

Potsdam, Germany: Bibliothek Wissenschaftspark Albert Einstein. 2016. P. 47–48.

7. Chaykovskiy I.I., Kadebskaya O.I., Zak K. Morphology, composition, age and nature of carbonate spherulites from the caves of the Western Urals // *Geochemistry*. 2014. No. 4. P. 373–384 (in Russian).

8. Aleksandrov V.V., Islamgulov M.A. Description of the cave Grandiosnaya to them. V.A. Anufrieva // *Peshchery*. Perm. 2016. V. 39. P. 49–56 (in Russian).

9. Zak K., Urban J., Cilek V., Hercman H. Cryogenic cave calcite from several Central European caves: age, carbon and oxygen isotopes and a genetic model // *Chemical Geology*. 2004. No. 206 (1–2). P. 119–136.

10. Spötl C., Vennemann T.W. Continuous-flow isotope ratio mass spectrometric analysis of carbonate minerals // *Rapid Commun. Mass Spectrom.* 2003. No. 17. P. 1004–1006.

11. Žak K., Onac B.P., Kadebskaya O.I., Filippi M., Dublyansky Y., Luetscher M. Cryogenic mineral formation

in caves Ice Caves // *Ice Caves*. Elsevier Inc. All rights reserved. 2018. P. 123–162.

12. Zak K., Onac B.P., Persoiu A. Cryogenic carbonates in cave environments: A review // *Quaternary International*. 2008. No. 187 (1). P. 84–96.

13. Baker J.L., Lachniet M.S., Chervyatsova O., Asmerom Y., Polyak V.J. Holocene warming in western continental Eurasia driven by glacial retreat and greenhouse forcing // *Nature Geoscience*. 2017. No. 10. P. 430–435.

14. Dublyansky Y., Kadebskaya O., Luetscher M., Cheng H., Chaykovskiy I., Spötl C. Preliminary data on the Pleistocene history of permafrost in Central Ural (Russia) derived from cryogenic cave carbonates // *The Quaternary of the Urals: Global trends and Pan-European Quaternary records: book of Abstracts*. Ekaterinburg. 2014. P. 43–44.

15. Luetscher M., Cheng H., Dublyansky Y., Kadebskaya O., Spötl C. Investigating past permafrost in the Ural Mountains using cryogenic cave calcites // *DEQUA-2014: book of Abstracts*. Austria: Innsbruck. 2014. P. 79.

УДК 582.29:504.5:622.349.21 (470.13-924.82)

doi: 10.25750/1995-4301-2018-2-044/2-053/1

Реакция лишайников на загрязнение среды при добыче бокситовой руды в таёжной зоне

© 2018. Т. К. Головки, д. б. н., профессор, гл. н. с.,
 М. А. Шелякин, н. с., И. Г. Захожий, к. б. н., н. с.,
 Г. Н. Табаленкова, д. б. н., в. н. с., Т. Н. Пыстина, с. н. с.,
 Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН,
 167982, Россия, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 28,
 e-mail: shelyakin@ib.komisc.ru

Представлены данные о функциональном состоянии трёх видов лишайников (*Hypogimnia physodes*, *Lobaria pulmonaria* и *Peltigera aphthosa*), обитающих на участках с разной степенью загрязнения в зоне влияния Средне-Тиманского бокситового рудника. Установлено, что загрязнение среды бокситовой пылью приводило к накоплению в талломах металлов, особенно алюминия и железа, значительная часть которых локализовалась на поверхности лишайников. Во внутриклеточной фракции обнаружено от 3–10% (Mn, Fe, Al, Cr, Pb) до 40% (Cu) всего их количества. На импактных участках отмечали снижение на 10–15% содержания в биомассе углерода – продукта ассимиляционной деятельности фотобионта. Лишайники с загрязнённых участков отличались высоким уровнем липопероксидации и повышенной активностью антиоксидантных ферментов, что указывает на развитие окислительного стресса. Заключение, что применение физиологических подходов в лишайноиндикации является эффективным способом мониторинга загрязнения среды и позволяет выявить первые признаки нарушений задолго до снижения жизнеспособности и таксономического разнообразия лишайников.

Ключевые слова: лишайники, лишайноиндикация, бокситовая пыль, металлы, компартиментализация элементов, окислительный стресс, перекисное окисление липидов, супероксиддисмутаза, пероксидаза.

The response of lichens to the environmental pollution under the bauxite mining in the taiga zone

© 2018. T. K. Golovko, M. A. Shelyakin,

I. G. Zakhochiy, G. N. Tabalenkova, T. N. Pystina,

Institute of Biology of the Komi Science Centre of the Ural Division RAS,
28 Kommunisticheskaya St., Syktyvkar, Komi Republic, Russia, 167982,
e-mail: shelyakin@ib.komisc.ru

The activity of the mineral complex enterprises resulted in the pollution of the biosphere by the products of mining and processing of minerals. The open method of mining is the most vulnerable for the landscapes. Northern ecosystems have relatively low capacity of self-purification and self-healing, which increases their vulnerability to anthropogenic impact.

The functional status of the three lichen species (*Hypogimnia physodes*, *Lobaria pulmonaria* and *Peltigera aphthosa*) from the areas with different degree of pollution in the zone of influence of the largest in Eurasia Middle Timan bauxite mine was studied. It is shown that the bauxite dust pollution led to the accumulation of metal compounds in the thalli, especially aluminum and iron. Their content in the lichen samples collected on the plot located near the concentrating mill, reached 16000–20000 µg/g of dry weight (DW). It is 40 times more compared to relatively clean (background) site. The significant part of the metal compounds was localized in the surface fraction. In the intracellular fraction it was detected from 3–10% (Mn, Fe, Al, Cr, Pb) to 40% (Cu) of their total amount.

The content of organogenic elements (carbon, hydrogen and oxygen) was lower by 10–15% in the thalli from impact areas. These thalli showed a high level of lipid peroxidation and increased activity of antioxidant enzymes that indicate the development of oxidative stress. The lipid peroxidation, and superoxide dismutase, and peroxidase activities were increased by 1.5–2 times. Judging by these parameter values, the reaction of three-component cyano-lichens *L. pulmonaria* and *P. aphthosa* to pollution were expressed more strongly in comparison with chloro-lichen *H. physodes*.

It was concluded that the application of physiological approaches increases the efficiency of lichen indication and allows us to identify the first signs of defects long before significant reduction in vitality and taxonomic diversity of lichens will become apparent.

Keywords: lichens, lichen-indications, bauxite dust, metals, compartmentalization of elements, oxidative stress, lipid peroxidation, superoxide dismutase, peroxidase.

Деятельность предприятий минерально-сырьевого комплекса приводит к загрязнению биосферы продуктами добычи и переработки полезных ископаемых. К концу XX столетия на нашей планете добывалось около 100 млрд т различных руд, горючих ископаемых, строительных материалов, и в том числе, более 800 млн т металлов [1]. При этом в результате хозяйственной деятельности человека в биосферу поступило более 100 тыс. различных химических веществ.

Ряд химических элементов и соединений оказывается в зоне гипергенеза – в отвалах пустой породы и техногенных наносах. Они способны трансформироваться и мигрировать, оказывая негативное влияние на компоненты природной среды. Северные экосистемы отличаются сравнительно низким потенциалом самоочищения и самовосстановления, что повышает их уязвимость при техногенных воздействиях. Наибольшей опасности подвергаются ландшафты при открытом способе добычи полезных ископаемых.

Крупнейшее в Евразии Средне-Тиманское месторождение бокситовой руды расположено

в междуречье рек Ворыквa и Вымь (подзона северной тайги, Республика Коми, 64°18'1" с. ш., 51°8'22" в. д.). Его освоение было начато в 1992 г., а с 1998 г. ведётся промышленная добыча руды. Источниками газопылевых выбросов на территории Средне-Тиманского бокситового рудника (СТБР) являются карьеры, отвалы вскрышных пород, межпромысловые технологические автодороги, подъездная железная дорога, работающая техника и буровзрывные работы. Бокситовая пыль образуется практически на всех этапах производства, начиная с проведения взрывных работ и заканчивая погрузкой руды в железнодорожные составы.

Общепризнано, что лишайники являются наиболее удобными объектами для биоиндикации состояния окружающей среды [2–4]. Они не имеют корней, защитных покровов и устьиц, способны существовать в экстремальных условиях среды и могут накапливать химические соединения из атмосферы и осадков в значительных количествах. Кроме того, лишайники – долгоживущие и медленно растущие организмы. Строение их таллома

практически не изменяется на протяжении всего жизненного цикла [5, 6].

В целях биоиндикации обычно используют свойство лишайников аккумулировать поллютанты. Кроме того, оценивают разнообразие и жизнеспособность лишайнобиоты. Снижение таксономического разнообразия, обилия и жизнеспособности лишайников является признаком сильного загрязнения территории. Реже проводят изучение физиолого-биохимического ответа лишайников на загрязнение, что позволяет выявить нарушения процессов жизнедеятельности уже на ранних этапах воздействия.

В зоне влияния СТБР на 15 постоянных пунктах наблюдения было зарегистрировано 53 вида макролишайников. За период наблюдений (2002–2015 гг.) видовое разнообразие лишайников практически не изменилось, но показатели их обилия и жизненного состояния заметно ухудшились. На большинстве талломов наблюдается налёт красной бокситовой пыли, в которой присутствуют оксиды алюминия, железа, кремния и др. металлов [7]. Попадая на талломы, пылевые частицы и содержащиеся в них химические вещества могут проникать внутрь и оказывать токсическое действие.

Целью данной работы было оценить накопление металлов в лишайниках и выявить их реакцию на загрязнение среды в зоне влияния Средне-Тиманского бокситового рудника. Для этого исследовали общее содержание металлов и их локализацию в слоевищах лишайников, а также уровень окислительного стресса в талломах модельных видов.

Материалы и методы

Характеристика объектов исследования и места отбора лишайников. В качестве объектов исследования использовали талломы трёх видов листоватых лишайников: *Hypogimnia physodes* (L.) Nyl., *Lobaria pulmonaria* L. (Hoffm.) и *Peltigera aphthosa* (L.) Willd. Выбор данных лишайников основывался на том, что все они присутствовали на участках с разной степенью загрязнения. *Hypogimnia physodes* – эпифит, обитает на стволах и ветвях хвойных и лиственных деревьев. Верхняя поверхность талломов различных оттенков серого, нижняя – от чёрной до тёмно-коричневой, морщинистая, без ризин. *H. physodes* – хлоролишайник, фотобионтом которого являются зелёные хлорококковые водоросли. *Peltigera aphthosa* имеет довольно крупный листоватый

таллом голубовато-серовато-зелёного цвета в сухом состоянии и ярко-зелёного во влажном. Обитает на почве среди мхов, замшелых основаниях стволов и валежнике, во влажных затенённых местах. Помимо зелёных водорослей, образующих альгальный слой, талломы содержат цианобактерии рода *Nostoc*, способные фиксировать атмосферный азот. *Lobaria pulmonaria* – крупнолистоватый лишайник, таллом которого состоит из кожистых лопастей. Верхняя поверхность лопастей оливково-зелёного цвета, сетчато-складчатая с глубокими впадинами, при подсыхании становится серо-коричневой. Поселяется на влажной, часто замшелой коре в нижней части стволов лиственных, реже хвойных деревьев. Как и *P. aphthosa*, лобария является трёхкомпонентным лишайником, содержит зелёные водоросли и цианобактерии рода *Nostoc*. *L. pulmonaria* включена в Красную книгу Республики Коми [8] с категорией охраны 2 (таксон с сокращающейся численностью).

Лишайники отбирали в августе 2015–2017 гг. в старовозрастных ельниках зелёномошного типа на разном удалении от производственных объектов. Участок 1 – условно фоновая территория, наиболее удалённая от промышленной зоны (около 4 км), 2 – участок со средним уровнем загрязнения, расположен в непосредственной близости к интенсивно используемым для перевозки руды автомобильным дорогам, 3 – сильно загрязнённый участок вблизи шихтовального склада.

Методы исследования. Образцы лишайников (по 15–40 талломов с каждого участка) транспортировали в лабораторию в течение суток после отбора. Анализ элементного состава лишайников выполняли с применением метода оптической эмиссионной спектроскопии с индуктивно связанной плазмой на приборе «СПЕКТРО CIROS-CCD» в Экоаналитической лаборатории Института биологии Коми НЦ УрО РАН, аккредитованной Федеральной службой по аккредитации (Аттестат об аккредитации РОСС RU.0001.511257 от 26 февраля 2014 г.). Содержание минеральных элементов, включая тяжёлые металлы, определяли после минерализации проб 65%-ной HNO_3 в присутствии H_2O_2 .

Изучение локализации металлов в талломах проводили согласно [9]. Последовательно выделяли четыре фракции: пылевые частицы с поверхности талломов, экстрацеллюлярную, интрацеллюлярную и остаточную. Пылевые частицы смывали дистиллированной водой

три раза по 30 мин на встряхивателе. Экстрацеллюлярную фракцию извлекали 20 мМ раствором трилона Б, экстракцию проводили три раза по 30 мин. Затем образцы выдерживали в течение 12 ч при температуре 80 °С для разрушения клеточных мембран, после чего вновь трижды экстрагировали 20 мМ раствором трилона Б для выделения интрацеллюлярной фракции.

Содержание азота, углерода, водорода и кислорода в биомассе талломов измеряли с помощью элементного CHNS-O анализатора (EA-1110, Италия) в ЦКП «Хроматография» Института биологии Коми НЦ УрО РАН.

Чувствительность лишайников к загрязнению характеризовали по величине перекисного окисления липидов (ПОЛ) и активности основных антиоксидантных ферментов – супероксиддисмутазы (СОД) и гваяколпероксидазы (ГПК). Величину ПОЛ оценивали по накоплению в талломах продуктов, реагирующих с тиобарбитуровой кислотой (ТБК-РП) и выражали в нмоль ТБК-РП/г сухой массы [10]. Для определения активности антиоксидантных ферментов высечки из талломов (500 мг) фиксировали в жидком азоте и растирали в присутствии фосфатного буфера (концентрация 100 мМ, рН = 7). Гомогенат центрифугировали в течение 20 мин при 15 000 g. Все процедуры выполняли при 4 °С. Активность СОД определяли спектрофотометрически по способности фермента ингибировать фотохимическое восстановление нитросинего тетразолия [11]. Активность пероксидазы оценивали по скорости полимеризации гваякола до тетрагваякола [12]. Активность ферментов выражали в условных единицах в пересчёте на мг растворимого белка (ед./мг белка). Количество растворимого белка в исследуемом материале определяли по методу Bradford [13].

Статистическая обработка данных.

Определение всех биохимических показателей для каждой серии измерений проводили в трёх-пятикратной биологической и двух-трёхкратной аналитической повторностях. Для выявления влияния фактора и сравнения средних величин применяли дисперсионный анализ ANOVA (критерий Дункана). Статистическую обработку данных проводили в программе Statistica 10 software («StatSoft Inc.», США). Все расчёты осуществляли при заданном уровне доверительной вероятности $P \geq 0,95$. В таблицах, если не указано иное, представлены средние арифметические значения и их стандартные ошибки.

Результаты и их обсуждение

Лишайники – надорганизменная структура, представляют собой ассоциацию микобионта (гриб) и фотобионта (зелёная водоросль и/или цианобактерия). Фотобионт превращает грибной гетеротрофный организм в автотрофную ассоциацию. Он снабжает гриб органическим углеродом и продуктами биологической азотфиксации (в случае цианобактерий). Микобионт доминирует в лишайниках, на его долю приходится до 90% биомассы, он определяет габитус таллома, создаёт условия для функционирования фотобионта, защищает его от стрессовых воздействий внешних факторов.

Углерод, водород и кислород в биомассе талломов являются результатом ассимиляционной деятельности фотобионта. Содержание С и О в талломах варьировало в пределах 40–45% сухой биомассы (табл. 1), что типично для фотоавтотрофов. Вклад Н не превышал 6–7%. Не выявлено существенных отличий между видами в содержании С, О, Н, но прослеживается заметное снижение концентрации (в среднем на 10–15%) данных элементов в биомассе талломов с увеличением загрязнения среды. Содержание азота в биомассе хлоролишайника *H. physodes* было в 4–6 раз меньше, чем у лишайников *L. pulmonaria* и *P. aphthosa* с азотфиксирующими цианобактериями в составе таллома. Загрязнение среды оказывало неодинаковое действие на содержание азота в талломах исследованных лишайников: снижало у *P. aphthosa*, увеличивало у *H. physodes* и не повлияло у *L. pulmonaria*.

О степени загрязнения ландшафтов в ходе добычи бокситовой руды можно судить по аккумуляции химических элементов в талломах лишайников, отобранных на различных участках. Для этого использовали эпифитный лишайник *H. physodes*, обильно заселяющий стволы и крупные ветви деревьев в зоне влияния СТБР. Как видно из данных таблиц 2 и 3, талломы накапливали как необходимые для жизнедеятельности, так и потенциально опасные элементы в значительных количествах. По накоплению в биомассе можно выстроить следующий ряд химических элементов: $Al > Fe > Mn > Zn > Cu > Pb > Ni$. В целом, их содержание в талломах *H. physodes* отражало уровень загрязнения в местах отбора образцов. Самое низкое содержание химических элементов выявлено в талломах с условно фоновой территории (участок 1), максимальное – на участке 3. На участке 3, расположенном в непосредственной бли-

Таблица 1 / Table 1

Содержание основных органогенных элементов в талломах лишайников
Content of the main organogenic elements in the lichens thalli

Лишайник Lichen species	Участок Area	Элементы, мг/г сухой массы Element's content, mg/g of DW			
		N	C	H	O
<i>Hypogimnia physodes</i>	1	4,6±0,3 ^a	447±3 ^b	64±0 ^b	457±3 ^c
	2	4,9±0,3 ^a	409±1 ^a	60±0 ^a	443±3 ^b
	3	6,7±0,2 ^b	402±7 ^a	58±1 ^a	433±3 ^a
<i>Lobaria pulmonaria</i>	1	20±1 ^a	429±1 ^b	68±1 ^b	443±3 ^b
	2	20±2 ^a	398±11 ^a	63±2 ^a	420±4 ^a
	3	20±0 ^a	405±0 ^a	58±4 ^a	435±15 ^a
<i>Peltigera aphthosa</i>	1	32±2 ^b	447±1 ^b	67±1 ^b	413±3 ^b
	3	26±2 ^a	386±16 ^a	60±1 ^a	373±14 ^a

Примечание. Представлены средние арифметические значения и их стандартные ошибки. Разные латинские буквы над значениями обозначают статистическую значимость различий по содержанию элементов в талломах лишайников в зависимости от загрязнённости участков (1 – фоновый участок, 2 – участок со средним уровнем загрязнения, 3 – участок с сильным уровнем загрязнения) ($n = 3-4$, ANOVA, тест Дункана, $P \geq 0.95$).

Note. The means and their standard errors are presented. Different superscript letters indicate the statistical significance of differences in the element contents in lichens on the areas with different pollution level (1 – relative clean area, 2 – area with middle level of pollution, 3 – area with hard level of pollution) ($n = 3-4$, ANOVA, Duncan's test, $P \geq 0.95$).

Таблица 2 / Table 2

Содержание необходимых для жизнедеятельности микроэлементов в талломах *Hypogimnia physodes*
Content of the essential microelements in the *Hypogimnia physodes* thalli

Участок Area	Содержание элементов, мкг/г сухой массы Element's content, µg/g of DW							
	Cu		Zn		Mn		Fe	
	2015	2016	2015	2016	2015	2016	2015	2016
1	4,2±0,8	4,4±0,9	89±18	87±17	380±110	530±160	380±110	440±120
2	10,0±2,0	12,4±2,5	84±17	99±20	310±90	690±210	5000±1400	10000±2800
3	18,0±4,0	17,0±3,0	67±13	73±15	510±150	540±150	14000±4000	18000±6000

Примечание. Здесь и далее ±Δ означает границы интервала абсолютной погрешности метода измерения при $P \geq 0,95$.

Note. Here and below ±Δ means the boundaries of the interval of the absolute error of the measurement method at $P \geq 0.95$.

Таблица 3 / Table 3

Содержание потенциально опасных химических элементов в талломах *Hypogimnia physodes*
Contents of the potential harmful elements in *Hypogimnia physodes* thalli

Участок Area	Элементы, мкг/г сухой массы Element's content, µg/g of DW					
	Pb		Ni		Al	
	2015	2016	2015	2016	2015	2016
1	3,9±1,0	3,9±1,0	1,7±0,4	1,7±0,6	430±110	490±130
2	5,8±1,4	13,0±3,0	5,3±1,9	9,0±3,0	6500±1700	10000±2900
3	7,0±1,8	18,0±4,0	12,0±4,0	16,0±6,0	16000±4000	21000±5000

зости от шихтовального двора, содержание алюминия и железа в талломах достигало 20 тыс. мкг/г или 2% сухой биомассы, что в 40 раз больше, чем на условно чистом участке 1. Это свидетельствует о значительном загрязнении среды на территории, примыкающей к месту складирования бокситовой руды. На участке 2 со средним уровнем загрязнения

содержание химических элементов в талломах превышало фоновые значения для Ni, Mn, Pb и Cu в 1,5–3 раза, а для Al и Fe – в 15–20 раз.

Такие же закономерности были выявлены при изучении образцов *P. aphthosa*, отобранных с этих же участков в августе 2017 г. Как видно из данных таблицы 4, содержание Al

Таблица 4 / Table 4

Содержание металлов в талломах *Peltigera aphthosa* / Metal contents in *Peltigera aphthosa* thalli

Участок Area	Содержание элементов, мкг/г сухой массы Element's content, µg/g of DW								
	Cu	Pb	Zn	Ni	Co	Cr	Mn	Fe	Al
1	4,4±0,9	1,6±0,4	51±10	1,5±0,5	0,34±0,14	1,2±0,2	160±50	420±120	340±90
3	22±4	9,2±2,3	75±15	14±4	4,0±1,6	23±5	490±150	16000±4000	16000±4000

и Fe в талломах *P. aphthosa* на участке 3 было в 40 раз больше, чем на участке 1. Содержание других элементов превышало фоновые значения в несколько раз. Следует также отметить, что по накоплению Al, Fe и других элементов лишайник *P. aphthosa* мало отличается от *H. physodes*.

В литературе имеются довольно разрозненные сведения о фоновом содержании элементов в лишайниках из относительно незагрязнённой среды. Внимание исследователей больше сосредоточено на изучении элементного состава талломов в городах и промышленных районах с высоким уровнем аэротехногенного загрязнения [14, 15]. Наши определения макро- и микроэлементов в талломах 17 видов лишайников из различных районов таёжной зоны Республики Коми выявили присутствие катионов металлов Fe, Al, Mn, Zn, Cu и Cd во всех образцах [16]. Их содержание варьировало в зависимости от вида лишайника, но было значительно ниже величин, полученных для *H. physodes* и *P. aphthosa* в зоне влияния СТБР.

Спецификой загрязнения ландшафтов бокситовой пылью является то, что значительная часть попадающих в окружающую среду соединений металлов (прежде всего алюминия и железа) представлена в виде оксидов [17]. Оксиды и гидраты оксидов алюминия и железа имеют низкую растворимость при близких к нейтральному значениям pH. Попадая на лишайники, твёрдые частицы бокситов концентрируются на их поверхности. Поскольку мелкодисперсная бокситовая пыль может смываться с лишайников атмосферными осадками, её вклад в общее содержание металлов будет изменяться в зависимости от погодных условий. Вполне вероятно проникновение частиц внутрь талломов [18].

Частицы бокситовой руды не только затрудняют газо- и водообмен талломов, они также экранируют альгальный слой, снижая поступление лучистой энергии к фотобионту. Наряду с этим, пылевые частицы могут захватываться талломами и попадать в межклеточное пространство, где ионы металлов связываются на сайтах клеточных стенок. Важно иметь

в виду, что сильное негативное действие на процессы жизнедеятельности могут оказывать только те ионы металлов, которые пересекают плазматическую мембрану и оказываются внутри клетки. Однако оценить их количество не простая задача [5, 19].

Чтобы получить представление о локализации и компартиментации металлов, мы провели последовательное выделение разных фракций из талломов *P. aphthosa*, собранных на самом загрязнённом участке. Как видно из рисунка, значительная часть, около 40% соединений Fe, Al была обнаружена в водной фракции, содержащей пылевые частицы с поверхности и, возможно, межклеточного пространства корового слоя талломов. В этой фракции обнаружено также 30–35% всего Mn, Co, Ni и Zn. Содержание Cr достигало 50%, Pb около 25%, а Cu не превышало 10%. В экстрацеллюлярной фракции, куда предположительно входят металлы, связанные с ионообменными группами и специфическими белками клеточных стенок, обнаружено значительное количество Zn, Mn (33, 43%) и заметно меньше Cu, Pb, Co. Доля Fe и Al в этой фракции не превышала 10% от общего количества данных элементов. Это, вероятно, обусловлено высоким содержанием в бокситовой пыли труднорастворимых соединений данных металлов.

Все исследуемые металлы были обнаружены в интрацеллюлярной (внутриклеточной) фракции. Количество Cu и Zn составляло 36 и 24% от общего содержания, тогда как доля внутриклеточного и связанного с клеточными стенками Fe и Al не превышала нескольких процентов от общего содержания этих металлов. Следует, однако, иметь в виду, что общее содержание Fe и Al в талломах лишайников на наиболее загрязнённом участке достигало 16 тыс. мкг/г сухой массы (табл. 4), что почти на три порядка больше, чем Cu и Zn. Следовательно, концентрация Fe и Al на поверхности клеточных стенок и внутри клеток талломов *P. aphthosa* составляла 1600 мкг/г сухой массы.

Значительная доля (50–55%) всего Ni, Fe, Al и Pb была локализована в остаточной фрак-

ции. В то же время в этой фракции оставалось не более 13–15% всего Zn и Mn. Возможно, что часть железа и алюминия в остаточной фракции составляют мелкодисперсные частицы труднорастворимых соединений данных элементов. Такие частицы могут локализоваться между рыхло расположенными гифами гриба и клетками фотобионта.

Результаты выделения разных фракций из талломов *P. aphthosa* свидетельствуют о поступлении значительных количеств содержащихся в бокситовой пыли металлов во внутриклеточное пространство лишайника. Учитывая, что интрацеллюлярная фракция характеризуется наибольшей стабильностью [19], это может быть причиной токсического действия бокситового загрязнения на лишайнобиоту.

В самом общем виде основой токсического действия ионов металлов является их взаимодействие с биологически активными макромолекулами [20]. Высокие концентрации ионов металлов инактивируют метаболически важные белки и другие регуляторные макромолекулы, вплоть до нарушения спаривания оснований нуклеотидов иницируют ошибки ошибки в белковых синтезах. Они вызывают

окислительный стресс, проявляющийся в избыточном образовании активных форм кислорода (АФК), которые иницируют реакции ПОЛ клеточных мембран.

Данные, приведённые в таблице 5, характеризуют уровень липопероксидации и изменение активности ключевых ферментов антиоксидантной системы, нейтрализующих АФК и снижающих опасность их чрезмерного накопления при неблагоприятных воздействиях. Аккумуляция в талломах алюминия и тяжёлых металлов вследствие загрязнения среды бокситовой пылью приводила к усилению ПОЛ. Содержание ТБК-РП в талломах лишайников на участке 3 было в 1,5–2 раза выше, чем на фоновой территории. При этом талломы *P. aphthosa* характеризовались более высокой интенсивностью липопероксидации как на фоновом, так и на импактном участке.

В ответ на окислительный стресс, вызванный поступлением в клетку ионов металлов, возрастала активность антиоксидантных ферментов, участвующих в нейтрализации АФК. Так, активность супероксиддисмутазы (СОД) в талломах *L. pulmonaria* и *P. aphthosa* возрастала в 1,5 раза по мере усиления загрязнённости среды. В талломах *H. physodes* достоверное

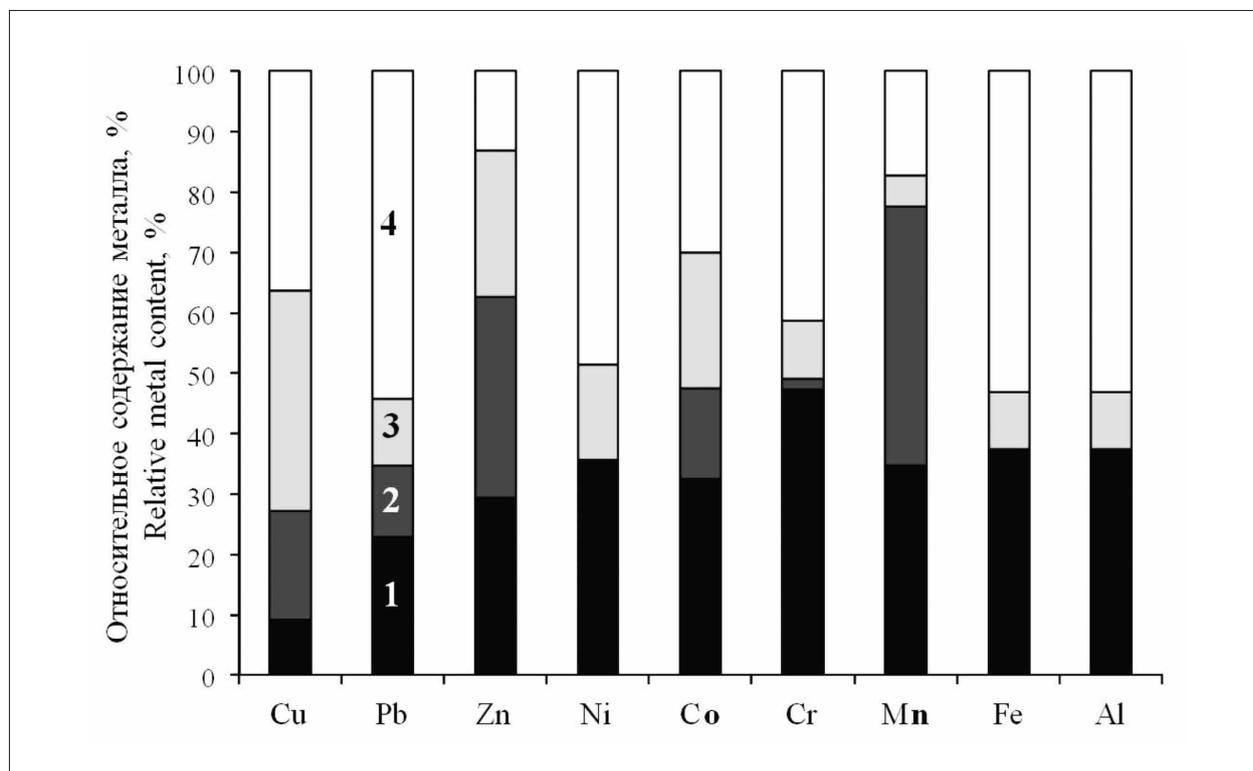


Рис. Локализация металлов в талломах *Peltigera aphthosa* на сильно загрязнённом участке: 1 – пылевая фракция на поверхности талломов, 2 – экстрацеллюлярная, 3 – интрацеллюлярная и 4 – остаточная фракция.

Fig. Metal localization in the *Peltigera aphthosa* thalli from highly polluted area. 1 – Dust fraction on the thalli surface, 2 – extracellular, 3 – intracellular and 4 – residual fractions

Таблица 5/ Table 5

Уровень перекисного окисления липидов (ПОЛ), активности супероксиддисмутазы (СОД) и гваяколпероксидазы (ГПК) в талломах лишайников на участках с различной степенью загрязнения продуктами добычи бокситовой руды / Level of the lipoperoxidation (POL), activities of superoxide dismutase (SOD) and guaiacol peroxidase (GPX) in the lichens from the areas with different levels of the bauxite dust pollution

Лишайник Lichen species	Участок Area	ПОЛ, нмоль ТБК-РП/ г сухой массы POL, nmol TBARS/ g DW	СОД, усл. ед./ мг белка SOD, rel. un. / mg protein	ГПК, нмоль гваякола/ (г белка мин.) GPX, nmol of guaiacol / (g protein min)
<i>Hypogimnia physodes</i>	1	34,95±3,06 ^a	3,29±0,44 ^a	0,041±0,010 ^a
	2	47,07±4,80 ^a	5,89±0,41 ^b	0,043±0,011 ^a
	3	73,88±8,79 ^b	3,88±0,51 ^{ab}	следы /traces
<i>Lobaria pulmonaria</i>	1	50,09±3,21 ^a	7,56±0,26 ^a	0,036±0,002 ^a
	2	61,61±7,16 ^{ab}	10,88±0,38 ^b	0,083±0,002 ^b
	3	74,96±6,82 ^b	12,63±0,29 ^c	0,225±0,005 ^c
<i>Peltigera aphthosa</i>	1	92,37±7,94 ^a	6,24±0,30 ^a	0,199±0,031 ^a
	3	164,69±14,37 ^b	9,07±0,15 ^b	0,256±0,026 ^a

Примечание: Представлены средние арифметические значения и их стандартные ошибки. Разные латинские буквы над значениями обозначают статистическую значимость различий величин исследуемых показателей в зависимости от загрязнённости участков (1 – фоновый участок, 2 – участок со средним уровнем загрязнения, 3 – участок с сильным уровнем загрязнения) (n = 3–6, ANOVA, тест Дункана, P ≥ 0,95).

Note. The means and their standard errors are presented. Different superscript letters indicate the statistical significance of differences in the element contents in lichens on the areas with different pollution level (1 – relative clean area, 2 – area with middle level of pollution, 3 – area with hard level of pollution) (n = 3–6, ANOVA, Duncan's test, P ≥ 0.95).

увеличение активности СОД наблюдали только на участке 2 со средним уровнем загрязнения. В условиях сильного загрязнения активность СОД в талломах *H. physodes* снижалась. Следует также отметить, что по активности СОД талломы *H. physodes* уступали талломам двух других исследованных видов. Уровень активности гваяколовой пероксидазы (ГПК) был наибольшим в талломах *P. aphthosa*. По мере усиления загрязнения активность ГПК в талломах *L. pulmonaria* сильно возрастала. На участке 3 талломы *L. pulmonaria* и *P. aphthosa* практически не отличались по активности ГПК. Уровень активности ГПК в талломах *H. physodes* на умеренно загрязнённом участке 2 был таким же, как на фоновом участке 1. На сильно загрязнённом участке 3 отмечали полное ингибирование этого фермента. Полученные данные позволяют полагать, что сильное хроническое загрязнение среды обитания бокситовой пылью и накопление в талломах значительных количеств металлов приводило к подавлению метаболизма *H. physodes*, тогда как способные к азотфиксации трёхкомпонентные цианолишайники *L. pulmonaria* и *P. aphthosa* сохраняли более высокую жизнеспособность.

Заключение

Итак, нами выявлена реакция лишайников на загрязнение среды при добыче бокси-

товой руды. В талломах лишайников, обитающих в зоне влияния Средне-Тиманского бокситового месторождения, обнаружены в значительных количествах алюминий, железо, марганец, цинк и другие металлы. Биоаккумуляция химических элементов возрастала по мере увеличения степени загрязнения территории. На наиболее загрязнённом участке концентрация Al и Fe в талломах *H. physodes* была на два порядка, а других металлов – в разы больше, чем на фоновом участке. Установлено, что основная часть Fe и Al локализована в пылевой и остаточной фракциях, тогда как большая часть Cu, Zn и Mn обнаружена в составе экстрацеллюлярной и интрацеллюлярной фракциях. Однако следует иметь в виду, что в импактных талломах общее содержание Fe и Al было на 2–3 порядка больше по сравнению с другими металлами. В целом, полученные данные свидетельствуют о значительном поступлении Al и тяжёлых металлов (как необходимых, так и потенциально опасных) в клетки таллома. Усиление процессов перекисного окисления липидов и активация ферментов антиоксидантной защиты в талломах свидетельствует о развитии окислительного стресса.

Можно заключить, что лишеноиндикация является эффективным способом мониторинга загрязнения среды при добыче бокситовой руды. При этом определение показателей, характеризующих уровень липопероксидации

и активности антиоксидантных ферментов, позволяет выявить признаки стресса задолго до значительного снижения жизнеспособности и таксономического разнообразия лишайников на импактной территории.

Работа выполнена в рамках темы «Физиология и стресс-устойчивость фотосинтеза растений и пойкилогидрических фотоавтотрофов в условиях Севера» (№ГР АААА-А17-117033010038-7) и поддержана грантом Комплексной программы УрО РАН (проект 15-12-4-4).

Литература

1. Арустамов Э.А. Природопользование. М.: Дашков и К°, 2004. 312 с.
2. Бязров Л.Г. Лишайники в экологическом мониторинге. М.: Научный мир, 2002. 336 с.
3. Garty J. Biomonitoring heavy metal pollution with lichens // *Protocols in Lichenology* / Eds. I. Kranner, R. Beckett, A. Varma. Berlin Heidelberg: Springer-Verlag, 2002. P. 458–482.
4. Walker T.R., Pystina T.N. The use of lichens to monitor terrestrial pollution and ecological impacts caused by oil and gas industries in the Pechora Basin, NW Russia // *Herzogia*. 2006. V. 19. P. 229–238.
5. Nash T.H. III Nutrients, elemental accumulation, and mineral cycling // *Lichen Biology*. III. Cambridge: Cambridge University Press, 2008. P. 234–251.
6. Bačkor M., Loppi S. Interactions of lichens with heavy metals // *Biologia Plantarum*. 2009. V. 53. No. 2. P. 214–222.
7. Пыстина Т.Н., Кузнецова Е.Г. Оценка степени загрязнения растительности и почв в зоне воздействия Средне-Тиманского бокситового рудника // *Механизмы устойчивости и адаптации биологических систем к природным и техногенным факторам: Материалы Всероссийской научной конференции*. Киров, 2015. С. 314–317.
8. Красная Книга Республики Коми. Сыктывкар: Коми НЦ УрО РАН, 2009. 791 с.
9. Branquinho C., Catarino F., Brown D.H., Pereira M.J., Soares A. Improving the use of lichens as biomonitors of atmospheric metal pollution // *Science of the Total Environment*. 1999. V. 232. No. 1–2. P. 67–77.
10. Heath R.L., Packer L. Photoperoxidation in isolated chloroplasts // *Archives of Biochemistry and Biophysics*. 1968. V. 125. No. 1. P. 189–198.
11. Beauchamp C., Fridovich I. Superoxide dismutase: Improved assays and an assay applicable to acrylamide gels // *Analytical Biochemistry*. 1971. V. 44. No. 1. P. 276–287.
12. Chance B., Maehly A.C. Assay of catalases and peroxidases // *Methods in Enzymology*. V. 2. San Diego: Academic Press, 1955. P. 764–775.
13. Bradford M.M. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein uti-

lizing the principle of protein-dye binding // *Analytical Biochemistry*. 1976. V. 72. No. 1. P. 248–254.

14. Ng O.-H., Tan B.C., Obbard J.P. Lichens as bioindicators of atmospheric heavy metal pollution in Singapore // *Environmental Monitoring and Assessment*. 2006. V. 123. P. 63–74.

15. Mikhailova I.N., Kshnyasev I.A. Content of heavy metals in thalli of the lichen *Hypogymnia physodes*: sources of heterogeneity // *Contemporary Problems of Ecology*. 2012. V. 5. No. 3. P. 314–318.

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

17. Котова О.Б., Вахрушев А.В. Бокситы Тимана: минералого-технологические особенности // *Вестник Института геологии Коми научного центра Уральского отделения РАН*. 2011. № 3 (195). С. 12–16.

18. Garty J., Galun M., Kessel M. Localization of heavy metals and other elements accumulated in the lichen thallus // *New Phytologist*. 1979. V. 82. P. 159–168.

19. Mikhailova I.N., Sharunova I.P. Dynamics of heavy metal accumulation in thalli of the epiphytic lichen *Hypogymnia physodes* // *Russian Journal of Ecology*. 2008. V. 39. No. 5. P. 346–352.

20. Титов А.Ф., Казнина Н.М., Таланова В.В. Тяжёлые металлы и растения. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2014. 194 с.

References

1. Arustamov E.A. Nature management. Moskva: Dashkov i K°, 2004. 312 p. (in Russian).
2. Byazrov L.G. Lichens in the ecological monitoring. Moskva: Nauchnyy mir, 2002. 336 p. (in Russian).
3. Garty J. Biomonitoring heavy metal pollution with lichens // *Protocols in Lichenology* / Eds. I. Kranner, R. Beckett, A. Varma. Berlin Heidelberg: Springer-Verlag, 2002. P. 458–482.
4. Walker T.R., Pystina T.N. The use of lichens to monitor terrestrial pollution and ecological impacts caused by oil and gas industries in the Pechora Basin, NW Russia // *Herzogia*. 2006. V. 19. P. 229–238.
5. Nash T.H. III Nutrients, elemental accumulation, and mineral cycling // *Lichen Biology*. Cambridge: Cambridge University Press, 2008. P. 234–251.
6. Bačkor M., Loppi S. Interactions of lichens with heavy metals // *Biologia Plantarum*. 2009. V. 53. No. 2. P. 214–222.
7. Pystina T.N., Kuznecova E.G. Assessment of the vegetation and soils pollution degree in the zone affected by the Middle Timan bauxite mine // *Mechanisms of biological systems stability and adaptation to natural and man-made factors: Materialy Vserossiyskoy nauchnoy konferencii*. 2015. P. 314–317 (in Russian).

8. Red data book of Komi Republic. Syktyvkar: Komi NTs UrO RAN, 2009. 791 p. (in Russian).

9. Branquinho C., Catarino F., Brown D.H., Pereira M.J., Soares A. Improving the use of lichens as biomonitors of atmospheric metal pollution // Science of the Total Environment. 1999. V. 232. No. 1–2. P. 67–77.

10. Heath R.L., Packer L. Photoperoxidation in isolated chloroplasts // Archives of Biochemistry and Biophysics. 1968. V. 125. No. 1. P. 189–198.

11. Beauchamp C. Fridovich I. Superoxide dismutase: Improved assays and an assay applicable to acrylamide gels // Analytical Biochemistry. 1971. V. 44. No. 1. P. 276–287.

12. Chance B., Maehly A.C. Assay of catalases and peroxidases // Methods in Enzymology. V. 2. San Diego: Academic Press, 1955. P. 764–775.

13. Bradford M.M. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding // Analytical Biochemistry. 1976. V. 72. No. 1. P. 248–254.

14. Ng O.-H., Tan B.C., Obbard J.P. Lichens as bioindicators of atmospheric heavy metal pollution in Singapore // Environmental Monitoring and Assessment. 2006. V. 123. P. 63–74.

15. Mikhailova I.N., Kshnyasev I.A. Content of heavy metals in thalli of the lichen *Hypogymnia physodes*: sources of heterogeneity // Contemporary Problems of Ecology. 2012. V. 5. No. 3. P. 314–318.

16. Tabalenkova G.N., Dal'ke I.V., Golovko T.K. Elemental composition of some boreal lichen species in the European North-East // Izvestiya Samarskogo nauchnogo centra Rossiyskoy akademii nauk. 2016. V. 18. No. 2. P. 221–225 (in Russian).

17. Kotova O.B., Vakhrushev A.V. Timan's bauxite: mineralogical and technological features // Vestnik Instituta geologii Komi nauchnogo tsentra Uralskogo otdeleniya RAN. 2011. No. 3 (195). P. 12–16 (in Russian).

18. Garty J., Galun M., Kessel M. Localization of heavy metals and other elements accumulated in the lichen thallus // New Phytologist. 1979. V. 82. P. 159–168.

19. Mikhailova I.N., Sharunova I.P. Dynamics of heavy metal accumulation in thalli of the epiphytic lichen *Hypogymnia physodes* // Russian Journal of Ecology. 2008. V. 39. No. 5. P. 346–352.

20. Titov A.F., Kaznina N.M., Talanova V.V. Heavy metals and plants. Petrozavodsk: Karelskiy nauchnyy tsentr RAN, 2014. 194 p. (in Russian).

УДК 574.45:630.181.37

doi: 10.25750/1995-4301-2018-2-053/2-061

Продукция органического вещества и аккумуляция углерода в напочвенном покрове еловых и берёзовых фитоценозов в предгорьях Приполярного Урала

© 2018. Т. А. Пристова, к. б. н., н. с.,
С. В. Загирова, д. б. н., зав. отделом,
А. В. Манов, к. с.-х. н., н. с.,

Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН,
167000, Россия, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 28,
e-mail: pistova@ib.komisc.ru, zagirova@ib.komisc.ru, manov@ib.komisc.ru

Определены запасы фитомассы и углерода в напочвенном покрове еловых и берёзовых фитоценозов в предгорьях Приполярного Урала. Установлено, что концентрация углерода в различных видах растений составляет 39–50% абсолютно сухого вещества. В напочвенном покрове исследованных фитоценозов растения накапливают 512–960 г/м² органического вещества, в том числе углерода 250–409 гС/м². Более 50% углерода фитомассы сосредоточено в надземных органах растений. Углерод в ежегодной продукции надземной фитомассы составляет 44–62%, в подземной – 31–36% общего запаса, из них 86–95% поступает в опад. Ежегодно в истинном приросте запас углерода в растениях напочвенного покрова еловых фитоценозов составляет 11–20 гС/м², в березняке – 9 гС/м².

Ключевые слова: Приполярный Урал, лесные фитоценозы, живой напочвенный покров, продукция органического вещества, запас углерода.