

**Физиолого-биохимические и генетические параметры
в популяциях лишайника *Physcia stellaris* Nyl.
в зависимости от уровня загрязнения**

© 2020. Р. Г. Фархутдинов, д. б. н., доцент, З. Р. Сaitова, аспирант,
Б. Р. Кулуев, д. б. н., доцент, А. С. Григориади, к. б. н., доцент,
В. В. Федяев, к. б. н., доцент, М. И. Гарипова, д. б. н., доцент,
Е. И. Новоселова, д. б. н., доцент, А. А. Ямалеева, д. б. н., профессор,
Башкирский государственный университет,
450076, Республика Башкортостан, г. Уфа, ул. Заки Валиди, д. 32,
e-mail: frg2@mail.ru

Представлены данные о влиянии загрязняющих факторов одного из крупнейших промышленных центров Республики Башкортостан – г. Стерлитамака, на состояние лишенофлоры в городе и за его пределами. Исследованы изменения морфологических показателей таллома и активности физиолого-биохимических процессов у *Physcia stellaris* Nyl. Анализ гемагглютинирующей активности (ГАА) лектинов показал увеличение содержания этих белков в образцах, собранных в городе и в пригороде в северо-северо-восточном направлении. Лишайники, обитающие в городе, характеризовались сравнительно низкой дыхательной активностью. В талломах лишайников, произрастающих в условиях воздействия повышенных концентраций токсических соединений, отмечено увеличение содержания пролина. Талломы лишайников в пробах юго-юго-западного, юго-западного и северного направления отличались повышенной микробной обсеменённостью. Анализ генетической изменчивости популяций *Physcia stellaris* с использованием RAPD-маркёров выявил различия в генетической структуре популяций в зависимости от условий произрастания.

Ключевые слова: лишайник, лектины, пролин, общая микробная обсеменённость лишайников, полиморфизм, RAPD-анализ.

**Physiological, biochemical, and genetic parameters of the lichen
Physcia stellaris Nyl. populations depending on the level of pollution**

© 2020. R. G. Farkhutdinov ORCID: 0000-0002-2541-8994, Z. R. Saitova ORCID: 0000-0001-7802-1379,
B. R. Kuluev ORCID: 0000-0002-1564-164X, A. S. Grigoriadi ORCID: 0000-0001-6891-1693,
V. V. Fedyayev ORCID: 0000-0003-3373-9445, M. I. Garipova ORCID: 0000-0001-7157-6806,
E. I. Novoselova ORCID: 0000-0001-6386-5114, A. A. Yamaleeva ORCID: 0000-0001-9546-0461,
Bashkir State University,
32, Z. Validi St., Ufa, Russia, 450076,
e-mail: frg2@mail.ru

The data on the pollution influence on the lichen flora state in the largest industrial center of the Republic of Bashkortostan – Sterlitamak, are presented. Changes of morphological parameters and activity of physiological and biochemical processes activity in *Physcia stellaris* thalli growing in the city habitats and beyond were studied. An analysis of the morphometric parameters showed that lichens growing in the areas of prevailing winds from the city experienced a decrease in biomass accumulation, thallus length, and a decrease in the number of apothecia and lobes. Analysis of the hemagglutinating activity (GAA) of lectins showed an increase in the content of these proteins in samples collected in the city and in the suburbs in the north-north-east direction. Lichens living in the city were characterized by relatively low respiratory activity, which may be due to the stabilizing, adaptogenic role of lectins under the influence of adverse conditions. Samples collected in the north, north-north-east and south directions had the highest oxygen consumption rate, which may be associated with respiratory costs for adaptation to environmental pollution. The increase in the proline content was revealed in the lichen thalli growing in the territories polluting by the toxic compounds. The samples of lichens from the south-south-west, south-west and northern areas were characterized by high microbial contamination. Analysis of genetic variability using RAPD markers revealed differences in the genetic structure of *Physcia stellaris* populations depending on growing conditions. The cluster of lichens from the northern and southern directions was identified, which generally compares with the data on the wind rose and our data on the level of pollution, morpho-

physiological and biochemical parameters. Thus, we revealed the changes in activity of physiological and biochemical processes aimed at increasing the stability of the lichen's symbiotic organism in areas affected by industrial emissions of the city of Sterlitamak.

Keywords: lichen, lectins, proline, total microbial contamination of lichens, polymorphism, RAPD analysis.

Антропогенное воздействие городской среды вызывает изменения видового состава растительности и приводит к внутривидовой изменчивости. Особенно чувствительным к загрязнениям компонентом флоры является симбиотический организм – лишайник [1]. Под воздействием различных поллютантов меняется не только видовой состав лишайнофлоры, но и морфологические и физиологические показатели таллома лишайника [2–5]. Изучение межпопуляционного полиморфизма, наряду с исследованиями систематики, геоботанического описания популяций и определения активности физиолого-биохимических процессов позволяет более полно оценить адаптивный потенциал организмов [6]. Одним из наиболее универсальных методов для оценки генетического полиморфизма популяций любых живых организмов является RAPD-анализ [7]. Однако сведений о генетическом полиморфизме и особенностях адаптивных механизмов физиолого-биохимического уровня у лишайников крайне мало.

Целью данной работы был анализ морфологических, физиологических, биохимических и генетических изменений лишайника *Physcia stellaris* Nyl. в зависимости от уровня промышленного загрязнения.

Материалы и методы исследования

Исследования лишайнофлоры г. Стерлитамак (Республика Башкортостан) и за его окрестностями (до 50±5 км от города) проводили в направлениях основных господствующих ветров в 2016–2018 гг.

Стерлитамак – крупный промышленный город, на территории которого расположены предприятия энергетического, химического и нефтехимического комплексов, вызывающих загрязнение атмосферы воздуха (индекс загрязнения атмосферы за 2016–2018 гг. в среднем составлял 3,6). В этот период в г. Стерлитамаке преобладали ветра юго-юго-западного, южного и северного направлений (рис. 1).

Следовательно, основное движение воздушных масс и перенос газовых и аэрозольных выбросов от стационарных источников загрязнения и от транспортных средств г. Стерлитамаке осуществляется в направлениях

северо-северо-восточном (ССВ), северном (С), северо-восточном (СВ) и южном (Ю).

Объектом для исследования был выбран распространённый и наиболее устойчивый к антропогенным воздействиям лишайник *Physcia stellaris* Nyl. [1]. Лишайники собирали в генеративном возрастном состоянии в сухую погоду на одноствольных деревьях липы мелколистной (*Tilia cordata* Mill.) и готовили материал как было описано ранее [5, 8]. Скорость дыхания измеряли методом открытой манометрии [9]. Содержание свободного пролина определяли по методу [10], лектинов – по методике [11].

Для оценки общей микробной обсеменённости лишайников в стерильных условиях измельчали 1 г таллома и проводили ряд разведений. Численность микроорганизмов определяли по общепринятому методу посева суспензии на агаризованные среды [12]. В работе использовали готовый сухой питательный агар (СПА) производства ФГУП «НПО «Микроген» (для определения численности гетеротрофных микроорганизмов) и минимальную минеральную среду Дрю (для определения численности цианобактерий).

ДНК из лишайников выделяли с использованием цетилтриметиламмоний бромида

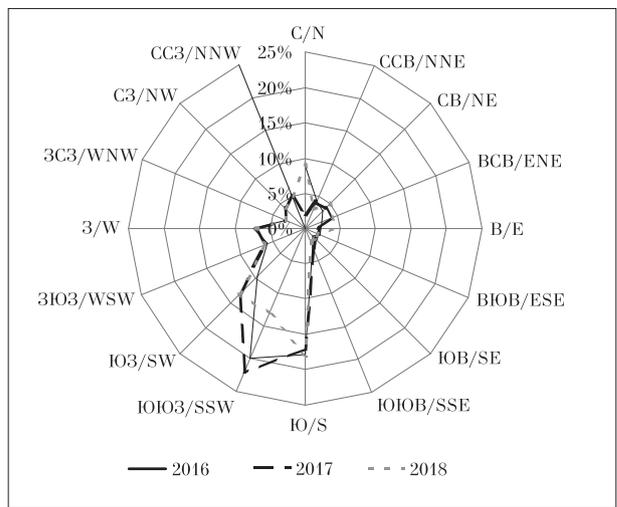


Рис. 1. Роза ветров в 2016–2018 гг. в г. Стерлитамаке (по данным Башкирского управления по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды)
Fig. 1. Rose of winds in 2016–2018 in the city of Sterlitamak (according to the Bashkir Department of Hydrometeorology and Environmental Monitoring)

(СТАВ). Качество выделенной тотальной ДНК определяли при помощи электрофореза в 1% агарозном геле. RAPD-анализ проводили с использованием универсальных праймеров AFK1 (ACGGTGGACG) и LMBD (GGGC-GCTG) [13], которые были синтезированы в ООО «Евроген» (Россия). Реакционная смесь для RAPD-анализа объёмом 30 мкл содержала следующие компоненты: 1 ед. Taq-полимеразы («Евроген», Россия), 3 мкл 10-кратного буфера Taq-полимеразы, MgCl₂ (5 мМ), 0,25 мМ каждого dNTP, 90 пМ праймера, 0,2–0,5 мкг тотальной ДНК. Смесь покрывали 20 мкл минерального масла и оставляли для проведения реакции в амплификаторе производства компании «ДНК-технология» (Россия) по следующему протоколу: начальная денатурация – 3 мин при 94 °С; 35 циклов: денатурация при 94 °С – 50 с, температура отжига 30 °С – 50 с и элонгация при 72 °С 1 мин 40 с; заключительная элонгация 7 мин при 72 °С.

Все эксперименты проводили не менее чем в трёх биологических повторностях, физиолого-биохимические анализы – в пяти повторностях для каждого варианта. Статистическую обработку полученных данных выполняли в программе Microsoft Excel.

Результаты и обсуждение

Известно, что под действием господствующих ветров из города, происходит изменение морфометрических показателей лишайников (снижение накопления биомассы, длины таллома, уменьшение числа апотеций и лопастей) [14], однако влияние неблагоприятных факторов не ограничивается воздействием на ростовые характеристики, но и затрагивает физиолого-биохимические процессы и симбиотические взаимоотношения в талломе лишайника.

Анализ общей бактериальной обсеменённости показал, что только в трёх образцах лишайников, отобранных по таким направлени-

ям, как ЮЮЗ, ЮЗ и С, обнаруживались достоверные значения численности микроорганизмов (табл. 1). В остальных пробах рост микроорганизмов на используемых средах не наблюдался. Как известно, таллом лишайников является сложно организованной экосистемой со своими специфическими уровнями регуляции численности, таксономического разнообразия и активности [15]. Среди факторов, влияющих на количественный и качественный состав микробного населения лишайников, кроме ролевых взаимоотношений микробиоценоза таллома [15], важную роль играют внешние экологические условия [16]. Учитывая, что секторы ЮЮЗ и ЮЗ направления розы ветров являются зонами, наименее подверженными воздействию поллютантов, следовало ожидать роста как таллома лишайника, так и сопутствующей микрофлоры. Однако микрофлора достаточно активно развивалась у лишайника, обитающего в секторе С. Причина этого не вполне ясна. Первичный скрининг микрофлоры с помощью методов прямого высева на питательные среды является менее селективным и не позволяет точно установить систематическое положение прокариот по сравнению с молекулярно-генетическими методиками.

Изучение дыхания показало, что образцы лишайника, собранные в городе, поглощали на 30% меньше кислорода, чем образцы на ЮЮЗ (табл. 2). В то же время, образцы, собранные в направлениях С, ССВ и Ю, характеризовались наиболее высокой скоростью потребления кислорода. Следовательно, в окрестностях Стерлитамака наибольшее потребление кислорода было характерно для талломов из районов с наибольшим загрязнением, что в целом согласуется с данными литературы [2]. Одним из индикаторов стресса может служить наличие пролина, накапливающегося в талломе лишайника при воздействии различных поллютантов [17]. Определения пролина в талломах показало его повышенное содержание в образцах из

Таблица 1 / Table 1
Численность бактерий в образцах лишайника *Physcia stellaris*, n · 10⁴ КОЕ/г таллома
The number of bacteria in samples of the lichen *Physcia stellaris*, n · 10⁴ CFU/g of thallus

Направление отбора образца, удалённость от города – 10 км Direction of sampling, distance 10 km from city	Гетеротрофные бактерии Heterotrophic bacteria	Цианобактерии Cyanobacteria
ЮЮЗ / SSW	10,70±1,45	6,3±0,9
ЮЗ / SW	21,0±3,9	9,3±1,1
С / N	11,70±1,75	6,1±1,3

Таблица 2 / Table 2

Гемагглютинирующая активность (ГАА) лектинов, скорость дыхания и содержание пролина в талломах *Physcia stellaris* / Hemagglutinating activity (HAA) of lectins, respiratory rate, and proline content in *Physcia stellaris* thalli

Место сбора материала The place of material collection	Скорость дыхания, мкл O ₂ /(г · ч) / Respiratory rate, μlO ₂ /(g · h)	Содержание пролина, мг/г сухой массы / Prolin content, mg/g DW	ГАА лектинов HAA of lectins
Город / City	373,76±40,58	4,26±0,15	8
Север / North	760,92±47,89	4,13±0,43	4
Север-северо-восток North-north-east	814,49±41,39	3,82±0,25	8
Юг / South	782,83±38,15	3,76±0,33	4
Юг-юго-запад South-south-west	549,08±25,97	2,89±0,13	4

Примечание: * ГАА лектинов – разведение пробы, дающее чёткую реакцию агглютинации.

Note: HU – Hemagglutinating unit – a dimensionless value equal to the dilution of the sample, giving a clear agglutination reaction.

мест с повышенным антропогенным воздействием (табл. 2).

Определение содержания лектинов в талломах лишайников, произрастающих в условиях города и ССВ показало повышение уровня ГАА (табл. 2). Известно, что при воздействии неблагоприятных условий наблюдается значительное увеличение лектиновой активности, что связывают с их стабилизирующей и адаптивной ролью [18].

Таким образом, повышение дыхательной активности, накопление пролина, лектинов, а также ранее установленные нами изменения в гормональном и антиоксидантном статусе [5] свидетельствуют о формировании определённых адаптационных признаков у лишайников при длительном воздействии внешних факторов среды (более 70 лет активной работы нефтехимических предприятий города).

Учитывая достаточно «малополюсную розу ветров» г. Стерлитамака можно предположить, что в направлениях ССВ, С и ЮЮЗ должны были сложиться благоприятные условия для формирования стрессоустойчивых популяций лишайника *P. stellaris*.

В настоящее время для анализа популяций используются разнообразные методы: от классических – морфологических, до современных – молекулярно-генетических. Однако многие виды лишайников не имеют однозначных внутривидовых морфологических признаков [19]. Для генетического анализа *P. stellaris* нами были применены универсальные RAPD-праймеры AFK и LMBD, использованные ранее при изучении микроорганизмов [20]. По результатам RAPD-анализа при помощи программы Treecop построена дендрограмма сходства (рис. 2). Для получения достоверных

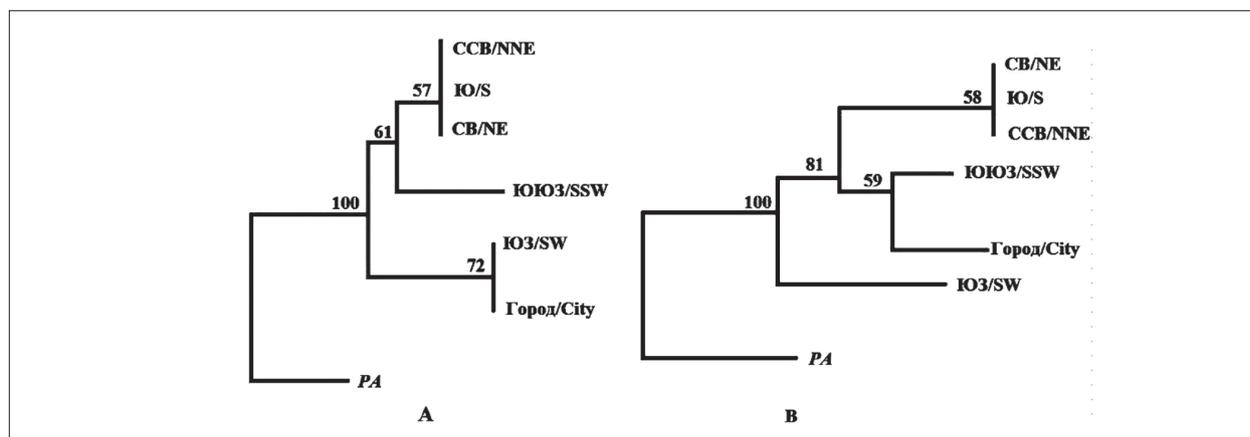


Рис. 2. Построенная по результатам RAPD-анализа ДНК талломов дендрограмма сходства между собранными в различных местностях отдельными образцами *Physcia stellaris*. А – LMBD, В – AFK, СВ – северо-восток, Ю – юг, ССВ – север-северо-восток, ЮЮЗ – юг-юго-запад, ЮЗ – юго-запад, ПА – *Physcia aipolia* (Ehrh.)

Fig. 2. Hierarchical clustering between individual *Physcia stellaris* samples collected in different areas, based on the results of RAPD analysis of DNA from thalli. NE – north-east, S – south, NNE – north-north-east, SSW – south-south-west, SW – south-west, PA – *Physcia aipolia* (Ehrh.)

различий внутри вида, в программе необходимо было использовать референсный вид, близкий к исследуемому. В качестве референсного вида мы выбрали *Physcia aipolia* (Ehrh.).

Филогенетический анализ показал, что при использовании праймеров АФК и LMBD популяции вида *P. stellaris*, произрастающие на ССВ, Ю и СВ наиболее близки и образуют первый кластер, но имеются определённые различия при использовании разных праймеров. Популяции ЮЮЗ и города в случае применения АФК-праймера также близки и объединяются во второй кластер, но при этом имеют различия. При применении LMBD-праймера популяции ЮЗ и города образуют третий кластер, более отдалённый от первого кластера, популяция ЮЮЗ отделяется в отдельный второй кластер наиболее близкий к кластеру популяции ССВ, Ю и СВ. В случае АФК-праймера третий кластер образует популяция ЮЗ. Полученные результаты могут свидетельствовать об изменениях в генетической структуре популяций в зависимости от условий произрастания. Полученная нами дендрограмма может быть отражением изменений как в геноме фотобионта (*Trebouxia impressiona*), так и микобионта (не установлен). Как разделяются исследованные нами лишайники на популяции, нам точно неизвестно, главное их отличие – это место сбора, а, следовательно, уровень загрязнения. Исходя из этих соображений, а также от того, что для анализа использовалась тотальная ДНК, нельзя исключать изменения в составе микрофлоры, населяющей талломы лишайников. При этом большая часть микрофлоры может состоять из некультивируемых бактерий, и методом посева они могут и не выявляться. Результатом RAPD-анализа, на который следует обратить наибольшее внимание, это выделение кластера лишайников из северного и южного направлений, что в целом соотносится с данными по розе ветров и с нашими данными по уровню загрязнения, оцениваемого по морфофизиологическим и биохимическим параметрам. Следовательно, метод RAPD-анализа может быть применён для оценки генетического полиморфизма популяций лишайников, в том числе, распределённых по принципу разных экологических условий произрастания.

Заключение

Обитание *P. stellaris* в различных экологических условиях приводило к изменению активности физиолого-биохимических про-

цессов. В секторах «розы ветров», подверженных влиянию промышленных выбросов города, нам удалось выявить изменения активности физиолого-биохимических показателей, направленные на повышение устойчивости симбиотического организма лишайника. Исследованные нами физиологические, биохимические и генетические показатели должны использоваться при оценке действия долгосрочных загрязняющих факторов, применения только ростовых параметров, как это принято обычно при лишеноиндикации, для этой цели явно недостаточно.

Литература

1. Суетина Ю.Г. Структура популяции эпифитного лишайника *Physcia stellaris* (L.) Nyl. на территории города Йошкар-Олы // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2013. Т. 15. № 3–2. С. 796–798.
2. Домнина Е.А., Шапиро И.А., Быков О.Д. Изменение фотосинтеза и дыхания лишайников в районе Кирово-Чепецкого химического комбината // Ботанический журнал. 2007. Т. 92. № 4. С. 515–523.
3. 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.
4. Михайлова И.Н., Микрюков В.С., Фролов И.В. Состояние сообществ эпифитных лишайников в условиях антропогенных нагрузок: влияние методов учёта обилия на информативность показателей // Экология. 2015. № 6. С. 427–433.
5. Фархутдинов Р.Г., Саитова З.Р., Шпирная И.А., Зайцев Д.Ю., Шарипова Г.В. Гормональный и антиоксидантный статус популяций *Physcia stellaris* (L.) произрастающих в разных природных зонах Республики Башкортостан // Вестник Томского государственного ун-та. Биология. 2018. № 42. С. 176–191.
6. Трифонова, А.А., Кочиева Е.З., Кудрявцев А.М. Низкий уровень подразделенности популяций редкого вида *Allium regelianum* А.К. Becker ex. Пjin Волгоградской области на основе данных ISSR анализа // Экологическая генетика. 2017. Т. 15. № 1. С. 30–37.
7. Кулуев Б.Р., Баймиев Ан.Х., Геращенко Г.А., Чемерис Д.А., Зубов В.В., Кулуев А.Р., Баймиев Ал.Х., Чемерис А.В. Методы ПЦР для выявления мультилокусного полиморфизма ДНК у эукариот, основанные на случайном праймировании // Генетика. 2018. Т. 54. № 5. С. 495–511.
8. Михайлова В.А., Саитова З.Р., Фархутдинов Р.Г. Особенности видового состава лишенобиоты Башкортостана // Вестник Башкирского университета. 2013. Т. 18. № 2. С. 392–394.

9. Рахманкулова З.Ф., Федяев В.В., Подашевка О.А., Усманов И.Ю. Альтернативные пути дыхания и вторичный метаболизм у растений с разными типами адаптивных стратегий при дефиците элементов минерального питания // Физиология растений. 2003. Т. 50. № 2. С. 231–237.

10. Рахманкулова З.Ф., Шуйская Е.В., Щербаков А.В., Федяев В.В., Биктимерова Г.Я., Хафизова Р.Р., Усманов И.Ю. Содержание пролина и флавоноидов в побегах галофитов, произрастающих на территории Южного Урала // Физиология растений. 2015. Т. 62. № 1. С. 79–88.

11. Ямалева А.А. Лектины растений и их биологическая роль. Уфа: Изд-во Башкирского ун-та, 2001. 204 с.

12. Методы почвенной микробиологии и биохимии / Под ред. Д.Г. Звягинцева. М.: МГУ, 1991. 304 с.

13. Кулуев Б.Р., Швец Д.Ю., Голованов Я.М., Пробатова Н.С. Тладианта сомнительная (*Thladiantha dubia*, Cucurbitaceae) в Башкортостане – опасный сорняк с высоким инвазионным потенциалом // Российский журнал биологических инвазий. 2019. № 1. С. 66–78.

14. Сайтова З.Р., Фархутдинов Р.Г., Федяев В.В., Гарипова М.И., Шпирная И.А., Ямалева А.А. Влияние оксида серы (VI) на физиолого-биохимические процессы у лишайника *Physcia stellaris* (L.) Nyl. города Стерлитамак и его окрестностей // Известия Уфимского научного центра РАН. 2018. № 3 (5). С. 25–29.

15. Панкратов Т.А., Качалкина А.В., Корчинов Е.С., Добровольская Т.Г. Микробные сообщества лишайников // Микробиология. 2017. Т. 86. № 3. С. 265–283.

16. Cardinale M., Grube M., Castro J.V. Jr., Mueller H. Bacterial taxa associated with the lung lichen *Lobaria pulmonaria* are differentially shaped by geography and habitat // FEMS Microbiol. Lett. 2012. V. 329. P. 111–115.

17. Backor M., Fahselt D., Wu C.T. Free proline content is positively correlated with copper tolerance of the lichen photobiont *Trebouxia erici* (Chlorophyta) // Plant Science. 2004. V. 167. P. 151–157.

18. Цивилева О.М., Никитина В.Е., Гарибова Л.В. Влияние состава среды культивирования на активность внеклеточных лектинов *Lentinus edodes* // Прикладная биохимия и микробиология. 2005. Т. 41. № 2. С. 200–203.

19. Printzen C. Fungal specific primers for PCR-amplification of mitochondrial LSU in lichens // Mol. Ecol. Notes. 2002. V. 2. P. 130–132.

20. Баймиев Ан.Х., Птицын К.Г., Благова Д.К., Мулдашев А.А., Баймиев Ал.Х. Генетическое разнообразие и филогения клубеньковых бактерий, вступающих в симбиоз с чиной весенней *Lathyrus vernus* (L.) Bernh. // Микробиология. 2011. Т. 80. № 1. С. 100–104.

akademii nauk. 2013. V. 15. No. 3–2. P. 796–798 (in Russian).

2. Domnina E.A., Shapiro I.A., Bykov O.D. Lichens photosynthesis and respiration changes in the vicinity of Kirovo-Chepetskii chemical factory // Botanicheskiy zhurnal. 2007. V. 92. No. 4. P. 515–523 (in Russian).

3. Golovko T.K., Shelyakin M.A., Zakhzhiziy I.G., Tabalenkova G.N., Pystina T.N. The reaction of lichens to environmental pollution during the extraction of bauxite ore 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

4. Mikhaylova I.N., Mikryukov V.S., Frolov I.V. State of epiphytic lichen communities under anthropogenic impact: Effect of abundance assessment methods on the informativity of indices // Ekologia. 2015. V. 46. No. 6. P. 531–536 (in Russian). doi: 10.7868/S0367059715060116

5. Farkhutdinov R.G., Saitova Z.R., Shpirnaya I.A., Zaytsev D.Yu., Sharipova G.V. Hormonal and antioxidant status of *Physcia stellaris* (L.) Nyl. populations growing in different natural zones of the Republic of Bashkortostan // Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo un-ta. Biologiya. 2018. No. 42. С. 176–191 (in Russian). doi: 10.17223/19988591/42/9

6. Trifonova, A.A., Kochieva E.Z., Kudryavtsev A.M. Low level of genetic differentiation among populations of the rare species *Allium regelianum* A.K. Becker ex Iljin from the Volgograd region detected by ISSR-analysis // Ekologicheskaya genetika. 2017. V. 15. No. 1. P. 30–37 (in Russian). doi: 10.17816/ecogen15130-37

7. Kuluev B.R., Baymiev An.Kh., Gerashchenkov G.A., Chemeris D.A., Zubov V.V., Kuluev A.R., Baymiev Al.Kh., Chemeris A.V. Random priming PCR-methods for identifying multilocus polymorphism of DNA in eukaryotes // Genetika. 2018. V. 54. No. 5. P. 495–511 (in Russian). doi: 10.7868/S0016675818050016

8. Mikhaylova V.A., Saitova Z.R., Farkhutdinov R.G. Features of the species composition of lichen biota of Bashkortostan // Vestnik Bashkirskogo universiteta. 2013. V. 18. No. 2. P. 392–394 (in Russian).

9. Rakhmankulova Z.F., Fedyaev V.V., Podashevka O.A., Usmanov I.Yu. Alternative respiration pathways and secondary metabolism in plants with different types of adaptive strategies in case of deficiency of mineral nutrition elements // Fiziologiya rasteniy. 2003. V. 50. No. 2. P. 231–237 (in Russian). doi: 10.1023/a:1022973130775

10. Rakhmankulova Z.F., Shuyskaya E.V., Shcherbakov A.V., Fedyaev V.V., Biktimerova G.Ya., Khafizova R.R., Usmanov I.Yu. The content of proline and flavonoids in the shoots of halophytes growing in the territory of the Southern Urals // Fiziologiya rasteniy. 2015. V. 62. No. 1. P. 79–88 (in Russian). doi: 10.7868/S001533031501011X

11. Yamaleeva A.A. Plant lectins and their biological role. Ufa: Izd-vo Bashkirskogo un-ta, 2001. 204 p. (in Russian).

12. Methods of soil microbiology and biochemistry / Ed. D.G. Zvyagintsev. Moskva: MGU, 1991. 304 p. (in Russian).

References

1. Suetina Yu.G. The structure of epiphytic lichen *Physcia stellaris* (L.) Nyl. population in Yoshkar-Ola city // Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra Rossiyskoy

13. Kuluev B.R., Shvets D.Yu., Golovanov Ya.M., Probatova N.S. The dubious radiant (*Thladiantha dubia*, Cucurbitaceae) in Bashkortostan is a dangerous weed with a high invasive potential // Rossiyskiy zhurnal biologicheskikh invaziy. 2019. No. 1. P. 66–78 (in Russian).
14. Saitova Z.R., Farkhutdinov R.G., Fedyaev V.V., Garipova M.I., Shpirnaya I.A., Yamaleeva A.A. Effect of sulfur oxide(VI) on physiological and biochemical processes in lichen *Physcia stellaris* (L.) Nul. the city of Sterlitamak and its environs // Izvestiya Ufimskogo nauchnogo tsentra RAN. 2018. No. 3 (5). P. 25–29 (in Russian).
15. Pankratov T.A., Kachalkina A.V., Korchikov E.S., Dobrovolskaya T.G. Microbial communities of lichens // Mikrobiologiya. 2017. V. 86. No. 3. P. 265–283 (in Russian). doi: 10.7868/S0026365617030156
16. Cardinale M., Grube M., Castro J.V.Jr., Mueller H. Bacterial taxa associated with the lung lichen *Lobaria pulmonaria* are differentially shaped by geography and habitat // FEMS Microbiol. Lett. 2012. V. 329. P. 111–115. doi: 10.1111/j.1574-6968.2012.02508.x
17. Backor M., Fahselt D., Wu C.T. Free proline content is positively correlated with copper tolerance of the lichen photobiont *Trebouxia erici* (Chlorophyta) // Plant Science. 2004. V. 167. P. 151–157. doi: 10.1016/j.plantsci.2004.03.012
18. Tsivileva O.M., Nikitina V.E., Garibova L.V. The influence of the composition of the culture medium on the activity of extracellular lectins *Lentinus edodes* // Prikladnaya biokhimiya i mikrobiologiya. 2005. V. 41. No. 2. P. 200–203 (in Russian). doi: 10.1007/s10438-005-0030-8
19. Printzen C. Fungal specific primers for PCR-amplification of mitochondrial LSU in lichens // Mol. Ecol. Notes. 2002. No. 2. P. 130–132. doi: 10.1046/j.1471-8286.2002.00179.x
20. Baymiev An.Kh., Ptitsyn K.G., Blagova D.K., Muldashev A.A., Baymiev Al.Kh. Genetic diversity and phylogeny of root nodule bacteria entering into symbiosis with bitter peavine *Lathyrus vernus* (L.) Bernh. // Mikrobiologiya. 2011. V. 80. No. 1. P. 100–104 (in Russian). doi: 10.1134/S0026261711010036