

Эколого-физиологические исследования фотосинтеза и сопряженных процессов в лишайниках (обзор)¹

Т. К. Головко, М. А. Шелякин

Институт биологии Коми научного центра
Уральского отделения Российской академии наук,
г. Сыктывкар
golovko@ib.komisc.ru

Аннотация

Лишайники – древнейшие симбиотические организмы. Их талломы представляют собой структуру, созданную микобиотом для популяции клеток фотобионта, присутствие которой превращает грибной гетеротрофный организм в автотрофную ассоциацию. В статье обобщены результаты эколого-физиологических исследований лишайников таежной зоны европейского северо-востока России. Представлены и проанализированы данные о фотосинтетической активности, влиянии факторов внешней среды на поглощение CO₂ и реакциях, направленных на тонкую настройку функциональной структуры и метаболизма лишайников к условиям обитания. Продемонстрирована значимость типа фотобионта для функционирования всей ассоциации. Показано, что цианобионтные лишайники отличались более высоким содержанием азота и интенсивным метаболизмом по сравнению с хлоролишайниками. У большинства исследованных видов лишайников содержание хлорофилла *a* варьировало в пределах 0,4–0,8 мг/г сухой массы таллома, концентрация каротиноидов была в 2,5–3 раза меньше. Максимум нетто-поглощения CO₂ наблюдался при температуре +15...+20 °С и относительном содержании воды в талломах около 60 %. Насыщение фотосинтеза светом отмечали при плотности потока ФАР в четыре-пять раз меньше полной солнечной. Выявлены эффекты воздействия на талломы УФ-радиации и загрязнения среды бокситовой пылью. Намечены перспективные направления дальнейших исследований лишайнобиоты.

Ключевые слова:

лишайники, биология, физиология, фотосинтез, таежная зона, европейский северо-восток России

Введение

Лишайники – древнейшие организмы, они известны с докембрийских времен. Более 200 млн лет назад талломы лишайников уже представляли собой высокоразвитые

¹ По материалам пленарного доклада на Международной конференции «Лишайники: от молекул до экосистем» (Сыктывкар, 1–5 июля, 2024).

¹ Based on the plenary report at the International Conference "Lichens: from Molecules to Ecosystems" (Syktvykar, July 1–5, 2024).

Ecological and physiological studies of photosynthesis and associated processes in lichens (review)¹

T. K. Golovko, M. A. Shelyakin

Institute of Biology, Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences,
Syktvykar
golovko@ib.komisc.ru

Abstract

Lichens are the oldest symbiotic organisms. Their thallus represents a structure created by a mycobiont for a population of photobiont cells, the presence of which transforms a fungal heterotrophic organism into an autotrophic association. The review article summarizes the results of ecological and physiological studies of lichens in the taiga zone on the European North-East of Russia. The data on the photosynthetic activity, the effects of environmental factors on the thallus photosynthesis, and the reactions aimed at fine-tuning the functional structure and metabolism of lichens to habitat conditions are presented and analyzed. The importance of the photobiont type for the functioning of the entire lichen association is demonstrated. Cyanobiont lichens were found to be characterized by a higher nitrogen content and intensive metabolism, compared with chlorobionts. In most of the studied lichen species, the content of chlorophyll *a* varied within 0.4–0.8 mg/g of the dry mass of thallus, and the concentration of carotenoids was by 2.5–3 times as less. The maximum net uptake of CO₂ in lichens was observed at a temperature of 15–20 °C and a relative water content of about 60 %. The saturation of photosynthesis with light was noted at a photosynthetic photon flux density being by four-five times less than that of the total solar radiation. The effects of exposure of thalli to UV radiation and environmental pollution with bauxite dust have been revealed. Promising directions for further research are outlined.

Keywords:

lichens, biology, physiology, photosynthesis, taiga zone, European North-East of Russia

листоватые и кустистые формы [1]. Известный русский ботаник, один из основоположников отечественной физиологии растений А. С. Фаминцын видел в лишайниках пример происхождения более сложной растительной формы через соединение и взаимодействие более простых [2]. Он фактически положил начало физиологическим исследо-

ваниям этих уникальных фототрофных организмов и получил ценный материал для понимания их биологии.

Согласно современным представлениям, лишайники – устойчивый симбиоз генетически обособленных организмов. Их талломы представляют собой структуру, созданную микобионтом для популяции клеток фотобионта. Присутствие фотобионта превращает грибной гетеротрофный организм в автотрофную ассоциацию. Наиболее распространенными группами лишайниковых фотобионтов являются зеленые водоросли и цианобактерии, способные к осуществлению кислородного фотосинтеза [3].

Зеленые водоросли поставляют клеткам микобионта сахароспирты, тогда как цианобактерии – глюкозу и продукты биологической азотфиксации [4, 5]. Благодаря этому талломы цианолишайников содержат больше азота по сравнению с талломами хлоролишайников. По нашим данным [6], концентрация азота в сухой массе талломов цианолишайников составляла в среднем 3,5 %, тогда как у хлоролишайников была в четыре раза меньше. У лишайников с обоими типами фотобионта зеленые водоросли, как правило, осуществляют фотосинтез, а цианобактерии – азотфиксацию. Содержание азота в лишайниках с зеленой водорослью и цианобактериями составляет в среднем около 2,3 %. Так, например, у трехкомпонентного лишайника *Lobaria pulmonaria* на долю сахароспиртов приходилось 75 % пула сахаров, а содержание азота было немногим выше 2 % сухой массы таллома [7]. Лишайники с высоким содержанием азота характеризовались повышенным накоплением белковых и свободных аминокислот [8], что коррелировало с их более высокой метаболической активностью и способностью к быстрому росту. Микобионт может регулировать численность популяции клеток фотобионта, стимулировать синтез и выделение продуктов ассимиляции. Однако механизмы такой регуляции доподлинно неизвестны. По некоторым оценкам, микобионт получает 40–50 % всего ассимилированного клетками фотобионта углерода, значительная часть которого используется грибным компонентом для дыхания и синтеза лишайниковых веществ. Лишайниковые вещества концентрируются на поверхности гиф микобионта и могут составлять от 1 до 5 % сухой массы таллома [9].

Фотосинтетический аппарат (далее – ФСА) зеленых водорослей практически идентичен таковому высших растений [10]. Процесс фотосинтеза протекает с участием трех основных компонентов: светособирающей антенны (далее – ССК), фотохимических реакционных центров (далее – РЦ) и электрон-транспортной цепи (далее – ЭТЦ). Фотосинтетическими пигментами водоросли являются хлорофиллы *a* (Хл *a*) и *b* (Хл *b*). Практически весь Хл *b* находится в наружных антеннах фотосистемы II, тогда как большая часть Хл *a* принадлежит РЦ. У цианобактерий функцию Хл *b* в антенных структурах (фикобилисомах) выполняют билиновые пигменты, имеющие, в отличие от циклической структуры Хл, незамкнутую цепь тетрапирролов. Каротиноиды присутствуют у всех фотосинтезирующих организмов.

Диапазон концентраций Хл *a* в талломах исследованных нами двух десятков видов лишайников находился

в пределах от 0,16 до 1,3 мг/г сухой массы [11]. Виды с низким и высоким содержанием хлорофилла были обнаружены как среди хлоро-, так и среди цианолишайников. У большинства лишайников количество Хл *a* составляло 0,4–0,8 мг/г при медианном значении около 0,60 мг/г. Концентрация каротиноидов была в 2,5–3 раза меньше, чем зеленых пигментов. При этом талломы с высоким содержанием хлорофиллов накапливали больше каротиноидов. Между накоплением зеленых и желтых пигментов существует прямая связь ($r=0,96$). Так как подавляющая часть (85–90 %) биомассы талломов представлена гетеротрофными клетками микобионта, то по содержанию фотосинтетических пигментов лишайники сильно уступают листьям высших растений. Например, у лишайника *L. pulmonaria* четко очерченный альгальный слой составлял ~17 % (46 ± 6 мкм) толщины таллома, клетки зеленой водоросли имели в диаметре $4,5 \pm 0,7$ мкм [7].

Лишайники принято относить к фототрофным организмам со сравнительно низкой фотосинтетической активностью. У гидратированных и адаптированных в оптимальных условиях исследованных нами видов лишайников скорость видимого поглощения CO_2 (Фн) варьировала в широких пределах – от 0,5 до 5 мг/г сухой массы ч. При этом лишайники с высоким содержанием азота характеризовались более интенсивным фотосинтезом.

Анализ с использованием метода главных компонент показал, что функциональные параметры исследованных нами 16 видов лишайников группируются относительно двух компонент, которые суммарно описывают 76 % их изменчивости (рис. 1). Результаты анализа свидетельствуют о тесной взаимосвязи между интенсивностью нетто-фотосинтеза, содержанием азота и типом фотобионта (главная компонента 1). Взаимосвязь между содержанием зеленых и желтых пигментов определялась принад-

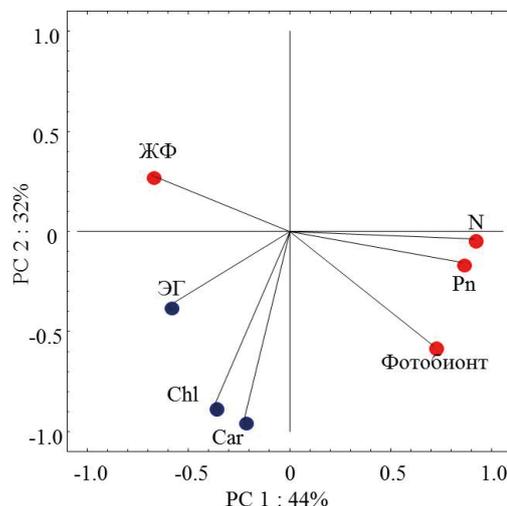


Рисунок 1. Анализ функциональных параметров 16 видов лишайников с использованием метода главных компонент.

Условные обозначения. Pn – нетто-поглощение CO_2 ; N – азот; Chl – хлорофилл; Car – каротиноиды; ЖФ – жизненная форма; ЭГ – экологическая группа; PC1 – главная компонента 1 (●); PC2 – главная компонента 2 (●).

Figure 1. The analysis of functional parameters for 16 lichen species using the method of principal components.
Keys: Pn – CO_2 net uptake; N – nitrogen; Chl – chlorophyll; Car – carotenoids; ЖФ – life form; ЭГ – ecological group; PC1 – principal component 1 (●); PC2 – principal component 2 (●).

лежностью лишайников к экологической группе по типу субстрата (главная компонента 2). Кластерный анализ функциональных параметров (переменных), вносящих основной вклад в главные компоненты, разделил изученные виды на две группы (рис. 2). В первую вошли все цианобактерные виды (1), а вторая группа разделилась еще на два кластера: хлоролишайники (2) и лишайники с двумя типами фотобионтов (3). Эти результаты свидетельствуют об определяющей значимости типа фотобионта для функционирования всей лишайниковой ассоциации.

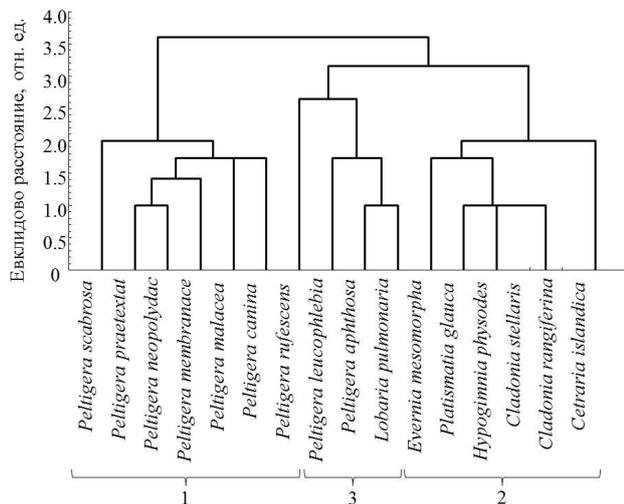


Рисунок 2. Кластерное распределение изученных видов лишайников на основе значений функциональных параметров, вносящих основной вклад в дисперсию при анализе главных компонент (см. рис. 1). Изученные виды подразделились на две группы: первая объединила все цианобактерные виды (1), вторая группа разделилась еще на два кластера: хлоролишайники (2) и лишайники с обоими типами фотобионтов (3).
Figure 2. Cluster distribution of the study lichen species by the values of functional parameters that mainly contribute to dispersion during the principal component analysis (see Figure 1). The study species divided into two groups. The first group unified all cyanobionts (1), the second group subdivided into the further two clusters: chlorolichens (2) and lichens with both types of photobionts (3).

Лишайники являются пойкилогидрическими организмами и устойчивы к действию неблагоприятных факторов [12, 13]. Они доминируют в крайних местообитаниях (Арктика, Антарктида, пустыни, высокогорья), но наиболее благоприятными для обитания лишайников являются леса, о чем свидетельствует высокое биологическое разнообразие лишайников в бореальной зоне [14].

Результаты наших исследований зависимости нетто-поглощения CO_2 от температуры, освещенности и содержания воды в талломах согласуются с отмеченными ранее другими авторами фактами повышения метаболической активности и роста бореальных видов лишайников в весенний и осенний периоды с умеренно теплой и влажной погодой. Летом при высокой температуре и низкой влажности среды талломы быстро теряют влагу и в дневные часы у них часто наблюдается выделение CO_2 , что обусловлено преобладанием дыхания микобионта над ассимиляционной активностью клеток фотобионта. Максимальные величины нетто-поглощения CO_2 были зарегистрированы нами при температуре талломов $+15...+20^\circ\text{C}$, относительном содержании в них воды около 60 % и плот-

ности потока ФАР почти на порядок ниже полной солнечной [15, 16].

Прямой солнечный свет с высокой долей УФ-излучения, особенно в сочетании с повышенной температурой, неблагоприятен для жизнедеятельности лишайников. Для защиты от избыточной радиации лишайники используют целый ряд механизмов, включая синтез защитных пигментов [17–19]. Нами проведено сравнительное изучение влияния УФ-В облучения на про-/антиоксидантный метаболизм трехкомпонентного лишайника *Peltigera aphthosa* и цианолишайника *P. rufescens* [20]. *P. rufescens* – полизональный вид с более широким географическим распространением, чем *P. aphthosa*, являющаяся циркумполярным видом. Талломы *P. rufescens* были отобраны на лугу, где они подвергались действию высокой инсоляции и температуры. В природных местообитаниях талломы *P. rufescens* получали на порядок более высокие дозы УФ-радиации, чем *P. aphthosa*, обитающая в затененных и влажных участках леса. Ежедневное в течение 10 дней облучение лишайников биологически эффективной дозой УФ-В радиации (14 кДж) приводило к накоплению в талломах продуктов перекисного окисления липидов, что является одним из показателей нарушения про-/антиоксидантного баланса клеток и развития окислительного стресса. Следует отметить, что, по сравнению с *P. aphthosa*, талломы *P. rufescens* изначально отличались более высоким содержанием продуктов липопероксидации и накапливали гораздо меньше их количество с увеличением суммарной дозы УФ-В радиации. Это свидетельствует о более высокой способности *P. rufescens* поддерживать окислительно-восстановительный баланс, что, вероятно, обусловлено адаптацией к более жестким светотемпературным условиям обитания. Облучение *P. rufescens* вызывало дозозависимое усиление активности супероксиддисмутазы (далее – СОД), фермента, катализирующего реакцию дисмутации агрессивного супероксидного анион-радикала до молекулярного кислорода и стабильного пероксида водорода. Талломы *P. aphthosa* в контроле и опыте проявляли низкую активность СОД.

У обоих видов лишайников отмечали дозозависимое увеличение активности и повышение доли дыхания по энергетически малоэффективному альтернативному пути (далее – АП). Цитохромное дыхание, функционирование которого сопряжено с образованием энергии, снижалось. При этом эффект УФ-В на дыхание был более выражен у *P. aphthosa*, в талломах которой под влиянием облучения интенсивно накапливались продукты перекисного окисления липидов и не происходило усиления активности СОД. На возможное участие АП дыхания в адаптации лишайников к действию стресса указывали и некоторые другие исследователи [21]. По нашему мнению, вовлечение АП под действием УФ-В радиации может быть обусловлено его функцией в качестве компонента антиоксидантной системы, предотвращающего перевосстановление дыхательной электрон-транспортной цепи и, следовательно, генерацию избыточного количества активных форм кислорода. С другой стороны вовлечение АП может способствовать поддержанию активности цикла ди- и трикар-

боновых кислот как источника образования множества метаболитов, участвующих в различных биосинтезах, связанных с процессами репарации, и защитных экраняющих веществ. Поскольку подавляющая часть массы таллома лишайников приходится на грибной компонент, то изменения в соотношении дыхательных путей под влиянием УФ-В мы связываем с реакцией микобионта. Исследования, выполненные на клетках зеленой водоросли, изолированных после облучения талломов *P. aphthosa*, подтвердили это предположение [22]. Полученные данные прямо указывают на участие антиоксидантной системы и дыхания в формировании устойчивости лишайников к УФ-В излучению и, следовательно, сохранении способности к фотосинтезу.

На примере модельного вида *L. pulmonaria* нами установлены закономерности изменения функциональных параметров ФСА фотобионта и адаптивные реакции энерго-пластического метаболизма лишайника в годичном цикле [23]. Показано, что отобранные в зимний период (январь) образцы проявляли фотохимическую активность и способность ассимилировать CO_2 после кратковременной гидратации и акклимации в комнатных условиях. Уже в первые минуты потенциальный квантовый выход фотосистемы II (F_v/F_m) превышал 0,5 отн. ед., а спустя 1 ч достигал 0,7 отн. ед., что близко к максимальным значениям F_v/F_m , зарегистрированным у хлоробионтных лишайников [24]. Скорость нетто-поглощения CO_2 восстанавливалась медленнее, и только спустя 20 ч с начала акклимации достигала величин, свойственных гидратированным талломам в оптимальных свето-температурных условиях. Полученные результаты свидетельствуют о высокой сохранности ФСА в зимний период и способности к быстрому восстановлению фотосинтеза с наступлением благоприятных условий среды.

Лишайники являются наиболее распространенными объектами биоиндикации [25]. При лишайноиндикации чаще всего оценивают видовое разнообразие, обилие и жизненное состояние лишайников. Снижение численности, встречаемости, репродуктивности, появление некрозов и хлорозов и, наконец, исчезновение лишайников – результат крайнего загрязнения среды. Применение эколого-физиологических методов и подходов позволяет уловить первые признаки нарушения процессов жизнедеятельности еще до появления видимых повреждений талломов. На примере лишайников, обитающих в зоне бокситового рудника, было показано, что содержание в их талломах железа и алюминия превышало фоновые значения в десятки раз. При этом подавляющая часть поллютантов была локализована на поверхности верхнего корового слоя талломов в виде слабозакрепленных твердых пылевых частиц. Относительно небольшая часть проникала в таллом и была ассоциирована с гифами медуллярного слоя микобионта [26]. Оседание твердых частиц бокситовой пыли на поверхности талломов приводило к снижению скорости ассимиляции CO_2 , что, по всей видимости, обусловлено физическим затенением, нежели прямым негативным влиянием поллютантов на клетки фотобионта. Это подтверждается отсутствием

влияния загрязнения на содержание фотосинтетических пигментов и функциональные параметры ФС II. При этом у лишайников в импактной зоне отмечали усиление вовлечения энергетически малоэффективного альтернативного дыхания, накопление продуктов липопероксидации, увеличение содержания пероксида водорода и повышение уровня активности ферментов, участвующих в нейтрализации активных форм кислорода [27, 28]. Такие симптомы можно рассматривать как предупредительный сигнал о негативных изменениях в окружающей среде для лишайнобиоты как важного компонента лесных экосистем. Следовательно, функциональные показатели могут служить чувствительным индикатором стресса и нарушения процессов жизнедеятельности лишайников в условиях антропогенного загрязнения среды задолго до появления видимых повреждений талломов.

Заключение

Полученные нами результаты существенно дополняют информацию об эколого-биологических свойствах и современном состоянии лишайнобиоты таежной зоны, углубляют представления о защитных реакциях лишайников и влиянии факторов среды на функциональную активность компонентов лишайникового симбиоза, свидетельствуют о значимости типа фотобионта для всей ассоциации.

К настоящему времени нашими исследованиями было охвачено немногим более 20 видов лишайников, преимущественно листоватой жизненной формы. Учитывая богатый видовой состав лишайнобиоты, ее роль в растительных сообществах и экосистемах таежной зоны, представляется целесообразным продолжить исследования лишайников, сочетая классические эколого-физиологические методы и подходы с молекулярными. Актуальными, на наш взгляд, являются следующие направления: 1) сравнительное изучение фотосинтеза и сопряженных процессов у лишайников с разным типом фотобионтов; 2) выявление физиологических и молекулярных механизмов адаптации симбионтов и оценка их вклада в формирование устойчивости лишайников; 3) изучение систем сигналинга и взаимодействия между компонентами лишайникового симбиоза; 4) характеристика метаболома и изучение вторичного метаболизма лишайников, выявление роли лишайниковых веществ в поддержании устойчивости симбиоза.

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Источники и литература

1. Флора лишайников России: биология, экология, разнообразие, распространение и методы изучения лишайников / под ред.: М. П. Андреева и Д. Е. Гимельбрант. – Москва ; Санкт-Петербург : Товарищество научных изданий КМК, 2014. – 392 с.
2. Манойленко, К. В. Академик А. С. Фаминцын: от фундаментальной науки к запросам сельского хозяйства / К. В. Манойленко // Сельскохозяйственная биология. – 2010. – Т. 45, № 1. – С. 117–121.

3. Войцехович, А. А. Фотобионты лишайников. I: Разнообразие, экологические особенности, взаимоотношения и пути совместной эволюции с микобионтом / А. А. Войцехович, Т. И. Михайлюк, Т. М. Дариенко // Альгология. – 2011. – Т. 21. – С. 3–26.
4. Honegger, R. Metabolic interactions at the mycobiont-photobiont interface in lichens / R. Honegger // Plant Relationships / eds. G. C. Carroll, P. Tiudzynsk. – Berlin Heidelberg : Springer, 1997. – P. 209–221.
5. Nash III, T. H. Nitrogen, its metabolism and potential contribution to ecosystems / T. H. Nash III // Lichen biology / ed. T. H. Nash III. – Cambridge Univ.Press, 2008. – P. 216–251.
6. Табаленкова, Г. Н. Элементный состав биомассы некоторых лишайников бореальной зоны на европейском Северо-Востоке / Г. Н. Табаленкова, И. В. Далькэ, Т. К. Головки // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. – 2016. – Т. 18, № 2. – С. 221–225.
7. Функциональная экология лишайника *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. в таежной зоне на европейском северо-востоке России / Т. К. Головки, И. В. Далькэ, О. В. Дымова [и др.] // Известия Коми научного центра УрО РАН. – 2018. – № 3 (35). – С. 23–33. – DOI: 10.19110/1994-5655-2018-3-23-33
8. Табаленкова, Г. Н. Аминокислотный состав биомассы некоторых лишайников таежной зоны на европейском Северо-Востоке / Г. Н. Табаленкова, И. В. Далькэ, И. Г. Захожий // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. – 2017. – Т. 19, № 2 (3). – С. 556–560.
9. Радлане, Т. Особенности вторичного метаболизма и хемосистематика лишайников / Т. Радланг, А. Саар // Флора лишайников России: биология, экология, разнообразие, распространение и методы изучения лишайников. – Москва ; Санкт-Петербург : Товарищество научных изданий КМК, 2014. – С. 142–160.
10. Blankenship, R. E. Molecular mechanisms of photosynthesis / R. E. Blankenship. – Blackwell Science Ltd., 2002. – 321 p.
11. Фотосинтетические пигменты и азот в талломах лишайников бореальной флоры / Т. К. Головки, О. В. Дымова, Г. Н. Табаленкова [и др.] // Теоретическая и прикладная экология. – 2015. – № 4. – С. 74–80.
12. Oliver, M. J. Desiccation-tolerance of plant tissues: A mechanistic overview / M. J. Oliver, J. D. Bewley // Horticultural Reviews. – John Wiley & Sons, Ltd, 1996. – P. 171–213. – DOI: 10.1002/9780470650608.ch3
13. Kappen, L. Opportunistic growth and desiccation tolerance: the ecological success of poikilohydrous autotrophs / L. Kappen, F. Valladares // Handbook of Functional Plant Ecology / eds. F. Pugnaire, F. Valladares. – New York : Marcel Dekker, Inc., 1999. – P. 9–80.
14. Пыстина, Т. Н. Лишайники таежных лесов европейского Северо-Востока: подзоны южной и средней тайги / Т. Н. Пыстина. – Екатеринбург : Уральское отделение РАН, 2003. – 239 с.
15. Устойчивость лишайников бореальной зоны к воздействию природных и антропогенных факторов / Т. К. Головки, И. Г. Захожий, И. В. Далькэ [и др.] // Биологические аспекты распространения, адаптации и устойчивости растений : материалы Всероссийской научной конференции (с международным участием) (15–18 мая 2016 г., Саранск). – Саранск : Изд-во Мордовского ун-та, 2016. – С. 94–97.
16. Головки, Т. К. Эколого-биологические и функциональные свойства лишайников таежной зоны европейского северо-востока России (обзор) / Т. К. Головки, М. А. Шелякин, Т. Н. Пыстина // Теоретическая и прикладная экология. – 2020. – № 1. – С. 6–13. – DOI: 10.25750/1995-4301-2020-1-006-013
17. Photoprotection in lichens: adaptations of photobionts to high light / R. P. Beckett, F. Minibayeva, K. A. Solhaug, T. Roach / Lichenologist. – 2021. – Vol. 53. – P. 21–33. – DOI: 10.1017/S0024282920000535
18. Beckett, R. P. Adaptations of lichens to fluctuating light – gaps in forest, gaps in our knowledge / R. P. Beckett, F. V. Minibayeva // Лишайники: от молекул до экосистем: материалы докладов Международной конференции (1–5 июля 2024 г., Сыктывкар) [Электронное издание]. – Сыктывкар, 2024. – С. 9–11. – DOI: 10.5281/zenodo.13284771
19. Минибаева, Ф. В. Пигменты лишайников: «цветная» стратегия стрессовой устойчивости / Ф. В. Минибаева // Лишайники: от молекул до экосистем : материалы докладов Международной конференции (1–5 июля 2024 г., Сыктывкар) [Электронное издание]. – Сыктывкар, 2024. – С. 59–61. – DOI: 10.5281/zenodo.13284771
20. Shelyakin, M. A. The effect of UV-B radiation on the antioxidant system in the *Peltigera aphthosa* and *Peltigera rufescens* lichens / M. A. Shelyakin, E. V. Silina, T. K. Golovko // J. Sib. Fed. Univ. Biol. – 2021. – Vol. 14, N 3. – P. 328–338. – DOI: 10.17516/1997-1389-0359
21. Beckett, R. P. Stress physiology and the symbiosis / R. P. Beckett, I. Kranner, F. V. Minibayeva // Lichen biology / ed. T.H. Nash III. – Cambridge : Cambridge University Press, 2008. – P. 134–151.
22. UV-B induced changes in respiration and antioxidant enzyme activity in the foliose lichen *Peltigera aphthosa* (L.) Willd. / M. Shelyakin, R. Malyshev, E. Silina [et al.] // Acta Physiologiae Plantarum. – 2022. – Vol. 44. – P. 116. – DOI: 10.1007/s11738-022-03457-9
23. Photosynthetic and respiratory capacity of foliose lichen *Lobaria pulmonaria* throughout the annual cycle / M. A. Shelyakin, I. G. Zakhochiy, I. V. Dalke [et al.] // Russian Journal of Plant Physiology. – 2021. – Vol. 68, N 6. – P. 1048–1058. – DOI: 10.1134/S1021443721060182
24. Rasche, U. Evaluation of instant light-response curves of chlorophyll fluorescence parameters obtained with a portable chlorophyll fluorometer on site in the field / U. Rascher, M. Liebig, U. Lüttge // Plant Cell Environ. – 2000. – Vol. 23. – P. 1397. – DOI: 10.1046/j.1365-3040.2000.00650.x
25. Бязров, Л. Г. Лишайники в экологическом мониторинге / Л. Г. Бязров. – Москва : Научный мир, 2002. – 336 с.
26. Zakhochiy, I. G. Accumulation and localization of metals in lichen thallus under conditions of dust pollution during open mining of boxite deposits / I. G. Zakhochiy, M. A.

- Shelyakin // Russian Journal of Ecology. – 2024. – Vol. 55, N 1. – P. 32–41. – DOI: 10.1134/S106741362401009
27. Effects of dust pollution on photosynthesis and respiration parameters of lichens in the bauxite mine area / M. A. Shelyakin, I. G. Zakhochiy, I. V. Dalke [et al.] // Russian Journal of Plant Physiology. – 2024. – Vol. 71. – P. 116. – DOI: 10.1134/S1021443724605536
 28. Реакция лишайников на загрязнение среды при добыче бокситовой руды в таежной зоне / Т. К. Головкин, М. А. Шелякин, И. Г. Захожий [и др.] // Теоретическая и прикладная экология. – 2018. – № 2. – С. 44–53. – DOI: 10.25750/1995-4301-2018-2-044/2-053/1
- ## References
1. Flora lishaynikov Rossii : biologiya, ekologiya, raznoobrazie, rasprostraneniye i metody izucheniya lishaynikov [Lichen flora of Russia: Biology, ecology, diversity, distribution and methods of studying lichens] / eds. M. P. Andreyev and D. Ye. Gimel'brant. – Moscow ; Saint-Petersburg : Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2014. – 392 p.
 2. Manoylenko, K. V. Akademik A. S. Famintsyn: ot fundamentalnoy nauki k zaprosam selskogo khozyaystva [Academician A. S. Famintsyn: from fundamental science to agricultural needs] / K. V. Manoylenko // Selskokhozyaystvennaya biologiya [Agricultural Biology]. – 2010. – Vol. 45, № 1. – P. 117–121.
 3. Voytsekhovich, A. A. Fotobionty lishaynikov. I: Raznoobrazie, ekologicheskiye osobennosti, neprinyatiye i put sovmestnoy evolyutsii s mikobiontom [Lichen photobionts. I: Diversity, ecological features, relationships and ways of coevolution with the mycobiont] / A. A. Voytsekhovich, T. I. Mikhaylyuk, T. M. Dariyenko // Algologiya [Algology]. – 2011. – Vol. 21. – P. 3–26.
 4. Honegger, R. Metabolic interactions at the mycobiont-photobiont interface in lichens / R. Honegger // Plant Relationships / eds. G. C. Carroll, P. Tiudzynsk. – Berlin Heidelberg : Springer, 1997. – P. 209–221.
 5. Nash III, T. H. Nitrogen, its metabolism and potential contribution to ecosystems / T. H. Nash III // Lichen biology / ed. T. H. Nash III. – Cambridge Univ. Press, 2008. – P. 216–251.
 6. Tabalenkova, G. N. Elementnyy sostav biomassy nekotorykh lishaynikov boreal'noy zony na Yevropeyskom Severo-Vostoke [Elemental composition of the biomass of some lichens of the boreal zone in the European North-East] / G. N. Tabalenkova, I. V. Dalke, T. K. Golovko // Proceedings of the Samara Science Centre of the Russian Academy of Sciences. – 2016. – Vol. 18, № 2. – P. 221–225.
 7. Funktsionalnaya ekologiya lishaynika *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. v tayezhnoy zone na yevropeyskom severo-vostoke Rossii [Functional ecology of the lichen *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. in the taiga zone in the European North-East of Russia] / T. K. Golovko, I. V. Dalke, O. V. Dymova [et al.] // Proceedings of the Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences. – 2018. – № 3 (35). – P. 23–33.
 8. Tabalenkova, G. N. Aminokislotnyy sostav biomassy nekotorykh lishaynikov tayezhnoy zony na Yevropeyskom Severo-Vostoke [Amino acid composition of the biomass of some lichens in the taiga zone of the European North-East] / G. N. Tabalenkova, I. V. Dalke, I. G. Zakhochiy // Proceedings of the Samara Science Centre of the Russian Academy of Sciences. – 2017. – Vol. 19, № 2 (3). – P. 556–560.
 9. Randlang, T. Osobennosti vtorichnogo metabolizma i khemosistematika lishaynikov [Features of secondary metabolism and chemosystematics of lichens] / T. Randlang, A. Saag // Flora lishaynikov Rossii: biologiya, ekologiya, raznoobrazie, rasprostraneniye i metody izucheniya lishaynikov [Lichen flora of Russia: biology, ecology, diversity, distribution and methods of studying lichens]. – Moscow ; Saint-Petersburg : Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2014. – P. 142–160.
 10. Blankenship, R. E. Molecular mechanisms of photosynthesis / R. E. Blankenship. – Blackwell Science Ltd., 2002. – 321 p.
 11. Golovko, T. K. Fotosinteticheskiye pigmenty i azot v talomakh lishaynikov borealnoy flory [Photosynthetic pigments and nitrogen in thalli of boreal flora lichens] / T. K. Golovko, O. V. Dymova, G. N. Tabalenkova, T. N. Pystina // Teoreticheskaya i prikladnaya ekologiya [Theoretical and Applied Ecology]. – 2015. – № 4. – P. 74–80.
 12. Oliver, M. J. Desiccation-tolerance of plant tissues: A mechanistic overview / M. J. Oliver, J. D. Bewley // Horticultural Reviews. – John Wiley & Sons, Ltd, 1996. – P. 171–213.
 13. Kappen, L. Opportunistic growth and desiccation tolerance: the ecological success of poikilohydrous autotrophs / L. Kappen, F. Valladares // Handbook of Functional Plant Ecology / eds. F. Pugnaire, F. Valladares. – New York : Marcel Dekker, Inc., 1999. – P. 9–80.
 14. Pystina, T. N. Lishayniki tayozhnykh lesov Yevropeyskogo Severo-Vostoka: podzony yuzhnoy i sredney taygi [Lichens of taiga forests of the European North-East: sub-zones of the southern and middle taiga] / T. N. Pystina. – Ekaterinburg : Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, 2003. – 239 p.
 15. Golovko, T. K. Ustoychivost lishaynikov borealnoy zony k vozdeystviyu prirodnykh i antropogennykh faktorov [Resistance of boreal zone lichens to the impact of natural and anthropogenic factors] / T. K. Golovko, I. G. Zakhochiy, I. V. Dalke [et al.] // Biologicheskiye aspekty rasprostraneniya, adaptatsii i ustoychivosti rasteniy [Biological aspects of distribution, adaptation and resistance of plants]: Materials of the All-Russian (with International Participation) Scientific Conference (May 15–18, 2016, Saransk). – Saransk : Izd-vo Mordovskogo un-ta, 2016. – P. 94–97.
 16. Golovko, T. K. Ekologo-biologicheskiye i funktsionalnye svoystva lishaynikov tayezhnoy zony yevropeyskogo severo-vostoka Rossii (obzor) [Ecological, biological and functional properties of lichens of the taiga zone of the European North-East of Russia (review)] / T. K. Golovko, M. A. Shelyakin, T. N. Pystina // Teoreticheskaya i priklad-

- naya ekologiya [Theoretical and Applied Ecology]. – 2020. – № 1. – P. 6–13.
17. Beckett, R. P. Photoprotection in lichens: adaptations of photobionts to high light / R. P. Beckett, F. Minibaeva, K. A. Solhaug, T. Roach / *Lichenologist*. – 2021. – Vol. 53. – P. 21–33.
 18. Beckett, R. P. Adaptations of lichens to fluctuating light – gaps in forest, gaps in our knowledge / R. P. Beckett, F. V. Minibaeva // *Lishayniki: ot molekul do ekosistem [Lichens: from molecules to ecosystems]: Proceedings of the International Conference (July 1–5, 2024, Syktyvkar) [Electronic book]*. – Syktyvkar, 2024. – P. 9–11.
 19. Minibaeva, F. V. Pigmenty lishaynikov: «tsvetnaya» strategiya stressovoy ustoychivosti [Lichen pigments: a “color” strategy of stress resistance] / F. V. Minibaeva // *Lishayniki: ot molekul do ekosistem [Lichens: from molecules to ecosystems]: Proceedings of the International Conference (July 1–5, 2024, Syktyvkar) [Electronic book]*. – Syktyvkar, 2024. – P. 59–61.
 20. Shelyakin, M. A. The effect of UV-B radiation on the antioxidant system in the *Peltigera aphthosa* and *Peltigera rufescens* lichens / M. A. Shelyakin, E. V. Silina, T. K. Golovko // *J. Sib. Fed. Univ. Biol.* – 2021. – Vol. 14, № 3. – P. 328–338.
 21. Beckett, R. P. Stress physiology and the symbiosis / R. P. Beckett, I. Kranner, F. V. Minibaeva // *Lichen biology*. Nash TH (ed). – Cambridge : Cambridge University Press, 2008. – P. 134–151.
 22. Shelyakin, M. UV-B induced changes in respiration and antioxidant enzyme activity in the foliose lichen *Peltigera aphthosa* (L.) Willd. / M. Shelyakin, R. Malyshev, E. Silina [et al.] // *Acta Physiologiae Plantarum*. – 2022. – Vol. 44. – P. 116.
 23. Shelyakin, M. A. Photosynthetic and respiratory capacity of foliose lichen *Lobaria pulmonaria* throughout the annual cycle / M. A. Shelyakin, I. G. Zakhozhiy, I. V. Dalke [et al.] // *Russian Journal of Plant Physiology*. – 2021. – Vol. 68, № 6. – P. 1048–1058.
 24. Rasche, U. Evaluation of instant light-response curves of chlorophyll fluorescence parameters obtained with a portable chlorophyll fluorometer on site in the field / U. Rascher, M. Liebig, U. Lüttge // *Plant Cell Environ.* – 2000. – Vol. 23. – P. 1397.
 25. Byazrov, L. G. Lishayniki v ekologicheskom monitoringe [Lichens in environmental monitoring] / L. G. Byazrov. – Moscow : Nauchnyy mir, 2002. – 336 p.
 26. Zakhozhiy, I. G. Accumulation and localization of metals in lichen thallus under conditions of dust pollution during open mining of bauxite deposits / I. G. Zakhozhiy, M. A. Shelyakin // *Russian Journal of Ecology*. – 2024. – Vol. 55, № 1. – P. 32–41.
 27. Shelyakin, M. A. Effects of dust pollution on photosynthesis and respiration parameters of lichens in the bauxite mine area / M. A. Shelyakin, I. G. Zakhozhiy, I. V. Dalke [et al.] // *Russian Journal of Plant Physiology*. – 2024. – Vol. 71. – P. 116.
 28. Golovko, T. K. Reaktsiya lishaynikov na zagryazneniye sredey pri dobyche boksitovoy rudy v tayozhnoy zone [Reaction of lichens to environmental pollution during bauxite ore mining in the taiga zone] / T. K. Golovko, M. A. Shelyakin, I. G. Zakhozhiy [et al.] // *Teoreticheskaya i prikladnaya ekologiya [Theoretical and Applied Ecology]*. – 2018. – № 2. – P. 44–53.

Благодарность (госзадание):

Работа выполнена в рамках государственного задания по теме «Фотосинтез, дыхание и биоэнергетика растений и фототрофных организмов (физиолого-биохимические, молекулярно-генетические и экологические аспекты), номер государственной регистрации 122040600021-4.

Acknowledgements (state task):

The work was performed within the frames of the state task “Photosynthesis, respiration and bioenergetics of plants and phototrophic organisms (physiological-biochemical, molecular-genetic and ecological aspects)”, state registration number 122040600021-4.

Информация об авторах:

Головко Тамара Константиновна – доктор биологических наук, профессор, главный научный сотрудник Института биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук; Scopus Author ID: 7004365574; <https://orcid.org/0000-0002-7993-9541> (167982, Российская Федерация, Республика Коми, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28; e-mail: golovko@ib.komisc.ru).

Шелякин Михаил Анатольевич – кандидат биологических наук, научный сотрудник Института биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук; Scopus Author ID: 56104108400; <https://orcid.org/0000-0001-8537-6995> (167982, Российская Федерация, Республика Коми, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28; e-mail: shelyakin@ib.komisc.ru).

About the authors:

Tamara K. Golovko – Professor, Doctor of Sciences (Biology), Chief Researcher, Institute of Biology, Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Science; Scopus Author ID: 7004365574, <https://orcid.org/0000-0002-7993-9541> (28 Kommunisticheskaya st., Syktyvkar, Komi Republic, Russian Federation, 167982; e-mail: golovko@ib.komisc.ru).

Mikhail A. Shelyakin – Candidate of Sciences (Biology), Researcher, Institute of Biology, Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Science; Scopus Author ID: 56104108400, <https://orcid.org/0000-0001-8537-6995> (28 Kommunisticheskaya st., Syktyvkar, Komi Republic, Russian Federation, 167982; e-mail: shelyakin@ib.komisc.ru).

Для цитирования:

Головко, Т. К. Эколого-физиологические исследования фотосинтеза и сопряженных процессов в лишайниках (обзор) / Т. К. Головко, М. А. Шелякин // Известия Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук. Серия «Экспериментальная биология и экология». – 2024. – № 9 (75). – С. 5–12.

For citation:

Golovko, T. K. Ekologo-fiziologicheskie issledovaniya fotosinteza i sopryazhennyh processov v lishajnikah (obzor) [Ecological and physiological studies of photosynthesis and associated processes in lichens (review)] / T. K. Golovko, M. A. Shelyakin // Proceedings of the Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences. Series “Experimental Biology and Ecology”. – 2024. – № 9 (75). – P. 5–12.

Дата поступления статьи: 21.08.2024

Принято решение о публикации:

Received: 21.08.2024

Accepted: 19.09.2024