**Физиология и биохимия лишайников**

Лишайники — своеобразная группа комплексных растений. Тело их построено из двух различных организмов: гетеротрофного гриба и автотрофной водоросли, находящихся в симбиотических отношениях. Открытие природы лишайников связано с именем немецкого ботаника С. Швенденера. Русские ученые А.С. Фамицын и О.В. Баранецкий показали, что водоросли и грибы, входящие в состав лишайников, по выделении из него могут расти и размножаться, а при совместных посевах образовывать лишайники.

Проведенное сравнение природных и синтезированных слоевищ Usnea strigosa показало, что в искусственных талломах выявлены вторичные лишайниковые соединения, в частности криптостиктиковая и коннорстиктиковая кислоты, которые отсутствовали в природных слоевищах этого лишайника.

Лишайниковое сожительство включает гетеротрофный гриб (микобионт) и автотрофную водоросль (фикобионт). Они находятся в постоянном, исторически выработавшемся формативном симбиозе, приведшем к формированию специфических морфологических форм внешнего и внутреннего строения, т. е. не только морфологические, но и физиологические свойства партнеров получили значительные изменения по сравнению с таковыми в свободном состоянии. Для каждого компонента лишайника — гриба и водоросли — характерен особый тип метаболизма.

На примере Peltigera aphthosa показано, что неблагоприятные условия могут вызывать делихенизацию компонентов, которая сопровождается деструкцией клеточных органелл и отмиранием компонентов лишайника. Однако в некоторых пределах распад клеток и делихенизация обратимы. Возобновление взаимодействия компонентов лишайника и функционирование его как единого организма определяется не только обратимостью деструкции и восстановлением фотосинтетической функции доминирующего компонента — фикобионта, но и обратимостью распада клеточных органелл второго, зависимого от него компонента — микобионта. Таким образом, деструкция компонентов лишайника с сохранением жизнеспособности является одним из механизмов обратимой делихенизации компонентов лишайника в талломе.

Из лишайников семейства Lechinaceae выделены колонии фикобионта, которые перенесли на среды с агаром. В основном клетки водоросли встречались по 2—4 и были пронизаны гаусториями гриба, деление гаусториальных клеток происходило синхронно с делением клеток водоросли.

Физиология и биохимия входящих в лишайник грибов и водорослей во многом отличны от физиологии и биохимии свободноживущих грибов и водорослей, свидетельством чего является синтез продуктов обмена в лишайниках, отсутствующих у других групп организмов.

Существуют также лишайники, у которых фикобионтом выступает не одна, а две водоросли, относящиеся к разным отделам. Так, Peltigera apthosa включает зеленые водоросли Соссотуха и синезеленые Nostoc.

Взаимоотношения гриба и водоросли в лишайниках

Между микобионтом и фикобионтом существуют сложные и еще полностью не выясненные взаимоотношения. Микобионт лишайника Clodonia cristatella в стерильной культуре формирует с десятками видов фикобионта Trebouxia лихенизированные структуры, образующие основной вторичный продукт — барбатовую кислоту. Взаимоотношения между компонентами такого искусственно созданного лишайника имеют, очевидно, характер контролируемого паразитизма. При этом микобионт формирует лихенизированные структуры в основном с видами водорослей, свойственными естественным лишайникам. Однако образование лихенизированных структур происходит далеко не во всех случаях. Так, этот же микобионт не образует лихенизированных структур со многими изолятами фикобионта Pseudotrebouxia, а также со свободноживущей водорослью Pleurastrum terrestre. Показательно, что у водорослей Trebouxia, выделенных из таллома лишайника Hypogymnia physodes, при культивировании на минеральной среде происходит резкое снижение интенсивности фотосинтеза, уменьшается выделение фиксированного 14С в среду. Культивирование этих водорослей на средах с добавлением лишайниковых кислот (физодовой и усниновой) и водной вытяжки из лишайника Н. physodes приближает их физиологические характеристики к симбиотическому состоянию: наблюдается значительная стимуляция фотосинтеза и выделение 14С в среду при фотосинтезе. Аналогично действует лишайниковая вытяжка на несимбиотическую водоросль Chlorella vulgaris и штамм лишайниковой водоросли Trebouxia erici многолетнего культивирования.

Существует несколько теорий, объясняющих взаимоотношения гриба и водоросли в лишайниках, хотя еще нет ни одной окончательно доказанной. Согласно первой, гриб паразитирует на водоросли, согласно второй, в лишайнике имеет место двусторонний паразитизм гриба на водоросли и водоросли на грибе. Появилась еще мутуалистическая теория, согласно которой гриб и водоросль находятся во взаимовыгодном симбиозе.

Паразитизм гриба отличается, как правило, умеренным характером, позволяющим нормально развиваться определенной части клеток водоросли. Более того, гриб проявляет себя как паразитический организм лишь до тех пор, пока не отомрет водоросль, а потом переходит на сапрофитное питание, используя остатки водоросли. Такие отношения гриба и водоросли в лишайнике носят название эндопаразитосапрофитизма. В свою очередь, водоросль получает от гриба воду, минеральные элементы, азотистые соединения, т. е. по отношению к грибу водоросль является паразитом, но несравненно более слабым.

Микобионт лишайника Cladonia cristatella формирует чешуйкообразные структуры с 5 видами Trebou-xia. При этом взаимоотношения у искусственно синтезированного лишайника имеют характер контролируемого паразитизма. Микобионт формирует лихенизированные структуры в основном с видами водорослей, свойственными естественным лишайникам.

П. А. Генкель выдвинул концепцию симбиоморфоза, согласно которой основой симбиоза является обмен метаболитами между его компонентами, регулируемый лишайником как целым, т. е. подтверждена теория Б. М. Козо-Полянского, считавшего, что лишайник представляет одновременно ценоз и организм. Наблюдения в природе и в опытах над образованием некрозов при переувлажнении у Parmelia physodes и Xanthoria parietina показывают, что на неблагоприятные условия лишайники реагируют как целое. Во время стресса для дыхания после исчерпания доступного пула субстрата начинают использоваться конституционные вещества, в результате чего наблюдаются некрозы. На некотором удалении от некрозов в теле лишайника наблюдаются картины типичного эндосапрофитизма и паразитизма. Гифы гриба внедряются в коричневые уже отмершие гонидии, в более редких случаях в зеленые. Проявление этих процессов наблюдается только у поврежденных лишайников. Концепция симбиоморфизма подтверждается и тем фактом, что выделяемые гонидиями метаболиты в лишайнике и изолированных культурах различны.

Среди лишайников есть так называемые лишайниковые паразиты. Так, Leciographa muscigenae строит свой таллом в талломе хозяина, лишайнике Physcia muscigenae, где и произрастает в течение всей своей жизни. Лишайник Lecidea verruca ведет паразитический образ жизни на других накипных лишайниках. Микобионт лишайника Chaenothecopsis consocista паразитирует на слоевище Chaenotheca chrysocephala. Однако паразитический тип питания среди лишайников встречается редко.

Практическое значение лишайников состоит в том, что они используются для приготовления медицинских препаратов, красителей, в парфюмерной промышленности как обладающие ароматическими свойствами. Они служат индикаторами загрязнения воздуха, имеют определенное кормовое значение, особенно для северных оленей. Съедобны также некоторые лишайники, произрастающие в степной и пустынной зонах, например Aspicilia esculenta, содержащий до 55—65 % оксалата кальция. У лишайника Romalina duriaci, произрастающего на нижних мертвых ветвях деревьев Acacia tortilis, содержание белка составляет 7,4 %, а углеводы составляют более половины — 55,4 % сухой массы лишайника, в том числе усвояемых — 28,7 %.

В литературе описана также ассоциация лишайника Usnea strigosa с насекомыми Lanelognatha theraiis, которая, видимо, строится на биологической роли лишайниковых кислот.

**Углеродное питание**

В слоевищах лишайников на долю водоросли, являющейся единственным источником снабжения органическими веществами, приходится до 10 % массы. Процесс фотосинтеза обеспечивает возможность питания как водоросли, так и гриба. Учитывая, что в лишайнике лишь небольшая часть тела представлена водорослью, следовало бы ожидать, что фотосинтез клеток водоросли отличается высокой интенсивностью. На самом деле это не так. Фотосинтез у лишайников намного ниже, чем у высших растений. Например, в сравнении с картофелем интенсивность фотосинтеза их ниже в 16 раз. Именно этой особенностью прежде всего объясняется медленный рост лишайников. Кроме того, лишайники большую часть своей вегетации находятся в высохшем состоянии, когда обменные процессы крайне подавлены.

Содержание хлорофиллов а и b в фикобионте лишайника, ниже, чем у высших растений. Показательно, что у фикобионтов водорослей рода Trebouxia до 60 % пигмента хлорофилльной природы представлено феофитинами, образование которых, по-видимому, связано с биосинтезом лишайниковых кислот. Так, в лишайнике P. peltigera, не образующем лишайниковых кислот, феофитинизации пигментов водоросли не наблюдается. Однако у свободноживущих водорослей Trebouxia из Physcia stellaris и Trebouxia, выделенных из лишайников Hypogymnia physodes и Xantoria parien-tina, наблюдается столь же высокая степень феофитинизации, как и в лихенизированных водорослях. В тех же условиях у Chlorella vulgaris и Stichococcus, а также у Соссоптуха, выделенной из Peltigera aphthosa, феофитинизации не наблюдается. Установлено, что феофитинизации в Trebouxia подвергается как хлорофилл а, так и хлорофилл b, Поскольку феофитиниза-ция хлорофиллов присуща как свободноживущим, так и лихенизированным водорослям рода Trebouxia, то она может служить для них дополнительным таксономическим признаком.

Представляют интерес данные об интенсивности фотосинтеза у лишайников и их изолированных водорослевых компонентов. В перерасчете на содержание хлорофилла (в миллиграммах) скорость фотосинтеза у Peltigera leucophlebia и Ramalina farinacea составляет 30—40 % интенсивности фотосинтеза дисков на листьях шпината и 20 % интенсивности фотосинтеза свободноживущей водоросли Chlorella. При изолировании фикобионтов из таллома фотосинтез возрастает у P. leucophlebia и снижается у R. farinacea. Состав продуктов его зависит от взаимовлияния водоросли и гриба. Водоросли, выделенные из талломов, обнаруживают тенденцию к синтезу органических кислот.

Исследование компенсационных концентраций СО2 при фотосинтезе у некоторых видов облиственных и кустистых лишайников свидетельствует о наличии большого варьирования, амплитуда которого большая, чем у сосудистых растений, что может быть связано с дыханием грибов. Лишайники, содержащие цианобактерии или зеленые водоросли, имеют низкий уровень Компенсационной концентрации СО2, что определяется высокой плотностью поверхности таллома.

Фотосинтетическая активность лишайников в значительной степени определяется условиями внешней среды. Оптимум температуры для максимальной интенсивности фотосинтеза резко падает с возрастанием географической широты. Обнаружено возрастание оптимума температуры фотосинтеза с увеличением солнечной радиации в июле, дневной температуры, длительности светового дня. Тепловой оптимум относительного влагосодержания тканей возрастает с повышением годовой нормы осадков. Интенсивность фотосинтеза зависит от концентрации СО2, насыщение СО2 иаступает при концентрации 400 мкл/л. Вместе с тем при высокой оводненности линейная зависимость фо-тосинтеза сохраняется при более высоких концентрациях СО2. Самое низкое значение углекислотного компенсационного пункта составляет 5 мкл СО2/л. Действие света на фотосинтез характеризуется кривой с растянутой вершиной. Обычно максимальная интенсивность этого процесса имеет место при освещенности от 4000 до 23000 лк. От более высокой освещенности лишайники защищены темными пигментами, содержащимися в их корковом слое.

Оптимальная температура для фотосинтеза находится в пределах 10—25 '°С. В отличие от других типов растений лишайники способны усваивать С02 при температуре —10 °С и даже —25 °С. Причина этой особенности еще не выяснена. Максимум температуры, при которой возможен фотосинтез, составляет +35 °С.

Здесь лишайники явно уступают растениям, у которых фотосинтез может продолжаться даже при температуре около +50 °С. Показательно, что предварительное экспонирование в течение 9 месяцев высушенных растений при температуре — 25 °С не оказывает влияния на фотосинтез, тогда как низкотемпературная обработка водонасыщенных растений может как вызывать стимуляцию фотосинтеза, так и приводить к серьезному повреждению растений в зависимости от особенностей их экологии.

Лишайники способны также к темновой фиксации СО2. Так, у Peltigera aphthosa она составляет 17— 20 % световой фиксации, чему способствует темповая активность нитрогеназы. Изолированные как микотак и фикобионты способны к темновой фиксации. У дисков лишайников 14СО2 в темноте наиболее интенсивно включается в оксалоацетат, аспартат, малат и фумарат, а в фосфоглицериновую кислоту, аланин, цитруллин замедленно или незначительно.

Необходимым условием для фотосинтеза является достаточная обеспеченность водой. Поскольку у лишайников отсутствует всасывающая и проводящая системы, воду они впитывают всей поверхностью своего тела во время дождя, тумана, росы, причем в очень больших количествах (от 100 до 300 % сухой массы слоевища). Однако эта влага быстро теряется. Находящиеся на солнце лишайники в течение часа полностью теряют поглощенную ими воду, и их влажность снижается до 2—15 % сухой массы, что ниже необходимого минимума для фотосинтеза. Таким образом, период активной фотосинтетической деятельности у лишайников очень ограничен, если учесть комплексное воздействие факторов внешней среды на процесс фотосинтеза.

Эта особенность их жизнедеятельности сказывается на распределении энергии возбуждения между фотосистемой I и П. Опыты С. Вьёрна и О. Гуннара показали, что у высушенных образцов лишайников С1аdonia trecha и зеленой водоросли Trebouxia pyriformis изолированной из лишайника Cladonia squamosa, в эмиссионном спектре флуоресценции заметно увеличиваются полосы дальнего красного F—715 по сравнению с полосами коротких волн F—685 и F—697, но при этом соотношение между полосами коротких волн не изменяется. После увлажнения этих видов восстанавливаются их свойства нормальной флуоресцентной эмиссии, что свидетельствует об их устойчивости к высушиванию.

У нелишайниковой водоросли Scenedesmus, взятой в качестве вида, не переносящего высушивания, также обнаруживается после высушивания увеличение полосы флуоресценции дальнего крайнего по сравнению с двумя коротковолновыми полосами, но при увлажнении первоначальный спектр флуоресценции не восстанавливается. Следовательно, у устойчивых видов высушивание вызывает преимущественное распределение энергии в фотосистему I, чем предохраняется деструкция фотосинтетического аппарата в сухих условиях. Это также позволяет организму избегать образования сильнодействующих вредных оксидантов в фотосистеме II при ингибировании фотосинтеза. Обезвоживание у лишайников вызывает значительную потерю К и Mg, причем при последующем инкубировании этих лишайников во влажных камерах они полностью или частично восстанавливают исходную локализацию катионов.

Низкая относительная влажность уменьшает перенос энергии от хлорофилла Ь к хлорофиллу а, ингибирует транспорт электронов, снижает способность восстановительной части фотосистемы II удерживать электроны и ослабляет вызванную дальним красным светом флуоресценцию. Энергия от дополнительных пигментов (фикоцианина, фикоэритрина) к хлорофиллу а переносится лишь при относительно высокой влажности. При высоком содержании воды в лишайнике поглощение СО2 подавляется, а после некоторой потери влаги наблюдаемый фотосинтез увеличивается до максимума, после чего снова снижается при последующем высыхании таллома.

Исследования изменений фотосинтетической активности в течение года показали, что в зимний период в искусственных условиях установлена малая скорость истинного фотосинтеза и быстрое усиление его весной с повышением температуры. Развитие древесного полога над лишайником вызывает увеличение его фотосинтетической способности. Скорость дыхания при этом заметно снижается, т. е. интенсивность фотосинтеза может быть высокой и в условиях очень слабой освещенности. Это изменение в способности к фотосинтезу связывается с синтезом дополнительных метаболитов при низкой освещенности или затемнении.

Реакция фотосинтеза на влажность субстрата, температуру и освещенность у популяций лишайника Peltigera из арктического климата постоянна, а у популяций из умеренного климата летнее повышение температуры и освещенности вызывает резкое усиление фотосинтеза. Это изменение скорости фотосинтеза обязано температурной акклиматизации и сезонным изменениям ферментативной системы в цикле Кальвина.

Самая высокая интенсивность фотосинтеза (как и дыхания) наблюдается в молодых, активно растущих частях таллома. Так, у кустистого лишайника Cladina stellaris у одногодичных веточек интенсивность фотосинтеза равна 0,76 мг%/ч на 1 г сухого вещества, а у пятнадцатилетних она составляет всего 0,02 мг%/ч. У веточек старше 15 лет скорость фотосинтеза меньше 0,01 мг%. Вместе с тем наблюдается увеличение биомассы веточек с возрастом, однако после 9-летнего возраста биомасса остается более или менее постоянной. Биомасса веточек в возрасте 5 лет составляет всего 18 % биомассы всего слоевища, но эти веточки отвечают за 50 % фотосинтетической активности. Наблюдается определенная корреляция между изменением цвета слоевища и возрастом, сопровождающаяся падением фотосинтетической активности, что находится в прямой зависимости от концентрации хлорофиллов а и в.

Характерно, что малые (1 %) концентрации О2 в воздухе стимулируют скорость истинного фотосинтеза соответственно на 45—55 %. Эффект стимуляции, вызываемый подавлением фотодыхания, количественно зависит от содержания воды в талломах лишайников. Сопоставление скорости светового и темнового выделений С02 при дефиците 02 показывает, что 70 % С02 рефиксируется внутри талломов лишайников. Отсутствие эффекта стимуляции при малом содержании О2 в воздухе и высокой оводненности талломов является результатом высокого сопротивления диффузии С02, поддерживаемого внутриталломной рефиксацией СО2.

Для восстановления фотосинтеза у растений, хранившихся в сухом состоянии в течение 5 недель, требуется после увлажнения 2 ч. При ежедневном увлажнении в течение 4 ч восстановление фотосинтеза сокращается до 11 мин.

В лишайниках находится и большое число различных каротиноидов. По данным В. Кзекзуга, у лишайников Peltigera содержатся: ликопин, а-каротин, р-каротин, с-каротин, р-каротинэпоксид, нейтроспорин, ксантил, эхиненон, кантаксантин, любеинэпоксид, антераксантин, ликофил, ликоксантил, зеаксантин, изо-ксеаксантин, рубиксантин, астаксантин, эфир астаксантина, виолоксантин, ауроксантин, мутахром, мутатоксантин, гидроксикаротин, дегидроксиликопин. Наиболее часто встречаются (3-каротин, зеаксантин, лютеин и астаксантин. Общее количество каротиноидов колеблется от 1,33 до 8,05 мг/г сухой массы. Часть каротиноидов синтезируется фикобионтами, часть — микобионтами.

**Минеральное и азотное питание**

Минеральные элементы накапливаются в слоевище лишайника в весьма значительных количествах. Так, в напочвенном лишайнике Diploschistes scruposus содержание цинка в слоевище достигает 9,3 % сухой массы. Высокое содержание в лишайниках серы, свинца, олова, кадмия, железа, кальция, натрия, алюминия, хлора и других элементов, количественный и качественный состав которых зависит от их природных источников и обусловливается межвидовым варьированием. У лишайников, произрастающих на марганцевых и железных рудах, обнаружены различные типы кристаллов марганца, сопоставление которых с кристаллами синтетического оксалата марганца показало их рентгеноструктурную идентичность. Есть сведения, что лишайники поглощают уран. Биологическое знамение повышенного содержания минеральных элементов у лишайников не изучено.

Важное значение в их питании имеет азот. У видов, имеющих в качестве фикобионта зеленые водоросли, этот элемент поступает из водных растворов при пропитывании слоевища водой. Не исключено, что часть азота лишайники берут непосредственно из субстрата почвы, коры деревьев и т. д. Виды, имеющие в качестве фикобионта синезеленые водоросли (Nostoc), способны фиксировать и атмосферный азот. Как показано в опытах с симбиотической ассоциацией Anthoceros—Nostoc он превращается в аммоний, а затем в влутамин и глутамат при участии глутаминсинтетазы и глутаматсинтетазы. Показательно, что в сравнении ко свободноживущими культурами Nostoc выделенные из симбиотической ассоциации цианобактерии ассимилируют лишь небольшую часть (20 %) аммония, образуемого из фиксированного азота. Непосредственно в симбиотической ассоциации около 90 % этого аммония поступает в ткани Anthoceros.

Лишайники обычно произрастают на бедных азотом субстратах. Фиксированный водорослью, этот элемент в своем большинстве направляется грибу, который, как полагают, усваивает и распределяет азотистые соединения. Лишайник Peltigera aphthosa, имеющий два фотосинтезирующих симбионта, имеет определенные преимущества в освоении обитаний с низкой освещенностью. У Peltigera aphthosa основной фотосинтезирующий партнер — Соссоmуха, выделяющий рибитол, а мембранный потенциал мало отличается от свободноживущей водоросли, не выделяющей рибитол. Фиксированный Соссоmуха СО2 выделяется в виде рибитола, который служит основным источником питания микобионта. Второй симбионт — Nostoc также фотосинтетически активен. Цефалодии лишайника, т. е. выросты различной формы, содержащие Nostoc, выделяют СО2; среди первичных продуктов фиксации СО2 преобладает ФГК. Изолированные же цефалодии мало выделяют фиксированного СО2. После изоляции цефалодии фиксируют N2 в течение нескольких дней, но менее интенсивно, чем без нарушения связи с талломом. Внутри основного таллома поглощенный N2 распределяется между Соссотуха и гифами гриба. В темноте изолированные цефалодии поглощают N2 и восстанавливают С2Н2 дольше, чем свободноживущий фикобионт.

Лишайники способны накапливать в своем слоевище и радиоактивные элементы, причем в количествах, губительных для высших растений.

Исследования азотного обмена у лишайников связаны с целым рядом трудностей, так как из-за экологических стрессов они весьма экономно относятся к питательным веществам. Поглощают их лишайники всеми доступными способами, но метаболизируют крайне медленно. Поэтому активность большинства ферментов у лишайников низка. И. А. Шапиро при изучении способности восстанавливать нитраты установил, что нитратредуктаза индуцируется у них лишь после инкубации на растворе нитрата и его активность составляет не более 0,4 мкг N02 в 1 мин-. Такой же низкой оказалась активность глутаминсинтетазы — фермента первичной ассимиляции аммония. Не исключено, что низкая активность ферментов азотного обмена у лишайников частично объясняется присутствием в их слоевищах уникальных соединений — лишайниковых веществ.

В гидролизатах лишайников определено 20 незаменимых аминокислот, хотя у некоторых видов (Cetraria caperata, Cladonia rangiferina и др.) содержится 16 аминокислот, причем преобладающими являются глутаминовая, аспарагиновая кислоты, аланин, треонин, лейцин и валин. В биомассе лишайников связанных аминокислот обнаружено в три раза меньше, чем в биомассе зеленых, синезеленых, желтых водорослей и шляпочных грибов. Содержание аминокислот в свободном виде соответствовало их содержанию в водорослях. В биомассе лишайников не обнаружены Таминомасляная и орнитин, а в гидролизатах — пролин.

Водоросли, выделенные из таллома лишайников, очень скоро после изоляции изменяют свои физиологические характеристики. Так, при культивировании Trebouxia, выделенной из лишайника Hypogymnia physodes, обнаружены органические кислоты, целый ряд аминокислот, сахароза, глюкоза и рибит. После 7-дневного культивирования их на питательной среде способность выделять вещества по сравнению с непосредственно выделенными из таллома водорослями сильно уменьшается, особенно при 24-часовом пребывании в воде, когда способность к выделению веществ снижается в 4 раза.

В целом непосредственно выделенные водоросли экскретируют 12—20 % от всего фиксированного углерода, а культивируемые — лишь 4—7 %.

Вместе с тем культивирование этих водорослей на средах с добавлением вытяжки из лишайника или чистых лишайниковых кислот приближает их физиологию к симбиотическому состоянию; у них значительно усиливается фотосинтез, что представляет большой интерес. Показательно, что аналогичным образом действует лишайниковая водоросль и на несимбиотическую хлореллу.

Лишайники из семейства Parmeliaceae содержат в основном низкомолекулярные легкорастворимые белки—до 8,27 % в пересчете на сухую массу. Высокомолекулярные белки имеются в незначительном количестве — от 0,07 до 1,55 %. Согласно существующим представлениям о преобладании у филогенетически древних форм растений крупномолекулярных белков, можно говорить об эволюционной развитости этих лишайников.

**Литература**

1. Водоросли, лишайника и мохообразные СССР/Л.В. Гарибова, Ю.К. Дундин, Т.Ф. Коптяева и др. — М., 1978

2. Курс низших растений/Под ред. М.В. Горленко. — М., 2001

3. Биохимия/Н.Е. Кучеренко, Ю.Д. Бабенюк, А.Н. Васильев и др. — К., 1988

4. Полевой В.В. Физиология растений. — М., 1989

5. Рубин Л.Б. Свет и развитие низших организмов — М., 1995