

УДК 582.29;581.192;579.264

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ХИМИЧЕСКОГО СОСТАВА И ОСОБЕННОСТЕЙ ПОВЕРХНОСТНЫХ МИКРОБНЫХ КОМПЛЕКСОВ ЛИШАЙНИКОВ И СУБСТРАТОВ ИХ ПРОИЗРАСТАНИЯ

© С.Г. Скугорева^{1*}, Л.И. Домрачева^{1,2}, А.И. Фокина³, Е.А. Домнина^{1,3}, В.Н. Кулаков³,
А.И. Коротких², Т.Я. Ашихмина^{1,3}

¹ Институт биологии Коми научного центра УрО РАН,
ул. Коммунистическая, 28, Сыктывкар, 167982 (Россия),
e-mail: skugoreva@mail.ru

² Вятский государственный агротехнологический университет,
Октябрьский пр., 133, Киров, 610017 (Россия)

³ Вятский государственный университет, ул. Московская, 36, Киров,
610000 (Россия)

Целью исследования был сравнительный анализ химического состава и особенностей поверхностных микробных комплексов трех видов эпигейных лишайников (*Cladonia rangiferina* (L.), *Cetraria islandica* (L.), *Peltigera horizontalis* (Huds.)), одного вида эпифитного лишайника (*Hypogymni aphysodes* (L.) Nyl.) и субстратов их произрастания.

Установлено, что аккумуляция неорганических ионов эпигейными лишайниками превышает их содержание в почве в 4–450 раз. Максимальная биохимическая подвижность характерна для элементов питания (ионы калия, фосфат-ионы). Высокой биохимической подвижностью меди и цинка характеризовались *P. horizontalis* и *C. islandica*, кадмия и свинца – *H. physodes*, в связи с чем данные виды лишайников можно считать биоаккумуляторами этих элементов. Эпифитный лишайник *H. physodes* характеризовался относительно высоким содержанием фенольных соединений, что свидетельствует о его хороших антиоксидантных свойствах.

В структуру микробных популяций на поверхности лишайников максимальный вклад вносили разные физиологические группы. В микробном комплексе у эпифитного лишайника *H. physodes* доминировали азотфиксирующие бактерии, у эпигейных лишайников – аммонификаторы. Между численностью аммонификаторов и общей численностью микроорганизмов на поверхности эпигейных лишайников и их количеством в почве под лишайниками существует прямая корреляционная связь.

С поверхности листоватого лишайника *C. rangiferina* (L.) была выделена в чистую культуру грамположительная споровая бактерия *Bacillus polytuxa*, для которой установлена высокая антагонистическая активность по отношению к фитопатогенным грибам рр. *Fusarium* и *Alternaria*. В дальнейшем данный штамм может стать основой для создания экологически безопасного биопрепарата для борьбы с болезнями растений.

Ключевые слова: лишайники, почвы, ионный состав, тяжелые металлы, фенольные соединения, микроорганизмы, фитопатогены, антагонисты.

Работа выполнена в рамках государственного задания ИБ ФИЦ Коми НЦ УрО РАН по теме «Структура и состояние компонентов техногенных экосистем подзоны южной тайги» рег. №1021051202042-2-1.6.19.

Введение

Лишайники (лихенизированные аскомицеты) – уникальный отдел низших растений, эволюция которых связана с возникновением мутуалистического симбиоза между гетеро- и автотрофными партнерами:

Скугорева Светлана Геннадьевна – кандидат биологических наук, доцент, научный сотрудник лаборатории биомониторинга, e-mail: skugoreva@mail.ru
Окончание на С. 142.

грибами, с одной стороны, водорослями и (или) цианобактериями (ЦБ) – с другой. При этом хотя на долю фотобионта приходится всего около 10% биомассы таллома, его роль является ключевой в обеспечении существования всей ассоциации [1].

* Автор, с которым следует вести переписку.

Существует три группировки лишайников в зависимости от того, кто является фотобионтом: только ЦБ, только зеленые водоросли, или ЦБ + зеленые водоросли [2]. Состав фотобионтов существенно влияет, прежде всего, на физиолого-биохимические функции ЦБ. Если в лишайниках содержатся как зеленые водоросли, так и ЦБ, то именно водоросли выполняют основные функции фотосинтеза, тогда как роль ЦБ сводится, главным образом, к азотфиксации со значительным увеличением количества гетероцист, в которых происходит этот процесс. В цианолишайниках ЦБ выполняют обе автотрофные функции и по углероду (фотосинтез), и по азоту (азотфиксация), так же как их свободноживущие прототипы [3].

Помимо мутуалистического симбиоза для лишайников характерен симбиоз типа комменсализма, при котором поверхность талломов заселяется микроорганизмами (МО) различных систематических групп, играющих определенную роль в жизни лишайников [4, 5].

В связи с отсутствием покровных тканей метаболическое равновесие между фотобионтом и микобионтом легко разрушается при изменении качества окружающей среды [6]. Поэтому лишайники являются оптимальным объектом для изучения воздействия окружающей среды на живые организмы.

Элементный состав лишайников разнообразен и зависит от состава окружающей среды, однако есть некоторые общие особенности. По сравнению с высшими растениями лишайники накапливают больше Fe, Zn, меньше – N, P, K, Na, Ca, Mg, S, Cl, B, Mo. Примерно равные количества в лишайниках и высших растениях элементов Mn, Cu, Co. Особенностью лишайников является повышенное содержание в их золе оксида кремния [7].

Всего в лишайниках насчитывают около 700 веществ с известной структурой [8]. Органические вещества лишайников условно делят на 2 группы: первичные и вторичные. Первичные лишайниковые вещества (хитин, лихенин, гемицеллюлозы, дисахариды, пектин, полиспирты, аминокислоты, витамины, ферменты, пигменты и др.) выполняют структурную функцию и участвуют в клеточном обмене. Роль вторичных лишайниковых веществ (атранорин, фумарпротоцетраровая, салициловая, усниновая, лекарноровая кислоты и др.) окончательно не выяснена. Известно, что лишайниковые кислоты являются антибиотиками, атранорин участвует в фотосинтезе, паритин действует как светофильтр, т.е. защищает фотобионт от чрезмерной радиации. Лишайниковые вещества способствуют передвижению углеводов из фотобионта в микобионт, участвуют в разрушении минерального субстрата [9]. Кроме того, лишайники – уникальный источник низкомолекулярных фенолов, обладающих широким спектром антимикробных и антипаразитарных свойств.

На компонентный состав лишайников большое влияние оказывают экстремальные климатические факторы – засуха, засоление, действие низких температур, а также свет и влажность [10].

Благодаря высокому соотношению поверхность/объем, широкому межклеточному пространству, отсутствию восковой кутикулы и устьиц многие поллютанты могут легко поглощаться всей поверхностью лишайника [6]. Загрязняющие вещества осаждаются на лишайниках в результате свободно падающих осадков, скрытых осадков (туман и роса), сухого осаждения и поглощения газов [11, 12]. Лишайники накапливают и удерживают многие микроэлементы в концентрациях, которые значительно превышают их физиологические потребности и переносят эти высокие концентрации за счет внеклеточной секвестрации элементов в виде кристаллов оксалата или комплексов лишайниковых кислот [13].

Концентрации микроэлементов в талломах лишайников могут напрямую коррелировать с уровнями этих элементов в окружающей среде [14]. В связи с чем лишайники используют для мониторинга пространственных и/или временных закономерностей аккумуляции микроэлементов.

Лишайники можно использовать в качестве чувствительных индикаторов для оценки воздействия загрязняющих веществ путем измерения изменений на уровне сообщества или популяции, а также в качестве накопительных средств мониторинга стойких загрязнителей путем анализа содержания в них микроэлементов. Поскольку лишайники – медленно растущие организмы, они могут использоваться в качестве долгосрочных биомониторов загрязнения воздуха, то есть суммирования условий окружающей среды [15].

Домрачева Людмила Ивановна – доктор биологических наук, профессор, старший научный сотрудник лаборатории биомониторинга, e-mail: dli-alga@mail.ru

Фокина Анна Ивановна – кандидат биологических наук, доцент, e-mail: annushka-fokina@mail.ru

Домнина Елена Александровна – кандидат биологических наук, доцент, старший научный сотрудник лаборатории биомониторинга, e-mail: usrl1493@vyatsu.ru

Кулаков Василий Николаевич – аспирант, инженер, e-mail: noijbett@yandex.ru

Коротких Анастасия Игоревна – аспирант, ассистент, e-mail: anastasi0301@yandex.ru

Ашихмина Тамара Яковлевна – доктор технических наук, профессор, главный научный сотрудник, заведующий лабораторией биомониторинга, e-mail: usr08619@vyatsu.ru

Цель исследования – провести сравнительный анализ химического состава и особенностей поверхностных микробных комплексов талломов трех видов эпигейных и одного вида эпифитного лишайников и субстратов их произрастания.

Объекты и методы

Объектами исследования были талломы трех видов эпигейных лишайников (кустистые хлоролишайники *Cladonia rangiferina* (L.) (семейство *Cladoniaceae* Zenker), *Cetraria islandica* (L.) (*Parmeliaceae* Zenker) и цианолишайник *Peltigera horizontalis* (Huds.) (*Peltigeraceae* Dumort.) – листоватый) и почвы под лишайниками (подлишайниковые почвы), а также один вид эпифитного листоватого хлоролишайника *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl. (*Parmeliaceae* Zenker) и субстрат его произрастания – кора (корка) сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* L. (*Pinaceae*), отобранные в сосняке лишайниково-зеленомошном (Советский район Кировской области) [16]. В качестве фоновой отбирали почву без лишайников с глубины 0–5 см.

Определение лишайников выполнено по общепринятым лихенологическим методикам. Для проведения анализов слоевища лишайников очищали от частиц субстрата и высушивали при комнатной температуре до воздушно-сухого состояния, затем сухую биомассу измельчали в электромельнице марки «BOSCH МК 6000».

Химический анализ лишайников и почв под лишайниками. В ходе химического анализа подлишайниковых почв проводили измерение показателей почвенной вытяжки (соотношение почва : деионизованная вода равно 1 : 5): электропроводности на кондуктометре «Cond 340i» и водородного показателя на рН-метре-ионере «Эксперт-001» по ГОСТ 26423-85.

Содержание неорганических ионов измеряли в водной вытяжке из сухой лишайниковой биомассы. Водную вытяжку готовили следующим способом: экстрагировали сухую биомассу в деионизованной воде в условиях УЗ-ванны в течение 30 мин при комнатной температуре. Далее вытяжку фильтровали через фильтр «синяя лента» и в фильтрате измеряли концентрацию неорганических ионов. В водной вытяжке из лишайников определяли электропроводность и водородный показатель. Концентрацию неорганических ионов в почвенной вытяжке и в вытяжке из лишайников определяли методом ионной хроматографии на хроматографе «Стайер» по ФР.1.31.2008.01738 и ФР.1.31.2008.01724. Далее производили пересчет концентраций ионов на их содержание на 1 кг сухой почвы или 1 кг сухой биомассы лишайников.

Зольность лишайников определяли гравиметрическим методом после сухого озоления при 500 °С согласно ГОСТ 24027.2-80. Содержание тяжелых металлов (ТМ) в лишайниках и подвижных форм ТМ в почве определяли методом атомно-абсорбционной спектроскопии на приборе «Спектр-5-4» согласно ПНД Ф 16.1.2:2.2:2.3.78-2013 и ПНД Ф 16.2.2:2.3.71-2011. Для определения содержания органического вещества в почве использовали метод Тюрина в модификации ЦИНАО по ГОСТ 26213-91.

Для оценки поглощения живым веществом химических элементов/ионов из почвы использовали коэффициент биогеохимической подвижности, который равен отношению содержания элемента/иона в слоевище лишайника к подвижным формам элементов/ионов в органогенном горизонте почвы [17].

Содержание фенольных соединений (ФС) в лишайниках определяли спектрометрическим методом, основанном на реакции ФС с реактивом Фолина-Чокальтеу и последующим фотометрированием образующейся «сини» при длине волны 765 нм (ГОСТ Р 55488-2013). В качестве внутреннего стандарта использовали галловую кислоту. Результаты выражали в мг галловой кислоты/г сухой массы.

Микробиологические исследования. Для оценки численности эпифитной микробиоты (поверхностные микробные комплексы) лишайников применяли посев смывов с талломов на селективные агаризованные среды. Численность МО в почве и на талломах лишайников учитывали методом предельных разведений, определяя три физиологические группы: аммонификаторы на среде ГРМ (гидролизат рыбной муки), азотфиксаторы на среде Эшби и микромицеты на среде Чапека.

В дальнейшем исследовали антагонистическую активность бактерии *Bacillus polymyxa* А-24, выделенной с поверхности таллома лишайника *Cladonia rangiferina* (L.) по отношению к 4 видам фитопатогенных грибов: *Fusarium culmorum* (W.G.Sm.) Sacc. шт. Пш-19/л, выделенному из листьев яровой пшеницы (2019 г.), *F. sporotrichoides* Sherb. шт. Т-07/з, выделенному из зерна тритикале (2007 г.), *F. oxysporum* Schlech. шт. Я-к/20, выделенному из корней ячменя (2020 г.), *Alternaria* sp. шт. Р-з/21, выделенной из зерна озимой ржи (2019 г.).

Культуры микробов-антагонистов получали путем смыва стерильной дистиллированной водой колоний, растущих на плотной питательной среде ГРМ-агар. Титр бактерий в полученных суспензиях перед

опытом определяли с использованием оптического стандарта мутности для определения концентрации микробов 5МЕ титров, которые составили $0.45 \cdot 10^9$ КОЕ/мл для *B. polymyxa* А-24. Титры грибных пропагул определяли в камере Горяева. Эти показатели составили в КОЕ/мл: $9 \cdot 10^{-3}$ (*F. culmorum*), $14 \cdot 10^{-3}$ (*F. sporotrichoides*), $26 \cdot 10^{-3}$ (*F. oxysporum*), $16 \cdot 10^{-3}$ (*Alternaria* sp.).

Исследования состояли из двух серий опытов. Первая серия опытов заключалась в капельном нанесении суспензии бактерий на выращенные газоны гриба. При снятии опыта определяли диаметр зон лизиса в местах нанесения бациллярной суспензии в мм. Во второй серии опытов использовали метод одновременного глубинного посева суспензий грибов и *B. polymyxa* в чашки Петри с плотной питательной средой Чапека, селективной для грибов, но не подходящей для роста бациллы. Контролем служили глубинные посева монокультур на плотную питательную среду Чапека. При снятии опыта определяли степень зарастания поверхности питательной среды грибным мицелием в процентах и площадь зарастания.

Математическую обработку данных проводили с помощью общепринятых статистических методов с использованием пакета программ Microsoft Excel 6.0. Для данных по химическому анализу приведены средние арифметические значения и погрешность методики (по содержанию ФС в лишайниках и органического вещества в почвах приведены ошибка средней); по микробиологическому анализу – ошибка средней для трех биологических повторностей. Оценку значимых ($p < 0.05$) различий средних проводили методом Апова. Парные сравнения видов лишайников по этому параметру проводили по критерию Стьюдента с поправкой Бонферрони на уровне значимости $p = 0.05$.

Результаты и их обсуждение

Химический анализ лишайников и субстратов их произрастания

Электропроводность и водородный показатель. Результаты анализа почвенной вытяжки из подлишайниковых почв, субстрата произрастания *H. physodes* (кора сосны), а также водных вытяжек из лишайников представлены в таблице 1. Электропроводность является интегральным показателем содержания ионов в растворе. Как следует из таблицы, наибольшей электропроводностью характеризовалась вытяжка из почвы под *C. islandica* – 95 мкСм/см, для субстратов произрастания значения были в 1.3–1.6 раза ниже и колебались в достаточно узких пределах: от 61 до 74 мкСм/см.

Значения электропроводности вытяжек из лишайников колебались от 68 до 100 мкСм/см. Максимальное значение было определено для *P. horizontalis*, минимальное – для *C. rangiferina*. Сила корреляционной связи между электропроводностью вытяжек из лишайников и почвы невысока ($r = 0.40$).

По значению водородного показателя все почвы и субстрат произрастания *H. physodes* имели слабокислую реакцию среды (рН=5.3–6.4 ед.). Относительно других отличался образец почвы под *P. horizontalis*: его рН был в среднем на 1 ед. рН выше.

Водные вытяжки из эпигейных лишайников имели слабокислую реакцию среды (рН=6.3–6.4 ед.). При этом существует прямая зависимость между значениями рН вытяжки из лишайников и значениями рН почвы ($r = 0.71$). Вытяжка из *H. physodes*, произрастающей на коре сосны, характеризовалась кислой реакцией среды (рН=4.6 ед.).

Содержание неорганических ионов. В таблице 2 представлены данные по содержанию неорганических ионов в подлишайниковой почве. Почва под *C. islandica* содержала высокие относительно других лишайников количества всех исследуемых неорганических ионов, что определило большую электропроводность почвенной вытяжки (табл. 2).

Для большинства исследуемых почв ряд по снижению содержания анионов выглядит следующим образом: сульфаты > хлориды > фосфаты > нитраты, а ряд для катионов: кальций > калий > магний > натрий (табл. 2). Ионы аммония и фторид-ионы не были идентифицированы методом ионной хроматографии ни в одной из исследованных проб.

В таблице 3 представлены результаты по изучению ионного состава лишайников и субстрата произрастания *H. physodes* (кора сосны). Максимальное содержание ионов определено для *P. horizontalis*. Несколько ниже были концентрации ионов в *C. islandica* и *H. physodes*. Минимальные количества ионов определены в сухой биомассе *C. rangiferina*. Суммарное содержание ионов хорошо коррелирует со значениями электропроводности вытяжки (табл. 1) ($r = 0.9995$).

Таблица 1. Электропроводность и pH водной вытяжки из лишайников и субстрата их произрастания

Вариант	Электропроводность, мкСм/см		pH, единиц	
	субстрат	лишайник	субстрат	лишайник
<i>Peltigera horizontalis</i>	67±5	100±8	6.4±0.2	6.4±0.2
<i>Cladonia rangiferina</i>	61±5	68±5	5.6±0.2	6.4±0.2
<i>Cetraria islandica</i>	95±7	91±7	5.3±0.2	6.3±0.2
<i>Hypogymnia physodes</i>	74±6	85±6	5.8±0.2	4.6±0.2
Фон	68±5	...	5.6±0.2	...

Таблица 2. Содержание неорганических ионов в почве, мг ионов/кг почвы

Почвы под лишайниками	Na ⁺	K ⁺	Mg ²⁺	Ca ²⁺	Cl ⁻	NO ₃ ⁻	PO ₄ ³⁻	SO ₄ ²⁻	Общее содержание
<i>Peltigera horizontalis</i>	9.6±1.4	9.8±1.5	6.6±1.3	42±4	14.2±2.1	1.45±0.22	2.6±0.4	32.8±3.3	119.1
<i>Cladonia rangiferina</i>	7.0±1.1	17.1±2.6	5.3±1.1	38±4	10.2±1.5	3.4±0.5	4.6±0.7	28.4±2.8	114.0
<i>Cetraria islandica</i>	13.3±2.0	26±4	8.9±1.8	62±6	13.6±2.0	2.9±0.4	6.4±1.0	31.7±3.2	164.8
Фоновая почва	6.1±0.9	12.2±1.8	6.4±1.3	53±5	9.3±1.4	2.18±0.33	5.2±0.8	21.2±2.1	115.6

Таблица 3. Содержание ионов в лишайниках и в субстрате произрастания в мг ионов/г сухой массы лишайников (в числителе) и коэффициент биохимической подвижности (в знаменателе)

Лишайник/субстрат	Na ⁺	NH ₄ ⁺	K ⁺	Mg ²⁺	Ca ²⁺	F ⁻	Cl ⁻	NO ₃ ⁻	PO ₄ ³⁻	SO ₄ ²⁻	Общее
<i>Peltigera horizontalis</i>	0.25±0.04 26	0.40± 0.04	2.12±0.32 220	0.22±0.04 33	1.38±0.14 33	0.072± 0.011	0.48±0.05 34	0.21±0.03 15	1.16±0.12 45	0.96±0.10 29	6.78
<i>Cladonia rangiferina</i>	0.32±0.05 46	0.215± 0.022	0.86±0.13 50	0.21±0.04 40	0.92±0.09 24	0.038± 0.006	0.36±0.04 35	0.013±0.002 4	no nr	1.18±0.12 42	3.86
<i>Cetraria islandica</i>	0.90±0.14 68	no nr	1.95±0.29 75	0.20±0.04 22	0.96±0.10 15	0.155± 0.023	0.35±0.04 26	0.057±0.009 20	0.32±0.03 50	1.16±0.12 37	5.90
<i>Hypogymnia physodes</i>	0.77±0.12 1830	0.19± 0.05	1.42±0.21 6460	no nr	0.64±0.06 380	0.100± 0.015	0.30±0.03 750	0.122±0.018 640	0.82±0.08 4100	1.27±0.13 1260	5.34
Кора сосны (для <i>H. physodes</i>)	0.42±0.06	0.12± 0.03	0.22±0.03	0.27±0.05	1.68±0.17	0.063± 0.009	0.40±0.04	0.194±0.029	0.200±0.020	1.01±0.10	4.39

no – ниже предела обнаружения используемого метода; nr – показатель не может быть рассчитан, так как содержание в лишайнике ниже предела обнаружения.

Для большинства исследуемых лишайников ряд по снижению содержания анионов выглядит следующим образом: сульфаты > фосфаты > хлориды > нитраты > фториды; ряд для катионов: калий > кальций > натрий > магний > аммоний, что согласуется с данными работы [18]. Таким образом, ряды по распределению неорганических ионов для лишайников и почв не совпадают. Лишайники накапливают больше ионов калия, магния, фосфат- и хлорид-ионов. Дополнительным источником их поступления могут быть воздух и атмосферные осадки.

Взаимосвязи между содержанием ионов почве и в лишайниках не было выявлено. Коэффициенты биохимической подвижности ионов варьируют для эпигейных лишайников от 4 до 450 при среднем значении 66. Наибольшие значения коэффициентов характерны для элементов питания – калия, нитратов и фосфатов в сухой массе *P. horizontalis* (150–450).

Коэффициенты биохимической подвижности ионов для эпифитного лишайника *H. physodes* были на порядок выше по сравнению с эпигейными и колебались в пределах от 380 до 6460 (среднее значение 2200), что связано с низким содержанием ионов в субстрате произрастания (кора сосны). Максимальные значения коэффициента отмечались, как и в случае с эпигейными лишайниками, для ионов калия и фосфат-ионов, что свидетельствует о высокой степени аккумуляции данных ионов. Полученные результаты хорошо согласуются с данными [18], согласно которым для эпигейного лишайника *Cladonia stellaris* была отмечена значительная биогеохимическая активность K, P, S, Al, Cu, Ni.

Зольность лишайников. Лишайники, как правило, характеризуются незначительным накоплением минеральных веществ. Их зольность зависит от видовой принадлежности, возраста, субстрата произрастания, условий обитания и изменяется в пределах от 0.7 до 4% [19]. Максимальное значение зольности (4.4%) было установлено для эпигейного лишайника *P. horizontalis*, что обусловлено высоким содержа-

ем ионов в лишайнике (табл. 3). Высокое значение зольности (4.2%) определено для эпифитного лишайника *H. physodes*, что может быть связано с приуроченностью к субстрату – коре сосны обыкновенной. Вода, стекающая по стволам деревьев во время дождя, может содержать больше веществ (минеральные и органические вещества с поверхности хвои и коры дерева), чем дождевая вода из атмосферы. При этом для коры сосны зольность составила 1.16%. Сходные данные (1.1–2.1%) по зольности корки сосны обыкновенной получены в работе [20]. Среднее значение показателя установлено для *C. islandica* (1.19%). Минимальной зольностью отличалась *C. rangiferina* (0.99%), что хорошо согласуется с данными работы [21].

Содержание органического вещества в почве. В почве содержание органического вещества варьировало от 1.5 до 7.6%. Высоким содержанием органического вещества характеризовались почвы под *P. horizontalis* и *C. islandica*. Для фоновой почвы отмечали средние значения показателя. Почва под *C. rangiferina* является слабогумусированной.

Содержание тяжелых металлов. Анализ данных по содержанию подвижных форм ТМ в почве (табл. 4) показывает, что во всех образцах, кроме фонового, содержание свинца до 2.2 раза превышает значение ПДК, которое составляет 6 мг/кг (СанПин 1.2.3685-21). Содержание остальных ТМ было ниже ПДК. Подвижные формы кадмия в почвенных образцах не были обнаружены.

Неоднородное пространственное распределение содержания органического вещества в почве обуславливает более высокое содержание подвижного никеля, так как, согласно данным [22], никель присутствует в органически связанных формах. Максимальным значением содержания никеля характеризуется почва под *P. horizontalis*, содержащая также много органического вещества (рис. 1).

Данные по содержанию ТМ в сухой лишайниковой биомассе представлены в таблице 5. Концентрация кадмия в лишайниках была невысока и варьировала от 0.38 до 0.57 мг/кг сухой массы. Содержание в эпифитном лишайнике *H. physodes* свинца (3.3 мг/кг) и цинка (59 мг/кг) было выше в 1.5–3.1 раза, чем в эпигейных лишайниках. В сравнении с другими видами эпигейных и эпифитных лишайников *H. physodes* способен накапливать большие количества ТМ [23], что широко используется в экологическом мониторинге городских территорий [24].

Таблица 4. Содержание подвижных форм тяжелых металлов в подлишайниковой и фоновой почве, мг/кг почвы

Почвы под лишайниками	Pb	Ni	Cu	Zn
<i>Peltigera horizontalis</i>	8.8±2.7	2.3±0.7	0.48±0.15	0.64±0.20
<i>Cladonia rangiferina</i>	13.0±3.1	0.98±0.30	2.1±0.7	но
<i>Cetraria islandica</i>	8.4±2.6	0.76±0.24	0.50±0.16	1.3±0.4
Фоновая почва	6.3±1.9	1.4±0.4	2.7±0.8	1.24±0.38
ПДК (СанПин 1.2.3685-21)	6	4	3	23

но – ниже предела обнаружения используемого метода.

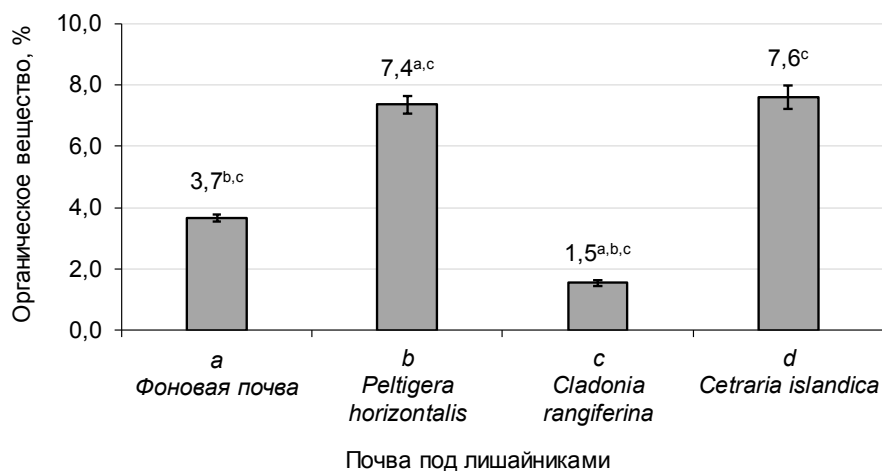


Рис. 1. Содержание органического вещества в почве под лишайниками. В надстрочных индексах указаны виды лишайников, с которыми есть значимые различия при $p=0.0083$

Таблица 5. Содержание тяжелых металлов в лишайниках и в субстрате произрастания в мг/кг сухой массы лишайника (в числителе) и коэффициент биохимической подвижности (в знаменателе)

Лишайник/субстрат	Cd	Pb	Ni	Cu	Zn
<i>Peltigera horizontalis</i>	<u>0.38±0.18</u> <i>нр</i>	<u>1.9±0.7</u> 0.22	<u>4.4±1.8</u> 1.90	<u>36±9</u> 75	<u>40±18</u> 62
<i>Cladonia rangiferina</i>	<u>0.57±0.26</u> <i>нр</i>	<u>1.4±0.5</u> 0.11	<u>0.31±0.13</u> 0.98	<u>49±15</u> 23	<u>19±8</u> <i>нр</i>
<i>Cetraria islandica</i>	<u>0.52±0.24</u> <i>нр</i>	<u>1.4±0.5</u> 0.16	<i>но</i>	<u>40±10</u> 79	<u>37±16</u> 28
<i>Hypogymnia physodes</i>	<u>0.53±0.25</u> 1.1	<u>3.3±1.2</u> 0.46	<i>но</i> <i>нр</i>	<u>6.0±2.4</u> 0.52	<u>59±26</u> 3.2
Кора сосны (для <i>H. physodes</i>)	0.49±0.23	7.2±2.6	<i>но</i>	11.5±3.4	18±8
ПДК (ОФС.1.5.3.0009.15)	1	6	–	–	–
Среднее мировое фоновое содержание в лишайниках [14]	1–30	5–100	0–5	1–50	20–500

но – ниже предела обнаружения используемого метода; прочерк обозначает отсутствие норматива; *нр* – показатель не может быть рассчитан, так как содержание в субстрате произрастания или в лишайнике ниже предела обнаружения.

Никель был определен только в сухой биомассе *P. horizontalis* и *C. rangiferina*, в почве под которыми содержание элемента было выше относительно других лишайников (табл. 4). Для меди характерен большой разброс значений по содержанию: от 6.0 до 49 мг/кг лишайника. Высокими аккумулярующими способностями к данному элементу отличались эпигейные лишайники.

В целом содержание ТМ в лишайниках не превышало значений ПДК для лекарственного растительного сырья (ОФС.1.5.3.0009.15) и было в пределах значений среднемировых фоновых концентраций в лишайниках [14]. Между суммарным содержанием ТМ в лишайниках и содержанием органического вещества в почве отмечается высокая прямая корреляционная взаимосвязь ($r=0.92$).

Коэффициент биохимической подвижности варьировал в очень больших пределах от 0.11 до 79. Наибольшие значения данного коэффициента по меди и цинку установлены для *P. horizontalis* и *C. islandica*, что может быть обусловлено высоким содержанием органического вещества, способного аккумулялировать ТМ; по кадмию и свинцу – для *H. physodes*.

Содержание фенольных соединений в лишайниках. В растительном мире ФС являются одними из наиболее мощных природных антиоксидантов [25]. Лишайники содержат высокие концентрации ФС, что позволяет им выживать в различных экологических условиях, включая экстремальные [26]. На содержание ФС в лишайниках влияют температура, интенсивность питания, уровень УФ-излучения [27].

На рисунке 2 представлены данные по содержанию ФС в лишайниках. Содержание галловой кислоты в эпигейных лишайниках колебалось от 28.4 до 35.2 мг/г сухой массы. Несколько выше было количество ФС в эпифитном лишайнике *H. physodes* (в 1.3–1.7 раза) и в субстрате его произрастания – коре сосны (1.2–1.4 раза). По данным работы [28], в эпифитном лишайнике эвернии сливовой *Evernia prunastri* содержание фенольных соединений было до 2.2 раза выше, чем в эпигейных кладонии свернутой *Cladonia convolute* и кладонии оленерогой *C. rangiformis*. Высокий уровень ФС в *H. physodes*, вероятно, связан как с высоким содержанием в субстрате произрастания, так и с их синтезом в самом лишайнике. Он свидетельствует о лучших антиоксидантных свойствах *H. physodes* по сравнению с другими лишайниками. Повышенные значения ФС в коре сосны могут быть обусловлены содержанием в ней галловой и элагалловой кислот [29].

Микробиологический анализ

Численность микробиоты на поверхности лишайников и в почве под лишайниками. Численность эпифитной микробиоты лишайников колеблется в пределах от 107 до 254 тыс. КОЕ/г (рис. 2). По этому показателю исследуемые виды лишайников составляют ряд *H. physodes* > *C. rangiferina* > *P. horizontalis* > *C. islandica*. В структуру микробных популяций максимальный вклад вносят разные физиологические группы: аммонификаторы составляют более 80% у *C. rangiferina* и *P. horizontalis* с минимальной численностью микромицетов и бактерий-азотфиксаторов. Наиболее равномерное представительство микробных группировок характерно для цианолишайника *C. islandica* с максимальным вкладом азотфиксаторов в структуру микробных популяций. В микробном комплексе эпифитного лишайника *H. physodes* доминируют азотфиксирующие бактерии [30].

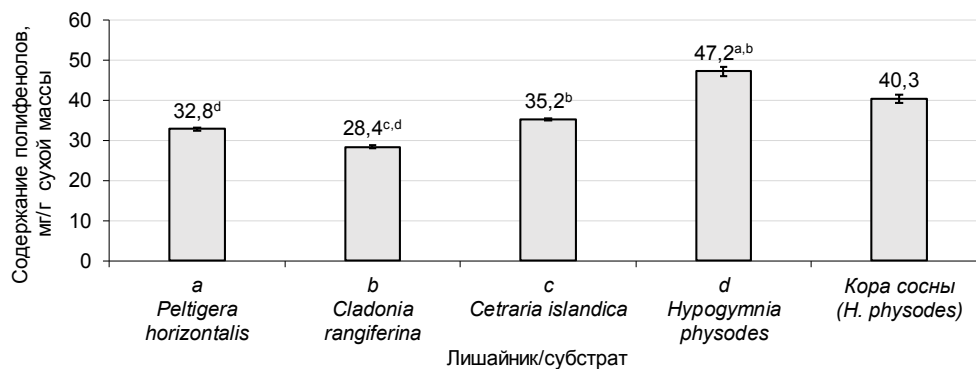


Рис. 2. Содержание фенольных соединений в лишайниках, мг галловой кислоты/г сухой массы. В надстрочных индексах указаны виды лишайников, с которыми есть значимые различия при $p=0.0083$

Численность МО в подлишайниковой почве под *C. islandica* и *P. horizontalis* практически не отличается от фоновой почвы. Под *C. rangiferina* значения численности МО в почве в 1.5–2.0 раза ниже по сравнению с фоном. Однако во всех почвенных образцах нет яркого доминирования какой-то одной физиологической группы МО: во всех вариантах наблюдается приблизительно равное представительство аммонификаторов (45–52%), азотфиксаторов и грибов по 23–27% (рис. 3).

Между численностью аммонификаторов и общей численностью МО на поверхности эпигейных лишайников и их численностью в подлишайниковой почве существует прямая корреляционная связь ($r=0.94-0.95$).

Сильная корреляционная связь установлена между численностью азотфиксаторов и микромицетов на эпигейных лишайниках и содержанием свинца в лишайниках ($r=0.91-0.95$), а также с содержанием в подлишайниковой почве ионов калия ($r=0.98-0.99992$), фосфат-ионов ($r=0.995-0.997$), ионов кальция ($r=0.70-0.80$), нитрат-ионов ($r=0.68-0.80$), подвижных форм никеля ($r=0.80$).

Изучение антагонистической активности бактерии *B. pouluxia*. При поверхностном нанесении суспензии бактерии *B. pouluxia*, выделенной с поверхности листоватого лишайника *Cladonia rangiferina* (L.), на 5-суточный газон фитопатогенных грибов антагонистический эффект не наблюдался. Данный опыт показал, что при мощном разрастании фитопатогенов тестируемые виды бактерий не способны подавить их развитие [31].

Иная картина наблюдается при одновременном внесении суспензий грибов и бактерии в питательную среду. На 7-е сутки в контрольном варианте исследуемые фитопатогенные грибы на 100% покрыли поверхность агаризованной среды Чапека мощными разрастаниями площадью 63.6 см². Однако в варианте с *B. pouluxia* проявились зоны лизиса, составляющие от 20 до 80% площади питательной среды (рис. 4).

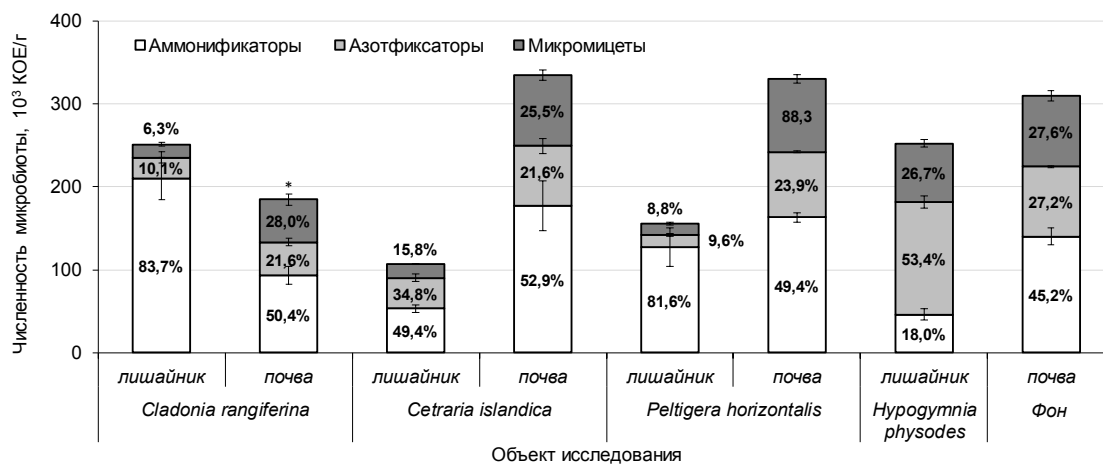


Рис. 3. Численность микробиоты на поверхности лишайников, в подлишайниковой почве и соотношение различных группировок (* – различия с фоном значимы при $p<0.05$)

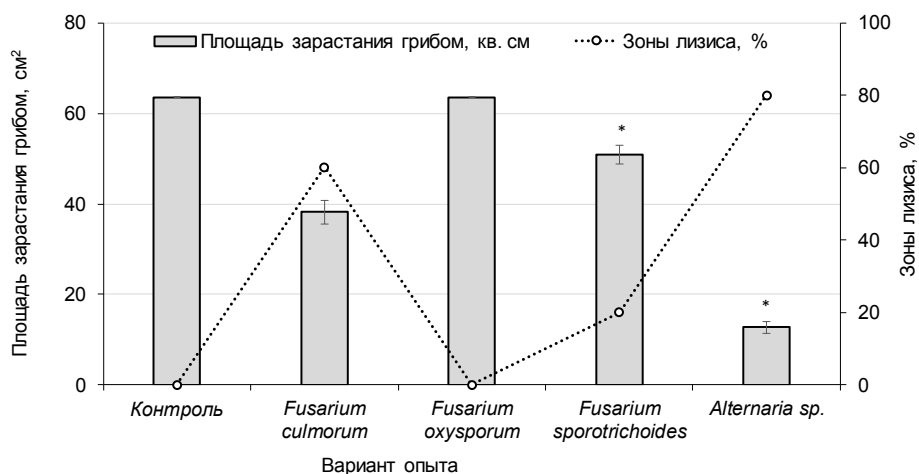


Рис. 4. Влияние *Bacillus polymyxa* на степень развития фитопатогенных грибов (на поверхности питательной среды) (* – различия с контролем значимы при $p < 0.05$)

B. polymyxa A-24 подавлял рост *F. culmorum*, *F. sporotrichoides*, *Alternaria* ssp. в 1.6, 1.2 и 5.0 раз соответственно. Примечательно, что данный штамм бациллы не оказал влияния на рост *F. oxysporum*.

По определителю Берджи было установлено, что *B. polymyxa* – типовой вид рода *Paenibacillus*, грамположительная спорообразующая палочковидная бактерия. Данный вид обитает в ризосфере растений, образуя биопленки, и принимает участие в биозащите растений. Являясь продуцентом антибиотика полимиксина, *B. polymyxa* защищает растение от фитопатогенных микроорганизмов, а также продуцирует и некоторые другие антибиотики, обладающие бактерицидной и фунгицидной активностью, что объясняет антагонистическое действие данного вида против использованных фитопатогенных грибов [32].

Выводы

1. Водные вытяжки из эпигейных лишайников имели слабокислую, из *H. physodes* – кислую реакцию среды. Между значениями pH вытяжки из лишайников и значениями pH почвы существует прямая корреляционная зависимость ($r=0.71$).

2. По данным хроматографического анализа определен ряд по снижению суммарного содержания неорганических ионов в лишайниках: *P. horizontalis* > *C. islandica* > *H. physodes* > *C. rangiferina*. Аккумуляция ионов эпигейными лишайниками превышает их содержание в почве в 4–450 раз. При этом наибольшая биохимическая подвижность характерна для элементов питания (ионы калия, фосфат-ионы).

3. Содержание подвижных форм свинца в подлишайниковых почвах превышало значения ПДК до 2.2 раза. Наибольшие значения коэффициента биохимической подвижности меди и цинка установлены для *P. horizontalis* и *C. islandica*, кадмия и свинца – для *H. physodes*, что свидетельствует о биоаккумуляции данных элементов.

4. В эпифитном лишайнике *H. physodes* определено высокое относительно других исследованных лишайников содержание фенольных соединений (47.2 мг галловой кислоты/г сухой массы), что свидетельствует о его хороших свойствах как природного антиоксиданта.

5. Численность МО в эпифитных микробиомах лишайников колеблется в пределах 107–254 тыс. КОЕ/г сухой биомассы. По этому показателю исследуемые виды лишайников составляют ряд *H. physodes* > *C. rangiferina* > *P. horizontalis* > *C. islandica*. В структуру микробных популяций максимальный вклад вносят разные физиологические группы. В микробном комплексе у эпифитного лишайника *H. physodes* доминируют азотфиксирующие бактерии (53.4%), у эпигейных лишайников – аммонификаторы (52.9–83.7%).

6. Между численностью аммонификаторов и общей численностью МО на поверхности эпигейных лишайников и их численностью в подлишайниковой почве существует прямая корреляционная связь ($r=0.94-0.95$).

7. С поверхности листоватого лишайника *Cladonia rangiferina* (L.) была выделена в чистую культуру бацилла *B. polymyxa*, которую можно считать перспективным микробом-антагонистом по отношению к фитопатогенным грибам pp. *Fusarium* и *Alternaria*. В дальнейшем данный штамм может быть основой для создания экологически безопасного биопрепарата для борьбы с болезнями растений.

Список литературы

1. Головки Т.Г., Шелякин М.А., Пыстина Т.Н. Эколого-биологические и функциональные свойства лишайников таежной зоны Европейского Северо-Востока России (обзор) // Теоретическая и прикладная экология. 2020. №1. С. 6–13. DOI: 10.25750/1995-4301-2020-1-006-013.
2. Проворов Н.А., Тихонович И.А., Воробьев Н.И. Симбиоз и симбиогенез. СПб., 2018. 464 с.
3. Huuäiinen M., Härding R., Tuomi J. Cyanobacterial lichen symbiosis: the fungal partner as an optimal harvester // Oikos. 2002. Vol. 98(3). Pp. 498–504. DOI: 10.1034/j.1600-0706.2002.980314.x.
4. Pankratov T.A. Bacterial complexes of Khibiny mountains lichens revealed in *Cladonia uncialis*, *C. portentosa*, *Alectoria ochroleuca*, and *Nephroma arcticum* // Microbiology. 2018. Vol. 87. N1. Pp. 79–88. DOI: 10.1134/S0026261718010149.
5. Корчиков Е.С., Болгов Е.В., Ильина Е.С., Панкратов Т.А. Видовое разнообразие и особенности локализации фотобионта в эпигейных лишайниках рода *Cladonia* // Самарский научный вестник. 2018. Т. 7. №3 (24). С. 59–64.
6. Hale M.E. The biology of lichens. London, 1983. 192 p.
7. Ильин В.Б. Элементный химический состав растений. Новосибирск, 1985. 130 с.
8. Huneck S., Yoshimura I. Identification of lichen substances. Berlin, 1996. Pp. 11–123. DOI: 10.1007/978-3-642-85243-5_2.
9. Podterob A.P. Chemical composition of lichens and their medical applications // Pharm. Chem. J. 2008. Vol. 42. Pp. 582–588. DOI: 10.1007/s11094-009-0183-5.
10. Бровко О.С., Паламарчук И.А., Слобода А.А., Бойцова Т.А., Гагушкина А.А., Вальчук Н.А. Влияние стрессовых воздействий на компонентный состав лишайников рода *Cladonia* евроарктического региона // Успехи современного естествознания. 2016. №8. С. 20–24.
11. Knops J.M.H., Nash T.H., Boucher V.L., Schlesinger W.L. Mineral cycling and epiphytic lichens: implications at the ecosystem level // The Lichenologist. 1991. Vol. 23. Pp. 309–321. DOI: 10.1017/S0024282991000452.
12. Loppi S., Nelli L., Ancora S., Bargagli R. Accumulation of Trace Elements in the Peripheral and Central Parts of a Foliose Lichen Thallus // The Bryologist. 1997. Vol. 100(2). Pp. 251–253. DOI: 10.2307/3244059.
13. Nieboer E., Richardson D.H., Tomassini F.D. Mineral uptake and release by lichens: an overview // The Bryologist. 1978. Vol. 81/2. Pp. 226–246. DOI: 10.2307/3242185.
14. Herzig R., Liebendorfer L., Urech M., Ammann K., Guecheva W., Landolt M. Passive biomonitoring with lichens as a part of an integrated biological measuring system for monitoring air pollution in Switzerland // International Journal of Environmental and Analytical Chemistry. 1989. Vol. 35. Pp. 43–57. DOI: 10.1080/03067318908028377.
15. Loppi S., Frati L., Paoli L., Bigagli V., Rossetti C., Bruscoli C., Corsini A. Biodiversity of epiphytic lichens and heavy metal contents of *Flavoparmelia caperata* thalli as indicators of temporal variations of air pollution in the town of Montecatini Terme (central Italy) // Science of the Total Environment. 2004. Vol. 326. Pp. 113–122. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2003.12.003.
16. Домрачева Л.И., Скугорева С.Г., Коротких А.И., Забубенина Ю.С., Трефилова Л.В., Ковина А.Л., Домнина Е.А., Тимонов А.С. Рост и развитие люпина узколистного в присутствии лишайнобиоты // Теоретическая и прикладная экология. 2021. №2. С. 183–188. DOI: 10.25750/1995-4301-2021-2-183-188.
17. Касимов Н.С., Кошелева Н.Е., Самонова О.А. Подвижные формы тяжелых металлов в почвах лесостепи Среднего Поволжья (опыт многофакторного регрессионного анализа) // Почвоведение. 1995. №6. С. 705–713.
18. Сухарева Т.А. Элементный состав талломов лишайника *Cladonia stellaris* в условиях атмосферного загрязнения // Труды Карельского научного центра РАН. 2016. №4. С. 70–82. DOI: 10.17076/eco259.
19. Битюцкий Н.П. Микроэлементы высших растений. СПб., 2011. 368 с.
20. Дейнеко И.П., Дейнеко И.В., Белов Л.П. Исследование химического состава коры сосны // Химия растительного сырья. 2007. №1. С. 19–24.
21. Паламарчук И.А., Бровко О.С., Беляев В.В., Боголицын К.Г., Бойцова Т.А., Жильцов Д.В., Слобода А.А., Вальчук Н.А. Влияние геоэкологических факторов среды на биохимические показатели лишайников на территории Вельско-Устьянского тектонического узла (Архангельская область) // Химия растительного сырья. 2018. №4. С. 215–224. DOI: 10.14258/jcrpm.2018043803.
22. Кабата-Пендиас А., Пендиас Х. Микроэлементы в почвах и растениях. М., 1989. 439 с.
23. Жидков А.Н. Накопление химических веществ эпифитными и эпигейными лишайниками сосновых насаждений в условиях техногенного загрязнения среды // Лесной вестник. 2008. №1. С. 151–156.
24. Трифонова Т.А., Салмин А.С. Использование лишайника *Hyrogymnia physodes* в качестве аккумулятивного биоиндикатора техногенного загрязнения атмосферы // Юг России: экология, развитие. 2019. Т. 14. №2. С. 150–163. DOI: 10.18470/1992-1098-2019-2-150-163.
25. Kasote D.M., Katyare S.S., Hegde M.V., Bae H. Significance of antioxidant potential of plants and its relevance to therapeutic applications // Int. J. Biol. Sci. 2015. Vol. 11(8). Pp. 982–991. DOI: 10.7150/ijbs.12096.
26. Aoussar N., Rhallabi N., Mhand R.A., Manzali R., Bouksaim M., Douira A., Mellouki F. Seasonal variation of antioxidant activity and phenolic content of *Pseudevernia furfuracea*, *Evernia prunastri* and *Ramalina farinacea* from Morocco // JMES. 2017. Vol. 8(6). Pp. 1968–1976.
27. Peltonen P., Vapaavuori E., Julkunen-Tiitto R. Accumulation of phenolic compounds in birch leaves is changed by elevated carbon dioxide and ozone // Global Change Biol. 2005. Vol. 11(8). Pp. 1305–1324. DOI: 10.1111/j.1365-2486.2005.00979.x.

28. Голубкина Н.А., Лапченко В.А., Лапченко Е.В. Содержание макро-, микроэлементов и антиоксидантов в лишайнике *Dermato carponminiatum* (Verrucariaceae) // Растительные ресурсы. 2019. Т. 55. №3. С. 422–434. DOI: 10.1134/S0033994619030075.
29. Медведев С.С. Физиология растений. СПб., 2004. 336 с.
30. Домрачева Л.И., Ковина А.Л., Огородникова С.Ю., Коротких А.И., Короткова А.В., Домнина Е.А. Ростстимулирующая активность листоватых лишайников // Теоретическая и прикладная экология. 2020. №1. С. 130–135. DOI: 10.25750/1995-4301-2020-1-130-135.
31. Коротких А.И., Забубенина Ю.С., Домрачева Л.И., Шешегова Т.К. Бактерии р. *Bacillus* как антагонисты фитопатогенных грибов // Экология родного края: проблемы и пути их решения: материалы XVI Всероссийской научно-практической с международным участием конференции. Киров, 2021. Т. 2. С. 26–29.
32. Краткий определитель бактерий Берги / под ред. Дж. Хоулта. М., 1980. 495 с.

Поступила в редакцию 30 августа 2021 г.

После переработки 10 ноября 2021 г.

Принята к публикации 18 ноября 2021 г.

Для цитирования: Скугорева С.Г., Домрачева Л.И., Фокина А.И., Домнина Е.А., Кулаков В.Н., Коротких А.И., Ашихмина Т.Я. Сравнительный анализ химического состава и особенностей поверхностных микробных комплексов лишайников и субстратов их произрастания // Химия растительного сырья. 2022. №1. С. 141–152. DOI: 10.14258/jcrpm.20220110122.

Skugoreva S.G.^{1}, Domracheva L.I.^{1,2}, Fokina A.I.³, Domnina E.A.^{1,3}, Kulakov V.N.³, Korotkikh A.I.², Ashikhmina T.Ya.^{1,3}* COMPARATIVE ANALYSIS OF THE CHEMICAL COMPOSITION AND FEATURES OF SURFACE MICROBIAL COMPLEXES OF LICHENS AND THEIR GROWTH SUBSTRATES

¹ Institute of Biology of the Komi Science Centre of the Ural Branch of RAS, ul. Kommunisticheskaya, 28, Syktyvkar, 167982 (Russia), e-mail: skugoreva@mail.ru

² Vyatka State Agrotechnological University, Oktyabrsky pr., 133, Kirov, 610017 (Russia)

³ Vyatka State University, ul. Moskovskaya, 36, Kirov, 610000 (Russia)

The aim of the study was a comparative analysis of the chemical composition and features of the surface microbial complexes of three species of epigeic lichens (*Cladonia rangiferina* (L.), *Cetraria islandica* (L.), *Peltigera horizontalis* (Huds.)), one species of epiphytic lichen (*Hypogymni aphysodes* (L.) Nyl.) and their growth substrates.

It was found that the accumulation of inorganic ions by epigeic lichens exceeds their content in the soil by 4–450 times. Maximum biochemical mobility is characteristic of nutrients (potassium ions, phosphate ions). *P. horizontalis* and *C. islandica* were characterized by high biochemical mobility of copper and zinc, and *H. aphysodes* of cadmium and lead, and therefore these species of lichens can be considered bioaccumulators of these elements. The epiphytic lichen *H. aphysodes* was characterized by a relatively high content of phenolic compounds, which indicates its good antioxidant properties.

Different physiological groups made the maximum contribution to the structure of microbial populations on the surface of lichens. Nitrogen-fixing bacteria dominated in the microbial complex in the epiphytic lichen *H. aphysodes*, and ammonifiers in the epigeic lichens. There is a direct correlation between the number of ammonifiers and the total number of microorganisms on the surface of epigeic lichens and their number in the soil under lichens.

The gram-positive spore bacterium *Bacillus polymyxa* was isolated from the surface of the leafy lichen *C. rangiferina* (L.) into a pure culture, for which a high antagonistic activity was established with respect to phytopathogenic fungi pp. *Fusarium* and *Alternaria*. In the future, this strain can become the basis for the creation of an environmentally friendly biological product to combat plant diseases.

Keywords: lichens, soils, ionic composition, heavy metals, phenolic compounds, microorganisms, phytopathogens, antagonists.

* Corresponding author.

References

1. Golovko T.G., Shelyakin M.A., Pystina T.N. *Teoreticheskaya i prikladnaya ekologiya*, 2020, no. 1, pp. 6–13. DOI: 10.25750/1995-4301-2020-1-006-013. (in Russ.).
2. Provorov N.A., Tikhonovich I.A., Vorobiev N.I. *Simbioz i simbiogenez*. [Symbiosis and symbiogenesis]. St.-Petersburg, 2018, 464 p. (in Russ.).
3. Hyväinen M., Härding R., Tuomi J. *Oikos*, 2002, vol. 98(3), pp. 498–504. DOI: 10.1034/j.1600-0706.2002.980314.x.
4. Pankratov T.A. *Microbiology*, 2018, vol. 87, no. 1, pp. 79–88. DOI: 10.1134/S0026261718010149.
5. Korchikov Ye.S., Bolgov Ye.V., Il'ina Ye.S., Pankratov T.A. *Samarskiy nauchnyy vestnik*, 2018, vol. 7, no. 3 (24), pp. 59–64. (in Russ.).
6. Hale M.E. *The biology of lichens*. London, 1983, 192 p.
7. Ilyin V.B. *Elementnyy khimicheskyy sostav rasteniy*. [Elemental chemical composition of plants]. Novosibirsk, 1985, 130 p. (in Russ.).
8. Huneck S., Yoshimura I. *Identification of lichen substances*. Berlin, 1996, pp. 11–123. DOI: 10.1007/978-3-642-85243-5_2.
9. Podterob A.P. *Pharm. Chem. J.*, 2008, vol. 42, pp. 582–588. DOI: 10.1007/s11094-009-0183-5.
10. Brovko O.S., Palamarchuk I.A., Sloboda A.A., Boytsova T.A., Gagushkina A.A., Val'chuk N.A. *Uspekhi sovremennogo yestestvoznaniya*, 2016, no. 8, pp. 20–24. (in Russ.).
11. Knops J.M.H., Nash T.H., Boucher V.L., Schlesinger W.L. *The Lichenologist*, 1991, vol. 23, pp. 309–321. DOI: 10.1017/S0024282991000452.
12. Loppi S., Nelli L., Ancora S., Bargagli R. *The Bryologist*, 1997, vol. 100(2), pp. 251–253. DOI: 10.2307/3244059.
13. Nieboer E., Richardson D.H., Tomassini F.D. *The Bryologist*, 1978, vol. 81/2, pp. 226–246. DOI: 10.2307/3242185.
14. Herzig R., Liebendorfer L., Urech M., Ammann K., Guecheva W., Landolt M. *International Journal of Environmental and Analytical Chemistry*, 1989, vol. 35, pp. 43–57. DOI: 10.1080/03067318908028377.
15. Loppi S., Frati L., Paoli L., Bigagli V., Rossetti C., Bruscoli C., Corsini A. *Science of the Total Environment*, 2004, vol. 326, pp. 113–122. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2003.12.003.
16. Domracheva L.I., Skugoreva S.G., Korotkikh A.I., Zabubenina Yu.S., Trefilova L.V., Kovina A.L., Domnina Ye.A., Timonov A.S. *Teoreticheskaya i prikladnaya ekologiya*, 2021, no. 2, pp. 183–188. DOI: 10.25750/1995-4301-2021-2-183-188. (in Russ.).
17. Kasimov N.S., Kosheleva N.Ye., Samonova O.A. *Pochvovedeniye*, 1995, no. 6, pp. 705–713. (in Russ.).
18. Sukhareva T.A. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN*, 2016, no. 4, pp. 70–82. DOI: 10.17076/eco259. (in Russ.).
19. Bityutskiy N.P. *Mikroelementy vysshikh rasteniy*. [Microelements of higher plants]. St.-Petersburg, 2011, 368 p. (in Russ.).
20. Deyneko I.P., Deyneko I.V., Belov L.P. *Khimiya rastitel'nogo syr'ya*, 2007, no. 1, pp. 19–24. (in Russ.).
21. Palamarchuk I.A., Brovko O.S., Belyayev V.V., Bogolitsyn K.G., Boytsova T.A., Zhil'tsov D.V., Sloboda A.A., Val'chuk N.A. *Khimiya rastitel'nogo syr'ya*, 2018, no. 4, pp. 215–224. DOI: 10.14258/jcprm.2018043803. (in Russ.).
22. Kabata-Pendias A., Pendias H. *Mikroelementy v pochvakh i rasteniyakh*. [Trace elements in soils and plants]. Moscow, 1989, 439 p. (in Russ.).
23. Zhidkov A.N. *Lesnoy vestnik*, 2008, no. 1, pp. 151–156. (in Russ.).
24. Trifonova T.A., Salmin A.S. *Yug Rossii: ekologiya, razvitiye*, 2019, vol. 14, no. 2, pp. 150–163. DOI: 10.18470/1992-1098-2019-2-150-163. (in Russ.).
25. Kasote D.M., Katyare S.S., Hegde M.V., Bae H. *Int. J. Biol. Sci.*, 2015, vol. 11(8), pp. 982–991. DOI: 10.7150/ijbs.12096.
26. Aoussar N., Rhallabi N., Mhand R.A., Manzali R., Bouksaim M., Douira A., Mellouki F. *JMES*, 2017, vol. 8(6), pp. 1968–1976.
27. Peltonen P., Vapaavuori E., Julkunen-Tiitto R. *Global Change Biol.*, 2005, vol. 11(8), pp. 1305–1324. DOI: 10.1111/j.1365-2486.2005.00979.x.
28. Golubkina N.A., Lapchenko V.A., Lapchenko Ye.V. *Rastitel'nyye resursy*, 2019, vol. 55, no. 3, pp. 422–434. DOI: 10.1134/S0033994619030075. (in Russ.).
29. Medvedev S.S. *Fiziologiya rasteniy*. [Plant physiology]. St.-Petersburg, 2004, 336 p. (in Russ.).
30. Domracheva L.I., Kovina A.L., Ogorodnikova S.Yu., Korotkikh A.I., Korotkova A.V., Domnina Ye.A. *Teoreticheskaya i prikladnaya ekologiya*, 2020, no. 1, pp. 130–135. DOI: 10.25750/1995-4301-2020-1-130-135. (in Russ.).
31. Korotkikh A.I., Zabubenina Yu.S., Domracheva L.I., Sheshhegova T.K. *Ekologiya rodnogo kraya: problemy i puti ikh resheniya: materialy XVI Vserossiyskoy nauchno-prakticheskoy s mezhdunarodnym uchastiyem konferentsii*. [Ecology of the native land: problems and ways to solve them: materials of the XVI All-Russian scientific and practical conference with international participation]. Kirov, 2021, vol. 2, pp. 26–29. (in Russ.).
32. *Kratkiy opredelitel' bakteriy Bergi* [Brief determinant of bacteria Bergi], ed. Dzh. Khoul't. Moscow, 1980, 495 p. (in Russ.).

Received August 30, 2021

Revised November 10, 2021

Accepted November 18, 2021

For citing: Skugoreva S.G., Domracheva L.I., Fokina A.I., Domnina E.A., Kulakov V.N., Korotkikh A.I., Ashikhmina T.Ya. *Khimiya Rastitel'nogo Syr'ya*, 2022, no. 1, pp. 141–152. (in Russ.). DOI: 10.14258/jcprm.20220110122.