

УДК 582.29[581.5+581.19](99)

Ю. Г. ГИГИНЯК¹, В. Е. МЯМИН¹, О. И. БОРОДИН¹, П. Н. БЕЛЫЙ², О. Л. КАНДЕЛИНСКАЯ³,
Е. Р. ГРИЩЕНКО³, К. Ю. РИПИНСКАЯ³, Е. А. ДАВЫДОВ⁴

ЭКОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ НЕКОТОРЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ЛИХЕНОБИОТЫ АНТАРКТИДЫ

¹Научно-практический центр НАН Беларуси по биоресурсам, Минск, Беларусь,
e-mail: antarctida_2010@mail.ru, vladmiamin@mail.ru, zoology@biobel.by

²Центральный ботанический сад НАН Беларуси, Минск, Беларусь, e-mail: pavel.bely@tut.by

³Институт экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича НАН Беларуси, Минск, Беларусь,
e-mail: okandy@yandex.ru, helegreen@yandex.ru, kristina.ripinskaya@gmail.com

⁴Алтайский государственный университет, Барнаул, Россия, e-mail: eadavydov@yandex.ru

Установлено, что функциональная активность эндогенных лектинов лишайников, произрастающих в экстремальных условиях Антарктиды, характеризуется видоспецифичностью, пластичностью и зависит от условий произрастания. Предполагается, что белки, в том числе эндогенные лектины таллома лишайников Антарктиды, вовлечены в механизмы адаптации к экстремальным воздействиям и изменяющимся условиям среды обитания.

Ключевые слова: лишайники, белки, лектины, адаптация.

Y. G. GIGINIAK¹, V. E. MIAMIN¹, O. I. BORODIN¹, P. N. BELY², O. L. KANDELINSKAYA³,
E. R. GRISCHENKO³, K. Y. RIPINSKAYA³, E. A. DAVYDOV⁴

ECOLOGICAL AND BIOCHEMICAL FEATURES OF ANTARCTICA LICHEN BIOTA REPRESENTATIVES

¹Scientific and Practical Center for Bioresources of the National Academy of Sciences of Belarus,
Minsk, Belarus, e-mail: antarctida_2010@mail.ru, vladmiamin@mail.ru, zoology@biobel.by

²Central Botanical Garden of the National Academy of Sciences of Belarus, Minsk, Belarus, e-mail: pavel.bely@tut.by

³V. F. Kuprevich Institute of Experimental Botany of the National Academy of Sciences of Belarus,
Minsk, Belarus, e-mail: okandy@yandex.ru, helegreen@yandex.ru, kristina.ripinskaya@gmail.com

⁴Altai State University, Barnaul, Russia, e-mail: eadavydov@yandex.ru

It is found that endogenous lectin activity index of lichens growing in the extreme conditions of Antarctica is characterized by species specificity, flexibility and depends on the growing conditions. It is assumed that the endogenous lectins and other proteins of the Antarctica lichen thallus are involved in the mechanisms of adaptation to the extreme influences and changing habitat conditions.

Keywords: lichens, proteins, lectins, adaptation.

Введение. Лишайники представляют собой глубоко интегрированный симбиотический комплекс неродственных организмов – фототрофного циано- и/или фикобионта и гетеротрофного микосимбионта (грибов отдела аскомицетов, реже – базидиомицетов), что является необходимым условием их структурно-функциональной целостности и экологической пластичности [1]. Благодаря чувствительности к изменениям баланса природных циклов и высокому адаптивному потенциалу лишайники являются не только биоиндикаторами экологического состояния окружающей среды, но и способны осваивать местообитания и субстраты, недоступные для высших растений [2–5]. Кроме того, они являются источником уникальных физиологически активных веществ (лишайниковых кислот, полисахаридов, витаминов, минеральных веществ, фенольных соединений, белков, аминокислот), что определяет их фармакологическую, а для некоторых регионов – питательную и кормовую ценность [6–11].

В этой связи возрастает значимость не только ботанико-экологических исследований видового разнообразия лишенобиоты, вклада лишайников в формирование структуры и функционирование различных экосистем, но и понимания физиолого-биохимических механизмов, лежащих в основе их адаптации к действию экстремальных факторов и изменяющихся условий среды. Подобный комплексный подход является необходимой основой для разработки мероприятий по охране и рациональному использованию лишайников, в том числе в качестве биоиндикаторов экологического состояния биосферы.

Относительно малоизученным аспектом неспецифической устойчивости лишайников является возможность участия в этом процессе гликопротеинов семейства лектинов, способных к избирательному и обратимому связыванию гликолигандов благодаря наличию углеводсвязывающих сайтов и, как полагают, индуцибельному синтезу при действии биотических и абиотических факторов среды [12–17].

Значимость лектинов в физиологии лишайника определяется их участием в реализации процессов селективного узнавания и специфического взаимодействия партнеров симбиоза, в установлении и регулировании симбиотических взаимоотношений между ними, в образовании и развитии функционально активного таллома. Предполагается, что у цианолишайников лектины, локализованные на поверхности гиф микобионта, специфично связываются с углеводными детерминантами клеточных стенок компетентных цианобактерий при контакте [18–24]. У трехкомпонентных лишайников ведущую роль в этом процессе выполняют специфические АВР-белки (algal binding protein) микобионта, являющиеся компонентами его клеточных стенок, и лектины. Например, у трехкомпонентного лишайника *Peltigera aphthosa* в состав клеточных стенок молодых частей таллома (апикальная и медиальная зоны) помимо АВР-белков, участвующих в связывании фикобионта таллома – зеленой водоросли рода *Coccomyxa*, входят лектины, осуществляющие селективное узнавание цианобактерий рода *Nostoc*, формирующих поверхностные цефалодии [25].

Заслуживает внимания мнение, согласно которому показатель функциональной активности лектинов таллома лишайников отражает их физиологический статус [26]. Однако в литературе весьма фрагментарны сведения о метаболизме лектинов в лишайниках Антарктиды.

Цель работы – исследование варибельности показателей функциональной активности эндогенных лектинов и содержания белка у представителей лишенобиоты различных экологических групп, произрастающих в Антарктиде.

Объекты и методы исследований. Объектами исследования являлись виды, собранные на территории Антарктиды и относящиеся к следующим семействам: Пармелиевые – *Parmeliaceae* Zenker (*Pseudephebe minuscula* (Nyl. ex Arnold) Brodo & D. Hawksw., *Usnea aurantiacoatra* (Jatta) Krog & Swinscow, *U. sphacelata* R. Br.), Телосхистовые – *Teloschistaceae* Zahlbr. (*Xanthoria elegans* (Link) Th. Fr.), Фисциевые – *Physciaceae* Zahlbr. (*Physcia caesia* (Hoffm.) Hampe ex Fűrnr.), Умбиликариевые – *Umbilicariaceae* Chevall. (*Umbilicaria africana* (Jatta) Krog & Swinscow, *U. aprina* Nyl., *U. decussata* (Vill.) Zahlbr.).

Сбор лишайников осуществляли на территории Западной Антарктиды в районе российской станции «Беллинсгаузен», а также на побережье Восточной Антарктиды в районе Земли Эндерби, где расположена российская сезонная полевая база «Молодежная», и в районе белорусской антарктической полевой базы «Гора Вечерняя».

Лишайники определяли стандартными методами световой микроскопии. Талломы лишайников изучали под бинокулярной лупой Zeiss Stemi 2000-C. Кроме того, исследовали микроскопические срезы талломов под микроскопом Zeiss Axiol Lab A1. Для камеральной обработки собранных образцов лишайников использовали определители и недавно опубликованные данные [27–29]. При определении видовой принадлежности образцов применяли следующие химические реактивы: 10 %-ный водный раствор гидроксида калия – КОН, насыщенный водный раствор гипохлорита кальция – CaCl_2O_2 , 10 %-ный спиртовой раствор парафенилендиамина – $\text{C}_6\text{H}_4(\text{NH}_2)_2$. Изучение состава лишайниковых веществ проводили методом тонкослойной хроматографии в системе растворителей С, описанной S. Huneck и I. Yoshimura [30], на пластинах Sorbifil ПТСХ-АФ-А

(Россия). Кроме того, использовали метод идентификации некоторых лишайниковых веществ, основанный на их способности флуоресцировать под воздействием ультрафиолетового излучения. Для этого применяли ртутно-кварцевые источники излучения с длиной волны 254 и 356 нм.

Подготовку экстрактов для оценки гемагглютинирующей активности эндогенных фитолектинов осуществляли посредством гомогенизации растительного сырья в 0,9 %-ном растворе NaCl в соотношении 1:6. Гомогенат перемешивали в течение суток, осадок отделяли путем фильтрации через капроновую ткань и центрифугирования в течение 15 мин при 5000 об/мин [31].

Идентификацию гемагглютинирующей активности лектинов осуществляли на иммунологических планшетах с U-образными лунками посредством микротитрования исследуемых белков с последующим добавлением в них 2,5 %-ной суспензии эритроцитов кролика. Реакцию проводили при комнатной температуре и результат (гемагглютинацию) регистрировали через 2 ч после начала титрования. Гемагглютинирующую активность лектинов выражали в величинах, обратных минимальной концентрации белка, при которой отмечали реакцию гемагглютинации (мкг белка/мл^{-1}) в пересчете на воздушно-сухую массу (в ЕД/мг белка) [12].

Концентрацию белка определяли по методу Bradford [32]. Показатель содержания белка в таломе выражали в мкг/г воздушно-сухой массы.

Статистическую обработку данных проводили с использованием программы Excel и по Доспехову [33].

Результаты и их обсуждение. Первые сведения о лишайниках Земли Эндерби опубликованы в работах российских ученых-лихенологов Н. С. Голубковой, В. П. Савича, И. М. Симонова [34–37]. В начале 1990-х годов М. П. Андреевым проведены исследования лишайнобиоты Западной и Восточной Антарктиды [38–41]. Кроме того, лишайнобиоту Антарктиды интенсивно исследуют зарубежные ученые [42].

Во время антарктических экспедиций 2009–2015 гг. О. И. Бородиным, Ю. Г. Гигиняком и В. Е. Мяминым впервые проведен сбор лишайников на территории Восточной Антарктиды в окрестностях базы «Гора Вечерняя», расположенной на побережье моря Космонавтов. Белорусская база находится в 20 км восточнее сезонной полевой базы «Молодежная». Район исследования охватывал окрестности горы Вечерняя мыса Доступный, отроги сопки Рубин, а также возвышенности 55,1; 95,1; 128,9. Сбор материала проводили на высотах от 15 до 253 м над уровнем моря (рис. 1).

Исследованные виды лишайников Антарктиды произрастали на участках, свободных ото льда, не образовывали сплошного покрова и вместе со мхами формировали своеобразные лишайниково-моховые пустыни. Преимущественно это были скальные либо песчаные обнажения, открытые большую часть сезона (конец весны, лето и начало осени).



Рис. 1. Локалитеты лишайников, собранных на территории Восточной Антарктиды в районе базы «Гора Вечерняя»

По приуроченности к субстрату исследованные представители лишенофлоры относились к одной экологической группе эпилитных лишайников и характеризовались листоватой или кустистой жизненной формой (табл. 1).

Таблица 1. Краткая экологическая характеристика изученных представителей лишенобиоты Антарктиды

Название	Экологическая группа (по приуроченности к субстрату произрастания)	Жизненная форма	Местонахождение
Семейство Пармелиевые – <i>Parmeliaceae</i> Zenker			
<i>Pseudephebe minuscula</i> (Nyl. ex Arnold) Brodo & D. Hawksw.	Эпилитный лишайник. Субстрат – коренные породы	Таллом кустистый	Восточная Антарктида, мыс Доступный
<i>Usnea aurantiacoatra</i> (Jacq.) Bory	Эпилитный лишайник. Субстрат – коренные породы	Таллом кустистый	Западная Антарктида
<i>Usnea sphacelata</i> R. Br.	Эпилитный лишайник. Субстрат – коренные породы	Таллом кустистый	Западная Антарктида
Семейство Фисциевые – <i>Physciaceae</i> Zahlbr.			
<i>Physcia caesia</i> (Hoffm.) Hampe ex Fűrnr.	Эпилитный лишайник. Субстрат – коренные породы	Таллом листоватый	Восточная Антарктида
Семейство Телосхистовые – <i>Teloschistaceae</i> Zahlbr.			
<i>Xanthoria elegans</i> (Link) Th. Fr.	Эпилитный лишайник. Субстрат – коренные породы	Таллом листоватый	Восточная Антарктида
Семейство Умбиликариевые – <i>Umbilicariaceae</i> Chevall.			
<i>Umbilicaria aprina</i> Nyl.	Эпилитный лишайник. Субстрат – коренные породы	Таллом листоватый	Восточная Антарктида, мыс Доступный
<i>Umbilicaria africana</i> (Jatta) Krog & Swinscow	Эпилитный лишайник. Субстрат – коренные породы	Таллом листоватый	Восточная Антарктида
<i>Umbilicaria decussata</i> (Vill.) Zahlbr.	Эпилитный лишайник. Субстрат – коренные породы	Таллом листоватый	Восточная Антарктида

Анализ активности эндогенных лектинов и содержания белка в талломе отдельных представителей лишенобиоты Антарктиды позволил выявить значительную вариабельность данных показателей в зависимости от вида (табл. 2). Так, в исследуемых образцах показатель гемагглютинирующей активности лектинов варьировался от 1418,4 ЕД/мг белка (*Umbilicaria aprina*) до 33542,4 ЕД/мг белка (*Physcia caesia*). В среднем по активности лектинов анализируемые семейства можно было представить в следующей последовательности: *Physciaceae* > *Parmeliaceae* > *Teloschistaceae* > *Umbilicariaceae*.

Таблица 2. Активность эндогенных лектинов и содержание белка в талломе лишайников, собранных на территории Антарктиды

Название	Гемагглютинирующая активность лектинов, ЕД/мг белка	Содержание белка, мкг/г возд.-сух. массы
Семейство Пармелиевые – <i>Parmeliaceae</i> Zenker		
<i>Pseudephebe minuscula</i> (Nyl. ex Arnold) Brodo & D. Hawksw.	15238,0 ± 2177,0	394,0 ± 2,0
<i>Usnea aurantiacoatra</i> (Jacq.) Bory	2308,0 ± 20,3	130,0 ± 1,3
<i>Usnea sphacelata</i> R. Br.	2105,0 ± 10,3	75,2 ± 1,6
Семейство Телосхистовые – <i>Teloschistaceae</i> Zahlbr.		
<i>Xanthoria elegans</i> (Link) Th. Fr.	5962,7 ± 1147,5	966,2 ± 3,9
Семейство Фисциевые – <i>Physciaceae</i> Zahlbr.		
<i>Physcia caesia</i> (Hoffm.) Hampe ex Fűrnr.	33542,4 ± 6342,1	587,5 ± 13,6
Семейство Умбиликариевые – <i>Umbilicariaceae</i> Chevall.		
<i>Umbilicaria aprina</i> Nyl.	2475,4 ± 225,0	710,3 ± 17,3
<i>Umbilicaria africana</i> (Jatta) Krog & Swinscow	1418,4 ± 141,8	564,0 ± 9,8
<i>Umbilicaria decussata</i> (Vill.) Zahlbr.	1678,3 ± 323,0	571,3 ± 4,6

Наибольшее количество белка в талломе было отмечено у видов *Xanthoria elegans* и *Umbilicaria aprina*, наименьшее – у представителей рода *Usnea* и у семейства *Parmeliaceae*.

Следует отметить, что изменение условий произрастания лишайников оказывало влияние на активность эндогенных лектинов в талломе, что определило не только межвидовую вариабельность данного показателя, но и его флуктуации внутри вида (рис. 2).

Согласно приведенным на рис. 2 данным, показатель активности эндогенных лектинов в талломе лишайника *Umbilicaria aprina*, произраставших на твердом субстрате в районе озера Верхнее, был ниже, чем у образцов, собранных на субстрате мыса Доступный ($НСР_{0,05} = 1755,0$ ЕД/мг белка; разность (d) между показателями активности лектинов в указанных образцах была существенна при уровне значимости 5 %, т. е. $d > НСР_{0,05}$).

Для вида *Pseudephebe minuscula* наблюдался аналогичный эффект: показатель функциональной активности лектинов в талломе образцов, произраставших на твердом субстрате у озера Верхнее, составлял 9800 ± 1230 ЕД/мг белка, тогда как в образцах этого же вида, но произраставших на твердом субстрате мыса Доступный, – $15238,0 \pm 2177,0$ ЕД/мг белка.

Кроме того, при подобном изменении условий произрастания показатель содержания белка в талломе *Pseudephebe minuscula* несколько снижался: с $394,0 \pm 25,5$ мкг/г возд.-сух. массы (мыс Доступный) до $348,0 \pm 2,0$ мкг/г возд.-сух. массы (район озера Верхнее), тогда как у *Umbilicaria aprina*, напротив, имело место значительное увеличение данного показателя: от $710,3 \pm 17,3$ мкг/г возд.-сух. массы (мыс Доступный) до $2244 \pm 26,2$ мкг/г возд.-сух. массы (район озера Верхнее).

Таким образом, показатель функциональной активности эндогенных лектинов в талломе представителей лишайнобиоты различных видов и семейств, произрастающих в Антарктиде, характеризовался видоспецифичностью. Вместе с тем необходимо отметить и его пластичность в зависимости от конкретных условий среды обитания. Можно предположить, что лектины лишайников помимо участия в регуляции взаимодействия между фото- и микосимбиотом вовлечены в процессы адаптации к экстремальным условиям существования.

Известно, что в талломе лишайников при неблагоприятных воздействиях (техногенные нагрузки, высокие или низкие температуры, водный стресс, увеличение степени экстремальности экологических факторов и др.) наблюдаются значительные сдвиги системы антиоксидантной защиты, а также снижение интенсивности фотосинтеза и содержания полисахаридов, белков [45, 46].

Наблюдаемые в антарктических лишайниках колебания активности эндогенных лектинов и содержания белка в талломе, индуцированные изменениями условий произрастания, связаны, по-видимому, с адаптацией к экстремальным воздействиям в определенном интервале интенсивности климатических стресс-факторов, что должно способствовать повышению их адаптивного потенциала. Возможно, вид *Umbilicaria aprina*, обладающий листоватой жизненной формой, более устойчив к изменениям условий среды обитания по сравнению с кустистым *Pseudephebe minuscula*, что согласуется с мнением о том, что наиболее чувствительными к неблагоприятным воздействиям являются представители лишайнобиоты, обладающие кустистой жизненной формой,

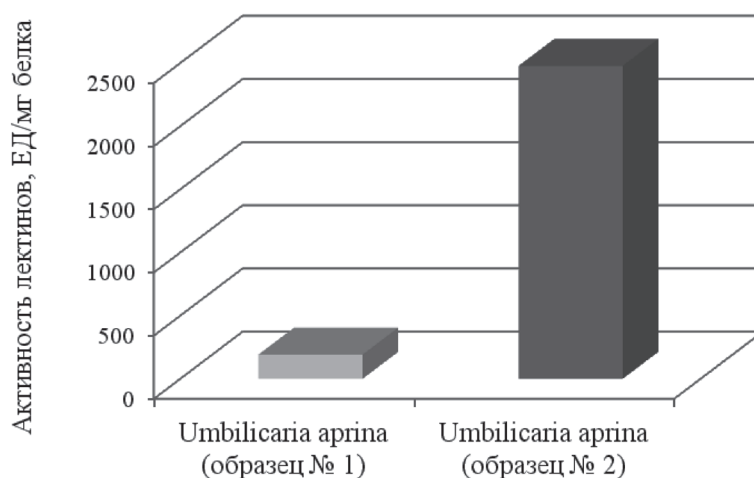


Рис. 2. Активность лектинов в образцах лишайника *Umbilicaria aprina* при изменении условий произрастания (образец № 1 собран в районе озера Верхнее, образец № 2 – в районе мыса Доступный)

тогда как листоватые и накипные лишайники считаются более устойчивыми [2, 45]. Неслучайно, по-видимому, среди обнаруженных жизненных форм представителей лишайнобиоты Антарктиды, согласно результатам инвентаризации собранного полевого материала, ведущая роль принадлежала накипным лишайникам (приблизительно 58 % общего числа видов), листоватым – 28 %, кустистым – 14 %.

Заключение. Установлено, что функциональная активность эндогенных лектинов лишайников, произрастающих в экстремальных условиях Антарктиды, характеризуется видоспецифичностью, пластичностью и зависит от условий произрастания. Предполагается, что белки, в том числе эндогенные лектины таллома лишайников Антарктиды, вовлечены в механизмы адаптации к экстремальным воздействиям и изменяющимся условиям среды обитания.

Авторы выражают глубокую признательность доценту В. В. Голубкову (Гродненский государственный университет им. Я. Купалы) и кандидату биологических наук А. П. Яцыне (Институт экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича НАН Беларуси) за консультативную помощь.

Работа выполнена при финансовой поддержке проекта «Оценка перспектив использования возобновляемых живых ресурсов прибрежных экосистем Антарктики и воздействия на окружающую среду деятельности, связанной с организацией и функционированием белорусской антарктической базы» государственной программы «Мониторинг полярных районов Земли и обеспечение деятельности арктических и антарктических экспедиций на 2011–2015 годы» и гранта БРФФИ-СО РАН № Б15СО-053.

Список использованной литературы

1. Вайнштейн, Е. А. Лишайниковый симбиоз и физиолого-биохимическая регуляция взаимоотношений грибного и водорослевого компонентов: автореф. дис. ... д-ра биол. наук: 03.00.24; 03.00.12 / Е. А. Вайнштейн; Бот. ин-т им. В. Л. Комарова АН СССР. – Ленинград, 1988. – 45 с.
2. Сони́на, А. В. Эпилитные лишайники в экосистемах северо-запада России: видовое разнообразие, экология: дис. ... д-ра биол. наук: 03.02.08 / А. В. Сони́на. – Петрозаводск, 2014. – 298 с.
3. Голубков, В. В. Лишайнобиота национального парка «Припятский» / В. В. Голубков. – Минск: Беларус. Дом печати, 2011. – 192 с.
4. Романова, Е. В. Лишайники – биоиндикаторы атмосферного загрязнения г. Кемерово / Е. В. Романова // Вестн. Томск. гос. ун-та. – 2012. – № 4. – С. 203–214.
5. Кузнецова, В. Ф. Эпифитные лишайники как индикаторы загрязнения атмосферного воздуха газообразными поллютантами, тяжелыми металлами и радионуклидами: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.16 / В. Ф. Кузнецова; Нижегород. гос. ун-т им. Н. И. Лобачевского. – Нижний Новгород, 2004. – 24 с.
6. Степанова, А. В. Биологически активные вещества лишайников рода *Cladonia* / А. В. Степанова, В. В. Аньшакова // Argori. Сер. «Естественные и технические науки» [Электронный ресурс]. – 2015. – № 1. – Режим доступа: www.science-education.ru/pdf/2013/2/294.pdf. – Дата доступа: 31.08.2015.
7. Элементный состав лишайников рода *Cetraria* Ach. из различных регионов России / С. Э. Вершинина [и др.] // Химия раст. сырья. – 2009. – № 1. – С. 141–146.
8. Мейсу́рова, А. Ф. Анализ химического состава лишайников методом Фурье-ИК спектроскопии: возможности и перспективы использования / А. Ф. Мейсу́рова // Вестн. Тверск. гос. ун-та. Сер. «Биология и экология». – 2011. – Вып. 21, № 2. – С. 168–176.
9. Низкодозовые антибактериальные биопрепараты на основе лишайников рода *Cladonia* / В. В. Аньшакова [и др.] // Фунд. исслед. – 2012. – № 4. – С. 172–176.
10. Кравченко, О. Ю. Перспективы применения лишайников рода *Cetraria* в биотехнологии хлебобулочных изделий: автореф. дис. ... канд. техн. наук: 03.01.06 / О. Ю. Кравченко; Иркутск. гос. техн. ун-т. – Иркутск, 2010. – 20 с.
11. Будаева, С. Э. Практическое использование лишайников Бурятии / С. Э. Будаева, Б. Сангидорж // Вестн. Бурят. гос. ун-та. – 2010. – № 4. – С. 123–128.
12. Луцик, М. Д. Лектины / М. Д. Луцик, Е. Н. Панасюк, А. Д. Луцик. – Львов: Вища школа, 1981. – 155 с.
13. Шакирова, Ф. М. Современные представления о предполагаемых функциях лектинов растений / Ф. М. Шакирова, М. В. Безрукова // Журн. общ. биол. – 2007. – Т. 68, № 2. – С. 100–125.
14. Бабоша, А. В. Лектины и проблема распознавания фитопатогенов растением-хозяином / А. В. Бабоша // Журн. общ. биол. – 2008. – Т. 69, № 5. – С. 379–396.
15. Маменко, П. Н. Функции лектинов растений при абиотических и биотических стрессах / П. Н. Маменко // Физиол. раст. и генетика. – 2014. – Т. 46, № 2. – С. 95–107.
16. Бабоша, А. В. Индуцибельные лектины и устойчивость растений к патогенным организмам и абиотическим стрессам / А. В. Бабоша // Биохимия. – 2008. – Т. 73, № 7. – С. 1007–1022.

17. Шакирова, Ф. М. Неспецифическая устойчивость растений к стрессовым факторам и ее регуляция / Ф. М. Шакирова. – Уфа: Гилем, 2001. – 160 с.
18. Lichen physiology and cell biology / ed. by D. H. Brown. – Bristol: Avon, 1984. – 346 p.
19. Singh, R. S. Characteristics of lichen lectin and their role in symbiosis / R. S. Singh, A. R. Walia // *Symbiosis* [Electronic resource]. – 2014. – Mode of access: <http://link.springer.com/journal/13199>. – Date of access: 04.09.2015.
20. Petit, P. Phytolectins from the nitrogen-fixing lichen *Peltigera horizontalis*: the binding pattern of primary protein extract / P. Petit // *New Phytol.* – 1982. – N 91. – P. 705–710.
21. Petit, P. Purified phytolectin from the lichen *Peltigera canina* var. *canina* which binds to the phycobiont cell walls and its use as cytochemical marker *in situ* / P. Petit, R. Lallemand, D. Savoye // *New Phytol.* – 1983. – N 94. – P. 103–110.
22. A lichen lectin specifically binds to the alpha-1,4-polygalactoside moiety of urease located in the cell wall of homologous algae / M. Sacristan [et al.] // *Plant Signal. Behav.* – 2006. – N 1. – P. 23–27.
23. The recognition pattern of green algae by lichenized fungi can be extended to lichens containing a cyanobacterium as photobiont / M. Sacristan [et al.] // *Commun. Curr. Res. and Educat. Topics and Trends in Appl. Microbiol.* – 2007. – P. 213–219.
24. Fungal lectin of *Peltigera canina* induces chemotropism of compatible Nostoc cells by constriction-relaxation pulses of cyanobiont cytoskeleton / E. M. Diaz [et al.] // *Plant Signal. Behav.* – 2011. – Vol. 6, N 10. – P. 1525–1536.
25. Воробьев, Д. В. Ионнообменные группы и белки клеточных стенок таллома лишайника *Peltigera aphthosa* (L.) Willd: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.24; 03.00.12 / Д. В. Воробьев; Моск. гос. ун-т им. М. В. Ломоносова. – М., 2009. – 21 с.
26. Феоктистов, А. С. Распределение лектинов в талломе листоватых лишайников в связи с особенностями их морфофункциональной организации: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.02.12 / А. С. Феоктистов; Моск. гос. ун-т им. М. В. Ломоносова. – М., 2010. – 22 с.
27. Krzewicka, B. The lichen genus *Umbilicaria* from the neighbourhood of Admiralty Bay (King George Island, maritime Antarctic), with a proposed new key to all Antarctic taxa / B. Krzewicka, J. Smykla // *Polar Biol.* – 2004. – Vol. 28. – P. 15–25.
28. Phylogenetic and morphological analysis of Antarctic lichen-forming *Usnea* species in the group *Neuropogon* / F. A. Seymour [et al.] // *Antarctic Sci.* – 2007. – N 19 (1). – P. 1–12.
29. The lichens of Great Britain and Ireland / C. W. Smith [et al.]. – London: Brit. lichen soc., 2009. – 1046 p.
30. Huneck, S. Identification of lichen substances / S. Huneck, I. Yoshimura. – Berlin, 1996.
31. Sattsangi, P. P. Acetone precipitation – an improved procedure for the isolation of soybean agglutinin / P. P. Sattsangi, S. Sattsangi // *Prep. Biochem.* – 1984/1985. – Vol. 14, N 5. – P. 471–483.
32. Bradford, M. M. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding / M. M. Bradford // *Anal. Biochem.* – 1976. – Vol. 72. – P. 248–254.
33. Доспехов, Б. А. Методика полевого опыта / Б. А. Доспехов. – М.: Колос, 1979. – 416 с.
34. Голубкова, Н. С. Новый арктический лишайник / Н. С. Голубкова, В. П. Савич // *Новости систематики низших растений.* – 1965. – Т. 2. – С. 169–172.
35. Голубкова, Н. С. Два новых вида лишайников из Антактиды / Н. С. Голубкова, В. П. Савич // *Новости систематики низших растений.* – 1967. – Т. 4. – С. 281–285.
36. Голубкова, Н. С. Лишайники западной части Земли Эндерби / Н. С. Голубкова, В. П. Савич, И. М. Симонов // *Тр. Сов. антаркт. экспедиции.* – 1968. – Т. 38. – С. 247–253.
37. Голубкова, Н. С. Виды семейства *Usneaceae* в Восточной Антарктиде / Н. С. Голубкова, В. П. Савич // *Новости систематики низших растений.* – 1969. – Т. 6. – С. 211–220.
38. Андреев, М. П. Флора лишайников острова Кинг-Джордж (Антарктика) / М. П. Андреев // *Новости систематики низших растений.* – 1988. – Т. 25. – С. 118–124.
39. Андреев, М. П. Лишайники окрестностей станции Беллинсгаузен / М. П. Андреев // *Информ. бюл. сов. антаркт. экспедиции.* – 1989. – № 111. – С. 110–114.
40. Андреев, М. П. Лишайники приморских оазисов Восточной Антарктиды / М. П. Андреев // *Новости систематики низших растений.* – 1990. – Т. 27. – С. 93–95.
41. Андреев, М. П. Лишайники оазиса Бангера (Восточная Антарктида) / М. П. Андреев // *Новости систематики низших растений.* – 1990. – Т. 27. – С. 85–93.
42. Особо охраняемый район Антарктики № 135 (Северо-восточная часть полуострова Бэйли, Берег Бадда, Земля Уилкса): пересмотренный План управления // База данных Договора об Антарктике [Электронный ресурс]. – 2013. – Режим доступа: http://www.ats.aq/devAS/info_measures_listitem.aspx?lang=r&id=531. – Дата доступа: 23.09.2015.
43. Соловьева, М. И. Эколого-биохимические особенности антиоксидантно-прооксидантных равновесий в слоевищах лишайников Якутии: теор. и прикл. аспекты: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.16 / М. И. Соловьева; Якут. гос. ун-т им. М. К. Аммосова. – Якутск, 2008. – 23 с.
44. Домнина, Е. А. Физиолого-биохимические изменения у лишайников под влиянием атмосферного загрязнения в районе Кирово-Чепецкого химического комбината: дис. ... канд. биол. наук: 03.00.12 / Е. А. Домнина. – СПб., 2005. – 131 с.
45. Малышева, Н. В. Лишайники Санкт-Петербурга / Н. В. Малышева // *Тр. Санкт-Петерб. о-ва естествоиспытателей. Сер. 3.* – СПб.: Санкт-Петерб. ун-т, 2003. – Т. 79. – 100 с.

Поступила в редакцию 19.11.2015