

Эколого-биологические и функциональные свойства лишайников таёжной зоны Европейского Северо-Востока России (обзор)

© 2020. Т. К. Головки, д. б. н., профессор, г. н. с.,
 М. А. Шелякин, к. б. н., н. с., Т. Н. Пыстина, к. б. н., с. н. с.,
 Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН,
 167982, Россия, Республика Коми, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28,
 e-mail: shelyakin@ib.komisc.ru

Обобщены сведения о флоре, биологии, экологии и физиологии лишайников таёжной зоны Европейского Северо-Востока России. Приведены данные о видовом разнообразии, географических, экологических и функциональных особенностях лишайников бореальных лесов Республики Коми. На территории Республики Коми к настоящему времени выявлен 791 вид лишайников из 59 семейств. Основная часть их обитает в лесных экотопах. Во всех лесных формациях преобладают бореальные виды. Большинство видов приурочено к местообитаниям с достаточным и избыточным увлажнением. По отношению к субстрату преобладают эпифитные виды.

Особое внимание уделено вопросам изучения физиолого-биохимических свойств, устойчивости лишайников к воздействию природных и антропогенных факторов среды. Показано, что лишайники способны эффективно использовать ресурсы среды, и могут играть заметную роль в азотном цикле таёжных экосистем, где этот элемент является лимитирующим. Установлено, что лишайники таёжной зоны быстро восстанавливают функциональную активность после обезвоживания, воздействия низкими температурами, избыточной инсоляции и других природных факторов. Исследования эколого-биологических свойств лишайников открывают перспективы для более глубокого понимания функционирования экосистем таёжной зоны Европейского Северо-Востока России.

Ключевые слова: лишайники, видовое разнообразие, эколого-биологические свойства, функциональная активность, условия среды, таёжная зона, Республика Коми.

Ecological and biological, and functional traits of lichens in Taiga zone of European Northeast of Russia

© 2020. T. K. Golovko ORCID: 0000-0002-7993-9541,
 M. A. Shelyakin ORCID: 0000-0001-8537-6995, T. N. Pystina ORCID: 0000-0003-2215-4724,
 Institute of Biology of the Komi Science Centre of the Ural Branch of RAS,
 28, Kommunisticheskaya St., Syktyvkar, Russia, 167982,
 e-mail: shelyakin@ib.komisc.ru

The data on flora, biology, ecology and physiology of lichens of the European Northeast of Russia Taiga zone are summarized. The results of study of lichens diversity, and its geographic, environmental and functional peculiarities are discussed. Special attention is paid to the physiological and biochemical properties, and lichen resistance to natural and anthropogenic environmental factors.

Lichens flora of the Komi Republic taiga zone is characterized by high taxonomic diversity (791 species from 59 families and 184 genera). The most part of lichens habitats is in the forest ecotopes. Boreal species predominate. Lichens occupy the habitats with sufficient and excessive moisture. In relation to the substrate, most species are epiphytes. The greatest variety of epiphytic lichen species is associated with aspen, willow and fir.

The data on the main functional parameters of more than 20 lichens species demonstrate the ability of boreal lichens to effectively use the environmental resources and quickly restore the functional activity after dehydration, exposure to low temperatures, excessive light and other factors. The chlorophyll content in the most lichens was about 0.5–0.6 mg/g DW, and the net CO₂ uptake rate varied depending on the species from 0.1 to 5.5 mg/(g DW · h). Optimal for the photobiont activity were temperatures in the range of 15–25 °C, and light intensity near to 25–30% of the total solar radiation. Lichen desiccation resulted to an increased dissipation of absorbed light energy as well as decreased net CO₂ assimilation rate. The rate of CO₂ gas exchange was positively correlated with nitrogen content. Cyanolichens accumulate 5–8 times more nitrogen compared to chlorolichens. Pools of the lichen biomass carbon and mineral elements are important for taiga ecosystems. Our results deepen the knowledge of the ecological-biological properties of lichen biota, and show the possibility of use the lichens as a sensitive sensor of environmental pollution and climate changes.

Keywords: lichens, biodiversity, ecological and biological traits, functional activity, environment, taiga zone, Komi Republic.

Лишайники являются неотъемлемым компонентом многих экосистем. Они выживают в экстремально суровых условиях Арктики и Антарктиды, встречаются в тундрах, пустынях, высокогорьях [1]. Однако наиболее благоприятные условия для обитания лишайников создаются в лесах. Бореальные леса занимают значительную часть территории Российской Федерации. В Республике Коми (РК) на долю лесных площадей приходится свыше 87% территории. Наибольшую площадь покрытых лесной растительностью земель занимают древостой ели (54%) и сосны (25%). Широко представлены производные берёзовые и осинные леса (19%).

Целью данной работы было обобщение фундаментальных флористических, эколого-биологических и физиологических исследований лишайнобиоты таёжной зоны Республики Коми.

Флористическое разнообразие лишайников

Систематические лишайнологические исследования в таёжных лесах РК насчитывают почти четверть века [2]. К настоящему времени обнаружен 791 вид из 59 семейств и 184 родов. Видовое разнообразие и соотношение числа видов лишайников к числу видов сосудистых растений (0,9) свидетельствуют о богатстве флоры лишайников тайги [3]. Основу лишайнофлоры составляют представители типичных для лесной зоны Голарктики семейств *Cladoniaceae*, *Parmeliaceae*, *Lecanoraceae*, *Physciaceae*, *Pertusariaceae*. Бореальный характер проявляется и в родовом спектре, прежде всего, за счёт высокого положения родов *Cladonia*, *Lecanora*, *Peltigera*, *Chaenotheca*, *Pertusaria* и др. Образцы представителей хранятся в УНУ «Научный гербарий Института биологии Коми НЦ УрО РАН (SYKO)».

Бореальные лишайники являются доминирующей по числу видов географической группой (более 60% видового состава). Неморальная группа объединяет около 22% лишайников. Участие представителей арктоальпийской, монтанной и мультizonальной групп незначительно.

В число охраняемых включено 85 видов лишайников, обитающих преимущественно на территориях природно-заповедного фонда РК. Многие редкие и охраняемые виды являются индикаторами девственных лесов. Ограничивают их распространение лесохозяйственная деятельность, прежде всего, рубка коренных старовозрастных древостоев, лесные пожары,

загрязнение атмосферы, изменение микроклиматических условий обитания.

Экологические и биологические особенности лишайнофлоры

Длительный процесс адаптации лишайников к природным условиям того или иного региона способствует отбору видов по морфологическим и эколого-биологическим особенностям, наиболее соответствующим экологическим условиям этих регионов. В таёжной зоне РК преобладают накипные лишайники (66% всего видового состава), за ними следуют листоватые (17%) и кустистые (16%), меньше всего лишайников с чешуйчатой формой таллома (1%). Характерно преобладание эпифитных лишайников (62% от общего числа видов) над другими эколого-субстратными группами. Лиственные породы (осина, ива, берёза) характеризуются более богатым набором видов по сравнению с хвойными [2]. Довольно высока численность эпиксиллов – на их долю приходится более 20% всего числа видов. Эпигейные лишайники (14%) входят в состав мохово-лишайникового яруса, больше распространены в сосновых лесах. Другие группы (эпибриофиты, эпилиты) малочисленны.

По отношению лишайников к режиму увлажнения лидируют мезофиты и гигромезофиты – виды, предпочитающие местообитания с достаточной и избыточной влажностью.

Функциональные особенности лишайников

Представления о разнообразии и современном состоянии лишайнобиоты бореальных лесов остаются неполными без данных о функциональных свойствах лишайников [4]. Лишайники – весьма сложный для физиологического изучения объект. Присутствие фотобионта превращает лишайник в автотрофную мутуалистическую систему. На долю фотобионта приходится около 10% биомассы таллома, однако его роль является ключевой в обеспечении существования всей ассоциации. Зелёные водоросли или цианобактерии осуществляют ассимиляцию углерода и поставляют продукты фотосинтеза и азотфиксации (у цианобактерий) клеткам микобионта. В этом отношении лишайники можно рассматривать как биолого-трофическую систему.

Известно, что лишайники могут быстро восстанавливать свои функции после обезвоживания или воздействия других неблагопри-

ятных факторов среды, включая низкие отрицательные температуры и ионизирующую радиацию. Полагают, что в основе высокой устойчивости лишайников лежат конститутивные механизмы поддержания структурно-функциональной целостности и индуцибельные механизмы, обеспечивающие репарацию повреждений, возникающих под действием стресс-факторов и при выходе из стресса [5, 6].

Наши исследования [4, 7, 8–10] направлены, в первую очередь, на изучение фундаментальных функций лишайников как пойкилогидрических фотоавтотрофных организмов. Особое внимание уделяли выявлению устойчивости лишайников к абиотическим факторам (температура, влажность, освещённость, УФ-радиация) и антропогенным воздействиям (тяжёлые металлы).

Активность лишайников прямо зависит от наличия воды в окружающей среде. При оводнённости 5–10% лишайники переходят в состояние криптобиоза [11]. В период выпадения обильных осадков содержание воды в них может в 2–3 раза превышать сухую массу таллома. Лишайники способны поглощать не только капельную воду, но и водяные пары из атмосферного воздуха [12]. Так, воздушно-сухие талломы *Lobaria pulmonaria* в насыщенной парами воды замкнутой камере интенсивно поглощали влагу, и в течение первых 0,5–1 ч экспозиции их масса увеличилась на 20% [8]. Важную роль в защите клеток от обезвоживания играют сахароспирты (полиолы), содержание которых может достигать 10% массы таллома, а также низкомолекулярные защитные белки – дегидрины. Повышение содержания дегидринов с молекулярной массой 40 и 43 кДа было выявлено нами при десикации талломов *L. pulmonaria* в природных условиях.

Фотосинтетические пигменты являются индикаторами фотобионта. Содержание хлорофилла *a* у 20 исследованных нами видов лишайников таёжной зоны РК варьировало в широких пределах: от 0,16 мг/г сухой массы (*Peltigera malacea*) до 1,3 мг/г (*P. rufescens*). Однако у большей части лишайников составляло 0,4–0,6 мг/г сухой массы, что сопоставимо с данными, приводимыми другими авторами [13].

Для насыщения нетто-поглощения CO_2 достаточно освещённости 25–30% полной солнечной. Следует отметить, что в местообитаниях лишайников большую часть светлого периода интенсивность света составляет не более 5% и только в разреженных сосновых борах достигает 15–20% полной солнечной.

В оптимальных условиях (температура, влажность) и насыщающей освещённости скорость нетто-поглощения CO_2 гидратированных талломов варьирует в пределах от 0,1 до 5,5 мг/г сухой массы \cdot ч (медианное значение 0,81), а интенсивность дыхания – от 0,2 до 4,9 мг CO_2 /(г сухой массы \cdot ч) (медианное значение 0,63). Интенсивность CO_2 -газообмена не зависела от жизненной формы и типа субстрата, но положительно коррелировала с содержанием азота в биомассе.

Наличие и доступность азота определяет многие процессы жизнедеятельности фототрофных организмов и флористическое разнообразие экосистем. Все цианолишайники отличались сравнительно высоким содержанием азота, до 40 мг/г сухой массы (*Peltigera scarbosa*, *P. ponoenjensis*), что обусловлено способностью цианопрокариот осуществлять биологическую азотфиксацию. Концентрация азота в хлоролишайниках в 5–8 раз ниже. Довольно низким содержанием азота (4–6 мг/г) характеризовались представители рода *Cladonia*, которые играют заметную роль в напочвенном покрове бедных азотом сосняков-беломошников. Промежуточную позицию занимали трёхбионтные лишайники, содержащие одновременно и зелёную водоросль, и цианобактерии. Среди исследованных видов наибольшая величина показателя, характеризующего скорость нетто-поглощения CO_2 в расчёте на единицу азота, была у хлоролишайника *Cetraria islandica* и составляла около 500 мг CO_2 /(г N \cdot ч). У цианолишайников величина этого показателя была в 4–5 раз ниже, несмотря на более высокую ассимиляционную активность талломов. Содержание основного органогенного элемента углерода в сухой массе лишайников варьировало от 35 до 42%, а соотношение C/N – в пределах 8–12 [14].

Исследования на талломах эпифитного крупнолистоватого лишайника *L. pulmonaria* и эпигейных лишайниках рода *Cladonia* в полевых условиях показали, что в летний период днём их талломы выделяли CO_2 . Искусственное увлажнение талломов в дневные часы путём опрыскивания водой приводило к быстрому восстановлению положительного CO_2 -газообмена. Нетто-поглощение CO_2 регистрировали в ранние утренние часы, когда талломы гидратировались, поглощая пары влаги из воздуха и/или выпавшую росу. Лишайники, обитающие среди мхов на почве или на валеже, обезвоживаются в меньшей степени, чем эпифитные лишайники на стволах деревьев

или эпигейные лишайники в сквозистых сосновых борах. У лишайников, приуроченных к более влажному почвенному покрову, в дневные часы регистрировали нетто-поглощение CO₂. Для частичного восстановления положительного газообмена относительное содержание воды в талломах должно быть не менее 20–25%. Максимальные значения нетто-поглощения CO₂ наблюдали при оводнённости около 55%. Имеющиеся в литературе сведения [15] и наши данные показывают, что для фотосинтетической деятельности и роста лишайников бореальной зоны наиболее благоприятны переходные периоды (весна, осень) с относительной влажной и тёплой погодой.

Фотобионт бореальных лишайников сохраняет функциональную активность в довольно широком диапазоне температуры. Величина реального квантового выхода фотосистемы II (соотношение числа квантов, используемых в фотохимических превращениях к общему числу поглощённых квантов фотосинтетически активной радиации) у гидратированных талломов *Lobaria pulmonaria*, *Hypogymnia physodes*, *Platismatia glauca* не изменялась в интервале температуры 10–30 °С и составляла около 0,4 отн. ед. Полное ингибирование фотохимической активности фотобионта отмечали при 40 °С, тогда как при околонулевых температурах величина этого показателя сохранялась на уровне 25–30% от значений, регистрируемых в зоне температурного оптимума. Следует отметить, что устойчивость к высоким

температурам гидратированных лишайников довольно низкая, но в сухом виде они хорошо выдерживают гипертермию.

Лишайники таёжной зоны довольно устойчивы к низким отрицательным температурам. По нашим данным [8] температура фазового перехода вода-лёд в талломах *L. pulmonaria* в весенне-летний период составляла около -8 °С, а к зиме снижалась на 2–3 °С. Зимой после перемещения в комнатные условия талломы быстро (в течение 1–3 ч) восстанавливали положительный газообмен. Известно, что в сухом виде лишайники способны выдерживать экстремально низкие температуры и сохранять жизнедеятельность даже после экспозиции в жидком азоте. В наших экспериментах фотобионт *L. pulmonaria* проявлял фотохимическую активность после 3 суток выдерживания гидратированных талломов при t = -80 °С.

Значительный вклад в CO₂-газообмен вносит дыхание гетеротрофного микобионта [16]. В оптимальных условиях темновое дыхание талломов по интенсивности сопоставимо со скоростью нетто-поглощения CO₂ (табл.). В неблагоприятных условиях (недостаток влаги, избыточная или недостаточная освещённость, высокая интенсивность УФ-радиации, гипертермия, загрязнение среды поллютантами и др.) можно наблюдать снижение нетто-поглощения CO₂ вплоть до выделения CO₂ на свету. Как уже отмечалось, такое явление характерно при подсыхании талломов в летнее время.

Таблица / Table

Максимальные и минимальные величины основных функциональных показателей лишайников среднетаёжной зоны Республики Коми / Maximal and minimal values of the main functional indicators of lichens in the middle taiga of the Komi Republic

Показатель / Index	Мин. Min	Макс. Max	Ссылка Reference
Скорость фотосинтеза, мг CO ₂ /(г сухой массы · ч) Photosynthetic rate, mg CO ₂ /(g DW · h)	0,1	5,5	[4]
Скорость дыхания, мг CO ₂ /(г сухой массы · ч) Dark respiration rate, mg CO ₂ /(g DW · h)	0,2	4,9	
Содержание хлорофиллов, мг/г сухой массы Chlorophyll content, mg/g DW	0,16	1,33	
Содержание каротиноидов, мг/г сухой массы Carotenoids content, mg/g DW	0,06	0,43	[14]
Содержание углерода, мг/г сухой массы Carbon content, mg/g DW	350	420	
Содержание азота, мг/г сухой массы Nitrogen content, mg/g DW	3,5	40	
Содержание фосфора, мг/г сухой массы Phosphorus content, mg/g DW	0,36	2,7	
Содержание калия, мг/г сухой массы Potassium content, mg/g DW	1,0	9,0	

Более объективно о функциональной активности фотобионта можно судить по величине «гросс-фотосинтеза». Его величину выражают как сумму нетто-поглощения CO_2 талломами на свету и выделения CO_2 в темноте. Получаемая величина в 1,5–3 раза выше нетто-поглощения CO_2 и характеризует истинный фотосинтез.

Нами впервые исследовано дыхание и получены данные о соотношении дыхательных путей в талломах бореальных лишайников в норме и при стрессе. На гидратированных талломах 11 видов лишайников разной жизненной формы и экологической группы показано, что в оптимальных условиях их дыхание максимально сопряжено с образованием энергии. Интенсивность основного, сопряжённого с синтезом АТФ, цитохромного пути дыхания (ЦП), была выше активности альтернативного, энергодиссипирующего дыхательного пути (АП) в среднем в 3–4 раза. Установлено, что стрессы различной природы вызывали повышение активности АП на фоне снижения цитохромного дыхания. Вклад АП в общее дыхание лишайников достигал 50% и более в условиях загрязнения среды бокситовой пылью, при воздействии УФ-В радиации, промораживании и гипертермии. Есть основания полагать, что изменение в соотношении дыхательных путей и вовлечение АП в дыхание регулирует окислительно-восстановительный и энергетический баланс клеток при адаптации к воздействию неблагоприятных факторов среды [17].

Важную роль в устойчивости лишайников к внешним воздействиям играют лишайниковые вещества. Этот термин объединяет множество органических веществ – продуктов вторичного обмена, синтезируемых преимущественно клетками микобионта [18]. Вторичные метаболиты обычно локализуются на поверхности грибных гиф, плохо растворимы в воде и придают окраску талломам. Одной из функций таких веществ является защита лишайника от высокой инсоляции и избыточной УФ-радиации. В наших экспериментах экспонирование гидратированных талломов *Peltigera aphthosa* под лампами ЛЭР 40 М, спектр которых обогащён УФ-В радиацией, приводило к тому, что лишайники приобретали буровато-кирпичный оттенок в результате отложения на поверхности гифов верхнего корового слоя пигмента, экранирующего водорослевый слой [10]. Доза УФ, сопоставимая с естественной для ясного солнечного дня, не оказала существенного влияния на функ-

циональные показатели фотобионта. Характер спектров отражения указывает на присутствие в верхнем коровом слое пигмента меланина – высокомолекулярного полимерного соединения (продукт окислительной полимеризации аминокислоты тирозина). Явление меланизации верхней коры под действием избыточной инсоляции отмечено в ряде работ и для *L. pulmonaria* [19, 20]. Полагают, что роль меланинов в защите фотосинтетического аппарата клеток водоросли от фотоингибирования более значительна, чем фотопротекторные механизмы самой водоросли. Функцию защиты от избыточной инсоляции могут выполнять также лишайниковые полифенолы. Высоким содержанием фенольных кислот характеризуются обитающие в напочвенном покрове представители рода *Cladonia* [21].

Лишайники широко используются для оценки воздействия на среду антропогенных загрязнений. Немалое количество выбросов загрязняющих веществ обусловлено добычей полезных ископаемых открытым способом. На территории РК ведётся промышленная добыча бокситовой руды. В составе оседающей на растениях бокситовой пыли присутствуют оксиды алюминия, железа, кремния, тяжёлые металлы. Повышенное содержание Al, Fe, Mn, Pb, Ni и других токсичных веществ в талломах лишайников, обитающих на импактных участках, приводит к ухудшению жизненного состояния и снижению обилия лишайников [22]. Нами установлено, что при загрязнении среды бокситовой пылью значительная часть металлов локализовалась на поверхности лишайников [9]. Во внутриклеточной фракции обнаружено от 5–10% (Mn, Fe, Al, Cr, Pb) до 40% (Cu) всего их количества. Лишайники с загрязнённых участков отличались высоким уровнем липопероксидации и повышенной активностью антиоксидантных ферментов, что указывает на развитие окислительного стресса.

В литературе имеются довольно разрозненные сведения о фоновом содержании элементов в лишайниках из относительно незагрязнённой среды. Внимание исследователей больше сосредоточено на изучении элементного состава талломов в городах и промышленных районах с высоким уровнем аэротехногенного загрязнения. Определения макро- и микроэлементов в талломах 17 видов лишайников из различных районов таёжной зоны РК выявили присутствие катионов металлов Fe, Al, Mn, Zn, Cu и Cd во всех образцах, но их содержание было на 2–3 порядка ниже, чем

у лишайников, обитающих в зоне влияния бокситового рудника.

Заключение

Лишенофлора таёжной зоны Европейского Северо-Востока России характеризуется высоким таксономическим разнообразием. На территории Республики Коми к настоящему времени выявлен 791 вид лишайников, основная часть их обитает в лесных экотопах. Во всех лесных формациях преобладают бореальные виды. Доминирование видов, имеющих обширные ареалы (мультирегиональные и голарктические), свидетельствует о низкой специфичности лишенофлоры таёжной зоны. Преобладают виды, приуроченные к местообитаниям с достаточным и избыточным увлажнением. По отношению к субстрату большинство видов являются эпифитами. Наибольшее разнообразие эпифитных видов лишайников связано с листовыми породами. В сложении эпифитных сообществ высока доля видов с накипным талломом.

Бореальные лишайники способны эффективно использовать ресурсы среды и быстро восстанавливают функциональную активность после обезвоживания, воздействия низкими температурами, избыточной инсоляции и других природных факторов. Нами получены количественные данные, характеризующие основные функциональные свойства лишайников. В оптимальных условиях скорость нетто-поглощения CO_2 большинства лишайников составляет 1–2 мг/(г сухой массы · ч), снижение оводнённости приводит к депрессии фотосинтеза и выделению CO_2 на свету. Цианобионтные лишайники характеризовались более интенсивной метаболической активностью по сравнению с хлоролишайниками. Лишайники, особенно цианобионтные, могут играть заметную роль в азотном цикле таёжных экосистем, где этот элемент является лимитирующим. Исследования эколого-биологических свойств открывает перспективы для более глубокого понимания функционирования экосистем таёжной зоны Европейского Северо-Востока России.

Работа выполнена в рамках темы НИОКТР «Физиология и стресс-устойчивость фотосинтеза растений и пойкилогидрических фотоавтотрофов в условиях Севера» (№ АААА-А17-117033010038-7), при частичной финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта № 18-34-00346 мол_а.

Литература

1. Seaward M.R.D. Environmental role of lichens // Lichen biology. Cambridge: Cambridge University Press, 2008. P. 274–298.
2. Пыстина Т.Н., Херманссон Я. Разнообразие лишайников Республики Коми: важнейшие итоги и перспективы дальнейших исследований // Современная ботаника в России: Тр. XIII съезда Русского ботанического общества и конференции «Научные основы охраны и рационального использования растительного покрова Волжского бассейна». Тольятти: Кассандра, 2013. Т. 1. С. 205–207.
3. Пыстина Т.Н. Лишайники таёжных лесов Европейского Северо-Востока: подзоны южной и средней тайги. Екатеринбург: Уральское отделение РАН, 2003. 239 с.
4. Головки Т.К., Далькэ И.В., Дымова О.В., Захожий И.Г., Малышев Р.В., Силина Е.В., Табаленкова Г.Н., Шелякин М.А. Первые итоги эколого-физиологического изучения лишенобиоты бореальной зоны европейского северо-востока России // Современное состояние и перспективы развития сети особо охраняемых природных территорий европейского Севера и Урала. Сыктывкар: ИБ Коми НЦ УрО РАН, 2015. С. 279–286.
5. Kappen L., Valladares F. Opportunistic growth and desiccation tolerance the ecological success of poikilohydrous autotrophs // Handbook of Functional Plant Ecology. Marcel Dekker, Inc.: New-York, 1999. P. 121–194.
6. Beckett R.P., Kranner I., Minibayeva F.V. Stress physiology and symbiosis // Lichen biology. Cambridge: Cambridge University Press, 2008. P. 134–151.
7. 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 Международной конференции, посвящённой 300-летию Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН и 100-летию Института споровых растений. Санкт-Петербург: Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, 2014. С. 69–74.
8. Головки Т.К., Далькэ И.В., Дымова О.В., Малышев Р.В., Плюснина С.Н., Пыстина Т.Н., Семёнова Н.А., Табаленкова Г.Н., Шелякин М.А. Функциональная экология лишайника *Lobaria pulmonaria* в таёжной зоне на европейском северо-востоке России // Известия Коми научного центра УрО РАН. 2018. № 3 (35). С. 23–33.
9. Головки Т.К., Шелякин М.А., Захожий И.Г., Табаленкова Г.Н., Пыстина Т.Н., Реакция лишайников на загрязнение среды при добыче бокситовой руды в таёжной зоне // Теоретическая и прикладная экология. 2018. № 2. С. 44–53.
10. Шелякин М.А., Захожий И.Г., Головки Т.К. Изменение дыхания и соотношения дыхательных путей при адаптации лишайников к действию УФ-В радиации //

Известия Уфимского научного центра Российской академии наук. 2018. № 3 (5). С. 100–104.

11. Слонов Л.Х., Слонов Т.Л., Ханов З.М. Эколого-физиологические особенности лишайников горной системы центральной части Северного Кавказа. Нальчик: Эльбрус, 2009. 158 с.

12. Green T.G.A., Nash III T.N., Lange O.L. Physiological ecology // Lichen biology. Cambridge: Cambridge University Press, 2008. P. 153–181.

13. 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.

14. Табаленкова Г.Н., Далькэ И.В., Головко Т.К. Элементный состав некоторых видов лишайников бореальной зоны на европейском Северо-Востоке // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2016. Т. 18. № 2. С. 221–225.

15. MacKenzie T.D., MacDonald T.M., Dubois L.A., Campbell D.A. Seasonal changes in temperature and light drive acclimation of photosynthetic physiology and macromolecular content in *Lobaria pulmonaria* // Planta. 2001. V. 214. No. 1. P. 57–66.

16. Palmqvist K. Carbon economy in lichens // New Phytologist. 2000. V. 148. No. 1. P. 11–36.

17. Selinski J., Scheibe R., Day D.A., Whelan J. Alternative oxidase is positive for plant performance // Trends in Plant Science. 2018. V. 23. No. 7. P. 588–597.

18. Elix J.A., Stocker-Wörgötter E. Biochemistry and secondary metabolites // Lichen biology. Cambridge: Cambridge University Press, 2008. P. 104–133.

19. Mafole T.C., Chiang C., Solhaug K.A., Beckett R.P. Melanisation in the old forest lichen *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. reduces the efficiency of photosynthesis // Fungal Ecology. 2017. V. 29. P. 103–110.

20. Минибаева Ф.В., Рассабина А.Е., Beckett R.P. Меланины лишайников: структура, биосинтез функции // Лишайники: от молекул до экосистем: Программа и тезисы докладов Международной конференции. Сыктывкар: ИБ ФИЦ Коми НЦ УрО РАН, 2019. С. 61–62.

21. Hall R.S.B., Bornman J., Björn L.A. UV-induced changes in pigment content and light penetration in the fruticose lichen *Cladonia arbuscula* ssp. *Mitis* // Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology. 2002. No. 66. P. 13–20.

22. Пыстина Т.Н., Кузнецова Е.Г. Оценка степени загрязнения растительности и почв в зоне воздействия Средне-Тиманского бокситового рудника // Механизмы устойчивости и адаптации биологических систем к природным и техногенным факторам: Материалы Всероссийской научной конференции. Киров: Веси, 2015. С. 314–317.

2. Pystina T.N., Hermansson J. Variety of lichens of the Komi Republic: the most important results and prospects for further research // Modern Botany in Russia: Trudy XIII s'ezda Russkogo botanicheskogo obshchestva i konferentsii "Nauchnyye osnovy okhrany i ratsionalnogo ispolzovaniya rastitelnogo pokrova Volzhskogo basseyna". Tolyatti: Kassandra, 2013. V. 1. P. 205–207 (in Russian).

3. Pystina T.N. Lichens of taiga forests of the European Northeast: subzones of the southern and middle taiga. Yekaterinburg: Uralskoye otdeleniye RAN, 2003. 239 p. (in Russian).

4. Golovko T.K., Dalke I.V., Dymova O.V., Zakhzhizhiy I.G., Malyshev R.V., Silina E.V., Tabalenkova G.N., Shelyakin M.A. The first results of the ecological and physiological study of the lichen biota of the boreal zone of the European north-east of Russia // Current status and development of the specially protected natural areas network of the European North and the Ural. Syktyvkar: IB Komi NTS UrO RAN, 2015. P. 279–286 (in Russian).

5. Kappen L., Valladares F. Opportunistic growth and dessication tolerance the ecological success of poikilohydrous autotrophs // Handbook of Functional Plant Ecology. Marcel Dekker, Inc.: New-York, 1999. P. 121–194.

6. Beckett R.P., Kranner I., Minibayeva F.V. Stress physiology and symbiosis // Lichen biology. Cambridge: Cambridge University Press, 2008. P. 134–151.

7. Golovko T.K., Dalke I.V., Zakhzhizhiy I.G., Malyshev R.V., Shelyakin M.A., Tabalenkova G.N., Dymova O.V. Eco-physiology of foliose lichen *Lobaria pulmonaria* in the middle taiga zone in the European northeast of Russia // Lichenology in Russia: current problems and research prospects: Trudy Vtoroy Mezhdunarodnoy konferentsii, posvyashchonnoy 300-letiyu Botanicheskogo instituta im. V.L. Komarova RAN i 100-letiyu Instituta sporovykh rasteniy. Sankt-Peterburg: Botanicheskiy institut im. V.L. Komarova RAN, 2014. P. 69–74 (in Russian).

8. Golovko T.K., Dalke I.V., Dymova O.V., Malyshev R.V., Plyusnina S.N., Pystina T.N., Semenova N.A., Tabalenkova G.N., Shelyakin M.A. Functional ecology of lichen *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. in the taiga zone in the European Northeast of Russia // Izvestiya Komi nauchnogo tsentra UrO RAN. 2018. No. 3 (35). P. 23–33 (in Russian). doi: 10.19110/1994-5655-2018-3-23-33

9. Golovko T.K., Shelyakin M.A., Zakhzhizhiy I.G., Tabalenkova G.N., Pystina T.N. The response of lichens to the environmental pollution under the bauxite mining in the taiga zone // Theoretical and Applied Ecology. 2018. No. 2. P. 44–53 (in Russian). doi: 10.25750/1995-4301-2018-2-044/2-053/1

10. Shelyakin M.A., Zakhzhizhiy I.G., Golovko T.K. Change of total respiration and respiratory pathways ratio in lichens adaptation to UV-B radiation // Izvestiya Ufimskogo nauchnogo tsentra Rossiyskoy akademii nauk. 2018. No. 3 (5). P. 100–104 (in Russian). doi: 10.31040/2222-8349-2018-5-3-100-104

References

1. Seaward M.R.D. Environmental role of lichens // Lichen biology. Cambridge: Cambridge University Press, 2008. P. 274–298.

11. Slonov L.Kh., Slonov T.L., Khanov Z.M. Ecological and physiological features of lichens in the mountain system of the central part of the North Caucasus. Nalchik: Elbrus, 2009. 158 p. (in Russian).
12. Green T.G.A., Nash III T.N., Lange O.L. Physiological ecology // Lichen biology. Cambridge: Cambridge University Press, 2008. P. 153–181.
13. 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.
14. Tabalenkova G.N., Dalke I.V., Golovko T.K. Biomass elemental composition of some lichen species in the boreal zone of European Northeast // Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra Rossiyskoy akademii nauk. 2016. V. 18. No. 2. P. 221–225 (in Russian).
15. MacKenzie T.D., MacDonald T.M., Dubois L.A., Campbell D.A. Seasonal changes in temperature and light drive acclimation of photosynthetic physiology and macromolecular content in *Lobaria pulmonaria* // Planta. 2001. V. 214. No. 1. P. 57–66. doi: 10.1007/s004250100580
16. Palmqvist K. Carbon economy in lichens // New Phytologist. 2000. V. 148. No. 1. P. 11–36. doi: 10.1046/j.1469-8137.2000.00732.x
17. Selinski J., Scheibe R., Day D.A., Whelan J. Alternative oxidase is positive for plant performance // Trends in Plant Science. 2018. V. 23. No. 7. P. 588–597. doi: 10.1016/j.tplants.2018.03.012
18. Elix J.A., Stocker-Wörgötter E. Biochemistry and secondary metabolites // Lichen biology. Cambridge: Cambridge University Press, 2008. P. 104–133.
19. Mafole T.C., Chiang C., Solhaug K.A., Beckett R.P. Melanisation in the old forest lichen *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. reduces the efficiency of photosynthesis // Fungal Ecology. 2017. V. 29. P. 103–110. doi: 10.1016/j.funeco.2017.07.004
20. Minibaeva F.V., Rassabina A.E., Beckett R.P. Lichen melanins: structure, function and biosynthesis // Lichens: from molecules to ecosystems: Programma i tezisy dokladov Mezhdunarodnoy konferentsii. Syktyvkar: IB FITS Komi NTS UrO RAN, 2019. P. 61–62 (in Russian).
21. Hall R.S.B., Bornman J., Björn L.A. UV-induced changes in pigment content and light penetration in the fruticose lichen *Cladonia arbuscula* ssp. *Mitis* // Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology. 2002. No. 66. P. 13–20. doi: 10.1016/S1011-1344(01)00270-6
22. Pystina T.N., Kuznecova E.G. Assessment of the vegetation and soils pollution degree in the zone affected by the Middle Timan bauxite mine // Mechanisms of biological systems stability and adaptation to natural and technogenic factors: Materialy Vserossiyskoy nauchnoy konferentsii. Kirov: Vesi, 2015. P. 314–317 (in Russian).