. arcticum*, чем в нижних, более старых.

Ключевые слова: лишайники, микотоксины, род *Peltigera*, *Nephroma arcticum*, экология

Благодарности. Автор выражает благодарность А.А. Буркину за помощь в проведении иммуноферментного анализа.

Для ЦИТИТРОВАНИЯ: Толпышева Т.Ю. Распределение микотоксинов в цианолишайниках на побережье Белого моря // Социально-экологические технологии. 2020. Т. 10. № 2. С. 170–184. DOI: 10.31862/2500-2961-2020-10-2-170-184

© Толпышева Т.Ю., 2020

Контент доступен по лицензии Creative Commons Attribution 4.0 International License
The content is licensed under a Creative Commons Attribution 4.0 International License

DOI: 10.31862/2500-2961-2020-10-2-170-184

T.Yu. TolpyshevaLomonosov Moscow State University,
Moscow, 119991, Russian Federation

Distribution of mycotoxins in cyanolichens on the coast of the White Sea

In the lichen thalli of 6 *Peltigera* species and *Nephroma arcticum* enzyme-linked immunosorbent assay was conducted to investigate the distribution of low-molecular biologically active metabolites related to the group of mycotoxins, as well as the distribution of usnic acid at *N. arcticum*. Thirteen of micotoxins have been founds in the lichens. Qualitative composition of mycotoxins varies in different species of *Peltigera* and *P. aphthosa*, collected in different years. Some mycotoxins showed statistically significant differences of their content in the upper and lower parts of the thalli of 4 *Peltigera* species and *Nephroma arcticum*. The trend of higher accumulation of mycotoxins in the lower older part of the thalli as compared with the younger ones was noted. Statistically reliable data on the higher usnic acid content in the younger of the thallus of *N. arcticum* as compared with the older one was obtained.

Key words: lichens, mycotoxins, *Peltigera* species, *Nephroma arcticum*, ecology

Acknowledgments. The author is grateful to A.A. Burkin for his help in conducting enzyme-linked immunosorbent assay.

FOR CITATION: Tolpysheva T.Yu. Distribution of mycotoxins in cyanolichens on the coast of the White Sea. *Environment and Human: Ecological Studies*. 2020. Vol. 10. № 2. Pp. 170–184. (In Russ.) DOI: 10.31862/2500-2961-2020-10-2-170-184

Введение

Многочисленные исследования по накоплению элементов в лишайниках показали, что некоторые соединения распределяются внутри таллома неравномерно [Lounamaa, 1965; Nöske et al., 1970; Lawrey, 1977; Вайштейн, 1982; Бязров, 2005 и др.]. Подобное неравномерное

распределение характерно и для веществ, образующихся в лишайниках в процессе метаболизма [Моисеева 1959; Равинская, Вайнштейн, 1975; Mirando, Fahselt, 1978; Rundel, 1978; Hamada, 1982; Hyyärinen et al., 2000].

В лишайниках, помимо собственных метаболитов, также встречаются соединения, вырабатываемые свободноживущими микроскопическими грибами родов *Alternaria*, *Aspergillus*, *Fusarium*, *Penicillium* [Антрахиноны..., 1980, 1981; Krivoshchekova et al., 1982; Kononenko et al., 2012; Буркин, Кононенко, 2014]. Эти соединения из группы микотоксинов могут долго сохраняться в лишайниках [Burkin et al., 2012], и, как было показано для кустистых представителей семейств *Parmeliaceae* и *Cladoniaceae*, по-разному распределены в талломах лишайников [Толпышева, 2014].

В группу цианолишайников включают представителей семейств, у которых одним из партнеров является цианобактерия (сине-зеленая водоросль). Цианобактерия участвует в образовании таллома лишайника или находится в цефалодиях [Nordic lichen flora, 2007].

Целью работы было изучение распределения низкомолекулярных биологически активных метаболитов в листоватых цианолишайниках. В связи с этим были поставлены задачи: определить количество микотоксинов и их распределение в талломах 6 видов рода *Peltigera*; определить количество микотоксинов и усниновой кислоты и распределение этих метаболитов в талломе *Nephroma arcticum* (L.) Torss.

Материалы и методы

В работе использовали эпигейные листоватые лишайники из семейств *Peltigeraceae* и *Nephromataceae*, одним из бионтов которых являются цианобактерии. У представителей семейства *Peltigeraceae* нижний коровой слой отсутствует, а у представителей семейства *Nephromataceae* он развит.

Лишайники собирали на побережье Кандалакшского залива Белого моря в окрестностях Беломорской биологической станции Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова. Район исследования находится в подзоне северной тайги. Здесь преобладают сосновые леса из *Pinus sylvestris* L. Для района исследования характерны долгая зима, длинная весна и короткое лето. Среднегодовая температура воздуха составляет около 0,5 °С. Февраль – самый холодный месяц года (средняя месячная температура от –10 °С до –12 °С); июль – самый теплый месяц (средняя месячная температура +13,2 °С). Число дней со снежным покровом более 190. Количество осадков 390–420 мм в год, из них

в теплый период выпадает 290–300 мм [Романов, 1961]. Почвы развиты слабо и представлены иллювиально-гумусовыми подзолами. Нередко почвой служит слой каменисто-песчаного грунта, лежащий на сплошном массиве гранитогнейсов и на базальте. *Nephroma arcticum* (L.) Torss., *Peltigera canina* (L.) Willd., *P. malacea* (Ach.) Funck, *P. neopolydactyla* (Gyeln.) Gyeln., *P. polydactylon* (Neck.) Hoffm., *P. scabrosa* Th. Fr., были собраны в 2012 г., а *P. aphthosa* (L.) Willd. в 2010 и в 2012 гг.

Фотобионт исследованных видов рода *Peltigera*, за исключением *P. aphthosa*, – цианобактерия *Nostoc*. У *P. aphthosa* фотобионтом является зеленая одноклеточная водоросль *Coccomyxa*, а цианобактерия *Nostoc* находится во внешних цефалодиях. У *Nephroma arcticum* фотобионт *Coccomyxa*, а цианобактерия *Nostoc* встречается во внутренних цефалодиях.

Таллом очищали от почвы, мха, хвоинок, а лопасти таллома делили на 2 равные части: верхнюю и нижнюю. Подробно методики подготовки материала к исследованию, определения микотоксинов и усниновой кислоты методом непрямого иммуноферментного анализа (ИАФ) приведены в соответствующих работах [Kononenko et al., 2012; Буркин и др., 2013; Tolpysheva, 2014]. Определяли концентрацию 16 микотоксинов: альтернариола (АОЛ), афлатоксина В₁ (АВ₁), дезоксиниваленола (ДОН), диацетоксисцирпенола (ДАС), зеараленона (ЗЕН), микофеноловой кислоты (МФК), охратоксина А (ОА), PR-токсина (PR), стеригматоцистина (СТЕ), Т-2 токсина (Т-2), фумонизина В₁ (ФУМ), циклопиазоновой кислоты (ЦПК), цитринина (ЦИТ) и эмодина (ЭМО), эргоалкалоидов (ЭА), роридина А (РоА).

Нижние пределы определения микотоксинов методом непрямого иммуноферментного анализа составили: для Т-2 токсина, эргоалкалоидов – 2 нг/г, для стеригматоцистина – 4 нг/г, для охратоксина – 8 нг/г, для альтернариола, зеараленона, микофеноловой кислоты, цитринина – 20 нг/г, для дезоксиниваленола, эмодина – 40 нг/г, для диацетоксисцирпенола, PR-токсина, циклопиазоновой кислоты – 100 нг/г.

Статистическую обработку материала проводили с использованием программы Statistica 8.0. Для сравнения средних использовали критерий Стьюдента (t-критерий) при уровне значимости 95%. Прочерк во всех таблицах означает, что вещество определяли, но его содержание равно 0.

Результаты и обсуждение

У видов рода *Peltigera* из 16 определяемых микотоксинов выявлено 10 (табл. 1). Качественный состав микотоксинов у исследованных видов различался. Наименьшее число микотоксинов (3) найдено у *P. canina*.

Эти микотоксины присутствовали и в гербарных образцах [Burkin et al., 2012]. Наибольшее число микотоксинов (9) выявлено у *P. aphthosa*, но качественный состав их у этого вида лишайника зависел от года сбора образцов. В образцах 2010 г. отсутствовали диацетоксисцирпенол и зеараленон, а в образцах 2012 г. – охратоксин и циклопиазоновая кислота (табл. 1).

Таблица 1

Содержание микотоксинов (нг/г) в видах рода *Peltigera*
[The content of mycotoxins (ng / g) in species of *Peltigera*]

| Микотоксины [Mycotoxins] | Лишайники [Lichens] | |
|---|--|---|
| | Верхняя часть таллома, среднее значение [Upper thallus, average] | Нижняя часть таллома, среднее значение [Lower thallus, average] |
| <i>Peltigera scabrosa</i> (n = 8) | | |
| Т-2 токсин [T-2 toxin] | 3 ± 0 | – |
| Диацетоксисцирпенол [Diacetoxyscirpenol] | – | 158,5 ± 7,5 |
| Альтернариол [Alternariol] | 211,6 ± 51,8 | 583,4 ± 142,6 |
| Цитринин [Citrin] | – | 32,3 ± 7,8 |
| Стеригматоцистин [Sterigmatocystin] | 77,8 ± 41,8 | 193,0 ± 128,4 |
| Микофеноловая кислота* [Mycophenolic acid*] | 25,6 ± 3,2 | 57,6 ± 9,3 |
| Эмодин [Emodin] | 290,7 ± 50,3 | 342,7 ± 91,3 |
| <i>Peltigera neopolydactyla</i> (n = 6) | | |
| Альтернариол* [Alternariol*] | 59,8 ± 24,7 | 224,8 ± 104,0 |
| Стеригматоцистин [Sterigmatocystin] | 83,7 ± 27,8 | 231,8 ± 70,6 |
| Циклопиазоновая кислота [Cyclopiazonic acid] | 307,7 ± 40,9 | 412,2 ± 19,8 |
| Микофеноловая кислота [Mycophenolic acid] | 26,3 ± 3,7 | 29,0 ± 4,0 |
| Эмодин* [Emodin*] | 164,2 ± 34,9 | 403,3 ± 129,6 |

Продолжение табл. 1

| Микотоксины [Mycotoxins] | Лишайники [Lichens] | |
|---|--|---|
| | Верхняя часть таллома, среднее значение [Upper thallus, average] | Нижняя часть таллома, среднее значение [Lower thallus, average] |
| <i>Peltigera polydactylon</i> (n = 5) | | |
| Альтернариол [Alternariol] | 50,2 ± 8,6 | 199,0 ± 57,6 |
| Цитринин [Citrin] | – | 48,0 ± 2,1 |
| Стеригматоцистин [Sterigmatocystin] | 57,5 ± 35,5 | 119,8 ± 85,7 |
| Циклопиазоновая кислота* [Cyclopiazonic acid*] | 396,0 ± 53,0 | 558,0 ± 62,5 |
| Микофеноловая кислота [Mycophenolic acid] | 29,5 ± 3,5 | 51,6 ± 13,24 |
| Эмодин* [Emodin*] | 156,8 ± 38,2 | 406,4 ± 105,26 |
| <i>Peltigera canina</i> (n = 4) | | |
| Стеригматоцистин [Sterigmatocystin] | 196,0 ± 113,8 | 649,7 ± 294,4 |
| Альтернариол [alternariol] | 417,3 ± 215,9 | 1026 ± 492,2 |
| Эмодин [Emodin] | 96,0 ± 22,5 | 253,7 ± 74,1 |
| <i>Peltigera aphthosa</i> (n = 4) (2010) | | |
| Альтернариол* [Alternariol*] | 272,0 ± 34,30 | 542,5 ± 179,59 |
| Охратоксин А [Oxhratoxin A] (n = 3) | 9,3 ± 0,58 | 9,00 |
| Цитринин [Citrin] (n = 3) | – | 122,0 ± 30,19 |
| Стеригматоцистин [Sterigmatocystin] (n = 2) | – | 216,0 ± 182,0 |
| Циклопиазоновая кислота [Cyclopiazonic acid] (n = 1) | 240 | 224 |
| Микофеноловая кислота [Mycophenolic acid] | – | 48,75 ± 23,47 |
| Эмодин* [Emodin*] | 102,5 ± 23,5 | 236,25 ± 52,85 |

Окончание табл. 1

| Микотоксины [Mycotoxins] | Лишайники [Lichens] | |
|--|--|---|
| | Верхняя часть таллома, среднее значение [Upper thallus, average] | Нижняя часть таллома, среднее значение [Lower thallus, average] |
| <i>Peltigera aphthosa</i> (n = 4) (2012) | | |
| Диацетоксисцирпенол [Diacetoxyscirpenol] | – | 168,3 ± 69,14 |
| Зеараленон [Zearalenone] | 25,00 | 22,2 ± 4,86 |
| Альтернариол* [Alternariol*] | 105,75 ± 31,58 | 271,25 ± 110,60 |
| Цитринин* [Citrin*] | 28,5 ± 2,5 | 51,25 ± 12,09 |
| Стеригматоцистин [Sterigmatocystin] | 95,0 ± 58,04 | 450,5 ± 292,32 |
| Микофеноловая кислота* [Mycophenolic acid*] | 28,75 ± 6,83 | 53,0 ± 3,80 |
| Эмодин* [Emodin*] | 93,25 ± 10,62 | 204,0 ± 38,49 |
| <i>Peltigera malacea</i> (n = 1) | | |
| Альтернариол [Alternariol] | – | 52 |
| Диацетоксисцирпенол [Diacetoxyscirpenol] | 93 | 79 |
| Микофеноловая кислота [Mycophenolic acid] | 26 | 41 |
| Стеригматоцистин [Sterigmatocystin] | – | 143 |
| Цитринин [Citrin] | – | 30 |
| Эмодин [Emodin] | 71 | 266 |

Прочерк в таблице означает, что вещество определяли, но не обнаружили (содержание равно 0).

* – достоверные различия.

[A dash means that the substance was determined but not detected (content is 0).

* – significant differences.]

По качественному составу верхние и нижние части лопастей талломов некоторых видов лишайников тоже различались. Отсутствовали в верхних частях лопастей у *Peltigera scabrosa* цитринин и диацетоксисцирпенол, у *P. polydactylon* – цитринин. Только в верхней части таллома у *P. scabrosa* выявлен Т-2 токсин. В талломах *P. aphthosa*, собранных в 2010 г., в верхних частях лопастей не найдены цитринин, стеригматоцистин, микрофеноловая кислота, а в талломах 2012 г. – диацетоксисцирпенол. У кустистых лишайников, собранных в этом районе в 2010 и 2012 гг., качественный состав микотоксинов не различался [Tolpysheva, 2014].

Для всех видов рода *Peltigera* отмечено высокое содержание альтернариола, стеригматоцистина, эмолина, а для *P. polydactylon*, *P. neopolydactyla*, *P. aphthosa* (сбор 2010 г.) также циклопиазоновой кислоты. Несколько особняком стоит *P. malacea* (изучен всего 1 образец лишайника), но и в этом случае можно предположить, что уровни эмолина и стеригматоцистина у этого вида будут высокими. Высокое содержание эмолина и альтернариола отмечалось ранее у других родов лишайников [Kononenko et al., 2012; Буркин, Кононенко, 2014].

Более высокие уровни содержания практически всех микотоксинов у лишайников рода *Peltigera* обычно наблюдаются в нижних, более старых частях лопастей талломов, чем в верхних, более молодых. Однако для большинства веществ не выявлены статистически значимые различия в зависимости от их нахождения в разных частях таллома. Это объясняется редкостью выявления некоторых микотоксинов в образцах и/или низкими значениями уровней микотоксинов, приближающихся к нижней границе измерения метода. Например, охратоксина А и зеараленона – у *P. aphthosa*, микрофеноловой кислоты – у *P. neopolydactyla*.

Достоверные различия по накоплению микотоксинов в разных частях лопастей талломов отмечены у *P. scabrosa* для микрофеноловой кислоты, у *P. neopolydactyla* для альтернариола и эмолина, у *P. polydactylon* для циклопиазоновой кислоты и эмолина, у *P. aphthosa* для альтернариола и эмолина (независимо от года сбора образцов) и для микрофеноловой кислоты и цитринина (в образцах 2012 г.). Отсутствие микрофеноловой кислоты в верхних частях лопастей талломов у образцов, собранных в 2010 г., подтверждает эту закономерность (см. табл. 1). У *P. aphthosa* и *P. scabrosa* в относительно высоких концентрациях содержится диацетоксисцирпенол, но этот микотоксин встречался только в нижних частях лопастей талломов лишайников и отсутствовал в верхних. Малые концентрации некоторых микотоксинов обнаружены у *P. aphthosa* (зеараленон, охратоксин А), *P. neopolydactyla* (микрофеноловая кислота),

Peltigera polydactylon (цитринин), *P. scabrosa* (Т-2 токсин, цитринин). У *P. scabrosa* и *P. polydactylon* цитринин найден только в нижней части, а Т-2 токсин у *P. scabrosa* только в верхней. Нижние пределы содержания этих веществ, за исключением микофеноловой кислоты, находятся у нижней границы измерения метода. Аналогичные результаты по распределению микотоксинов получены нами ранее для кустистых лишайников, фотобионтами которых являются зеленые водоросли [Tolpysheva, 2014]. Полученные данные могут свидетельствует о том, что форма таллома и фотобионт не влияют на наличие микотоксинов.

В талломе *Nephroma arcticum* выявлено 12 микотоксинов, два из которых (Т-2 токсин и эргоалкалоид) найдены впервые (табл. 2). Ранее в гербарных образцах у этого вида было выявлено 10 микотоксинов [Burkin et al., 2012]. *N. arcticum* превосходил виды рода *Peltigera* по качественному составу и уровню содержания микотоксинов (табл. 2). В отличие от видов рода *Peltigera*, у которых прослеживается тенденция увеличения уровня практически всех микотоксинов от верхних к нижним частям лопастей талломов, у *Nephroma arcticum* характер распределения разных микотоксинов различается. Альтернариола и стеригматоцистина больше в нижней части лопастей, а цитринина и микофеноловой кислоты – в верхней (различия достоверны). Для циклопиазоновой кислоты и эмодаина отмечена тенденция накопления их в верхней части лопастей, в то время как другие микотоксины (Т-2 токсин, дезоксиниваленон, диацетоксисцирпенон, зеараленон, эргоалкалоид, PR-токсин) распределены по таллому равномерно (см. табл. 2). Уровень содержания в разных частях талломов стеригматоцистина и микофеноловой кислоты у *N. arcticum* выше, чем у видов рода *Peltigera*.

Одним из вторичных метаболитов *Nephroma arcticum* является усниновая кислота [Vitikainen, 2007]. Как показал проведенный анализ, содержание усниновой кислоты выше в верхних, более молодых участках лопастей таллома ($121,0 \pm 36,84$ нг/г), чем в нижних ($85,7 \pm 51,60$ нг/г), более старых (различия достоверны). Высокое содержание усниновой кислоты в молодых частях подцеилов, по сравнению со старыми, отмечалось у видов рода *Cladonia* [Моисеева, 1959; Равинская, Вайнштейн, 1975; Miranda, Fahselt, 1975]. Сравнение содержания усниновой кислоты с распределением микотоксинов в *Nephroma arcticum* подтверждает данные, полученные ранее для видов семейства *Parmeliaceae* [Tolpysheva, 2014].

Микобионты лишайников микотоксины не вырабатывают. Возможны 2 пути попадания микотоксинов в лишайники: в результате заселения талломов грибами, вырабатывающими микотоксины, в том числе почвенными, или в результате поступления из почвенного раствора, в котором содержатся микотоксины.

Содержание микотоксинов (нг/г) в *Nephroma arcticum*
[The content of mycotoxins (ng/g) in *Nephroma arcticum*]

| Микотоксины [Mycotoxins] | <i>Nephroma arcticum</i> | |
|---|--|---|
| | Верхняя часть таллома, среднее значение [Upper thallus, average] | Нижняя часть таллома, среднее значение [Lower thallus, average] |
| Т-2 токсин [T-2-toxin] | 5,6 ± 1,0 | 5,7 ± 1,8 |
| Дезоксиниваленол [Deoxynivalenol] | 98,3 ± 2,7 | 85 |
| Диацетоксисцирпенол [Diacetoxyscirpenol] | 282,8 ± 23,8 | 244,8 ± 33,4 |
| Зеараленон [Zearalenone] | 71,0 ± 14,2 | 66,2 ± 19,0 |
| Альтернариол* [Alternariol*] | 284,0 ± 39,8 | 369,2 ± 56,0 |
| Цитринин* [Citrin*] | 155,2 ± 27,9 | 109,2 ± 28,3 |
| Стеригматоцистин* [Sterigmatocystin*] | 418,8 ± 161,3 | 786,4 ± 266,3 |
| Циклопиазоновая кислота [Cyclopiazonic acid] | 612,2 ± 167,6 | 334,8 ± 43,7 |
| Микофеноловая кислота* [Mycophenolic acid*] | 1876,4 ± 237,4 | 1148 ± 78,1 |
| Эргоалкалоид [Ergoalkaloid] | 6,2 ± 0,7 | 9,6 ± 5,8 |
| Эмодин [Emodin] | 4003,0 ± 707,7 | 2094,2 ± 380,2 |
| PR-токсин [PR-toxin] | 100 | 124 |

* – достоверные различия.

[* – significant differences.]

Микотоксины, найденные в лишайниках, продуцируют широко распространенные свободноживущие микроскопические грибы: *Alterenaria alternata* синтезирует альтернариол [Zajkowski et al., 1991], *Aspergillus versicolor* и *Emerriella nidulans* – стеригматоцистин [Weidenborner, 2001], некоторые виды рода *Penicillium*, *Septonia nodorum*, *Verticieladella abientina* – микофеноловую кислоту [Turner, Aldridge, 1981],

эмодин и цитринин продуцируют многие виды грибов родов *Aspergillus* и *Penicillium* [Мирчинк, 1976; Cole, Cox, 1981; Weidenborner, 2001], а также виды родов *Cladosporium* и *Phoma* [Cole, Cox, 1981]; диацетоксисцирпенол, дезоксиниваленол, зеараленон, Т-2 токсин, фумонизин В₁ встречаются у видов рода *Fusarium* [Там же], афлатоксин В₁ у *Aspergillus flavus* [Мирчинк, 1976]. Наряду с антибиотиками, вырабатываемыми грибами, микотоксины усиливают конкурентную способность этих организмов, но могут быть причиной серьезных микотоксикозов человека и животных вплоть до летального исхода [Там же]. Некоторые виды этих грибов встречаются в районе исследования [Кузнецов, Тарасов, 2008]. В XXI в. вновь возродился интерес к лишайникам как потенциальным источникам лекарственного сырья, поэтому факт наличия микотоксинов в лишайниковых талломах необходимо учитывать при проведении соответствующих исследований.

Лишайники являются одной из экологических ниш для разных видов грибов [Hawksworth, 1979; Cole, Cox, 1981; Girlanda et al., 1997; Suryanarayanan et al., 2005; Li et al., 2007; Etayo, Rosato, 2008]. Виды грибов родов *Acremonium*, *Alternaria*, *Chaetomium*, *Cladosporium*, *Coniochaeta*, *Fusarium*, *Hypoxylon*, *Geniculosporium*, *Mucor*, *Nodulisporium*, *Paecilomyces*, *Penicillium*, *Phialophora*, *Phoma*, *Scopulariopsis*, *Sporormiella*, *Trichoderma*, *Ulocladium* выделены из лишайников, относящихся к разным таксономическим группам и развивающимся на разных субстратах [Petrini et al., 1990; Girlanda et al., 1997; Li et al., 2007]. Некоторые из видов грибов, относящихся к этим родам, способны вырабатывать микотоксины.

Микроорганизмы распределены в почвах мозаично [Ettema, Wardle, 2002]. Лишайники, избирательно влияя на почвенные грибы [Толпышева, 1979а, б, в], также могут способствовать созданию их неравномерного распределения в почве. Различия в видовом составе лишайников и различия в видовом составе микроорганизмов зависят и от экологии местообитаний. Экологические оптимумы изученных видов лишайников отличаются: на побережье Белого моря *Peltigera aphthosa* – теневой мезофит, *P. scabrosa* – криофит, *P. canina* – ксеромезофит, *Nephroma arcticum* – психрофит [Abramova et al., 2002]. Поэтому в сухих, хорошо освещенных местообитаниях, где обычно развивается *Peltigera scabrosa*, спектр видов микроскопических грибов в почве будет другим, по сравнению с более влажными и затененными местами, где произрастает *P. aphthosa*. Вырабатываемые этими грибами метаболиты тоже могут отличаться.

Лишайники не способны регулировать свой водный обмен, пассивно впитывают воду с содержащимися в ней веществами. Изученные лишайники имеют листоватый таллом, который во влажную погоду полностью распростерт по субстрату. В сухую погоду нижние части таллома дольше остаются во влажном состоянии, что способствует более длительному протеканию здесь процессов метаболизма, как у самих лишайников, так и у грибов-контаминантов. Возможно, этим объясняются более высокие уровни микотоксинов в старых, нижних частях талломов видов рода *Peltigera*.

Не исключено, что имеет значение и таксономическая принадлежность лишайников. Однако даже у одного и того же вида лишайника состав микотоксинов не постоянен и варьирует в зависимости от места [Burkin et al., 2012] и, как показало проведенное исследование, года сбора лишайника. Можно предположить, что микотоксины, наряду с метаболитами самих лишайников – лишайниковыми кислотами, могут защищать лишайники от поедания беспозвоночными и теплокровными животными. Однако это предположение, также как и способы попадания микотоксинов в талломы лишайников (в результате всасывания их из почвенного раствора или в результате развития в талломах грибов-контаминантов, вырабатывающих микотоксины), требует проведения дополнительных исследований.

Выводы

У 6 видов рода *Peltigera* выявлено 10 микотоксинов. Наименьшее число микотоксинов (3) найдено у *P. canina*, наибольшее (9) – у *P. aphthosa*. Качественный состав микотоксинов у *P. aphthosa* зависел от года сбора лишайника.

Для видов рода *Peltigera* характерно большее количество микотоксинов в нижних, более старых частях лопастей талломов, по сравнению с верхними, более молодыми. Достоверные различия в распределении микотоксинов отмечены у *P. scabrosa* для микофеноловой кислоты, у *P. neopolydactyla* для альтерналиола и эмолина, у *P. polydactylon* для циклопиазоновой кислоты и эмолина, у *P. aphthosa* для альтерналиола и эмолина (независимо от года сбора образцов) и для микофеноловой кислоты (в образцах 2012 г).

У *Nephroma arcticum* найдено 12 микотоксинов. Одних микотоксинов больше в молодых, верхних частях лопастей талломов, других, наоборот, в нижних, более старых. Содержание некоторых микотоксинов в верхних и нижних частях талломов одинаковое. Достоверные

различия получены для альтернариола и стеригматоцистина (их больше в нижней части таллома), для цитринина и микофеноловой кислоты (их больше в верхней части).

Усниновой кислоты больше в верхних, более молодых участках лопастей таллома, а в нижних, более старых участках ее меньше (различия достоверны).

Библиографический список / Referances

Антрахиноны лишайника *Asahinea chrysantha* / Мищенко Н.П., Степаненко Л.С., Кривошекова О.Е., Максимов О.Б. // Химия природных соединений. 1980. № 2. С. 160–165. [Mischenko N.P., Stepanenko L.S., Krivoschekova O.E., Maximov O.B. Lichen Antrahinons of the *Asahinea chrysantha*. *Khimia prirodnikh soedineniy*. 1980. No. 2. Pp. 160–165. (In Russ.)]

Антрахиноны лишайников *Xanthoria aureola* и *X. ulophiloides* / Кривошекова О.Е., Максимов О.Б., Мищенко Н.П., Степаненко Л.С. // Химия природных соединений. 1981. № 1. С. 96–97. [Krivoschekova O.E., Maximov O.B., Mischenko N.P., Stepanenko L.S. Antrahinons of *Xanthoria aureola* and *X. ulophiloides* lichens. *Khimia prirodnikh soedineniy*. 1981. No. 1. Pp. 96–97. (In Russ.)]

Бязров Л.Г. Лишайники – индикаторы радиоактивного загрязнения. М., 2005. [Biazrov L.G. Lishainiki – indikatorii radioaktivnogo zagryasneniya [Lichens as indicators of radioactive contamination]. Moscow, 2005.]

Буркин А.А., Кононенко Г.П. Метаболиты токсигенных грибов в лишайниках родов *Parmelia*, *Melanohalea*, *Arctoparmelia*, *Melanelia* и *Hypogymnia* // Микология и фитопатология. 2014. Т. 48. Вып. 1. С. 43–48. [Burkin A.A., Kononenko G.P. Toxigenic fungi metabolites in lichens of *Parmelia*, *Melanohalea*, *Arctoparmelia*, *Melanelia* and *Hypogymnia* genera. *Mikologiya i fitopatologiya*. 2014. Vol. 48. No. 1. Pp. 43–48. (In Russ.)]

Буркин А.А., Кононенко Г.П., Толпышева Т.Ю. Иммуноферментный анализ усниновой кислоты в лишайниках // Прикладная биохимия и микробиология. 2013. Т. 49. № 3. С. 322–328. [Burkin A.A., Kononenko G.P., Tolpyshcheva T.Yu. Enzyme immunoassay of usnic acid in lichens. *Prikladnaya biokhimiya i mikrobiologiya*. 2013. Vol. 49. No. 3. Pp. 322–328. (In Russ.)]

Вайнштейн Е.А. Некоторые вопросы физиологии лишайников. III. Минеральное питание // Ботанический журнал. 1982. Т. 67. № 5. С. 561–571. [Vainshstein E.A. Some questions of the lichens physiology. III. Mineral nutritious. *Botanicheskiy zhurnal*. 1982. T. 67. № 5. Pp. 561–571. (In Russ.)]

Кузнецов Е.А., Тарасов К.Л. Царство Fungi (Грибы) // Каталог биоты Беломорской биологической станции МГУ. 2008. С. 139–176. [Kuznetsov E.A., Tarasov K.L. Fungi. *Katalog bioty Belomorskoy biologicheskoy stantsii MGU*. 2008. Pp. 139–176. (In Russ.)]

Мирчинк Т.Г. Почвенная микология. М., 1976. [Mirchink T.G. Pochvennaya mikologiya [Soil mycology]. Moscow, 2008.]

Моисеева Е.Н. К вопросу о локализации ферментов и лишайниковых кислот в слоевище лишайников // Ботанический журнал. 1959. Т. 44. № 8. С. 1128–1134. [Moiseeva E.N. On the localization of enzymes and lichen acids in the thallus of lichens. *Botanicheskiy zhurnal*. 1959. Vol. 44. No. 8. Pp. 1128–1134. (In Russ.)]

Равинская А.П., Вайнштейн Е.А. Хемотаксономическое значение изменений содержания лишайниковых кислот // Новости систематики низших растений. 1975. Т. 12. С. 266–273. [Ravinskaja A.P., Vainshtein E.A. Chemotaxonomic significance of lichen acid changes. *Novosti sistematiki nizchikh rastenii*. 1975. Vol. 12. Pp. 266–273. (In Russ.)]

Романов А.А. О климате Карелии. Петрозаводск, 1961. [Romanov A.A. O klimate Karelii [About the climate of Karelia.]. Petrozavodsk, 1961.]

Толпышева Т.Ю. Влияние лишайников на видовой состав почвенных микроскопических грибов лишайниковых сосняков // Ботанический журнал. 1979а. Т. 64. № 5. С. 705–710. [Tolpysheva T.Yu. The influence of lichens on the species composition micromycetes in the lichen pine forests. *Botanicheskiy zhurnal*. 1979. Vol. 64. No. 5. Pp. 705–710. (In Russ.)]

Толпышева Т.Ю. Влияние лишайников на заселение почв микроскопическими грибами // Микология и фитопатология. 1979б. Т. 13. № 3. С. 194–199. [Tolpysheva T.Yu. The influence of lichens on the soil colonization of the micromycetes. *Mikologiya i fitopatologiya*. 1979b. Vol. 13. No. 3. Pp. 194–199. (In Russ.)]

Толпышева Т.Ю. Влияние лишайников на численность почвенных микроскопических грибов лишайниковых сосняков // Ботанический журнал. 1979в. Т. 64. № 9. С. 1341–1344. [Tolpysheva T.Yu. The effect of lichens on the number of soil microscopic fungi of lichen pine forests. *Botanicheskiy zhurnal*. 1979a. Vol. 64. No. 8. Pp. 1341–1344 (In Russ.)]

Abramova L.I., Tolpysheva T.Yu., Zueva Yu.I. On the ecology of epigeous mosses growth and rhizoidal lichens with broad lobes on the Kandalaksha bay coast. *Moscow Univ. Biol. Sci. Bull.* 2002. No. 1. Pp. 45–52.

Burkin A.A., Tolpysheva T.Yu., Kononenko G.P. Safety of fungal secondary metabolites in herbarial lichen specimens. *Moscow Univ. Biol. Sci. Bull.* 2012. No. 3. Pp. 28–32.

Cole R.J. Cox R.H. Handbook of Toxic Fungal Metabolites. N.Y., 1981.

Etayo J., Rosato V.G. Observation on lichenicolous fungi described by Spegazzini. *Lichenologist*. 2008. Vol. 40. No. 3. Pp. 227–232.

Ettema C.H., Wardle D.A. Spatial soil ecology. *Trends in Ecology and Evolution*. 2002. Vol. 17. No. 4. P. 177–183.

Hamada N. The distribution pattern of the medullary depsidone salazinic acid in the thallus of *Ramalina siliquosa* (lichens). *Can. J. Bot.* 1982. Vol. 60. No. 4. Pp. 379–382.

Hawksworth D.L. The lichenicolous *Hyphomycetes*. *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Bot. Ser.* 1979. Vol. 6. No. 3. Pp. 183–300.

Hyvärinen M., Koopmann R., Hormi O., Tuomi J. Phenols in reproductive and somatic structures of lichens: A case of optimal defence? *Oikos*. 2000. Vol. 47. Pp. 109–115.

Girlanda M., Isocrono D., Bianco C., Luppi-Mosca A.M. Two foliose lichens as microfungial ecological niches. *Mycologia*. 1997. Vol. 89. No. 4. Pp. 531–536.

Krivoshchekova O.E., Maximov O.B., Stepanenko L.S., Mishchenko N.P. Quinones of the lichen *Cetraria cucullata*. *Phytochemistry*. 1982. Vol. 21. No. 1. Pp. 193–196.

Kononenko G.P., Burkin A.A., Tolpysheva T.Yu. Enzyme immunoassay of the secondary metabolites of micromycetes as components of lichen substances. *Applied Biochem. and Microbiol.* 2012. Vol. 48. No. 1. Pp. 71–76.

Lawrey J.D. Trace element accumulation by plant species from a coal strip-mining area in Ohio. *Bull. Torrey Bot. Club*. 1977. Vol. 104. Pp. 368–375.

- Li W.C., Zhou J., Guo S.Y., Guo L.D. Ebdophytic fungi associated with lichens in Baihue mountain of Beijing, China. *Fungal Diversity*. 2007. Vol. 25. Pp. 69–80.
- Lounamaa K.J. Studies on the content of iron, manganese and zinc in macrolichens. *Ann. Bot. Fennici*. 1965. Vol. 2. Pp. 127–137.
- Mirando M., Fahselt D. The effect of thallus age and drying procedure on extractable lichen substances. *Can. J. Bot.* 1978. Vol. 56. Pp. 1499–1504.
- Nordic Lichen Flora. Vol. 3. *Cyanolichens*. Uddevalla 2007.
- Nöske O., Lauchili A., Lange O.L., Vieweg G.H., Ziegler H. Konzentration und Lokalisierung von Schwermetallen in Flechten der Erzschlackenhalde des Harzes. *Vortage aus dem Gesamtgebiet der Botanik, N.S.* [Deutsch. Bot. Gez.]. 1970. Bd. 4. S. 67–79.
- Petrini O., Hake U., Dreyfuss M.M. An analysis of fungal communities isolated from fruticose lichens. *Mycologia*. 1990. Vol. 82. Pp. 444–451.
- Rundel P.W. The ecological role of secondary lichen substances. *Biochem. Syst. and Ecol.* 1978. Vol. 6. Pp. 157–170.
- Tolpysheva T.Yu. Micotoxins and usnic acid and their distribution in lichens belonging to the genera *Cetraria*, *Flavocetraria*, *Cladonia*. *Moscow Univ. Biol. Sci. Bull.* 2014. Vol. 69. No. 3. Pp. 125–129.
- Turner W.B. Aldridge D.C. *Fungal Metabolites II*. London, 1983.
- Zajkowski P., Grabarkiewicz-Szcesna J., Schmidt R. Toxicity of mycotoxins produced by four *Alternaria* species to *Artemia salina* larvae. *Mycotoxin Reserch*. 1991. Vol. 7. Pp. 11–18.
- Suryanarayanan T. S., Thirunavukkarasu G.N., Hariharan G.N., Balaji P. Occurrence of non-obligate microfungi inside lichen thalli. *Sydowia*. 2005. Vol. 57. Pp. 120–130.
- Vitikainen O. *Nephromataceae*. *Nordic Lichen Flora*. 2007. Vol. 3. Pp. 91–95.
- Weidenborner M. *Encyclopedia of Food Mycotoxins*. Berlin, 2001.

Статья поступила в редакцию 15.12.2019, принята к публикации 21.02.2020
The article was received on 15.12.2019, accepted for publication 21.02.2020

Сведения об авторе / About the author

Толпышева Татьяна Юрьевна – доктор биологических наук; ведущий научный сотрудник кафедры микологии и альгологии биологического факультета, Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова

Tatyana Yu. Tolpysheva – Dr. Biol. Hab.; leading researcher at the Department of Mycology and Algology of Biological Faculty, Lomonosov Moscow State University

E-mail: tolpysheva@mail.ru