

## Фотосинтетические пигменты и азот в талломах лишайников бореальной флоры

© 2015. Т. К. Головки, д.б.н., зав. лабораторией, О. В. Дымова, к.б.н., с.н.с.,  
Г. Н. Табаленкова, д.б.н., в.н.с., Т. Н. Пыстина, к.б.н., с.н.с.,  
Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН,  
e-mail: dymovao@ib.komisc.ru

Исследовано содержание фотосинтетических пигментов и азота в талломах 21 вида лишайников, обитающих в подзоне средней тайги. Анализ полученных данных показал существенную дифференциацию видов по величине изучаемых показателей. Диапазон концентраций хлорофилла *a* варьировал в пределах 0,2 – 1,3 мг/г сухой массы, содержание азота изменялось от 4 до 40 мг/г сухой массы. Выявлены сезонные изменения в содержании и соотношении пигментов в талломах крупнолистоватого лишайника *Lobaria pulmonaria*. Потеря 30-40% хлорофиллов к весне отражает окислительную деструкцию фотосинтетических пигментов в зимние месяцы. Показана положительная связь между фондом зелёных пигментов и азотным статусом у лишайников с зелёной водорослью. Лишайники с цианобактериями накапливали в 5-8 раз больше азота, чем хлоролишайники, но в целом содержали меньше хлорофилла *a*. Полученные нами данные характеризуют функциональные особенности лишайников бореальной зоны. Результаты согласуются с идеей, что лишайники могут играть заметную роль в круговороте основных органогенных элементов углерода и азота.

Investigations were carried out to determine the chlorophylls, carotenoids, and nitrogen content in thalli of 21 species of lichens. Among them *Peltigera* and *Cladonia* genera prevailed. The significant differences between the species in the studied parameters were observed. The Chl *a* concentration per a unit of thallus dry mass varied from 0,2 up to 1,3 mg/g. Across species, thallus N concentration ranged from 4 to 40 mg/g DW. The positive relationships between thallus nitrogen and Chl *a* content was revealed for the lichens with green algal photobiont. Cyanobacterial lichens accumulated nitrogen in 5-8 times more than chlorolichens, however their thalli contained less by 30% of the Chl *a*. In general, our results agree with idea that lichens can play the marked role in carbon and nitrogen cycles of the boreal ecosystems.

Ключевые слова: лишайники, фотобионт, микобионт,  
хлорофилл, каротиноиды, азот, бореальная зона

Keywords: lichens, photobiont, mycobiont, chlorophyll, carotenoids, nitrogen, boreal zone

### Введение

Лишайники – устойчивая, саморегулирующаяся ассоциация гриба и водорослей. Они произошли в результате перехода некоторых представителей грибов от гетеротрофного способа питания к использованию продуктов ассимиляции автотрофной водоросли. По разным оценкам в мире их насчитывается от 17 до 20 тыс. видов [1]. Лишайники являются неотъемлемым компонентом большинства растительных сообществ. Разнообразие и распространение лишайников в значительной степени определяется экологическими условиями (климат, наличие влаги, доступность определённых субстратов и т.д.).

В настоящее время для таёжной зоны Республики Коми известно 866 видов лишайников [2, 3]. Наиболее разнообразно представлены виды семейства Lecanogaseae (12,5% от всего видового состава), крупными являются семейства Parmeliaceae (9,2%) и Cladoniaceae (6,9% видов). Бореальный характер лихено-

биоты проявляется и в спектре ведущих по численности родов. Высокое положение в нём занимают такие типичные для таёжных лесов роды, как *Cladonia*, *Lecanora*, *Caloplaca*, *Peltigera*, *Micarea*, *Lecidea*. Богатство лишайнофлоры таёжных лесов можно оценить по соотношению с числом видов сосудистых растений. Величина лишайникового коэффициента составляет около 0,5.

Лишайники играют важную роль в сложении фитоценозов таёжных лесов Европейского Северо-Востока России. В таёжных лесах создается благоприятный для их обитания микроклимат. Хвойный лес увлажняет воздух, снижает колебания температуры, поглощает свет. Под полог древостоя в темнохвойных лесах проникает 5–15%, а в светлохвойных – до 40% света. В бореальных лесах лишайники поселяются на стволах и ветвях деревьев, почве. Их также можно наблюдать на пнях, валеже, сухостое. Представления о современном состоянии лишайнобиоты бореальных лесов и её взаимодействии со средой остаются неполными.

Крайне слабо исследованы функциональные и биохимические свойства лишайников и их компонентов (фото- и микобионта).

Следует отметить, что лишайники являются весьма сложным для эколого-биологического изучения объектом. Таллом (слоевище) лишайника представляет собой сплетение грибных гиф, куда интегрированы клетки фотобионта (зелёные водоросли и/или цианобактерии). В биомассе талломов доминируют грибные гифы микобионта. Хотя на долю фотобионта приходится менее 10% биомассы, он играет важную роль в обеспечении жизнедеятельности лишайниковой ассоциации. Присутствие фотобионта превращает грибной гетеротрофный организм в автотрофную ассоциацию. Фотобионт снабжает гриб органическим углеродом и азотом (в случае цианобактерий), микобионт создаёт условия для функционирования фотобионта. В среднем 40–50% сухой биомассы талломов лишайников состоит из углерода, ассимилированного в процессе фотосинтеза фотобионтом.

Маркерами фотобионта в талломах лишайников являются фотосинтетические пигменты. Пигменты играют центральную роль в фотофизических и фотохимических реакциях фотосинтеза, обеспечивая поглощение, запасание и превращение световой энергии. Фотосинтетический аппарат зелёных одноклеточных водорослей – фотобионтов лишайников аналогичен таковому у высших растений. Процессы фотосинтеза протекают в хлоропластах, во внутренних мембранах (тилакоидах), в которых локализованы пигмент-белковые комплексы двух фотосистем (ФС1 и ФС2) [4]. Клетки цианобактерий (цианопрокариоты) характеризуются развитой системой внутрицитоплазматических мембран (тилакоидов), где локализованы аналогичные комплексы фотосинтетического аппарата. Фотосинтетическими пигментами зелёных водорослей являются хлорофиллы (*a* и *b*), имеющие максимумы поглощения в красной и синей области видимой части солнечного спектра. Весь Хл *b* находится в так называемых светособирающих комплексах (ССК) – наружных антеннах ФС2, тогда как большая часть Хл *a* принадлежит реакционным центрам ФС2. Каротиноиды присутствуют у всех фотосинтезирующих организмов и имеют максимум поглощения в сине-фиолетовой части спектра. У цианобактерий обнаружены Хл *a* и каротиноиды. Функцию Хл *b* выполняют билиновые пигменты, имеющие в отличие от циклической структуры хлорофиллов незамкнутую цепь тетрапиролов. Билиновые пигменты (фикоцианин, фико-

эритрин и аллофикоцианин) найдены в антенных структурах, известных как фикобилисомы. Спектры поглощения фикобилинов имеют максимумы, расположенные в жёлто-зелёной области спектра, не поглощаемой хлорофиллами.

В литературе имеются сведения о содержании фотосинтетических пигментов в лишайниках. Так, в работе [5] собраны данные о фонде зелёных пигментов и азота у 75 видов лишайников из разных климатических зон, включая бореальную. По этим данным концентрация Хл *a* у отдельных представителей лишайников достигала 3 мг/г сухой массы таллома, однако у многих видов она не превышала 0,5 мг/г. Концентрация азота находилась в пределах от 1 до 50 мг/г сухой массы.

Целью настоящей работы было изучить пигментный комплекс представителей лишайников бореальной зоны, выявить видовую изменчивость содержания и соотношения фотосинтетических пигментов, проанализировать связь между накоплением хлорофиллов и азота в талломах лишайников.

### Материал и методы

Сбор лишайников проводили в летний период 2013–2015 гг. во время экспедиционных выездов в Княжпогостский, Сысольский и Троицко-Печорский районы Республики Коми (подзона средней тайги). Для определения пигментов и общего азота использовали 10–15 талломов каждого вида. Сезонную динамику содержания пигментов изучали у модельного вида – крупнолистоватого эпифитного лишайника *Lobaria pulmonaria*. Для этого периодически в течение двух лет отбирали по 3–5 образцов талломов в популяции лишайника, обитающего в старовозрастном осиннике в окрестностях г. Сыктывкара.

Пигменты экстрагировали смесью диметилсульфоксид:ацетон (2:1) из высечек талломов (200–250 мг сырой массы) по методике [6] с модификациями. Содержание пигментов определяли спектрофотометрически на приборе UV-1700 («Shimadzu», Япония). Концентрацию хлорофиллов *a* и *b* измеряли при длинах волн 662 и 644 нм соответственно, каротиноидов – при 478 нм (с поправками в максимумах поглощения). Определения проводили в трёх-четырёх биологических и двух-трёх аналитических повторностях.

Содержание азота определяли в высушенном размолотом материале с помощью элементного CHNS-О анализатора (EA-1110, Италия) по сертифицированной методике в аккредито-

ванной экоаналитической лаборатории в двух аналитических и трёх биологических повторностях.

Поскольку оводнённость лишайников сильно меняется в зависимости от наличия влаги в окружающей среде, содержание пигментов и азота относили к единице сухой массы. Для определения содержания сухого вещества образцы талломов фиксировали сухим жаром и высушивали при температуре 7 °С до постоянного веса.

Данные обрабатывали статистически, с использованием однофакторного дисперсионного анализа ANOVA. В таблице и на рисунках приведены средние величины со стандартной ошибкой.

### Результаты и их обсуждение

Всего исследован 21 вид лишайников, среди них преобладали формы с листоватым талломом (табл. 1). Эпифитные лишайники (*Usnea hirta*, *Evernia mesomorpha*, *Hypogimnia physodes*, *Parmelia sulcata*, *Lobaria pulmonaria*) обитали на стволах и ветвях живых деревьев. Пельтигеры и кладонии являются преимущественно эпигейными лишайниками, часто входят в

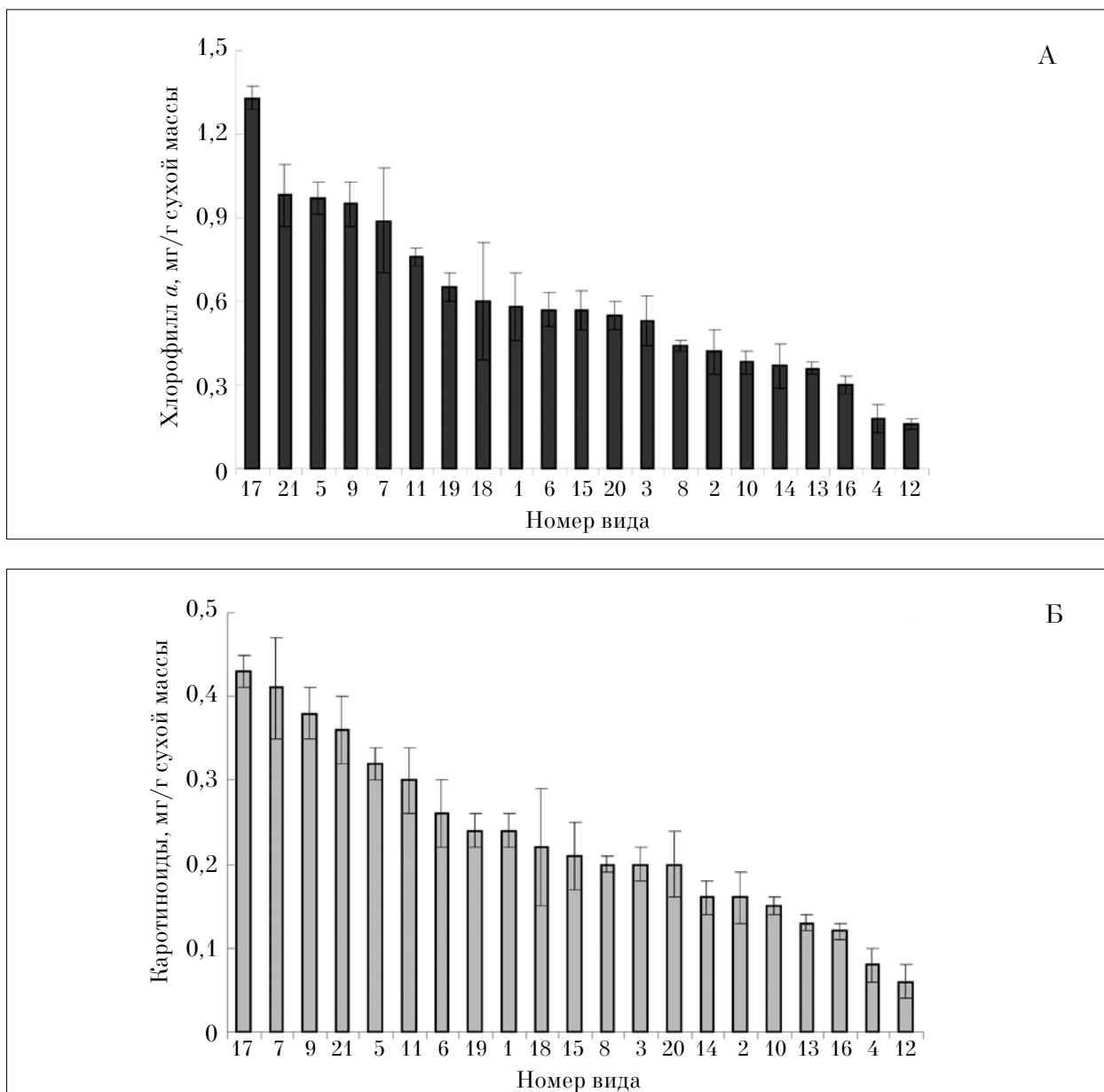
состав мохово-лишайникового яруса. Значительная часть исследованных видов относится к хлоролишайникам, в качестве основного фотобионта они содержат зелёную водоросль. Автотрофный компонент цианолишайников представлен цианопрокариотами, способными к биологической азотфиксации. У некоторых видов (*Lobaria pulmonaria*, *Peltigera aphthosa*, *P. leucophlebia*, *Stereocaulon condensatum*) присутствуют оба типа фотобионтов. Такие лишайники относят к трёхкомпонентным, функцию ассимиляции углерода у них осуществляют в основном зелёные водоросли, а цианобактерии находятся в специфических образованиях – цефалодиях и фиксируют атмосферный азот.

Анализ полученных данных выявил существенную видовую дифференциацию лишайников по содержанию в талломах Хл а – основного фотосинтетического пигмента, входящего в состав реакционных центров обеих фотосистем. Как видно на рисунке 1, диапазон концентраций Хл а находится в пределах от 0,16 мг/г (*Peltigera malaceae*) до 1,3 мг/г (*P. rufescens*). Оба вида относятся к цианолишайникам. Сравнительно высоким накоплением Хл а характеризовались талломы хлоролишайников *Usnea hirta* и *Evernia mesomorpha*, а также лишайни-

Таблица 1

Эколого-биологическая характеристика исследованных лишайников

№№	Вид	Жизненная форма	Экологическая группа (по отношению к субстрату)	Зелёная водоросль	Цианобактерии
1	<i>Cetraria islandica</i>	кустистый	эпигейный	+	–
2	<i>Cladonia rangiferina</i>	кустистый	эпигейный	+	–
3	<i>Cladonia stellaris</i>	кустистый	эпигейный	+	–
4	<i>Cladonia sulphurina</i>	кустистый	эпиксильный	+	–
5	<i>Evernia mesomorpha</i>	листоватый	эпифитный	+	–
6	<i>Hypogimnia physodes</i>	листоватый	эпифитный	+	–
7	<i>Lobaria pulmonaria</i>	листоватый	эпифитный	+	+
8	<i>Parmelia sulcata</i>	листоватый	эпифитный	+	–
9	<i>Peltigera aphthosa</i>	листоватый	эпигейный	+	+
10	<i>Peltigera canina</i>	листоватый	эпигейный	–	+
11	<i>Peltigera leucophlebia</i>	листоватый	эпигейный	+	+
12	<i>Peltigera malacea</i>	листоватый	эпигейный	–	+
13	<i>Peltigera membranacea</i>	листоватый	эпигейный	–	+
14	<i>Peltigera neopolydactyla</i>	листоватый	эпигейный	–	+
15	<i>Peltigera ponojensis</i>	листоватый	эпигейный	–	+
16	<i>Peltigera praetextata</i>	листоватый	эпигейный	–	+
17	<i>Peltigera rufescens</i>	листоватый	эпигейный	–	+
18	<i>Peltigera scarbosa</i>	листоватый	эпигейный	–	+
19	<i>Platismatia glauca</i>	листоватый	эпифитный	+	–
20	<i>Stereocaulon condensatum</i>	кустистый	эпигейный	+	+
21	<i>Usnea hirta</i>	кустистый	эпифитный	+	–



**Рис. 1.** Содержание хлорофилла *a* (А) и каротиноидов (Б) в талломах разных видов лишайников, 2014-2015 гг. Номер вида как в таблице 1.

ков *Peltigera aphthosa*, *P. leucophlebia* и *Lobaria pulmonaria*, содержащих фотобионты обоих типов. Наряду с цианолишайником *P. malacea* низким фондом Хл *a* отличались талломы хлоролишайника *Cladonia sulphurina*. У большей части видов содержание Хл *a* в талломах варьировало в пределах 0,4–0,6 мг/г. Как и следовало ожидать, значимые количества Хл *b* ( $P < 0,05$ ) были обнаружены в талломах лишайников с зелёной водорослью. У хлоролишайников и лишайников, содержащих наряду с цианопрокариотами и зелёные водоросли, соотношение Хл *a/b* составляло в среднем 3–3,5. Содержание фикобилинов в цианолишайниках не определяли.

Исследованные виды лишайников содержали от 0,1 до 0,4 мг каротиноидов в расчёте на 1 г сухой массы таллома. Концентрация жёлтых пигментов в талломах была в 2–4 раза ниже, чем зелёных. При этом талломы с высоким содержанием хлорофилла накапливали больше каротиноидов.

Наши результаты согласуются с имеющимися в литературе данными о сравнительно низком фонде хлорофиллов у лишайников [5, 7]. Сопоставление лишайников с сосудистыми растениями бореальной зоны показало, что содержание фотосинтетических пигментов в талломах на порядок ниже, чем в листьях травянистых и древесных видов [8]. По накоплению

хлорофилла лишайники существенно уступают даже плаунам. Это соответствует низкому уровню их жизнедеятельности, что проявляется в росте. По разным данным [9] годичный прирост талломов лишайников, обитающих в крайних условиях (пустыни, высокогорья), менее 1–2 мм. Вместе с тем у некоторых листоватых форм лишайников в благоприятных условиях обитания (лес) за год площадь таллома может увеличиться на несколько см<sup>2</sup>.

Определения сезонной динамики пигментов были выполнены нами на модельном виде лишайника *Lobaria pulmonaria* (лобария лёгочная). Этот вид достаточно широко распространён в пределах таёжной зоны, особенно в подзоне южной и средней тайги [10, 11]. Лобарию можно встретить в лесах разной формации, максимального обилия она достигает в старовозрастных осинниках, долинных ельниках и пойменных древовидных ивняках.

Согласно полученным данным (рис. 2) содержание хлорофиллов (*a+b*) в талломах лобарии изменялось от 0,9 до 2,3 мг/г и составляло в среднем 1,5 мг/г сухой массы. Близкие значения приводятся для данного вида лишайника, обитающего в листопадном лесу в юго-западной части Канады [12]. К концу лета содержание зелёных пигментов в талломах повышалось, а к весне следующего года оно заметно снижалось.

Наименьшее количество хлорофиллов в талломах было обнаружено в апреле, когда света в лесу становится больше, а среднемесячная температура еще остаётся низкой. Потеря 30–40% хлорофиллов к весне отражает окислительную деструкцию фотосинтетических пигментов в зимний период.

Не выявили существенного изменения соотношения Хл *a/b* в течение года, что может указывать на перераспределение хлорофиллов между светособирающими комплексами и реакционными центрами. Величина этого показателя в среднем равнялась 3. Хлорофиллы, принадлежащие светособирающему комплексу, летом составляли 60–70%, зимой – 50–55% суммы всех зелёных пигментов. Увеличение количества светособирающих хлорофиллов способствует более эффективному использованию лишайником света низкой интенсивности в летний период, когда лесной полог становится плотнее и пропускает меньше солнечной радиации.

Талломы лобарии лёгочной характеризовались относительно высоким содержанием каротиноидов, 0,4–0,7 мг/г. На долю каротиноидов приходилось около 25% всего фонда фотосинтетических пигментов. Пул каротиноидов был представлен в основном ксантофиллами, около 80%. Большую часть составлял лю-

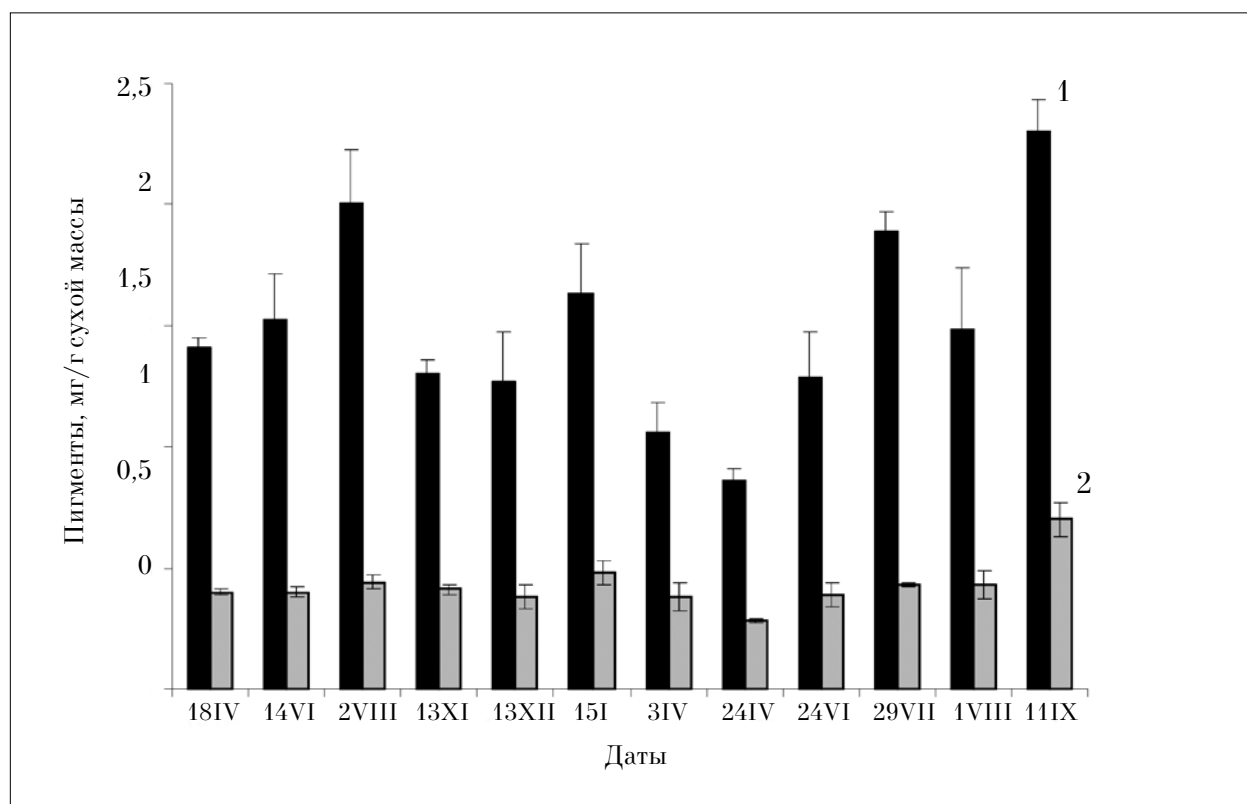


Рис. 2. Сезонные изменения содержания фотосинтетических пигментов (1 – хлорофиллы, 2 – каротиноиды) в талломах *Lobaria pulmonaria*, 2013–2014 гг.

Таблица 2

Взаимосвязь между содержанием Хл  $a$  ( $y$ ), Хл  $(a+b)$  ( $y^*$ ) и азота ( $x$ ) в талломах лишайников

Группа	Число видов	Уравнение регрессии	R <sup>2</sup>
Все исследованные лишайники	21	$y = -0,003x + 0,681$	0,02
Лишайники с зелёной водорослью	13	$y = 0,019x + 0,479$ $y^* = 0,029x + 0,583$	0,40 0,59
Цианолишайники	8	$y = 0,000x + 0,500$	0,00

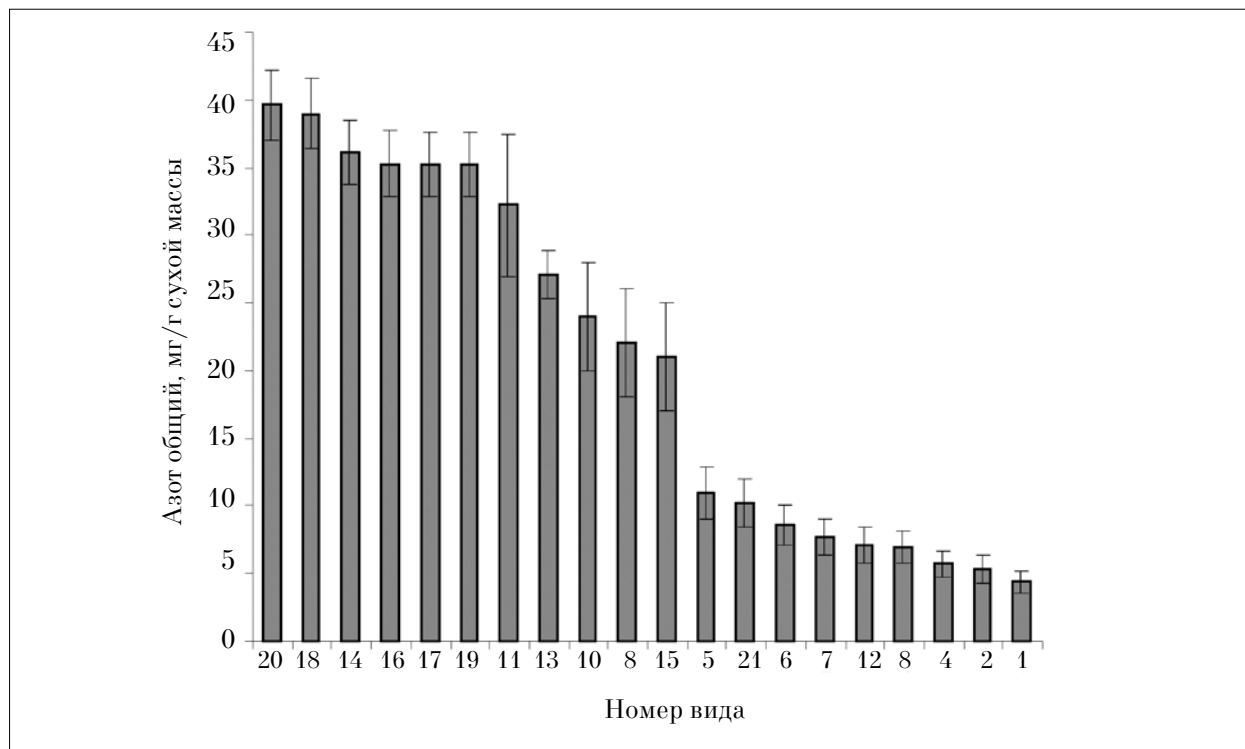


Рис. 3. Содержание общего азота в талломах разных видов лишайников, 2014–2015 гг. Номер вида как в таблице 1.

теин (50%), на долю неоксантина приходилось 10–12%. Пигменты виолаксантинового цикла (виолаксантин, зеаксантин и антраксантин) в сумме составляли 20–25% фонда каротиноидов. Ранее нами было показано, что уровень конверсии пигментов виолаксантинового цикла (ВКЦ) вдвое выше в зимнее время года по сравнению с летним периодом [13]. Это свидетельствует об участии зеаксантин-зависимого механизма в защите фотосинтетического аппарата фотобионта от фотодинамического разрушения зимой, когда температуры низкие и поглощённая пигментами световая энергия не может быть реализована в фотосинтезе.

Концентрация азота в талломах варьировала в зависимости от вида и находилась в пределах 4–40 мг/г сухой массы. Довольно низким содержанием азота, 4–6 мг/г, характеризовались виды рода *Cladonia* и *Cetraria islandica*, которые играют заметную роль в напочвенном по-

крове бедных азотом сосняков-беломошников. Сравнительно высоким накоплением азота, 20 мг/г и более, отличались все лишайники, содержащие цианобактерии. Среди них особенно выделялись представители рода *Peltigera* (*P. scarbosa*, *P. ponoenjensis*). По содержанию азота в биомассе эти цианолишайники не уступают даже бобовым растениям. Концентрация азота в хлоролишайниках была существенно, в 5–8 раз, ниже. Можно ожидать, что цианобионтные лишайники, способные фиксировать азот из атмосферного воздуха, играют заметную роль в круговороте азота таёжных экосистем, где этот элемент является лимитирующим. По имеющимся оценкам [14] на территории южных гипоарктических тундр (Воркутинский р-н) цианобионтные лишайники могут фиксировать за год до 120 т азота, что эквивалентно 0,05 кг N /га (пересчитано нами). В обзоре [15] приводятся данные о вкладе лишайников

в азотный баланс разных экосистем. Он варьирует в широких пределах, от 0,04 до 40 кг/га год.

Тот факт, что азот составляет 6,27% молекулярной массы хлорофилла, послужил основанием проанализировать связь между его содержанием и накоплением хлорофилла в талломах лишайников. Включение всех исследованных видов в одну выборку не выявило какой-либо зависимости между этими показателями (табл. 2). Когда лишайники разделили на группы по типу фотобионта, то оказалось, что содержание хлорофиллов положительно коррелировало с азотом у лишайников с зелёной водорослью.

Итак, результаты наших исследований выявили существование значительных видовых различий у лишайнобиоты бореальной зоны по содержанию фотосинтетических пигментов и азота. По сравнению с цианолишайниками хлоролишайники характеризовались более низким накоплением азота, но содержали больше хлорофилла. Однако в целом лишайники значительно уступают сосудистым растениям бореальной зоны по величине фонда фотосинтетических пигментов в расчёте на единицу массы таллома. Показаны изменения в содержании и соотношении пигментов в талломах крупнолистоватого лишайника *Lobaria pulmonaria*, свидетельствующие об адаптивных реакциях пигментного комплекса фотобионта, обусловленных сменой сезонов года. Полученные нами данные характеризуют функциональные особенности лишайников бореальной зоны. Наши результаты согласуются с идеей, что лишайники могут играть заметную роль в круговороте углерода и азота – важнейших органогенных элементов.

*Исследования выполнены в рамках Программы фундаментальных исследований Президиума РАН по направлению «Живая природа: современное состояние и проблемы развития» и поддержаны грантом РФФИ (12-С-4-1015).*

### Литература

1. Флора лишайников России: биология, экология, разнообразие, распространение и методы изучения лишайников / Отв. ред. М.П. Андреев, Е.Д. Гимельбрант. М.; СПб: Товарищество научных изданий КМК, 2014. 392 с.
2. Пыстина Т.Н. Лишайники таёжных лесов Европейского Северо-Востока (подзоны южной и средней тайги). Екатеринбург: УрО РАН, 2003. 239 с.
3. Пыстина Т.Н., Херманссон Я. Разнообразие лишайников Республики Коми: важнейшие итоги и перспективы дальнейших исследований // Современная ботаника в России: Труды XIII съезда Русского ботанического общества и

конференции «Научные основы охраны и рационального использования растительного покрова Волжского бассейна». Тольятти, 2013. Т. 1. С. 205–207.

4. Мокронос А.Т., Гавриленко В. Ф. Жигалова Т.В. Фотосинтез. Физиолого-экологические и биохимические аспекты. М.: Академия, 2006. 448 с.

5. Palmqvist K., Dahlman L., Valladares F., Thehler A., Sancho L.S., Mattsson J.-E. CO<sub>2</sub> exchange and tallus nitrogen across 75 contrasting lichen associations from different climate zones // *Oecologia*. 2002. V. 133. P. 295–306.

6. Pfeifhofer H.W., Willfurth R., Zorn M., Kranner I. Analyses of chlorophylls, carotenoids, and tocopherols in lichens // *Protocols in Lichenology* / Eds. I.C.Kranner et al. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, 2002. P. 363–378.

7. Palmqvist K., Campbell D., Ekblad A., Johansson H. Photosynthetic capacity in relation to nitrogen content and its partitioning in lichens with different photobionts // *Plant, Cell and Environment*. 1998. V. 21. P. 361–372.

8. Головки Т.К., Далькэ И.В., Дымова О.В., Захожий И.Г., Табаленкова Г.Н. Пигментный комплекс растений природной флоры Европейского Северо-Востока // *Известия Коми научного центра Уральского отделения РАН*. 2010. № 1. С. 39–46.

9. Honegger R. Morphogenesis // *Lichen Biology* / Ed. T.H. Nash III. Cambridge Univ. Press, 2008. P. 69–93.

10. Пыстина Т.Н., Семенова Н.А. Экологические особенности лишайника *Lobaria pulmonaria* (Lobareaceae) в Республике Коми // *Ботанический журнал*. 2009. Т. 94. С. 48–58.

11. Головки Т.К., Далькэ И.В., Захожий И.Г., Малышев Р.В., Шелякин М.А., Табаленкова Г.Н., Дымова О.В. Экофизиология листоватого лишайника *Lobaria pulmonaria* в среднетаёжной зоне на Европейском Северо-Востоке России // *Лихенология в России: актуальные проблемы и перспективы исследований: Труды Второй Межд. конф., посвящённой 300-летию Ботанического института им. В.Л.Комарова РАН и 100-летию Института споровых растений. Санкт-Петербург, 2014. С. 69–74.*

12. Schofield S.C., Campbell D.A., Funk C., MacKenzie T.D.B. Changes in macromolecular allocation in a nondividing algal symbionts allow photosynthetic acclimation in the lichen *Lobaria pulmonaria* // *New Phytol*. 2003. V. 159. P. 709–718.

13. Golovko T., Dymova O., Zakhochiy I., Dalke I., Kokovkina E. Photosynthetic physiology and pigments in *Lobaria pulmonaria* lichen // *Photosynthetic pigments – chemical structure, biological function and ecology* / Eds. T.K. Golovko, W.I. Grzeszski, M.N.V. Prasad, K. Strzalka, Syktyvkar, 2014. P. 384–395. (Komi Scientific Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences).

14. Пыстина Т.Н., Романов Г.Г. Видовое разнообразие цианобионтных лишайников и их азотфиксирующая активность на территории Республики Коми // *Ботанический журнал*. 2010. Т. 95. № 2. С. 177–187.

15. Nash III T.N. Nutrients, elemental accumulation, and mineral cycling // *Lichen biology* / Ed. Nash III T.N. Camb. Univ. Press, 2008. P. 234–251.