

Научный журнал
Основан в 2010 г.
Выходит девять раз в год

Учредитель
Федеральное государственное бюджетное
учреждение науки
Федеральный исследовательский центр
«Коми научный центр УрО РАН»

ИЗВЕСТИЯ

КОМИ НАУЧНОГО ЦЕНТРА
УРАЛЬСКОГО ОТДЕЛЕНИЯ
РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

№ 7 (73) Серия «ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ БИОЛОГИЯ И ЭКОЛОГИЯ» 2024

Главный редактор – акад. РАН А. М. Асхабов
Зам. главного редактора – чл.-корр. РАН С. В. Дёгтева
Зам. главного редактора – чл.-корр. РАН В. Н. Лаженцев
Ответственный секретарь – к.и.н. Д. В. Милохин

Редакционный совет:

акад. РАН В. В. Алексеев, акад. РАН А. А. Барях, акад. РАН В. И. Бердышев, д.м.н. Е. Р. Бойко, чл.-корр. РАН И. Н. Болотов, акад. РАН В. Н. Большаков, Ph.D. (Econ.) К. Борисова-Маринова (Болгария), д.ф.-м.н. Т. М. Бречко (Польша), к.г.-м.н. И. Н. Бурцев, акад. РАН А. Д. Гвишиани, д.ф.-м.н. Н. А. Громов, д.и.н. И. Л. Жеребцов, д.б.н. В. Г. Зайнуллин, чл.-корр. РАН В. А. Ильин, акад. РАН С. В. Кривовичев, И. В. Курляк, акад. РАН А. В. Кучин, чл.-корр. РАН Ю. Б. Марин, акад. РАН В. П. Матвеевко, д.и.н. В. И. Меньковский (Беларусь), акад. РАН Г. А. Месяц, чл.-корр. РАН А. А. Москалев, д.э.н. Л. А. Попова, чл.-корр. РАН В. Н. Пучков, д.г.-м.н. А. М. Пыстин, чл.-корр. РАН И. М. Рощевская, акад. РАН М. П. Рощевский, д.х.н. С. А. Рубцова, д.и.н. Э. А. Савельева, д.и.н. Т. С. Садыков (Казахстан), чл.-корр. РАН А. Ф. Титов, д.б.н. С. Н. Харин, к.б.н. И. Ф. Чадин, акад. РАН В. Н. Чарушин, д.т.н. Ю. Я. Чукреев, д.б.н. Е. В. Шамрикова, акад. РАН В. С. Шацкий, д.э.н. А. Г. Шеломенцев, к.э.н. А. А. Юдин

Редакционная коллегия серии «Экспериментальная биология и экология»:

чл.-корр. РАН А. А. Москалев (ответственный редактор серии),
к.б.н. Е. А. Юшкова (ответственный секретарь серии),
вед. инж. Л. Я. Огородовая (технический секретарь серии),
чл.-корр. РАН В. Н. Анисимов, чл.-корр. РАН И. Н. Болотов, д.б.н. М. Ф. Борисенков,
д.б.н. С. А. Гераскин, д.м.н. А. Н. Гребенюк, д.б.н. А. В. Грибанов, д.б.н. Т. К. Головки,
д.б.н. О. В. Ермакова, д.б.н. В. Г. Зайнуллин, д.б.н. Н. Г. Колосова, д.б.н. А. Г. Кудяшева,
д.б.н. Ф. В. Минабаева, д.б.н. Л. В. Морозова, д.б.н. А. Н. Осипов, д.б.н. Е. Г. Пасюкова,
д.б.н. В. Н. Позолотина, д.б.н. В. Н. Попов, д.б.н. С. В. Попов, д.б.н. Е. А. Пряхин,
д.б.н. А. В. Рубанович, д.б.н. Л. В. Соколова, д.т.н. Д. А. Субетто, д.б.н. Р. Г. Фархутдинов,
д.б.н. Б. Ю. Филиппов, д.б.н. Е. К. Хлесткина, д.б.н. Л. С. Щеголева

Адрес редакции:

167982, ГСП-2, Республика Коми, г. Сыктывкар,
ул. Коммунистическая, д. 24
ФИЦ Коми НЦ УрО РАН, каб. 317, 318.
Тел. (8212) 24-47-79
E-mail: journal@frc.komisc.ru
www.izvestia.komisc.ru

ISSN 1994-5655

Зарегистрирован Федеральной службой по надзору
за соблюдением законодательства в сфере массовых
коммуникаций и охране культурного наследия.

Свид. о регистрации средств массовой информации
ПИ № ФС 77- 26969 от 11 января 2007 г.

Подписной индекс в каталоге «Почта России» 52047

Журнал включен в перечень рецензируемых научных изданий ВАК

© Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Федеральный исследовательский центр
«Коми научный центр УрО РАН», 2024

Science Journal
Founded in 2010
Published 9 times a year

Established by
Federal State Budgetary
Institution of Science
Federal Research Centre
«Komi Science Centre, Ural Branch, RAS»

PROCEEDINGS

OF THE KOMI SCIENCE CENTRE
URAL BRANCH
RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES

№ 7 (72) « » series 2024

Editor-in-chief – RAS acad. A. M. Askhabov

Deputy editor-in-chief – RAS corresp. member S. V. Degteva

Deputy editor-in-chief – RAS corresp. member V. N. Lazhentsev

Executive Secretary – Cand. Sci. (Hist.) D. V. Milokhin

Editorial Council:

RAS acad. V. V. Alekseev, RAS acad. A. A. Baryakh, RAS acad. V. I. Berdyshev, Dr. Sci. (Med.) E. R. Bojko,
RAS corresp. member I. N. Bolotov, RAS acad. V. N. Bolshakov, PhD. (Econ.) K. Borisova-Marinova (Bulgaria),
Dr. Sci. (Phys.-Math.) T. M. Brechko (Poland), Cand. Sci. (Geol.-Mineral.) I. N. Burtsev, RAS acad. A. D. Gvishiani,
Dr. Sci. (Phys.-Math.) N. A. Gromov, Dr. Sci. (Hist.) I. L. Zherebtsov, Dr. Sci. (Biol.) V. G. Zainullin,
RAS corresp. member V. A. Ilyin, RAS acad. S. V. Krivovichev, I. V. Kurlyak, RAS acad. A. V. Kuchin,
RAS corresp. member Yu. B. Marin, RAS acad. V. P. Matveenko, Dr. Sci. (Hist.) V. I. Men'kovsky (Belarus),
RAS acad. G. A. Mesyats, RAS corresp. member A. A. Moskalev, Dr. Sci. (Econ.) L. A. Popova,
RAS corresp. member V. N. Puchkov, Dr. Sci. (Geol.-Mineral.) A. M. Pystin,
RAS corresp. member I. M. Roshchevskaya, RAS acad. M. P. Roshchevsky, Dr. Sci. (Chem.) S. A. Rubtsova,
Dr. Sci. (Hist.) E. A. Savelyeva, Dr. Sci. (Hist.) T. S. Sadykov (Kazakhstan), RAS corresp. member A. F. Titov,
Dr. Sci. (Biol.) S. N. Kharin, Cand. Sci. (Biol.) I. F. Chadin, RAS acad. V. N. Charushin,
Dr. Sci. (Tech.) Yu. Ya. Chukreev, Dr. Sci. (Biol.) E. V. Shamrikova, RAS acad. V. S. Shatsky,
Dr. Sci. (Econ.) A. G. Shelomentsev, Cand. Sci. (Econ.) A. A. Yudin

Editorial Board of the series «Experimental Biology and Ecology»:

RAS corresp. member A. A. Moskalev (Executive editor),
Cand. Sci. (Biol.) E. A. Yushkova (Executive secretary),
Leading engineer L. Ya. Ogradovaya (Technical secretary of the series),
RAS corresp. member V. N. Anisimov, RAS corresp. member I. N. Bolotov,
Dr. Sci. (Biol.) M. F. Borisenkov, Dr. Sci. (Biol.) S. A. Geraskin, Dr. Sci. (Med.) A. N. Grebenyuk,
Dr. Sci. (Biol.) A. V. Gribov, Dr. Sci. (Biol.) T. K. Golovko, Dr. Sci. (Biol.) O. V. Ermakova,
Dr. Sci. (Biol.) V. G. Zainullin, Dr. Sci. (Biol.) N. G. Kolosova, Dr. Sci. (Biol.) A. G. Kudyasheva,
Dr. Sci. (Biol.) F. V. Minibaeva, Dr. Sci. (Biol.) L. V. Morozova, Dr. Sci. (Biol.) A. N. Osipov,
Dr. Sci. (Biol.) E. G. Pasyukova, Dr. Sci. (Biol.) V. N. Pozolotina, Dr. Sci. (Biol.) V. N. Popov,
Dr. Sci. (Biol.) S. V. Popov, Dr. Sci. (Biol.) E. A. Pryakhin, Dr. Sci. (Biol.) A. V. Rubanovich,
Dr. Sci. (Biol.) L. V. Sokolova, Dr. Sci. (Tech.) D. A. Subetto, Dr. Sci. (Biol.) R. G. Farkhutdinov,
Dr. Sci. (Biol.) B. Yu. Filippov, Dr. Sci. (Biol.) E. K. Khlestkina, Dr. Sci. (Biol.) L. S. Shchegoleva

Editorial Office:

Office 317, 318 Komi Science Centre, Ural Branch, RAS
24, Kommunisticheskaya st., GSP-2,
Syktyvkar 167982, Komi Republic
Tel. +7 8212 244779
E-mail: journal@frc.komisc.ru
www.izvestia.komisc.ru

The "Russian Post" catalogue subscription index 52047

*The journal is included in the list of peer-reviewed scientific
publications of the Higher Attestation Commission
of the Russian Federation*

© Federal State Budgetary Institution
of Science Federal Research Centre
"Komi Science Centre, Ural Branch, RAS", 2024

ISSN 1994-5655

Registered by the Russian Federal Surveillance Service
for Compliance with the Law in Mass Communications
and Cultural Heritage Protection.

The certificate of mass media registration -
ПИ № ФС 77-26969 dated 11 January, 2007

Исследование влияния природного антоциана дельфинидина на продолжительность жизни *Drosophila melanogaster*

Е. Ю. Платонова*, Д. А. Голубев*, С. А. Патов**, П. С. Некрасова**, М. В. Шапошников*, А. А. Москалев*

* Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук, г. Сыктывкар

** Институт Химии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук, г. Сыктывкар

platonova.e.u@ib.komisc.ru

denismeatboy@gmail.com

ser-patov@yandex.ru

polina.nekrasova.98@bk.ru

shaposhnikov@ib.komisc.ru

amoskalev@ib.komisc.ru

Аннотация

Антоцианы – это ярко окрашенные в розовый, красный, синий или фиолетовый цвет пигменты, растворенные в вакуолярном соке эпидермальных тканей цветов, плодов, листьев и стеблей. Дельфинидин – один из наиболее распространенных антоцианов, обладающий геропротекторным потенциалом. В данной работе мы изучили влияние дельфинидина на продолжительность жизни особей обоих полов *Drosophila melanogaster*. Наши результаты показали, что концентрация дельфинидина в 10 мкМ приводит к статистически значимому снижению медианной продолжительности жизни самцов *Drosophila melanogaster* на 5%, в то время как у самок наблюдается увеличение медианной продолжительности жизни на 4%. Однако, механизм воздействия дельфинидина на организм еще недостаточно изучен, что ограничивает наше понимание его геропротекторных свойств. В этом контексте, изучение эффектов дельфинидина на стрессоустойчивость, показатели жизнеспособности и уровень экспрессии связанных со старением генов у *Drosophila melanogaster* представляется перспективным направлением для дальнейших исследований. Такие исследования способны пролить свет на механизмы геропротекции и старения, а также на то, как природные антоцианы, такие как дельфинидин, могут быть использованы для улучшения здоровья и продолжительности жизни человека.

Ключевые слова:

антоцианы, дельфинидин, геропротекторы, *Drosophila melanogaster*, продолжительность жизни

Studying the influence of natural anthocyanin delphinidin on the lifespan of *Drosophila melanogaster*

E. Y. Platonova*, D. A. Golubev*, S. A. Patov **, P. S. Nekrasova**, M. V. Shaposhnikov*, A. A. Moskalev*

* Institute of Biology of Komi Science Center of Ural Branch of RAS, Syktyvkar

** Institute of Chemistry of Komi Scientific Centre of the Ural Branch of the RAS, Syktyvkar

platonova.e.u@ib.komisc.ru

denismeatboy@gmail.com

ser-patov@yandex.ru

polina.nekrasova.98@bk.ru

shaposhnikov@ib.komisc.ru

amoskalev@ib.komisc.ru

Abstract

Anthocyanins – colored pigments that appear pink, red, blue, or purple and are dissolved in the vacuolar juice of the epidermal tissues of flowers, fruits, leaves, and stems. Delphinidin is one of the most common anthocyanins with geroprotective potential. In this study, we examined the effect of delphinidin on the lifespan of both male and female *Drosophila melanogaster*. Our results showed that a concentration of 10 μ M delphinidin led to a statistically significant reduction in the median lifespan of male *Drosophila melanogaster* by 5%, while females showed an increase in median lifespan by 4%. However, the mechanism of delphinidin's action on the organism is not yet well understood, which limits our understanding of its geroprotective properties. In this context, studying the effects of delphinidin on stress resistance, viability indicators, and the expression levels of aging-related genes in *Drosophila melanogaster* appears to be a promising direction for further research. Such studies could show the mechanisms of geroprotection and aging, as well as how natural anthocyanins like delphinidin can be used to improve human health and lifespan

Keywords:

anthocyanins, delphinidin, geroprotectors, *Drosophila melanogaster*, lifespan

Введение

Антоцианы – это водорастворимые гликозиды из класса флавоноидов, которые ответственны за красный, фиолетовый и синий цвет многих растений, фруктов, овощей и цветов [1, 2]. Помимо их участия в регуляции роста и развития растений, антоцианы обладают биологическими свойствами, влияющими на клетки живых организмов. Они проявляют мощные антиоксидантные свойства, что помогает защищать клетки от окислительного стресса и повреждения, вызванного свободными радикалами [1]. Это, в свою очередь, может снизить риск развития различных заболеваний, таких как рак, сердечно-сосудистые и нейродегенеративные заболевания [1]. Антоцианы также способствуют улучшению зрения, поддерживают здоровье сосудов и обладают противовоспалительным действием [2]. Основными представителями антоцианов являются цианидин, дельфинидин, пеларгонидин, пеонидин, петунидин и мальвидин [2, 3].

Как известно, экстракты многих плодовых растений содержат большое количество биологически активных веществ (полифенолы, фенольные кислоты, флавоноиды, антоцианы и проантоцианидины), которые обладают герпротекторным потенциалом [4]. Наибольшее количество антоцианов содержится в таких ягодах, как черноплодная рябина (*Aronia melanocarpa*) [5], черника (*Vaccinium ashei*) [6], ежевика (*Rubus fruticosus L.*), вишня (*Prunus cerasus L.*), черешня (*Prunus avium L.*), бузина (*Sambucus nigra L.*) [7], виноград (*Vitis spp.*), черная смородина (*Ribes nigrum*), слива (*Prunus spp.*), жимолость (*Lonicera caerulea*), клюква (*Vaccinium macrocarpon*), клубника (*Fragaria spp.*) [1, 8, 9], клубнях картофеля (*Solanum tuberosum*) и батата (*Ipomoea batatas L.*), корнеплоде черной моркови (*Daucus carota L. ssp. sativus var. atropurpurea Alef.*) [10], а также в томатах (*Solanum lycopersicum*) [11] и черных соевых бобах (*Glycine max (L.) Merr*) [12].

Например, антоциановый экстракт клюквы (*V. macrocarpon Ait.*) в концентрации 20 мг/мл увеличивал среднюю продолжительность жизни *Drosophila melanogaster* на 10% [13]. Экстракт терпкой вишни (*Prunus cerasus*), добавляемый в пищу с третьего дня жизни червей N2 дикого типа *Caenorhabditis elegans*, на протяжении всей жизни в концентрации 6 мкг/мл и 12 мкг/мл увеличивал среднюю продолжительность жизни [14]. Экстракт пурпурного сладкого батата (*Ipomoea batatas L.*) в концентрации 0,5 мг/мл увеличивал среднюю продолжительность жизни самцов *D. melanogaster* на 2,8 %, а 2,0 мг/мл – на 14,5 % [15]. Добавление в питательную среду взрослым (с четвертой по шестую недели) мухам *D. melanogaster* этанольного экстракта черноплодной рябины (*Sorbaronia mitschurinii*) в концентрациях 0,1 мг/мл и 5 мг/мл увеличивало максимальную продолжительность жизни самцов на 9 % [16]. Ацетоновый экстракт аронии черноплодной (*Aronia melanocarpa*) в концентрации 2,5 мг/мл увеличил на 18 % среднюю продолжительность жизни самцов *D. melanogaster* [17]. Метанольный экстракт пурпурной пшеницы (*Triticum aestivum*), богатый антоцианами, продлил среднюю продолжительность жизни *C. elegans* на 10,5 % [18]. Сок крас-

ной капусты (*Brassica oleracea L. var. capitata L. f. Rubra*) в различных концентрациях: 1% (5%), 2% (8%), 3% (9%) и 5% (21%) увеличивает среднюю продолжительность жизни *C. elegans* [19]. Экстракт черники (*Vaccinium spp.*) увеличил среднюю и максимальную продолжительность жизни самцов дрозофил дикого типа *Oregon-RC* на 5% [20].

Более того, исследования показали, что отдельные биологически активные вещества, содержащиеся в растениях, также могут оказывать положительное влияние на продолжительность жизни модельных организмов. Например, антоциан цианидин-3-глюкозид (С3G) в концентрациях 10 мкМ и 100 мкМ увеличивает максимальную продолжительность жизни самцов на 3 и 8 % соответственно у *D. melanogaster* [21]. Пеонидин-3-глюкозид в концентрации 50 мкг/мл увеличивал продолжительность жизни *C. elegans* на 14%. Кроме того, этот антоциан повышал устойчивость червя к неблагоприятным условиям внешней среды, таким как ультрафиолетовое излучение (UVA), гипертермия и перекись водорода. При воздействии UVA и термическом стрессе устойчивость червя повышалась на 25 %, а при окислительном стрессе – на 48 % [22].

Антоцианы представляют собой большой класс соединений, которые мы регулярно употребляем с пищей и изучение вызываемых ими биологических эффектов является важным шагом для определения потенциальных герпротекторов, которые могут быть использованы для разработки целевых стратегий улучшения здоровья и продления жизни. В настоящем исследовании мы предложили гипотезу о том, что природный антоциан дельфинидин обладает высоким потенциальным герпротекторным эффектом, и проверили ее в исследовании на модельном организме *Drosophila melanogaster*.

Материалы и методы

Выделение природного антоциана из плодов

Выделение дельфинидина-3-О-глюкозида проводилось из плодов жимолости Палласа (*Lonicera pallacii L.*). Для получения экстракта жимолости Палласа 10 г замороженных ягод были раздавлены стеклянной палочкой и помещены в коническую колбу объемом 250 мл. Далее к ним был добавлен раствор 10 % соляной кислоты с 5 % этиловым спиртом (100 мл). Экстракцию сырья проводили три раза, обрабатывая ягодную массу раствором 10% соляной кислоты в соотношении 10 частей раствора на 1 часть сырья. Экстракция проводилась в темном месте при комнатной температуре в течение суток. Полученные элюаты отфильтровывали, объединяли и упаривали на ротаторном испарителе (Heidolph, Германия) при температуре 35-40 °C до консистенции густого сиропа после чего лиофильно высушивали. Полученный сухой экстракт представлял аморфное порошкообразное вещество темно-красного цвета.

Получение дельфинидин-3-О-глюкозида

Для разделения суммарного экстракта антоцианов жимолости колонку, заполненную сорбентом с обращенной фазой Диасорб 130С16Т промывали начальным элюентом – 10% раствором дегазированной муравьиной кислоты. По-

сле чего вносили экстракт массой 1 г, растворенный в 10% растворе муравьиной кислоты и проводили хроматографическое разделение на фракции растворами ацетонитрила в воде (10% раствор муравьиной кислоты) в соотношении 0:100, 2:98, 4:96, 6:94, 8:92, 10:90, 12:88. В ходе разделения суммарного экстракта были получены: дельфинидин-3-О-глюкозид. Структуры выделенных веществ были доказаны физико-химическими методами исследования (ЯМР, ВЭЖХ-МС). Полученный дельфинидин был передан для биохимического испытания. В дальнейших экспериментах с применением дельфинидина-3-О-глюкозида и его различных концентраций в качестве разбавителя использовали дистиллированную воду.

Условия содержания *Drosophila melanogaster*

В экспериментах использовали линию *Drosophila melanogaster* дикого типа *Canton-S* (#64349, Блумингтон, США). Мух содержали в камере постоянного климата Binder KBF720-ICH (Binder, Германия) при температуре 25 °C и относительной влажности 60%, с режимом освещения 12 ч свет: 12 ч темнота. Питательная среда, на которой жили мухи содержала воду – 1000 мл, кукурузную муку – 92 г, сухие дрожжи – 32.1 г, агар-агар – 5.2 г, глюкозу – 136.9 г. Для предотвращения роста плесени и бактерий на 1 л среды добавляли 10 мл 10 %-го раствора нипагина (метил 4-гидроксibenзоат, Merck, США) в этаноле и 10 мл 50 %-ой пропионовой кислоты (Merck, США). Водные растворы дельфинидина в концентрациях 1, 10 и 100 мкМ наносили непосредственно на поверхность свежей застывшей питательной среды в объеме 30 мкл. На поверхность питательной среды контрольных вариантов наносили 30 мкл воды. Далее поверхность среды просушивали под вентилятором.

Анализ продолжительности жизни

Для анализа продолжительности жизни (ПЖ) имаго разделяли по полу, на каждый вариант эксперимента отбирали по 150 особей, помещая по 30 особей в каждую пробирку. Самцов и самок содержали отдельно. Эксперименты проводились в двух независимых повторностях. Рассчитывали медианную и максимальную (возраст 90% смертности особей) продолжительности жизни.

Статистический анализ полученных результатов

Для анализа статистических различий в функциях выживаемости между контрольной и экспериментальной группой использовали модифицированный критерий Колмогорова-Смирнова. Критерий Гехана-Бреслоу-Вилкоксона и критерий Манталя-Кокса применяли для анализа статистической значимости различий по медианной продолжительности жизни. Для оценки различий в возрасте 90 % смертности использовали тест Ванг-Эллисона [23]. Статистический анализ данных был выполнен с использованием программного обеспечения R, версии 2.15.1 (The R Foundation, США), Excel (Microsoft, США) и OASIS 2 (Online Application for Survival Analysis 2) [24].

Результаты

Известно, что старение происходит планомерно, но при воздействии различных неблагоприятных факторов про-

должительность жизни может резко сократиться за счет активации внутренних воспалительных процессов и накопления повреждений ДНК, приводящих к усугублению разнообразных заболеваний [25]. Поэтому, для улучшения и продления здорового состояния организма применяют биологически активные вещества, обладающие геропротекторным потенциалом (<http://geroprotectors.org/>). К основным критериям геропротекторов относят: положительный эффект на продолжительность жизни модельных организмов, улучшение биомаркеров старения и качества жизни, низкая токсичность и минимальные побочные эффекты [26]. В качестве дополнительных критериев геропротекторов рассматривают эволюционно консервативные механизмы эффектов, воспроизводимые на различных моделях, способность отсрочивать развитие возрастных заболеваний и повышать устойчивость организма к неблагоприятным факторам окружающей среды [26].

Нами было установлено, что природный антоциан дельфинидин вызывает статистически значимое снижение медианной продолжительности жизни самцов на 5% и 4%, при концентрациях 10 и 100 мкМ, соответственно, что отображается сдвигом кривых влево по отношению к контрольной линии (рисунок А, таблица). При этом, дельфинидин в концентрации 10 мкМ увеличивал медианную продолжительность жизни самок на 4%, в подтверждение этому отмечен сдвиг кривой смертности данного варианта эксперимента вправо по отношению к контрольной кривой (рисунок Б, таблица).

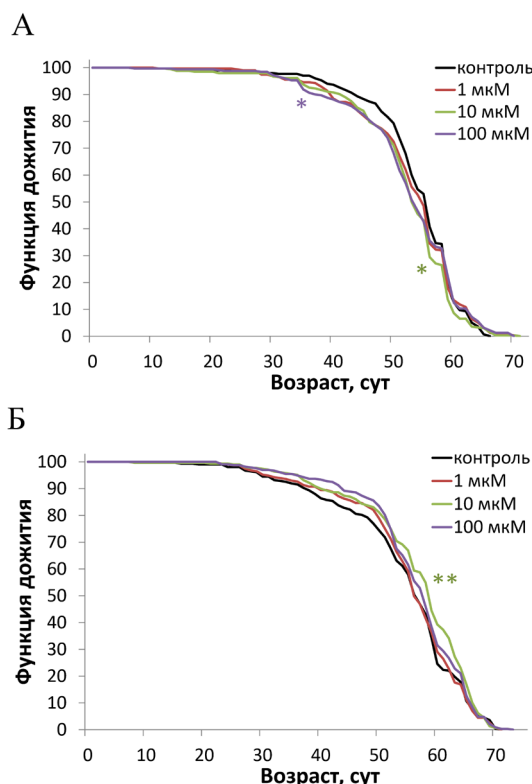


Рисунок. Влияние природного антоциана дельфинидина на продолжительность жизни самцов (А) и самок (Б) *Drosophila melanogaster*. Условные обозначения. * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; – критерий Колмогорова-Смирнова для кривых выживаемости.

Влияние природного антоциана дельфинидина на продолжительность жизни *D. melanogaster*

| Концентрация | пол | М сут | dM % | 90% сут | d90 % | пол | М сут | dM % | 90% сут | d90 % |
|--------------|-----|-------|--------|---------|-------|-----|-------|-------|---------|-------|
| Контроль | ♂ | 56 | | 61 | | ♀ | 57 | | 66 | |
| 1 мкМ | ♂ | 55 | -1.8 | 63 | 3.3 | ♀ | 56 | -1.8 | 66 | 0 |
| 10 мкМ | ♂ | 54 | -4.5*# | 60 | -1.6 | ♀ | 59 | 3.5*# | 67 | 1.5 |
| 100 мкМ | ♂ | 54 | -3.6*# | 63 | -3.3 | ♀ | 58 | 1.8 | 66 | 0 |

М – медианная продолжительность жизни; 90% – возраст 90% смертности (максимальная продолжительность жизни), dM – разница в медианной продолжительности жизни, d90% – разница смертности в возрасте 90%, ♂ – самцы, ♀ – самки. *p<0.05 критерий Колмогорова-Смирнова, *p<0.05 критерий Мантель-Кокса, #p<0.05 критерий Гехана – Бреслоу – Вилкоксона для медианной ПЖ; *p<0.05 тест Ванг-Аллисона для максимальной ПЖ.

Ранее было обнаружено, что дельфинидин-3-глюкозид увеличивает среднюю продолжительность жизни и улучшает состояние здоровья (увеличение средней скорости сокращений глоточного насоса) *C. elegans*, даже в условиях окислительного стресса, вызванного H₂O₂ [27]. А также выявлено, что дельфинидин-3-рутинозид выделенный из плодов черной смородины (*Ribes nigrum*) облегчает расслабление цилиарной мышцы, тем самым отсрочивая развитие близорукости у крупного рогатого скота [28]. У мышей, получавших диету с высоким содержанием жиров одновременно с цианидином и дельфинидином в дозе 40 мг/кг в условиях окислительного стресса повышались уровни экспрессии белков участвующих в регуляции процессов воспаления (NF-κB), апоптоза (JNK) и метаболизма (PTP1B). Кроме того, у самцов мышей цианидин и дельфинидин улучшали показатели дислипидемии и инсулинорезистентности на диете с высоким содержанием жиров [29]. Дельфинидин и цианидин оказывали цитотоксическое действие на клетки линий колоректального рака LoVo и LoVo/ADR. При этом дельфинидин вызывал незначительное повышение, а цианидин – снижение количества активных форм кислорода (АФК) в клетках [30]. Было показано, что дельфинидин оказывает антипролиферативное действие в отношении различных видов рака (простаты, колоректального рака, рака яичников, кожи, молочной железы, мочевого пузыря, первичной опухоли головного мозга и остеосаркомы) [31].

Перечисленные, а также полученные нами результаты подчеркивают необходимость дальнейших исследований для понимания механизмов, лежащих в основе различных биологических эффектов дельфинидина и выяснения возможностей его потенциального применения в терапии возраст-зависимых заболеваний.

Заключение

Таким образом, в нашем исследовании мы обнаружили достоверный разнонаправленный эффект природного антоциана дельфинидина на медианную продолжительность жизни особей обоих полов *Drosophila melanogaster*.

Наблюдаемое у самок дрозофил увеличение продолжительности жизни после кормления дельфинидин-3-глюкозидом подчеркивает его потенциал в качестве натуральной добавки для замедления старения. Однако, необходимы дальнейшие исследования влияния дельфинидина на

связанные со старением параметры жизнеспособности организма, такие как стрессоустойчивость и двигательная активность на модели *Drosophila melanogaster*. Также необходимо провести анализ изменения экспрессии генов (таких как Sirt1, Keap1, NRF2, Sod1, HIF1, Clk, per), чтобы выяснить молекулярных механизмах, лежащие в основе наблюдаемых эффектов.

Литература / References

1. Chemistry, pharmacology and health benefits of anthocyanins / A. Smeriglio [et al.]. – *Phytotherapy Research*. – 2016. – N 30 (8). – P. 1265–86.
2. Anthocyanins: promising natural products with diverse pharmacological activities / J. Liu [et al.]. – *Molecules*. – 2021. – N 26 (13).
3. Anthocyanins: a comprehensive review of their chemical properties and health effects on cardiovascular and neurodegenerative diseases / R. Mattioli [et al.]. – *Molecules*. – 2020. – N 25 (17).
4. Polyphenols as potential geroprotectors / E. Proshkina [et al.]. – *Antioxidants & Redox Signaling*. – 2024. – N 40 (7–9). – P. 564–593.
5. Kulling, S. E. Chokeberry (*Aronia melanocarpa*) – a review on the characteristic components and potential health effects / S. E. Kulling, H. M. Rawel. – *Planta Medica*. – 2008. – N 74 (13). – P. 1625–34.
6. Optimization and application of HPLC for simultaneous separation of six well-known major anthocyanins in blueberry / Y. Zhou [et al.]. – *Preparative Biochemistry and Biotechnology*. – 2021. – N 51 (10). – P. 961–970.
7. Total content of phenols and anthocyanins in edible fruits from Bosnia / Z. Rimpapa [et al.]. – *Bosnian Journal of Basic Medical Sciences*. – 2007. – N 7 (2). – P. 117–20.
8. Classification of fruits based on anthocyanin types and relevance to their health effects / J. Fang. – *Nutrition*. – 2015. – P. 31 (11–12). – P. 1301–6.
9. Berry derived constituents in suppressing viral infection: potential avenues for viral pandemic management / P. Shahagadkar [et al.]. – *Clinical Nutrition ESPEN*. – 2021. – N 46. – P. 14–20.
10. Zaim, M. Black carrot anthocyanins exhibit neuroprotective effects against MPP+ induced cell death and cytotoxicity via inhibition of oxidative stress mediated apoptosis

- / M. Zaim, I. Kara, A. Muduroglu. – Cytotechnology. – 2021. – N 73 (6). – P. 827–840.
11. Anthocyanin-rich vegetables for human consumption – focus on potato, sweetpotato and tomato / A. K. Mattoo [et al.]. – International Journal of Molecular Sciences. – 2022. – N 23 (5). – P. 2634.
 12. Cyanidin-3-glucoside derived from black soybeans ameliorate type 2 diabetes through the induction of differentiation of preadipocytes into smaller and insulin-sensitive adipocytes / T. Matsukawa [et al.]. – The Journal of Nutritional Biochemistry. – 2015. – N 26 (8). – P. 860–7.
 13. Cranberry anthocyanin extract prolongs lifespan of fruit flies / L. Wang [et al.]. – Experimental Gerontology. – 2015. – N 69. – P. 189–95.
 14. Tart cherry increases lifespan in *Caenorhabditis elegans* by altering metabolic signaling pathways / S. Jayarathne [et al.]. – Nutrients. – 2020. – N 12 (5).
 15. Purple sweet potato extract extends lifespan by activating autophagy pathway in male *Drosophila melanogaster* / Y. Han [et al.]. – Experimental Gerontology. – 2021. – N 144. – P. 111190.
 16. Geroprotective effects of *Sorbaronia mitschurinii* fruit extract on *Drosophila melanogaster* / E. Platonova [et al.]. – Journal of Berry Research. – 2021. – N 12. – P. 1–19.
 17. Effects of aronia extract on lifespan and age-related oxidative stress in *Drosophila melanogaster* / A. R. Jo, J. Y. Imm. – Food Science and Biotechnology. – 2017. – N 26 (5). – P. 1399–1406.
 18. Anthocyanin-rich purple wheat prolongs the life span of *Caenorhabditis elegans* probably by activating the DAF-16/FOXO transcription factor / W. Chen [et al.]. – Journal of Agricultural and Food Chemistry. – 2013. – N 61 (12). – P. 3047–53.
 19. Red cabbage rather than green cabbage increases stress resistance and extends the lifespan of *Caenorhabditis elegans* / N. Zhang, S. Jiao, P. Jing. – Antioxidants (Basel). – 2021. – N 10 (6).
 20. Blueberry extract prolongs lifespan of *Drosophila melanogaster* / C. Peng [et al.]. – Experimental Gerontology. – 2012. – N 47 (2). – P. 170–8.
 21. Honeysuckle extract (*Lonicera pallasii* L.) exerts antioxidant properties and extends the lifespan and healthspan of *Drosophila melanogaster* / D. Golubev [et al.]. – Biogerontology. – 2022. – N 23 (2). – P. 215–235.
 22. Nas, J. S. Peonidin-3-glucoside extends the lifespan of *Caenorhabditis elegans* and enhances its tolerance to heat, UV, and oxidative stresses / J. S. Nas, R. V. Manalo, P. M. Medina. – ScienceAsia. – 2021. – N 47. – P. 457.
 23. Exploring the neuroprotective effects of chokeberry (*Sorbaronia mitschurinii*) extract on *Drosophila melanogaster* model of Alzheimer's disease / N. V. Zemskaya [et al.]. – Proceedings of the Komi Science Centre of the Ural Division of the Russian Academy of Sciences. – 2023. – N (0). – P. 7.
 24. OASIS portable: user-friendly offline suite for secure survival analysis / S. K. Han [et al.]. – Molecules and Cells. – 2024. – N 47 (2). – P. 100011.
 25. Nutrient-response pathways in healthspan and lifespan regulation / A. Dabrowska, J. Kumar, C. Rallisю – Cells. – 2022. – N 11 (9).
 26. Developing criteria for evaluation of geroprotectors as a key stage toward translation to the clinic / A. Moskalev [et al.]. – Aging Cell. – 2016. – N 15 (3). – P. 407–415.
 27. Nas, J. S. Delphinidin-3-glucoside prolongs lifespan and healthspan in *Caenorhabditis elegans* with and without environmental stress / J. S. Nas, P. Medina. – Journal of Applied Pharmaceutical Science. – 2023.
 28. Delphinidin-3-rutinoside relaxes the bovine ciliary smooth muscle through activation of ETB receptor and NO/cGMP pathway / H. Matsumoto [et al.]. – Experimental Eye Research. – 2005. – N 80 (3). – P. 313–22.
 29. Cyanidin and delphinidin modulate inflammation and altered redox signaling improving insulin resistance in high fat-fed mice / E. Daveri [et al.]. – Redox Biology. – 2018. – N 18. – P. 16–24.
 30. Oxidative stress-based cytotoxicity of delphinidin and cyanidin in colon cancer cells / J. Cvorovic [et al.]. – Archives of Biochemistry and Biophysics. – 2010. – N 501 (1). – P. 151–7.
 31. Delphinidin and its glycosides' war on cancer: preclinical perspectives / A. Sharma [et al.]. – International Journal of Molecular Sciences. – 2021. – N 22 (21).

Благодарность (госзадание):

Исследования выполнены в рамках государственного задания Института биологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН по теме «Генетические и функциональные исследования эффектов геропротекторных интервенций на модели *Drosophila melanogaster*» (№ 122040600022-1).

Acknowledgements (state task)

Информация об авторе:

Платонова Елена Юрьевна – младший научный сотрудник Института биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук; Scopus Author ID: 57217200914; ORCID 0000-0002-4632-2385 (Российская Федерация, Республика Коми, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28; e-mail: platonova.e.u@ib.komisc.ru).

Голубев Денис Анатольевич – младший научный сотрудник Института биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук; Scopus Author ID: 57223300036; ORCID 0000-0003-0570-8211 (Российская Федерация, Республика Коми, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28; e-mail: denismeatboy@gmail.com).

Патов Сергей Александрович – кандидат химических наук, научный сотрудник Института химии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук (Российская Федерация, Республика Коми, г. Сыктывкар, ул. Первомайская, д. 48; e-mail: ser-patov@yandex.ru).

Некрасова Полина Сергеевна – младший научный сотрудник Института химии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук (Российская Федерация, Республика Коми, г. Сыктывкар, ул. Первомайская, д. 48; e-mail: nekrasova.polina.@bk.ru).

Шапошников Михаил Вячеславович – доцент, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник Института биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук; Scopus Author ID: 7004704906; ORCID 0000-0002-4625-6488 (Российская Федерация, Республика Коми, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28; e-mail: shaposhnikov@ib.komisc.ru).

Москалев Алексей Александрович – профессор, член-корреспондент РАН, доктор биологических наук, заведующий лабораторией геропротекторных и радиопротекторных технологий Института биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук; Scopus Author ID: 7003730453; ORCID 0000-0002-3248-1633 (Российская Федерация, Республика Коми, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28; e-mail: amoskalev@ib.komisc.ru).

Author:

Platonova Elena Yurievna – Junior Researcher at the Institute of Biology FRC Komi SC UB RAS (Russian Federation; Komi Republic, Syktyvkar; Kommunisticheskaya street, 28). e-mail: platonova.e.u@ib.komisc.ru; Scopus Author ID: 57217200914; ORCID 0000-0002-4632-2385.

Golubev Denis Anatolievich – Junior Researcher at the Institute of Biology FRC Komi SC UB RAS (Russian Federation; Komi Republic, Syktyvkar; Kommunisticheskaya street, 28; e-mail: denismeatboy@gmail.com; Scopus Author ID: 57223300036; ORCID 0000-0003-0570-8211).

Patov Sergey Aleksandrovich – Candidate of Chemical Sciences, Research Scientist at Institute of Chemistry of Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences (Russian Federation, Komi Republic, Syktyvkar, 48 Pervomayskaya Street; e-mail: ser-patov@yandex.ru).

Nekrasova Polina Sergeevna – Junior Research Scientist at Institute of Chemistry of Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Science (Russian Federation, Komi Republic, Syktyvkar, 48 Pervomayskaya Street; e-mail: nekrasova.polina.@bk.ru).

Shaposhnikov Mikhail Vyacheslavovich – Associate Professor, Candidate of Biological Sciences, Leading Researcher Institute of Biology of Komi Science Center of Ural Branch of RAS (Russian Federation; Komi Republic, Syktyvkar; Kommunisticheskaya street, 28). e-mail: shaposhnikov@ib.komisc.ru; Scopus Author ID: 7004704906; ORCID 0000-0002-4625-6488.

Moskalev Aleksey Alexandrovich – Professor, Corresponding Member of the Russian Academy of Sciences, Doctor of Biological Sciences, Head of the Laboratory of geroprotective and radioprotective technologies Institute of Biology of Komi Science Center of Ural Branch of RAS (Russian Federation; Komi Republic, Syktyvkar; Kommunisticheskaya street, 28). e-mail: amoskalev@ib.komisc.ru; Scopus Author ID: 7003730453; ORCID 0000-0002-3248-1633.

Для цитирования:

Платонова, Е. Ю. Исследование влияния природного антоциана дельфинидина на продолжительность жизни *Drosophila melanogaster* / Е. Ю. Платонова, Д. А. Голубев, С. А. Патов, П. С. Некрасова, М. В. Шапошников, А. А. Москалев // Известия Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук. Серия «Экспериментальная биология и экология». – 2024. – № 7 (73). – С. .

For citation:

Дата поступления статьи:

Прошла рецензирование:

Принято решение о публикации:

Received:

Reviewed:

Accepted:

Биоконверсия целлюлозосодержащих фракций упаковочных материалов в простые сахара

Д. В. Тарабукин

Институт биологии Коми научного центра
Уральского отделения Российской академии наук,
г. Сыктывкар
dim1822@yandex.ru

Аннотация

Проведена оценка эффективности переработки бумажного слоя упаковочных материалов с помощью гидролаз для получения восстанавливающих сахаров. Максимальный выход сахаров достигал 30 % от изначальной массы в зависимости от типа упаковки и режима переработки. Алюминий и полиэтилен снижали эффективность ферментативного гидролиза. Предложены варианты дальнейшей переработки компонентов упаковок в продукты с высокой добавленной стоимостью.

Ключевые слова:

целлюлозосодержащие отходы, методы утилизации, ферментативный гидролиз, моносахара.

Введение

Поиск дешевого сырья для ферментативного получения простых сахаров является одной из основных проблем при планировании крупнотоннажного производства. Некоторые целлюлозосодержащие бытовые отходы, переработка которых затруднена, могут быть использованы в качестве сырья. Источником целлюлозы могут стать упаковочные материалы из серии EloPack, TetraPack, PurePack. Для их производства используется бумажная масса, прошедшая достаточно глубокую химическую переработку, следовательно лигнин, как один из основных факторов снижения производительности ферментативного получения сахаров в значительной степени удален. Однако композитная структура упаковок создает дополнительные трудности биоконверсии целлюлозосодержащих фракций [1].

Для выделения целлюлозы из упаковок, включающих алюминий и полиэтилен наиболее часто применяют механический размол [2, 3]. Выделенные таким образом целлюлозные волокна могут быть применены в качестве различных композитов, однако требует дополнительной переработки. В работе [4] для наилучшего разделения компонентов упаковок применяются алкилбензолы или ионные жидкости. При этом требовалась регенерация растворителей. Интенсивное гидропульпирование в сочетании с селективным растворением также эффективно, но может

Bioconversion of cellulose-containing fractions of packaging materials into simple sugars

D. V. Tarabukin

Institute of Biology of Komi Science Center of Ural Branch of RAS,
Syktyvkar
dim1822@yandex.ru

Abstract

The efficiency of processing the paper layer of packaging materials using hydrolases to obtain reducing sugars was assessed. The maximum yield of sugars reached 30% of the initial mass, depending on the type of packaging and processing mode. Aluminum and polyethylene reduced the efficiency of enzymatic hydrolysis. Options for long-distance processing of packaging components into products with high added value are proposed.

Keywords:

cellulose-containing waste, disposal methods, enzymatic hydrolysis, monosaccharides.

быть энергозатратным и также требует регенерации растворителей [5]. Таким образом в зависимости от дальнейшего использования требуется экономически обоснованный подбор технологии переработки упаковок.

Целью работы была оценка возможности переработки целлюлозной фракции из упаковок EloPack и TetraPack с помощью ферментативного гидролиза до простых сахаров.

Материалы и методы

В качестве целлюлозосодержащих материалов были использованы упаковки EloPack и TetraPack. Упаковки EloPack состоят из слоя белой или небелой целлюлозы, покрытого с обеих сторон полиэтиленом. Упаковка TetraPack помимо слоев полиэтилена содержит слой алюминия, поэтому требует более сложного подхода к выделению целлюлозосодержащих слоев. Далее были отработаны несколько вариантов предобработки целлюлозосодержащих субстратов с последующим ферментативным гидролизом для получения восстанавливающих сахаров (BC) (табл. 1).

Механическая обработка упаковок включала размол на ножевой мельнице или перфорацию. Обработку 1, 10, 20 % раствором NaOH при 10 °C осуществляли в течение

12 часов. Далее щелочной раствор удаляли и промывали целлюлозосодержащую суспензию до нейтральной реакции. Ферментативный гидролиз 5 % целлюлозосодержащей суспензии осуществляли в термостатируемых сосудах объемом 150 см³ при 55 °С и постоянном перемешивании. В качестве источника целлюлолитических ферментов был использован импортный ферментный препарат на основе селекционного штамма *Trichoderma reesei* (SanSon, Китай). Общая целлюлазная активность по фильтровальной бумаге (FPA активность) 1500 ед/г. Единица активности соответствовала 1 микромолю ВС (в пересчете на глюкозу), образующихся за 1 мин реакции.

Результаты и их обсуждение

В ходе серии экспериментов выявлено что важным этапом предобработки сырья является отделение слоя полиэтилена от целлюлозосодержащего слоя, приводящее к большему выходу сахаров (таблица 2). Простой размол приводил к тому, что в целлюлозной суспензии оставалось много балластных компонентов, которые вызвали сложности для последующего ферментативного гидролиза и дальнейшей переработки непрогидролизованного остатка. Существенный вклад в общий выход сахаров достигался за счет предварительной обработки сырья раствором щелочи. Вероятно, за счет этого из бумажной массы

Различные режимы предобработки целлюлозосодержащих упаковок

Various modes of pretreatment of cellulose-containing packaging

| Вид субстрата | Особенности предварительной обработки целлюлозосодержащего субстрата перед ферментативным гидролизом | Условное обозначение |
|-------------------------------------------|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----------------------|
| EloPack небеленая | Размол упаковки без отделения полиэтилена | Р |
| EloPack небеленая | Перфорация упаковки с отделением полиэтилена | П |
| EloPack небеленая | Размол упаковки без отделения полиэтилена, 10 % NaOH | РЩ10 |
| EloPack небеленая | Размол упаковки без отделения полиэтилена, 10 % NaOH, отделение продуктов гидролиза после 6 часов процесса | РЩ010 |
| EloPack небеленая | Перфорация упаковки с отделением полиэтилена, 20 % NaOH, отделение продуктов гидролиза после 6 часов процесса | ПЩ020 |
| EloPack беленая | Размол упаковки без отделения полиэтилена, замачивание в 1 % NaOH, отделение продуктов гидролиза после 6 часов процесса | РЩ01 |
| EloPack беленая | Размол упаковки без отделения полиэтилена, замачивание в 20 % NaOH, отделение продуктов гидролиза после 6 часов процесса | РЩ020 |
| EloPack беленая | Перфорация упаковки с отделением полиэтилена, 20 % NaOH, отделение продуктов гидролиза после 6 часов процесса | ПЩ020 |
| EloPack (смесь 50/50) беленая и небеленая | Размол упаковки без отделения полиэтилена, 20 % NaOH, отделение продуктов гидролиза после 6 часов процесса | РЩ020 |
| TetraPack небеленая | Размол упаковки без отделения полиэтилена и алюминия, 20 % NaOH, отделение продуктов гидролиза после 6 часов процесса | РЩ020 |
| TetraPack небеленая | Перфорация упаковки с отделением полиэтилена и алюминия, 20 % NaOH отделение продуктов гидролиза после 6 часов процесса | ПЩ020 |
| Непрогидролизованные остатки EloPack | 20 % NaOH, отделение продуктов гидролиза после 6 часов процесса | Щ020 |

Таблица 1

Table 1

удалялись наполнители, которые ингибировали гидролазы, а также снижалась степень кристалличности самой целлюлозы. Максимальные выходы достигались за счет обработки 20 % раствором NaOH. Отделение продуктов ферментативного гидролиза от непрогидролизованного остатка обеспечивало дополнительный выход сахаров. Следует отметить, что беленая целлюлоза из упаковок способствовала большему выходу сахаров, который достигал 25–30 % от массы субстрата за первые сутки. На вторые сутки процесс накопления сахаров был незначителен, поэтому продолжать ферментативный гидролиз после 24-х часов было нецелесообразно. Приготовление субстрата из непрогидролизованных остатков давало

значительно меньший выход сахаров, по сравнению с первичной целлюлозой из упаковок. Следовательно, требовалась более глубокая предобработка, либо ориентацию на другой продукт. К примеру, одним из вариантов дальнейшей переработки трудногидролизуемого остатка может быть процесс получения нанокристаллов целлюлозы с надмолекулярной структурой I и II кислотным гидролизом [7]. Оставшиеся полиэтилен, алюминий, а также бумажный остаток за счет термических воздействий могут быть преобразованы в биотопливо, нанокомпозиты, содержащие оксид алюминия [8]. С другой стороны, высокотемпературная переработка остатков способствует получению высокоэффективных сорбентов, например, мышьяка [9]. Таким образом сочетание методов механической, химической и биохимической переработки упаковочных материалов позволяет конвертировать значительную часть целлюлозосодержащей фракции в простые сахара. В дальнейшем, полученные продукты, не требуя специальной очистки, могут быть применены в составе питательных сред для выращивания целевых микроорганизмов [10].

Ферментативный гидролиз целлюлозосодержащей суспензии, приготовленной из 5 г упаковки осуществляли в термостатируемых сосудах объемом 150 см³ при 55 °С и постоянном перемешивании. Среда для ферментативного гидролиза – 100 см³ 0.1 М ацетатного буфера (рН 4.7) с добавлением неионогенного поверхностно-активного вещества лаурилглюкозида. Дозировка ферментативного препарата целлюлаз составляла 5 ед на г абсолютно сухой массы субстрата. Дополнительно вносили 10 мг ферментного препарата амилаз Глюколюкс-Ф (Россия) на 1 г субстрата для гидролиза остаточного катионного крахмала. В некоторых вариантах, после 6 часов от начала процесса, целлюлозосодержащий остаток промывали ацетатным буфером от ВС, готовили новую суспензию из непрогидролизованного остатка и продолжали процесс биоконверсии за счет иммобилизованных на субстрате ферментов. Реакционную способность целлюлозосодержащих образцов оценивали по степени гидролиза за 24 часов. Степень конверсии оценивали весовым методом по массе сухого остатка. Концентрацию ВС определяли методом Шомоди-Нельсона [6].

Результаты выхода ВС в ходе переработки
упаковочных материалов

Таблица 2

Results of reducing sugar yield during processing
of packaging materials

Table 2

| Вид упаковки, 5 г | Условное обозначение | Выход ВС через 24 ч гидролиза, г | Масса в.с. остатка после гидролиза, г |
|-------------------------------------------|----------------------|----------------------------------|---------------------------------------|
| EloPакс небеленая | Р | 0.24 | 4.6 |
| EloPакс небеленая | П | 0.41 | 4.4 |
| EloPакс небеленая | РЩ10 | 0.68 | 3.6 |
| EloPакс небеленая | РЩ010 | 1.09 | 3.4 |
| EloPакс небеленая | РЩ020 | 1.15 | 3.1 |
| EloPакс небеленая | ПЩ020 | 1.27 | 2.9 |
| EloPакс беленая | РЩ01 | 1.16 | 3.6 |
| EloPакс беленая | РЩ020 | 1.48 | 2.8 |
| EloPакс беленая | ПЩ020 | 1.53 | 2.6 |
| EloPакс (смесь 50/50) беленая и небеленая | РЩ020 | 1.35 | 3.2 |
| TetraPакс небеленая | РЩ020 | 0.91 | - |
| TetraPакс небеленая | ПЩ020 | 1.15 | - |
| Непрогидролизированные остатки EloPакс | Щ020 | 0.82 | 2.8 |

Заключение

Бумажный слой из композитных упаковочных материалов является перспективным сырьем для получения сахаров. Для каждого типа упаковок требуется подбор наиболее оптимальных методов выделения целлюлозосодержащей массы. Предпочтительней делать перфорацию упаковки, так как при дальнейшей переработке в сырье практически нет балластного полиэтилена и алюминия, однако для этого требуется более сложное оборудование. В процессе ферментативной конверсии целлюлозосодержащих слоев основные трудности связаны с наполнителями, ингибированием продуктами гидролиза, а также необходимостью снижения индекса кристалличности целлюлозы.

Литература

- Davis, G. Biodegradable packaging based on raw materials from crops and their impact on waste management / G. Davis, J. H. Song // *Industrial Crops and Products*. – 2006. – N 23. – P. 147–161. – DOI: 10.1016/j.indcrop.2005.05.004
- Solvent-targeted recovery of all major materials in beverage carton packaging waste / P. K. Wong, Y. W. Lui, Q. Tao, M. Y. Lui // *Resources, Conservation & Recycling*. – 2024. – N 202 (107367). – DOI: 10.1016/j.resconrec.2023.107367
- Recycling of post-consumer multilayer Tetra Pak® packaging with the Selective Dissolution-Precipitation process / I. Georgiopoulou, G. D. Pappa, S. N. Vouyiouka, K. Magoulas // *Resources, Conservation & Recycling*. – 2021. – № 16 (105268). – DOI: 10.1016/j.resconrec.2020.105268
- Полыгалина, Г. В. Определение активностей ферментов. Справочник / Г. В. Полыгалина, В. С. Чередниченко, Л. В. Римарева. – Москва : ДеЛи принт, 2003. – 375 с.

- Dave, A. Solvothermal liquefaction of Tetra Pak waste into biofuels and Al₂O₃-carbon nanocomposite // A. Dave, S. N. Reddy // *Waste Management*. – 2023. – Vol. 171. – P. 642–652. – DOI: 10.1016/j.wasman.2023.10.013
- High adsorption performance for As(III) and As(V) onto novel aluminum-enriched biochar derived from abandoned Tetra Paks / Z. Ding, X. Xu, T. Phan, X. Hu, G. Nie // *Chemosphere*. – 2018. – N 208. – P. 800–807. – DOI: 10.1016/j.chemosphere.2018.06.050
- Cellulose I and II nanocrystals produced by sulfuric acid hydrolysis of Tetra pak cellulose I / L. Xing, J. Gu, W. Zhang, D. Tu, C. Hu // *Carbohydrate Polymers*. – 2018. – Vol. 192. – P. 184–192. – DOI: 10.1016/j.carbpol.2018.03.042
- Sustainable tetra pak recycled cellulose / Poly(Butylene succinate) based woody-like composites for a circular economy / O. Platnieks, A. Barkane, N. Ijudina, G. Gaidukova, V. K. Thakur, S. Gaidukovs // *Journal of Cleaner Production*. – 2020. – N 270 (122321). – DOI: 10.1016/j.jclepro.2020.122321
- Recycled cellulose from Tetra Pak packaging as reinforcement of polyester based composites / G. Martínez-Barrera, M. Martínez-López, N. González-Rivas, J. J. del Coz-Díaz, L. Ávila-Córdoba, J. M. Laredo dos Reis, O. Gencel // *Construction and Building Materials*. – 2017. – N 157. – P. 1018–1023. – DOI: 10.1016/j.conbuildmat.2017.09.181
- Тарабукин, Д. В. Перспективы глубокой переработки бумажного шлама с применением ферментов, микродорослей и дрожжей / Д. В. Тарабукин, Е. Н. Патова, И. В. Новаковская // *Известия вузов. Лесной журнал*. – 2024. – № 2. – С. 166–177. – DOI: 10.37482/0536-1036-2024-2-166-177

References

- Davis, G. Biodegradable packaging based on raw materials from crops and their impact on waste management / G. Davis, J. H. Song // *Industrial Crops and Products*. – 2006. – N 23. – P. 147–161. – DOI: 10.1016/j.indcrop.2005.05.004
- Solvent-targeted recovery of all major materials in beverage carton packaging waste / P. K. Wong, Y. W. Lui, Q. Tao, M. Y. Lui // *Resources, Conservation & Recycling*. – 2024. – N 202 (107367). – DOI: 10.1016/j.resconrec.2023.107367
- Recycling of post-consumer multilayer Tetra Pak® packaging with the Selective Dissolution-Precipitation process / I. Georgiopoulou, G. D. Pappa, S. N. Vouyiouka, K. Magoulas // *Resources, Conservation & Recycling*. – 2021. – № 16 (105268). – DOI: 10.1016/j.resconrec.2020.105268
- Polygalina, G. V. *Opredelenie aktivnostey fermentov. Spravochnik [Determination of enzyme activities. Guide]* / G. V. Polygalina, V. S. Cherednichenko, L. V. Rimareva. – Moscow : DeLi print, 2003. – 375 p.
- Dave, A. Solvothermal liquefaction of Tetra Pak waste into biofuels and Al₂O₃-carbon nanocomposite // A. Dave, S. N. Reddy // *Waste Management*. – 2023. – Vol. 171. – P. 642–652. – DOI: 10.1016/j.wasman.2023.10.013
- High adsorption performance for As(III) and As(V) onto novel aluminum-enriched biochar derived from abandoned Tetra Paks / Z. Ding, X. Xu, T. Phan, X. Hu, G. Nie

- // Chemosphere. – 2018. – N 208. – P. 800–807. – DOI: 10.1016/j.chemosphere.2018.06.050
7. Cellulose I and II nanocrystals produced by sulfuric acid hydrolysis of Tetra pak cellulose I / L. Xing, J. Gu, W. Zhang, D. Tu, C. Hu // Carbohydrate Polymers. – 2018. – Vol. 192. – P. 184–192. – DOI: 10.1016/j.carbpol.2018.03.042
 8. Sustainable tetra pak recycled cellulose / Poly(Butylene succinate) based woody-like composites for a circular economy / O. Platnieks, A. Barkane, N. Ijudina, G. Gaidukova, V. K. Thakur, S. Gaidukovs / Journal of Cleaner Production. – 2020. – N 270 (122321). – DOI: 10.1016/j.jclepro.2020.122321
 9. Recycled cellulose from Tetra Pak packaging as reinforcement of polyester based composites / G. Martínez-Barrera, M. Martínez-López, N. González-Rivas, J. J. del Coz-Díaz, L. Ávila-Córdoba, J. M. Laredo dos Reis, O. Gencel / Construction and Building Materials. – 2017. – N 157. – P. 1018–1023. – DOI: 10.1016/j.conbuildmat.2017.09.181
 10. Tarabukin, D. V. Perspektivy glubokoy pererabotki bumazhnogo shlama s primeneniem fermentov, mikrovdorosley i drozhzhey [Prospects for deep processing of paper sludge using enzymes, microalgae and yeast] / D. V. Tarabukin. E. N. Patova. I. V. Novakovskaya // Izvestiya vuzov. Lesnoy zhurnal [News of universities. Forest Magazine]. – 2024. – № 2. – P. 166–177. – DOI: 10.37482/0536-1036-2024-2-166-177

Благодарность (госзадание):

Работа выполнена при финансировании государственного задания: 122040600019-1.

Acknowledgements (state task)

Информация об авторе:

Тарабукин Дмитрий Валерьянович – кандидат биологических наук, научный сотрудник лаборатории биохимии и биотехнологии Института биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук; Scopus AuthorID: 57195565098, ORCID: 0000-0001-8572-4902 (167982, Российская Федерация, Республика Коми, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28; e-mail: dim1822@yandex.ru)

Author:

Dmitriy V. Tarabukin – Candidate of Sciences (Biology), Researcher at the Laboratory of Biochemistry and Biotechnology, Institute of Biology FRC Komi SC UB RAS; Scopus AuthorID: 57195565098, ORCID: 0000-0001-8572-4902 (Institute of Biology, Federal Research Centre Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences; 28 Kommunisticheskaya st., 167982 Syktyvkar, Komi Republic, Russian Federation; e-mail: dim1822@yandex.ru).

Для цитирования:

Тарабукин, Д. В. Биоконверсия целлюлозосодержащих фракций упаковочных материалов в простые сахара / Д. В. Тарабукин // Известия Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук. Серия «Экспериментальная биология и экология». – 2024. – № 7 (73). – С. .

For citation:

Дата поступления статьи:

Прошла рецензирование:

Принято решение о публикации:

Received:

Reviewed:

Accepted:

Вторичные древостои в условиях выработанных торфяников Северо-Востока Европейской части России

Н. А. Уланов

Кировская лугоболотная опытная станция,
Кировская область, п. Юбилейный
Вятский государственный агротехнологический университет»,
г. Киров

bolotoagro50@mail.ru
info@vgatu.ru

Аннотация

Низинные болота РФ в основном размещены на территории земель Государственного лесного фонда. По окончании фрезерной уборки торфа вполне логичным направлением использования этих площадей является организация на них искусственных хвойных древостоев, в частности, сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris*). Было установлено, что наиболее благоприятной средой для этой культуры являются мелкозалежные с высокозольными остаточными древесно-травянистыми торфами хорошо осушенные участки, подстилаемые легкими породами. Запас товарной древесины здесь в 40–50-летнем возрасте достигает 360–415 м³/га. На хорошо оторфованных участках с низкозольными травянисто-моховыми видами остаточного торфа в условиях застойного водного режима формируется изреженный, низкорослый, крайне угнетенный древостой. В аналогичном возрасте запас древесной массы не превышает 0,1–0,2 м³/га. Все это необходимо учитывать при проведении массовых лесопосадочных работ на выработках.

Ключевые слова:

выработанные торфяники, почвенное плодородие, влажность почвы, вторичные древостои, свойства торфа, водный режим, сосна обыкновенная, запас древесины.

Введение

Первые разработки торфяных залежей в России были организованы еще в начале 18 века по инициативе Петра I. За всю историю использовалось несколько десятков способов торфодобычи. Среди них – резно-ручной, наливной, рамочно-формовочный, машинно-резной, элеваторный, багерный, экскаваторный, гидравлический, фрезерно-формовочный и др. В 20-х годах прошлого столетия вводится принципиально новый способ – послойно-фрезерный. В настоящее время эта технология считается наиболее распространенной, поскольку механизирована полностью [1, 2]. В зависимости от мощности залежи и физических свойств торфа, весь процесс про-

Secondary forest stands in the conditions of cutover bogs of the North-East of the European Part of Russia

N. A. Ulanov

bolotoagro50@mail.ru
info@vgatu.ru

Abstract

The lowland swamps of the Russian Federation are mainly located on the territory of the lands of the State Forest Fund. At the end of milling peat harvesting, it is quite logical to use these areas to organize artificial coniferous forest stands on them, in particular, Scots pine (*Pinus sylvestris*). It was found that the most favorable environment for this crop is low-deposit and deeply drained areas with high-ash residual woody-grassy peat, underlain by light rocks. The stock of usable timber here reaches 360–415 m³/ha at the age of 40–50 years. In well peated areas with low-ash grassy-moss species of residual peat, a sparse, stunted, extremely depressed forest stand is formed in conditions of stagnant water regime. At a similar age, stand of timber per hectare does not exceed 0,1–0,2 m³. All this must be taken into account when carrying out mass forest-planting operations on cutover bogs.

Keywords:

cutover bogs, soil fertility, soil moisture, secondary forest stands, peat properties, water regime, Scots pine, timber supply.

текает от 20 до 30 лет. По окончании добычи, на выходе остаются внешне ровные, слегка вогнутые к центру прямоугольной формы производственные карты.

Главная почвенно-мелиоративная особенность выбывших площадей – высокая горизонтально-пространственная почвенная пестрота профиля, обусловленная различной мощностью остаточного торфа (0–1,5 м) и крайне неоднородным водным режимом: от десуктивно-выпотного до периодически промывного и застойного [3].

Практика дальнейшего применения выработанных торфяников в производстве чаще всего базируется на использовании их в кормопроизводстве, либо в лесном

хозяйстве при создании так называемых «вторичных» древостоев. Наиболее широкое распространение лесовосстановительные технологии получили в 70–80-х годах прошлого столетия на выработках в Нижегородской, Брянской, Ярославской, Московской и Кировской областях. При восстановлении кустарниково-древесных фитоценозов использовались: смородина черная (*Ribes nigrum*), малина лесная (*Rubus idaeus*), тополь бальзамический (*Populus balsamifera*), вяз обыкновенный (*Ulmus laevis*), береза пушистая (*Betula pubescens*) и повислая (*Betula pendula*), ольха черная (*Alnus glutinosa*), тополь канадский (*Populus canadensis*), кедр сибирский (*Pinus sibirica*), лиственница сибирская (*Larix sibirica*), дуб обыкновенный (*Quercus robur*), ель сибирская (*Picea obovata*) и сосна обыкновенная. В плане приживаемости и динамики формирования биомассы выделялись посадки ели и сосны, высаженные в весенний период [4–8].

Материалы и методы

Объектами исследований являются выработанные низинные торфомассивы «Гадовское» и «Зенгинское» Кировской области. Торфодобыча осуществлялась послонно-фрезерным способом в период с 1936 по 1965 год, т. е. около 30 лет. По мере выхода отработанных площадей из-под торфодобычи, на обоих торфомассивах производилась высадка саженцев-двухлеток сосны обыкновенной. Посадка проводилась Оричевским межлесхозом вручную под меч Колесова. Следует отметить, что при посадочных работах не всегда учитывалась степень сработки залежи и состояние водного режима участков. В результате, приживаемость саженцев и динамика их дальнейшего развития очень сильно отличались даже в границах одной производственной площади. На некоторых крайне переувлажненных участках с величиной остаточного торфа более 0,7–1,5 м саженцы погибали практически сразу.

На момент последнего обследования залесенной территории возраст сохранившегося древостоя сосны составлял 40–50 лет. Доля лесопокрытой территории в структуре образовавшихся лесолуговых постболотных агроландшафтов составила более 30 %.

Чтобы установить влияние выработанной торфяной почвы как среды обитания на состояние древостоев сосны обыкновенной и других внедрившихся видов, на каждом торфомассиве оборудованы постоянные мониторинговые участки и контрольные площадки от 2–3 соток до 5–10 га. Таксация древостоя осуществлялась глазомерно и перечислительно с использованием таксационных инструментов на временных пробных площадях прямоугольной формы и различного размера, в зависимости от густоты древостоя, с оборудованием на них учетных площадок (10 м² каждая) для таксации подростка и подлеска. Участки отличаются мощностью остаточного слоя торфа, типом водного режима и местом расположения в ландшафте.

Для сравнительной оценки из всего количества мониторинговых площадок на залесенной территории было выбрано 4 ключевых участка.

Участок 1. Почва: торфянисто-глеевая остаточная (дегроторфозем остаточного оглеенный); мощность остаточной

залежи – 20–30 см; по ботаническому составу торф травянисто-древесный, высокозольный (15 %). Подстилаящая порода: среднезернистые аллювиально-делювиальные пески.

Участок 2. Почва: торфяная среднечастичная остаточная. Торф осоковый, среднеразложившийся (20–30 %), низкозольный (5–8 %), с повышенной влагоемкостью (510–540 %).

Участок 3. По водно-физическим и морфологическим свойствам остаточного торфа и подстилаящей породы, ботаническому составу торфа и большинству агрохимических показателей почва этого участка идентична участку 2 (Табл. 1 и 2).

Участок 4. Особенность участка в том, что мелкозалежный, травянисто-древесный, высокозольный торф (14,3 %), подстилаемый средним мергелизованным суглинком, погребен на глубину 30–40 см минеральным субстратом, извлеченным на поверхность при прокладке мелиоративного канала.

Результаты и их обсуждение

Участок 1. По всему профилю отмечен вполне благоприятный кислотный режим. По pH_{сop} почва характеризуется как слабокислая, близкая к нейтральной. Высокая степень насыщенности ППК основаниями (71–97 %) обусловлена высоким содержанием обменного Са и сравнительно невысокой гидролитической кислотностью. Отсутствие закисного железа в большей части профиля свидетельствует о хорошей аэрации (Табл. 1).

Участок отличается благоприятным водным режимом и комфортными для лесных культур водно-физическими и морфологическими свойствами. При незначительном диапазоне колебаний уровня грунтовых вод (УГВ) выдерживается экологически безопасный среднегодовой УГВ на уровне 90 см, а влажность корнеобитаемого слоя составляет в среднем 75 % от полной влагоемкости (ПВ) (Табл. 2). На практике эти условия могут изменить лишь стремительно расселяющиеся в лесопосадках популяции обыкновенного бобра (*Castor fiber*). Однако, при желании, ситуацию можно легко контролировать.

Основная культура в древостое (80 %) – сосна обыкновенная, высаженная в начале 70-х годов прошлого столетия. Спустя 10–15 лет в посадки сосны стали активно внедряться березы (повислая, пушистая), а позднее и ель сибирская. Согласно последней оценке, по запасам биомассы некоторые экземпляры берез даже превосходят сосну. Процесс приживания и динамика дальнейшего развития сосны в значительной степени зависит от слоя остаточного торфа и наличия контактно-оглеенных горизонтов. Отмечено, что чем меньше развивается процесс оглеения профиля и чем быстрее центральный корень сосны «зацепится» за подстилаящую торф породу, тем скорее начнется активное формирование древесной массы.

В таблице 3 приведены основные показатели таксационной оценки древостоя сосны. Для более полной характеристики потенциала продуктивности на этом и остальных участках приведено общее количество условных стволов на единицу площади, т.е. с учетом сухостойных. На участке 1 доля сухостоя достигает 25 %.

Агрохимические свойства выработанной почвы под различными древостоями (ср. 2021-2023 гг.)

| Объект (древостой) | Глубина, см | Зольность, % | pH _{сол} | Мг-экв/100 г | | | | V, % | Мг/100 г | | | | | Fe ₂ O ₃ CaO |
|----------------------------------------------------|-------------|--------------|-------------------|--------------|-----------|---------------|--------------------------|------|-------------------------------|------------------|--------------------------------|-------|------|---------------------------------------|
| | | | | кислотность | | под-вижный Al | сумма обменных оснований | | P ₂ O ₅ | K ₂ O | Fe ₂ O ₃ | FeO | CaO | |
| | | | | обменная | гидролит. | | | | | | | | | |
| Сосновый с примесью ели и березы Участок 1 | 0-20 | 15,0 | 5,3 | 0,51 | 48,6 | 0,050 | 121,6 | 71 | 2,3 | 28,1 | 628,0 | 0 | 3218 | 0,200 |
| | 20-40 | 98,7 | 5,4 | 0,04 | 0,47 | 0,005 | 3,9 | 89 | 7,7 | 3,8 | 62,8 | 2,34 | 213 | 0,300 |
| | 40-60 | 98,9 | 5,7 | 0,02 | 0,26 | 0,002 | 3,7 | 93 | 12,5 | 4,4 | 42,6 | 0 | 157 | 0,270 |
| | 60-80 | 99,1 | 6,2 | 0,03 | 0,16 | 0,003 | 4,0 | 96 | 13,8 | 4,5 | 40,4 | 0 | 136 | 0,300 |
| | 80-100 | 99,2 | 6,2 | 0,03 | 0,12 | 0,007 | 3,5 | 97 | 10,0 | 5,1 | 28,5 | 0 | 157 | 0,180 |
| Елово-березово-ивовый Участок 2 | 0-20 | 8,0 | 4,3 | 3,85 | 74,4 | 1,490 | 46,0 | 38 | 1,6 | 31,2 | 743,0 | 0 | 1504 | 0,490 |
| | 20-40 | 8,1 | 5,0 | 0,68 | 57,0 | 0,270 | 96,0 | 63 | 0,8 | 14,1 | 1010,0 | 0 | 3952 | 0,260 |
| | 40-60 | 5,6 | 5,1 | 0,55 | 43,8 | 0,210 | 90,0 | 67 | 0,8 | 14,1 | 1048,0 | 63,0 | 2413 | 0,430 |
| | 60-80 | 7,1 | 5,2 | 0,58 | 45,0 | 0,230 | 64,0 | 59 | 0,8 | 14,5 | 1022,0 | 91,8 | 2588 | 0,390 |
| | 80-100 | 6,9 | 5,3 | 0,58 | 43,8 | 0,190 | 100,0 | 70 | 0,9 | 12,0 | 959,6 | 85,0 | 2623 | 0,360 |
| Елово-березово-сосновый Участок 3 | 0-20 | 6,0 | 5,1 | 0,53 | 43,8 | 0,130 | 68,0 | 61 | 0,6 | 11,9 | 933,6 | 0 | 2203 | 0,420 |
| | 20-40 | 6,2 | 5,3 | 0,38 | 40,8 | 0,060 | 66,0 | 62 | 1,0 | 11,4 | 947,0 | 11,3 | 2588 | 0,360 |
| | 40-60 | 5,9 | 5,3 | 0,35 | 36,6 | 0,050 | 76,0 | 67 | 0,8 | 9,7 | 832,0 | 90,7 | 2693 | 0,310 |
| | 60-80 | 6,1 | 5,4 | 0,39 | 36,6 | 0,050 | 78,0 | 68 | 0,7 | 9,2 | 837,0 | 115,2 | 2798 | 0,300 |
| | 80-100 | 6,0 | 5,4 | 0,42 | 35,4 | 0,040 | 70,0 | 66 | 0,6 | 11,9 | 743,0 | 111,3 | 2238 | 0,330 |
| Полезная березово-сосновая лесополоса Участок 4 | 0-20 | 89,9 | 7,8 | 0,07 | 0,30 | 0,008 | 39,2 | 99 | 3,8 | 3,6 | 0,5 | 0 | 2336 | 0,002 |
| | 30-45 | 14,3 | 7,8 | 0,42 | 22,20 | 0,080 | 164,0 | 88 | 4,0 | 12,2 | 92,0 | 9,4 | 4267 | 0,020 |
| | 45-60 | 91,6 | 7,6 | 0,04 | 0,70 | 0,004 | 26,2 | 97 | 2,9 | 6,8 | 63,4 | 0 | 623 | 0,100 |
| | 60-140 | 99,4 | 8,8 | 0,03 | 0,20 | 0,003 | 3,8 | 95 | 10,0 | 3,0 | 8,8 | 0 | 115 | 0,080 |

Таблица 2
Водные, водно-физические и морфологические свойства выработанных участков, 2021-2023 гг.

| Номер участка | Удельная масса | Объемная масса | ПВ, % на сух. навеску | Средний УГВ за год, см | Диапазон УГВ, см | Влажность корнеобитаемого слоя, % от ПВ | Слой остаточного торфа, см | Подстилаящая порода |
|---------------|-------------------|-------------------|-----------------------|------------------------|------------------|-----------------------------------------|-----------------------------------|--------------------------|
| | г/см ³ | г/см ³ | | | | | | |
| | 0-20 см | | | | | | | |
| 1 | 1,64 | 0,26 | 469 | 90 | 33-107 | 75 | 20 | Песок среднезернистый |
| 2 | 1,54 | 0,17 | 510 | 70 | 40-93 | 85 | 100 | |
| 3 | 1,58 | 0,17 | 545 | 30 | 4-58 | 92 | 150 | |
| 4 | 2,48 | 0,83 | 70 | 90 | 60-120 | 65 | 20 (погребен на глубину 30-40 см) | Суглинок мергелизованный |

Из данных таблицы 3 следует, что по всем этим и ранее приведенным в таблицах 1 и 2 показателям участок 1 можно считать одним из наиболее пригодных для функционирования вторичных древостоев. В 50-летнем возрасте запас древесины сосны обыкновенной без учета внедренных видов здесь составляет 360 м³/га. Из-за большой сомкнутости крон кустарниковый ярус развит слабо. Встречаются отдельные экземпляры рябины обыкновенной (*Sorbus aucuparia*), крушины ломкой (*Frangula alnus*) и жимолости лесной (*Lonicera xylosteum*). В травяно-моховом ярусе доминируют лишайники (*Lichenes*), зеленые мхи (*Bryidae*), майник широколистный (*Maianthemum dilatatum*), кислица обыкновенная (*Maianthemum dilatatum*) и щитовник мужской (*Dryopteris filix-mas*).

Участок 2. Особенность всего профиля почвы – крайне низкое содержание подвижного фосфора и повышенная кислотность почвенного раствора, обусловленная, прежде

всего, высоким содержанием подвижного алюминия. Как результат, по всему профилю наблюдается низкая степень насыщенности ППК основаниями (38–70 %) (Табл. 1). В среднем за год УГВ на участке составил около 70 см. В условиях метрового слоя высоко влагоемкого торфа при такой степени осушения влажность корнеобитаемого слоя находилась в пределах 85 % от ПВ, что несколько выше нормаль-

ной влагообеспеченности (Табл. 2). Однако, незначительный избыток влаги в отдельные периоды практически не ограничивал развития древостоев.

Необходимо отметить, что наличие оксидов двухвалентного железа в обводненной части профиля является надежным диагностическим показателем определения зоны кислородного барьера (зоны аэрации) в верхней части этого профиля (Табл. 1).

Основу древостоев на участке составили: береза повислая (70 %), ель сибирская (25 %) и различные виды ивы (*Salix*) (5 %). Из данных таблицы 3 (участок 2) видно, что по ключевым параметрам ивово-елово-березовый древостой несколько уступает древостою из сосны обыкновенной, однако доля сухостоя здесь значительно меньше – не более 7–10 %. Подлесок представлен рябиной обыкновенной, крушиной ломкой и черемухой обыкновенной (*Prunus padus*). В травяном ярусе наибольшее распространение

Таксационная характеристика древостоев, 2023 г.

| Номер участка | Древесные породы основного полога, % | Количество стволов, шт/га | Сумма площадей сечений, м ² /га | Макс. глубина распространения корней, см | Запас, м ³ /га | Диаметр ствола, см | | Высота, м | | Возраст, лет | | Класс бонитета | Полнота относительная |
|---------------|--------------------------------------|---------------------------|--------------------------------------------|------------------------------------------|---------------------------|--------------------|-------|-----------|-------|--------------|-------|----------------|-----------------------|
| | | | | | | ср. | макс. | ср. | макс. | ср. | макс. | | |
| 1 | 8С1Б1Е | | 39,5 | 115 | 360,0 | 18,1 | 29,2 | 20,2 | 25,3 | 49 | 51 | I | 1,0 |
| | I | | | | | | | | | | | | |
| | 8С2Б | | 5,3 | 75 | 48,0 | 11,5 | 15,3 | 10,0 | 11,5 | 25 | 28 | III | 0,2 |
| | II | | | | | | | | | | | | |
| 10Е | | | | | | | | | | | | | |
| 2 | 7Б2Е1Ив | | 22,3 | 65 | 155,0 | 14,5 | 18,3 | 15,2 | 19,2 | 42 | 45 | III | 1,0 |
| | I | | | | | | | | | | | | |
| | 10Б | | 13,9 | 56 | 80,0 | 9,0 | 10,5 | 8,0 | 10,0 | 25 | 30 | IV | 0,7 |
| | II | | | | | | | | | | | | |
| 8Е2Ив | | | | | | | | | | | | | |
| 3 | 4Б3С3Е | | 0,09 | 20 | 0,2 | 6,5 | 10,5 | 9,5 | 12,0 | 40 | 42 | V | 0,006 |
| | I | | | | | | | | | | | | |
| | 5Б5С | | 0,03 | 10 | 0,1 | 4,0 | 6,0 | 2,5 | 4,5 | 24 | 28 | Va | 0,003 |
| | II | | | | | | | | | | | | |
| 10Е | | | | | | | | | | | | | |
| 4 | 8С1Б1Е | | 40,5 | 125 | 415 | 18,6 | 30,5 | 22,2 | 24,0 | 40 | 40 | Ia | 1,0 |
| | I | | | | | | | | | | | | |
| | 8С2Б | | 6,0 | 85 | 51,0 | 13,0 | 17,4 | 13,0 | 15,2 | 24 | 25 | I | 0,2 |
| | II | | | | | | | | | | | | |
| 10Е | | | | | | | | | | | | | |

получили: зеленые мхи, кладония бахромчатая (*Cladonia fimbriata*), пушица влагалищная (*Eriophorum vaginatum*), майник широколистный, щитовник мужской, мать-и-мачеха обыкновенная (*Tussilago farfara*).

Участок 3. Главное отличие заключается в особенностях водного режима. Уровень грунтовых вод в круглогодичном и многолетнем режиме не опускается ниже 40–50 см. В периоды обильных осадков грунтовые воды практически выходят на поверхность. Влажность почвы в это время приближается к полной влагоемкости. Зона кислородного барьера здесь формируется в наиболее засушливые периоды сезона и лишь в самом верхнем слое (0–20 см). Эта ситуация наглядно просматривается по распределению в профиле закисного железа (Табл. 1). В многолетнем цикле здесь доминирует застойный водный режим.

Образовавшаяся среда отражается на состоянии основных и внедрившихся культур начиная с момента посадки. Установлено, что в первые 2 года приживаемость сосны и ели на аналогичных участках в среднем не превышает 30–40% от высаженного посадочного материала. В дальнейшем из этого количества погибает еще около половины в возрасте от 5 до 15 лет, вследствие выжимания, вымокания, засыхания, затенения и других неблагоприятных факторов. Оставшиеся экземпляры сосны, ели и березы в 40–50-летнем возрасте имеют крайне угнетенную и искривленную форму. Их высота, как правило, не превышает 10–12 м при диаметре стволов 6–8 см. В литературе [9] это состояние называют «тундровым эффектом». Основная часть корневой массы у хвойных и лиственных пород размещается в слое 0–10 см, центральные

корни – до глубины 15–20 см. Более 20–30 % боковых корней стелются практически по поверхности на расстояние до 2–3 м. Естественно, что определять запасы товарной древесины на этих объектах не имеет смысла.

Участок 4 принципиально отличается от остальных уровнем плодородия и экологическим предназначением древостоя, сформировавшегося на нем. Лесной фитоценоз здесь представлен в виде полезащитных лесных полос ажурно-полупродуваемой формы. Основная высаженная средообразующая порода – сосна обыкновенная. На момент последнего обследования ее высота достигала 28–30 м, средний возраст 40 лет, ширина лесополосы 6–8 м. В составе древостоя около 20 % внедрившихся видов: береза, ольха, ива ломкая (*Salix fragilis*), рябина, черемуха и др. Древостой расположен на одной из сторон мелиоративного канала. Весь профиль выработанной почвы характеризуется благоприятным кислотным режимом и высокой степенью насыщенности почвы основаниями. Отношение Fe_2O_3

CaO здесь самое минимальное, что свидетельствует от низкой ожелезненности почвы и высокой ее обеспеченности кальцием (Табл. 1). При прокладке канала вынутый грунт ровным слоем распределяется по приканавной территории. Остаточный торф частично перемешивается с подстилающим суглинком, но большая его часть оказывается погребенной под вынутым грунтом на глубине 30–40 см. В результате образуется очень благоприятная среда для всех без исключения кустарниково-древесных видов. В зависимости от уровня дренажно-сбросных вод в канале и УГВ в почве в течение всего года наблюдается близкая к оптимальной влажность (60–70 % от ПВ) и аэра-

ция (30–40%) корнеобитаемого слоя. В этих условиях формируется наиболее развитый и самый продуктивный по большинству показателей смешанный листовенно-хвойный древостой (Табл. 3, участок 4). В отличие от других участков, в структуре 40-летней лесополосы доля сухостоя не превышает 5–7%. Следует отметить, что подлесок и травяно-моховой ярус развит слабо, поэтому именно здесь, под пологом среднеплотного древостоя, весьма активно развиваются и сопутствующие лесные ресурсы: грибные и ягодные.

Заключение

Таким образом, к наиболее значимым факторам, определяющим пригодность выработанных послыбно-фрезерным способом торфяников для создания на них вторичных чистых и смешанных древостоев относятся: мощность остаточного слоя торфа, его ботанический состав, гранулометрический состав подстилающей породы, кислотные свойства и состояние водного режима. Для лучшей приживаемости посадочного материала и дальнейшего роста древесных культур необходимо, прежде всего, использовать хорошо осушенные торфяно-торфянисто-глеевые и полностью сработанные участки, подстилаемые легкими и средним суглинками, мелко- и среднезернистыми песками. По ботаническому составу предпочтение отдается высокозольным (12–20%) хорошо разложившимся (40–60%) торфам, $pH_{\text{сол}}$ 5,5–7,0, УГВ 80–120 см, что способствует формированию периодически-промывного водного режима. При планировании и проведении массовых лесопосадочных работ, лесохозяйственным организациям все это необходимо учитывать.

Литература

1. Копенкина, Л. В. История торфяного дела в России / Л. В. Копенкина. – Тверь, 2015. – 228 с.
2. Копенкина, Л. В. Ретроспективный анализ производства торфа в России / Л. В. Копенкина, С. Н. Гамаюнов // Проблемы и перспективы устойчивого развития торфяного дела в России : материалы международной научно-практической конференции. – Тверь : Триада, 2018. – С. 65–70.
3. Уланов, А. Н. Торфяные и выработанные почвы южной тайги евро-северо-востока России / А. Н. Уланов. – Киров : Дом печати-ВЯТКА, 2005. – 320 с.
4. Каменова, И. Е. Проект «Восстановление торфяных болот в России в целях предотвращения пожаров и смягчения изменений климата»: опыт реализации и перспективы / И. Е. Каменова, Т. Ю. Минаева // Проблемы и перспективы устойчивого развития торфяного дела в России : материалы международной научно-практической конференции. – Тверь : Триада, 2018. – С. 59–64.
5. Метелев, Н. Д. Особенности выращивания сосны обыкновенной на выработанных торфяниках торфомассива «Гадовское» Оричевского района, Кировской области / Н. Д. Метелев // Многофункциональное адаптивное кормопроизводство. Сборник научных трудов : мате-

- риалы международной научно-практической конференции, посвященной 100-летию основания Кировской лугоболотной опытной станции. Выпуск 18 (66). – Москва, 2018. – С. 205–210.
6. Тимофеев, А. Ф. Лесохозяйственное освоение земель после торфоразработок / А. Ф. Тимофеев, П. А. Леснов. – Москва : Лесная промышленность, 1967. – 74 с.
7. Тимофеев, А. Ф. Комплексное освоение и интенсивное использование земель после торфоразработок / А. Ф. Тимофеев // Освоение экосистем и рациональное природопользование на торфяных почвах : материалы международной научно-практической конференции, посвященной 85-летию со дня основания ГУП Кировская лугоболотная опытная станция. – Киров : Дом печати-ВЯТКА, 2003. – С. 169–171.
8. Боч, М. С. Экосистемы болот СССР / М. С. Боч, В. В. Мазинг. – Ленинград : Наука, 1979. – 188 с.

References

1. Kopenkina, L. V. Istoriya torfyanogo dela v Rossii [The history of peat industry in Russia] / L. V. Kopenkina. – Tver, 2015. – 228 p.
2. Kopenkina, L. V. Retrospektivnyy analiz proizvodstva torfa v Rossii [Retrospective analysis of peat production in Russia] / L. V. Kopenkina, S. N. Gamayunov // Problemy i perspektivy ustoychivogo razvitiya torfyanogo dela v Rossii : materialy mezhdunarodnoy nauchno-prakticheskoy konferentsii [Problems and prospects of sustainable development of peat industry in Russia : materials of the international scientific and practical conference]. – Tver : Triada, 2018. – P. 65–70.
3. Ulanov, A. N. Torfyanye i vyrabotannye pochvy yuzhnoy taygi evro-severo-vostoka Rossii [Peat and depleted soils of the southern taiga of Euro-Northeast Russia] / A. N. Ulanov. – Kirov : Dom pechati-VYaTKA, 2005. – 320 p.
4. Kamenova, I. E. Proekt «Vosstanovlenie torfyanikh bolot v Rossii v tselyakh predotvrashche-niya pozharov i smyagcheniya izmeneniy klimata»: opyt realizatsii i perspektivy [Project on restoring peatlands in Russia for fire prevention and climate change mitigation: experiences, prospects and lessons learnt] / I. E. Kamenova, T. Yu. Minaeva // Problemy i perspektivy ustoychivogo razvitiya torfyanogo dela v Rossii : materialy mezhdunarodnoy nauchno-prakticheskoy konferentsii [Problems and prospects of sustainable development of peat industry in Russia : materials of the international scientific and practical conference]. – Tver : Triada, 2018. – P. 59–64.
5. Metelev, N. D. Osobennosti vyrashchivaniya sosny obyknovennoy na vyrabotannykh torfya-nikakh torfomassiva «Gadovskoe» Orichvskogo rayona, Kirovskoy oblasti [Features of cultivation of Scots pine of peatlands of peatmass «Gadovskoe» Orichvsky district, Kirov region] / N. D. Metelev // Mnogofunktsional'noe adaptivnoe kormoproizvodstvo. Sbornik nauchnykh trudov : materialy mezhdunarodnoy nauchno-prakticheskoy konferentsii, posvyashchennoy 100-letiyu os-novaniya Kirovskoy lugobolotnoy opytnoy stantsii. Vypusk 18 (66) [Multifunc-

- tional adaptive feed production. Collection of scientific papers : materials of the international scientific and practical conference dedicated to the 100th anniversary of the founding of the Kirov Lugobolotnaya experimental station. Issue 18 (66)]. – Moscow, 2018. – P. 205–210.
6. Timofeev, A. F. Lesokhozyaystvennoe osvoenie zemel' posle torforazrabotok [Forestry development of lands after peat extraction] / A. F. Timofeev, P. A. Lesnov. – Moscow : Lesnaya promyshlennost, 1967. – 74 p.
 7. Timofeev, A. F. Kompleksnoe osvoenie i intensivnoe ispol'zovanie zemel' posle tor-forazrabotok [Comprehensive development and intensive use of land after peat extraction] / A. F. Timofeev // Osvoenie ekosistem i ratsional'noe prirodopol'zovanie na torfyanykh pochvakh : materialy mezhdunarodnoy nauchno-prakticheskoy konferentsii, posvyashchennoy 85-letiyu so dnya osnovaniya GUP Kirovskaya lugobolotnaya opytnaya stantsiya [Development of ecosystems and rational nature management on peat soils : materials of the international scientific and practical conference dedicated to the 85th anniversary of the founding of the State Unitary Enterprise Kirovskaya Lugobolotnaya Experimental Station]. – Kirov : Dom pečhati-VYaTKA, 2003. – P. 169–171.
 8. Boch, M. S. Ekosistemy bolot SSSR [Ecosystems of swamps of the USSR] / M. S. Boch, V. V. Mazing. – Leningrad : Nauka, 1979. – 188 p.

Материалы к изучению лишайников природного рекреационного комплекса «Сосновый бор острова Ягры» (Архангельская область)

Т. Н. Пыстина*, Н. А. Семенова*, Т. А. Паринава**, О. Д. Леонова**

*Институт биологии Коми научного центра

Уральского отделения Российской академии наук,

г. Сыктывкар

**Северный (Арктический) федеральный университет

имени М. В. Ломоносова,

г. Архангельск

t.pystina@ib.komisc.ru

semenova@ib.komisc.ru

nadeinata@mail.ru

leonova.o@edu.narfu.ru

Аннотация

В работе представлены первые данные о разнообразии лишайников природного рекреационного комплекса «Сосновый бор острова Ягры», на территории которого были обследованы сосновые и березово-сосновые леса, испытывающие разную степень антропогенной нагрузки. Список включает 129 видов и внутривидовых таксонов лишайников и таксономически близких к ним грибов. Установлено, что наиболее посещаемые участки леса испытывают значительный антропогенный пресс, что выражается в смене видового состава лишайников, различных морфологических повреждениях их талломов, поражении лихенофильными грибами. На удаленных от рекреационных объектов участках выявлены виды, характерные для старовозрастных малонарушенных лесов. Впервые для Архангельской области приводятся *Naevia punctiformis* и *Scoliciosporum sarothamni*. Для *Bacidina assulata* это вторая находка в Архангельской области.

Ключевые слова:

лишайники, Ягры, дюнные сосняки, нарушенные территории, *Naevia punctiformis*, *Scoliciosporum sarothamni*, *Bacidina assulata*

Введение

Ягры – песчаный остров, расположенный в северо-западной части морского края дельты р. Северная Двина. Его мористый берег омывают воды залива Двинская губа Белого моря [1]. Представляет собой чередование пяти протяженных береговых валов (шириной 20–30 м и относительной высотой 2–3 м) и вытянутых заболоченных понижений (шириной 200–700 м) между ними. Вся система субпараллельна современной береговой линии. Береговые

Materials for the study of lichens of the natural recreational complex «Sosnovy Bor of Yagry Island» (Arkhangelsk region)

T. N. Pystina*, N. A. Semenova*, T. A. Parinova**, O. D. Leonova**

*Institute of Biology of Komi Science Center of Ural Branch of RAS, Syktyvkar

**Northern (Arctic) Federal University named after M.V. Lomonosov Arkhangelsk

t.pystina@ib.komisc.ru

semenova@ib.komisc.ru

nadeinata@mail.ru

leonova.o@edu.narfu.ru

Abstract

The paper first presents the data on the diversity of lichens in the natural recreational complex “Pine Forest of the Yagry Island”. We have investigated pine and birch-pine forests growing on its territory and differing by the degree of anthropogenic load. The list includes 129 species and intraspecific taxa of lichens and taxonomically lichen-related fungi. Often-visited forest areas suffer from a significant anthropogenic pressure that has consequences as change in the species composition of lichens, various morphological damage to their thalli, and destruction of lichens by lichenophilic fungi. Sites situated far from the recreational facilities have been identified for the species normally found in old-growth poorly-disturbed forests. For the first time, samples of *Naevia punctiformis* and *Scoliciosporum sarothamni* are listed for the Arkhangelsk Region. *Bacidina assulata* is listed for the second time for the Arkhangelsk Region.

Keywords:

lichens, Yagry, dune pine forests, disturbed areas, *Naevia punctiformis*, *Scoliciosporum sarothamni*, *Bacidina assulata*

валы местами осложнены авандюнами (высотой до 4–5 м, редко 10–15 м), которые остаются подвижным с мористой стороны передового вала в зоне морского пляжа [2].

На острове находится один из микрорайонов г. Северодвинска, судоремонтное предприятие «Звёздочка», воинский мемориальный комплекс, набережная и прогулочные участки. В настоящее время у жителей Архангельска и Се-

веродвинска, приезжих туристов это одно из самых популярных мест отдыха [3-5].

На острове Ягры решением Муниципального Совета г. Северодвинска № 57 от 30. 05. 2002 г. была учреждена особо охраняемая природная территория местного значения «Сосновый бор острова Ягры». В настоящее время она отнесена к категории «Природный рекреационный комплекс» и ее площадь составляет 184,39 га. ООПТ располагается на западе острова к северу от г. Северодвинска, между Двинским заливом Белого моря и р. Ягоркой (рис.1).

Цель создания резервата – сохранение уникального 200-летнего соснового бора и дюнного ландшафта береговой косы Северодвинска с целью создания условий для отдыха (в том числе массового) и сохранения рекреационных ресурсов. Сосняк дюнный в Архангельской области является редкой лесной экосистемой и представляет большую экологическую ценность, так как является примером закрепления песков лесами [5]. На охраняемой территории основными экосистемами являются лесные насаждения (из них сосняки составляют 72 %), болота и тростниковые заросли [5-10].

В 2021 г. на территории ООПТ в ходе маршрутов в сосняках (на пакетах с образцами указаны только субстрат и координаты местообитания) была собрана небольшая коллекция лишайников (79 образцов), при определении которой установлено произрастание 44 видов.

В 2023 г. изучение разнообразия лишайников было продолжено на 32 временных пробных площадях (ПП) 20x20 м, заложенных в сосновых лесах, испытывающих рекреационную нагрузку. Степень рекреационной нагрузки оценивали через показатель уплотнения почвы.

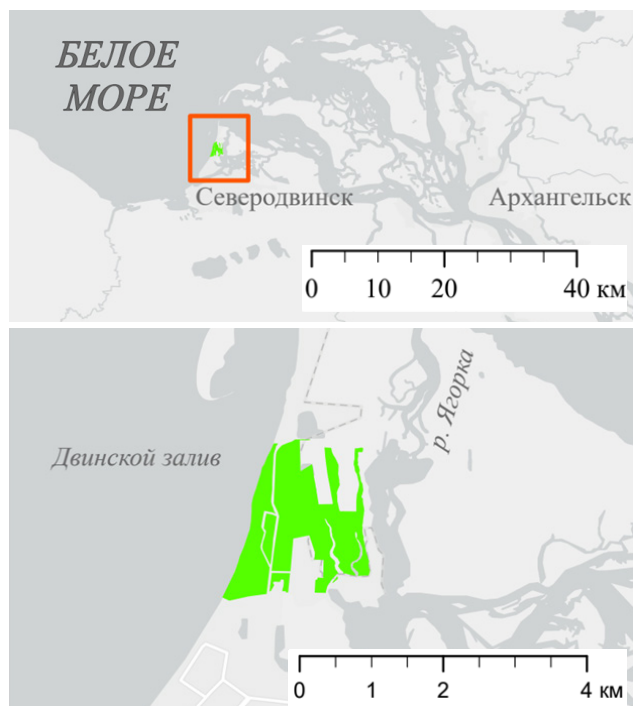


Рисунок 1. Место расположения природного рекреационного комплекса «Сосновый бор острова Ягры»

Для этого на различных участках Ягринского бора (тропы, дороги, сосновые леса) проводили измерение уровня сопротивления почвы к проникновению с помощью современного электронного конусного пенетromетра Field Scout. При сравнении сопротивления почвы между контролем и различными участками Ягринского бора использовали Mann-Whitney U Test. Сравнения осуществляли послойно через 2,5 см на глубину до 30 см. Все исследования провели на 0,05 уровне вероятности. Данные анализировали с помощью программы SPSS 22 и установили участки, испытывающие разную степень антропогенного воздействия (слабую, умеренную, сильную). В итоге, в сосновых лесах с умеренным рекреационным воздействием было заложено 14 ПП, с сильной и слабой нагрузкой – по девять (табл.). На соответствующих участках производили геоботанические описания и сбор образцов лишайников с различных субстратов.

В результате идентификации собранных на ПП в 2023 г. образцов (около 560) был составлен список лишайников и таксономически близких к ним грибов, включающий 120 видов. Часть накипных лишайников удалось идентифицировать только до рода, поскольку их апотеции были недоразвиты (имели небольшие размеры, в гимениальном слое не развились сумки или в сумках отсутствовали споры), деформированы или поражены лихенофильными грибами.

Определение образцов проводили по общепринятой в лихенологии методике в отделе флоры и растительности Севера Института биологии Коми НЦ УрО РАН. Образцы хранятся в УНУ «Научный гербарий Института биологии Коми НЦ УрО РАН (SYKO)». Названия видов, упоминающихся в статье, даны согласно сводке M. Westberg et al., 2021 [11].

Современный список лишайников ООПТ «Сосновый бор острова Ягры», насчитывает 129 видов. В приведенном ниже аннотированном списке для каждого вида приведены сведения о местообитаниях и субстратах. На основе анализа данных, собранных на ПП и в ходе маршрутов, указана встречаемость: единично – вид известен по 1-2 находкам; редко – 3-10; спорадически – 11-20, часто – 21-30; очень часто – более 30. Описание мест сбора образцов с указанием номера пробной площадки (для образцов, отобранных в 2021 г., указаны координаты места сбора) приводятся только для единично встреченных видов.

В списке использованы следующие условные обозначения:

- * – лихенофильные грибы
- + – нелихенизированные сапротрофные грибы, традиционно включаемые в списки лихенологами
- ! – вид приводится впервые для Архангельской области.

Amandinea punctata (Hoffm.) Coppins & Scheid. – на коре осины (ПП 14). Единично.

Athallia cerinelloides (Erichsen) Arup et al. – на коре осины в сосняке кустарничково-разнотравном с осинкой и черной ольхой (ПП 11) и сосняке с березой мертвопокровном (ПП 31). Единично.

Athallia pyracea (Ach.) Arup et al. – на коре рябины (ПП 12). Единично.

Перечень пробных площадей, заложенных в сосновых лесах ООПТ «Сосновый бор острова Ягры» с различной степенью рекреационной нагрузки

| Рекреационная нагрузка | № ПП | Координаты ПП (WGS 84) | Название растительного сообщества |
|------------------------|----------------------------|--------------------------------------------------------------------------------------------|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| Слабая | 4 | 64°37'26.2"N, 39°50'27.2"E | Сосняк брусничный с хорошо развитым подлеском из можжевельника вблизи велосипедной трассы. |
| | 6 | 64°37'17.9"N, 39°50'4.7"E | Сосняк чернично-зеленомошный вблизи пешеходной дороги. |
| | 15 | 64°36'47.2"N, 39°50'14.3"E | Сосняк вейниково-брусничный с густым подлеском из рябины вблизи пешеходной и велосипедной дороги. |
| | 17 | 64°37'13.2"N, 39°50'6.4"E | Сосняк чернично-зеленомошный с густым подлеском из рябины, шиповника, можжевельника и ивы козьей, на пологом склоне. |
| | 18 | 64°37'2.6"N, 39°49'31.6"E | Сосняк бруснично-зеленомошный. |
| | 19 | 64°37'11.3"N, 39°49'32"E | Сосняк чернично-зеленомошный. |
| | 20 | 64°37'18.7"N, 39°49'31"E | Сосняк чернично-зеленомошный. |
| | 25 | 64°36'56.2"N, 39°49'10.7"E | Сосняк чернично-зеленомошный с хорошо развитым подлеском и подростом из березы и рябины. |
| | 29 | 64°37'31.8"N, 39°49'8.5"E | Сосняк мелкотравный с березой и густым подлеском из рябины. |
| Умеренная | 2 | 64°37'1.8"N, 39°50'29"E | Сосняк чернично-зеленомошный вблизи стоянки автотранспорта и велосипедной трассы. |
| | 7 | 64°37'1.5"N, 39°50'7.3"E | Сосняк с березой мелкотравно-черничный. |
| | 9 | 64°36'41"N, 39°48'41.2"E | Сосняк мертвопокровный по склону дюны. |
| | 10 | 64°36'48.5"N, 39°48'48"E | Сосняк с березой чернично-зеленомошный вблизи пешеходной тропы. |
| | 11 | 64°36'55.9"N, 39°48'54.8"E | Сосняк с осинкой и ольхой черной кустарничково-разнотравный за гребнем дюны вблизи автостоянки. |
| | 13 | 64°36'43.2"N, 39°48'55.9"E | Сосняк с березой болотно-травяной с развитым подлеском из ивы Гмелина и ольхи серой. |
| | 14 | 64°36'36"N, 39°48'55.2"E | Сосняк с осинкой и березой чернично-зеленомошный. |
| | 21 | 64°37'24.3"N, 39°49'30.1"E | Сосняк с березой чернично-зеленомошный с разреженным подлеском из рябины. |
| | 23 | 64°36'38.7"N, 39°49'6.2"E | Сосняк с осинкой и березой чернично-зеленомошный и подлеском из ольхи серой рядом с автодорогой. |
| | 24 | 64°36'49"N, 39°49'6"E | Сосняк с березой чернично-зеленомошный с густыми ярусами подроста и подлеска из березы, ольхи серой и осины. |
| | 26 | 64°37'2.6"N, 39°49'12.8"E | Сосняк с березой чернично-зеленомошный с густым подлеском и подростом из березы, рябины, ивы козьей, ольхи серой. |
| | 27 | 64°37'18"N, 39°49'5.9"E | Сосняк чернично-зеленомошный. |
| | 28 | 64°37'24.9"N, 39°49'11.5"E | Сосняк с березой и осинкой чернично-зеленомошный. |
| 30 | 64°37'40.4"N, 39°49'20.3"E | Сосново-березовый лес с осинкой и подлеском из рябины и серой ольхи чернично-зеленомошный. | |
| Сильная | 1 | 64°36'47.9"N, 39°50'32.3"E | Сосняк с березой бруснично-разнотравный рядом с гаражным кооперативом. |
| | 3 | 64°37'8.3"N, 39°50'28.9"E | Сосняк чернично-зеленомошный вблизи велосипедной трассы. |
| | 5 | 64°37'32.2"N, 39°50'2"E | Сосняк бруснично-зеленомошный вблизи велосипедной трассы. |
| | 8 | 64°36'33.8"N, 39°48'31.9"E | Сосняк с березой мертвопокровный в зоне пешеходных и велосипедных дорожек. |
| | 12 | 64°37'2"N, 39°48'55"E | Сосняк вороничный в зоне пешеходных и велосипедных дорожек. |
| | 16 | 64°36'54.5"N, 39°50'9.3"E | Сосняк мертвопокровный со следами кострищ, строительным мусором и сильными повреждениями стволов сосен. |
| | 22 | 64°37'35.6"N, 39°49'29.5"E | Сосняк мертвопокровный с наличием кострищ, мусора, поврежденных деревьев. |
| | 31 | 64°37'40.4"N, 39°49'20.3"E | Сосняк с березой мертвопокровный. |
| | 32 | 64°37'22"N, 39°48'59.2"E | Сосняк с березой мелкотравно-клеверный. |

Bacidina assulata (Körb.) S. Ekman – на коре рябины (ПП 7). Единично.

Biatara beckhausii (Körb.) Tuck. – на коре березы, единично на коре сосны. Редко.

Biatara efflorescens (Hedl.) Räsänen – в основном на коре березы, реже сосны, ивы и рябины. Редко.

Biatara ocelliformis (Nyl.) Arnold – на коре осины (ПП 2) и ивы (64°37'16.9" с.ш., 39°49'3.4" в.д.). Единично.

Biatara pallens (Kullh.) Printzen – на коре березы (ПП 13), на гниющей древесине сосны (ПП 18). Единично.

Bryoria capillaris (Ach.) Brodo & D. Hawksw. – на стволах и ветвях березы и сосны. Редко.

Bryoria furcellata (Fr.) Brodo & D. Hawksw. – преимущественно на стволах и ветвях сосны, реже березы. Редко.

Bryoria fuscescens (Gyeln.) Brodo & D. Hawksw. s.l. – на стволах и ветвях сосны, березы, ивы и рябины. Спорадически.

Bryoria glabra (Motyka) Brodo & D. Hawksw. – на ветвях ивы (64°37'16.9" с.ш., 39°49'3.4" в.д.). Единично.

Bryoria implexa (Hoffm.) Brodo & D. Hawksw. – на стволах и ветвях сосны, реже березы. Редко.

- Bryoria nadvornikiana* (Gyeln.) Brodo & D. Hawksw. – на стволах и ветвях сосны и ивы. Редко.
- Bryoria simplicior* (Vain.) Brodo & D. Hawksw. – на стволах и ветвях сосны, реже березы. Редко.
- Buellia disciformis* (Fr.) Mudd – на коре лиственных деревьев и кустарников. Редко.
- Buellia erubescens* Arnold – на коре ивы (ПП 11). Единично.
- Buellia griseovirens* (Turner & Borrer ex Sm.) Almb. – на коре лиственных деревьев и кустарников. Редко.
- Buellia schaereri* De Not. – на коре сосны (ПП 8, 12). Единично.
- Calicium glaucellum* Ach. – на древесине ствола березы (ПП 29). Единично.
- Candelariella xanthostigma* (Ach.) Lettau – на древесине высокого пня сосны (ПП 21). Единично.
- Carbonicola anthracophila* (Nyl.) Bendiksbj & Timdal – на обугленной древесине пня сосны в сосняке черничном (ПП 6). Единично.
- Carbonicola myrmecina* (Ach.) Bendiksbj & Timdal – на обугленной древесине пня сосны (ПП 18). Единично.
- Cetraria islandica* (L.) Ach. – на почве и старом валеже сосны. Редко.
- Cetraria sepincola* (Ehrl.) Ach. – на тонких веточках сосны, березы, единично рябины. Редко.
- Chaenotheca chrysocephala* (Turner ex Ach.) Th. Fr. – на древесине пня сосны (ПП 6). Единично.
- Chaenotheca ferruginea* (Turner ex Sm.) Mig. – на древесине пней сосны (ПП 6, 21). Единично.
- Chaenotheca trichialis* (Ach.) Th. Fr. – на древесине пней сосны (ПП 6, 21). Единично.
- **Chaenothecopsis savonica* (Räsänen) Tibell – на древесине валежа сосны (ПП 11). Единично.
- Cladonia bacilliformis* (Nyl.) Glück – на валеже и пнях сосны. Редко.
- Cladonia cenotea* (Ach.) Schaer. – на почве, пнях, валеже и комлях деревьев. Редко.
- Cladonia chlorophaea* (Flörke ex Sommerf.) Spreng. s.l. – на почве, пнях, валеже и комлях деревьев. Редко.
- Cladonia coniocraea* (Flörke) Spreng. – в нижней части стволов деревьев, на валеже, пнях, редко на почве. Очень часто.
- Cladonia cornuta* (L.) Hoffm. – на почве, пнях и валеже. Редко.
- Cladonia crispata* (Ach.) Flot. – на почве (ПП 3, 10). Единично.
- Cladonia deformis* (L.) Hoffm. – на пне сосны (64°36'19.4" с.ш., 39°48'48" в.д.). Единично.
- Cladonia digitata* (L.) Hoffm. – на пнях и валеже сосны и березы. Редко.
- Cladonia fimbriata* (L.) Fr. – в нижней части стволов деревьев, на валеже и пнях. Спорадически.
- Cladonia furcata* (Huds.) Schrad. – на почве и старом замшелом валеже. Редко.
- Cladonia gracilis* ssp. *turbinata* (Ach.) Ahti – на валеже (ПП 21). Единично.
- Cladonia macilenta* Hoffm. – на валеже и пнях. Редко.
- Cladonia ochrochlora* Flörke – на почве (ПП 31). Единично.
- Cladonia phyllophora* Hoffm. – на почве (ПП 2) и пне (ПП 4). Единично.
- Cladonia pleurota* (Flörke) Schaer. – на почве (ПП 3) и гниющей древесине (ПП 16). Единично.
- Cladonia rangiferina* (L.) F.H. Wigg. – на почве, пнях и валеже. Редко.
- Cladonia squamosa* Hoffm. – на пнях, валеже и комлях деревьев сосны. Редко.
- Cladonia stellaris* (Opiz) Pouzar & Vězda – на валеже (ПП 4). Единично.
- Cladonia subulata* (L.) Weber ex F.H. Wigg. – на почве (ПП 3). Единично.
- Cladonia sulphurina* (Michx.) Fr. – на почве, пнях, валеже и комлях деревьев. Редко.
- Cladonia uncialis* (L.) Weber ex F.H. Wigg. – на почве (ПП 2) и валеже (ПП 4). Единично.
- Coenogonium pineti* (Ach.) Lücking & Lumbsch – на гниющей древесине (ПП 30). Единично.
- Evernia mesomorpha* Nyl. – на стволах и ветвях сосны и березы. Редко.
- Frutidella furfuracea* (Anzi) M. Westb. & M. Svensson – на коре березы (ПП 8). Единично.
- Fuscidea pusilla* Tønsberg – на коре различных видов деревьев. Очень часто.
- Gyalecta fagicola* (Hepp ex Arnold) Kremp. – на коре рябины (ПП 7) и березы (64°37'16.9" с.ш., 39°49'3.4" в.д.). Единично.
- Gyalolechia flavorubescens* (Huds.) Søchting et al. – на коре осины (ПП 11). Единично.
- Hertelidea botryosa* (Fr.) Printzen & Kantvilas – на валеже (ПП 11, 22). Единично.
- Hypocenomyce scalaris* (Ach.) M. Choisy – на коре и древесине сосны. Спорадически.
- Hypogymnia physodes* (L.) Nyl. – на стволах и ветвях различных видов деревьев и кустарников, пнях, валеже. Очень часто.
- Hypogymnia tubulosa* (Schaer.) Navar. – на коре сосны, единично на иве. Редко.
- Imshaugia aleurites* (Ach.) S.L.F. Meyer – на коре и древесине сосны. Редко.
- Japewia subaurifera* Muhr & Tønsberg – на коре, реже древесине деревьев и кустарников. Часто.
- Lecania cyrtella* (Ach.) Th. Fr. – на коре ольхи (ПП 17) и березы (24). Единично.
- Lecanora aitema* (Ach.) Hepp – на коре ивы (ПП 11) и ольхи (ПП 26). Единично.
- Lecanora albella* (Pers.) Ach. – на коре рябины (ПП 7). Единично.
- Lecanora allophana* Nyl. – на коре осины (ПП 24). Единично.
- Lecanora albellula* (Nyl.) Th. Fr. var. *albellula* – на коре рябины (ПП 12) и березы (64°37'1.3" с.ш., 39°48'53.3" в.д.). Единично.
- Lecanora fuscescens* (Sommerf.) Nyl. – на коре березы (ПП 20) и рябины (64°37'16.9" с.ш., 39°49'3.4" в.д.). Единично.

- Lecanora hypopta* (Ach.) Vain. – на древесине пня сосны (ПП 21). Единично.
- Lecanora populicola* (DC.) Duby – на коре осины. Редко.
- Lecanora pulicaris* (Pers.) Ach. – в основном на коре лиственных деревьев, реже на сосне и древесине. Часто.
- Lecanora septentrionalis* H. Magn. – на коре ивы (64°36'19.4" с.ш., 39°49'31" в.д.). Единично.
- Lecanora subintricata* (Nyl.) Th. Fr. – на коре березы и ольхи, древесине пней и валежа. Редко.
- Lecanora symmicta* (Ach.) Ach. – на коре и древесине кустарников и лиственных деревьев. Спорадически.
- Lecidea albofuscescens* Nyl. – на коре сосны и лиственных деревьев. Спорадически.
- Lecidea erythrophaea* Flörke ex Sommerf. – на коре лиственных деревьев. Редко.
- Lecidea nylanderii* (Anzi) Th. Fr. – на коре сосны, реже березы. Спорадически.
- Lecidea plebeja* Nyl. – на коре сосны (64°36'46.6" с.ш., 39°48'59.1" в.д.). Единично.
- Lecidea turgidula* Fr. – на коре сосны (ПП 5). Единично.
- Lecidella elaeochroma* (Ach.) M. Choisy – на коре осины (ПП 2). Единично.
- Lecidella euphorea* (Flörke) Hertel – на коре осины (ПП 11). Единично.
- Lepraria jackii* Tønsberg – на коре и древесине в комлевой части стволов хвойных и лиственных деревьев. Спорадически.
- +*Leptorhaphis epidermidis* (Ach.) Th. Fr. – на коре березы. Редко.
- Melanohalea exasperata* (De Not.) O. Blanco et al. – на коре березы (ПП 6, 12). Единично.
- Melanohalea olivacea* (L.) O. Blanco et al. – преимущественно на коре лиственных деревьев, реже сосны, древесине валежа и пней. Очень часто.
- Melanohalea septentrionalis* (Lynge) O. Blanco et al. – на коре лиственных деревьев. Редко.
- Micarea denigrata* (Fr.) Hedl. – на древесине сосны. Редко.
- Micarea metaena* (Nyl.) Hedl. – на древесине пней и валежа сосны. Редко.
- Micarea cf. globulosella* (Nyl.) Coppins – в трещине коры старой осины (ПП 11). Единично.
- Micarea prasina* Fr. – на древесине пней и валежа. Редко.
- Mycobilimbia epixanthoides* (Nyl.) Vitik. et. al. – на коре осины (ПП 2, 11). Единично.
- Mycobilimbia tetramera* (De Not.) Vitik. et al. ex Hafellner & Türk – на коре осины (ПП 2). Единично.
- Myriolecis hagenii* (Ach.) Śliwa et al. – на коре и древесине лиственных деревьев и кустарников. Спорадически.
- Naevia punctiformis* (Ach.) A. Massal. – на коре ольхи серой (ПП 4, 13). Единично.
- Ochrolechia alboflavescens* (Wulfen) Zahlbr. – на коре березы (ПП 20). Единично.
- Ochrolechia androgyna* (Hoffm.) Arnold – на коре осины (ПП 2, 23). Единично.
- Ochrolechia microstictoides* Räsänen – на коре березы (ПП 21). Единично.
- Parmelia sulcata* Taylor – на коре лиственных деревьев и кустарников, реже на сосне. Спорадически.
- Parmeliopsis ambigua* (Wulfen) Nyl. – на коре и древесине лиственных и хвойных деревьев, кустарников, пней и валеже. Очень часто.
- Parmeliopsis hyperopta* (Ach.) Arnold – на коре и древесине лиственных и хвойных деревьев, кустарников, пней и валеже. Очень часто.
- Peltigera aphthosa* (L.) Willd. – на почве и замшелом валеже. Редко.
- Peltigera canina* (L.) Willd. – на почве (ПП 15). Единично.
- Peltigera didactyla* (With.) J.R. Laundon – на сильно разложившемся валеже (ПП 5) и почве (64°36'19.4" с.ш., 39°49'22.3" в.д.). Единично.
- Peltigera leucophlebia* (Nyl.) Gyeln. – на почве (64°36'19.4" с.ш., 39°49'22.3" в.д.). Единично.
- Peltigera polydactylon* (Neck.) Hoffm. – на почве, старом валеже и комлях стволов деревьев. Редко.
- Peltigera praetextata* (Flörke ex Sommerf.) Zopf – на комле березы (ПП 8). Единично.
- Phlyctis argena* (Spreng.) Flot. – на коре осины (ПП 11, 23). Единично.
- Physcia adscendens* H. Olivier – на коре осины (ПП 23). Единично.
- Physcia aipolia* (Ehrh. ex Humb.) Fűrnr. – на коре осины (64°36'28.6" с.ш., 39°49'6.2" в.д.). Единично.
- Physcia stellaris* (L.) Nyl. – на коре осины, единично ивы. Редко.
- Placynthiella icmalea* (Ach.) Coppins & P. James – на гниющей древесине пней и валежа. Редко.
- Placynthiella uliginosa* (Schrad.) Coppins & P. James – на гниющей древесине и почве. Редко.
- Platismatia glauca* (L.) W.L. Culb. & C.F. Culb. – на коре березы и сосны (ПП 17, 18). Единично.
- Pseudoschismatomma rufescens* (Pers.) Ertz & Tehler – на коре и древесине березы. Редко.
- Pycnora sorophora* (Vain.) Hafellner – на древесине сосны (ПП 10). Единично.
- Ramalina dilacerata* (Hoffm.) Hoffm. – на коре березы (ПП 32). Единично.
- Rinodina cf. exigua* (Ach.) Gray – на коре сосны (ПП 24). Единично.
- Rinodina pyrina* (Ach.) Arnold – на коре лиственных деревьев и сосны, на гниющей древесине. Редко.
- Scoliciosporum chlorococcum* (Graewe ex Stenh.) Vězda – на коре, реже древесине деревьев и кустарников. Очень часто.
- Scoliciosporum sarothamni* (Vain.) Vězda – на коре ивы (64°37'16.9" с.ш., 39°49'3.4" в.д.). Единично.
- +*Stenocybe pullatula* (Ach.) Stein – на коре серой ольхи. Редко.
- Toensbergia leucococca* (R. Sant.) Bendiksby & Timdal – на коре березы. Редко.
- Tuckermannopsis chlorophylla* (Willd.) Hale – на коре березы и сосны. Редко.
- Usnea dasopoga* (Ach.) Nyl. – на коре ивы (64°37'16.9" с.ш., 39°49'3.4" в.д.). Единично.

Usnea hirta (L.) Weber ex F.H. Wigg. – на коре березы в сосняке черничном с густым подлеском из рябины, шиповника, можжевельника и ивы козьей (ПП 17). Единично.

Vulpicida pinastri (Scop.) J.-E. Mattsson & M.J. Lai – на коре и древесине лиственных и хвойных деревьев, кустарников, на пнях и валеже. Очень часто.

Xanthoria parietina (L.) Th.Fr. – на коре лиственных (осина, рябина, береза) деревьев. Редко.

Xylopsora caradocensis (Nyl.) Bendiksby & Timdal – на древесине пней сосны (в том числе горелых) и березы. Редко.

Xylopsora friesii (Ach.) Bendiksby & Timdal – на древесине пня сосны в сосняке бруснично-зеленомошном (ПП 18). Единично.

Биота лишайников сосновых лесов природной охраняемой территории «Сосновый бор острова Ягры» представлена в основном типичными для таежных лесов видами. Часто встречались *Cladonia coniocraea*, *C. fimbriata*, *Fuscidea pusilla*, *Hypocenomyce scalaris*, *Hypogymnia physodes*, *Japewia subaurifera*, *Lecanora pulicaris*, *Lecidea nylanderii*, *Melanohalea olivacea*, *Parmelia sulcata*, *Parmeliopsis ambigua*, *P. hyperopta*, *Scoliciosporum chlorococcum*, *Vulpicida pinastri*. Несколько реже – *Bryoria fuscescens*, *Cladonia chlorophaea*, *Lecanora symmicta*, *Lecidea albofuscescens*, *Lepraria jackii*, *Micarea prasina*, *Myriolecis hagenii*, *Tuckermannopsis chlorophylla* и др. Единичные местообитания отмечены для 36 видов лишайников, в том числе таких обычных в бореальной зоне, как, например, *Biatora pallens*, *Chaenotheca chrysocephala*, *Lecanora fuscescens*, *Phlyctis argena*, *Platismatia glauca*, *Ramalina dilacerata* и некоторые другие.

Впервые для Архангельской области указываются эпифитные накипные лишайники *Naevia punctiformis* и *Scoliciosporum sarothamni*. Ближайшие из известных местонахождений для *Naevia punctiformis* на территории Европейской части России расположены в Ленинградской области [12] и Республике Коми [13], для *Scoliciosporum sarothamni* – в Ленинградской [14] и Ярославской [15] областях. Находка *Bacidina assulata* является второй в Архангельской области. Ранее вид приводился для Водлозерского национального парка [16]. Ближайшие известные места произрастания лишайника находятся в Мурманской [17] и Ленинградской областях [18].

Редких лишайников, охраняемых в Архангельской области, не выявлено, однако были сделаны интересные находки. К их числу можно отнести такие виды как *Coenogonium pineti* и *Gyalecta fagicola*, встречающиеся преимущественно во влажных местообитаниях старовозрастных лесов.

Как было указано ранее, на пробных площадях, заложенных в 2023 г., выявлено 120 видов

лишайников. Анализ распределения видов по ПП, расположенным в лесах, испытывающих разную степень антропогенного воздействия, показал, что наибольшее количество видов отмечено на участках с умеренной рекреационной нагрузкой. Далее по убыванию количества видов следуют площади со слабым и сильным антропогенным влиянием (рис. 2). Выявленная закономерность вполне объяснима, поскольку фитоценозы, испытывающие умеренную степень нагрузки – переходные, где отмечается смешение тех видов, которые постепенно уходят из сообществ, и тех, что приходят им на смену. Не исключено, что более высокое видовое разнообразие лишайников на участках с умеренным антропогенным прессом обусловлено и их большим количеством – 14, в то время как площадок с сильной и слабой нагрузкой было заложено по 9 штук.

Среднее число видов, которые были выявлены на одной ПП, позволяет оценить видовое богатство сообществ и, косвенно, степень их нарушенности. По этому показателю лидируют слабонарушенные площади, меньше всего видов на участках с умеренным воздействием.

Количество специфических видов (т.е. встречающихся только в данной группе сообществ) выше всего на ПП, заложенных в сосняках с умеренной антропогенной нагрузкой (рис. 2). Здесь найдены сравнительно редкие в бореальных лесах эпифитные лишайники: *Bacidina assulata*, *Coenogonium pineti*, *Gyalecta fagicola*, *Gyalolechia flavorubescens*. На втором месте по количеству специфических видов следуют лесные фитоценозы, испытывающие сильное воздействие. Среди них в данных сообществах высока доля эпигеидов (40% всего видового состава) из родов *Cladonia* (*C. ochrochlora*, *C. pleurota*, *C. subulata*) и *Peltigera* (*P. didactyla*, *P. polydactylon*, *P. praetextata*). Объясняется это тем, что на часто посещаемых людьми лесных участках травяно-кустарничковый и мохово-лишайниковый ярусы повреждены, выбитые участки почвы заселяют слабоконкурентные виды пионерных лишайников. На ПП со слабой степенью нагрузки число специфических видов не велико – всего 11. Более трети из них составляют представители эпиксильной субстратной группы – *Calicium glaucellum*, *Carbonicola anthracophila*, *C. myrmecina*, *Xylopsora friesii*. Необходимо отметить, что на слабо нарушенных участках найдены не часто встречающиеся в таежных лесах лишайники *Calicium glaucellum* и *Ochrolechia*



Рисунок 2. Общее число видов, среднее число видов на ПП и число специфических видов лишайников в сосновых лесах, испытывающих разную степень антропогенной нагрузки

alboflavescens. В основном эти виды приурочены к старовозрастным малонарушенным лесным фитоценозам.

Распределение лишайников по субстратам представлено на рисунке 3. Наибольшим разнообразием (93) характеризуются виды, которые растут на живых деревьях и кустарниках. Среди различных видов деревьев и кустарников самое высокое разнообразие эпифитных лишайников отмечено на *Pinus sylvestris* (52) и *Betula pubescens* (41), что вполне закономерно, поскольку это основные лесообразующие породы деревьев на острове. На *Sorbus aucuparia*, *Salix* spp., *Populus tremula* и *Alnus* spp. разнообразие лишайников меньше, на коре *Juniperus commune* найдено всего 2 вида. Вторую позицию по численности занимают лишайники, колонизирующие различные виды мертвой древесины (валёж, пни, остолопы), – 64 видов. Всех меньше видов на почве (23).

Как уже было отмечено выше, часть собранного материала не удалось определить до вида, в отдельных случаях и до рода. У накипных лишайников наиболее часто регистрировалось отсутствие спор в апотециях и поражение лихенофильными грибами, у листоватых и кустистых – изменение типичной окраски таллома, хлороз и некроз верхнего корового слоя, уменьшение размеров и отмирание центральных участков талломов, распадение талломов на соредии у *Vulpicida pinastri* и представителей рода *Parmeliopsis*. Указанные изменения талломов, как правило, наблюдаются у лишайников, находящихся в условиях загрязнения атмосферного воздуха в течение длительного времени, что отмечалось другими исследованиями [19–21].

О значительном уровне загрязнения воздушной среды свидетельствует и высокая частота встречаемости эпифитного лишайника *Scoliciosporum chlorococcum*, предпочитающего антропогенные местообитания [22]. По встречаемости на ПП он занимает второе место после обычного и массового в таежной зоне эпифитного лишайника *Hypogymnia physodes*.

Антропогенная нагрузка на природные ландшафты особо охраняемого резервата «Сосновый бор острова Ягры» возрастает с каждым годом вследствие увеличения числа отдыхающих из городов Северодвинск, Архангельск, жителей ближайших населенных пунктов и туристов, посещающих Архангельскую область. Экосистеме всё сложнее поддерживать баланс и восстанавливаться.

Результаты инвентаризации видового разнообразия лишайников ООПТ «Сосновый бор острова Ягры» были использованы при разработке схемы его функционального зонирования в 2023 году. Она является основой для развития ООПТ, поможет организовать грамотное управление территорией и разработать проекты по экореабилитации, которые в первую очередь должны быть направлены на восстановление мохово-лишайникового покрова. Необходимо продолжать исследования лихенобиоты природной охраняемой территории и на регулярной основе проводить мониторинговые работы.

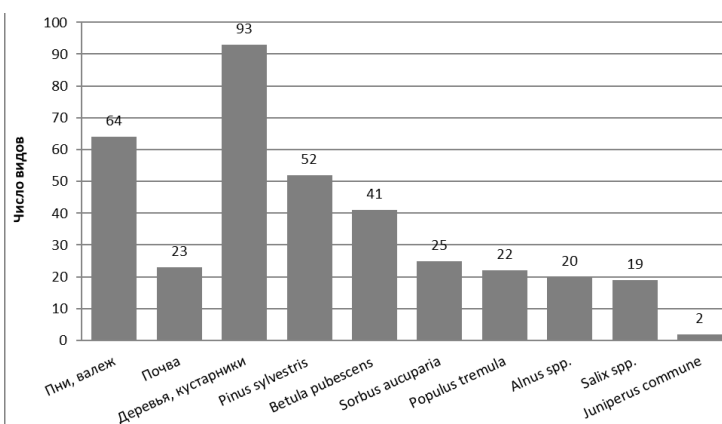


Рисунок 3. Распределение лишайников по субстратам

Литература

1. Сохранение ценных природных территорий Северо-Запада России. Анализ репрезентативности сети ООПТ Архангельской, Вологодской, Ленинградской и Мурманской областей, Республики Карелии, Санкт-Петербурга / под ред. К. Н. Кобякова. – Санкт-Петербург : Северо-Западный Печатный Двор, 2011. – 506 с.
2. Гвоздецкая, Е. В. Влияние экотуризма на арктические ООПТ Архангельской области / Е. В. Гвоздецкая // Индивидуализм и коллаборации ученых и практиков в эпоху трансформаций : сборник докладов международной научно-практической конференции. – Санкт-Петербург, 2021. – С. 7–13.
3. Особо охраняемая территория «Сосновый бор острова Ягры»: природная ценность / сост. Т. А. Паринава [и др.]. – Архангельск : Кира, 2022. – 44 с.
4. Кадастровый отчет по ООПТ Природный рекреационный комплекс «Сосновый бор острова Ягры» местного значения // ИАС «ООПТ России» : электрон. версия. – URL: file:///C:/Users/User/Downloads/Природный рекреационный комплекс -1.pdf (дата обращения: 14.09.2023).
5. Токарчук, Т. А. Флористическое разнообразие и экологические условия прибрежных сообществ Белого моря на примере о. Ягры (Белое море, Архангельская область, г. Северодвинск) / Т. А. Токарчук, Т. А. Паринава // Сборник материалов Всероссийской очно-заочной научно-практической конференции «I Пахтусовские чтения: Арктика вчера, сегодня, завтра», посвященной 220-летию со дня рождения выдающегося полярного исследователя Петра Кузьмича Пахтусова. – Архангельск : Кира, 2020. – С. 152–158. – <https://elibrary.ru/item.asp?id=4453950>
6. Геоботаническое районирование Нечерноземья Европейской части РСФСР / В. Д. Александрова, С. А. Грибова, Т. И. Исаченко [и др.]. – Ленинград, 1989. – 64 с.
7. Исаченко, Т. И. Ботанико-географическое районирование / Т. И. Исаченко, Е. М. Лавренко // Растительность европейской части СССР. – Ленинград : Наука, 1980. – С. 10–20.

8. Кочерина, Е. В. Сосняки на дюнных песках / Е. В. Кочерина // Ценные природные территории Архангельской области. – Архангельск, 2010. – С. 33–35.
9. Santesson's Checklist of Fennoscandian Lichen-Forming and Lichenicolous Fungi / M. Westberg, R. Moberg, M. Myrdal, A. Nordin, S. Ekman // Uppsala : Uppsala University, 2021. – 933 p.
10. Макаревич, М. Ф. Семейство Arthoniaceae / М. Ф. Макаревич // Определитель лишайников СССР. Вып. 4. – Ленинград, 1977. – С. 290–325.
11. Херманссон, Я. Предварительный список лишайников Республики Коми / Я. Херманссон, Т. Н. Пыстина, Д. И. Кудрявцева. – Сыктывкар, 1998. – 136 с.
12. Степанчикова, И. С. Лишайники Северо-Приморского парка Санкт-Петербурга / И. С. Степанчикова, Д. Е. Гимельбрант, Л. А. Конорева // Вестник Санкт-Петербургского университета. Серия 3. – 2008. – Вып. 3. – С. 56–67.
13. Конспект лишайников Дарвинского государственного природного биосферного заповедника (Вологодская и Ярославская области, Россия) / Е. Э. Мучник, Л. А. Конорева, А. А. Добрыш [и др.] // Вестник Тверского государственного университета. Серия: Биология и экология. – 2009. – Вып. 14, № 18. – С. 174–194.
14. New records of lichens and allied fungi from Vodlozersky National Park within Arkhangelsk Region (NW Russia) / V. N. Tarasova, T. N. Pystina, V. I. Androsova [et al.] // Folia Cryptogamica Estonica. – 2019. – Vol. 56. – P. 87–98.
15. Cris, C. O. CRIS data set. Version 1.5. / C. O. Cris, A. L. Melech. – Occurrence dataset, 2019. – URL: <https://doi.org/10.15468/zychiy> (дата обращения: 19.10.2023).
16. ИАС «ООПТ РФ»: информационно-аналитическая система – URL: http://www.oopt.aari.ru/bio/24889?utm_source=yandex.ru&utm_medium=organic&utm_campaign=yandex.ru&utm_referrer=yandex.ru (дата обращения: 19.10.2023).
17. Seaward, M. R. D. Effect of quantitative and qualitative changes in air pollution on the natural ecological and geographical performance of lichens / M. R. D. Seaward // Effects of Atmospheric Pollution on Forest, Wetlands and Agricultural Ecosystems. – 1987. – Vol. 16. – P. 439–450.
- dunarodnoj nauchno-prakticheskoy konferencii [Individualism and collaboration of scientists and practitioners in the era of transformations: a collection of reports of the International Scientific and Practical Conference]. – St. Petersburg, 2021. – P. 7–13.
3. Osobo ohranyaemaya territoriya «Sosnovyj bor ostrova Yagry»: prirodnyaya cennost' [Specially protected area «Pine Forest of Yagry Island»: natural value] / comp. T. A. Parinova, I. A. Kuzubov, A. V. Kolpakova [et al.]. – Arkhangelsk : Kira, 2022. – 44 p.
4. Kadastrovyj otchet po OOPT Prirodnyj rekreatsionnyj kompleks «Sosnovyj bor ostrova Yagry» mestnogo znacheniya [Cadastral report on SPNA Natural recreational complex «Pine Forest of Yagry Island» of local significance] // IAS «SPNA of the Russian Federation»: electronic version. – URL: <file:///C:/Users/User/Downloads/Природный рекреационный комплекс -1.pdf> (date of the application: 14.09.2023).
5. Tokarchuk, T. A. Floristicheskoe raznoobrazie i ekologicheskie usloviya pribrezhnyh soobshchestv Belogo morya na primere o. Yagry (Beloe more, Arhangel'skaya oblast', g. Severodvinsk) [Floristic diversity and ecological conditions of coastal communities of the White Sea using the example of Yagry Island (White Sea, Arkhangelsk region, Severodvinsk)] / T. A. Tokarchuk, T. A. Parinova // Sbornik materialov Vserossiiskoj ochno-zaochnoj nauchno-prakticheskoy konferencii «I Pahtusovskie chteniya: Arktika vchera, segodnya, zavtra», posvyashchennoj 220-letiyu so dnya rozhdeniya vydayushchegosya polyarnogo issledovatelya Petra Kuz'micha Pahtusova [A collection of materials of the All-Russian part-time scientific and practical conference «I Pakhtusov Readings: the Arctic Yesterday, Today, Tomorrow», dedicated to the 220th anniversary of the birth of the outstanding polar explorer Petr Kuz'mich Pakhtusov]. – Arkhangelsk : Kira, 2020 – P. 152–158. – <https://elibrary.ru/item.asp?id=4453950>.
6. Geobotanicheskoe rajonirovanie nechernozem'ya evropeiskoj chasti RSFSR [Geobotanical division of non-chernozem region of the european part of the RSFSR] / V. D. Aleksandrova, S. A. Gribova, T. I. Isachenko [et al.]. – Leningrad : Nauka, 1989. – 64 p.
7. Isachenko, T. I. Botaniko-geograficheskoe rajonirovanie [Botanical and geographical regionalization] / T. I. Isachenko, E. M. Lavrenko // Rastitel'nost' evropejskoj chasti SSSR [Vegetation of the European part of the USSR]. – Leningrad : Nauka, 1980. – P. 10–20.
8. Kocherina, E. V. Sosnyaki na dyunnyh peskah [Pine forests on dune sands] / E. V. Kocherina // Cennye prirodnye territorii Arhangel'skoj oblasti [Valuable natural territories of the Arkhangelsk region]. – Arkhangelsk, 2010. – P. 33–35.
9. Santesson's Checklist of Fennoscandian Lichen-Forming and Lichenicolous Fungi / M. Westberg, R. Moberg, M. Myrdal, A. Nordin, S. Ekman // Uppsala : Uppsala University, 2021. – 933 p.
10. Makarevich, M. F. 1977. Semeistvo Arthoniaceae [Family Arthoniaceae] / M. F. Makarevich // Opredelitel' lichajnikov

References

1. Sohranenie cennyh prirodnyh territorij Severo-Zapada Rossii. Analiz reprezentativnosti seti OOPT Arhangel'skoj, Vologodskoj, Leningradskoj i Murmanskoy oblastej, Respubliki Karelii, Sankt-Peterburga [Preservation of valuable natural areas of North-West Russia. Analysis of the representativeness of the network of protected areas in the Arkhangelsk, Vologda, Leningrad and Murmansk regions, the Republic of Karelia, St. Petersburg] / ed. by K. N. Kobayakova. – St. Petersburg : Severo-Zapadnyi Pechatnyi Dvor, 2011. – 506 p.
2. Gvozdetskaya, E. V. Vliyanie ekoturizma na arkticheskie OOPT Arkhangel'skoj oblasti [The impact of ecotourism on Arctic protected areas of the Arkhangelsk region] / E. V. Gvozdetskaya // Individualizm i kollaboracii uchenyh i praktikov v epohu transformacii: sbornik dokladov Mezhdunarodnoj nauchno-prakticheskoy konferencii [Individualism and collaboration of scientists and practitioners in the era of transformations: a collection of reports of the International Scientific and Practical Conference]. – St. Petersburg, 2021. – P. 7–13.
3. Osobo ohranyaemaya territoriya «Sosnovyj bor ostrova Yagry»: prirodnyaya cennost' [Specially protected area «Pine Forest of Yagry Island»: natural value] / comp. T. A. Parinova, I. A. Kuzubov, A. V. Kolpakova [et al.]. – Arkhangelsk : Kira, 2022. – 44 p.
4. Kadastrovyj otchet po OOPT Prirodnyj rekreatsionnyj kompleks «Sosnovyj bor ostrova Yagry» mestnogo znacheniya [Cadastral report on SPNA Natural recreational complex «Pine Forest of Yagry Island» of local significance] // IAS «SPNA of the Russian Federation»: electronic version. – URL: <file:///C:/Users/User/Downloads/Природный рекреационный комплекс -1.pdf> (date of the application: 14.09.2023).
5. Tokarchuk, T. A. Floristicheskoe raznoobrazie i ekologicheskie usloviya pribrezhnyh soobshchestv Belogo morya na primere o. Yagry (Beloe more, Arhangel'skaya oblast', g. Severodvinsk) [Floristic diversity and ecological conditions of coastal communities of the White Sea using the example of Yagry Island (White Sea, Arkhangelsk region, Severodvinsk)] / T. A. Tokarchuk, T. A. Parinova // Sbornik materialov Vserossiiskoj ochno-zaochnoj nauchno-prakticheskoy konferencii «I Pahtusovskie chteniya: Arktika vchera, segodnya, zavtra», posvyashchennoj 220-letiyu so dnya rozhdeniya vydayushchegosya polyarnogo issledovatelya Petra Kuz'micha Pahtusova [A collection of materials of the All-Russian part-time scientific and practical conference «I Pakhtusov Readings: the Arctic Yesterday, Today, Tomorrow», dedicated to the 220th anniversary of the birth of the outstanding polar explorer Petr Kuz'mich Pakhtusov]. – Arkhangelsk : Kira, 2020 – P. 152–158. – <https://elibrary.ru/item.asp?id=4453950>.
6. Geobotanicheskoe rajonirovanie nechernozem'ya evropeiskoj chasti RSFSR [Geobotanical division of non-chernozem region of the european part of the RSFSR] / V. D. Aleksandrova, S. A. Gribova, T. I. Isachenko [et al.]. – Leningrad : Nauka, 1989. – 64 p.
7. Isachenko, T. I. Botaniko-geograficheskoe rajonirovanie [Botanical and geographical regionalization] / T. I. Isachenko, E. M. Lavrenko // Rastitel'nost' evropejskoj chasti SSSR [Vegetation of the European part of the USSR]. – Leningrad : Nauka, 1980. – P. 10–20.
8. Kocherina, E. V. Sosnyaki na dyunnyh peskah [Pine forests on dune sands] / E. V. Kocherina // Cennye prirodnye territorii Arhangel'skoj oblasti [Valuable natural territories of the Arkhangelsk region]. – Arkhangelsk, 2010. – P. 33–35.
9. Santesson's Checklist of Fennoscandian Lichen-Forming and Lichenicolous Fungi / M. Westberg, R. Moberg, M. Myrdal, A. Nordin, S. Ekman // Uppsala : Uppsala University, 2021. – 933 p.
10. Makarevich, M. F. 1977. Semeistvo Arthoniaceae [Family Arthoniaceae] / M. F. Makarevich // Opredelitel' lichajnikov

- SSSR. Вып. 4. [Handbook of the lichens of USSR. Iss. 4]. – Leningrad, 1977. – P. 290–325.
11. Hermansson, J. Predvaritel'nyj spisok lishajnikov Respubliki Komi [Preliminary list of lichens of the Republic of Komi] / J. Hermansson, T. N. Pystina, D. I. Kudryavtseva. – Syktyvkar, 1998. – 136 p.
 12. Stepanchikova, I. S. Lishajniki Severo-Primorskogo parka Sankt-Peterburga [Lichens of the Severo-Primorskii Park of Saint-Peterburg] / I. S. Stepanchikova, D. E. Himelbrant, L. A. Konoreva // Vestnik Sankt-Petersburgskogo universiteta. Seriya 3 [Bulletin of the St. Petersburg University. Series 3]. – 2008. – Vol. 3, № 3. – P. 56–67.
 13. Konspekt lishajnikov Darvinskogo gosudarstvennogo prirodnogo biosfernogo zapovednika [Conspect of lichens of the Darwin State Natural Biosphere Reserve] / E. E. Muchnik, L. A. Konoreva, A. A. Dobrysh, I. I. Makarova, A. N. Titov // Vestnik Tverskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya: biologiya i ekologiya [Bulletin of Tver State University. Series: Biology and Ecology]. – 2009. – Vol. 14, № 18. – P. 174–194.
 14. New records of lichens and allied fungi from Vodlozersky National Park within Arkhangelsk Region (NW Russia) / V. N. Tarasova, T. N. Pystina, V. I. Androsova [et al.] // Folia Cryptogamica Estonica. – 2019. – Vol. 56. – P. 87–98.
 15. Cris, C. O. CRIS data set. Version 1.5. L. Occurrence dataset 2019 / C. O. Cris, A. Melechin. – URL: <https://doi.org/10.15468/zychiy> (date of the application: 19.10.2023).
 16. IAS «OOPT RF»: informatsionno-analiticheskaya sistema [IAS «SPNA of the Russian Federation»: information and analytical system]: URL: http://www.oopt.aari.ru/bio/24889?utm_source=yandex.ru&utm_medium=organic&utm_campaign=yandex.ru&utm_referrer=yandex.ru (date of the application: 19.10.2023).
 17. Seaward, M. R. D. Effect of quantitative and qualitative changes in air pollution on the natural ecological and geographical performance of lichens / M. R. D. Seaward // Effects of Atmospheric Pollution on Forest, Wetlands and Agricultural Ecosystems. – 1987. – Vol. 16. – P. 439–450.

Благодарность (госзадание):

Работа выполнена в рамках Муниципального контракта №23-АДМ-127 с ИП Кузубов И. А.

Acknowledgements (state task)

Информация об авторах:

Пыстина Татьяна Николаевна – кандидат биологических наук, старший научный сотрудник отдела флоры и растительности Севера Института биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук; Scopus Author ID: 25636517000, <http://orchid.org/0000-0003-2215-4724> (167982, Российская Федерация, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 28; e-mail: t.pystina@ib.komisc.ru).

Семенова Наталия Анатольевна – младший научный сотрудник отдела флоры и растительности Севера Института биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук; Scopus Author ID: 57219404283, <http://orchid.org/0000-0002-4356-352X> (167982, Российская Федерация, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 28; e-mail: semenova@ib.komisc.ru).

Паринова Татьяна Александровна – кандидат биологических наук, доцент кафедры биологии, экологии и биотехнологии высшей школы естественных наук и технологий Северного (Арктического) федерального университета имени М. В. Ломоносова. Scopus Author ID: 57200940246. <http://orchid.org/0000-0002-2472-8392> (163000, г. Архангельск, Наб. Северной Двины, 12; e-mail: nadeinata@mail.ru).

Леонова Ольга Денисовна – студентка третьего курса направления «Биология (Живые системы Арктики и Субарктики)» Северного (Арктического) федерального университета имени М.В. Ломоносова. (163000, г. Архангельск, Наб. Северной Двины, 12; e-mail: leonova.o@edu.narfu.ru).

Author:

Tatiana N. Pystina – PhD (Biology), Senior Researcher at the Department of Flora and Vegetation of the North of the Institute of Biology of Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences; Scopus Author ID: 25636517000, <http://orchid.org/0000-0003-2215-4724> (28 Kommunisticheskaya st., Syktyvkar 167982, Komi Republic, Russian Federation; e-mail: t.pystina@ib.komisc.ru).

Natalia A. Semenova – Junior Researcher at the Department of Flora and Vegetation of the North of the Institute of Biology of Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences; Scopus Author ID: 25636517000, <http://orchid.org/0000-0003-2215-4724> (28 Kommunisticheskaya st., Syktyvkar 167982, Komi Republic, Russian Federation; e-mail: semenova@ib.komisc.ru).

Tatiana A. Parinova – PhD (Biology), Associate professor at the Department of biology, ecology and biotechnology of Higher School of Natural Sciences and Technologies of Federal State Autonomous Educational Institution of Higher Professional

Education “Northern (Arctic) Federal University named after M.V. Lomonosov”. Scopus Author ID: 57200940246. <http://orcid.org/0000-0002-2472-8392> (17, Severnaya Dvina Emb., Ap, Arkhangelsk, 163002, Russian Federation; e-mail: nadeinata@mail.ru).
Olga D. Leonova – A third-year student of Biology (Living systems of the Arctic and Subarctic) of Federal State Autonomous Educational Institution of Higher Professional Education “Northern (Arctic) Federal University named after M.V. Lomonosov” (17, Severnaya Dvina Emb., Ap, Arkhangelsk, 163002, Russian Federation; e-mail: leonova.o@edu.narfu.ru).

Для цитирования:

For citation:

Дата поступления статьи:

Прошла рецензирование:

Принято решение о публикации:

Received:

Reviewed:

Accepted:

Валоризация лигноцеллюлозного отхода – кофейной шелухи

В. В. Мартынов, Т. Н. Щемелинина, Е. М. Анчугова

Институт биологии Коми научного центра
Уральского отделения Российской академии наук,
г. Сыктывкар
martynov.v.v@ib.komisc.ru
tatyanakomi@mail.ru
anchugova@ib.komisc.ru

Аннотация

Лигноцеллюлозные отходы являются наиболее доступным возобновляемым сырьем в мире. Внедрение принципов экономики замкнутого цикла предполагает максимальное извлечение ценных свойств из вторичных ресурсов. Данное исследование ставит своей целью возможность использования кофейной шелухи, единственного отхода жарки кофе, для глубинного культивирования ксилотрофных базидиомицетов с последующим получением ферментов. При глубинном культивировании на кофейной шелухе выявлены интенсификация ростовых процессов и повышенный биосинтез ферментов у мицелия *Fomitopsis pinicola* и *Rhodofomes roseus* в сравнение с твердофазным культивированием. Штамм *Fomitopsis pinicola* преимущественно накапливает целлюлазы (1800 ед/г) и β -глюканазы (1170 ед/г), тогда как штамм *Rhodofomes roseus* – ксиланазы (более 5000 ед/г). Таким образом, кофейная шелуха рекомендуется в качестве перспективного субстрата для культивирования ксилотрофных базидиомицетов с целью получения ферментных препаратов.

Ключевые слова:

кофейная шелуха, питательная среда, ксилотрофные базидиомицеты, ростовые характеристики, ферментативная активность

Введение

В соответствии с принципами экономики замкнутого цикла кофейная шелуха (КШ) является отходом, перспективным для переработки во вторичное сырье и продукты с добавленной стоимостью (биополимерные композиты для упаковки, сырье и ингредиенты для приготовления функциональных пищевых и косметических продуктов, для производства биобутанола, удобрение для почвы; в качестве иммуностимулятора в аквакультуре) [1–8].

Лигноцеллюлозные отходы являются наиболее распространенным возобновляемым сырьем в мире. Их сжигание приводит к потере энергоценного ресурса и наносит огромный ущерб окружающей среде. Экологически чистым

Valorization of lignocellulosic waste – coffee silverskin

V.V. Martynov, T.N. Shchemelinina, E.M. Anchugova

Institute of Biology of Komi Science Center of Ural Branch of RAS,
Syktyvkar
martynov.v.v@ib.komisc.ru
tatyanakomi@mail.ru
anchugova@ib.komisc.ru

Abstract

Lignocellulosic waste represents the most abundant renewable raw material globally. The principles of a circular economy can be applied by optimizing the utilization of valuable properties derived from materials that have undergone a secondary process. The objective of this study is to assess the potential of utilizing coffee silverskin, the sole by-product of coffee roasting, for submerged cultivation of xylophilic basidiomycetes with subsequent enzyme production. The growth processes of *Fomitopsis pinicola* and *Rhodofomes roseus* were found to be more intense and the biosynthesis of enzymes in their mycelia was greater during submerged cultivation on coffee silverskin than during solid-phase cultivation. The *Fomitopsis pinicola* strain was observed to preferentially accumulate cellulases (1800 units/g) and β -glucanases (1170 units/g), whereas the *Rhodofomes roseus* strain was found to accumulate xylanases (in excess of 5000 units/g). It can therefore be recommended that coffee silverskin be used as a promising substrate for the cultivation of xylophilic basidiomycetes for the production of enzyme preparations

Keywords:

coffee silverskin, nutrient medium, xylophilic basidiomycetes, growth characteristics, enzymatic activity

и перспективным биотехнологическим процессом утилизации таких отходов является выращивание микро- и макромицетов. Используемые для этих целей в первую очередь рисовая и пшеничная солома, а также остатки кукурузы и сахарного тростника, являются наиболее распространенным возобновляемым сырьем на планете [9]. КШ, богатый питательными веществами отход кофейного производства [8, 10], также представляет потенциальную ценность в качестве дешевого источника углерода для культивирования штаммов грибов для получения ферментов, спрос на которые постоянно растет из-за разнообразия их промышленного применения. По оценкам про-

изводство и применение ферментов на различных рынках должны увеличиться до 17,5 миллиардов долларов в 2024 году [11].

Цель работы – оценка кофейной шелухи в качестве субстрата для культивирования ксилотрофных базидиомицетов (*Fomitopsis pinicola* и *Rhodofomes roseus*): источников получения ферментов.

Материалы и методы

Для утилизации КШ проводили глубинное и твердофазное культивирование ксилотрофных базидиомицетов. В работе использовали два вида: *Fomitopsis pinicola* (Sw.) P. Karst 1881 и *Rhodofomes roseus* (Alb. & Schwein.) Kotl. & Pouzar 1990. Образцы ксилотрофных базидиомицетов были отобраны в окрестностях г. Сыктывкара. Таксономия и номенклатура таксонов грибов приведена в соответствии с рекомендациями ресурса Index Fungorum (2008 – 2024). В качестве субстрата использовали КШ, образующуюся после обжарки кофейных зерен. В дополнении к КШ в состав среды входили следующие компоненты: источники азота ($(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ и мочевины) и фосфора (KH_2PO_4), а так же микроэлементы ($\text{MgSO}_4 \times 7 \text{H}_2\text{O}$, $\text{ZnSO}_4 \times 7 \text{H}_2\text{O}$, $\text{MnSO}_4 \times 7 \text{H}_2\text{O}$, CaCl_2), необходимые для роста и синтеза ферментов.

Для расчета радиальной скорости роста и ростового коэффициента проводили твердофазное культивирование в чашках Петри в течение 12 суток. Радиальную скорость роста рассчитывали по следующей формуле:

$$VR = R_1 - \frac{R_0}{t_1 - t_0}$$

где VR – средняя скорость радиального роста мм/сут; R_1 – радиус колонии в конце роста, мм; R_0 – радиус колонии в начале фазы линейного роста, мм; $t_1 - t_0$ – продолжительность линейной фазы роста, сутки.

Для расчета ростового коэффициента (PK) в ходе культивирования определяли высоту, плотность и диаметр колонии. Плотность колонии отмечали по трехбалльной системе: 1 – редкая; 2 – средняя; 3 – плотная. PK рассчитывали по формуле [12].

где $D - \text{ди}$ $PK = \frac{D * h * g}{t}$ мм; h – высота колонии, мм; g – плотность колонии, баллы; t – возраст колонии, сут.

Глубинное культивирование проводили в орбитальном шейкере-инкубаторе Biosan EC-20/60 при температуре 26 °C и 150 об./мин в течение 16 суток. Периодически проводили отбор культуральной жидкости для определения активности целлюлолитических и гемицеллюлолитических ферментов (эндо-, экзоглюканаза, целлоубиаза, ксиланаза, β -глюканаза) по стандартным методикам, описанным Польшагиной с соавторами [13].

Для проверки нормальности распределения выборок использовали W-критерий Шапиро-Уилка. Достоверность различий определяли, используя U-критерий Манна-Уитни. Уровень значимости $\alpha = 0.05$. Статистическую обработку полученных данных проводили с помощью пакета программ STATISTICA 10.0 (StatSoft Inc., OK, USA).

Результаты и их обсуждение

Объем отхода производства ООО «Кофе Плюс» (г. Сыктывкар, Республика Коми) – кофейной шелухи – составляет от 800 до 1200 кг в месяц. По своему составу КШ относится в большей степени к лигноуглеводному материалу, доминирующим структурным компонентом в котором является целлюлоза, массовая доля – 23,2 %. Массовая доля водорастворимых пектиновых полисахаридов – 9,8 %, щелочнорастворимых гемицеллюлоз – 14,8 %. Пентозаны (ксиланы и арабинаны), относятся к гемицеллюлозам, их массовая доля в КШ составляет 10 %. Вторым основным компонентом КШ является полимер ароматической природы – лигнин с массовой долей 22,6 %. КШ содержит значительное количество (15,1 мас. %) белков. Количество низкомолекулярных веществ, экстрагируемых органическими растворителями, в частности этилацетатом, составляет 7,7 мас. %, а минеральных веществ – 6,9 %.

КШ имеет высокое содержание углерода (38,1 %), кислорода (45,4 %), водорода (6,1 %) и относительно низкое содержание азота (2,06 %), серы (0,24 %) и хлора (0,042 %), что является типичной характеристикой биомассы [14]. Такой состав объясняется преобладающим содержанием лигноуглеводного комплекса и белков в КШ.

Установлено, что в КШ, содержится большое количество макроэлементов, из них преобладают Ca (49 %), K (28 %), Mg (10 %), S (~5 %), Na (4 %), P менее 1%. В составе микроэлементов КШ обнаружены: Fe (150 мг/кг), Al (69 мг/кг), Mn (57 мг/кг), Ba (51 мг/кг), Sr (48 мг/кг), Cu (38 мг/кг), Zn (9 мг/кг). Остальные микроэлементы присутствовали в следовых количествах.

Таким образом, состав КШ, представленный полимерной (целлюлоза, гемицеллюлоза, лигнин), низкомолекулярной (экстрактивные вещества) и минеральной частями, делает ее наиболее выгодной для использования в качестве субстрата, входящего в питательную среду при культивировании базидиомицетов.

Исследование ферментативной активности базидиомицетов при твердофазном культивировании не целесообразно, поскольку отмечали низкую радиальную скорость роста. Штамм *F. pinicola* формировал очень плотный воздушный мицелий, но медленно колонизировал субстрат (рис. 1 А). Штамм *R. roseus* более активно колонизировал субстрат, но не создавал воздушного мицелия (рис.1 Б) (табл. 1).

При глубинном культивировании отмечали активное разрушение субстрата грибами. Крупные в начале культивирования частицы КШ уже к шестым (*R. roseus*) и восьмым (*F. pinicola*) суткам почти полностью разрушались (рис. 2).

В ходе определения ферментативной активности при культивировании на КШ у *F. pinicola* отмечали высокую целлюлозную активность (1800 ед/г) на восьмые сутки культивирования, а так же постепенно возрастающую β -глюканазную активность к 16 суткам (1170 ед/г), что согласуется с данными Paramjeet et al. [15]. При этом эндо- и экзоглюканазная активности находились на низком уровне, достигая максимума примерно к восьмым суткам (табл. 2).

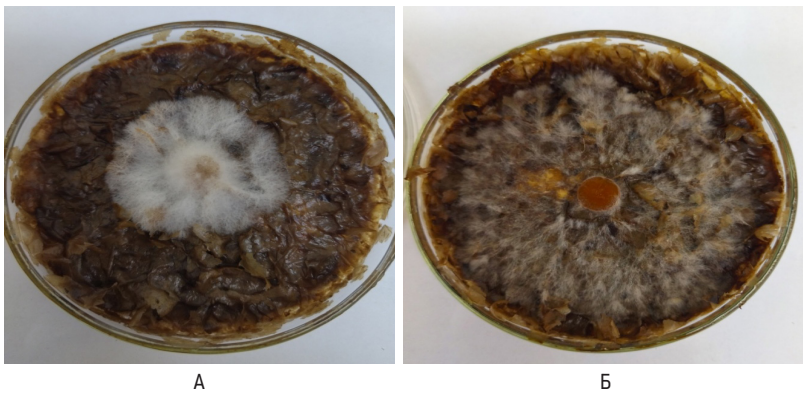


Рисунок 1. Твердофазная ферментация *F. pinicola* (А) и *R. roseus* (Б) на 10 сутки.

Таблица 1
Ростовые характеристики штаммов, культивируемых на кофейной шелухе

Table 1

| Штаммы /Strains | Радиальная скорость роста, мм/сут | Ростовой коэффициент | Время роста, сут. |
|----------------------------|-----------------------------------|----------------------|-------------------|
| <i>Fomitopsis pinicola</i> | 2,7±0,41 | 6,6 | 12 |
| <i>Rhodofomes roseus</i> | 4,4±0,3 | 8,5 | 12 |

При культивировании на КШ *R. roseus*, отмечены высокие целлюлазная и β-глюканазная активности (1660 ед/г и 1430 ед/г) и низкие эндо- и экзоглюканазные активности. При этом у *R. roseus* наблюдали очень высокую ксиланазную активность (более 5000 ед/г) на шестые сутки культивирования (табл. 3). Ксиланазы находят свое применение в различных отраслях промышленности. К ним относятся текстильная и бумажная промышленность, производство напитков, хлебопекарная промышленность, фармацевтическая промышленность, производство биотоплива [16].

Анализируя полученные данные, можно отметить, что, при культивировании на КШ оба штамма активно проявляли целлюлазную, ксиланазную и β-глюканазную активности. Активность эндо- и экзоглюканазы может быть низкой из-за легкодоступности целлюлозы и гемицеллюлозы, входящих в состав КШ для этих ферментов. Активность данных ферментов направлена на деполимеризацию целлюлозы и увеличение её доступности для целлюлазы, однако возможно, что в ходе обжарки зерён происходит повреждение длинных цепей целлюлозы. Проводимые ранее эксперименты по культивированию данных штаммов грибов на трудноразлагаемом субстрате (кордревесных

отходах) выявили более высокую эндоглюканазную активность – 1800 ед/г на восьмые сутки. Однако, используя КШ в качестве субстрата, общая ферментативная активность культивируемых грибов выше за меньший период времени.

Выводы

Выявлено, что активное потребление штаммами *F. pinicola* и *R. roseus* субстрата – кофейной шелухи приводит к накоплению ферментов: штаммом *Fomitopsis pinicola* – целлюлазной и β-глюканазной активности, штаммом *R. roseus* – ксиланазной активности. Таким образом, кофейная шелуха рекомендуется в качестве перспективного субстрата для культивирования ксилотрофных базидиомицетов с целью получения ферментных препаратов.

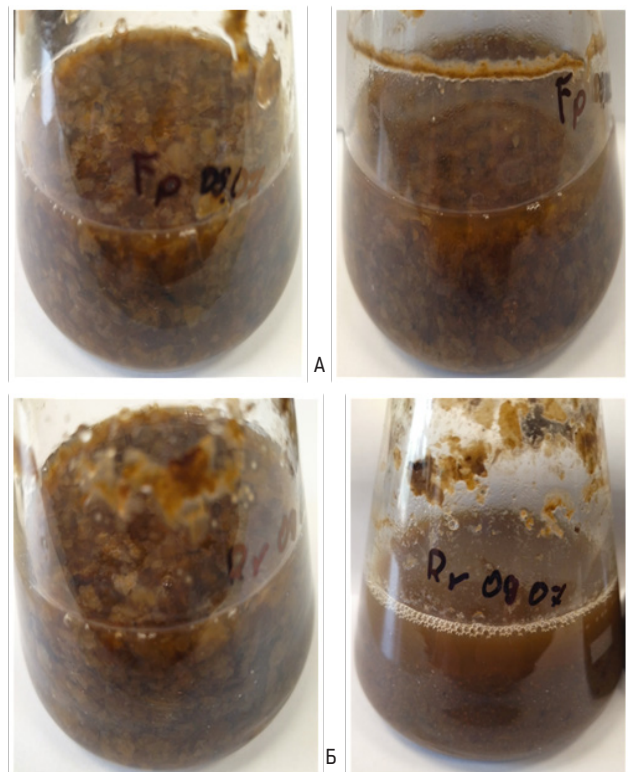


Рисунок 2. Глубинная ферментация *F. pinicola* (А) и *R. roseus* (Б) на 2 и 8 сутки культивирования.

Таблица 2
Ферментативная активность штамма *F. pinicola*, культивируемого на кофейной шелухе

Table 2

| Ферментативная активность, ед/г | Время культивирования, сутки | | | | | |
|---------------------------------|------------------------------|----------------------|----------------------|-----------------------|----------------------|----------------------|
| | 2 | 4 | 6 | 8 | 12 | 16 |
| Эндоглюканазная | 218±4,8 ^a | 346±6,4 ^b | 425±7,3 ^c | 570±8,9 ^d | 210±1,4 ^a | 208±2,2 ^a |
| Экзоглюканазная | 180±2,5 ^a | 203±1,6 ^b | 120±1,6 ^c | 186±2,7 ^a | 139±2,4 ^d | 131±3,2 ^e |
| Целлюлазная | 821±33 ^a | 1124±17 ^b | 1235±24 ^c | 1841±38 ^d | 1443±14 ^e | 1109±43 ^b |
| Ксиланазная | 177±7,2 ^a | 191±3,7 ^b | 227±6,3 ^c | 304±22,7 ^d | 578±6,3 ^e | 665±22 ^f |
| β - глюканазная | 225±25 ^a | 355±8 ^b | 650±29 ^c | 952±41 ^d | 1029±34 ^d | 1176±39 ^e |

Ферментативная активность штамма *R. roseus*, культивированного на кофейной шелухе

Table 3

| Ферментативная активность, ед/г | Время культивирования, сутки | | | | | |
|---------------------------------|------------------------------|----------------------|-----------------------|----------------------|----------------------|----------------------|
| | 2 | 4 | 6 | 8 | 12 | 16 |
| Эндоглюканазная | 294±5 ^a | 483±4 ^b | 277±3 ^c | 276±4 ^c | 226±4 ^d | 255±6 ^e |
| Экзоглюканазная | 138±4 ^a | 224±1,6 ^b | 267±2 ^c | 284±4 ^d | 208±1,2 ^e | 213±4 ^e |
| Целлюбиазная | 670±29 ^a | 754±13 ^b | 787±46 ^b | 882±31 ^b | 980±10 ^c | 1666±58 ^d |
| Ксиланазная | 257±10 ^a | 607±8 ^b | 5070±124 ^c | 4049±72 ^d | 736±4 ^e | 169±10 ^f |
| β - глюконазная | 174±23 ^a | 872±8 ^b | 1430±44 ^c | 971±50 ^b | 697±6 ^d | 483±9 ^e |

Список сокращений

КШ – кофейная шелуха

PK – ростовой коэффициент

Источники и литература

- Garcia, C. V. Spent coffee grounds and coffee silverskin as potential materials for packaging: a review / C. V. Garcia, Y. T. Kim // *Journal of Polymers and the Environment*. – 2021. – P. 2372–2384. – DOI: 10.1007/s10924-021-02067-9
- Revalorization of coffee silverskin as a potential feedstock for antifungal chemicals in wood preservation / A. Barbero-López, J. Monzó-Beltrán, V. Virjamo [et al.] // *International Biodeterioration & Biodegradation*. – 2020. – Vol. 152. – P. 105011. – DOI: 10.1016/j.ibiod.2020.105011
- Gemechu, F. G. Embracing nutritional qualities, biological activities and technological properties of coffee by-products in functional food formulation / F. G. Gemechu // *Trends in Food Science & Technology*. – 2020. – Vol. 104. – P. 235–261. – DOI: 10.1016/j.tifs.2020.08.005
- Recent patent applications for coffee and coffee by-products as active ingredients in cosmetics / V. de Mello, G. A. de Mesquita Júnior, J. G. E. Alvim [et al.] // *International Journal of Cosmetic Science*. – 2023. – Vol. 45 (3). – P. 267–287. – DOI: 10.1111/ics.12843
- Biobutanol production from coffee silverskin / M. Hijo-sa-Valsero, J. Garita-Cambronero, A. I. Paniagua-García, R. Díez-Antolínez // *Microbial Cell Factories*. – 2018. – Vol. 17. – P. 1–9. – DOI: 10.1186/s12934-018-1002-z
- Compositing of Coffee Silverskin with Carbon Rich Materials Leads to High Quality Soil Amendments / G. Picca, C. Plaza, E. Madejón, M. Panettieri // *Waste and Biomass Valorization*. – 2023. – Vol. 14. – P. 297–307. – DOI: 10.1007/s12649-022-01879-7
- Prakash, P. Effect of Coffee Silverskin Enriched Diet to Enhance the Immunological and Growth Parameters of Nile Tilapia (*Oreochromis niloticus*) / P. Prakash, H. V. Doan // *Archives of Razi Institute*. – 2022. – Vol. 77 (3). – P. 1281–1289. – DOI: 10.22092/ARI.2021.356820.1920
- Biorefinery potential of coffee silverskin: composition and applications / E. Anchugova, E. Udoratina, E. Kazakova [et al.] // *International Journal of Recycling of Organic Waste in Agriculture*. – 2024. – DOI: 10.57647/ijrowa-b5y0-qf23
- The input of microorganisms to the cultivation of mushrooms on lignocellulosic waste / M. Saubenova, Y. Oleinikova, A. Sadanov [et al.] // *AIMS Agriculture and Food*.

– 2023. – Vol. 8 (1). – P. 239–277. – DOI: 10.3934/agr-food.2023014

- Coffee silverskin: Characterization of B-vitamins, macronutrients, minerals and phytosterols / F. K. Nzekoue, G. Borsetta, L. Navarini [et al.] // *Food Chemistry*. – 2022. – Vol. 372. – P. 131188. – DOI: 10.1016/j.foodchem.2021.131188
- Production and purification of amylolytic enzymes for saccharification of microalgal biomass / É. F. Rodrigues, A. M. M. Ficanha, R. M. Dallago [et al.] // *Bioresource Technology*. – 2017. – Vol. 225. – P. 134–141. – DOI: 10.1016/j.biortech.2016.11.047
- Water extracts of charred litter cause opposite effects on growth of plants and fungi. / G. Bonanomi, F. Ippolito, M. Senatore [et al.] // *Soil Biology and Biochemistry*. – 2016. – Vol. 92. – P. 133–141. – DOI: 10.1016/j.soilbio.2015.10.003
- Польгалина, Г. В. Определение активности ферментов : Справочник / Г. В. Польгалина, В. С. Чередниченко, Л. В. Римарева. – Москва : ДеЛи принт, 2003. – 375 с.
- Mhilu, C. F. Analysis of Energy Characteristics of Rice and Coffee Husks Blends. / F. M. Cuthbert // *International Scholarly Research Notices*. – 2014. – Vol. 2014, N 1. – P. 196103. – DOI: 10.1155/2014/196103
- Paramjeet, S. Biofuels: Production of fungal-mediated ligninolytic enzymes and the modes of bioprocesses utilizing agro-based residues / S. Paramjeet, P. Manasa, N. Korrapati // *Biocatalysis and Agricultural Biotechnology*. – 2018. – Vol. 14. – P. 57–71. – DOI: 10.1016/j.bcab.2018.02.007
- Xylanase: a promising enzyme / N. Shahi, A. Hasan, S. Akhtar [et al.] // *Journal of Chemical and Pharmaceutical Research*. – 2016. – Vol. 8. – P. 334–339.

References

- Garcia, C. V. Spent coffee grounds and coffee silverskin as potential materials for packaging: a review / C. V. Garcia, Y. T. Kim // *Journal of Polymers and the Environment*. – 2021. – P. 2372–2384. – DOI: 10.1007/s10924-021-02067-9
- Revalorization of coffee silverskin as a potential feedstock for antifungal chemicals in wood preservation / A. Barbero-López, J. Monzó-Beltrán, V. Virjamo [et al.] // *International Biodeterioration & Biodegradation*. – 2020. – Vol. 152. – P. 105011. – DOI: 10.1016/j.ibiod.2020.105011
- Gemechu, F. G. Embracing nutritional qualities, biological activities and technological properties of coffee by-products in functional food formulation / F. G. Gemechu // *Trends in Food Science & Technology*. – 2020. – Vol. 104. – P. 235–261. – DOI: 10.1016/j.tifs.2020.08.005

4. Recent patent applications for coffee and coffee by-products as active ingredients in cosmetics / V. de Mello, G. A. de Mesquita Júnior, J. G. E. Alvim [et al.] // *International Journal of Cosmetic Science*. – 2023. – Vol. 45 (3). – P. 267–287. – DOI: 10.1111/ics.12843
5. Biobutanol production from coffee silverskin / M. Hijo-sa-Valsero, J. Garita-Cambronero, A. I. Paniagua-García, R. Díez-Antolínez // *Microbial Cell Factories*. – 2018. – Vol. 17. – P. 1–9. – DOI: 10.1186/s12934-018-1002-z
6. Compositing of Coffee Silverskin with Carbon Rich Materials Leads to High Quality Soil Amendments / G. Picca, C. Plaza, E. Madejón, M. Panettieri // *Waste and Biomass Valorization*. – 2023. – Vol. 14. – P. 297–307. – DOI: 10.1007/s12649-022-01879-7
7. Prakash, P. Effect of Coffee Silverskin Enriched Diet to Enhance the Immunological and Growth Parameters of Nile Tilapia (*Oreochromis niloticus*) / P. Prakash, H. V. Doan // *Archives of Razi Institute*. – 2022. – Vol. 77 (3). – P. 1281–1289. – DOI: 10.22092/ARI.2021.356820.1920
8. Biorefinery potential of coffee silverskin: composition and applications / E. Anchugova, E. Udoratina, E. Kazakova [et al.] // *International Journal of Recycling of Organic Waste in Agriculture*. – 2024. – DOI: 10.57647/ijrowa-b5y0-qf23
9. The input of microorganisms to the cultivation of mushrooms on lignocellulosic waste / M. Saubenova, Y. Oleinikova, A. Sadanov [et al.] // *AIMS Agriculture and Food*. – 2023. – Vol. 8 (1). – P. 239–277. – DOI: 10.3934/agr-food.2023014
10. Coffee silverskin: Characterization of B-vitamins, macronutrients, minerals and phytosterols / F. K. Nzekoue, G. Borsetta, L. Navarini [et al.] // *Food Chemistry*. – 2022. – Vol. 372. – P. 131188. – DOI: 10.1016/j.foodchem.2021.131188
11. Production and purification of amylolytic enzymes for saccharification of microalgal biomass / É. F. Rodrigues, A. M. M. Ficanha, R. M. Dallago [et al.] // *Bioresource Technology*. – 2017. – Vol. 225. – P. 134–141. – DOI: 10.1016/j.biortech.2016.11.047
12. Water extracts of charred litter cause opposite effects on growth of plants and fungi. / G. Bonanomi, F. Ippolito, M. Senatore [et al.] // *Soil Biology and Biochemistry*. – 2016. – Vol. 92. – P. 133–141. – DOI: 10.1016/j.soilbio.2015.10.003
13. Polygalina, G. V. Opredelenie aktivnosti fermentov : Spravochnik [Determination of enzyme activity : a reference book] / G. V. Polygalina, V. S. Cherednichenko, L. V. Rimareva. – Moscow : DeLi print, 2003. – 375 p.
14. Mhilu, C. F. Analysis of Energy Characteristics of Rice and Coffee Husks Blends. / F. M. Cuthbert // *International Scholarly Research Notices*. – 2014. – Vol. 2014, N 1. – P. 196103. – DOI: 10.1155/2014/196103
15. Paramjeet, S. Biofuels: Production of fungal-mediated lignolytic enzymes and the modes of bioprocesses utilizing agro-based residues / S. Paramjeet, P. Manasa, N. Korrapati // *Biocatalysis and Agricultural Biotechnology*. – 2018. – Vol. 14. – P. 57–71. – DOI: 10.1016/j.bcab.2018.02.007
16. Xylanase: a promising enzyme / N. Shahi, A. Hasan, S. Akhtar [et al.] // *Journal of Chemical and Pharmaceutical Research*. – 2016. – Vol. 8. – P. 334–339.

Благодарность (госзадание):

Авторы выражает благодарность сотрудникам экоаналитической лаборатории Института биологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН, ООО «Кофе Плюс».

Работа выполнена при финансировании Государственного задания № 1021051101411-4-1.6.23 «Научно-обоснованные биотехнологии для улучшения экологической обстановки и здоровья человека на Севере»

Acknowledgements (state task)

Информация об авторах:

Мартынов Владислав Владимирович – аспирант, инженер лаборатории биохимии и биотехнологии; Scopus Author ID – 57218542348, <https://orcid.org/0000-0003-0806-9320> (Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук – обособленное подразделение Федерального государственного бюджетного учреждения науки Федеральный исследовательский центр «Коми научный центр Уральского отделения Российской академии наук»; Российская Федерация, 167982, Республика Коми, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28. e-mail: martynov.v.v@ib.komisc.ru)

Щемелинина Татьяна Николаевна – кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории биохимии и биотехнологии; Scopus Author ID – 56711948200, <https://orcid.org/0000-0002-4052-6424> (Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук – обособленное подразделение Федерального государственного бюджетного учреждения науки Федеральный исследовательский центр «Коми научный центр Уральского отделения Российской академии наук»; Российская Федерация, 167982, Республика Коми, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28; e-mail: tatyanakomi@mail.ru).

Анчугова Елена Михайловна – младший научный сотрудник лаборатории биохимии и биотехнологии; Scopus Author ID – 56711975900, <https://orcid.org/0000-0002-7912-3518> (Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук – обособленное подразделение Федерального государственного бюджетного учреждения науки Федеральный исследовательский центр «Коми научный центр Уральского отделения Российской академии наук»; Российская Федерация, 167982, Республика Коми, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28; e-mail: anchugova@ib.komisc.ru).

Author:

Vladislav V. Martynov, postgraduate student, engineer of the Laboratory of biochemistry and biotechnology; Scopus Author ID 57218542348, <https://orcid.org/0000-0003-0806-9320> (Institute of Biology of Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences (IB FRC Komi SC UB RAS); 28 Kommunisticheskaya st., 167982 Syktyvkar, Komi Republic, Russia; e-mail: martynov.v.v@ib.komisc.ru)

Tatiana N. Shchemelinina – PhD (Biology), Senior researcher of the Laboratory of biochemistry and biotechnology; Scopus Author ID 56711948200, <https://orcid.org/0000-0002-4052-6424> (Institute of Biology of Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences (IB FRC Komi SC UB RAS); 28 Kommunisticheskaya st., 167982 Syktyvkar, Komi Republic, Russia; e-mail: tatyanakomi@mail.ru).

Elena M. Anchugova – junior researcher of the Laboratory of biochemistry and biotechnology; Scopus Author ID 56711975900, <https://orcid.org/0000-0002-7912-3518> (Institute of Biology of Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences (IB FRC Komi SC UB RAS); 28 Kommunisticheskaya st., 167982 Syktyvkar, Komi Republic, Russia; e-mail: anchugova@ib.komisc.ru).

Потенциал применения микроводорослей

А. В. Гогонин, Т. Н. Щемелинина, Е. М. Анчугова

Институт биологии Коми научного центра
Уральского отделения Российской академии наук,
г. Сыктывкар
gogonin@ib.komisc.ru
tatyana_komi@mail.ru
anchugova@ib.komisc.ru

Аннотация

Исследована возможность устойчивого производства биомассы консорциума микроводорослей (*Vischeria magna*, *Coelastrum proboscideum*) с высоким содержанием аминокислот на сточной воде лесопромышленного комплекса ОАО «Сыктывкарский ЛПК» с одновременной очисткой сточной воды от основных загрязняющих веществ. Внешение консорциума микроводорослей приводит к снижению содержания кадмия, бария, алюминия, аммонийного и нитритного азота по сравнению с контрольным вариантом. Концентрация накопленных микроводорослями аминокислот в стерильной сточной воде составила 84,98 %, в нестерильной – 46,39 %.

Ключевые слова:

аминокислоты, микроводоросли, стерильная и нестерильная сточная вода, культивирование.

Введение

В настоящее время применение микроводорослей в различных отраслях биотехнологии и отраслях промышленности становится наиболее перспективным в связи с их интенсивным ростом и рентабельностью культивирования некоторых штаммов. Например, *Tetrademus obliquus*, *Chlorella vulgaris*, *Dictyococcus varians* и *Pseudococcomyxa simplex* используются для решения задач во многих отраслях промышленности: энергетика (производство биодизеля), сельское хозяйство, фармацевтика, производство пищевых продуктов и др. [1–3]. В экологической биотехнологии чаще всего культуры микроводорослей применяют для очистки сточных вод [4, 5] или в составе консорциума для рекультивации нефтезагрязненной почвы [6].

Сточная вода, как и природная, является нестабильной и сложной системой, в составе которой содержатся минеральные и органические вещества, биогенные элементы, различные газы [7]. Концентрация перечисленных веществ в некоторых случаях превышает предельно допустимые концентрации (ПДК) в естественных условиях [8]. Сточные воды лесопромышленного предприятия цеха биологической очистки сточных вод (ЦБОСВ) ОАО «Сыктывкарский ЛПК», включающие как стоки промышленные, так

The potential applications of microalgae

Gogonin A. V., Shchemelinina T. N., Anchugova E. M

Institute of Biology of Komi Science Center of Ural Branch of RAS,
Syktyvkar
gogonin@ib.komisc.ru
tatyana_komi@mail.ru
anchugova@ib.komisc.ru

Abstract

The potential for the sustainable production of amino acid-rich microalgal consortium biomass (*Vischeria magna*, *Coelastrum proboscideum*) from wastewater generated by the timber industry complex, with the simultaneous purification of the wastewater from the main pollutants, has been investigated. The inoculation of the microalgae consortium resulted in a reduction in the concentration of cadmium, barium, aluminium, ammonium and nitrite nitrogen in comparison to the control treatment. The accumulation of amino acids by microalgae in sterile wastewater was found to be 84.98%, while in non-sterile wastewater, this value was 46.39%.

Keywords:

amino acids, microalgae, sterile and non-sterile wastewater, cultivation.

и коммунально-бытовые (промышленные стоки – 210 тыс. м³/сут, коммунально-бытовые СВ – 81 тыс. м³/сут) весьма неоднородны по химическому составу и разнообразны по времени [9]. Сброс недостаточно очищенной сточной воды приводит к загрязнению водных ресурсов и к угнетению экосистемы водоема.

Доочистка сточных вод с применением микроводорослей снижает содержание поллютантов в сбрасываемой воде в открытые гидрологические системы [10]. Кроме того, при очистке сточной воды от загрязнителей происходит стремительный рост биомассы микроводорослей с образованием ценных вторичных метаболитов – аминокислот. Свободные аминокислоты участвуют в постройке молекул белка, в синтезе метаболитов, осуществляют транспорт азота и его ассимиляцию, выполняют антиоксидантную функцию, снижают токсичность ионов тяжелых металлов на организмы [11].

Культивирование МВ на сточной воде лесопромышленного комплекса могло бы быть решением многих задач: доочистка сточной воды от основных загрязнителей, накопление биомассы МВ с образованием аминокислот для использования в различных отраслях промышленности [12].

Схема эксперимента

Table 1

| Обозначение пробы | Наименование |
|-------------------|---------------------------------------------------------|
| СВ | Контроль |
| НСВ+МВ | Нестерильная сточная вода с отстойников + консорциум МВ |
| ССВ+МВ | Стерильная сточная вода с отстойников + консорциум МВ |

Таблица 2

Количественное содержание элементов в сточной воде в процессе эксперимента

Table 2

| Показатели | СВ | НСВ + МВ | ССВ + МВ |
|-----------------------------------|------------|-------------|-------------|
| pH | 8,77±0,2 | 8,96±0,2 | 8,78±0,2 |
| Концентрация, мг/дм ³ | | | |
| NH ₄ ⁺ | 1,8±0,4 | 0,62±0,25 | 0,49±0,4 |
| NO ₂ ⁻ | 0,044±0,01 | 0,015±0,006 | 0,014±0,006 |
| Концентрация, мкг/дм ³ | | | |
| Cd | 0,70±0,25 | 0,51±0,18 | 0,35±0,12 |
| Ba | 105±21 | 24±6 | 30±8 |
| Al | 165±40 | 23±7 | 22±7 |

Примечание. ±Δ – границы интервала абсолютной погрешности при P = 0,95

Целью работы было исследование возможности получения на сточной воде лесопромышленного комплекса ОАО «Сыктывкарский ЛПК» биомассы микроводорослей с высоким содержанием аминокислот с одновременной очисткой сточной воды от основных загрязняющих веществ.

Материалы и методы

Для проведения исследования по одновременной очистке сточной воды и накоплению аминокислот микроводорослями были подобраны следующие штаммы:

– *Vischeria magna* (J.B.Petersen) Kryvenda, Rybalka, Wolf & Friedl – водоросль из отдела Ohrophyta (*Eustigmatos magnus* (J.B.Petersen) D.J.Hibberd (SYKOA E-001-09)). Клетки одиночные, коккоидные от 14 до 34 мкм в диаметре. Вид встречается в водной и почвенной средах [13]. Водоросль легко культивируется, толерантна к воздействию тяжелых металлов и устойчива к высоким температурам. Верхний предел устойчивости этой водоросли зафиксирован при температуре воды около 66 °С [14].

– *Coelastrum proboscideum* Bohlin – зеленая микроводоросль из отдела Chlorophyta (IPPAS C-2055). Образует ценобии из 4–64 клеток, но встречаются одно- и двуклеточные формы. Клетки от 5 до 30 мкм в диаметре [15]. Вид широко распространен в пресных водоемах с различным уровнем загрязнения поллютантами [16].

Характеристика сточной воды (СВ) приведена в табл. 2.

Накопление маточных культур МВ (*V. magna*, *C. proboscideum*) проводили в 250 см³ колбах на питательной среде Тамия в течение 14 суток, отдельно. Далее культуры объединяли. Титр клеток консорциума составлял 4,5×10⁸ кл/см³.

Для эксперимента в емкости на 3 дм³ помещали сточную воду (по схеме: стерильную (ССВ) и нестерильную (НСВ) по 1,5 дм³ и инокулировали консорциумом МВ в количестве 1 % от общего объема. Стерильную воду получали путем автоклавирования в стерилизаторе паровом Tuttnauer 2540 ML. Режим – освещение фитолампой OSRAM L 18W/77 Fluora, световой поток 550 lumen, аэрация компрессором Tetratex APS 400, температура – комнатная (22–23 °С). Контролем служила сточная вода (СВ), отобранная из вторичных отстойников без внесения инокулята (табл. 1). Продолжительность эксперимента 24 часа. Эксперимент проводили в 3-х повторностях.

Химический анализ образцов проводили: pH – потенциометрическим методом [17]; содержание аммиака, аммоний-иона – фотометрическим методом [18], массовую концентрацию элементов – атомно-эмиссионной спектрометрии с индуктивно-связанной плазмой [19], содержание аминокислот – методом жидкостной хроматографии на ионообменных смолах [20].

Результаты и их обсуждение

В системе ЦБОСВ ОАО «Сыктывкарский ЛПК» на последней стадии очистки (вторичных отстойниках) в качестве доочистки можно использовать микроводоросли.

Однако, состав воды вторичных отстойников предполагает наличие и сторонних микроорганизмов, которые могут либо негативно сказаться на процессе очистки, либо, напротив, в синергетических отношениях с микроводорослями образовывать ассоциации и повышать эффективность доочистки. Для модельного эксперимента был выбран ранее исследованный консорциум МВ (*V. magna*, *C. proboscideum*) [21], инокулированный в стерильную и нестерильную сточную воду (табл. 2).

Введение в стерильную и нестерильную сточную воду консорциума микроводорослей приводило к снижению содержания кадмия, бария, алюминия, аммонийного и нитритного азота по сравнению с контрольным вариантом (табл. 2).

Азот является важнейшим и лимитирующим элементом в питании фотосинтезирующих микроорганизмов для быстрого роста и накопления первичных и вторичных метаболитов. По распространенности в клетках микроводорослей азот занимает второе место после углерода, так как входит в состав большого количества внутриклеточных компарментов и соединений – пептидов, белков, аминокислот, ферментов [22, 23]. Одним из источников азота в сточных водах и в естественных гидросистемах являются аммоний. По данным литературы [24], аммоний считается предпочтительнее при культивировании микроводорослей, так как отсутствует необходимость в окислительно-восстановительной реакции. Аммоний в большинстве случаев поступает в природные и искусственные гидросистемы с

хозяйственно-бытовыми стоками, отходами производства животноводческих комплексов, сельскохозяйственных предприятий. Эффективность потребления консорциумом МВ в НСВ и ССВ аммоний-ионов составила 65,5 % и 72,8 %, соответственно и нитрит-ионов – 65,9 и 68 % соответственно (табл. 2). В конце эксперимента содержание NO_2^- в НСВ и ССВ было ниже уровня ПДК, содержание NH_4^+ в ССВ не превышало ПДК.

Биосорбция клетками микроводорослей ионов тяжелых металлов происходит в два этапа – адсорбция ионов на поверхности клеток микроводорослей с последующим проникновением и накоплением ионов тяжелых металлов в цитоплазме клетки. Накопление ионов металлов в клетках живых организмов является необходимым, вследствие метаболических реакций, роста и развития культуры клеток [25]. В СВ содержание алюминия превышало ПДК. Аккумуляция ионов Al консорциумом МВ приводила к снижению его содержания до уровня ПДК (табл. 2).

Микроводоросли синтезируют незаменимые и заменимые аминокислоты [26], которые могут быть использованы не только в качестве пролонгированного удобрения, но и очищены и переработаны для питания животных [27]. В таблице 3 приведен сравнительный анализ аминокислотного состава микроводорослей, консорциумов МВ, культивированных на сточной воде ЦБОСВ ОАО «Сыктывкарский ЛПК» и на сточной воде производства свиного мяса в Бразилии [28]. Во всех вариантах было идентифицировано восемнадцать аминокислот, из которых 11 являются незаме-

мыми. В составе белка биомассы преобладали глутаминовая, аланиновая и лейциновая кислоты, ответственные за метаболизм азотсодержащих биохимических веществ. Состав аминокислот меняется не только в зависимости от штамма МВ [29], но и от типа сточной воды.

Michelon и др. [28] показали, что концентрации аминокислот, обнаруженных в биомассе *Spirulina maxima*, были сравнительно выше, чем в *Phormidium sp.* и в консорциуме (*Chlorella sp.* и *Scenedesmus sp.*) при культивировании в одних и тех же разбавленных сточных водах свиноводческого комплекса (табл. 3).

Накопление аминокислот в биомассе консорциума МВ происходило при культивировании на ССВ и НСВ, при этом на стерильной воде содержание аминокислот было больше в 1,8 раза (табл. 3). Так как культивированные на богатых питательными веществами сточных водах МВ улавливают их избыток, биомассу можно использовать в качестве биоудобрений пролонгированного действия, из которых элементы питания поступают в почву в соответствии со скоростью усвоения их растениями на протяжении всего периода вегетации. В этом контексте микроводоросли представляют собой платформу для потенциальной разработки продуктов для улучшения качества почвы, производства и защиты сельскохозяйственных культур, таких как биоудобрения, органические удобрения, биостимуляторы, средства биоконтроля и кондиционеры почвы [30]. Так, серосодержащие аминокислоты, метионин и цистеин, являются важными компонентами растворимых в почве органических S и N [31, 32]. В работе Rosa la et al. [33] сообщается о влиянии аминокислот метионина и аргинина на повышенную активность азотфиксирующих и фосформинерализующих бактерий в ризосфере *Lechuguilla*. Высокое накопление аргинина было отмечено в биомассе консорциума МВ на ССВ (табл. 3). Концентрация метионина была нулевой в ССВ+МВ и низкой в НСВ+МВ.

Стандартный белковый рацион, используемый в свиноводстве, требует добавления незаменимых аминокислот, таких как лизин, треонин, метионин и триптофан [34], в птицеводстве – глицин, треонин, пролин, а также играют физиологическую и регулирующую роль, помимо синтеза белка, в росте цыплят и яйценоскости играют заменимые кислоты – глутамин [35, 36]. Дефицит аминокислот может ухудшить рост животных, иммунитет, повышать восприимчивость к инфекционным заболеваниям, а также способствовать возникновению других проблем с пищеварением и репродукцией [37]. Концентрация перечисленных аминокислот, обнаруженных в биомассе микроводорослей, культи-

Содержание аминокислот в биомассе МВ, культивированных на сточных водах, %

Таблица 3

Table 3

| Аминокислоты, % | Данные исследования | | | Сточная вода производства свиного мяса в Бразилии [23] | | |
|--------------------------|---------------------|--------|--------|--------------------------------------------------------|-------------------------|-----------------------|
| | Контроль | ССВ+МВ | НСВ+МВ | <i>Chlorella sp.</i> и <i>Scenedesmus sp.</i> | <i>Spirulina maxima</i> | <i>Phormidium sp.</i> |
| Незаменимые аминокислоты | | | | | | |
| Валин | 0,9 | 5,5 | 0,49 | 1,4 | 4,1 | 2,1 |
| Изолейцин | 0,0 | 4,4 | 0,37 | 0,8 | 3,3 | 2,3 |
| Треонин | 0,2 | 1,2 | 0,11 | 1,1 | 4,0 | 2,6 |
| Метионин | 0,1 | 0,0 | 0,01 | 0,5 | 0,53 | 0,6 |
| Лейцин | 0,5 | 10,7 | 0,8 | 2,0 | 6,7 | 4,1 |
| Фенилаланин | 0,0 | 4,4 | 4,3 | 1,2 | 3,4 | 2,2 |
| Лизин | 0,7 | 7,9 | 6,0 | 1,2 | 4,1 | 1,8 |
| Пролин | 0,6 | 10,4 | 5,1 | 1,3 | 3,9 | 1,1 |
| Гистидин | 0,0 | 1,4 | 1,2 | 0,2 | 2,3 | 0,85 |
| Аргинин | 0,0 | 6,3 | 4,3 | 1,1 | 5,5 | 2,8 |
| Триптофан | - | - | - | - | 0,3 | - |
| Заменимые аминокислоты | | | | | | |
| Аспарагин | 0,5 | 9,0 | 6,7 | 2,4 | 7,3 | 4,7 |
| Серин | 0,2 | 2,1 | 1,5 | 1,0 | 3,9 | 2,1 |
| Глутамин | 0,5 | 1,28 | 0,92 | 3,6 | 12,3 | 5,01 |
| Глицин | 0,5 | 7,6 | 5,4 | 1,4 | 4,05 | 4,4 |
| Аланин | 0,2 | 10,4 | 6,9 | 2,3 | 5,9 | 3,8 |
| Цистеин | 0,0 | 1,2 | 1,5 | 0,3 | - | - |
| Тирозин | 0,0 | 1,2 | 0,8 | 0,7 | 3,2 | 2,6 |
| Сумма | 4,4 | 84,98 | 46,39 | 22,5 | 74,78 | 43,06 |

вированных как на СВ лесопромышленного предприятия, так и СВ свиноводческого комплекса в пределах 0,1–12,3 % (табл. 3), превышает минимальные требования к содержанию аминокислот. Таким образом, МВ, полученные при фиторемедиации сточных вод, могут быть переработаны в качестве источника биоудобрений и пищевых добавок для животных (экономика замкнутого цикла).

Заключение

Технология получения аминокислот из водорослей, ранее использованных для очистки богатых питательными веществами сточных вод, позволит одновременно получить доступ к получению вторичного сырья для крупномасштабного производства биодобавок на основе микроводорослей, применяемых в агропромышленном секторе, и уменьшить воздействие промышленных стоков на окружающую среду.

Установлено, что сточная вода вторичных отстойников ЦБОСВ лесопромышленного предприятия ОАО «Сыктывкарский ЛПК» может быть использована как питательная среда для культивирования микроводорослей с целью получения биомассы с высоким содержанием аминокислот. Внесение в сточную воду микроводорослей приводит к снижению основных загрязняющих веществ, содержание которых не превышает ПДК.

Источники и литература

1. A multidisciplinary review of *Tetradesmus obliquus*: a microalgae suitable for large-scale biomass production and emerging environmental applications / С. Y. B. Oliveira, C. D. L. Oliveira, R. Prasad [et al.] // *Reviews in Aquaculture*. – 2021. – Vol. 13. – P. 1594–1618. – DOI: 10.1111/raq.12536
2. Ahmad, F. The potential of *Chlorella vulgaris* for wastewater treatment and biodiesel production / F. Ahmad, A. U. Khan, A. Yaşar // *Pakistan Journal of Botany*. – 2013. – Vol. 45. – P. 461–465.
3. Бажукова, Н. В. Использование микроводорослей *Eustigmatos magnus*, *Dictyococcus varians* и *Pseudococcomyxa simplex* как объектов перспективных для биотехнологии / Н. В. Бажукова, И. В. Новаковская, Н. В. Матистов // *Биотехнология. Взгляд в будущее : тезисы II-й Международной виртуальной интернет конференции* : Казань. – 2013. – С. 11–13. – <http://www.paxgrid.ru/conference/index.php?c=biotech2013&lang=rus>
4. Reuse of effluent water from municipal wastewater treatment plant in microalgae cultivation for biofuel production / S. Cho, T. T. Luong, D. Lee [et al.] // *Bioresource Technology*. – 2011. – Vol. 102. – P. 8639–8645. – DOI: 10.1016/j.biortech.2011.03.037
5. Choi, H.-J. Parametric study of brewery wastewater effluent treatment using *Chlorella vulgaris* microalgae / H.-J. Choi // *Environmental Engineering Research*. – 2016. – Vol. 21, is. 4. – P. 401–408. – DOI: 10.4491/eer.2016.024
6. Щемелинина, Т. Н. Комплексная биотехнология очистки нефтезагрязнённой почвы / Т. Н. Щемелинина, Е. М. Анчугова // *Поволжский экологический журнал*. – 2023. – № 2. – С. 246–256. – DOI: 10.35885/1684-7318-2023-2-246-256
7. Орлова, Т. Н. Химия природных и промышленных вод : учебное пособие / Т. Н. Орлова, Д. А. Базлов, В. Ю. Орлов. – Ярославль : ЯрГУ. – 2013. – 120 с.
8. Гигиенические нормативы и требования к обеспечению безопасности и (или) безвредности для человека факторов среды обитания : постановление от 28 января 2021 года № 2 Об утверждении санитарных правил и норм СанПиН 1.2.3685-21. – 2021. – 636 с.
9. Гогонин, А. В. Консорциум микроводорослей для очистки сточных вод лесопромышленного комплекса : автореферат канд. биол. наук / Гогонин А. В. – Оболенск, 2023. – 24 с.
10. Гогонин, А. В. Оценка использования сточной воды в качестве питательной среды для накопления биомассы микроводорослей / А. В. Гогонин, Т. Н. Щемелинина, Е. М. Анчугова // *Теоретическая и прикладная экология*. – 2022. – № 2. – С. 68–74. – DOI: 10.25750/1995-4301-2022-2-109-115
11. Rai, V. K. Role of amino acids in plant responses to stresses / V. K. Rai // *Biologia Plantarum*. – 2002. – Vol. 45, iss. 4. – P. 481–487. – DOI: 10.1023/A:1022308229759
12. Composting parameters and compost quality: a literature review / K. Azim, B. Soudi, S. Boukhari [et al.] // *Organic Agriculture*. – 2018. – Vol. 8. – P. 141–158. – DOI: 10.1007/s13165-017-0180-z
13. Давыдов, Д. А. Водоросли и цианопрокариоты на участках самозаращения золошлакоотвалов ТЭЦ города Апатиты (Мурманская область) / Д. А. Давыдов, В. В. Редькина // *Труды Карельского научного центра Российской академии наук*. – 2021. – С. 51–68. – DOI: 10.17076/bg1270
14. Сафиуллина, Л. М. Толерантность почвенных водорослей *Eustigmatos magnus* (B.Petersen) Hibberd (Eustigmatophyta) и *Hantzschia amphioxys* (Ehrenberg) Grunow in Cleve et Grunow (Bacillariophyta) к воздействию тяжелых металлов / Л. М. Сафиуллина, А. И. Фазлутдинова, Г. Р. Бакиева // *Вестник Оренбургского государственного университета*. – 2009. – С. 42–44.
15. Царенко, П. М. Краткий определитель хлорококковых водорослей Украинской ССР : учебное пособие / П. М. Царенко. – Киев : Изд-во Наукова Думка, 1990. – 208 с.
16. Топачевский, А. В. Пресноводные водоросли Украинской ССР : учебное пособие / А. В. Топачевский, Н. П. Масюк. – Киев : Вища школа, 1984. – 336 с.
17. Методика выполнения измерений pH в водах потенциометрическим методом. ПНД Ф 14.1:2:3:4.121-97 (ФР.1.31.2007.03794). – Сыктывкар : ИБ Коми НЦ УрО РАН, 2004.
18. Методика измерений массовой концентрации аммиака и аммоний-ионов в питьевых, природных и сточных водах фотометрическим методом с реактивом Несслера. ПНД Ф 14.1:2:4.276-2013, (ФР.1.31.2013.16660). – Сыктывкар : ИБ Коми НЦ УрО РАН, 2013.
19. Методика выполнения измерений массовой концентрации элементов в пробах питьевой, природных, сточных вод и атмосферных осадков методом атомно-эмиссионной спектроскопии с индуктивно-связанной плаз-

- мой. ПНД Ф 14.1:2:4.135-98. – Сыктывкар : ИБ Коми НЦ УрО РАН, 2008.
20. Методика выполнения измерений содержания аминокислот, входящих в состав белков растений, методом жидкостной хроматографии на ионообменных смолах, Методика измерений № 88-17641-97-2010 (АН/1/31/2014/17660). – Сыктывкар : ИБ Коми НЦ УрО РАН, 2010.
 21. Гогонин, А. В. Создание консорциума микроводорослей с оптимальным составом и титром клеток / А. В. Гогонин, И. В. Новаковская // *Материалы докладов III Всероссийской (XVIII) молодежной научной конференции «Молодежь и наука на Севере» (с элементами научной школы)*. – Сыктывкар, 2018. – С. 80–81.
 22. Markou, G. Microalgal and cyanobacterial cultivation: the supply of nutrients / G. Markou, D. Vandamme, K. Muylaert // *Water Research*. – 2014. – Vol. 65. – P. 186–202. – DOI: 10.1016/j.watres.2014.07.025
 23. Andersen, R. A. The microalgal cell. In A. Richmond & Q. Hu (Eds.) / R. A. Andersen // *Handbook of Microalgal Culture : Applied Phycology and Biotechnology*. – 2013. – P. 3–20.
 24. Barsanti, L. Algae: anatomy, biochemistry, and biotechnology / L. Barsanti, P. Gualtieri // Boca Raton : CRC Press, 2006. – 301 p. – DOI: 10.1002/9781118567166.ch1
 25. Priyadarshini, E. Heavy metal resistance in algae and its application for metal nanoparticle synthesis / E. Priyadarshini, S. S. Priyadarshini, N. Pradhan // *Applied Microbiology and Biotechnology*. – 2019. – Vol. 103. – P. 3297–3316. – DOI: 10.1007/s00253-019-09685-3
 26. Microalgae: a potential alternative to health supplementation for humans / A. K. Koyande, K. W. Chew, K. Rambabu [et al.] // *Food Science and Human Wellness*. – 2019. – Vol. 8. – P. 16–24. – DOI: 10.1016/j.fshw.2019.03.001
 27. FAO/WHO. Report of a Joint FAO/WHO Expert Committee. In: Food and Agriculture Organization (ed) *Energy and Protein Requirements*. 1973.
 28. Amino acids, fatty acids, and peptides in microalgae biomass harvested from phycoremediation of swine wastewaters / W. Michelon, M. L. B. da Silva, A. Matthiensen [et al.] // *Biomass Conversion and Biorefinery*. – 2022. – Vol. 12. – P. 869–880. – DOI: 10.1007/s13399-020-01263-2
 29. Chemical composition of cyanobacteria grown in diluted, aerated swine wastewater / R. O. Canizares-Villanueva, A. R. Dominguez, M. S. Cruz, E. Rios-Leal // *Bioresource Technology*. – 1995. – Vol. 51. – P. 111–116.
 30. Microalgae, soil and plants: A critical review of microalgae as renewable resources for agriculture / A. L. Alvarez, S. L. Weyers, H. M. Goemann [et al.] // *Algal Research*. – 2021. – Vol. 54. – 102200. – DOI: 10.1016/j.algal.2021.102200
 31. Effect of elements availability on the decomposition and utilization of S-containing amino acids by microorganisms in soil and soil solutions / Q. Ma, R. Yao, X. Liu [et al.] // *Plant and Soil*. – 2024. – DOI: 10.1007/s11104-024-06864-8
 32. Competition for two sulphur containing amino acids (cysteine and methionine) by soil microbes and maize roots in the rhizosphere / D. Wang, J. Wang, D. R. T. Ge Chadwick, D. L. Jones // *Biology and Fertility of Soils*. – 2023. – Vol. 59. – P. 697–704. – DOI: 10.1007/s00374-023-01724-6
 33. Amino acids in the root exudates of *Agave lechuguilla* Torr. Favor the recruitment and enzymatic activity of nutrient-improvement Rhizobacteria / G. M. la Rosa, F. García-Oliva, C. Ovando-Vázquez [et al.] // *Microbial Ecology*. – 2023. – Vol. 86. – P. 1176–1188. – DOI: 10.1007/s00248-022-02162-x
 34. Protein-restricted diet balanced for lysine, methionine, threonine, and tryptophan for nursery pigs elicits subsequent compensatory growth and has long term effects on protein metabolism and organ development / Y. Sun, T. Teng, G. Bai, [et al.] // *Animal Feed Science and Technology*. – 2020. – Vol. 270. – 114712. – DOI: 10.1016/j.anifeeds.2020.114712
 35. Siegert, W. The relevance of glycine and serine in poultry nutrition: a review / W. Siegert, M. Rodehutschord // *British Poultry Science*. – 2019. – Vol. 60, N 5. – P. 579–588. – DOI: 10.1080/00071668.2019.1622081
 36. He, W. Amino Acid Nutrition and Metabolism in Chickens / W. He, P. Li, G. Wu // *Advances in Experimental Medicine and Biology*. – 2021. – Vol. 1285. – P. 109–131. – DOI: 10.1007/978-3-030-54462-1_7
 37. Yang, Z. Physiological effects of dietary amino acids on gut health and functions of swine / Z. Yang, S. F. Liao // *Frontiers in Veterinary Science*. – 2019. – Vol. 6. – P. 1–13. – DOI: 10.3389/fvets.2019.00169

References

1. A multidisciplinary review of *Tetrademus obliquus*: a microalgae suitable for large-scale biomass production and emerging environmental applications / C. Y. B. Oliveira, C. D. L. Oliveira, R. Prasad [et al.] // *Reviews in Aquaculture*. – 2021. – Vol. 13. – P. 1594–1618. – DOI: 10.1111/raq.12536
2. Ahmad, F. The potential of *Chlorella vulgaris* for wastewater treatment and biodiesel production / F. Ahmad, A. U. Khan, A. Yaşar // *Pakistan Journal of Botany*. – 2013. – Vol. 45. – P. 461–465.
3. Bazhukova, N. V. Ispol'zovanie mikrovodoroslej *Eustigmatos magnus*, *Dictyococcus varians* i *Pseudococcomyxa simplex* kak ob'ektov perspektivnyh dlya biotekhnologii [Utilization of microalgae *Eustigmatos magnus*, *Dictyococcus varians* and *Pseudococcomyxa simplex* as objects promising for biotechnology / N. V. Bazhukova, I. V. Novakovskaya, N. V. Matistov // *Biotekhnologiya. Vzgl'yad v budushchee: Tez. II-j Mezhdunar. virtual'noj internet konf. [Biotechnology. A View to the Future: Theses of the II Int. Virtual Internet Conf.]* – Kazan, 2013. – P. 11–13. – <http://www.paxgrid.ru/conference/index.php?c=biotech2013&lang=rus>
4. Reuse of effluent water from municipal wastewater treatment plant in microalgae cultivation for biofuel production / S. Cho, T. T. Luong, D. Lee [et al.] // *Bioresource Technology*. – 2011. – Vol. 102. – P. 8639–8645. – DOI:

- 10.1016/j.biortech.2011.03.037
5. Choi, H.-J. Parametric study of brewery wastewater effluent treatment using *Chlorella vulgaris* microalgae / H.-J. Choi // *Environmental Engineering Research*. – 2016. – Vol. 21, iss. 4. – P. 401–408. – DOI: 10.4491/eer.2016.024
 6. Shchemelinina, T. N. Kompleksnaya biotekhnologiya ochistki neftezagryaznyonnoj pochvy [Integrated biotechnology for oil-polluted soil cleanup] / T. N. Shchemelinina, E. M. Anchugova // *Povolzhskij ekologicheskij zhurnal* [Povolzhskiy Journal of Ecology]. – 2023. – N 2. – P. 246–256. – DOI: 10.35885/1684-7318-2023-2-246-256
 7. Orlova, T. N. Himiya prirodnyh i promyshlennyh vod : uchebnoe posobie [Chemistry of natural and industrial waters : textbook] / T. N. Orlova, D. A. Bazlov, V. Yu. Orlov. – Yaroslavl : Yaroslavskiy State University, 2013. – 120 p.
 8. Gigienicheskie normativy i trebovaniya k obespecheniyu bezopasnosti i (ili) bezvrednosti dlya cheloveka faktorov sredy obitaniya : postanovlenie ot 28 yanvarya 2021 goda № 2 Ob utverzhenii sanitarnykh pravil i norm SanPiN 1.2.3685-21 [Hygienic norms and requirements to ensure safety and (or) harmlessness to humans of habitat factors: [Resolution dated 28 January 2021 No. 2 On Approval of Sanitary Rules and Norms SanPiN 1.2.3685-21]. – 2021. – 636 p.
 9. Gogonin, A. V. Konsorcium mikrovdoroslej dlya ochistki stochnyh vod lesopromyshlennogo kompleksa [Microalgae consortium for the treatment of wastewater from the forestry sector]: abstract of diss ... cand. sci. (Biology) / Gogonin A. V. – Obolensk, 2023. – 24 p.
 10. Gogonin, A. V. Ocenka ispol'zovaniya stochnoj vody v kachestve pitatel'noj sredy dlya nakopleniya biomassy mikrovdoroslej [Utilization of wastewaters as a nutrient medium for the accumulation of microalgal biomass] / A. V. Gogonin, T. N. Shchemelinina, E. M. Anchugova // *Teoreticheskaya i prikladnaya ekologiya* [Theoretical and Applied Ecology]. – 2022. – N 2. – P. 68–74. – DOI: 10.25750/1995-4301-2022-2-109-115
 11. Rai, V. K. Role of amino acids in plant responses to stresses / V. K. Rai // *Biologia Plantarum*. – 2002. – Vol. 45, iss. 4. – P. 481–487. – DOI: 10.1023/A:1022308229759
 12. Composting parameters and compost quality: a literature review / K. Azim, B. Soudi, S. Boukhari [et al.] // *Organic Agriculture*. – 2018. – Vol. 8. – P. 141–158. – DOI: 10.1007/s13165-017-0180-z
 13. Davydov, D. A. Vodorosli i cianoprokarioty na uchastkah samozarastaniya zoloshlakootvalov TEC goroda Apatity (Murmanskaya oblast') [Algae and cyanoprokaryotes on naturally overgrowing ash dumps of the Apatity thermal power station (Murmansk region)] / D. A. Davydov, V. V. Redkina // *Trudy Karelskogo nauchnogo centra Rossijskoj akademii nauk* [Proceedings of the Karelian Scientific Center of the Russian Academy of Sciences]. – 2021. – P. 51–68. – DOI: 10.17076/bg1270
 14. Safiullina, L. M. Tolerantnost' pochvennyh vdoroslej *Eustigmatos magnus* (B.Petersen) Hibberd (Eustigmatophyta) i *Hantzschia amphioxys* (Ehrenberg) Grunow in Cleve et Grunow (Bacillariophyta) k vozdejstviyu tyazhelyh metallov [Tolerance of the soil algae *Eustigmatos magnus* (B.Petersen) Hibberd (Eustigmatophyta) and *Hantzschia amphioxys* (Ehrenberg) Grunow in Cleve et Grunow (Bacillariophyta) to heavy metal exposure] / L. M. Safiullina, A. I. Fazlutdinova, G. R. Bakieva // *Vestnik Orenburgskogo gosudarstvennogo universiteta* [Bulletin of the Orenburg State University]. – 2009. – P. 42–44.
 15. Tsarenko, P. M. Kratkij opredelitel' hlorokokkovykh vdoroslej Ukrainskoj SSR : uchebnoe posobie [Brief identifier of chlorococcal algae of the Ukrainian SSR : textbook] / P. M. Tsarenko. – Kiev : Naukova Dumka, 1990. – 208 p.
 16. Topachevskiy, A. V. Presnovodnye vdorosli Ukrainskoj SSR : uchebnoe posobie [Freshwater algae of the Ukrainian SSR : textbook] / A. V. Topachevskiy, N. P. Masyuk // Kiev : Vishcha shkola, 1984. – 336 p.
 17. Metodika vypolneniya izmerenij pH v vodah potentsiometricheskim metodom. PND F 14.1.2.3:4.121-97 (FR.1.31.2007.03794) [Methodology for performing measurements of pH in waters by potentiometric method. PND F 14.1.2.3:4.121-97 (FR.1.31.2007.03794)]. – Syktyvkar : Institute of biology of Komi science center of Ural Department of RAS, 2004.
 18. Metodika vypolneniya izmerenij pH v vodah potentsiometricheskim metodom. PND F 14.1.2.3:4.121-97 (FR.1.31.2007.03794) [Procedure for measuring the mass concentration of ammonia and ammonium ions in drinking, natural and waste waters by photometric method with Nessler's reagent. PND F 14.1.2:4.276-2013, (FR.1.31.2013.16660)] – Syktyvkar : Institute of biology of Komi science center of Ural Department of RAS. – 2013.
 19. Metodika vypolneniya izmerenij massovoj koncentracii elementov v probah pit'evoj, prirodnyh, stochnyh vod i atmosferyh osadkov metodom atomno-emissionnoj spektrometrii s induktivno-svyazannoj plazmoj. PND F 14.1.2:4.135-98 [Methodology for measuring the mass concentration of elements in samples of drinking, natural, waste water and atmospheric precipitation by inductively coupled plasma atomic emission spectrometry. PND F 14.1.2:4.135-98]. – Syktyvkar : Institute of biology of Komi science center of Ural department of RAS, 2008.
 20. Metodika vypolneniya izmerenij massovoj koncentracii elementov v probah pit'evoj, prirodnyh, stochnyh vod i atmosferyh osadkov metodom atomno-emissionnoj spektrometrii s induktivno-svyazannoj plazmoj. PND F 14.1.2:4.135-98 [Methodology for performing measurements of the amino acid content of plant proteins by liquid chromatography on ion-exchange resins, Measurement Procedure No. 88-17641-97-2010 (AH/1/31/2014/17660)]. – Syktyvkar : Institute of biology of Komi science center of Ural department of RAS, 2010.
 21. Gogonin, A. V. Sozdanie konsorciuma mikrovdoroslej s optimal'nym sostavom i titrom kletok [Creating a consortium of microalgae with optimal composition and cell titre] / A. V. Gogonin, I. V. Novakovskaya // *Materialy dokladov III Vserossijskoj (XVIII) molodezhnoj nauchnoj konferencii «Molodezh' i nauka na Severe» (s elementami nauchnoj shkoly)*. – [Proceedings of the III All-Russian (XVIII) Youth Scientific Conference «Youth and Science in the North» (with elements of the scientific school)]. –

- Syktyvkar, 2018. – P. 80–81.
22. Markou, G. Microalgal and cyanobacterial cultivation: the supply of nutrients / G. Markou, D. Vandamme, K. Muylaert // *Water Research*. – 2014. – Vol. 65. – P. 186–202. – DOI: 10.1016/j.watres.2014.07.025
 23. Andersen, R. A. The microalgal cell. In A. Richmond & Q. Hu (Eds.) / R. A. Andersen // *Handbook of Microalgal Culture : Applied Phycology and Biotechnology*. – 2013. – P. 3–20.
 24. Barsanti, L. Algae: anatomy, biochemistry, and biotechnology / L. Barsanti, P. Gualtieri // Boca Raton : CRC Press, 2006. – 301 p. – DOI: 10.1002/9781118567166.ch1
 25. Priyadarshini, E. Heavy metal resistance in algae and its application for metal nanoparticle synthesis / E. Priyadarshini, S. S. Priyadarshini, N. Pradhan // *Applied Microbiology and Biotechnology*. – 2019. – Vol. 103. – P. 3297–3316. – DOI: 10.1007/s00253-019-09685-3
 26. Microalgae: a potential alternative to health supplementation for humans / A. K. Koyande, K. W. Chew, K. Rambabu [et al.] // *Food Science and Human Wellness*. – 2019. – Vol. 8. – P. 16–24. – DOI: 10.1016/j.fshw.2019.03.001
 27. FAO/WHO. Report of a Joint FAO/WHO Expert Committee. In: Food and Agriculture Organization (ed) *Energy and Protein Requirements*. 1973.
 28. Amino acids, fatty acids, and peptides in microalgae biomass harvested from phycoremediation of swine wastewaters / W. Michelon, M. L. B. da Silva, A. Matthiensen [et al.] // *Biomass Conversion and Biorefinery*. – 2022. – Vol. 12. – P. 869–880. – DOI: 10.1007/s13399-020-01263-2
 29. Chemical composition of cyanobacteria grown in diluted, aerated swine wastewater / R. O. Canizares-Villanueva, A. R. Dominguez, M. S. Cruz, E. Rios-Leal // *Bioresource Technology*. – 1995. – Vol. 51. – P. 111–116.
 30. Microalgae, soil and plants: A critical review of microalgae as renewable resources for agriculture / A. L. Alvarez, S. L. Weyers, H. M. Goemann [et al.] // *Algal Research*. – 2021. – Vol. 54. – 102200. – DOI: 10.1016/j.algal.2021.102200
 31. Effect of elements availability on the decomposition and utilization of S-containing amino acids by microorganisms in soil and soil solutions / Q. Ma, R. Yao, X. Liu [et al.] // *Plant and Soil*. – 2024. – DOI: 10.1007/s11104-024-06864-8
 32. Competition for two sulphur containing amino acids (cysteine and methionine) by soil microbes and maize roots in the rhizosphere / D. Wang, J. Wang, D. R. T. Ge Chadwick, D. L. Jones // *Biology and Fertility of Soils*. – 2023. – Vol. 59. – P. 697–704. – DOI: 10.1007/s00374-023-01724-6
 33. Amino acids in the root exudates of *Agave lechuguilla* Torr. Favor the recruitment and enzymatic activity of nutrient-improvement Rhizobacteria / G. M. la Rosa, F. García-Oliva, C. Ovando-Vázquez [et al.] // *Microbial Ecology*. – 2023. – Vol. 86. – P. 1176–1188. – DOI: 10.1007/s00248-022-02162-x
 34. Protein-restricted diet balanced for lysine, methionine, threonine, and tryptophan for nursery pigs elicits subsequent compensatory growth and has long term effects on protein metabolism and organ development / Y. Sun, T. Teng, G. Bai, Sh [et al.] // *Animal Feed Science and Technology*. – 2020. – Vol. 270. – 114712. – DOI: 10.1016/j.anifeedsci.2020.114712
 35. Siegert, W. The relevance of glycine and serine in poultry nutrition: a review / W. Siegert, M. Rodehutschord // *British Poultry Science*. – 2019. – Vol. 60, N 5. – P. 579–588. – DOI: 10.1080/00071668.2019.1622081
 36. He, W. Amino Acid Nutrition and Metabolism in Chickens / W. He, P. Li, G. Wu // *Advances in Experimental Medicine and Biology*. – 2021. – Vol. 1285. – P. 109–131. – DOI: 10.1007/978-3-030-54462-1_7
 37. Yang, Z. Physiological effects of dietary amino acids on gut health and functions of swine / Z. Yang, S. F. Liao // *Frontiers in Veterinary Science*. – 2019. – Vol. 6. – P. 1–13. – DOI: 10.3389/fvets.2019.00169

Благодарность (госзадание):

Работа выполнена при финансировании Государственного задания № 1021051101411-4-1.6.23 «Научно-обоснованные биотехнологии для улучшения экологической обстановки и здоровья человека на Севере»

Авторы выражают благодарность сотрудникам экоаналитической лаборатории Института биологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН, сотрудникам отдела флоры и растительности Севера Института биологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН к.б.н. Е. Н. Патовой, к.б.н. И. В. Новаковской.

Acknowledgements (state task)

Информация об авторе:

Гогонин Александр Владимирович – кандидат биологических наук, ведущий инженер лаборатории биохимии и биотехнологии; <https://orcid.org/0000-0003-1401-7412> (Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения Рос-

сийской академии наук – обособленное подразделение Федерального государственного бюджетного учреждения науки Федеральный исследовательский центр «Коми научный центр Уральского отделения Российской академии наук»; Российская Федерация, 167982, Республика Коми, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28; e-mail: gogonin@ib.komisc.ru).

Щемелинина Татьяна Николаевна – кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории биохимии и биотехнологии; Scopus Author ID – 56711948200, <https://orcid.org/0000-0002-4052-6424> (Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук – обособленное подразделение Федерального государственного бюджетного учреждения науки Федеральный исследовательский центр «Коми научный центр Уральского отделения Российской академии наук»; Российская Федерация, 167982, Республика Коми, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28; e-mail: tatyana_komi@mail.ru).

Анчугова Елена Михайловна – младший научный сотрудник лаборатории биохимии и биотехнологии; Scopus Author ID – 56711975900, <https://orcid.org/0000-0002-7912-3518> (Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук – обособленное подразделение Федерального государственного бюджетного учреждения науки Федеральный исследовательский центр «Коми научный центр Уральского отделения Российской академии наук»; Российская Федерация, 167982, Республика Коми, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28; e-mail: anchugova@ib.komisc.ru).

Author:

Alexander V. Gogonin – PhD (Biology), Leading Engineer of the Laboratory of Biochemistry and Biotechnology; <https://orcid.org/0000-0003-1401-7412> (Institute of Biology of Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences (IB FRC Komi SC UB RAS); 28 Kommunisticheskaya st., 167982 Syktyvkar, Komi Republic, Russia; e-mail: gogon-in@ib.komisc.ru).

Tatiana N. Shchemelinina – PhD (Biology), Senior researcher of the Laboratory of biochemistry and biotechnology; Scopus Author ID 56711948200, <https://orcid.org/0000-0002-4052-6424> (Institute of Biology of Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences (IB FRC Komi SC UB RAS); 28 Kommunisticheskaya st., 167982 Syktyvkar, Komi Republic, Russia; e-mail: tatyana_komi@mail.ru).

Elena M. Anchugova – junior researcher of the Laboratory of biochemistry and biotechnology; Scopus Author ID 56711975900, <https://orcid.org/0000-0002-7912-3518> (Institute of Biology of Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences (IB FRC Komi SC UB RAS); 28 Kommunisticheskaya st., 167982 Syktyvkar, Komi Republic, Russia; e-mail: anchugova@ib.komisc.ru).

Для цитирования:

For citation:

Дата поступления статьи:

Прошла рецензирование:

Принято решение о публикации:

Received:

Reviewed:

Accepted:

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

Т.К. Головки, М.А. Шелякин

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

Аннотация

Лишайники – древнейшие симбиотические организмы. Их талломы представляют собой структуру, созданную микобактерией для популяции клеток фотобактерии, присутствие которой превращает грибной гетеротрофный организм в автотрофную ассоциацию. В статье обобщены результаты эколого-физиологических исследований лишайников таежной зоны европейского северо-востока России. Представлены и проанализированы данные о фотосинтетической активности, влиянии факторов внешней среды на поглощение CO₂ и реакциях, направленных на тонкую настройку функциональной структуры и метаболизма лишайников к условиям обитания. Продемонстрирована значимость типа фотобактерии для функционирования всей ассоциации. Показано, что цианобактериальные лишайники отличались более высоким содержанием азота и интенсивным метаболизмом по сравнению с хлоролишайниками. У большинства исследованных видов лишайников содержание хлорофилла а варьировало в пределах 0.4–0.8 мг/г сухой массы таллома, концентрация каротиноидов была в 2.5–3 раза меньше. Максимум нетто-поглощения CO₂ наблюдался при температуре 15–20°C и относительном содержании воды в талломах около 60%. Насыщение фотосинтеза светом отмечали при плотности потока ФАР в 4–5 раз меньше полной солнечной. Выявлены эффекты воздействия на талломы УФ-радиации и загрязнения среды бокситовой пылью. Намечены перспективные направления дальнейших исследований лишайников.

Ключевые слова:

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

Введение

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

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

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

T.K. Golovko, M.A. Shelyakin

Institute of Biology of Komi Science Center of Ural Branch of RAS,
Syktyvkar
golovko@ib.komisc.ru

Abstract

Lichens are the oldest symbiotic organisms. Their thallus represents a structure created by a mycobiont for a population of photobiont cells, the presence of which transforms a fungal heterotrophic organism into an autotrophic association. The review article summarizes the results of ecological and physiological studies of lichens in the taiga zone on the European North-East of Russia. Data on the photosynthetic activity and the effects of environmental factors on the thallus photosynthesis, and reactions aimed at fine-tuning the functional structure and metabolism of lichens to habitat conditions are presented and analyzed. The importance of the photobiont type for the functioning of the entire lichen association is demonstrated. It was found that cyanobiont lichens were characterized by a higher nitrogen content and intensive metabolism compared with chlorobiont ones. In most of the studied lichen species, the content of chlorophyll a varied within 0.4–0.8 mg/g of the dry mass of thallus, and the concentration of carotenoids was 2.5–3 times less. The maximum net uptake of CO₂ in lichens was observed at a temperature of 15–20°C and a relative water content of about 60%. The saturation of photosynthesis with light was noted at a photosynthetic photon flux density 4–5 times less than the total solar one. The effects of exposure to UV radiation and environmental pollution with bauxite dust on thalli have been revealed. Promising directions for further research are outlined.

Keywords:

lichens, biology, physiology, photosynthesis, taiga zone, European Northeast

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

тически положил начало физиологическим исследованиям этих уникальных фототрофных организмов и получил ценный материал для понимания их биологии.

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

Зеленые водоросли поставляют клеткам микобионта сахароспирты, тогда как цианобактерии – глюкозу и продукты биологической азотфиксации [4, 5]. Благодаря этому талломы цианолишайников содержат больше азота по сравнению с талломами хлоролишайников. По нашим данным [6] концентрация азота в сухой массе талломов цианолишайников составляла в среднем 3.5%, тогда как у хлоролишайников была в 4 раза меньше. У лишайников с обоими типами фотобионта, зеленые водоросли, как правило, осуществляют фотосинтез, а цианобактерии – азотфиксацию. Содержание азота в лишайниках с зеленой водорослью и цианопрокариотами составляет в среднем около 2.3%. Так, например, у трехкомпонентного лишайника *Lobaria pulmonaria* на долю сахароспиртов приходилось 75% пула сахаров, а содержание азота было немногим выше 2% сухой массы таллома [7]. Лишайники с высоким содержанием азота характеризовались повышенным накоплением белковых и свободных аминокислот [8], что коррелировало с их более высокой метаболической активностью и способностью к быстрому росту. Микобионт может регулировать численность популяции клеток фотобионта, стимулировать синтез и выделение продуктов ассимиляции. Однако механизмы такой регуляции доподлинно неизвестны. По некоторым оценкам, микобионт получает 40–50% всего ассимилированного клетками фотобионта углерода, значительная часть которого используется грибным компонентом для дыхания и синтеза лишайниковых веществ. Лишайниковые вещества концентрируются на поверхности гиф микобионта и могут составлять от 1 до 5% сухой массы таллома [9].

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

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

пределах от 0.16 мг/г до 1.3 мг/г сухой массы [11]. Виды с низким и высоким содержанием хлорофилла были обнаружены как среди хлоро-, так и среди цианолишайников. У большинства лишайников количество Хл а составляло 0.4–0.8 мг/г при медианном значении около 0.60 мг/г. Концентрация каротиноидов была в 2.5–3 раза меньше, чем зеленых пигментов. При этом талломы с высоким содержанием хлорофиллов накапливали больше каротиноидов. Между накоплением зеленых и желтых пигментов существует прямая связь ($r = 0.96$). Так как подавляющая часть (85–90%) биомассы талломов представлена гетеротрофными клетками микобионта, то по содержанию фотосинтетических пигментов лишайники сильно уступают листьям высших растений. Например, у лишайника *L. pulmonaria* четко очерченный альгальный слой составлял ~17% (46 ± 6 мкм) толщины таллома, клетки зеленой водоросли имели в диаметре 4.5 ± 0.7 мкм [7].

Лишайники принято относить к фототрофным организмам со сравнительно низкой фотосинтетической активностью. У гидратированных и адаптированных в оптимальных условиях исследованных нами видов лишайников скорость видимого поглощения CO_2 (Φ_n) варьировала в широких пределах, от 0.5 до 5 мг/г сухой массы ч. При этом лишайники с высоким содержанием азота характеризовались более интенсивным фотосинтезом.

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

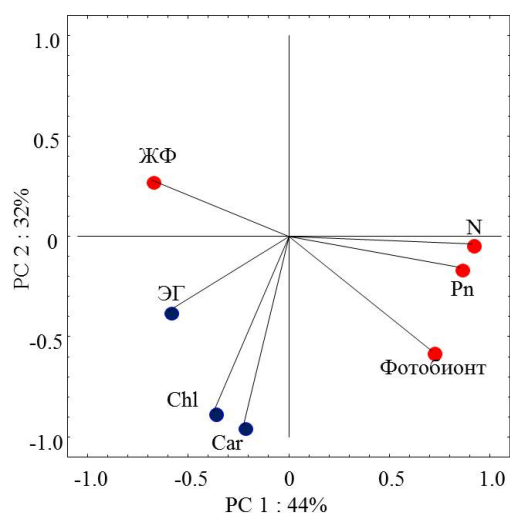


Рисунок 1. Анализ функциональных параметров 16 видов лишайников с использованием метода главных компонент. Обозначения: Pn – нетто-поглощение CO_2 , N – азот, Chl – хлорофилл, Car – каротиноиды, ЖФ – жизненная форма, ЭГ – экологическая группа; PC1 – главная компонента 1 (●), PC2 – главная компонента 2 (●).

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

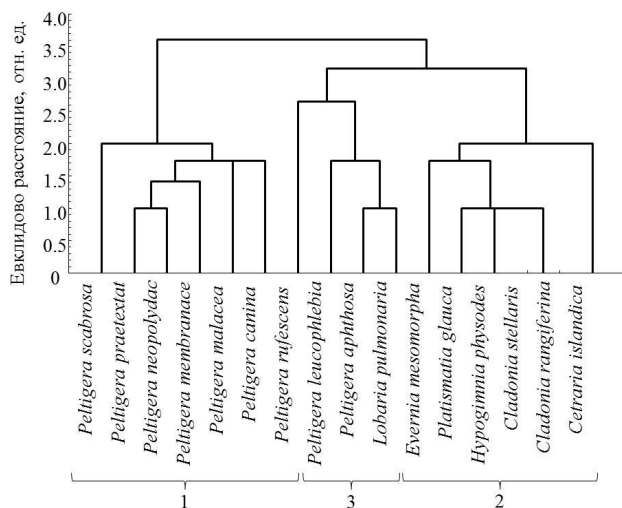


Рисунок 2. Кластерное распределение изученных видов лишайников на основе значений функциональных параметров, вносящих основной вклад в дисперсию при анализе главных компонент (см. рис. 1). Изученные виды подразделились на две группы: первая объединила все цианобионтные виды (1), вторая группа разделилась еще на два кластера: хлоролишайники (2) и лишайники с обоими типами фотобионтов (3).

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

Результаты наших исследований зависимости нетто-поглощения CO_2 от температуры, освещенности и содержания воды в талломах согласуются с отмеченными ранее другими авторами фактами повышения метаболической активности и роста бореальных видов лишайников в весенний и осенний периоды с умеренно теплой и влажной погодой. Летом при высокой температуре и низкой влажности среды, талломы быстро теряют влагу и в дневные часы у них часто наблюдается выделение CO_2 , что обусловлено преобладанием дыхания микобионта над ассимиляционной активностью клеток фотобионта. Максимальные величины нетто-поглощения CO_2 были зарегистрированы нами при температуре талломов 15–20°C, относительном содержании в них воды около 60% и плотности потока ФАР почти на порядок ниже полной солнечной [15, 16].

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

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

давливающая часть массы таллома лишайников приходится на грибной компонент, то изменения в соотношении дыхательных путей под влиянием УФ-В мы связываем с реакцией микобионта. Исследования, выполненные на клетках зеленой водоросли, изолированных после облучения талломов *P. arthosa*, подтвердили это предположение [22]. Полученные данные прямо указывают на участие антиоксидантной системы и дыхания в формировании устойчивости лишайников к УФ-В излучению и, следовательно, сохранении способности к фотосинтезу.

На примере модельного вида *L. pulmonaria* нами установлены закономерности изменения функциональных параметров ФСА фотобионта и адаптивные реакции энерго-пластического метаболизма лишайника в годичном цикле [23]. Показано, что отобранные в зимний период (январь) образцы проявляли фотохимическую активность и способность ассимилировать CO_2 после кратковременной гидратации и акклимации в комнатных условиях. Уже в первые минуты потенциальный квантовый выход фотосистемы II (F_v/F_m) превышал 0.5 отн. ед., а спустя 1 ч достигал 0.7 отн. ед., что близко к максимальным значениям F_v/F_m , зарегистрированным у хлоробионтных лишайников [24]. Скорость нетто-поглощения CO_2 восстанавливалась медленнее, и только спустя 20 ч с начала акклимации достигала величин, свойственных гидратированным талломам в оптимальных свето-температурных условиях. Полученные результаты свидетельствуют о высокой сохранности ФСА в зимний период и способности к быстрому восстановлению фотосинтеза с наступлением благоприятных условий среды.

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

роксидации, увеличение содержания пероксида водорода и повышение уровня активности ферментов, участвующих в нейтрализации активных форм кислорода [27, 28]. Такие симптомы можно рассматривать как предупредительный сигнал о негативных изменениях в окружающей среде для лишайнобиоты, как важного компонента лесных экосистем. Следовательно, функциональные показатели могут служить чувствительным индикатором стресса и нарушения процессов жизнедеятельности лишайников в условиях антропогенного загрязнения среды задолго до появления видимых повреждений талломов.

Заключение

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

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

Источники и литература

1. Флора лишайников России: биология, экология, разнообразие, распространение и методы изучения лишайников / под ред. М. П. Андреева и Д. Е. Гимельбрант. – Москва ; Санкт-Петербург : Товарищество научных изданий КМК, 2014. – 392 с.
2. Манойленко, К. В. Академик А. С. Фаминцын: от фундаментальной науки к запросам сельского хозяйства / К. В. Манойленко // Сельскохозяйственная биология. – 2010. – Т. 45, № 1. – С. 117–121.
3. Войцехович, А. А. Фотобионты лишайников. I: Разнообразие, экологические особенности, взаимоотношения и пути совместной эволюции с микобионтом / А. А. Войцехович, Т. И. Михайлюк, Т. М. Дариенко // Альгология. – 2011. – Т. 21. – С. 3–26.
4. Honegger, R. Metabolic interactions at the mycobiont-photobiont interface in lichens / R. Honegger // Plant

- Relationships / eds. G. C. Carroll, P. Tiudzynsk. – Berlin Heidelberg : Springer, 1997. – P. 209–221.
5. Nash III, T. H. Nitrogen, its metabolism and potential contribution to ecosystems / T. H. Nash III // *Lichen biology* / ed. T. H. Nash III. – Cambridge Univ. Press, 2008. – P. 216–251.
 6. Табаленкова, Г. Н. Элементный состав биомассы некоторых лишайников бореальной зоны на европейском Северо-Востоке / Г. Н. Табаленкова, И. В. Далькэ, Т. К. Головки // *Известия Самарского научного центра Российской академии наук*. – 2016. – Т. 18, № 2. – С. 221–225.
 7. Функциональная экология лишайника *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. в таежной зоне на европейском северо-востоке России / Т. К. Головки, И. В. Далькэ, О. В. Дымова [и др.] // *Известия Коми научного центра УрО РАН*. – 2018. – № 3 (35). – С. 23–33. – DOI: 10.19110/1994-5655-2018-3-23-33
 8. Табаленкова, Г. Н. Аминокислотный состав биомассы некоторых лишайников таежной зоны на европейском Северо-Востоке / Г. Н. Табаленкова, И. В. Далькэ, И. Г. Захожий // *Известия Самарского научного центра Российской академии наук*. – 2017. – Т. 19, № 2 (3). – С. 556–560.
 9. Рандланг, Т. Особенности вторичного метаболизма и хемосистематика лишайников / Т. Рандланг, А. Саар // *Флора лишайников России: биология, экология, разнообразие, распространение и методы изучения лишайников*. – Москва ; Санкт-Петербург : Товарищество научных изданий КМК, 2014. – С. 142–160.
 10. Blankenship, R. E. Molecular mechanisms of photosynthesis / R. E. Blankenship. – Blackwell Science Ltd., 2002. – 321 p.
 11. Фотосинтетические пигменты и азот в талломах лишайников бореальной флоры / Т. К. Головки, О. В. Дымова, Г. Н. Табаленкова, Т. Н. Пыстина // *Теоретическая и прикладная экология*. – 2015. – № 4. – С. 74–80.
 12. Oliver, M. J. Desiccation-tolerance of plant tissues: A mechanistic overview / M. J. Oliver, J. D. Bewley // *Horticultural Reviews*. – John Wiley & Sons, Ltd, 1996. – P. 171–213. – DOI: 10.1002/9780470650608.ch3
 13. Kappen, L. Opportunistic growth and desiccation tolerance: the ecological success of poikilohydrous autotrophs / L. Kappen, F. Valladares // *Handbook of Functional Plant Ecology* / eds. F. Pugnaire, F. Valladares. – New York : Marcel Dekker, Inc., 1999. – P. 9–80.
 14. Пыстина, Т. Н. Лишайники таежных лесов европейского Северо-Востока: подзоны южной и средней тайги / Т. Н. Пыстина. – Екатеринбург : Уральское отделение РАН, 2003. – 239 с.
 15. Устойчивость лишайников бореальной зоны к воздействию природных и антропогенных факторов / Т. К. Головки, И. Г. Захожий, И. В. Далькэ [и др.] // *Биологические аспекты распространения, адаптации и устойчивости растений : материалы Всероссийской (с международным участием) научной конференции (15–18 мая 2016 г., Саранск)*. – Саранск : Изд-во Мордовского ун-та, 2016. – С. 94–97.
 16. Головки, Т. К. Эколого-биологические и функциональные свойства лишайников таежной зоны европейского северо-востока России (обзор) / Т. К. Головки, М. А. Шелякин, Т. Н. Пыстина // *Теоретическая и прикладная экология*. – 2020. – № 1. – С. 6–13. – DOI: 10.25750/1995-4301-2020-1-006-013
 17. Photoprotection in lichens: adaptations of photobionts to high light / R. P. Beckett, F. Minibayeva, K. A. Solhaug, T. Roach // *Lichenologist*. – 2021. – Vol. 53. – P. 21–33. – DOI: 10.1017/S0024282920000535
 18. Beckett, R. P. Adaptations of lichens to fluctuating light – gaps in forest, gaps in our knowledge / R. P. Beckett, F. V. Minibayeva // *Лишайники: от молекул до экосистем : материалы докладов Международной конференции (1–5 июля 2024 г., Сыктывкар) [Электронное издание]*. – Сыктывкар, 2024. – С. 9–11 – DOI: 10.5281/zenodo.13284771
 19. Минибаева, Ф. В. Пигменты лишайников: «цветная» стратегия стрессовой устойчивости / Ф. В. Минибаева // *Лишайники: от молекул до экосистем : материалы докладов Международной конференции (1–5 июля 2024 г., Сыктывкар) [Электронное издание]*. – Сыктывкар, 2024. – С. 59–61. – DOI: 10.5281/zenodo.13284771
 20. Shelyakin, M. A. The effect of UV-B radiation on the antioxidant system in the *Peltigera aphthosa* and *Peltigera rufescens* lichens / M. A. Shelyakin, E. V. Silina, T. K. Golovko // *J. Sib. Fed. Univ. Biol.* – 2021. – Vol. 14, N 3. – P. 328–338. – DOI: 10.17516/1997-1389-0359
 21. Beckett, R. P. Stress physiology and the symbiosis / R. P. Beckett, I. Kranner, F. V. Minibayeva // *Lichen biology* / ed. Nash. – Cambridge : Cambridge University Press, 2008. – P. 134–151.
 22. UV-B induced changes in respiration and antioxidant enzyme activity in the foliose lichen *Peltigera aphthosa* (L.) Willd. / M. Shelyakin, R. Malyshev, E. Silina [et al.] // *Acta Physiologiae Plantarum*. – 2022. – Vol. 44. – P. 116. – DOI: 10.1007/s11738-022-03457-9
 23. Photosynthetic and respiratory capacity of foliose lichen *Lobaria pulmonaria* throughout the annual cycle / M. A. Shelyakin, I. G. Zakhochiy, I. V. Dalke [et al.] // *Russian Journal of Plant Physiology*. – 2021. – Vol. 68, N 6. – P. 1048–1058. – DOI: 10.1134/S1021443721060182
 24. Rasche, U. Evaluation of instant light-response curves of chlorophyll fluorescence parameters obtained with a portable chlorophyll fluorometer on site in the field / U. Rascher, M. Liebig, U. Lüttge // *Plant Cell Environ.* – 2000. – Vol. 23. – P. 1397. – DOI: 10.1046/j.1365-3040.2000.00650.x
 25. Бязров, Л. Г. Лишайники в экологическом мониторинге / Л. Г. Бязров. – Москва : Научный мир, 2002. – 336 с.
 26. Zakhochiy, I. G. Accumulation and localization of metals in lichen thallus under conditions of dust pollution during open mining of boxite deposits / I. G. Zakhochiy, M. A. Shelyakin // *Russian Journal of Ecology*. – 2024. – Vol. 55, N 1. – P. 32–41. – DOI: 10.1134/S106741362401009
 27. Effects of dust pollution on photosynthesis and respiration parameters of lichens in the bauxite mine area / M. A. Shelyakin, I. G. Zakhochiy, I. V. Dalke [et al.] // *Russian Journal of Plant Physiology*. – 2024. – Vol. 71. – P. 116. – DOI: 10.1134/S1021443724605536

28. Реакция лишайников на загрязнение среды при добыче бокситовой руды в таежной зоне / Т. К. Головки, М. А. Шелякин, И. Г. Захожий [и др.] // Теоретическая и прикладная экология. – 2018. – № 2. – С. 44–53. – DOI: 10.25750/1995-4301-2018-2-044/2-053/1

References

1. Flora lishaynikov Rossii : biologiya, ekologiya, raznoobrazie, rasprostraneniye i metody izucheniya lishaynikov [Lichen flora of Russia: Biology, ecology, diversity, distribution and methods of studying lichens] / eds. M. P. Andreyev and D. Ye. Gimel'brant. – Moscow ; Saint-Petersburg : Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2014. – 392 p.
2. Manoylenko, K. V. Akademik A. S. Famintsyn: ot fundamental'noy nauki k zaprosam sel'skogo khozyaystva [A. S. Famintsyn: from fundamental science to agricultural needs] / K. V. Manoylenko // Sel'skokhozyaystvennaya biologiya [Agricultural biology]. – 2010. – Vol. 45, N 1. – P. 117–121.
3. Voytsekhovich, A. A. Fotobionty lishaynikov. I: Raznoobrazie, ekologicheskiye osobennosti, neprinyatiye i put' sovmestnoy evolyutsii s mikobiontom [Lichen photobionts. I: Diversity, ecological features, relationships and ways of coevolution with the mycobiont] / A. A. Voytsekhovich, T. I. Mikhaylyuk, T. M. Dariyenko // Al'gologiya [Algology]. – 2011. – Vol. 21. – P. 3–26.
4. Honegger, R. Metabolic interactions at the mycobiont-photobiont interface in lichens / R. Honegger // Plant Relationships / eds. G. C. Carroll, P. Tiudzynsk. – Berlin Heidelberg : Springer, 1997. – P. 209–221.
5. Nash III, T. H. Nitrogen, its metabolism and potential contribution to ecosystems / T. H. Nash III // Lichen biology / ed. T. H. Nash III. – Cambridge Univ.Press, 2008. – P. 216–251.
6. Tabalenkova, G. N. Elementnyy sostav biomassy nekotorykh lishaynikov boreal'noy zony na Yevropeyskom Severo-Vostoke [Elemental composition of the biomass of some lichens of the boreal zone in the European North-East] / G. N. Tabalenkova, I. V. Dalke, T. K. Golovko // Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra Rossiyskoy akademii nauk [Bulletin of the Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences]. – 2016. – Vol. 18, N 2. – P. 221–225.
7. Funktsional'naya ekologiya lishaynika Lobaria pulmonaria (L.) Hoffm. v tayezhnoy zone na yevropeyskom severo-vostoke Rossii [Functional ecology of the lichen Lobaria pulmonaria (L.) Hoffm. in the taiga zone in the European north-east of Russia] / T. K. Golovko, I. V. Dalke, O. V. Dymova [et al.] // Izvestiya Komi nauchnogo tsentra UrO RAN [Bulletin of the Komi Scientific Center of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences]. – 2018. – N 3 (35). – P. 23–33. – DOI: 10.19110/1994-5655-2018-3-23-33
8. Tabalenkova, G. N. Aminokislotnyy sostav biomassy nekotorykh lishaynikov tayezhnoy zony na Yevropeyskom Severo-Vostoke [Amino acid composition of the biomass of some lichens of the taiga zone in the European North-East] / G. N. Tabalenkova, I. V. Dalke, I. G. Zakhozhiy // Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra Rossiyskoy akademii nauk [Bulletin of the Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences]. – 2017. – Vol. 19, N 2 (3). – P. 556–560.
9. Randlang, T. Osobennosti vtorichnogo metabolizma i khemosistematika lishaynikov [Features of secondary metabolism and chemosystematics of lichens] / T. Randlang, A. Saag // Flora lishaynikov Rossii: biologiya, ekologiya, raznoobrazie, rasprostraneniye i metody izucheniya lishaynikov [Lichen flora of Russia: biology, ecology, diversity, distribution and methods of studying lichens]. – Moscow ; Saint-Petersburg : Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2014. – P. 142–160.
10. Blankenship, R. E. Molecular mechanisms of photosynthesis / R. E. Blankenship. – Blackwell Science Ltd., 2002. – 321 p.
11. Fotosinteticheskiye pigmenty i azot v tallomakh lishaynikov boreal'noy flory [Photosynthetic pigments and nitrogen in thalli of boreal flora lichens] / T. K. Golovko, O. V. Dymova, G. N. Tabalenkova, T. N. Pystina // Teoreticheskaya i prikladnaya ekologiya [Theoretical and Applied Ecology]. – 2015. – N 4. – P. 74–80.
12. Oliver, M. J. Desiccation-tolerance of plant tissues: A mechanistic overview / M. J. Oliver, J. D. Bewley // Horticultural Reviews. – John Wiley & Sons, Ltd, 1996. – P. 171–213. – DOI: 10.1002/9780470650608.ch3
13. Kappen, L. Opportunistic growth and desiccation tolerance: the ecological success of poikilohydrous autotrophs / L. Kappen, F. Valladares // Handbook of Functional Plant Ecology / eds. F. Pugnaire, F. Valladares. – New York : Marcel Dekker, Inc., 1999. – P. 9–80.
14. Pystina, T. N. Lishayniki tayozhnykh lesov Yevropeyskogo Severo-Vostoka: podzony yuzhnoy i sredney taygi [Lichens of taiga forests of the European North-East: sub-zones of the southern and middle taiga] / T. N. Pystina. – Ekaterinburg : Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, 2003. – 239 p.
15. Ustoychivost' lishaynikov boreal'noy zony k vozdeystviyu prirodnykh i antropogennykh faktorov [Resistance of boreal zone lichens to the impact of natural and anthropogenic factors] / T. K. Golovko, I. G. Zakhozhiy, I. V. Dalke [et al.] // Biologicheskiye aspekty rasprostraneniya, adaptatsii i ustoychivosti rasteniy : materialy vserossiyskoy (s mezhdunarodnym uchastiyem) nauchnoy konferentsii (15–18 maya 2016 g., Saransk) [Biological aspects of distribution, adaptation and resistance of plants: materials of the all-Russian (with international participation) scientific conference (May 15–18, 2016, Saransk)]. – Saransk : Izd-vo Mordovskogo un-ta, 2016. – P. 94–97.
16. Golovko, T. K. Ekologo-biologicheskiye i funktsional'nyye svoystva lishaynikov tayezhnoy zony yevropeyskogo severo-vostoka Rossii (obzor) [Ecological, biological and functional properties of lichens of the taiga zone of the European north-east of Russia (review)] / T. K. Golovko, M. A. Shelyakin, T. N. Pystina // Teoreticheskaya i prikladnaya ekologiya [Theoretical and Applied Ecology]. – 2020. – N 1. – P. 6–13. – DOI: 10.25750/1995-4301-2020-1-006-013

17. Photoprotection in lichens: adaptations of photobionts to high light / R. P. Beckett, F. Minibayeva, K. A. Solhaug, T. Roach / *Lichenologist*. – 2021. – Vol. 53. – P. 21–33. – DOI: 10.1017/S0024282920000535
18. Beckett, R. P. Adaptations of lichens to fluctuating light – gaps in forest, gaps in our knowledge / R. P. Beckett, F. V. Minibayeva // *Lishayniki: ot molekul do ekosistem: materialy dokladov Mezhdunarodnoy konferentsii (1–5 iyulya 2024 g., Syktyvkar)* [Lichens: from molecules to ecosystems: Proceedings of the International Conference (July 1–5, 2024, Syktyvkar)] : [Electronic book]. – Syktyvkar, 2024. – P. 9–11. – DOI: 10.5281/zenodo.13284771
19. Minibayeva, F. V. Pigmenty lishaynikov: «tsvetnaya» strategiya stressovoy ustoychivosti [Lichen pigments: a «color» strategy of stress resistance] / F. V. Minibayeva // *Lishayniki: ot molekul do ekosistem: materialy dokladov Mezhdunarodnoy konferentsii (1–5 iyulya 2024 g., Syktyvkar)* [Lichens: from molecules to ecosystems: Proceedings of the International Conference (July 1–5, 2024, Syktyvkar)] : [Electronic book]. – Syktyvkar, 2024. – P. 59–61. – DOI: 10.5281/zenodo.13284771
20. Shelyakin, M. A. The effect of UV-B radiation on the antioxidant system in the *Peltigera aphthosa* and *Peltigera rufescens* lichens / M. A. Shelyakin, E. V. Silina, T. K. Golovko // *J. Sib. Fed. Univ. Biol.* – 2021. – Vol. 14, N 3. – P. 328–338. – DOI: 10.17516/1997-1389-0359
21. Beckett, R. P. Stress physiology and the symbiosis / R. P. Beckett, I. Kranner, F. V. Minibayeva // *Lichen biology*. Nash TH (ed). – Cambridge : Cambridge University Press, 2008. – P. 134–151.
22. UV-B induced changes in respiration and antioxidant enzyme activity in the foliose lichen *Peltigera aphthosa* (L.) Willd. / M. Shelyakin, R. Malyshev, E. Silina [et al.] // *Acta Physiologiae Plantarum*. – 2022. – Vol. 44. – P. 116. – DOI: 10.1007/s11738-022-03457-9
23. Photosynthetic and respiratory capacity of foliose lichen *Lobaria pulmonaria* throughout the annual cycle / M. A. Shelyakin, I. G. Zakhochiy, I. V. Dalke [et al.] // *Russian Journal of Plant Physiology*. – 2021. – Vol. 68, N 6. – P. 1048–1058. – DOI: 10.1134/S1021443721060182
24. Rasche, U. Evaluation of instant light-response curves of chlorophyll fluorescence parameters obtained with a portable chlorophyll fluorometer on site in the field / U. Rascher, M. Liebig, U. Lüttge // *Plant Cell Environ.* – 2000. – Vol. 23. – P. 1397. – DOI: 10.1046/j.1365-3040.2000.00650.x
25. Byazrov, L. G. Lishayniki v ekologicheskom monitoringe [Lichens in environmental monitoring] / L. G. Byazrov. – Moscow : Nauchnyy mir, 2002. – 336 p.
26. Zakhochiy, I. G. Accumulation and localization of metals in lichen thallus under conditions of dust pollution during open mining of boxite deposits / I. G. Zakhochiy, M. A. Shelyakin // *Russian Journal of Ecology*. – 2024. – Vol. 55, N 1. – P. 32–41. – DOI: 10.1134/S106741362401009
27. Effects of dust pollution on photosynthesis and respiration parameters of lichens in the bauxite mine area / M. A. Shelyakin, I. G. Zakhochiy, I. V. Dalke [et al.] // *Russian Journal of Plant Physiology*. – 2024. – Vol. 71. – P. 116. – DOI: 10.1134/S1021443724605536
28. Reaktsiya lishaynikov na zagryazneniye sredey pri dobyche boksitovoy rudy v tayozhnoy zone [Reaction of lichens to environmental pollution during bauxite ore mining in the taiga zone] / T. K. Golovko, M. A. Shelyakin, I. G. Zakhochiy [et al.] // *Teoreticheskaya i prikladnaya ekologiya* [Theoretical and Applied Ecology]. – 2018. – N 2. – P. 44–53. – DOI: 0.25750/1995-4301-2018-2-044/2-053/1

Благодарность (госзадание):

Работа выполнена в рамках государственного задания по теме «Фотосинтез, дыхание и биоэнергетика растений и фототрофных организмов (физиолого-биохимические, молекулярно-генетические и экологические аспекты), № ГР 122040600021-4

Acknowledgements (state task)

Информация об авторе:

Author:

Для цитирования:

For citation:

Дата поступления статьи:

Прошла рецензирование:

Принято решение о публикации:

Received:

Reviewed:

Accepted:

Экстракт плодов черноплодной рябины (*Sorbaronia mitschurinii*) влияет на выживаемость *Drosophila melanogaster* с моделью бокового амиотрофического склероза в зависимости от концентрации

Н. В. Земская*, Е. Ю. Платонова*, Н. Р. Пакшина*, М. В. Шапошников*, А. А. Москалев**

* Институт биологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН, г. Сыктывкар

** Институт молекулярной биологии им. В. А. Энгельгардта РАН, г. Москва

zemskaia@ib.komisc.ru

Аннотация

Современное общество проявляет большую заинтересованность в здоровом долголетии и возможном замедлении возраст-зависимых заболеваний. Боковой амиотрофический склероз – нейродегенеративное заболевание, которое проявляется во взрослом возрасте (примерно в 60 лет), характеризуется потерей двигательной активности, дегенерацией двигательных нейронов в головном, спинном мозге и, в конечном счете, остановкой дыхания. В настоящее время данное заболевание является неизлечимым, и механизмы его воздействия мало изучены, но активно ведутся исследования терапевтических препаратов для дальнейшего снижения количества осложнений и отсрочивания негативных последствий заболевания. Ранее нами был показан положительный геропротекторный потенциал экстракта плодов черноплодной рябины (*Sorbaronia mitschurinii*) на линии дикого типа Canton-S при кратковременном применении, а также наблюдали увеличение медианной продолжительности жизни самцов и самок линии elav[c155]-Gal4>UAS-Aβ42, которая является моделью болезни Альцгеймера у дрозофилы. В настоящей работе была выдвинута гипотеза о возможном положительном эффекте экстракта черноплодной рябины в концентрациях 0.1, 1, 5 и 10 мг/мл на выживаемость линии *Drosophila* с моделью бокового амиотрофического склероза (с мутацией в гене Sod1n1). Установили, что этанольный экстракт ягод черноплодной рябины в концентрации 0.1 мг/мл увеличивал медианную продолжительность жизни самцов на 22 %. При добавлении в пищу экстракта в концентрациях 1 и 5 мг/мл наблюдали снижение медианной и максимальной продолжительности жизни самцов на 14 % ...

Ключевые слова:

Боковой амиотрофический склероз, черноплодная рябина, продолжительность жизни, экстракт, *Drosophila melanogaster*

Black chokeberry (*Sorbaronia mitschurinii*) fruit extract affects the survival on *Drosophila melanogaster* model of amyotrophic lateral sclerosis depending on concentration

N.V. Zemskaya*, E.Y. Platonova*, N.R. Pakshina*, M.V. Shaposhnikov*, A.A. Moskaev**

* Institute of Biology, Federal Research Centre, Komi Scientific Centre, Ural Branch, Russian Academy of Sciences, Syktyvkar

** Engelhardt Institute of Molecular Biology of Russian Academy of Sciences, Moscow

zemskaia@ib.komisc.ru

Abstract

Modern society has great interest in healthy longevity and possible slowing down of age-related diseases. Amyotrophic lateral sclerosis is a neurodegenerative disease that appears in adulthood (around 60 years of age), characterized by loss of motor activity, degeneration of motor neurons in the brain, spinal cord and finally respiratory arrest. The disease is currently incurable and its mechanisms are not widely understood, but therapeutic drugs are being actively researched to further reduce complications and delay the negative effects of the disease. Previously, we demonstrated the positive geroprotective potential of black chokeberry fruit extract (*Sorbaronia mitschurinii*) on the wild-type line Canton-S at short-term application, and observed an increase in the median lifespan of males and females of the elav[c155]-Gal4>UAS-Aβ42 line, which is a model of Alzheimer's disease in *Drosophila*. In the present work, we proposed a hypothesis of a possible positive effect of black chokeberry extract at concentrations of 0.1, 1, 5 and 10 mg/mL on the survival of a *Drosophila* line with a model of amyotrophic lateral sclerosis (with a mutation in the Sod1n1 gene). We found that ethanolic extract of black chokeberry at a concentration of 0.1 mg/mL increased the median lifespan of males by 22 %. When the extract was added to food at concentrations of 1 and 5 mg/mL, a decrease in median and maximum life expectancy of males by 14 % and 33 % respectively, was observed. However, ethanolic extract of black chokeberry at all concentrations studied had no statistically significant effect on female survival. These results indicate a potential neuroprotective effect of the extract of black chokeberry fruit.

Keywords:

Amyotrophic lateral sclerosis, Black chokeberry, lifespan, extract, *Drosophila melanogaster*

Введение

Боковой амиотрофический склероз (БАС) – нейродегенеративное заболевание центральной нервной системы, которое характеризуется прогрессирующей дегенерацией двигательных нейронов в головном и спинном мозге, мышечной слабостью, а также непосредственным старением организма (проявляется примерно в возрасте 60 лет) [1–4]. В конечном итоге прогрессирующая дегенерация приводит к дыхательной недостаточности – основной причине смерти при БАС [1, 5, 6]. Большинство случаев БАС являются спорадическими, но примерно 10 % случаев БАС обусловлены наследственными мутациями в идентифицированных генах [7]. Мутации, вызывающие БАС, были обнаружены в более чем 40 генах, среди них наиболее частыми являются гены SOD1, C9orf72, FUS и TDP-43 (известном как TARBP или ДНК-связывающий белок TAR). [7–9].

Cu-, Zn-зависимая супероксиддисмутаза 1 (SOD1) является первым белком, для которого обнаружена связь с БАС [10]. Функция SOD1 заключается в катализе преобразования высокоактивного супероксидного радикала (O_2^-), вырабатываемого в процессе клеточного дыхания, в молекулярный кислород (O_2) и перекись водорода (H_2O_2) [7, 11]. Многочисленные исследования демонстрируют повышенный уровень окислительного стресса при БАС [12–14]. Установлено, что около 20 % случаев семейного БАС (5 – 10 % всех случаев являются семейными) вызваны мутациями в гене SOD1 [15]. Именно поэтому окислительный стресс можно рассматривать в качестве одного из центральных механизмов в патогенезе БАС [16].

На сегодняшний день у человека описано около 200 мутаций hSOD1, связанных с БАС [17]. Большинство из них являются миссенс-мутациями [18]. Одним из наиболее известных патологических механизмов БАС, связанного с SOD1, является наличие окислительного стресса выше порогового значения, вызванного высоким уровнем неактивированных свободных радикалов и образованием реактивных форм кислорода/азота [4, 16]. Таким образом, животные и клеточные культуры с мутациями в гене SOD1 могут быть использованы в качестве моделей БАС для изучения его механизмов [16]. В настоящее время известны линии *Drosophila melanogaster* с мутациями в гене SOD1, включая семейную (SOD^F) и спорадическую (SOD^S) формы [5, 19]. В ряде исследований было показано, что нулевые мутации гена SOD1 у *Drosophila melanogaster*, такие как делеции или миссенс-мутации, инактивирующие ферментативную активность белка, приводили к развитию характерного фенотипа. При этом у дрозофил была резко (на 85 – 90 %) сокращена медианная продолжительность жизни, нарушена локомоторная активность и снижена устойчивость к условиям окислительного стресса [18–20].

Плодовая мушка *Drosophila melanogaster* является распространенным генетическим модельным объектом, для которого описаны гены, ассоциированные с болезнями на тканеспецифическом и клеточно-специфическом уровнях. Эти гены можно активировать или подавлять для выявления патологических поведенческих реакций организма [7]. Кроме того, дрозофила является простым

в обращении и содержании объектом экспериментальной генетики [7]. В настоящее время *Drosophila* активно используется при изучении таких нейродегенеративных заболеваний как болезнь Хантингтона [21], болезнь Паркинсона [22], болезнь Альцгеймера [23] и боковой амиотрофический склероз (БАС) [5, 7, 24]. В качестве модели различных заболеваний *Drosophila* является эффективной для выявления возможных генетических механизмов и моделирования фенотипов заболеваний. Кроме того, дрозофилу используют для тестирования потенциальных терапевтических средств [25].

Модель БАС *Drosophila* с мутацией в гене *sod1* характеризуется высоким фенотипическим сходством с пациентами с БАС на разных уровнях функциональной организации, включая двигательные нарушения, дегенерацию моторных нейронов, наличие внутриклеточных включений, митохондриальных нарушений, окислительных повреждений и сниженной выживаемости (ранняя летальность) [4, 5, 26, 27]. Данные особенности позволяют использовать дрозофилу при проведении скрининга предполагаемых нейропротекторных агентов, а также для анализа генетических механизмов и фенотипических признаков БАС [4].

На сегодняшний день БАС является неизлечимым заболеванием, причины которого в большинстве случаев неизвестны, а механизмы повреждения двигательных нейронов сложны и не полностью изучены. В связи с этим ведется активный поиск терапевтических вмешательств, направленных на облегчение симптомов, предотвращения осложнений и замедления прогрессирования заболеваний [4, 8, 16]. Особый интерес представляет разработка новых препаратов на основе природных соединений с антиоксидантной активностью, которые при низком риске возникновения побочных эффектов, позволят отсрочить данное заболевание и улучшить качество жизни с возрастом [28].

Черноплодная рябина богата фенольными соединениями, включая процианидины, антоцианы, фенольные кислоты и их аналоги [29–32], которые являются природными антиоксидантами и противовоспалительными фитохимическими веществами и способны снижать уровень свободных радикалов в организме и за счет этого увеличивать выживаемость в условиях окислительного стресса [33, 34]. Ягоды близкой к черноплодной рябине аронии (*Sorbaronia mitschurinii*) также оказывают положительный эффект на продолжительность жизни (ПЖ) плодовых мушек, обладают антипролиферативным, антиоксидантным, противовоспалительным, антимикробным, гастропротекторным эффектом, а также улучшают когнитивное состояние модельных организмов при нейродегенеративных заболеваниях (болезнь Альцгеймера и болезнь Паркинсона) [35, 36]. Комбинация фитохимических веществ, содержащихся в ягодах черноплодной рябины или аронии, может обеспечить большую пользу для здоровья, чем отдельно используемые антиоксидантные соединения, за счет аддитивного и синергического эффекта [37]. Исходя из этого мы предположили, что экстракт черноплодной рябины (*Sorbaronia mitschurinii*) может оказать положительный эффект на выживаемость дрозофил с моделью БАС.

Материалы и методы

Экстракция

Ягоды черноплодной рябины (*Sorbaronia mitschurinii*) были собраны в Ботаническом саду (Научная коллекция живых растений, № 507428) Института Биологии Коми Научного Центра Уральского отделения Российской Академии Наук (Северо-Запад России) в осенний период (август – сентябрь). Экстракцию ягод проводили по методике, описанной ранее в работе [29]. Экспериментальные концентрации экстракта ягод черноплодной рябины были приготовлены из полученного этанольного экстракта путем разбавления 96 %-ным этанолом.

Линии *Drosophila*

Для проведения экспериментов использовали линию с мутацией в гене супероксиддисмутазы 1 *Sod1^{nl}* (#24492, Bloomington Stock Center, USA), основного цитоплазматического фермента, ответственного за обезвреживание свободных радикалов. Линия *Sod1^{nl}* характеризуется средней продолжительностью жизни гомозигот – около 11 сут [20].

Анализ продолжительности жизни

Контрольные и экспериментальные особи были собраны в течение 24 ч после вылупления имаго. С использованием углекислотного наркоза (Genesee Scientific, США) мух сортировали по полу и рассаживали в пробирки по 30 особей. Самцы и самки жили отдельно. Начиная с первого дня жизни имаго, ежедневно вели подсчет числа умерших особей, 2 раза в неделю мух переносили на свежую среду. Контрольных и опытных мух содержали при температуре + 25 °С и 12-ти часовом режиме освещения. Для поддержания стабильных условий содержания использовали климатические камеры Binder KBF720-ICH (Binder, Германия). Состав питательной среды, на которой содержали контрольных и опытных животных при проведении всех экспериментов, был следующий: вода – 1 л, кукурузная мука – 92 г, сухие дрожжи – 32.1 г, агар-агар – 5.2 г, глюкоза – 136.9 г, раствор 10 % нипагина в этаноле – 10 мл, раствор 50 % пропионовой кислоты – 10 мл [29].

Экстракт ягод черноплодной рябины в 96% этаноле (30 мкл) наносили на поверхность питательной среды. В качестве контроля использовали среду с добавлением этилового спирта в том же объеме. Изучали экстракт в концентрациях: 0.1, 1, 5 и 10 мг/мл. Дрозофил кормили экстрактом на протяжении всей жизни.

Статистический анализ полученных результатов

Значимость различий между кривыми выживаемости оценивали с помощью логрангового теста [38]. Анализ статистических данных выполняли с помощью онлайн приложения для анализа выживаемости OASIS 2 [39].

Результаты и их обсуждение

Старение – неизбежный процесс, который вызывает существенные изменения в экспрессии ге-

нов в органах и тканях, включая центральную нервную систему [40–42]. Ряд характерных признаков старения, включая геномную нестабильность, эпигенетические изменения и клеточное старение, связаны с нейродегенерацией, что позволяет рассматривать старение в качестве основного фактора риска развития нейродегенеративных заболеваний, включая БАС [43]. Поскольку риск развития БАС резко возрастает с возрастом, всемирная тенденция к увеличению продолжительности жизни, вероятно, будет способствовать глобальному росту заболеваемости БАС [44].

В настоящей работе в качестве дрозофилиной модели БАС использовали линию с мутацией в гене *Sod1^{nl}*, основного цитоплазматического фермента, ответственного за обезвреживание свободных радикалов. В ходе проведенных экспериментов установили, что экстракт ягод черноплодной рябины оказал влияние на показатели ПЖ самцов, но не оказывал статистически значимых изменений показателей ПЖ самок. Так, было отмечено снижение

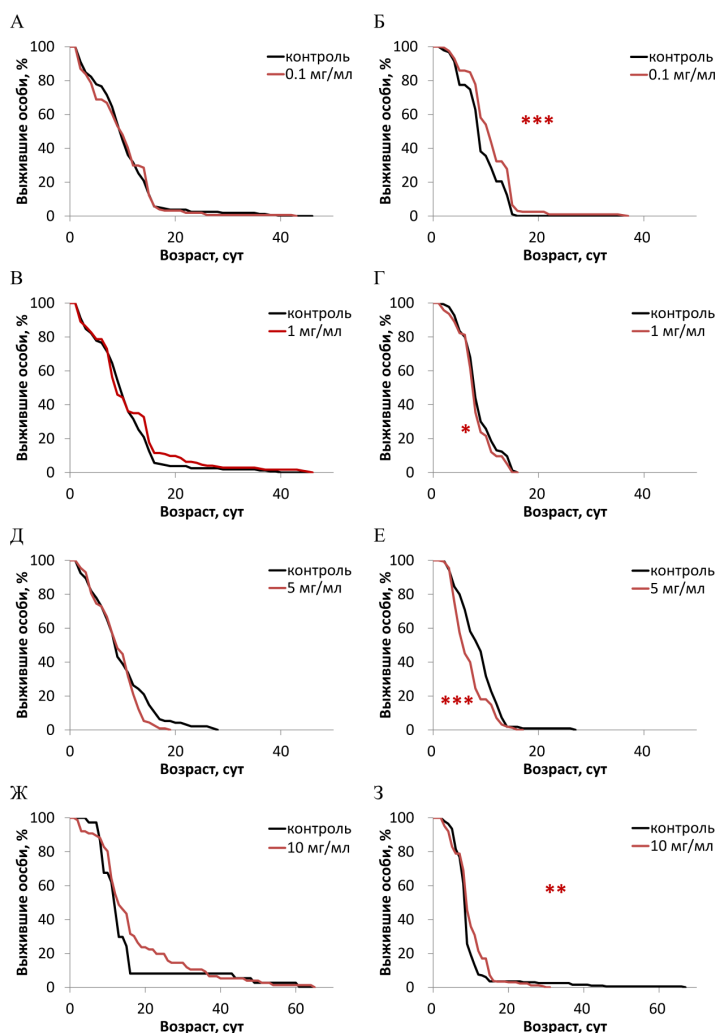


Рисунок. Влияние экстракта ягод черноплодной рябины на продолжительность жизни самцов (А, В, Д, Ж) и самок (Б, Г, Е, З) дрозофил с моделью БАС. Представлены объединенные данные 3–4 биологических повторностей. * – $p < 0.05$, ** – $p < 0.01$, *** – $p < 0.001$ – логранговый критерий.

Figure. Effect of chokeberry extract on the lifespan of male (A, B, D, J) and female (Б, Г, Е, З) *Drosophila* with the ALS model. Pooled data from 3–4 biological replicates are presented. * – $p < 0.05$, ** – $p < 0.01$, *** – $p < 0.001$ – log-rank test.

Влияние экстракта ягод черноплодной рябины на продолжительность жизни дрозофил с моделью БАС
Effect of aronia berry extract on lifespan of *Drosophila* with ALS model

| Вариант | N | 50% | d50%, % | Фишер | 90% | d90%, % | Фишер | ЛР | ЛР _{БФ} |
|-----------|-----|-----|---------|----------|-----|---------|--------|--------|------------------|
| Самцы | | | | | | | | | |
| контроль | 186 | 9 | n/a | n/a | 15 | n/a | n/a | n/a | n/a |
| 0.1 мг/мл | 198 | 11 | 22 | 0.0001 | 15 | 0 | 0.0067 | 0 | 0 |
| контроль | 260 | 8 | n/a | n/a | 14 | n/a | n/a | n/a | n/a |
| 1 мг/мл | 282 | 8 | 0 | 0.053 | 12 | -14 | 0.0452 | 0.025 | 0.025 |
| контроль | 110 | 9 | n/a | n/a | 13 | n/a | n/a | n/a | n/a |
| 5 мг/мл | 155 | 6 | -33 | 0.0041 | 12 | -8 | 0.1556 | 0 | 0 |
| контроль | 199 | 9 | n/a | n/a | 12 | n/a | n/a | n/a | n/a |
| 10 мг/мл | 265 | 9 | 0 | 0.000011 | 15 | 25 | 0.1048 | 0.0037 | 0.0037 |
| Самки | | | | | | | | | |
| контроль | 158 | 10 | n/a | n/a | 16 | n/a | n/a | n/a | n/a |
| 0.1 мг/мл | 154 | 10 | 0 | 0.6499 | 16 | 0 | 1 | 0.852 | 1.000 |
| 1 мг/мл | 174 | 9 | -10 | 0.9124 | 19 | 19 | 0.0793 | 0.170 | 0.341 |
| контроль | 95 | 9 | n/a | n/a | 17 | n/a | n/a | n/a | n/a |
| 5 мг/мл | 114 | 9 | 0 | 0.4882 | 14 | -18 | 0.0141 | 0.087 | 0.0871 |
| контроль | 37 | 12 | n/a | n/a | 16 | n/a | n/a | n/a | n/a |
| 10 мг/мл | 76 | 13 | 8 | 0.069 | 36 | 125 | 1 | 0.165 | 0.165 |

Примечание. N – количество особей в выборке; 50 % – медианная продолжительность жизни (сут); 90 % – максимальная продолжительность жизни (возраст смертности 90 % выборки, сут); d50 %, d90 % – различия между медианной продолжительностью жизни и возрастом 90 % смертности у контрольных и экспериментальных мух, соответственно (%); Фишер – точный критерий Фишера, ЛР – логранговый критерий; ЛР_{БФ} – логранговый критерий с поправкой Бонферрони.

Note. N – number of flies; 50 % – median lifespan (days); 90% – maximum lifespan (age of 90 % mortality in the sample, days); d50 %, d90 % – differences between the median lifespan and the age of 90 % mortality in the control and experimental flies, respectively (%); Фишер – Fisher's exact test, ЛР – log-rank test; ЛР_{БФ} – log-rank test with Bonferroni correction.

ПЖ с увеличением концентрации экстракта. Добавление на среду экстракта в концентрации 0.1 мг/мл приводило к увеличению медианной ПЖ самцов на 22 % ($p < 0.0001$), в то время как добавление экстракта в концентрации 1 мг/мл привело к снижению максимальной ПЖ на 14 % ($p < 0.05$), а добавление в пищу экстракта в концентрации 5 мг/мл привело к снижению медианной ПЖ на 33 % ($p < 0.01$) (рисунок, таблица).

С помощью ранее проведенного нами анализа методом высокоэффективной жидкостной хроматографии установлено, что главные составляющие экстракта черноплодной рябины (*Sorbaronia mitschurinii*) – антоцианы дельфинидин и цианидин [29]. Ранее нами было показано, что этанольный экстракт плодов черноплодной рябины в концентрации 10 мг/мл увеличивает медианную ПЖ дрозофил на 2 % у самцов и на 10 % у самок линии *elav[с155]-Gal4>UAS-Aβ42*, которая является моделью болезни Альцгеймера у дрозофилы [36]. В некоторых исследованиях антоцианы также показали эффективность при лечении БАС. Известно, что экстракт аронии (*Aronia melanocarpa*) в концентрации 2.5 мг/мл увеличивает максимальную ПЖ *D. melanogaster* на 9 %, что вероятно, было обусловлено повышением уровня антиоксидантных ферментов (SOD, CAT и GPx) и экспрессией генов устойчивости к стрессу (*Hsp68*, *l(2)efl* и *Jafrac1*) [33]. Обогащенный антоцианами экстракт из клубники и его основной антоциановый компонент, каллистефин, значительно задерживают начало заболевания и увеличивают выживаемость в модели БАС у мышей с мутантным геном *SOD1^{G93A}* при добавлении в

пищу до развития симптомов [45]. Было также показано, что антоцианы напрямую модулируют пути сигнализации, способствующие выживанию и апоптозу, что еще больше усиливает их нейропротекторные эффекты. Плейотропная природа этих соединений делает их весьма привлекательными в качестве потенциальных терапевтических средств для лечения таких заболеваний, как БАС, которые обладают сложной этиологией и прогрессированием, характеризующимися как окислительным стрессом, так и воспалением [45].

Исследования на дрозофилах позволили в контексте БАС с эктопической экспрессией *hSOD1* легко тестировать различные соединения на предмет их защитного или негативного действия на продолжительность жизни или двигательную активность. Так, α-липоевая кислота (LA), полученная из растений и известная своими различными свойствами, включая антиоксидантный потенциал [46], была протестирована на дрозофилах, экспрессирующих *hSOD1^{G85R}* в мотонейронах. Было показано, что LA смягчает нейротоксичность, увеличивая продолжительность жизни и улучшая двигательную активность у мух *hSOD1^{G85R}* [47]. Таким же методом также тестировался γ-оризанол (Orz), компонент масла рисовых отрубей, известный своей антиоксидантной активностью [48]. В контексте БАС на дрозофилах Orz увеличивал экспрессию *HSP70* и смягчал окислительное повреждение [49]. Эти результаты открывают возможности для других исследований по изучению роли новых препаратов, потенциально нейропротекторных при БАС [7].

Заключение

В проведенном нами исследовании было выявлено, что этанольный экстракт плодов черноплодной рябины (*Sorbaronia mitschurinii*) в наименьшей концентрации (0.1 мг/мл) достоверно увеличил медианную продолжительность жизни самцов на 22 %, при этом с увеличением концентрации (1 и 5 мг/мл) снижал как медианную, так и максимальную продолжительность жизни самцов с моделью болезни амиотрофического склероза. Вне зависимости от концентрации (0.1, 1, 5 и 10 мг/мл) экстракт черноплодной рябины не оказывал статистически значимого воздействия на показатели продолжительности жизни самок с моделью болезни амиотрофического склероза.

Литература

1. Amyotrophic lateral sclerosis / E. L. Feldman, S. A. Goutman, S. Petri [et al.] // *Lancet*. – 2022. – Vol. 400, N 10360. – P. 1363–1380.
2. Clinical Spectrum of Amyotrophic Lateral Sclerosis (ALS) / L. I. Grad, G. A. Rouleau, J. Ravits [et al.] // *Cold Spring Harb Perspect Med*. – 2017. – Vol. 7, N 8. – P. a024117.
3. Talbott, E. O. The epidemiology of amyotrophic lateral sclerosis / E. O. Talbott, A. M. Malek, D. Lacomis // *Handb Clin Neurol*. – 2016. – Vol. 138. – P. 225–238.
4. Liguori, F. Fly for ALS: *Drosophila* modeling on the route to amyotrophic lateral sclerosis modifiers / F. Liguori, S. Amadio, C. Volonté // *Cell Mol Life Sci*. – 2021. – Vol. 78, N 17–18. – P. 6143–6160.
5. Hegde, K. N. *Drosophila melanogaster* as a tool for Amyotrophic Lateral Sclerosis research / K. N. Hegde, A. Srivastava // *J Dev Biol*. – 2022. – Vol. 10, N 3. – P. jdb10030036.
6. A comprehensive review of amyotrophic lateral sclerosis / S. Zarei, K. Carr, L. Reiley [et al.] // *Surg Neurol Int*. – 2015. – Vol. 6. – P. 171.
7. Amyotrophic Lateral Sclerosis genes in *Drosophila melanogaster* / S. Layalle, L. They, S. Ourghani [et al.] // *Int J Mol Sci*. – 2021. – Vol. 22, N 2. – P. ijms22020904.
8. Ilieva, H. Advances in molecular pathology, diagnosis, and treatment of amyotrophic lateral sclerosis / H. Ilieva, M. Vullaganti, J. Kwan // *Bmj*. – 2023. – Vol. 383. – P. e075037.
9. Treatment of hereditary amyotrophic lateral sclerosis / P. Corcia, H. Blasco, S. Beltran [et al.] // *Rev Neurol (Paris)*. – 2023. – Vol. 179, N 1–2. – P. 54–60.
10. Rosen, D. R. Mutations in Cu/Zn superoxide dismutase gene are associated with familial amyotrophic lateral sclerosis / D. R. Rosen // *Nature*. – 1993. – Vol. 364, N 6435. – P. 362.
11. Fridovich, I. Superoxide anion radical (O₂⁻), superoxide dismutases, and related matters / I. Fridovich // *J Biol Chem*. – 1997. – Vol. 272, N 30. – P. 18515–18517.
12. Oxidative damage to protein in sporadic motor neuron disease spinal cord / P. J. Shaw, P. G. Ince, G. Falkous, D. Mantle // *Ann Neurol*. – 1995. – Vol. 38, N 4. – P. 691–695.
13. Induction of nitrotyrosine-like immunoreactivity in the lower motor neuron of amyotrophic lateral sclerosis / K. Abe, L. H. Pan, M. Watanabe [et al.] // *Neurosci Lett*. – 1995. – Vol. 199, N 2. – P. 152–154.
14. Increased 3-nitrotyrosine in both sporadic and familial amyotrophic lateral sclerosis / M. F. Beal, R. J. Ferrante, S. E. Browne [et al.] // *Ann Neurol*. – 1997. – Vol. 42, N 4. – P. 644–654.
15. Mutations in Cu/Zn superoxide dismutase gene are associated with familial amyotrophic lateral sclerosis / D. R. Rosen, T. Siddique, D. Patterson [et al.] // *Nature*. – 1993. – Vol. 362, N 6415. – P. 59–62.
16. Barber, S. C. Oxidative stress in ALS: a mechanism of neurodegeneration and a therapeutic target / S. C. Barber, R. J. Mead, P. J. Shaw // *Biochim Biophys Acta*. – 2006. – Vol. 1762, N 11–12. – P. 1051–1067.
17. Iyer, S. A comparative bioinformatic analysis of C9orf72 / S. Iyer, K. R. Acharya, V. Subramanian // *PeerJ*. – 2018. – Vol. 6. – P. e4391.
18. Staveley, B. E. Phenotypic consequences of copper-zinc superoxide dismutase overexpression in *Drosophila melanogaster* / B. E. Staveley, J. P. Phillips, A. J. Hilliker // *Genome*. – 1990. – Vol. 33, N 6. – P. 867–872.
19. Subunit-destabilizing mutations in *Drosophila* copper/zinc superoxide dismutase: neuropathology and a model of dimer dysequilibrium / J. P. Phillips, J. A. Tainer, E. D. Getzoff [et al.] // *Proc Natl Acad Sci USA*. – 1995. – Vol. 92, N 19. – P. 8574–8578.
20. Null mutation of copper/zinc superoxide dismutase in *Drosophila* confers hypersensitivity to paraquat and reduced longevity / J. P. Phillips, S. D. Campbell, D. Michaud [et al.] // *Proc Natl Acad Sci USA*. – 1989. – Vol. 86, N 8. – P. 2761–2765.
21. Nopoulos, P. C. Huntington disease: a single-gene degenerative disorder of the striatum / P. C. Nopoulos // *Dialogues Clin Neurosci*. – 2016. – Vol. 18, N 1. – P. 91–98.
22. Chronic exposure to paraquat induces alpha-synuclein pathogenic modifications in *Drosophila* / J. N. Arzac, M. Sedru, M. Dartiguelongue [et al.] // *Int J Mol Sci*. – 2021. – Vol. 22, N 21. – P. ijms22211613.
23. Genetic dissection of Alzheimer's disease using *Drosophila* models / Y. Jeon, J. H. Lee, B. Choi [et al.] // *Int J Mol Sci*. – 2020. – Vol. 21, N 3. – P. ijms21030884.
24. Epigenetic regulation of ALS and CMT: A lesson from *Drosophila* models / M. Yamaguchi, K. Omori, S. Asada, H. Yoshida // *Int J Mol Sci*. – 2021. – Vol. 22, N 2. – P. ijms22020491.
25. Lu, B. *Drosophila* models of neurodegenerative diseases / B. Lu, H. Vogel // *Annu Rev Pathol*. – 2009. – Vol. 4. – P. 315–342.
26. Human SOD1 ALS mutations in a *Drosophila* knock-in model cause severe phenotypes and reveal dosage-sensitive gain- and loss-of-function components / A. Şahin, A. Held, K. Bredvik [et al.] // *Genetics*. – 2017. – Vol. 205, N 2. – P. 707–723.
27. Amyotrophic lateral sclerosis model / Y. Azuma, I. Mizuta, T. Tokuda, T. Mizuno // *Adv Exp Med Biol*. – 2018. – Vol. 1076. – P. 79–95.
28. Chia, R. Novel genes associated with amyotrophic lateral sclerosis: diagnostic and clinical implications / R. Chia,

- A. Chiò, B. J. Traynor // *Lancet Neurol.* – 2018. – Vol. 17, N 1. – P. 94–102.
29. Geroprotective effects of *Sorbaronia mitschurinii* fruit extract on *Drosophila melanogaster* / E. Y. Platonova, N. V. Zemskaya, M. V. Shaposhnikov [et al.] // *Journal of Berry Research.* – 2022. – Vol. 12, N 1. – P. 73–92.
 30. Jurendić, T. Aronia melanocarpa products and by-products for health and nutrition: a review / T. Jurendić, M. Ščetar // *Antioxidants (Basel).* – 2021. – Vol. 10, N 7. – P. antiox10071052.
 31. Potential benefits of black chokeberry (*Aronia melanocarpa*) fruits and their constituents in improving human health / Y. Ren, T. Frank, G. Meyer [et al.] // *Molecules.* – 2022. – Vol. 27, N 22. – P. molecules27227823.
 32. Aronia melanocarpa flavonol extract-antiradical and immunomodulating activities analysis / K. Bushmeleva, A. Vyshtakalyuk, D. Terenzhev [et al.] // *Plants (Basel).* – 2023. – Vol. 12, N 16. – P. plants12162976.
 33. Jo, A. R. Effects of aronia extract on lifespan and age-related oxidative stress in *Drosophila melanogaster* / A. R. Jo, J. Y. Imm // *Food Sci Biotechnol.* – 2017. – Vol. 26, N 5. – P. 1399–1406.
 34. Chokeberry anthocyanin extract as pancreatic β -cell protectors in two models of induced oxidative stress / D. Rugină, Z. Diaconeasa, C. Coman [et al.] // *Oxid Med Cell Longev.* – 2015. – Vol. 2015. – P. 429075.
 35. Black chokeberry (*Aronia melanocarpa*) extracts in terms of geroprotector criteria / E. Y. Platonova, M. V. Shaposhnikov, H.-Y. Lee [et al.] // *Trends in Food Science & Technology.* – 2021. – Vol. 114. – P. 570–584.
 36. Исследование нейропротекторных свойств экстракта черноплодной рябины (*Sorbaronia mitschurinii) у линии *Drosophila melanogaster*, моделирующей болезнь Альцгеймера / Н. В. Земская, Н. П. Пакшина, Е. Ю. Платонова [и др.] // *Известия Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук.* – 2023. – Т. 6, № 64. – С. 86–93.
 37. Liu, R. H. Health benefits of fruit and vegetables are from additive and synergistic combinations of phytochemicals / R. H. Liu // *Am J Clin Nutr.* – 2003. – Vol. 78, N 3. – P. 517s–520s.
 38. Bland, J. M. The logrank test / J. M. Bland, D. G. Altman // *Bmj.* – 2004. – Vol. 328, N 7447. – P. 1073.
 39. OASIS portable: User-friendly offline suite for secure survival analysis / S. K. Han, H. C. Kwon, J. S. Yang [et al.] // *Mol Cells.* – 2024. – Vol. 47, N 2. – P. 100011.
 40. Human aging is characterized by focused changes in gene expression and deregulation of alternative splicing / L. W. Harries, D. Hernandez, W. Henley [et al.] // *Aging Cell.* – 2011. – Vol. 10, N 5. – P. 868–878.
 41. Gene expression reversal toward pre-adult levels in the aging human brain and age-related loss of cellular identity / H. M. Dönertaş, H. İzgi, A. Kamacıoğlu [et al.] // *Sci Rep.* – 2017. – Vol. 7, N 1. – P. 5894.
 42. Baker, D. J. Cellular senescence in brain aging and neurodegenerative diseases: evidence and perspectives / D. J. Baker, R. C. Petersen // *J Clin Invest.* – 2018. – Vol. 128, N 4. – P. 1208–1216.
 43. Ageing as a risk factor for neurodegenerative disease / Y. Hou, X. Dan, M. Babbar [et al.] // *Nat Rev Neurol.* – 2019. – Vol. 15, N 10. – P. 565–581.
 44. Projected increase in amyotrophic lateral sclerosis from 2015 to 2040 / K. C. Arthur, A. Calvo, T. R. Price [et al.] // *Nat Commun.* – 2016. – Vol. 7. – P. 12408.
 45. An anthocyanin-enriched extract from strawberries delays disease onset and extends survival in the hSOD1(-G93A) mouse model of amyotrophic lateral sclerosis / A. N. Winter, E. K. Ross, H. M. Wilkins [et al.] // *Nutr Neurosci.* – 2018. – Vol. 21, N 6. – P. 414–426.
 46. Lipoic acid – biological activity and therapeutic potential / A. Gorąca, H. Huk-Kolega, A. Piechota [et al.] // *Pharmacol Rep.* – 2011. – Vol. 63, N 4. – P. 849–858.
 47. α -Lipoic acid attenuates oxidative stress and neurotoxicity via the ERK/Akt-dependent pathway in the mutant hSOD1 related *Drosophila* model and the NSC34 cell line of amyotrophic lateral sclerosis / T. Wang, J. Cheng, S. Wang [et al.] // *Brain Res Bull.* – 2018. – Vol. 140. – P. 299–310.
 48. Antioxidant activity of gamma-oryzanol: mechanism of action and its effect on oxidative stability of pharmaceutical oils / C. Juliano, M. Cossu, M. C. Alamanni, L. Piu // *Int J Pharm.* – 2005. – Vol. 299, N 1–2. – P. 146–154.
 49. γ -Oryzanol mitigates oxidative stress and prevents mutant SOD1-related neurotoxicity in *Drosophila* and cell models of amyotrophic lateral sclerosis / C. Zhang, W. Liang, H. Wang [et al.] // *Neuropharmacology.* – 2019. – Vol. 160. – P. 107777.

References

1. Amyotrophic lateral sclerosis / E. L. Feldman, S. A. Goutman, S. Petri [et al.] // *Lancet.* – 2022. – Vol. 400, N 10360. – P. 1363–1380.
2. Clinical Spectrum of Amyotrophic Lateral Sclerosis (ALS) / L. I. Grad, G. A. Rouleau, J. Ravits [et al.] // *Cold Spring Harb Perspect Med.* – 2017. – Vol. 7, N 8. – P. a024117.
3. Talbott, E. O. The epidemiology of amyotrophic lateral sclerosis / E. O. Talbott, A. M. Malek, D. Lacomis // *Handb Clin Neurol.* – 2016. – Vol. 138. – P. 225–238.
4. Liguori, F. Fly for ALS: *Drosophila* modeling on the route to amyotrophic lateral sclerosis modifiers / F. Liguori, S. Amadio, C. Volonté // *Cell Mol Life Sci.* – 2021. – Vol. 78, N 17–18. – P. 6143–6160.
5. Hegde, K. N. *Drosophila melanogaster* as a tool for Amyotrophic Lateral Sclerosis research / K. N. Hegde, A. Srivastava // *J Dev Biol.* – 2022. – Vol. 10, N 3. – P. jdb10030036.
6. A comprehensive review of amyotrophic lateral sclerosis / S. Zarei, K. Carr, L. Reiley [et al.] // *Surg Neurol Int.* – 2015. – Vol. 6. – P. 171.
7. Amyotrophic Lateral Sclerosis genes in *Drosophila melanogaster* / S. Layalle, L. They, S. Ourghani [et al.] // *Int J Mol Sci.* – 2021. – Vol. 22, N 2. – P. ijms22020904.
8. Ilieva, H. Advances in molecular pathology, diagnosis, and treatment of amyotrophic lateral sclerosis / H. Ilieva, M. Vullaganti, J. Kwan // *Bmj.* – 2023. – Vol. 383. – P. e075037.

9. Treatment of hereditary amyotrophic lateral sclerosis / P. Corcia, H. Blasco, S. Beltran [et al.] // *Rev Neurol (Paris)*. – 2023. – Vol. 179, N 1–2. – P. 54–60.
10. Rosen, D. R. Mutations in Cu/Zn superoxide dismutase gene are associated with familial amyotrophic lateral sclerosis / D. R. Rosen // *Nature*. – 1993. – Vol. 364, N 6435. – P. 362.
11. Fridovich, I. Superoxide anion radical (O₂⁻), superoxide dismutases, and related matters / I. Fridovich // *J Biol Chem*. – 1997. – Vol. 272, N 30. – P. 18515–18517.
12. Oxidative damage to protein in sporadic motor neuron disease spinal cord / P. J. Shaw, P. G. Ince, G. Falkous, D. Mantle // *Ann Neurol*. – 1995. – Vol. 38, N 4. – P. 691–695.
13. Induction of nitrotyrosine-like immunoreactivity in the lower motor neuron of amyotrophic lateral sclerosis / K. Abe, L. H. Pan, M. Watanabe [et al.] // *Neurosci Lett*. – 1995. – Vol. 199, N 2. – P. 152–154.
14. Increased 3-nitrotyrosine in both sporadic and familial amyotrophic lateral sclerosis / M. F. Beal, R. J. Ferrante, S. E. Browne [et al.] // *Ann Neurol*. – 1997. – Vol. 42, N 4. – P. 644–654.
15. Mutations in Cu/Zn superoxide dismutase gene are associated with familial amyotrophic lateral sclerosis / D. R. Rosen, T. Siddique, D. Patterson [et al.] // *Nature*. – 1993. – Vol. 362, N 6415. – P. 59–62.
16. Barber, S. C. Oxidative stress in ALS: a mechanism of neurodegeneration and a therapeutic target / S. C. Barber, R. J. Mead, P. J. Shaw // *Biochim Biophys Acta*. – 2006. – Vol. 1762, N 11–12. – P. 1051–1067.
17. Iyer, S. A comparative bioinformatic analysis of C9orf72 / S. Iyer, K. R. Acharya, V. Subramanian // *PeerJ*. – 2018. – Vol. 6. – P. e4391.
18. Staveley, B. E. Phenotypic consequences of copper-zinc superoxide dismutase overexpression in *Drosophila melanogaster* / B. E. Staveley, J. P. Phillips, A. J. Hilliker // *Genome*. – 1990. – Vol. 33, N 6. – P. 867–872.
19. Subunit-destabilizing mutations in *Drosophila* copper/zinc superoxide dismutase: neuropathology and a model of dimer dysequilibrium / J. P. Phillips, J. A. Tainer, E. D. Getzoff [et al.] // *Proc Natl Acad Sci USA*. – 1995. – Vol. 92, N 19. – P. 8574–8578.
20. Null mutation of copper/zinc superoxide dismutase in *Drosophila* confers hypersensitivity to paraquat and reduced longevity / J. P. Phillips, S. D. Campbell, D. Michaud [et al.] // *Proc Natl Acad Sci USA*. – 1989. – Vol. 86, N 8. – P. 2761–2765.
21. Nopoulos, P. C. Huntington disease: a single-gene degenerative disorder of the striatum / P. C. Nopoulos // *Dialogues Clin Neurosci*. – 2016. – Vol. 18, N 1. – P. 91–98.
22. Chronic exposure to paraquat induces alpha-synuclein pathogenic modifications in *Drosophila* / J. N. Arsac, M. Sedru, M. Dartiguelongue [et al.] // *Int J Mol Sci*. – 2021. – Vol. 22, N 21. – P. ijms222111613.
23. Genetic dissection of Alzheimer's disease using *Drosophila* models / Y. Jeon, J. H. Lee, B. Choi [et al.] // *Int J Mol Sci*. – 2020. – Vol. 21, N 3. – P. ijms21030884.
24. Epigenetic regulation of ALS and CMT: A lesson from *Drosophila* models / M. Yamaguchi, K. Omori, S. Asada, H. Yoshida // *Int J Mol Sci*. – 2021. – Vol. 22, N 2. – P. ijms22020491.
25. Lu, B. *Drosophila* models of neurodegenerative diseases / B. Lu, H. Vogel // *Annu Rev Pathol*. – 2009. – Vol. 4. – P. 315–342.
26. Human SOD1 ALS mutations in a *Drosophila* knock-in model cause severe phenotypes and reveal dosage-sensitive gain- and loss-of-function components / A. Şahin, A. Held, K. Bredvik [et al.] // *Genetics*. – 2017. – Vol. 205, N 2. – P. 707–723.
27. Amyotrophic lateral sclerosis model / Y. Azuma, I. Mizuta, T. Tokuda, T. Mizuno // *Adv Exp Med Biol*. – 2018. – Vol. 1076. – P. 79–95.
28. Chia, R. Novel genes associated with amyotrophic lateral sclerosis: diagnostic and clinical implications / R. Chia, A. Chiò, B. J. Traynor // *Lancet Neurol*. – 2018. – Vol. 17, N 1. – P. 94–102.
29. Geroprotective effects of **Sorbaronia mitschurinii* fruit extract on *Drosophila melanogaster* / E. Y. Platonova, N. V. Zemskaya, M. V. Shaposhnikov [et al.] // *Journal of Berry Research*. – 2022. – Vol. 12, N 1. – P. 73–92.
30. Jurendić, T. Aronia melanocarpa products and by-products for health and nutrition: a review / T. Jurendić, M. Ščetar // *Antioxidants (Basel)*. – 2021. – Vol. 10, N 7. – P. antioxidants10071052.
31. Potential benefits of black chokeberry (*Aronia melanocarpa*) fruits and their constituents in improving human health / Y. Ren, T. Frank, G. Meyer [et al.] // *Molecules*. – 2022. – Vol. 27, N 22. – P. molecules27227823.
32. Aronia melanocarpa flavonol extract-antiradical and immunomodulating activities analysis / K. Bushmeleva, A. Vyshtakalyuk, D. Terenzhev [et al.] // *Plants (Basel)*. – 2023. – Vol. 12, N 16. – P. plants12162976.
33. Jo, A. R. Effects of aronia extract on lifespan and age-related oxidative stress in *Drosophila melanogaster* / A. R. Jo, J. Y. Imm // *Food Sci Biotechnol*. – 2017. – Vol. 26, N 5. – P. 1399–1406.
34. Chokeberry anthocyanin extract as pancreatic β -cell protectors in two models of induced oxidative stress / D. Rugină, Z. Diaconeasa, C. Coman [et al.] // *Oxid Med Cell Longev*. – 2015. – Vol. 2015. – P. 429075.
35. Исследование нейропротекторных свойств экстракта черноплодной рябины (**Sorbaronia mitschurinii*) у линии *Drosophila melanogaster*, моделирующей болезнь Альцгеймера [Study of neuroprotective properties of chokeberry extract (**Sorbaronia mitschurinii*) in a *Drosophila melanogaster* line modeling Alzheimer's disease] / N. V. Zemskaya, N. R. Pakshina, E. Yu. Platonova [et al.] // *Bulletin of the Komi Scientific Center of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences*. – 2023. – Vol. 6, N 64. – P. 86–93.
36. Liu, R. H. Health benefits of fruit and vegetables are from additive and synergistic combinations of phytochemicals / R. H. Liu // *Am J Clin Nutr*. – 2003. – Vol. 78, N 3. – P. 517s–520s.
37. Bland, J. M. The logrank test / J. M. Bland, D. G. Altman // *Bmj*. – 2004. – Vol. 328, N 7447. – P. 1073.
38. OASIS portable: User-friendly offline suite for secure sur-

- vival analysis / S. K. Han, H. C. Kwon, J. S. Yang [et al.] // *Mol Cells*. – 2024. – Vol. 47, N 2. – P. 100011.
39. Human aging is characterized by focused changes in gene expression and deregulation of alternative splicing / L. W. Harries, D. Hernandez, W. Henley [et al.] // *Aging Cell*. – 2011. – Vol. 10, N 5. – P. 868–878.
 40. Gene expression reversal toward pre-adult levels in the aging human brain and age-related loss of cellular identity / H. M. Dönertaş, H. İzgi, A. Kamacıoğlu [et al.] // *Sci Rep*. – 2017. – Vol. 7, N 1. – P. 5894.
 41. Baker, D. J. Cellular senescence in brain aging and neurodegenerative diseases: evidence and perspectives / D. J. Baker, R. C. Petersen // *J Clin Invest*. – 2018. – Vol. 128, N 4. – P. 1208–1216.
 42. Ageing as a risk factor for neurodegenerative disease / Y. Hou, X. Dan, M. Babbar [et al.] // *Nat Rev Neurol*. – 2019. – Vol. 15, N 10. – P. 565–581.
 43. Projected increase in amyotrophic lateral sclerosis from 2015 to 2040 / K. C. Arthur, A. Calvo, T. R. Price [et al.] // *Nat Commun*. – 2016. – Vol. 7. – P. 12408.
 44. An anthocyanin-enriched extract from strawberries delays disease onset and extends survival in the hSOD1(-G93A) mouse model of amyotrophic lateral sclerosis / A. N. Winter, E. K. Ross, H. M. Wilkins [et al.] // *Nutr Neurosci*. – 2018. – Vol. 21, N 6. – P. 414–426.
 45. Lipoic acid – biological activity and therapeutic potential / A. Gorąca, H. Huk-Kolega, A. Piechota [et al.] // *Pharmacol Rep*. – 2011. – Vol. 63, N 4. – P. 849–858.
 46. α -Lipoic acid attenuates oxidative stress and neurotoxicity via the ERK/Akt-dependent pathway in the mutant hSOD1 related *Drosophila* model and the NSC34 cell line of amyotrophic lateral sclerosis / T. Wang, J. Cheng, S. Wang [et al.] // *Brain Res Bull*. – 2018. – Vol. 140. – P. 299–310.
 47. Antioxidant activity of gamma-oryzanol: mechanism of action and its effect on oxidative stability of pharmaceutical oils / C. Juliano, M. Cossu, M. C. Alamanni, L. Piu // *Int J Pharm*. – 2005. – Vol. 299, N 1–2. – P. 146–154.
 48. γ -Oryzanol mitigates oxidative stress and prevents mutant SOD1-related neurotoxicity in *Drosophila* and cell models of amyotrophic lateral sclerosis / C. Zhang, W. Liang, H. Wang [et al.] // *Neuropharmacology*. – 2019. – Vol. 160. – P. 107777.

Благодарность (госзадание):

Исследования выполнены в рамках государственного задания Института биологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН по теме «Генетические и функциональные исследования эффектов геропротекторных интервенций на модели *Drosophila melanogaster*» № 122040600022-1.

Acknowledgements (state task)

Информация об авторе:

Земская Надежда Владимировна – младший научный сотрудник Института биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук; Scopus Author ID: 56781497800; <https://orcid.org/0000-0002-8746-0020> (Российская Федерация, 167000, Республика Коми, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28; e-mail: zemskaya@ib.komisc.ru).

Платонова Елена Юрьевна – младший научный сотрудник Института биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук; Scopus Author ID: 57217200914; ORCID 0000-0002-4632-2385 (Российская Федерация, 167000, Республика Коми, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28; e-mail: platonova.e.u@ib.komisc.ru).

Пакшина Наталья Ришатовна – младший научный сотрудник Института биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук; Scopus Author ID: 57222155424; <https://orcid.org/0000-0003-2076-0755> (Российская Федерация, 167000, Республика Коми, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28; e-mail: pakshina.n.r@ib.komisc.ru).

Шапошников Михаил Вячеславович – доцент, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник Института биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук; Scopus Author ID 7004704906, <https://orcid.org/0000-0002-4625-6488> (Российская Федерация, 167000, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28; e-mail: shaposhnikov@ib.komisc.ru).

Москалев Алексей Александрович – доктор биологических наук, профессор, член-корреспондент РАН, заведующий лабораторией геропротекторных и радиопротекторных технологий Института биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук; ведущий научный сотрудник Института молекулярной биологии им. В.А. Энгельгардта; Scopus Author ID 7003730453, <https://orcid.org/0000-0002-3248-1633>; Российская Федерация, 119991, г. Москва, ул. Вавилова, д. 32; e-mail: amoskalev@ib.komisc.ru).

Author:

Nadezhda V. Zemskaya – Junior Researcher Institute of biology, Scopus Author ID: 56781497800; <https://orcid.org/0000-0002-8746-0020> (Institute of Biology, Federal Research Centre Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, 28, Kommunisticheskaya St., Syktyvkar, GSP-2, the Komi Republic, Russia, 167000; e-mail: zemskaya@ib.komisc.ru).

Elena Yu. Platonova – Junior Researcher Institute of Biology, Federal Research Centre Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences; Scopus Author ID: 57217200914, <https://orcid.org/0000-0002-4632-2385> (Institute of Biology, Federal Research Centre Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, 28, Kommunisticheskaya St., Syktyvkar, GSP-2, the Komi Republic, Russia, 167000; e-mail: platonova.e.u@ib.komisc.ru).

Natalya R. Pakshina – Junior Researcher Institute of biology; Scopus Author ID: 57222155424; <https://orcid.org/0000-0003-2076-0755> (Institute of Biology, Federal Research Centre Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, 28, Kommunisticheskaya St., Syktyvkar, GSP-2, the Komi Republic, Russia, 167000; e-mail: pakshina.n.r@ib.komisc.ru).

Mikhail V. Shaposhnikov – Candidate of Sciences (Biology), Leading Researcher, Institute of Biology, Federal Research Centre Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences; Scopus Author ID: 7004704906; <https://orcid.org/0000-0002-4625-6488>. (Institute of Biology, Federal Research Centre Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, 28, Kommunisticheskaya St., Syktyvkar, GSP-2, the Komi Republic, Russia, 167000; e-mail: shaposhnikov@ib.komisc.ru).

Aleksey A. Moskalev – Professor, Corresponding Member of the Russian Academy of Sciences, Doctor of Sciences (Biology), Head of the Laboratory of geroprotective and radioprotective technologies, Institute of Biology, Federal Research Centre Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences; Scopus Author ID: 7003730453; <https://orcid.org/0000-0002-3248-1633> (Institute of Biology, Federal Research Centre Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, 28, Kommunisticheskaya St., Syktyvkar, GSP-2, the Komi Republic, Russia, 167000; e-mail: amoskalev@ib.komisc.ru).

Для цитирования:**For citation:**

Дата поступления статьи:

Прошла рецензирование:

Принято решение о публикации:

Received:

Reviewed:

Accepted:

Лишайники на карьерах южной тундры северо-востока европейской части России

И.А. Лиханова, Т.Н. Пыстина,

Г.В. Железнова, С.В. Денева

Институт биологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН,

г. Сыктывкар

likhanova@ib.komisc.ru

Аннотация

В работе представлены первые данные о разнообразии лишайников карьеров по добыче строительных материалов окрестностей города Воркута (подзона южной кустарниковой тундры). Длительность самовосстановительной сукцессии на карьерах составляла около четырех-пяти десятилетий. Почвообразующие породы карьеров практически не отличались от почвообразующих пород фоновых территорий по гранулометрическому составу, но характеризовались повышенной карбонатностью за счет содержания кальцита. На суглинистых, гравийно-песчаных и песчаных отложениях карьеров выявлено 69 таксонов лишайников, из них 66 вида и 3 подвидов. Видовая насыщенность лишайниками производных сообществ на территории карьеров достигает 33 видов на 100 м², что выше максимального показателя фоновых сообществ (26 видов на 100 м²). Последнее связано со спецификой субстратных условий (наличие карбонатов, гравия), менее плотной упаковкой экологических ниш, отсутствием/низким обилием эдификаторных видов, присутствием видов разных сукцессионных стадий. В производных сообществах карьеров в отличие от фоновых участков среди эколого-субстратных групп увеличивается доля эпибиофитов, среди жизненных форм – накипных лишайников. Лихенофлора карьеров характеризуется значительным количеством кальцефильных видов, что придает ей своеобразие по сравнению с фоновыми территориями. На карьерах отмечено шесть видов лишайников, включенных в Красную книгу Республики Коми и Приложение 1 к ней.

Ключевые слова:

лишайники, карьеры, южная тундра, производные сообщества, кальцефилы, нарушенные земли

Введение

В последние десятилетия в связи с увеличением площади техногенно нарушенных территорий Крайнего Севера становятся актуальными исследования закономерностей восстановления почвенно-растительного покрова в данных биоклиматических условиях. Для изучения ре-

Lichens in quarries of the south tundra subzone of the european north-east of Russia

Institute of Biology, Federal Research Centre, Komi Scientific

Centre, Ural Branch, Russian Academy of Sciences,

Syktyvkar

likhanova@ib.komisc.ru

Abstract

The paper presents the first data on the diversity of lichens in building-stone quarries in the vicinity of Vorkuta (south dwarf shrub tundra subzone). The self-regenerative succession in quarries lasted for about four-five decades. The soil-forming rocks in quarries did not actually differ from those in the background territories by texture but were characterized by a high carbonate content due to calcite. 72 lichen taxa were identified on loamy, gravel-sandy and sandy sediments of the quarries. The species saturation of lichens at key sites of the quarries reached 33 species per 100 m² that exceeded the background values (26 species per 100 m²). This increase was related to the specificity of soil material conditions (presence of carbonates, gravel), vacant places in ecological niches, absence/low abundance of edificatory species, presence of species at different succession stages. In contrast to the background sites, the secondary quarry communities increased in the proportion of epilithophytes and scaly lichens. The lichen flora of quarries included a significant number of calciphile species that makes it peculiar in comparison with the background areas. The quarries were found for six lichen species included into the Red Data Book of the Komi Republic and its Annex 1.

Keywords:

lichens, quarries, south tundra, secondary communities, calciphiles, disturbed lands

ных сукцессий растительности на нарушенных землях тундровой зоны европейского северо-востока России [1–3], немногочисленны. В них мало внимания уделяется характеристике лишайникового покрова. В свою очередь, техногенные местообитания служат убежищем для многих видов лишайников, где им приходится приспосабливаться к разным эдафотопам [4; 5]. Установлено, что восстановление сообществ тундры на нарушенных землях, это длительный процесс, который даже спустя пять десятилетий может находиться на начальных этапах [6]. Только на участках, где восстановление растительного покрова идет более 30 лет, при благоприятных условиях могут формироваться лишайниковые синузиды разнообразного видового состава. Наиболее часто на техногенных местообитаниях Крайнего Севера встречаются лишайники из родов *Cladonia*, *Peltigera*, *Stereocaulon* [2; 6]. Карьеры по добыче строительных материалов после их отработки характеризуются высоким уровнем гетерогенности физико-химических свойств абралитов, а также геоморфологических условий, что делает их удобным объектом для изучения влияния состава почвообразующих пород на формирование лишайникового покрова в техногенных ландшафтах.

Цель данной работы – определить особенности видового состава лишайников на суглинистых, песчаных и гравийно-песчаных отложениях карьеров по добыче строительного песка в южной тундре северо-востока европейской части России.

Материалы и методы

Исследования проведены на территории карьеров в окрестностях г. Воркута, на водоразделе рек Воркута и Сейда (верховья р. Безымянки, ручьев Б. и М. Дозмер-Шор). Согласно геоботаническому районированию район исследования относится к полосе южных тундр Восточно-европейской подпровинции Европейско-Западносибирской тундровой провинции циркумполярной тундровой области [7]. Изучение разнообразия лишайников проведено на выходах суглинистых и гравийно-песчаных отложений карьера «Комсомольский-1» (67°32'33.81» с.ш., 63°46'59.63» в.д.) и песчаных – карьера «Заполярный» (67°29'12.47» с.ш., 63°42'59.37» в.д.). По данным А.И. Попова [8], полезная толща изученных карьеров представлена аллювиально-дельтовыми и прибрежно-морскими мелкозернистыми песчаными отложениями. При появлении в верхней части толщи песков гравия и гальки отложения характеризуются как гравелистые или валунно-галечные. Перекрывается описанная толща валунными и покровными суглинками. В ходе отработки карьеров на поверхности обнажены разные по гранулометрическому составу субстраты: песчаные, гравийно-песчаные, суглинистые. Карьер «Комсомольский» разрабатывался в 60-х гг. прошлого века, «Заполярный» – в 70-х гг. Таким образом, продолжительность самовосстановительной сукцессии на гравийно-песчаных и суглинистых отложениях может составлять более пяти десятилетий, на песчаных – более четырех.

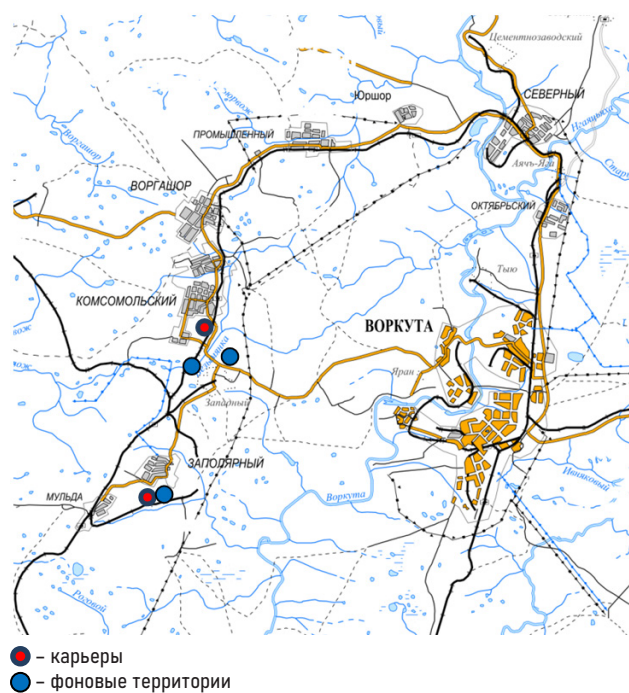


Рис. 1 Картограмма района исследований.
Figure 1. Sketch-map of the study area.

В 2022–2024 гг. на карьерах, характеризующихся разным составом субстратов (суглинистом, гравийно-песчаном и песчаном), заложено по два ключевых участка с производными сообществами, в состав которых входили лишайники. Фоновыми послужили территории вблизи карьеров со сходным гранулометрическим составом, где также заложено по два ключевых участка для каждого типа почвообразующих пород (суглинистого, гравийно-песчаного и песчаного).

На 12 ключевых участках сделано по одному геоботаническому описанию на площадках размером 100 м², заложено по одному опорному почвенному разрезу. Выявлен видовой состав и обилие сосудистых растений, напочвенных мхов и лишайников. Определение образцов мхов и лишайников проведено в отделе флоры и растительности Севера Института биологии Коми НЦ УрО РАН. Образцы хранятся в Уникальной научной установке «Научный гербарий Института биологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН (SYKO)». Названия видов приведены в соответствии с общепринятыми номенклатурами [10–12]. Для оценки обилия видов на ключевых участках использовали шкалу Ж. Браун-Бланке: г – вид встречается единично, + – незначительное участие вида в фитоценозе с проективным покрытием менее 1 %, 1 – 1–5 %, 2 – 6–25 %, 3 – 26–50 %, 4 – 51–75 %, 5 – 76–100 % [13]. Ординация видового состава лишайников выполнена с помощью метода неметрического многомерного шкалирования – NMS в программе ExcelToR. В качестве меры различия применен коэффициент Сьеренсена-Чекановского [14].

Физико-химические исследования почв выполняли в отделе почвоведения и сертифицированной Экоаналитической лаборатории Института биологии Коми НЦ УрО РАН. pH водной (pH_{H2O}) суспензий определяли потенцио-

Характеристика ключевых участков фоновой территории и территории карьеров

Table 1

Description of key sites of the background territory and quarry territory

| Участок | Растительное сообщество | Название почвы по Классификации почв России [9] |
|-------------------------------------------------------------------|-----------------------------------------------------|---------------------------------------------------------------------|
| Территория карьера «Комсомольский-1», суглинистые отложения | | |
| Кс-1 | Разнотравное лишайниково-моховое с ивой | Пелозем грубогумусированный, потечно-гумусовый глееватый |
| Кс-2 | Разнотравное моховое с ивой | Пелозем грубогумусированный глееватый потечно-гумусовый |
| Фоновая территория, суглинистые отложения | | |
| ФКс-1 | Мелкоерниковая лишайниково-моховая тундра | Глеезем |
| ФКс-2 | Ерниковая кустарничковая моховая тундра | Торфяно-глеезем потечно-гумусовый мерзлотный |
| Территория карьера «Комсомольский-1», гравийно-песчаные отложения | | |
| Кгп-1 | Разнотравное мохово-лишайниковое с единичными ивами | Псаммозем гумусовый глееватый потечно-гумусовый |
| Кгп-2 | Разнотравное лишайниково-моховое с ивой | Псаммозем гумусовый грубогумусированный потечно-гумусовый глееватый |
| Фоновая территория, гравийно-песчаные отложения | | |
| ФКгп-1 | Вороничная лишайниково-моховая тундра | Подбур грубогумусированный глееватый |
| ФКгп-2 | Ерниковая зеленомошная тундра | Торфяно-подбур оподзоленный глееватый |
| Территория карьера «Заполярный», песчаные отложения | | |
| Зп-1 | Мохово-лишайниковое с ивой | Псаммозем гумусовый |
| Зп-2 | Моховое с ивой | Псаммозем гумусовый грубогумусированный потечно-гумусовый глееватый |
| Фоновая территория, песчаные отложения | | |
| ФЗп-1 | Вороничная лишайниковая тундра | Подзол иллювиально-гумусовый стратифицированный глееватый |
| ФЗп-2 | Ерниковая лишайниково-моховая тундра | Торфяно-подбур глеевый мерзлотный |

метрически, гранулометрический состав – по Качинскому [15], содержание органического углерода ($C_{орг.}$) – по Тюрину [16]. Элементный состав определяли приближённо-количественным методом на рентгенофлуоресцентном спектрометре XRF-1800 (Shimadzu, Япония) в ЦКП “Геонаука” при Институте геологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН.

Результаты и их обсуждение

Влияние влажности почв на видовое богатство лишайников. На примере сообществ, изученных в ряду возрастания гидроморфизма гравийно-песчаных почв (рис. 2), показано, что лишайниковые синузии на карьерах приурочены к свежим и сухим субстратам (уч. Кгп-1, Кгп-2). На участках Кгп-3 (ивняк осоково-моховой) и Кгп-4 (топянохвощевое сообщество) с застойным увлажнением

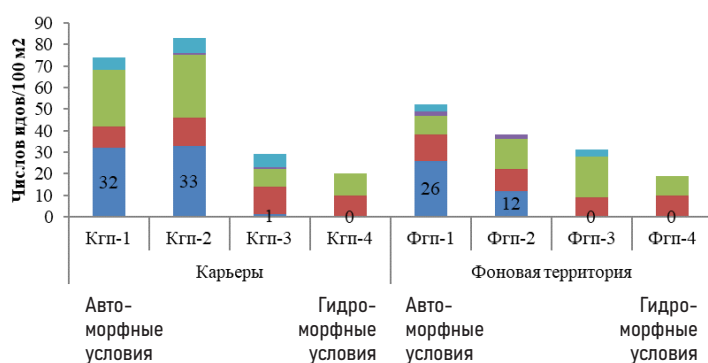


Рис. 2. Видовое разнообразие фоновых и производных сообществ на гравийно-песчаных отложениях в ряду повышения их влажности (цифрами отмечено число таксонов лишайников).

Figure 2. Species diversity of background and secondary communities on gravel-sand sediments along with the increasing moisture content (figures indicate number of lichen taxa).

доминирование в напочвенном покрове переходит к мхам. Последнее характерно и для фоновых территорий. Так, в ивняках осоковых (уч. ФКгп-3) и осоково-пушицевых моховых сообществах (уч. ФКгп-4) лишайники не зафиксированы. В связи с отмеченным, влияние физико-химических свойств субстрата на эпигейный лишайниковый покров было изучено в автоморфных и полугидроморфных условиях.

Особенности почвенного покрова. Субстраты карьеров близки по гранулометрическому составу к почвообразующим породам фоновых территорий (рис. 3). Суглинистые отложения карьеров и фоновых участков характеризуются преобладанием в мелкоземе фракции крупной пыли (40–60 %), количество гравия и гальки не превышает 5–20%. В гравийно-песчаных отложениях количество гравия и гальки, рассеянного в толще мелкозема, достигает 20–40 %. В мелкоземе преобладают фракции мелкого (около 50–60%), крупного и среднего (20–40 %) песка. Песчаные отложения характеризуются резким преобладанием фракции мелкого песка (около 80 %).

Почвы карьеров в отличие от фоновых содержат кальцит. Содержание валового CaO в фоновых почвах составляет около 1%. В почвах карьеров на суглинистых отложениях этот показатель увеличивается до 1.5 %, на песчано-гравийных и песчаных – до 2–6 % (рис. 4). Повышенное содержание карбонатов обуславливает нейтральную реакцию среды суглинистых почв карьеров и слабощелочную – песчаных и гравийно-песчаных. Фоновые почвы кислые в верхней части профиля, с глубиной кислотность уменьшается.

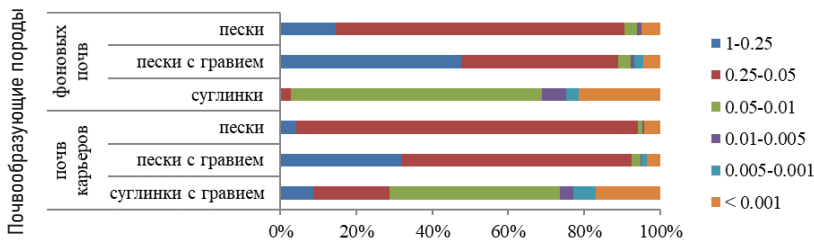


Рис. 3. Гранулометрический состав мелкозема почвообразующих пород фоновых почв и почв карьеров.
Figure 3. Texture of fine-grained soil-forming rocks of background and quarry soils.

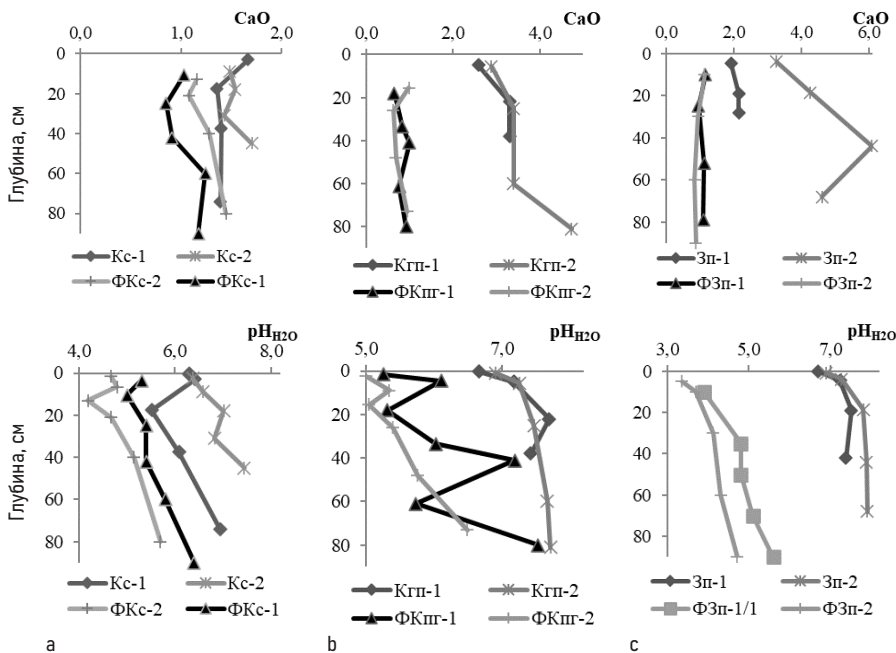


Рис. 4. Профильное распределение валового содержания СаО (%) и рН_{Н2О} в почвах фоновых участков и карьеров на суглинистых (а), гравийно-песчаных (б) и песчаных (с) отложениях.
Figure 4. Profile distribution of gross СаО content (%) and рН_{Н2О} in soils of background sites and quarries on loamy (a), gravelly-sandy (b), and sandy (c) sediments.

В профиле почв карьеров выделяется маломощная подстилка, в автоморфных условиях ее мощность составляет менее 1 см, в полулигидроморфных \square увеличивается до 2 см. В фоновых автоморфных почвах мощность подстилки достигает 4–6 см, в полулигидроморфных \square более 10 см. Содержание $C_{орг}$ в подподстилочном слое, обогащенном почечным гумусом, составляет 0.9 %, уменьшаясь вниз по профилю до 0.4 %. В минеральной части песчаных и гравийно-песчаных почв карьеров содержание $C_{орг}$ ниже \square 0.3% и 0.1%, соответственно. Фоновые значения показателя возрастают более чем в 2 раза.

Характеристика лишайникового покрова фоновых сообществ. В окрестностях карьеров на дренированных вершинах склонов с суглинистыми почвами распространены мелкоерниковые лишайниково-моховые тундры. В лишайниково-моховом ярусе, где доминируют зеленые мхи (*Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, *Racomitrium lanuginosum*) выявлено 26 таксонов лишайников. Максимальное обилие (по 2 балла по шкале Браун-Бланке) отмечено у *Cladonia arbuscula*, *C. rangiferina*, *Flavocetraria nivalis*. Меньшее участие в сложении напочвенного покрова принимают *Alectoria nigricans*, *A. ochroleuca*, *Cetraria*

islandica ssp. islandica, *C. islandica ssp. crispiformis*, *C. laevigata*, *Cladonia amaurocraea*, *C. gracilis*, *C. stellaris*, *C. uncialis*, *Thamnolia vermicularis* и др. (табл. 2). К зарастающим пятнам-медальонам приурочены многие шиловидные и бокальчатые виды р. *Cladonia* (*C. acuminata*, *C. cariosa*, *C. fimbriata*, *C. phyllophora*, *C. stricta*, *C. stygia*), накипные лишайники (*Baeomyces placophyllus*, *Dibaeis baeomyces*), пионерные виды рода *Peltigera* (*P. didactyla*, *P. malacea*) и *Stereocaulon* (*S. rivulorum*). Со снижением дренажа в ерниковых зеленомошных тундрах на суглинистых породах количество лишайников снижается до 21 таксона (табл. 2). К преобладающим видам (обилие по 2 балла) относятся *Cladonia arbuscula*, *C. rangiferina*. Меняется видовой состав видов рода *Peltigera*, среди которых отмечены *P. arpthosa* и *P. scabrosa*. Появляется *Nephroma arcticum*. К зарастающим пятнам-медальонам приурочены *Cladonia grayi*, *C. subulata*, *Stereocaulon paschale*, *S. rivulorum*, *S. tomentosum* и др.

На краевых зонах холмов с выходами гравийно-песчаных отложений формируются вороничные лишайниково-моховые сообщества. Среди мохового покрова из *Racomitrium lanuginosum* отмечено 26 таксонов лишайников. Преобладающие виды лишайников: *Flavocetraria cucullata* и *F. nivalis* (по 2 балла). С незначительным обилием (+ – 1 балл) зафиксированы разнообразные кустистые лишайники: *Alectoria ochroleuca*, *Cetraria aculeata*, *C. islandica ssp. islandica*, *C. islandica ssp. crispiformis*, *C. laevigata*, *Cladonia amaurocraea*, *C. arbuscula*, *C. cervicornis*, *C. chlorophaea s.l.*, *C. есмочуна*, *C. fimbriata*, *C. rangiferina*, *C. stygia*, *C. subulata*, *C. uncialis*, *Stereocaulon alpinum*, *S. glareosum*, *Thamnolia vermicularis*. Малообильны листоватые (*Parmelia sulcata*, *Peltigera neckeri*, *P. rufescens*) и накипные (*Placynthiella icmalea*, *P. uliginosa*, *Ochrolechia sp.*) лишайники (табл. 2). На склонах к ложбинам стока описаны ерниковые зеленомошные тундры. Здесь обилие и видовое разнообразие лишайников существенно снижается (табл. 2). Среди лишайников с небольшим обилием (+ – 1 балл) отмечены виды рода *Peltigera* (*P. arpthosa*, *P. canina*, *P. extenuata*, *P. leucophebia*, *P. rufescens*), *Cladonia* (*C. arbuscula*, *C. есмочуна*, *C. fimbriata*, *C. rangiferina*, *C. stygia*), а также *Cetraria islandica ssp. islandica*, *Flavocetraria nivalis*.

На песчаных холмах описаны вороничные лишайниково-моховые тундры, сменяющиеся с повышением увлажнения

Видовой состав и обилие лишайников производных и фоновых сообществ

Species composition and abundance of lichens of secondary and background communities

| Виды лишайников | Эколого-субстратная группа | Тип слоевища | Производные сообщества карьеров | | | | | | Сообщества фоновой территории | | | | | | |
|----------------------------------------------------------------------------|----------------------------|--------------|---------------------------------|------|-----------------|-------|-------|------|-------------------------------|------|-----------------|-------|-------|------|---|
| | | | Суглинки с гравием | | Песок с гравием | | Пески | | Суглинки | | Песок с гравием | | Пески | | |
| | | | Кс-1 | Кс-2 | Кгп-1 | Кгп-2 | Зп-1 | Зп-2 | Фс-1 | Фс-2 | Фгп-1 | Фгп-2 | Фп-1 | Фп-2 | |
| <i>Alectoria nigricans</i> (Ach.) Nyl. | эпигейд | куст. | + | + | + | | | | | 1 | | | | 1 | 1 |
| <i>A. ochroleuca</i> (Hoffm.) A.Massal. | эпигейд | куст. | | + | | | | | | 1 | | + | | 1 | 1 |
| <i>Arctocetraria andrejevii</i> (Oxner) Kärnefelt & A.Thell (3) | эпигейд | куст. | 1 | | | 1 | | | | | | | | | |
| <i>Baeomyces carneus</i> Flörke | эпигейд | нак. | 1 | | 1 | | | | | | | | | | |
| <i>B. placophyllus</i> Ach. | эпигейд | нак. | 2 | 1 | 1 | | | | | + | | | | + | |
| <i>Bilimbia microcarpa</i> (Th.Fr.) Th.Fr. | эпибриофит | нак. | 1 | | | | | | | | | | | | |
| <i>Bryocaulon divergens</i> (Ach.) Kärnefelt | эпигейд | куст. | | | 1 | | | | | + | | | | | |
| <i>Bryoplaca jungermanniae</i> (Vahl) Sochting et al. | эпибриофит | нак. | 1 | 1 | | | | | | | | | | | |
| <i>Bryoria</i> sp. | эпифит | куст. | | | + | | | | | | | | | | |
| <i>Cetraria aculeata</i> (Schreb.) Fr. | эпигейд | куст. | + | | | | | | | | | + | | | |
| <i>C. ericetorum</i> Opiz | эпигейд | куст. | 1 | | 1 | | | | | | | | | | + |
| <i>C. islandica</i> (L.) Ach. ssp. <i>crispiformis</i> (Räsänen) Kärnefelt | эпигейд | куст. | + | + | 1 | + | 1 | | | 1 | 1 | + | | 1 | |
| <i>C. islandica</i> (L.) Ach. ssp. <i>islandica</i> | эпигейд | куст. | | | + | + | | | | 1 | | + | + | | + |
| <i>C. laevigata</i> Rass. (3) | эпигейд | куст. | | + | + | | | | | 1 | | + | | | + |
| <i>C. muricata</i> (Ach.) Eckfeldt | эпигейд | куст. | | | | | | | | | | | | 1 | |
| <i>Cetrariella delisei</i> (Bory ex Schaer.) Kärnefelt & A.Thell | эпигейд | куст. | | + | | 1 | | | | | | | | | |
| <i>Cladonia acuminata</i> (Ach.) Norrl. (2) | эпигейд | куст. | 1 | + | 1 | 1 | + | + | | 1 | | | | | |
| <i>C. amaurocraea</i> (Flörke) Schaer. | эпигейд | куст. | | | | | | | | 1 | + | + | | | 1 |
| <i>C. arbuscula</i> (Wallr.) Flot. | эпигейд | куст. | 1 | | 1 | | | | | 2 | 2 | + | + | 1 | 1 |
| <i>C. borealis</i> S.Stenroos | эпигейд | куст. | | | | + | + | | | | | | | | |
| <i>C. cariosa</i> (Ach.) Spreng. | эпигейд | куст. | | + | + | + | + | + | | 1 | | | | 1 | |
| <i>C. cenotea</i> (Ach.) Schaer. | эпиксил | куст. | | | | | | | | | | | | | + |
| <i>C. cervicornis</i> (Ach.) Flot. | эпигейд | куст. | 1 | | 2 | | | | | | | + | | | |
| <i>C. chlorophaea</i> (Flörke ex Sommerf.) Spreng. | эпигейд | куст. | 2 | + | 2 | 2 | + | + | | | | + | | | |
| <i>C. coccifera</i> (L.) Willd. | эпигейд | куст. | | | | | | | | | | | | | 1 |
| <i>C. coniocraea</i> (Flörke) Spreng. | эпиксил | куст. | | | | | | + | | | | | | | |
| <i>C. cornuta</i> (L.) Hoffm. | эпигейд | куст. | | + | | 1 | + | | | 1 | | | | | |
| <i>C. crispata</i> (Ach.) Flot. | эпигейд | куст. | | | | | | | | | | | | | + |
| <i>C. cyanipes</i> (Sommerf.) Nyl. | эпигейд | куст. | | | | | | | | | | | | | |
| <i>C. deformis</i> (L.) Hoffm. | эпигейд | куст. | | | | | | | | | | | | | + |
| <i>C. ecmocyna</i> Leight. | эпигейд | куст. | | + | | + | | | | 1 | + | + | | + | + |
| <i>C. fimbriata</i> (L.) Fr. | эпиксил | куст. | + | | + | 1 | 1 | + | | + | + | + | + | + | + |
| <i>C. furcata</i> (Huds.) Schrad. | эпигейд | куст. | | | | | | | | | | | | | |
| <i>C. gracilis</i> (L.) Willd. subsp. <i>elongata</i> (Wulfen) Vain. | эпигейд | куст. | | + | | | | | | | | | | | 1 |
| <i>C. gracilis</i> (L.) Willd. ssp. <i>gracilis</i> | эпигейд | куст. | | | | 1 | | | | 1 | 1 | | | | |
| <i>C. gracilis</i> (L.) Willd. ssp. <i>turbinata</i> (Ach.) Ahti | эпигейд | куст. | | | | 1 | | | | | | | | | |
| <i>C. grayi</i> G.Merr. ex Sandst. | эпигейд | куст. | | | | | | | | | + | | | | |
| <i>C. macroceras</i> (Delise) Hav. | эпигейд | куст. | | | | | 1 | | | 1 | | | | 1 | + |
| <i>C. macrophyllodes</i> Nyl. | эпигейд | куст. | | | + | 1 | | | | | | | | | |
| <i>C. mitis</i> Sandst. | эпигейд | куст. | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | | | 1 | | | | 1 | 1 |
| <i>C. phyllophora</i> Hoffm. | эпигейд | куст. | | | | + | 1 | | | 1 | | | | | |
| <i>C. pleurota</i> (Flörke) Schaer. | эпигейд | куст. | | | | | | | | | | | | | + |

| | | | | | | | | | | | | | | |
|---------------------------------------------------------------|------------|-------|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| <i>C. pocillum</i> (Ach.) Grognot | эпигейд | куст. | | + | + | | | | | | | | 1 | |
| <i>C. pyxidata</i> (L.) Hoffm. | эпигейд | куст. | | | | 1 | 1 | + | | | | | 1 | + |
| <i>C. ramulosa</i> (With.) J.R.Laundon | эпигейд | куст. | | | | + | + | | | | | | | |
| <i>C. rangiferina</i> (L.) F.H.Wigg. | эпигейд | куст. | 2 | 1 | 1 | 1 | 1 | | 2 | 2 | + | + | 1 | 2 |
| <i>C. squamosa</i> Hoffm. | эпиксил | куст. | | | | | | | | | | | | + |
| <i>C. stellaris</i> (Opiz) Pouzar & Vězda | эпигейд | куст. | | | | | | | 1 | | | | | |
| <i>C. stricta</i> (Nyl.) Nyl. | эпигейд | куст. | | | | | | | 1 | | | | | |
| <i>C. stygia</i> (Fr.) Ruoss | эпигейд | куст. | | | | | | | 1 | 1 | + | + | | |
| <i>C. subulata</i> (L.) Weber ex F.H.Wigg. | эпигейд | куст. | | + | | 1 | 1 | | | + | + | | 1 | |
| <i>C. sulphurina</i> (Michx.) Fr. | эпиксил | куст. | | | | | | | | | | | | |
| <i>C. symphyarpa</i> (Flörke) Fr. | эпигейд | куст. | | | | 1 | | | | | | | | |
| <i>C. uncialis</i> (L.) Weber ex F.H.Wigg. | эпигейд | куст. | | + | | | | | 1 | + | + | | | |
| <i>Cladonia</i> sp. | эпигейд | куст. | | | | + | | | | | | | | |
| <i>Dibaeis baeomyces</i> (L.f.) Rambold & Hertel | эпигейд | нак. | | | | | | | + | | | | | |
| <i>Epilichen scabrosus</i> (Ach.) Clem. | паразит | нак. | | | | + | | | | | | | | |
| <i>Flavocetraria cucullata</i> (Bellardi) Kärnefelt & A.Thell | эпигейд | куст. | 1 | 1 | 1 | 1 | + | | 1 | | 2 | | 2 | 2 |
| <i>F. nivalis</i> (L.) Kärnefelt & A.Thell | эпигейд | куст. | 1 | 1 | 1 | 1 | + | | 2 | 1 | 2 | + | 4 | 2 |
| <i>Nephroma arcticum</i> (L.) Torss. | эпигейд | лист. | | | | | | | | 1 | | | | |
| <i>Ochrolechia androgyna</i> (Hoffm.) Arnold | эпибриофит | нак. | | | | | | | | | | | | |
| <i>O. frigida</i> (Sw.) Lynge | эпибриофит | нак. | 1 | + | | | | | | | | | | |
| <i>Ochrolechia</i> sp. | эпигейд | нак. | | | 1 | | | | | | + | | + | |
| <i>Parmelia sulcata</i> Taylor | эпифит | лист. | | | | | | | | | + | | | |
| <i>Peltigera aphthosa</i> (L.) Willd. | эпигейд | лист. | | | | + | | | | 1 | | + | | |
| <i>P. canina</i> (L.) Willd. | эпигейд | лист. | + | 1 | | | | | | | | + | | |
| <i>P. didactyla</i> (With.) J.R.Laundon | эпигейд | лист. | 2 | 1 | 2 | 2 | 1 | + | 1 | | | | | |
| <i>P. extenuata</i> (Nyl. ex Vain.) Lojka | эпигейд | лист. | | + | | 1 | | | | | | + | 1 | |
| <i>P. leucophebia</i> (Nyl.) Gyeln. | эпигейд | лист. | | | | | 1 | | | | | + | | |
| <i>P. malacea</i> (Ach.) Funck | эпигейд | лист. | | | | | 1 | | 1 | | | | | 1 |
| <i>P. neckeri</i> Hepp ex Müll.Arg. | эпигейд | лист. | + | + | | | | | | | + | | | |
| <i>P. polydactylon</i> (Neck.) Hoffm. | эпигейд | лист. | | | | + | + | | | | | | | |
| <i>P. ponojensis</i> Gyeln. | эпигейд | лист. | + | + | | | | + | | | | | | |
| <i>P. rufescens</i> (Weiss) Humb. | эпигейд | лист. | 2 | 1 | 2 | 2 | 2 | + | | | + | + | 1 | |
| <i>P. scabrosa</i> Th.Fr. | эпигейд | лист. | | | | | | | | 1 | | | | 1 |
| <i>P. venosa</i> (L.) Hoffm. (бионадзор) | эпигейд | лист. | + | | | | | | | | | | | |
| <i>Pertusaria geminipara</i> (Th.Fr.) C.Knight ex Brodo | эпибриофит | нак. | 1 | | | | | | | | | | | |
| <i>Placynthiella icmalea</i> (Ach.) Coppins & P.James | эпигейд | нак. | | | | | | | | | + | | | |
| <i>P. uliginosa</i> (Schrad.) Coppins & P.James | эпигейд | нак. | + | | 1 | | | | | | + | | | |
| <i>Protopannaria pezizoides</i> (Weber) P.M.Jörg. & S.Ekman | эпигейд | чеш. | 1 | | | | | | | | | | | |
| <i>Rinodina mniaroea</i> (Ach.) Körb. | эпибриофит | нак. | 1 | | | | | | | | | | | |
| <i>Scytinium lichenoides</i> (L.) Otálora et al. | эпигейд | лист. | | + | | | | | | | | | 1 | |
| <i>S. tenuissimum</i> (Dicks.) Otálora et al. (3) | эпигейд | лист. | | | + | | | + | | | | | | |
| <i>Solorina spongiosa</i> (Ach.) Anzi (3) | эпигейд | лист. | | | | | | + | | | | | | |
| <i>Stereocaulon alpinum</i> Laurer | эпигейд | куст. | + | + | | + | | | | | + | | | |
| <i>S. capitellatum</i> H.Magn. | эпигейд | куст. | | | | | 1 | | | | | | | |
| <i>S. condensatum</i> Hoffm. | эпигейд | куст. | | | | | 1 | | | | | | | |
| <i>S. glareosum</i> (Savicz) H.Magn. | эпигейд | куст. | | 1 | 1 | + | 1 | + | | | 1 | | | |
| <i>S. paschale</i> (L.) Hoffm. | эпигейд | куст. | | | | | 1 | | | 1 | | | | |

| | | | | | | | | | | | | | | |
|--------------------------------------------------------------------------|---------|-------|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|
| <i>S. rivulorum</i> H.Magn. | эпигейд | куст. | 1 | | 2 | 1 | 3 | | + | + | | | | |
| <i>S. tomentosum</i> Fr. | эпигейд | куст. | 1 | | 1 | 1 | | | | 1 | | | | |
| <i>Thamnolia vermicularis</i> (Sw.) Schaer. | эпигейд | куст. | | | 1 | | | | 1 | | 1 | | 2 | 1 |
| <i>Toniniopsis bagliettoana</i> (A.Massal. & De Not.) Kistenich & Tindal | эпифит | нак. | 1 | 1 | 1 | | | | | | | | | |
| Всего таксонов лишайников | | | 33 | 31 | 32 | 33 | 27 | 11 | 26 | 21 | 26 | 12 | 20 | 25 |
| Общее проективное покрытие лишайников, % | | | 60 | 20 | 60 | 30 | 60 | >5 | 35 | 30 | 20 | >5 | 90 | 40 |

Примечание: нак. - накипной, кус. - кустистый, лист. - листоватый. Жирным шрифтом выделены редкие в Республике Коми виды, в скобках указан статус их редкости [17].

ерниковыми лишайниково-моховыми сообществами. В лишайниковом покрове зафиксирован 21–25 таксон. Помимо преобладающих среди лишайников *Flavocetraria cucullata* и *F. nivalis* (по 2–4 балла каждый) отмечены в основном кустистые лишайники: *Alectoria nigricans*, *A. ochroleuca*, *Cetraria ericetorum*, *C. islandica* ssp. *crispiformis*, *C. laevigata*, *C. muricata*, *Cladonia amaurocraea*, *C. arbuscula*, *C. cariosa*, *C. cenotea*, *C. coccifera*, *C. crispata*, *C. deformis*, *C. есмочуна*, *C. fimbriata*, *C. macroceras*, *C. mitis*, *C. pleurota*, *C. pocillum*, *C. pyxidata*, *C. rangiferina*, *C. squamosa*, *C. subulata*, *Stereocaulon paschale*, *Thamnolia vermicularis* (табл. 2). Накипные лишайники редки – *Vaeomyces placophyllus*, *Ochrolechia* sp. Малое обилие (не более 1 балла) зафиксировано у листоватых лишайников: *Peltigera extenuata*, *P. malacea*, *P. rufescens*, *P. scabrosa*, *Scytinium lichenoides* (табл. 2).

Характеристика лишайникового покрова производных сообществ. Наиболее высокие суглинистые останцы карьеров на шестом десятилетии сукцессии заняты разнотравными (*Chamaenerion angustifolium*, *Equisetum arvense*) лишайниково-моховыми с ивой (*Salix glauca*, *S. lanata*, *S. phylicifolia*) сообществами. В пестром напочвенном покрове преобладают мхи открытых и засушливых местообитаний (*Polytrichum juniperinum*, *P. piliferum*, *Racomitrium lanuginosum*), а также пионерные (*Ceratodon purpureus*, *Bryum* sp.) и кальцефильные (*Distichium capillaceum*) виды. Среди лишайников помимо обычных для сообществ фоновых территорий (*Alectoria nigricans*, *A. ochroleuca*, *Cetraria islandica* ssp. *islandica*, *Cladonia fimbriata*, *C. mitis*, *C. rangiferina*, *Flavocetraria cucullata*, *F. nivalis* и др.), типичны раннесукцессионные виды (*Cetraria aculeata*, *C. chlorophaea* s.l. и др.) среди которых встречаются кальцефилы (*Cladonia acuminata*, *C. cariosa*, *C. cervicornis*). С обилием 1–2 балла зафиксированы многочисленные накипные лишайники (*Vaeomyces carneus*, *V. placophyllus*, *Bryoplaca jungermanniae*, *Ochrolechia frigida*, *O. geminipara*, *Placynthiella uliginosa*, *Rinodina mniaraea*), в том числе приуроченные к основным породам (*Bilimbia microcarpa*, *Toniniopsis bagliettoana*). Характерны виды рода *Peltigera* (*P. didactyla*, *P. neckeri*, *P. ponojensis*), среди которых также есть виды, предпочитающие карбонатные отложения – *P. rufescens* и *P. venosa*. Отмечены виды рода *Stereocaulon* (*S. alpinum*, *S. rivulorum*, *S. tomentosum*) (табл. 2).

На низких, более увлажненных суглинистых останцах формируются разнотравные (*Chamaenerion angustifolium*, *Equisetum arvense*) моховые сообщества с ивой (*Salix glauca*, *S. lanata*, *S. phylicifolia*). В напочвенном покрове начинают преобладать зеленые мхи (*Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*). Обилие лишайников уменьшается, но сохраняется довольно высокое разнообразие (табл. 2). Отмечены виды рода *Peltigera* (*P. canina*, *P. didactyla*, *P. extenuata*, *P. neckeri*, *P. ponojensis*, *P. rufescens*), появляются влаголюбивые виды (*Cetrariella delisei*, *Scytinium lichenoides*), характерны обычные для тундровых сообществ лишайники (*Alectoria nigricans*, *Cetraria islandica* ssp. *crispiformis*, *Cladonia cornuta*, *C. есмочуна*, *C. gracilis* ssp. *elongata*, *C. mitis*, *C. rangiferina*, *Flavocetraria cucullata*, *F. nivalis*). На повышенных элементах микрорельефа отмечены синузии из накипных (*Vaeomyces placophyllus*, *Bryoplaca jungermanniae*, *Ochrolechia frigida*, *Toniniopsis bagliettoana*) и пионерных (*Cladonia cariosa*, *C. chlorophaea* s.l., *C. pocillum*, *C. subulata*) видов. На суглинистых останцах зафиксированы виды, охраняемые на территории Республики Коми: *Cladonia acuminata*, *Cetraria laevigata* [17].

На песчано-гравийных отложениях в автоморфных условиях формируются разнотравные (*Equisetum arvense*) мохово-лишайниковые, в полугидроморфных – разнотравные (*Chamaenerion angustifolium*, *Equisetum arvense*) лишайниково-моховые сообщества с ивами (*Salix glauca*, *S. phylicifolia*). В напочвенном покрове отмечены пионерные (*Bryum* sp., *Ceratodon purpureus*, *Pohlia* sp.) и луговые (*Brachythecium campestre*, *B. salebrosum*) виды мхов. Значительно число и обилие мхов (2 – 3 балла), приуроченных к основным породам: *Bryoerythrophyllum recurvirostre*, *Ditrichum flexicaule*, *Distichium capillaceum*. Среди лишайников на песчано-гравийных отложениях, по сравнению с суглинистыми, увеличивается обилие представителей родов *Stereocaulon* и *Peltigera*. Из зафиксированных видов рода *Stereocaulon* (*S. alpinum*, *S. glareosum*, *S. rivulorum*, *S. tomentosum*) большего обилия (до 2 баллов) достигает *S. rivulorum*, из видов рода *Peltigera* (*P. didactyla*, *P. extenuata*, *P. polydactylon*, *P. rufescens*) – *P. rufescens* и *P. didactyla* (по 2 балла). Обилие и видовое разнообразие накипных видов (*Vaeomyces* sp., *Ochrolechia* sp., *Placynthiella* sp.) уменьшается (табл. 2). В пестром напочвенном покрове разнообразны пионерные виды рода *Cladonia* (*Cladonia chlorophaea* s.l., *C. fimbriata*, *C. macrophyllodes*, *C. subulata*

и др.), многие из которых предпочитают кальцийсодержащие субстраты (*C. acuminata*, *C. cariosa*, *C. cervicornis*, *C. pocillum*, *C. symphyocarpa*). Разнообразны кустистые лишайники, характерные и для фоновых территорий: *Cetraria ericetorum*, *C. islandica* ssp. *crispiformis*, *Cladonia rangiferina*, *C. mitis*, *Flavocetraria cucullata*, *F. nivalis* и др. На песчано-гравийных субстратах карьера произрастают редкие в Республике Коми виды: *Arctocetraria andrejevii*, *Cetraria laevigata*, *Cladonia acuminata* [17].

Песчаные отложения характеризуются неблагоприятными условиями для формирования почвенно-растительного покрова. Склоновый характер дна песчаного карьера, усиливающий дренаж поверхности, подверженность субстрата ветровой и водной эрозии, незначительное содержание элементов питания обуславливают формирование мохово-лишайниковых и моховых с ивой (*Salix glauca*, *S. viminalis*, *S. phylicifolia*) фитоценозов только по периферии карьера и в понижениях его дна. В мохово-лишайниковых с ивой сообществах преобладают пионерные лишайники *Peltigera rufescens* (2 балла) и *Stereocaulon rivulorum* (3 балла). Доминирование *Stereocaulon rivulorum* на зарастающих песчаных обнажениях тундры отмечено С. А. Уваровым и др. [18]. Сравнительно высокое обилие *Peltigera rufescens*, по-видимому, связано не только с приуроченностью данного вида к открытым местообитаниям, но и с его кальцефильностью. На песчаном субстрате зафиксировано максимальное видовое разнообразие представителей рода *Stereocaulon* (*S. capitellatum*, *S. condensatum*, *S. glareosum*, *S. paschale*, *S. rivulorum*). *Stereocaulon capitellatum* впервые отмечен на территории Республики Коми. В лишайниковом покрове многочисленны виды пельтигер, кроме *Peltigera rufescens* также отмечены: *P. didactyla*, *P. leucophlebia*, *P. malacea*, *P. ponojensis*, *P. polydactylon*, *P. rufescens*. Помимо лишайников песчаный субстрат закрепляют криптогамные корочки и мхи, характерные для открытых местообитаний (*Bryum* sp., *Ceratodon purpureus*, *Pogonatum urnigerum*, *Pohlia* sp., *Polytrichum juniperinum*, *P. piliferum*, *Racomitrium lanuginosum*). Накипные лишайники на песчаном субстрате не отмечены, хотя на выходах валунных суглинков на бортах карьера они были обильны.

Моховые сообщества с ивой в понижениях дна песчаного карьера характеризуются преобладанием пионерных (*Bryum* sp., *Ceratodon purpureus*, *Dicranella grevilleana*, *Leptobryum pyriforme*, *Pohlia wahlenbergii*) и кальцефильных (*Bryoerythrophyllum recurvirostre*, *Dicranella schreberiana*) видов. Лишайники малообильны (табл. 2). В основном зафиксированы виды, характерные для нарушенных земель (*Cladonia cariosa*, *C. chlorophaea* s.l., *C. fimbriata*, *Peltigera ponojensis*, *P. rufescens*, *Stereocaulon glareosum*). Отмечены охраняемые и

редкие на территории Республики Коми виды: *Cladonia acuminata*, *Scytinium tenuissimum*, *Solorina spongiosa* [17].

Особенности биоты лишайников на территории карьеров.

Всего в результате исследований на территории карьеров и фоновых территориях зафиксировано 87 видов и 3 подвида лишайников. Три вида определено до рода. В производных сообществах выявлено 69 таксонов лишайников, из них 66 вида и 3 подвида. Три вида определено до рода. В исследованных фоновых сообществах видовое богатство лишайников немного ниже: 60 видов и 2 подвида. Один вид определен до рода.

На пятом – шестом десятилетиях сукцессии видовая насыщенность лишайников в производных сообществах карьеров может быть выше, чем в фоновых (рис. 5). Особенно высокое значение параметра отмечено на песчано-гравийных и суглинистых субстратах. Большая видовая насыщенность лишайников на территории карьеров, по-видимому, связана с менее плотной упаковкой экологических ниш, отсутствием в производных сообществах эдификаторов, наличием видов разных сукцессионных стадий.

Как в фоновых, так и в производных сообществах преобладают кустистые лишайники (рис. 6). Однако, по сравнению с фоновыми, в фитоценозах, сформированных на суглинистых и гравийно-песчаных отложениях карьеров, существенно увеличивается число накипных видов лишайников. Последнее может свидетельствовать об экстремальности условий среды техногенных территорий [19] и начальных этапах сукцессионной динамики лишайникового покрова. В ряду облегчения гранулометрического состава субстратов доля накипных лишайников умень-

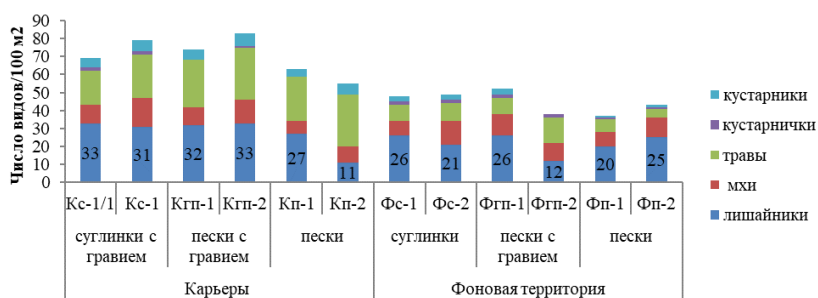


Рис. 5. Видовая насыщенность фоновых и производных сообществ на отложениях разного гранулометрического состава
Figure 5. Species diversity of background and secondary communities on different-textured sediments.

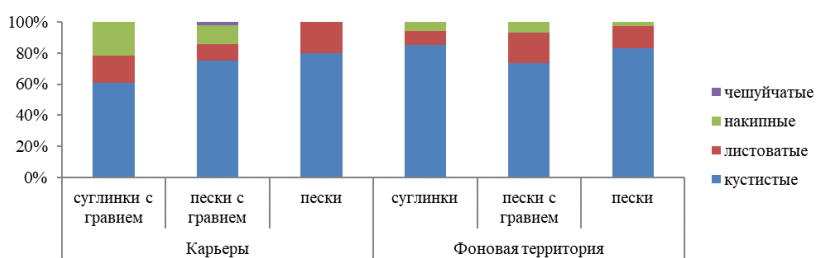


Рис. 6. Распределение морфологических типов лишайников в производных и фоновых сообществах на разных типах субстратов.
Figure 6. Distribution of lichen morphological types in secondary and background communities on different types of soil material.

шается. Последнее возможно связано с разной степенью способности к стабилизации у субстратов, различающихся по гранулометрическому составу. Стабилизация нарушенных субстратов часто достигается путем формирования черных криптогамных корочек из почвенных водорослей, цианобактерий, грибов, первичных талломов лишайников и протонемы мохообразных [20; 21], причем стабилизация песчаных субстратов происходит медленнее из-за их большей подверженности эрозионным процессам.

В фоновых и производных сообществах преобладают эпигеиды. На нарушенных территориях, особенно суглинистого состава, увеличивается доля эпибриофитов (рис. 7).

В производных сообществах по сравнению с фоновыми увеличивается видовое разнообразие и обилие видов родов *Peltigera*, *Stereocaulon* и *Cladonia*. Специфические субстратные условия (карбонатные почвообразующие породы) определяют высокое видовое богатство кальцефильных видов: *Bilimbia microcarpa*, *Cladonia acuminata*, *C. cariosa*, *C. pocillum*, *C. symphylicarpa*, *Peltigera rufescens*, *P. venosa*, *Scytinium tenuissimum*, *S. teretiusculum*, *Solorina spongiosa*, *Toniniopsis bagliettoana*. Ординационная диаграмма (рис. 8) показывает дифференциацию видового состава лишайников производных и фоновых сообществ. Лишайники сообществ в автоморфных условиях различаются меньше по видовому составу, чем в полугидроморфных.

Своеобразие экотопов на территории карьеров обуславливает внедрение редких видов, охраняемых в Республике Коми. На исследованных карьерах окрестностей г. Воркута выявлено пять видов лишайников, включенных в региональную Красную книгу: *Arctocetraria andrejevii* (категория статуса редкости вида 3), *Cetraria laevigata* (3), *Cladonia acuminata* (2), *Scytinium tenuissimum* (3), *Solorina spongiosa* (3). Еще один вид *Peltigera venosa* нуждается в биологическом надзоре за его природными популяциями [17]. Обилие редких видов не высокое, обычно фиксировались единичные талломы или их малочисленные группы.

Заключение

Таким образом, лишенофлора карьеров отличается по составу и структуре от фоновых сообществ. В фитоценозах карьеров, в отличие от сообществ фоновых территорий, преобладают пионерные лишайники родов *Cladonia*, *Peltigera* и *Stereocaulon*, увеличиваются доли накипных лишайников и эпибриофитов. В связи с присутствием в субстратах карбонатсодержащих минералов лишенофлора карьеров характеризуется значительным количеством кальцефильных видов.

Видовое богатство лишайников в производных сообществах карьеров может превышать фоновые значения,

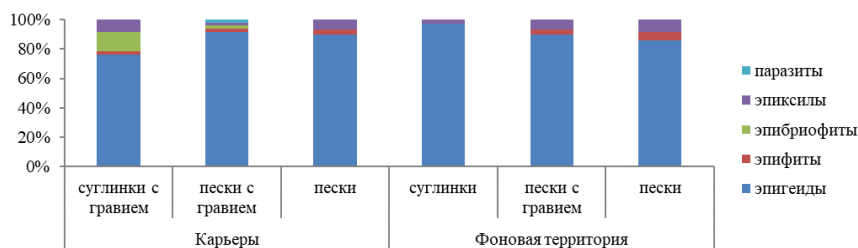


Рис. 7. Распределение эколого-субстратных групп лишайников в производных и фоновых сообществах на разных типах субстратов

Figure 7. Distribution of ecological-substrate lichen groups in secondary and background communities on different types of soil material.

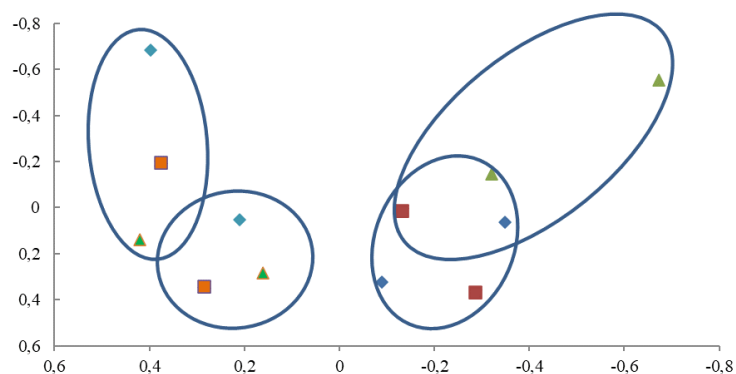


Рис. 8. NMS-ординация видового состава лишайников фоновых и производных сообществ на суглинистых гравийно-песчаных и песчаных отложениях в автоморфных и полугидроморфных условиях.

Figure 8. NMS-ordination of species composition of lichens from background and secondary communities on loamy gravel-sandy and sandy sediments under automorphic and semi-hydromorphic conditions.

что связано, прежде всего, со спецификой субстратных условий (наличие карбонатов и гальки) и ослабленной конкуренцией между видами.

Наиболее высокое разнообразие лишайников отмечается на песчано-гравийных отложениях карьеров. Преобладание крупнозернистой фракции песка и наличие гравия и гальки уменьшают подверженность субстрата эрозионным процессам. Низкое содержание питательных веществ ограничивает развитие сосудистых растений. Все отмеченное благоприятствует развитию лишайников. На суглинках лишайники, как правило, подавляются активным развитием мохового покрова. Поселению лишайников на мелкозернистых песках препятствует высокая подверженность эрозии данного типа субстрата.

На территории изученных карьеров отмечено шесть видов лишайников, включенных в Красную Книгу Республики Коми и Приложение 1 к ней.

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Литература

1. Дружинина, О. А. Охрана растительного покрова Крайнего Севера: проблемы и перспективы / О. А. Дружинина, Е. Г. Мяло. – Москва : Агротомиздат, 1990. – 176 с.
2. Сумина, О. И. Формирование растительности на техногенных местообитаниях Крайнего Севера России / О. И. Сумина. – Санкт-Петербург : Информ-Навигатор, 2013. – 340 с.

3. Patova, E. N. Processes of Natural Soil and Vegetation Recovery on a Worked-out Open Pit Coal Mine (Bol'shezemel'skaya Tundra) / E. N. Patova, E. E. Kulyugina, S. V. Deneva // *Russian Journal of Ecology*. – 2016. – Vol. 47, N 3. – P. 228–233. – DOI: 10.1134/S1067413616020119
4. Walton, David W. H. The effects of cryptogams on mineral substrates. / David W. H. Walton // *Primary succession on land. Special publication number 12 of British Ecological Society* / eds. J. Miles, David W. H. Walton. – London : Blackwell Scientific Publication, 1993. – P. 33–53.
5. Головенко, Е. А. Особенности лишенофлоры гранитных и железорудных карьерно-отвальных комплексов Криворожья / Е. А. Головенко, И. И. Коршиков // *Известия Самарского научного центра Российской академии наук*. – 2015. – Т. 17, № 4 (5). – С. 994–999.
6. Harper, K. A. Natural Revegetation on Borrow Pits and Vehicle Tracks in Shrub Tundra, 48 Years Following Construction of the CANOL No. 1 Pipeline, N.W.T., Canada / K. A. Harper, G. P. Kershaw // *Arctic and Alpine Research*. – 1996. – N 28. – P. 163–171. – DOI: 10.2307/1551756
7. Растительность Европейской части СССР / отв. ред. С. А. Грибова [и др.]. – Ленинград : Наука, 1980. – 425 с.
8. Попов, А. И. Отчет о производстве геологической съемки масштаба 1:50000 в Воркутинском промышленном районе на территории листов Q-41-20 А, Б, В, Г и Q-41-21 А, Б, В, Г (геологическая съемка четвертичных отложений и геоморфологическая съемка) / А. И. Попов. – Москва, 1963.
9. Полевой определитель почв России. – Москва : почв. ин-т им. В. В. Докучаева, 2008. – 182 с.
10. Секретарева, Н. А. Сосудистые растения Российской Арктики и сопредельных территорий // Н. А. Секретарева. – Москва : Товарищество научных изданий КМК, 2004. – 131 с.
11. Ignatov, M. S. Checklist of mosses of East Europe and North Asia / M. S. Ignatov, O. M. Afonina, E. A. Ignatova with contributions on regional floras from: A. Abolina, T. V. Akatova, E. Z. Baisheva, L. V. Bardunov, E. A. Baryakina, O. A. Belkina, A. G. Bezgodov, M. A. Boychuk, V. Ya. Cherdantseva, I. V. Czernyadjeva, G. Ya. Doroshina, A. P. Dyachenko, V. E. Fedosov, I. L. Goldberg, E. I. Ivanova, I. Jukoniene, L. Kannukene, S. G. Kazanovsky, Z. Kh. Kharzinov, L. E. Kurbatova, A. I. Maksimov, U. K. Mamatkulov, V. A. Manakyan, O. M. Maslovsky, M. G. Napreenko, T. N. Otnyukova, L. Ya. Partyka, O. Yu. Pisarenko, N. N. Popova, G. F. Rykovsky, D. Ya. Tubanova, G. V. Zheleznova, V. I. Zolotov // *Arctoa*. – 2006. – № 15. – P. 1–130. – DOI: 10.15298/arctoa.15.01
12. Santesson's Checklist of Fennoscandian Lichen-Forming and Lichenicolous Fungi / M. Westberg, R. Moberg, M. Myrdal [et al.] // *Uppsala : Uppsala University*, 2021. – 933 p.
13. Braun-Blanquet, J. Pflanzensoziologie. Grundzuge der Vegetationskunde. 3. Aufl. / J. Braun-Blanquet. – Wien ; New York, 1964. – 865 p. – DOI: 10.1007/978-3-7091-8110-2
14. Новаковский, А. Б. Взаимодействие Excel и статистического пакета R для обработки данных в экологии / А. Б. Новаковский // *Вестник Института биологии Коми НЦ УрО РАН*. – 2016. – № 3. – С. 26–33.
15. Вадюнина, А. Ф. Методы исследования физических свойств почв / А. Ф. Вадюнина, З. А. Корчагина. – Москва : Агропромиздат, 1986. – 416 с.
16. Теория и практика химического анализа почв / отв. ред. Л. А. Воробьева. – Москва : ГЕОС, 2006. – 400 с.
17. Уваров, С. А. Фитомасса лишайников и зеленых растений в сообществах восточноевропейских тундр / С. А. Уваров, А. М. Лапина, О. В. Лавриненко // *Растительные ресурсы*. – 2021. – Т. 57, вып. 1. – С. 15–38.
18. Присяжнюк, С. А. Жизненные формы лишайников субарктических тундр полуострова Ямал. II. Связь с экологическими факторами / С. А. Присяжнюк // *Ботанический журнал*. – 1996. – Т. 81, № 4. – С. 48–55.
19. Андреева, В. М. Неподвижные зеленые водоросли (Chlorophyta) из почв правобережья р. Ортины (устье р. Печоры) / В. М. Андреева // *Новости систематики низших растений*. – 2005. – Т. 38. – С. 3–7.
20. Milner, A. M. Interactions and Linkages among Ecosystems during Landscape Evolution / A. M. Milner, C. L. Fastie, F. S. Chapin III [et al.] // *BioScience*. – 2007. – Vol. 57, N 3. – P. 237–247. – DOI: 10.1641/B570307
21. Красная книга Республики Коми / отв. ред. С. В. Дегтева. – Сыктывкар, 2019. – 768 с.

References

1. Druzhinina, O. A. Ohrana rastitelnogo pokrova Krajnego Severa: problemy i perspektivy [Protection of the vegetation cover of the Far North: problems and prospects] / O. A. Druzhinina, E. G. Myalo. – Moscow : Agropromizdat, 1990. – 176 p.
2. Sumina, O. I. Formirovanie rastitelnosti na tekhnogennyh mestoobitaniyah Krajnego Severa Rossii [Formation of vegetation on technogenic habitats of the Far North of Russia] / O. I. Sumina. – Saint-Petersburg : Inform-Navigator, 2013. – 340 p.
3. Patova, E. N. Processes of Natural Soil and Vegetation Recovery on a Worked-out Open Pit Coal Mine (Bol'shezemel'skaya Tundra) / E. N. Patova, E. E. Kulyugina, S. V. Deneva // *Russian Journal of Ecology*. – 2016. – Vol. 47, N 3. – P. 228–233. – DOI: 10.1134/S1067413616020119
4. Walton, David W. H. The effects of cryptogams on mineral substrates. / David W. H. Walton // *Primary succession on land. Special publication number 12 of British Ecological Society* / eds. J. Miles, David W. H. Walton. – London : Blackwell Scientific Publication, 1993. – P. 33–53.
5. Golovenko, E. A. Osobennosti lihenoflory granitnyh i zhelezorudnyh karyerno-otvalnyh kompleksov Krivorozhya [Features of lichenoflora of granite and iron ore quarry-dump complexes of Krivorozhye] / E. A. Golovenko, I. I. Korshikov // *Proceedings of the Samara Science Centre of the Russian Academy of Sciences*. – 2015. – Vol. 17, N 4 (5). – P. 994–999.
6. Harper, K. A. Natural revegetation on borrow pits and vehicle tracks in shrub tundra, 48 Years following construction of the CANOL No. 1 pipeline, N.W.T., Canada / K.

- A. Harper, G. P. Kershaw // Arctic and Alpine Research. – 1996. – N 28. – P. 163–171.
7. Rastitelnost Evropejskoj chasti SSSR [Vegetation of the European part of the USSR] / ed. S. A. Gribova [et al.]. – Leningrad : Nauka, 1980. – 425 p.
 8. Popov, A. I. Otchet o proizvodstve geologicheskoy syemki masshtaba 1:50000 v Vorkutinskom promyshlennom rajone na territorii listov Q-41-20 A, B, V, G i Q-41-21 A, B, V, G (geologicheskaya syemka chetvertichnyh otlozhenij i geomorfologicheskaya syemka) [Report on the production of geological survey on a scale of 1:50000 in the Vorkuta industrial area on the territory of the sheets Q-41-20 A, B, V, G and Q-41-21 A, B, V, G (geological survey of Quaternary deposits and geomorphological survey)] / A. I. Popov. – Moscow, 1963.
 9. Polevoj opredelitel pochv Rossii [Field Soil Manual of Russia]. – Moscow : Soil Institute named after V. V. Dokuchaev, 2008. – 182 p.
 10. Secretareva, N. A. Sosudistye rasteniya Rossijskoj Arktiki i sopredelnyh territorij [Vascular plants of the Russian Arctic and adjacent territories] // N. A. Secretareva. – Moscow : Partnership of Scientific Editions KMK, 2004. – 131 p.
 11. Ignatov, M. S. Checklist of mosses of East Europe and North Asia / M. S. Ignatov, O. M. Afonina, E. A. Ignatova with contributions on regional floras from: A. Abolina, T. V. Akatova, E. Z. Baisheva, L. V. Bardunov, E. A. Baryakina, O. A. Belkina, A. G. Bezgodov, M. A. Boychuk, V. Ya. Cherdantseva, I. V. Czernyadjeva, G. Ya. Doroshina, A. P. Dyachenko, V. E. Fedosov, I. L. Goldberg, E. I. Ivanova, I. Jukoniene, L. Kannukene, S. G. Kazanovsky, Z. Kh. Kharzinov, L. E. Kurbatova, A. I. Maksimov, U. K. Mamatkulov, V. A. Manakyan, O. M. Maslovsky, M. G. Napreenko, T. N. Otnyukova, L. Ya. Partyka, O. Yu. Pisarenko, N. N. Popova, G. F. Rykovsky, D. Ya. Tubanova, G. V. Zheleznova, V. I. Zolotov // Arctoa. – 2006. – N 15. – P. 1–130. – DOI: 10.15298/arctoa.15.01
 12. Santesson's Checklist of Fennoscandian Lichen-Forming and Lichenicolous Fungi / M. Westberg, R. Moberg, M. Myrdal [et al.] // Uppsala : Uppsala University, 2021. – 933 p.
 13. Braun-Blanquet, J. Pflanzensoziologie. Grundzuge der Vegetationskunde. 3. Aufl. / J. Braun-Blanquet. – Wien ; New York, 1964. – 865 p. – DOI: 10.1007/978-3-7091-8110-2
 14. Novakovskiy, A. B. Vzaimodejstvie Excel i statisticheskogo paketa R dlya obrabotki dannyh v ekologii [Interaction of Excel and statistical package R for data processing in ecology] / A. B. Novakovskiy // Bulletin of the Institute of Biology, Komi Science Centre of the Ural Branch RAS. – 2016. – N 3. – P. 26–33.
 15. Vadyunina, A. F. Metody issledovaniya fizicheskikh svoystv pochv [Research methods of soil physical properties] / A. F. Vadyunina, Z. A. Korchagina. – Moscow : Agropromizdat, 1986. – 416 p.
 16. Teoriya i praktika himicheskogo analiza pochv [Theory and practice of soil chemical analysis] / ed. L. A. Vorobyeva. – Moscow : GEOS, 2006. – 400 p.
 17. Uvarov, S. A. Fitomassa lishajnikov i zelenyh rastenij v soobshchestvah vostochnoevropejskih tundr [Phytomass of lichens and green plants in communities of East European tundras] / S. A. Uvarov, A. M. Lapina, O. V. Lavrinenko // Rastitelnye resursy [Plant Resources]. – 2021. – Vol. 57, iss. 1. – P. 15–38.
 18. Prisyazhnyuk, S. A. Zhiznennye formy lishajnikov subarkticheskikh tundr poluostrova Yamal. II. Svyaz' s ekologicheskimi faktorami [Life forms of subarctic tundra lichens on the Yamal Peninsula. II. Relation with ecological factors] / S. A. Prisyazhnyuk // Botanichesky zhurnal [Botanical Journal]. – 1996. – Vol. 81, N 4. – P. 48–55.
 19. Andreeva, V. M. Nepodvizhnye zelenye vodorosli (Chlorophyta) iz pochv pravoberezhya r. Ortiny (ustye r. Pechory) [Immobile green algae (Chlorophyta) from soils on the right bank of the Ortina River (mouth of the Pechora River)] / V. M. Andreeva // Novosti sistematiki nizshikh rastenij [News of Lower Plant Systematics]. – 2005. – Vol. 38. – P. 3–7.
 20. Milner, A. M. Interactions and Linkages among Ecosystems during Landscape Evolution / A. M. Milner, C. L. Fastie, F. S. Chapin III [et al.] // BioScience. – 2007. – Vol. 57, N 3. – P. 237–247. – DOI: 10.1641/B570307
 21. Red Data Book of the Komi Republic / ed. S. V. Degteva. – Syktyvkar, 2019. – 768 p.

Благодарность (госзадание):

Работа выполнена в рамках темы НИР «Криогенез как фактор формирования и эволюции почв boreальных и арктических экосистем европейского Северо-Востока в условиях антропогенных воздействий, глобальных и современных региональных климатических трендов», регистрационный номер: 122040600023-8.

Acknowledgements (state task)

Информация об авторе:

Лиханова Ирина Александровна – кандидат биологических наук, научный сотрудник отдела почвоведения Института биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук; Scopus Author ID: 24825147500, <http://orcid.org/0000-0001-8781-4768> (167982, Российская Федерация, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 28; e-mail:

likhanova@ib.komisc.ru).

Пыстина Татьяна Николаевна – кандидат биологических наук, старший научный сотрудник отдела флоры и растительности Севера Института биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук; Scopus Author ID: 25636517000, <http://orchid.org/0000-0003-2215-4724> (167982, Российская Федерация, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 28; e-mail: t.pystina@ib.komisc.ru).

Железнова Галина Виссарионовна – доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник отдела флоры и растительности Севера Института биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук; Scopus Author ID: 8660450200, <http://orchid.org/0000-0002-8208-0838> (167982, Российская Федерация, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 28; e-mail: zheleznova@ib.komisc.ru).

Денева Светлана Валентиновна – кандидат биологических наук, научный сотрудник отдела почвоведения Института биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук; Scopus Author ID: 6505890768, <http://orchid.org/0000-0002-1813-7799> (167982, Российская Федерация, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 28; e-mail: deneva@ib.komisc.ru).

Author:

Irina A. Likhanova – Candidate of Sciences (Biology), Researcher at the Soil Science Department of the Institute of Biology, Federal Research Centre Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences; Scopus Author ID: 24825147500, <http://orchid.org/0000-0001-8781-4768> (28 Kommunisticheskaya st., Syktyvkar 167982, Komi Republic, Russian Federation; e-mail: likhanova@ib.komisc.ru).

Tatiana N. Pystina – Candidate of Sciences (Biology), Senior Researcher at the Department of Flora and Vegetation of the North of the Institute of Biology, Federal Research Centre Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences; Scopus Author ID: 25636517000, <http://orchid.org/0000-0003-2215-4724> (28 Kommunisticheskaya st., Syktyvkar 167982, Komi Republic, Russian Federation; e-mail: t.pystina@ib.komisc.ru).

Galina V. Zheleznova – Doctor of Sciences (Biology), Leading Researcher at the Department of Flora and Vegetation of the North of the Institute of Biology, Federal Research Centre Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences; Scopus Author ID: 8660450200, <http://orchid.org/0000-0002-8208-0838> (28 Kommunisticheskaya st., Syktyvkar 167982, Komi Republic, Russian Federation; e-mail: zheleznova@ib.komisc.ru).

Svetlana V. Deneva – Candidate of Sciences (Biology), Researcher at the Soil Science Department of the Institute of Biology, Federal Research Centre Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences; Scopus Author ID: 6505890768, <http://orchid.org/0000-0002-1813-7799> (28 Kommunisticheskaya st., Syktyvkar 167982, Komi Republic, Russian Federation; e-mail: deneva@ib.komisc.ru).

Для цитирования:

Лиханова, И. А. Лишайники на карьерах южной тундры северо-востока европейской части России / И.А. Лиханова, Т.Н. Пыстина, Г.В. Железнова, С.В. Денева // Известия Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук. Серия «Экспериментальная биология и экология». – 2024. – № 7 (73). – С. .

For citation:

Дата поступления статьи:

Прошла рецензирование:

Принято решение о публикации:

Received:

Reviewed:

Accepted:

Роль светозащитных пигментов в стрессовой устойчивости лишайников

Ф. В. Минибаева*, Р. П. Бекетт***

* Казанского института биохимии и биофизики ФИЦ КазНЦ РАН, г. Казань

** Школа наук о жизни, Университет КваЗулу-Натал, г. Скоттсвилл, Южно-Африканская Республика

fminibayeva@gmail.com

Аннотация

Лишайники синтезируют большое количество вторичных метаболитов, в том числе «лишайниковых веществ». Наличие лишайниковых веществ позволяет лишайникам произрастать в разнообразных, зачастую стрессовых, экологических нишах. Среди вторичных метаболитов лишайников особый интерес вызывают светозащитные пигменты. Темно-коричневый пигмент меланин играет значительную роль в защите лишайников от УФ-Б стресса, однако ключевые драйверы меланизации остаются неизученными. Меланины – гидрофобные гетерогенные полимеры, образованные последовательными реакциями окисления фенольных/индольных предшественников и последующей полимеризации промежуточных фенолов и хинонов. Формирование меланинового слоя на поверхности таллома в ответ на УФ воздействие является одним из ключевых механизмов высокой устойчивости лишайников не только к световому стрессу, но и обезвоживанию. Нами показано, что связывание молекул воды с меланином зависит от активности специфических функциональных групп в структуре этого полимера, элементного состава, присутствия ассоциированных соединений, в т.ч. полисахаридов, и ультраструктуры меланиновых частиц. Антрахинон париедин является доминирующим кортикальным пигментом лишайников *Caloplaca* и *Xanthoria* из семейства *Teloschistaceae*. Наряду с обеспечением защиты таллома от высокой фотосинтетически активной радиации и УФ излучения, париедин обладает антиоксидантными свойствами, способствует защите лишайников от кадмиевой токсичности, обезвоживания. Париедин обеспечивает защиту талломов лишайников от абиотических стрессов благодаря поддержанию стабильности мембран, антиоксидантной защите, формированию структурного барьера и сохранению воды в кортексе талломов лишайника. Уникальные свойства пигментов лишайников делают эти естественные полимеры перспективными объектами для фундаментальных и прикладных исследований, в частности, в медицине, биотехнологии и «зеленой электронике».

Ключевые слова:

лишайники, световой стресс, светозащитные пигменты, устойчивость к обезвоживанию

The role of light-protective pigments in stress tolerance of lichens

F. V. Minibayeva*, R. P. Beckett***

Abstract

Lichens synthesize a large number of secondary metabolites, including “lichen substances”. The presence of lichen substances allows lichens to grow in diverse, often stressful, ecological niches. Among the secondary metabolites of lichens, light-protective pigments are of particular interest. The dark brown pigment melanin plays a significant role in protecting lichens from UV-B stress, but the key drivers of melanization remain unexplored. Melanins are hydrophobic heterogeneous polymers formed by sequential reactions of oxidation of phenolic/indole precursors and subsequent polymerization of intermediate phenols and quinones. The formation of a melanin layer on the surface of the thallus in response to UV exposure is one of the key mechanisms of high tolerance of lichens not only to light stress, but also to desiccation. We showed that the binding of water molecules to melanin depends on the activity of specific functional groups in the structure of this polymer, elemental composition, and the presence of associated compounds, including polysaccharides, and the ultrastructure of melanin particles. The anthraquinone parietin is the dominant cortical pigment of the lichens *Caloplaca* and *Xanthoria* of the family *Teloschistaceae*. Along with providing protection to the thallus from high photosynthetically active radiation and UV radiation, parietin has antioxidant properties and helps to protect lichens from cadmium toxicity and desiccation. Parietin protects lichen thalli from abiotic stress by maintaining membrane stability, providing antioxidant defence, forming a structural barrier, and sustaining water in the cortex of lichen thalli. The unique properties of lichen pigments make these natural polymers promising objects for fundamental and applied research, in particular in medicine, biotechnology and «green electronics».

Keywords:

lichens, light stress, light-protective pigments, resistance to dehydration

Лишайники – симбиотические ассоциации, состоящие, в основном, из грибов аскомицетов (микобионт) и водорослей и/или цианобактерий (фотобионты). В действительности лишайники представляют собой миниатюрные экосистемы, поскольку, наряду с основными симбионтами, таллом лишайника содержит также весьма специфичную бактериальную микробиоту и паразитирующие лихенофильные грибы. Несмотря на то, что эти древние ассоциации возникли около 450 миллионов лет назад, они являются нашими современниками. Одной из причин такого эволюционного долголетия является их уникальная устойчивость к действию неблагоприятных факторов и способность выживать в чрезвычайно суровых условиях окружающей среды, таких как засуха, низкие температуры, длительная темнота, избыточная радиация. Среди биохимических механизмов естественной селекции лишайников особое внимание привлекает синтез и накопление в талломе защитных метаболитов. Лишайники производят множество алифатических и ароматических соединений, которые синтезируются в результате первичного или вторичного метаболизма. Первичные метаболиты – это внутриклеточные молекулы, которые необходимы для выполнения основных функций жизни. Они относятся к различным химическим классам, включая аминокислоты, пептиды, белки, полиолы, моно-, олиго- и полисахариды, липиды, каротиноиды и витамины. Многие из этих первичных метаболитов не являются специфичными только для лишайников и могут быть легко обнаружены в свободноживущих грибах, водорослях, а также в высших растениях. В симбиозе лишайников оба партнера – микобионт и фотобионт – несут ответственность за производство этих первичных метаболитов. В отличие от этого, вторичные метаболиты синтезируются, в основном, лихенизированными грибами. Лишайники синтезируют огромное количество вторичных метаболитов, в том числе, так называемых «лишайниковых веществ». Первые сообщения о лишайниковых веществах появились в XIX веке. В настоящее время в лишайниках идентифицировано более 1 050 различных вторичных метаболитов, из них около 700 уникальны для лишайников [1]. В лишайниках известны три основных пути биосинтеза вторичных метаболитов: ацетил-малонатный, шикиматный и мевалонатный путь. Вторичные метаболиты по биосинтетическому происхождению и химической структуре классифицируются по таким классам соединений, как дибензофураны, депсиды и депсидоны, нафтохиноны, антрахиноны, ксантоны и другие [2]. Количество вторичных метаболитов варьирует обычно от 0,1 до 10%, а иногда достигает 30% от сухого веса таллома. Эти соединения широко используются в хемотаксономии и систематике лишайников. Кроме того, благодаря своим физико-химическим характеристикам, вторичные метаболиты обеспечивают фиксацию лишайников на определенных субстратах, в том числе чрезвычайно обедненных органическими веществами, таких как камни, скалы, лава. Наличие лишайниковых веществ позволяет лишайникам произрастать в разнообразных, зачастую стрессовых, экологических нишах. Лишайниковые вещества вовлечены в селективный выбор симбионтов,

аллелопатию, они регулируют фотосинтез, дыхание, проявляют защитные свойства, в том числе защиту талломов от световой радиации, патогенных бактерий и грибов. Эти соединения важны также для круговорота металлов и защиты таллома лишайников от химического загрязнения. Одними из интенсивно изучаемых свойств метаболитов лишайников являются их антиоксидантные свойства. Биосинтез разнообразных вторичных метаболитов – это компромисс, которым лишайники «оплачивают» защиту важных метаболических процессов в талломе, таких как фотосинтез и дыхание.

Изучение вторичных метаболитов лишайников затруднено из-за особенностей, присущих биологии лишайников. Чрезвычайно медленный рост лишайников (от 0,5 до 8 мм в год), тесное взаимодействие между симбионтами, сложности реконструкции симбиоза в лабораторных условиях и химическая сложность вторичных метаболитов затрудняют раскрытие генетических путей, участвующих в биосинтезе этих соединений. Задачи по расшифровке тонких механизмов биосинтеза вовлекают метагеномное секвенирование, культивирование *in vitro* и метаболомный анализ.

Как правило, лишайники устойчивы к световому стрессу, в том числе благодаря наличию фотозащитных вторичных метаболитов. Так, темно-коричневый пигмент меланин играет значительную роль в защите лишайников от УФ-Б стресса, однако ключевые драйверы меланизации остаются неизученными. Меланины – гидрофобные гетерогенные полимеры, образованные последовательными реакциями окисления фенольных/индольных предшественников и последующей полимеризации промежуточных фенолов и хинонов. Мы обнаружили, что УФ-Б индуцирует меланизацию таллома *Lobaria pulmonaria* и некоторых других лишайников и показали, что меланин обеспечивает защиту фотобионта от фотоингибирования, вызванного высокой освещенностью [3]. Транскриптомное профилирование лишайника *L. pulmonaria* продемонстрировало дифференциальную экспрессию генов синтеза нескольких типов меланина и других вторичных метаболитов. Воздействие УФ-Б вызывало значительное потемнение верхнего кортекса таллома, что коррелировало с повышенной экспрессией биосинтетических генных кластеров, участвующих в синтезе зу- и алломеланинов, а также предшественников меланинов [4]. Профили экспрессии общих стресс-ассоциированных генов, в частности, связанных с детоксикацией активных форм кислорода (АФК), защитой белков и восстановлением ДНК, указывают на то, что микобионт является более чувствительным к УФ-Б облучению и восприимчивым партнером в симбиозе лишайников.

С помощью комплекса биохимических и биофизических методов было продемонстрировано, что меланины лишайников обладают антиоксидантными, хелатирующими и парамагнитными свойствами. Выраженная антиоксидантная активность зумеланина, экстрагированного из *L. pulmonaria*, была подтверждена реакциями по тушению радикала DPPH и эффективной способностью к хелатированию Fe^{2+} . Анализ парамагнитных характеристик ме-

ланинов лишайников продемонстрировал, что ЭПР спектр меланина из *L. pulmonaria* имеет типичную картину асимметричного синглета с концентрацией парамагнитных комплексов $0,64 \times 10^{17}$ спин g^{-1} [5]. Похожими антиоксидантными и парамагнитными характеристиками обладают и алломеланины, экстрагированные из лишайников *Cetraria islandica* и *Pseudevernia furfuracea* [6]. Кроме того, нами была обнаружена способность меланина, выделенного из лишайника *L. pulmonaria*, противостоять окислительному стрессу и связанным с ним повреждениям в модельных животных тканях – диафрагме мышцы, основной дыхательной мышце. Предварительная обработка мышц меланином заметно снижала УФ-индуцированное увеличение внутриклеточных и внеклеточных АФК, а также опосредованное митохондриальным ингибитором антимицином А увеличение продукции АФК в митохондриях, сопровождающееся перекисным окислением липидов и потерей асимметрии мембран [5]. Кроме того, меланин ослаблял подавление нервно-мышечной передачи и изменения сократительных реакций, спровоцированные экзогенной H_2O_2 . Как известно, избыток АФК нарушает сокращение и нервно-мышечную передачу, вызывая дисфункцию скелетных мышц и утомляемость [7]. Окислительный стресс является одним из основных причинных факторов патологических изменений мышц при различных заболеваниях. Таким образом, полученные нами результаты проливают свет на перспективы применения меланина лишайника в качестве защитного компонента для лечения заболеваний скелетных мышц, которые сопровождаются повышенным производством АФК.

Известно, что меланины – универсальные темные пигменты и встречаются во многих организмах, в том числе и животных. Эндогенный меланин присутствует в коже, волосах, глазах, ушах и нервной системе млекопитающих, где он выполняет функции антиоксиданта, противовоспалительного вещества, светового сенсора и поглотителя токсичных соединений [8]. Следует отметить, однако, что меланины также могут проявлять прооксидантные свойства и опосредовать фототоксичность. При УФ-облучении синтетические зумеланины и феомеланины, а также некоторые природные меланины могут генерировать АФК, включая H_2O_2 , супероксидный анион-радикал и даже синглетный кислород [9]. Кроме того, фотореактивность меланина значительно возрастает по мере фотодеградации пигмента и образования интермедиатов радикальной природы, что приводит к снижению антиоксидантной способности меланина.

Еще одним пигментом, поглощающим УФ, является оранжевый пигмент париедин антрахиноновой природы. Париедин является доминирующим кортикальным пигментом лишайников *Caloplaca* и *Xanthoria* из семейства *Teloschistaceae*, он также синтезируется в органах покрытосеменных растений, например, в корнях *Rumex crispus*. Известно, что париедин из *X. parietina* обладает антиоксидантными свойствами, однако его основная защитная роль – это защита таллома от высокой фотосинтетически активной радиации и УФ излучения. Существуют данные о роли париедина в защите *X. parietina* от кадмиевой токсич-

ности благодаря снижению Cd-индуцированного окислительного стресса [10]. Интересно, что удаление париедина щадящим способом не влияет на интенсивность фотосинтеза, однако приводит к снижению стабильности мембран микобионта при обезвоживании, вероятно, вследствие повышения уровня перекисного окисления липидов [11]. Биоинформатический анализ показал, что гены, вовлеченные в биосинтез париедина, организованы в биосинтетические генные кластеры. Обезвоживание приводит к повышению уровня экспрессии генов биосинтеза париедина, а также генов, кодирующих осмосенсорные, осмопротекторные и антиоксидантные белки. Анализ талломов *X. parietina* методами биохимии, биофизики и микроскопии свидетельствует о том, наличие париедина вносит вклад в защиту талломов лишайника от абиотических стрессов благодаря поддержанию стабильности мембран, обеспечению антиоксидантной защиты и формированию структурного барьера в кортексе талломов лишайника.

Различные вторичные метаболиты защищают лишайники от света разной длины волны и проявляют синергетические свойства в качестве антиоксидантов для защиты таллома лишайника и фотосистем фотобионта. Это было продемонстрировано для вульпиновой, пинастровой и усниновой кислот в лишайниках *Vulpicida pinastri* и *Letharia vulpina*. Интересно, в системе животных клеток усниновая кислота может проявлять как анти-, так и прооксидантное действие. Так, в высокой концентрации усниновая кислота, выделенная из лишайника *Xanthoparmelia farinosa*, вызывала повреждающий эффект на клеточные мембраны и снижала метаболизм в клеточной линии лимфоцитов человека при действии УФ-облучения. Однако в низких концентрациях и при физиологической интенсивности УФ-излучения усниновая кислота проявляла антиоксидантные свойства [12].

Таким образом, уникальные свойства метаболитов лишайников делают эти естественные полимеры перспективными объектами для фундаментальных и прикладных исследований, в частности, для развития так называемой «зеленой электроники», применения в медицине, биотехнологии и ремедиации.

Источники и литература:

1. Gill, H. Lichen fungal secondary metabolites: progress in the genomic era toward ecological roles in the interaction / H. Gill, J. L. Sorensen, J. Collemare. – Springer International Publishing: Plant Relationships: Fungal-Plant Interactions, 2022. – P. 185–208.
2. Goga, M. Lichen metabolites: an overview of some secondary metabolites and their biological potential / M. Goga, J. Elečko, M. Marcincinová [et al.]. – Springer International Publishing: Reference Series in Phytochemistry, 2020. – P. 175–209.
3. Improved photoprotection in melanized lichens is a result of fungal solar radiation screening rather than photobiont acclimation / R. P. Beckett, K. A. Solhaug, Y. Gauslaa, F. Minibayeva // *The Lichenologist*. – 2019. – Vol. 51, N 5. – P. 483–491.

4. Leksin, I. Ultraviolet-induced melanisation in lichens: physiological traits and transcriptome profile/ I. Leksin, M. Shelyakin, I. Zakhozhiy [et al.] // *Physiologia Plantarum*. – 2024. – Vol. 176, N 5. – P. e14512.
5. Protective properties of melanin from lichen *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. in models of oxidative stress in skeletal muscle / F. V. Minibayeva, A. E. Rassabina, G. F. Zakirjanova [et al.] // *Fitoterapia*. – 2024. – Vol. 177. – P. 106127.
6. Melanin from the lichens *Cetraria islandica* and *Pseudevernia furfuracea*: structural features and physicochemical properties / A. E. Rassabina, O. P. Gurjanov, R. P. Beckett, F. V. Minibayeva // *Biochemistry*. – 2020. – Vol. 85. – P. 623–628.
7. Redox signaling and stress in inherited myopathies / S. A. Dogan, G. Giacchin, E. Zito, C. Viscomi // *Antioxidants & redox signaling*. – 2022. – Vol. 37, N 4–6. – P. 301–323.
8. Korytowski, W. Antioxidant action of neuromelanin: the mechanism of inhibitory effect on lipid peroxidation / W. Korytowski, T. Sarna, M. Zarba // *Archives of biochemistry and biophysics*. – 1995. – Vol. 319, N 1. – P. 142–148.
9. Mokrzynski, K. Photoreactivity and phototoxicity of experimentally photodegraded hair melanosomes from individuals of different skin phototypes / K. Mokrzynski, M. Sarna, T. Sarna // *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*. – 2023. – Vol. 243. – P. 112704.
10. Kalinowska, R. Parietin in the tolerant lichen *Xanthoria parietina* (L.) Th. Fr. increases protection of *Trebouxia* photobionts from cadmium excess / R. Kalinowska, M. Bačkor, B. Pawlik-Skowrońska // *Ecological Indicators*. – 2015. – Vol. 58. – P. 132–138.
11. Prooxidant and antioxidant behaviour of usnic acid from lichens under UVB-light irradiation—studies on human cells / C. Kohlhardt-Floehr, F. Boehm, S. Troppens [et al.] // *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*. – 2010. – Vol. 101, N 1. – P. 97–102.
12. The Roles of the anthraquinone parietin in the tolerance to desiccation of the lichen *Xanthoria parietina*: physiology and anatomy of the pale and bright-orange thalli / A. G. Daminova, I. Y. Leksin, V. R. Khabibrakhmanova [et al.] // *International Journal of Molecular Sciences*. – 2024. – Vol. 25, N 13. – P. 7067.
- Goga, J. Elečko, M. Marcinčinová [et al.]. – Springer International Publishing: Reference Series in Phytochemistry, 2020. – P. 175–209.
3. Improved photoprotection in melanized lichens is a result of fungal solar radiation screening rather than photobiont acclimation / R. P. Beckett, K. A. Solhaug, Y. Gauslaa, F. Minibayeva // *The Lichenologist*. – 2019. – Vol. 51, N 5. – P. 483–491.
4. Leksin, I. Ultraviolet-induced melanisation in lichens: physiological traits and transcriptome profile/ I. Leksin, M. Shelyakin, I. Zakhozhiy [et al.] // *Physiologia Plantarum*. – 2024. – Vol. 176, N 5. – P. e14512.
5. Protective properties of melanin from lichen *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. in models of oxidative stress in skeletal muscle / F. V. Minibayeva, A. E. Rassabina, G. F. Zakirjanova [et al.] // *Fitoterapia*. – 2024. – Vol. 177. – P. 106127.
6. Melanin from the lichens *Cetraria islandica* and *Pseudevernia furfuracea*: structural features and physicochemical properties / A. E. Rassabina, O. P. Gurjanov, R. P. Beckett, F. V. Minibayeva // *Biochemistry*. – 2020. – Vol. 85. – P. 623–628.
7. Redox signaling and stress in inherited myopathies / S. A. Dogan, G. Giacchin, E. Zito, C. Viscomi // *Antioxidants & redox signaling*. – 2022. – Vol. 37, N 4–6. – P. 301–323.
8. Korytowski, W. Antioxidant action of neuromelanin: the mechanism of inhibitory effect on lipid peroxidation / W. Korytowski, T. Sarna, M. Zarba // *Archives of biochemistry and biophysics*. – 1995. – Vol. 319, N 1. – P. 142–148.
9. Mokrzynski, K. Photoreactivity and phototoxicity of experimentally photodegraded hair melanosomes from individuals of different skin phototypes / K. Mokrzynski, M. Sarna, T. Sarna // *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*. – 2023. – Vol. 243. – P. 112704.
10. Kalinowska, R. Parietin in the tolerant lichen *Xanthoria parietina* (L.) Th. Fr. increases protection of *Trebouxia* photobionts from cadmium excess / R. Kalinowska, M. Bačkor, B. Pawlik-Skowrońska // *Ecological Indicators*. – 2015. – Vol. 58. – P. 132–138.
11. Prooxidant and antioxidant behaviour of usnic acid from lichens under UVB-light irradiation—studies on human cells / C. Kohlhardt-Floehr, F. Boehm, S. Troppens [et al.] // *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*. – 2010. – Vol. 101, N 1. – P. 97–102.
12. The Roles of the anthraquinone parietin in the tolerance to desiccation of the lichen *Xanthoria parietina*: physiology and anatomy of the pale and bright-orange thalli / A. G. Daminova, I. Y. Leksin, V. R. Khabibrakhmanova [et al.] // *International Journal of Molecular Sciences*. – 2024. – Vol. 25, N 13. – P. 7067.

References:

1. Gill, H. Lichen fungal secondary metabolites: progress in the genomic era toward ecological roles in the interaction / H. Gill, J. L. Sorensen, J. Collemare. – Springer International Publishing: Plant Relationships: Fungal-Plant Interactions, 2022. – P. 185–208.
2. Goga, M. Lichen metabolites: an overview of some secondary metabolites and their biological potential / M.

Благодарность (госзадание):

Работа выполнена в рамках выполнения государственного задания ФИЦ КазНЦ РАН и поддержана грантом РФФИ № 23-14-00327 (анализ меланина и париетина).

Acknowledgements (state task)**Информация об авторе:**

Минибаева Фариды Вилевны – доктор биологических наук, 1заведующий лабораторией окислительно-восстановительного метаболизма Казанского института биохимии и биофизики ФИЦ КазНЦ РАН (КИББ ФИЦ КазНЦ РАН) (г. Казань, 420111, ул. Лобачевского 2/31, Россия, <https://orcid.org/0000-0003-0827-181X>, email: fminibayeva@gmail.com, minibayeva@kibb.knc.ru).

Бекетт Ричард Питер – профессор, ведущий научный сотрудник лаборатории окислительно-восстановительного метаболизма Казанского института биохимии и биофизики ФИЦ КазНЦ РАН (КИББ ФИЦ КазНЦ РАН), (г. Казань, 420111, ул. Лобачевского 2/31, Россия); Школа наук о жизни, Университет КваЗулу-Натал (г. Скоттсвилл, 3209, А/я Х01, Южно-Африканская Республика, <https://orcid.org/0000-0002-0530-4244>, email: rpbeckett@gmail.com).

Author:

Minibayeva FaridaVilevna - Dr. Sci. (Plant Physiology and Biochemistry), Head of the Laboratory of Redox Metabolism, Kazan Institute of Biochemistry and Biophysics, FRC Kazan Scientific Center, Russian Academy of Sciences, 420111 Kazan, Lobachevsky str. 2/31, Russia, <https://orcid.org/0000-0003-0827-181X>, email: fminibayeva@gmail.com, minibayeva@kibb.knc.ru

Beckett Richard Peter – Professor, 1Leading Research Scientist, Kazan Institute of Biochemistry and Biophysics, FRC Kazan Scientific Center, Russian Academy of Sciences, 420111 Kazan, Lobachevsky str. 2/31, Russia, email: rpbeckett@gmail.com
2School of Life Sciences, University of KwaZulu-Natal, PBag X01, Scottsville 3209, South Africa, <https://orcid.org/0000-0002-0530-4244>, email: rpbeckett@gmail.com

Для цитирования:

Минибаева, Ф. В. Роль светозащитных пигментов в стрессовой устойчивости лишайников / Ф. В. Минибаева, Р. П. Бекетт // Известия Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук. Серия «Экспериментальная биология и экология». – 2024. – № 7 (73). – С. .

For citation:

Дата поступления статьи:

Прошла рецензирование:

Принято решение о публикации:

Received:

Reviewed:

Accepted:

Созологический анализ как возможный инструмент ведения лихенологических разделов Красных книг

Е. Э. Мучник

Института лесоведения Российской Академии наук,
г. Одинцово
emuchnik@outlook.com

Аннотация

Разработаны основы созологического анализа лишайников для формирования списков нуждающихся в охране видов, определения их природоохранного статуса и последующего ведения региональных Красных книг. Анализ полезен в случаях недостатка сведений по распространению, количественных показателей и структуре популяций предлагаемых к охране видов. Адаптированная для лишайников созологическая матрица включает биологические, экологические, биогеографические, созологические и экономические (хозяйственные) признаки. В качестве апробации метода произведен расчет созологического индекса для четырех видов лишайников, включенных в новый список охраняемых видов России, и двух обычных, широко распространенных видов. Представлено примерное соотношение показателей комплексной созологической оценки и категорий, принятых в Международной и национальной Красных книгах.

Ключевые слова:

лишайники, световой стресс, светозащитные пигменты, устойчивость к обезвоживанию

Созология – (от греч. *sozo* – охранять), созологическая экология, созиэкология – отрасль общей экологии, разрабатывающая научные основы охраны экосистем, биоценозов, отдельных видов и популяций растений и животных. Термин был введен в науку польским геологом и экологом W. Goetel в 1966 г. [1]. L. Gawor в статье, посвященной жизни и научным исследованиям В. Гетеля, характеризует это как создание автономной междисциплинарной отрасли науки, связанной с защитой окружающей среды [2]. Суть идеи заключалась в определении предмета предполагаемой отраслевой науки, который включал бы в себя охрану как природной, так и социальной среды, что стало большим прорывом и сегодня является неоспоримой аксиомой экологии, экофилософии, изучения защиты жизни человека в окружающей среде и идеи устойчивого развития. Современным и более общепотребительным аналогом является термин «Природоохранная биология» или «Био-

The sozological analysis as a possible tool for maintaining lichenological sections of Red Data Books

E.E. Muchnik

Abstract

The basis for sozological analysis of lichens was developed for the formation of lists of species in need of protection, determination of their conservation status and subsequent maintenance of regional Red Data Books. The analysis is useful when there is a lack of information on the distribution, quantitative indicators and population structure of species proposed for protection. The adapted sozological matrix for lichens includes biological, ecological, biogeographical, sozological and economic attributes. As an approbation of the method, the sozological index was calculated for four lichen species included in the new list of protected species of Russia and two common, widespread species. An approximate correlation between the indices of complex sozological assessment and the categories adopted in the International and national Red Data Books is presented.

Keywords:

lichens, protected species, criteria for selecting species for protection, sozological matrix, conservation biology

логия охраны природы» (Conservation Biology). Основы науки с этим названием опубликовали М. Е. Soule и В. А. Wilcox в 1980 г. [3], впоследствии она получила широкое признание [4, 5 и др.]

Заметим, что во второй половине XX в. идеи такого рода буквально «витали в воздухе». В 1965 г. эколог G. E. Hutchinson сравнил живую природу с «экологическим театром», на сцене которого происходит «спектакль эволюции» [6]. Эта метафора определяет миссию созологии/природоохранной биологии: «сохранить актеров в этом спектакле эволюции и экологическую сцену, на которой происходит игра» [4]. В начале 1960-х годов Международным союзом охраны природы (МСОП, IUSN) учреждена первая Международная Красная книга («The IUSN Red List»), что в дальнейшем инициировало процесс создания Красных книг («редлистинг») от национальных до региональных и даже муниципальных. Первое издание

Международной Красной книги включало только позвоночных животных, в дальнейшем «спектр» предлагаемых к охране организмов постепенно расширялся, включая беспозвоночных животных, сосудистые растения, грибы и др. [7]. Следует отметить, что по сравнению с первыми выпусками, концепция «The IUSN Red List» существенно изменилась. Если ранее это издание содержало сведения исключительно о видах, находящихся под угрозой исчезновения и нуждающихся в специальных мерах охраны, то на сегодня одной из важнейших задач считается оценка всех существующих ныне видов организмов. Данный факт, а также научно-рекомендательный характер определяет основные отличия «The IUSN Red List» от Красных книг (всех уровней – от федерального до муниципального) в нашей стране.

Лишайник впервые появляется в Международной Красной книге в 2003 г. по предложению С. Scheidegger [8], это вид *Erioderma pedicellatum* (Hue) P. M. Jørg. с категорией CR (Critically Endangered – находящийся под критической угрозой исчезновения). К настоящему моменту IUSN Red List включает 139 видов лишайников, 84 из которых относятся к «угрожаемым» категориям – CR, EN (Endangered – исчезающие) и VU (Vulnerable – уязвимые) [7].

В СССР первое издание Красной книги вышло в 1978 г. [9], но лишайники не были в нем представлены. В количестве 29 видов они появляются во втором издании 1984 г. [10] и те же виды включены в Красную книгу РСФСР 1988 г. [11]. В Красную книгу Российской Федерации 2008 г. [12] занесены 42 вида лишайников, а в планируемом новом издании [13] их число возросло до 75 (рис. 1)



Рисунок 1. Динамика представленности лишайников в Красных книгах СССР и России.

Во всех 89 субъектах РФ на сегодня разработаны и действуют региональные Красные книги, лихенологический раздел отсутствует только в 9 из них, еще в нескольких регионах списки охраняемых лишайников включают не более 5 видов. Отметим, что большинство имеющихся региональных списков охраняемых видов лишайников базируются на очень разных критериях и принципах, от собственных разработок до критериев МСОП. Применение последних на региональном уровне вполне возможно и целесообразно, в том числе, для криптогамных организмов [14], а согласно новому положению о Красной книге Российской Федерации [13] для издания федерального уровня является обязательным.

Однако существует ряд причин, по которым в России применение критериев МСОП для лишайников, особенно на региональном уровне, затруднительно. Объективные: крайне неравномерная изученность в лихенологическом отношении российских регионов, острый недостаток специалистов, а также разница юридического статуса Red List IUCN и Красных книг в России, являющихся федеральным либо региональным (изредка и муниципальным, для городов федерального подчинения) законом, неисполнение которого подразумевает гражданскую/административную и вплоть до уголовной ответственности. Если первые две причины не требуют пояснений, то последняя определяет некоторые административные требования к объектам, включаемым в Красную книгу (в особенности, максимальная узнаваемость и возможность точной идентификации с наименьшими затратами). Кроме того, зачастую специалистам, составляющим списки «угрожаемых» видов, администрации регионов ставят ограничения по количеству включаемых в Красные книги объектов. Это вынуждает заносить в списки охраняемых так называемые «виды-зонтики» – не самые редкие, достаточно крупные и легко узнаваемые в природе макролишайники, как правило, произрастающие в группировках с нуждающимися в охране редкими, но малозаметными микролишайниками, идентификация которых без специалиста-лихенолога сложна либо невозможна.

Субъективные причины: отсутствие единого «общепринятого» мнения лихенологов по определению понятий «индивидуум» или «особь», «половозрелая особь», «популяция», «фрагментация ареала» и др. Все эти понятия фигурируют в критериях МСОП, но их оценка требует не только «договоренности» всех региональных специалистов по определению понятий, но и разработки «общих» методик количественных учетов для видов разных жизненных форм. Популяционная экология лишайников – сравнительно новое, развивающееся около 30 лет направление, за этот период изучены всего нескольких десятков видов, преимущественно кустистых или листоватых экоморф [15, 16, 17, 18, 19, 20, 21, и др.]. Большинство исследований относится к наиболее распространенным, массовым лишайникам, лишь незначительная часть публикаций [18–20, и др.] касается редких или охраняемых видов из разных стран мира и российских регионов.

Здесь уместно привести цитату из монографии Г. К. Meffe с соавторами [4, цит. по: 22 с. 19, переводной версии 2004 г., ред. И. Э. Смелянский, И. И. Любечанский]: «У специалистов по биологии охраны природы часто запрашивают информацию различные структуры, которые занимаются такими вопросами, как создание охраняемых территорий, последствия интродукции видов, распространение редких и находящихся под угрозой видов, экологическая экспертиза. Эти вопросы обычно политически и экономически важны, и решения не могут ждать детальных исследований, занимающих месяцы и годы. “Эксперт” должен предоставить быстрые, ясные и точные ответы (что, конечно, обычно невозможно). На него смотрят с неудовольствием, если его ответы не удовлетворяют «заказчика» или противоречат краткосрочной экономической

выгоде. Таким специалистам постоянно приходится балансировать между строгой научной достоверностью, которая добывается ценой порой фатального промедления, или рекомендовать действовать, основываясь на общих соображениях и неполной информации и рискуя своей научной репутацией».

В таких условиях оптимальным решением при подготовке лихенологических разделов региональных Красных книг будет использование комплексного созологического анализа [23, 24], уже апробированного в нескольких регионах для оценки подлежащих охране видов насекомых, птиц, сосудистых растений и водорослей [25–28, и др.]. Данная публикация представляет собой попытку разработки основ созологического анализа лишайников для формирования списков нуждающихся в охране видов, определения их природоохранного статуса и последующего ведения региональных Красных книг. Анализ полезен в случаях недостатка сведений по распространению, количественных показателей и структуре популяций предлагаемых к охране видов.

Изначально авторами методики [23] постулированы общие принципы отбора таксонов для охраны, порядок которых несколько изменен в связи со значимостью и возможностями применения их по отношению к лишайникам, как объектам анализа:

1. Биологический принцип. Характеризует структуру и динамику природных популяций редких таксонов и их репродуктивную возможность. Этот принцип во многом определяет статус сохранности таксона, но ввиду упомянутой выше сложности и недостатка методических разработок в популяционной экологии лишайников, в большинстве случаев будет опираться на данные о количестве местонахождений вида в регионе и комплексный показатель его обилия/встречаемости в типичных экотопах.

2. Экологический принцип. Позволяет оценить степень уязвимости среды обитания таксона (или устойчивость биотопа к различным антропогенным воздействиям) и классифицировать таксоны по специфичности местообитания, эколого-ценотической амплитуде. Качественное состояние среды обитания во многом определяет сохранность вида. Для лишайников, используемых традиционно в экологическом мониторинге, этот принцип исключительно важен и обязателен для применения.

3. Биогеографический (хорологический) принцип. Учитывает структуру и топографию общего ареала таксона. Каждый таксон, рассматриваемый как кандидат в Красную книгу, должен удовлетворять одному из четырех качеств: эндемизм, изолированность от основного ареала, обитание на границе ареала или внутри ареала. Первые три качества (эндемизм, изолированность, граничность) являются предпочтительными при выборе таксонов для охраны.

4. Созологический принцип. Учитывает принадлежность таксона к Красным книгам высшего ранга [7, 13, 29] и регионального уровня (списки охраняемых растений и животных природоохраненных регионов, субъектов Российской Федерации, административных районов), а также к

спискам международных Конвенций по охране растений и животных.

5. Хозяйственно-экономический принцип. Учитывает ресурсно-хозяйственную ценность таксона, полезные свойства, а также возможность его практического использования в различных отраслях промышленности, сельского хозяйства, бытовой деятельности человека.

6. Биогенетический принцип. Учитывает принадлежность редкого таксона к одному из биомов: бореальному (таежному), неморальному, лесостепному, степному, пустынному. Значимость таксона возрастает по мере несоответствия условий современного существования таксона и условий его исторического ареала.

7. Филогенетическо-таксономический принцип. Устанавливает положение вида в системе растительного и животного мира (выявление филогенетической древности таксона) и указывает на монотипность или политипность таксона в системе рода, семейства и т. д. Анализ этих сведений позволяет глубже рассмотреть вопросы как филогенетической, так и биогеографической реликтовости и оценить возраст формирования таксона.

Два последних принципа на современном этапе развития лихенологии использовать довольно сложно. Данных о географии лишайников недостаточно, в то же время широкое распространение (и иногда одновременно редкая встречаемость!) многих видов не дает возможности определения наиболее характерного для них биома. Что же касается положения большого числа таксонов лишайников в системе грибов, то этот показатель в последние годы стремительно меняется, результаты таксономического анализа могут устареть даже за время от написания статьи до ее опубликования. Поэтому адаптированная нами для лишайников «матрица Саксонова-Розенберга» (табл. 1) включает биологические, экологические, биогеографические, созологические и экономические (хозяйственные) признаки [30].

Обоснование системы удельных «весов признаков» является наиболее сложным методическим вопросом. Здесь, по аналогии с нумерической таксономией [31], «взвешивание признаков» при построении различных оценочных созологических матриц субъективно и опирается на экспертные оценки. Выразим согласие с мнением А. В. Лагунова, что «установление некоторой градации «веса признака» все же имеет некоторые преимущества перед простым уравниванием всех используемых признаков (что нередко применялось в нумерической таксономии), поскольку интуитивно устанавливает логические отношения между разными по созологической значимости группами критериев, вовлеченных в анализ» [24, с. 71].

Приведем некоторые обоснования присвоенных конкретным признакам «весовых характеристик» в баллах. Поскольку вопрос редкости/обычности по отношению к видам является одним из ключевых при выборе объектов охраны, в первом блоке (позиции 1–2) с максимальным «весом» в 5 баллов размещены признаки, отвечающие биологическому принципу отбора таксонов для охраны: «количество местообитаний в регионе» и «встречаемость/

Шкала созологической оценки видов лишайников (по [22] с изменениями).

| № № | Созологический признак | Вес признака (баллы) | Созологическая оценка признака, баллы | | | |
|--------|------------------------------------------------|-------------------------|----------------------------------------------------------|-----------------------------------------------------------|----------------------------|------------------------------------------------------|
| | | | 1 | 2 | 3 | 4 |
| 1 | Количество местонахождений в регионе | 5 | более 25 | 11–25 | 4–10 | 1–3 |
| 2 | Встречаемость/обилие вида в типичных экотопах | 5 | доминирует | обычен | редок | очень редок |
| 3 | Антропоустойчивость | 4 | очень высокая | высокая | средняя | низкая |
| 4 | Эколого-ценотическая амплитуда | 4 | эвритон | гемиэвритон | гемистенотон | стенотон |
| 5 | Биогеографическая значимость | 3 | вид в пределах сплошного ареала | вид в пределах прерывистого ареала | вид на границе ареала | вид за пределами ареала (анклав, рефугиум) |
| 6 | Топография ареала | 3 | межконтинентальный вид | континентальный вид | эндемик | узколокальный эндемик |
| 7 | Официальный природоохранный статус | 2 | отсутствует | включен в Красные книги сопредельных регионов | включен в Красную книгу РФ | включен в IUCN Red List / The Global Fungal Red List |
| 8 | Территориальная защищенность (наличие на ООПТ) | 2 | на ООПТ федерального уровня с комплексным режимом охраны | на ООПТ регионального уровня с комплексным режимом охраны | на непрофильных ООПТ | отсутствует на ООПТ |
| 9 | Возможность трансплантации/культивирования | 1 | высокая, апробирована | средняя, не апробирована | низкая | отсутствует |
| 10 | Хозяйственное/практическое значение | 1 | отсутствует | низкое | среднее | высокое |

обилие видов в типичных местообитаниях». Здесь следует учитывать то обстоятельство, что редкие виды можно условно разделить на две группы. Первая – естественно редкие виды (как правило, с дисперсным распространением), которые благодаря высокой адаптированности к среде обитания могут при низкой численности достаточно долго существовать в природе (статические виды по терминологии В. Е. Флинта и В. Е. Присяжнюка [32]). Вторая – виды с сокращающейся численностью, они более уязвимы при флуктуациях условий жизни, и их исчезновение более вероятно при сравнительно высоких показателях численности (динамические виды [32]).

Для лишайников, как организмов с отсутствием физиологических механизмов регуляции температуры и влажности, часто очень чувствительных к факторам загрязнения среды или просто изменениям условий обитания, важны и такие показатели, как эколого-ценотическая амплитуда («ширина экологической ниши») и антропоустойчивость. Во втором блоке созологической матрицы учтены эти признаки с «весом» 4. Низкая экологическая валентность вида часто приводит к резкому сужению возможности распространения и «изолирует» вид в узком наборе местообитаний (например, многие виды лишайников-индикаторов старовозрастных лесных сообществ). При исчезновении этих местообитаний неизбежно исчезают приуроченные к ним виды. А показатель антропоустойчивости является важной характеристикой, влияющей на степень устойчивости видов в современных условиях среды, что необходимо учитывать при установлении категории охраны вида [28, 23, 24, и др.].

Третий блок (с «весом» признака 3) содержит ареалогические характеристики. Методы ареалогического анализа традиционно применяются в созологических исследова-

ниях [33, 34, и др.]. Очевидно, что наиболее уязвимы виды, имеющие узкие ареалы и/или находящиеся в анализируемом регионе на границе ареала либо в рефугиуме.

Расположенные в четвертом блоке (с «весом» признака 2) статус вида в красных списках различного ранга и степень его защищенности федеральной либо региональной сетью ООПТ относятся, с одной стороны, к правовым аспектам охраны видов (Красные книги и особо охраняемые природные территории), с другой, к основному инструменту сохранения видов – территориальной охране.

Наконец, с минимальным «весом» в матрице учтены и другие созологически значимые признаки: возможность трансплантации/культивирования и хозяйственное/практическое значение. Трансплантация как метод хорошо апробирована в целях биомониторинга [35], но опытов по трансплантации редких и охраняемых видов лишайников сравнительно немного [18, 36–38 и нек. др.]. Культивирование, за исключением научных экспериментов, в основном, осуществляется в практических целях – для получения биологически активных веществ [39, 40, и др.]. Возможно, в перспективе такие методы будут использоваться более широко для восстановления популяций редких видов.

В зависимости от уровня изученности лишайнобиоты региона в шкалу можно вводить и другие признаки (с «весом» на усмотрение эксперта), например данные о динамике численности, возрастной структуре, состоянии (жизненности) популяций вовлеченных в анализ видов. Однако все анализируемые виды должны быть оценены по одинаковому количеству признаков.

Для расчета созологического индекса (Si) вида «вес» каждого признака нужно умножить на его балльную оценку и сложить все полученные значения. В качестве апробации метода нами произведен расчет созологического

индекса для четырех аридных видов лишайников, включенных в новый список охраняемых видов России, и двух самых обычных и наиболее распространенных на территории нашей страны (табл. 2).

В результате наибольшим значением S_i характеризуются виды, взятые под охрану на федеральном уровне. Лидирует *Circinaria tominii*, в списке имеющий категорию 1 КР и соответствующий по шкале IUCN категории CR, для остальных трех видов значения S_i распределились по убыванию: *C. esculenta* – 90; *C. affinis* – 84; *Seiophora lacunosa* – 77. Заметим, что все перечисленные виды согласно критериям IUCN относятся к категории VU, но *C. esculenta* и *S. lacunosa* в национальном списке имеют категорию 2 У, а *C. affinis* – 3 У, что может быть вызвано как некоторым недостатком данных на этапе подготовки списка, так и субъективностью оценки.

Для сравнения, S_i одного из самых обычных и наиболее распространенных на территории России лишайников – *Hypogymnia physodes* – равен 44, а такого же распространенного, но еще и с более высокой степенью антропо-толерантности *Phaeophyscia orbicularis* – 31, что составляет значительный «отрыв» в баллах от оцененных выше охраняемых видов. Этот факт косвенно подтверждает объективность предложенной методики.

Оценочная соэологическая матрица нескольких видов, занесенных в Красную книгу Российской Федерации [14], и обычных, широко распространенных видов без охранного статуса

| Вид | Номер соэологического признака / «вес» x балльная оценка | | | | | | | | | | S_i |
|------------------------------------------------|----------------------------------------------------------|----|----|----|---|----|---|---|---|----|-------|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | |
| <i>Circinaria affinis</i> (Eversm.) Sohrabi | 15 | 10 | 16 | 16 | 9 | 6 | 6 | 2 | 2 | 2 | 84 |
| <i>C. esculenta</i> (Pall.) Sohrabi | 15 | 15 | 16 | 16 | 9 | 6 | 6 | 2 | 2 | 2 | 90 |
| <i>C. tominii</i> (Oxner) Sohrabi | 20 | 20 | 16 | 16 | 4 | 12 | 6 | 8 | 1 | 1 | 104 |
| <i>Seiophora lacunosa</i> (Rupr.) Fröden | 10 | 15 | 16 | 16 | 6 | 3 | 6 | 2 | 2 | 1 | 77 |
| <i>Hypogymnia physodes</i> (L.) Nyl. | 5 | 5 | 12 | 8 | 3 | 3 | 2 | 2 | 2 | 3 | 44 |
| <i>Phaeophyscia orbicularis</i> (Neck.) Moberg | 5 | 5 | 4 | 4 | 3 | 3 | 2 | 2 | 2 | 1 | 31 |



Рисунок 2. Примерное соотношение показателей комплексной соэологической оценки и категорий, принятых в Международной [7] и национальной [14] Красных книгах.

На следующем этапе соэологического анализа интегральные оценки видов могут быть разбиты на три группы с применением равномерной ограниченной шкалы: угрожаемые виды (интервал 90–120 баллов), редкие виды (60–89) и не угрожаемые (менее 60 баллов). Категорию «Редкие виды» дополнительно можно разделить на относительно редкие (оценка в диапазоне 60–74) и очень редкие (75–89). Условно эти оценки можно сопоставить с категориями статуса, применяемыми в Международной Красной книге («The IUSN Red List») [7], а также в национальной [14] и большинстве региональных Красных книг нашей страны (рис. 2).

Поскольку при выделении категорий природоохранного статуса в процессе редлистинга и проведении комплексной соэологической оценки используются несколько различные подходы и критерии, приведенное на рис. 2 соотношение показателей является не жестким, а относительным.

В заключение отметим, что соэологический анализ – универсальный и гибкий инструмент, использование которого может облегчить работу по формированию списков охраняемых видов и дальнейшему ведению региональных Красных книг применительно не только к лишайникам, но и к другим недостаточно изученным во многих российских регионах группам организмов. Необходимо лишь адаптировать исходную соэологическую матрицу с учетом биоэкологических особенностей каждой группы.

Таблица 2

Источники и литература

- Goetel, W. Sozologia – nauka o ochronie przyrody i jej zasobów / W. Goetel // Kosmos. – 1966. – Vol. 15, N. 5. – P. 473–482.
- Gawor, L. Walery Goetel and the idea of zoology / L. Gawor // Problemy ekorozwoju – problems of sustainable development. – 2013. – Vol. 8, N 1. – P. 83–89.
- Soule, M. E. Conservation Biology. An Evolutionary-Ecological Perspective / M. E. Soule, B. A. Wilcox. – Massachusetts : Sinauer Associates, 1980. – 395 p.
- Principles of Conservation Biology / G. K. Meffe, C. R. Carroll [et al.] – Sunderland : Sinauer Associates, 1997. – 729 p.
- Primack, R. B. Essentials of Conservation Biology / R. B. Primack. – Oxford University Press, 2014. – 603 p.
- Hutchinson G. E. The ecological theater and the evolutionary play / G. E. Hutchinson. – New Haven, London : Yale University Press, 1965. – 178 p.
- The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2024-1. – URL: <https://www.iucnredlist.org> (date of access: 06.08.2024)
- Scheidegger, C. Erioderma pedicellatum / C. Scheidegger // The IUCN Red List of Threatened Species 2003: e.T43995A10839336. – URL: <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2003.RLTS.T43995A10839336.en>. (date of access: 06.08.2024)

9. Красная книга СССР. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений. – Москва : Лесная промышленность, 1978. – 459 с.
10. Красная книга СССР. Т. 2. – Москва : Лесная промышленность, 1984. – 480 с.
11. Красная книга РСФСР. Растения. – Москва : Росагропромиздат, 1988. – 590 с.
12. Красная книга Российской Федерации. Растения и грибы. – Москва : Товарищество научных изданий КМК, 2008. – 855 с.
13. Заварзин, А. А. Возможности применения глобальных категорий и критериев Красного списка Всемирного Союза Охраны Природы на региональном уровне / А. А. Заварзин, Е. Э. Мучник // Ботанический журнал. – 2005. – Т. 90, № 1. – С. 105–118.
14. Об утверждении перечня объектов растительного мира, занесенных в Красную книгу Российской Федерации / Приказ Министерства природных ресурсов и экологии Российской Федерации от 23 мая 2023 г. № 320 (зарегистрирован Министерством юстиции Российской Федерации 21 июля 2023 г.).
15. Плюсин, С. Н. Популяционная изменчивость стереокаулона альпийского в тундровых экосистемах (анализ морфометрических данных) : доклад на заседании президиума Коми научного центра УрО РАН / С. Н. Плюсин. – Сыктывкар, 2003. – 30 с. – (Научные доклады Российской академии наук. Уральское отделение. Коми научный центр ; вып. 455).
16. Суетина, Ю. Г. Популяционный подход в лишеноиндикации / Ю. Г. Суетина // Экологический мониторинг. Методы биологического и физикохимического мониторинга. Часть VI : учебное пособие. – Нижний Новгород : Изд-во ННГУ, 2006. – С. 274–306.
17. Mikhailova, I. N. Populations of epiphytic lichens under stress conditions: survival strategies / I. N. Mikhailova // *The Lichenologist*. – 2007. – Vol. 39, N 1. – P. 83–89. – DOI:10.1017/S0024282907006305
18. Lidén, M. Restoration of endangered epiphytic lichens in fragmented forest landscapes: the importance of habitat quality and transplantation techniques. PhD Dissertation / M. Lidén. – Department of Forest Ecology and Management Acta Universitatis agriculturae Sueciae. Umeå : SLU, Arkitektkopia, 2009. – 46 p.
19. Суетина, Ю. Г. Онтогенез и морфогенез кустистого лишайника *Usnea florida* (L.) Weber ex F. H. Wigg. / Ю. Г. Суетина, Н. В. Готов // Онтогенез. – 2010. – Т. 41, № 1. – С. 32–40.
20. Ignatenko, R. V. The population structure of the lichen *Lobaria pulmonaria* in the middle boreal forests depends on the time-since-disturbance/ R.V. Ignatenko, V. N. Tarasova // *Folia Cryptog. Estonica*. – 2017. – Fasc. 54. – P. 83–94. – DOI: 10.12697/fce.2017.54.13
21. Суетина, Ю. Г. Морфологическая пластичность и структура популяции лишайника *Pseudevernia furfuracea* (L.) Zopf в изменяющихся условиях среды / Ю. Г. Суетина // Вестник Оренбургского государственного педагогического университета. – 2021. – № 3 (39). – С. 75–89.
22. Основы природоохранной биологии / Г. Мэффи, Р. Кэрролл [и др.]. – Новосибирск : Сибирский экологический центр, 2004. – 690 с.
23. Саксонов, С. В. Организационные и методические аспекты ведения региональных Красных книг / С. В. Саксонов, Г. С. Розенберг. – Тольятти : Ин-т экологии Волжского бассейна, 2000. – 164 с.
24. Лагунов, А. В. «Краснокнижные» виды в заповедниках и парках. Комплексный созологический анализ – удобный инструмент для локального редлистинга особо охраняемых природных территорий / А. В. Лагунов // Исследование природы лесных растительных сообществ на заповедных территориях Урала : статьи межрегиональной научно-практической конференции : г. Екатеринбург (14–15 ноября 2012 г.). – Екатеринбург, 2012. – С. 69–78.
25. Лагунов, А. В. Редкие чешуекрылые Ильменского заповедника: созологический анализ / А. В. Лагунов // Вестник Оренбургского государственного университета. – 2009. – № 10, спецвыпуск. Ч. 1. – С. 98–100.
26. Захаров, В. Д. Применение созологического анализа при определении степени уязвимости редких птиц Челябинской области / В. Д. Захаров // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. – 2011. – Т. 13, № 1 (5). – С. 1102–1105.
27. Лагунов, А. В. Созологический анализ видов рода *Scorzonera* L. Челябинской области / А. В. Лагунов, С. А. Лесина, Е. В. Коротева // Вестник Оренбургского государственного педагогического университета. – 2016. – № 2 (18). – С. 64–71.
28. Кондратьева, Н. В. Первоочередные задачи альгосозологических исследований / Н. В. Кондратьева // Альгология. – 1994. – Т. 4, № 3. – С. 3–15.
29. The Global Fungal Red List. – URL: https://redlist.info/iucn/species_view/106026. (date of access: 06.08.2024).
30. Мучник, Е. Э. Комплексный созологический анализ как возможный инструмент ведения лишенологических разделов Красных книг / Е. Э. Мучник // Лишайники: от молекул до экосистем : материалы докладов Международной конференции (1–5 июля 2024 г., Сыктывкар) [Электронное издание]. – Сыктывкар, 2024. – С. 61–63.
31. Sokal, R. R. Principles of numerical taxonomy / R. R. Sokal, P. H. A. Sneath. – San Francisco ; London : W. H. Freeman and Co., 1963. – 359 p.
32. Флинт, В. Е. Совершенствование методологических основ и методических приемов ведения Красных книг (раздел позвоночные животные) / В. Е. Флинт, В. Е. Присяжнюк // Изучение редких животных в РСФСР (Материалы к Красной книге). – Москва : Изд-во Центральной научно-исследовательской лаборатории охотничьего хозяйства и заповедников, 1991. – С. 51–66.
33. Tishkov, A. A. Nature protection and conservation / A. A. Tishkov // *The physical geography of Northern Eurasia*. – Oxford : Oxford University Press, 2003. – P. 227–245.
34. Оценка биоразнообразия для выявления природоохранной ценности территорий / В. В. Неронов, Е. Г. Королева, Т. В. Дикарева [и др.] // Вестник Московского ун-та. Серия 5. География. – 2016. – № 5. – С. 33–39.

35. Бязров, Л. Г. Лишайники в экологическом мониторинге / Л. Г. Бязров. – Москва : Научный мир, 2002. – 336 с.
36. Scheidegger, C. Transplantation of symbiotic propagules and thallus fragments: Methods for the conservation of threatened epiphytic lichen populations / C. Scheidegger, B. Frey, S. Zoller // *Mitteilungen der Eidgenössischen Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft*. – 1995. – Vol. 70. – P. 41–62.
37. Пчелкин, А. В. Криоконсервация – перспективный метод сохранения биоразнообразия лишайников для трансплантации / А. В. Пчелкин, Т. А. Пчелкина // *Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отделение Биол.* – 2014. – Т. 119, вып. 4. – С. 43–48.
38. Шаяхметова, З. М. Поддержание численности и создание искусственных популяций охраняемых видов лишайников с использованием метода трансплантации / З. М. Шаяхметова // *Вестник Тюменского государственного университета. Серия: Экология и природопользование*. – 2015. – Т. 1, № 2 (2). – С. 68–73.
39. *Biotechnological Applications of Lichen* / Aftab A., Rizwana K., Shamsul H. [et al.] // *Lichen-Derived Products: Extraction and Applications* / Editor Mohd Y. – Chapter 9. – Scrivener Publishing LLC, 2020. – P. 203–219. – DOI: 10.1002/9781119593249.ch9
40. Состояние исследований в биотехнологии лишайников / Л. М. Теплицкая, Э. П. Кириакиди, Е. Ф. Семенова [и др.] // *Международный научно-исследовательский журнал*. – 2021. – № 6 (108). – URL: <https://research-journal.org/archive/6-108-2021-june/state-of-research-in-lichen-biotechnology> (дата обращения: 15.08.2024). – DOI: 10.23670/IRJ.2021.108.6.043
9. Krasnaya kniga SSSR. Redkie i nakhodiashchiesia pod ugrozoi ischeznoveniiia vidy zhivotnykh i rastenii [Red Data Book of the USSR. Rare and Endangered Species of Animals and Plants]. – Moscow : Lesnaya promyshlennost', 1978. – 459 p.
10. Krasnaya kniga SSSR [Red Data Book of the USSR]. T. 2. – Moscow : Lesnaya promyshlennost', 1984. – 480 p.
11. Krasnaia kniga RSFSR. Rasteniya. [Red Data Book of the RSFSR. Plants.] – Moscow : Rosagropromizdat, 1988. – 590 p.
12. Krasnaya kniga Rossiiskoi Federatsii. Rasteniya i griby [Red Data Book of the Russian Federation. Plants and fungi]. – Moscow : Tovarishchestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2008. – 855 p.
13. Ob utverzhenii perechnia ob"ektov rastitel'nogo mira, zanesennykh v Krasnuyu knigu Rossiiskoi Federatsii. Prikaz Ministerstva prirodnnykh resursov i ekologii Rossiiskoi Federatsii ot 23 maia 2023 g. №320 (zaregistririvan Ministerstvom iustitsii Rossiiskoi Federatsii 21 iulija 2023 g.) [On approval of the list of plant world objects included in the Red Book of the Russian Federation. Order of the Ministry of Natural Resources and Environment of the Russian Federation No. 320 of May 23, 2023 (registered by the Ministry of Justice of the Russian Federation on July 21, 2023)]
14. Zavarzin, A. A. Vozmozhnosti primeneniia global'nykh kategorii i kriteriev Krasnogo spiska Vsemirnogo Soiuzna Okhrany Prirody na regional'nom urovne [Application of global categories and criteria of the World Conservation Union's Red List at the regional level] / A. A. Zavarzin, E. E. Muchnik // *Botanicheskii zhurnal*. – 2005. – Т. 90, N 1. – P. 105–118.
15. Pliusnin, S. N. Populiatsionnaia izmenchivost' stereokaulona al'piiskogo v tundrovnykh ekosistemakh (analiz morfometricheskikh dannyykh): Dok. na zasedanii prezidiuma Komi nauch. tsentra UrO RAN [Population variability of Stereocaulon alpine in tundra ecosystems (analysis of morphometric data) : Dok. at the meeting of the Presidium of the Komi Scientific Center of the Ural RAS] / S. N. Pliusnin. – Syktyvkar : Komi nauch. tsentr UrO RAN, 2003. – 30 p. – (Nauchnye doklady Ros. akad. nauk. Ur. otd-nie. Komi nauch. Tsentri ; vyp. 455).
16. Suetina, Yu. G. Populiatsionnyi podkhod v likhenoidikatsii [Population approach in lichenoidication] / Yu. G. Suetina // *Ekologicheskii monitoring. Metody biologicheskogo i fizikokhimicheskogo monitoringa. Chast' VI: Uchebnoe posobie [Ecological monitoring. Methods of biological and physicochemical monitoring. Part VI: Textbook]*. – N. Novgorod : Izd-vo NNGU, 2006. – P. 274–306.
17. Mikhailova, I. N. Populations of epiphytic lichens under stress conditions: survival strateiye / I. N. Mikhailova // *The Lichenologist*. – 2007. – Vol. 39, N 1. – P. 83–89. – DOI:10.1017/S0024282907006305
18. Lidén, M. Restoration of endangered epiphytic lichens in fragmented forest landscapes: the importance of habitat quality and transplantation techniques. PhD Dissertation / M. Lidén. – Department of Forest Ecology and Manage-

References

1. Goetel, W. Sozologia – nauka o ochronie przyrody i jej zasobów / W. Goetel // *Kosmos*. – 1966. – Vol. 15, N 5. – P. 473–482.
2. Gawor, L. Walery Goetel and the idea of sozology / L. Gawor // *Problemy ekorozwoju – problems of sustainable development*. – 2013. – Vol. 8, N 1. – P. 83–89.
3. Soule, M. E. Conservation Biology. An Evolutionary-Ecological Perspective / M. E. Soule, B. A. Wilcox. – Massachusetts : Sinauer Associates, 1980. – 395 p.
4. Principles of Conservation Biology / G. K. Meffe, C. R. Carroll [et al.]. – Sunderland : Sinauer Associates, 1997. – 729 p.
5. Primack, R. B. Essentials of Conservation Biology / R. B. Primack. – Oxford University Press, 2014. – 603 p.
6. Hutchinson G. E. The ecological theater and the evolutionary play / G. E. Hutchinson. – New Haven, London : Yale University Press, 1965. – 178 p.
7. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2024-1. – URL: <https://www.iucnredlist.org> (date of access: 06.08.2024)
8. Scheidegger, C. *Erioderma pedicellatum* / C. Scheidegger // *The IUCN Red List of Threatened Species 2003*: e.T43995A10839336. – URL: <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2003.RLTS.T43995A10839336.en>. (date of access: 06.08.2024)

- ment Acta Universitatis agriculturae Sueciae. Umeå : SLU, Arkitektkopia, 2009. – 46 p.
19. Suetina, Yu. G. Ontogenez i morfogenez kustistogo lishainika *Usnea florida* (L.) Weber ex F. H. Wigg. / Yu. G. Suetina, N. V. Glotov // Ontogenez [Ontogenesis]. – 2010. – Vol. 41, N 1. – P. 32–40.
 20. Ignatenko, R. V. The population structure of the lichen *Lobaria pulmonaria* in the middle boreal forests depends on the time-since-disturbance/ R.V. Ignatenko, V. N. Tarasova // Folia Cryptog. Estonica. – 2017. – Fasc. 54. – P. 83–94. – DOI: 10.12697/fce.2017.54.13
 21. Suetina, Yu. G. Morfologicheskaya plastichnost' i struktura populiatsii lishainika *Pseudevernia furfuracea* (L.) Zopf v izmeniaushchikhsia usloviakh sredy [Morphological plasticity and population structure of the lichen *Pseudevernia furfuracea* (L.) Zopf under changing environmental conditions] / Suetina, Yu. G. // Vestnik Orenburgskogo gosudarstvennogo pedagogicheskogo universiteta [Bulletin of the Orenburg State Pedagogical University]. – 2021. – N 3 (39). – P. 75–89.
 22. Osnovy prirodookhrannoi biologii [Principles of Conservation Biology] / G. K. Meffe, C.R. Carroll [et al.]. – Novosibirsk : Sibirskii ekologicheskii tsentr, 2004. – 690 p.
 23. Saksonov, S.V. Organizatsionnye i metodicheskie aspekty vedeniia regional'nykh Krasnykh knig [Organizational and methodical aspects of keeping regional Red Data Books] / S. V. Saksonov, G. S. Rozenberg. – Tol'iaty : Institut ekologii Volzhskogo basseina, 2000. – 164c.
 24. Lagunov, A. V. «Krasnoknizhnye» vidy v zapovednikakh i parkakh. Kompleksnyi sozologicheskii analiz – udobnyi instrument dlia lokal'nogo redlistinga osobo okhraniamykh prirodnykh territorii ["Red-listed" species in reserves and parks. Complex zoological analysis – a convenient tool for local redlisting of protected areas] / A. V. Lagunov // Issledovanie prirody lesnykh rastitel'nykh soobshchestv na zapovednykh territoriiakh Urala. Stat'i mezhtsentrnoi nauchno-prakticheskoi konferentsii. g. Ekaterinburg (14–15 noiabria 2012 g.) [Research of the nature of forest plant communities in protected areas of the Urals. Articles of the interregional scientific-practical conference. Ekaterinburg (November 14–15, 2012)]. – Ekaterinburg, 2012. – P. 69–78.
 25. Lagunov, A. V. Redkie cheshuekrylye Il'menskogo zapovednika: sozologicheskii analiz [Rare butterflies of the Il'mensky Reserve: zoological analysis] / A. V. Lagunov // Vestnik Orenburgskogo gosudarstvennogo universiteta [Bulletin of the Orenburg State University]. – 2009. – N 10. Special issue. Part. 1. – P. 98–100.
 26. Zakharov, V. D. Primenenie sozologicheskogo analiza pri opredelenii stepeni uiazvimosti redkikh ptits Cheliabinskoi oblasti [Application of zoological analysis in determining the degree of vulnerability of rare birds of the Chelyabinsk region] / V. D. Zakharov // Izvestiia Samarskogo nauchnogo tsentra Rossiiskoi akademii nauk [Izvestia of Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences]. – 2011. – T. 13, N 1(5). – P. 1102–1105.
 27. Lagunov, A. V. Sozologicheskii analiz vidov roda *Scorzonera* L. Cheliabinskoi oblasti [Zoological analysis of species of the genus *Scorzonera* L. of Chelyabinsk region] / A. V. Lagunov, S. A. Lesina, E. V. Koroteeva // Vestnik Orenburgskogo gosudarstvennogo pedagogicheskogo universiteta [Bulletin of the Orenburg State Pedagogical University]. – 2016. – N 2 (18). – P. 64–71.
 28. Kondrat'eva, N. V. Pervoocherednye zadachi al'gosozologicheskikh issledovaniy [Priority tasks of algosozoological research] / N. V. Kondrat'eva // Al'gologiiia [Algology]. – 1994. – T. 4, N 3. – P. 3–15.
 29. The Global Fungal Red List. – URL: https://redlist.info/iucn/species_view/106026. (date of access: 06.08.2024).
 30. Muchnik E. E. Kompleksnyi sozologicheskii analiz kak vozmozhnyi instrument vedeniia likhenologicheskikh razdelov Krasnykh knig [Integrated zoological analysis as a possible tool for maintaining lichenological sections of Red Data Books] / E. E. Muchnik // Lishainiki: ot molekul do ekosistem: materialy dokladov Mezhdunarodnoi konferentsii (1–5 iulia 2024 g., Syktyvkar) [Lichens: from molecules to ecosystems: proceedings of the International Conference (July 1–5, 2024, Syktyvkar)]. – Syktyvkar, 2024. – P. 61–63.
 31. Sokal, R. R. Principles of numerical taxonomy / R. R. Sokal, P. H. A. Sneath. – San Francisco ; London : W. H. Freeman and Co., 1963. – 359 p.
 32. Flint, V. E., Prusiazhniuk, V. E. Sovershenstvovanie metodologicheskikh osnov i metodicheskikh priemov vedeniia Krasnykh knig (razdel pozvonochnye zhivotnye) [Improvement of methodological bases and methodical methods of keeping Red Books (section vertebrate animals)] / V. E. Flint, V. E. Prusiazhniuk // Izuchenie redkikh zhivotnykh v RSFSR (Materialy k Krasnoi knige) [Study of rare animals in the RSFSR (Materials for the Red Data Book)] – Moscow : Izdatel'stvo Tsentral'noi nauchno-issledovatel'skoi laboratorii okhotnich'ego khoziaistva i zapovednikov, 1991. – P. 51–66.
 33. Tishkov, A. A. Nature protection and conservation / A. A. Tishkov // The physical geography of Northern Eurasia. – Oxford : Oxford University Press, 2003. – P. 227–245.
 34. Otsenka bioraznoobraziia dlia vyavleniia prirodookhrannoi tsennosti territorii [Assessment of biodiversity to reveal the nature protection value of territories] / V. V. Neronov, E. G. Koroleva, T. V. Dikareva [et al.] // Vestnik Moskovskogo universiteta [Bulletin of Moscow University]. Ser. 5. Geografiia. – 2016. – N 5. – P. 33–39.
 35. Biazrov, L. G. Lishainiki v ekologicheskom monitoringe [Lichens in ecological monitoring] / L. G. Biazrov. – Moscow : Nauchnyi mir, 2002. – 336 p.
 36. Scheidegger, C. Transplantation of symbiotic propagules and thallus fragments: Methods for the conservation of threatened epiphytic lichen populations / C. Scheidegger, B. Frey, S. Zoller // Mitteilungen der Eidgenössischen Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft. – 1995. – Vol. 70. – P. 41–62.
 37. Pchelkin, A. V. Kriokonservatsiia – perspektivnyi metod sokhraneniia bioraznoobraziia lishainikov dlia transplantatsii [Cryopreservation – a promising method of preserving lichen biodiversity for transplantation] / A. V. Pchelkin, T. A. Pchelkina // Byulleten' Moskovskogo Ob-

- shchestva Ispytatelei Prirody Otdel Biologicheskii [Bulletin of Moscow Society of Naturalists]. – 2014. – Vol. 119, vyp. 4. – P. 43–48.
38. Shayakhmetova, Z. M. Podderzhanie chislennosti i sozdanie iskusstvennykh populiatsii okhraniaemykh vidov lishainikov s ispol'zovaniem metoda transplantatsii [Maintaining the number and creation of artificial populations of protected species of lichens using the method of transplantation] / Z. M. Shayakhmetova // Vestnik Tiimenskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya: Ekologiya i prirodopol'zovanie [Tyumen State University Herald. Natural Resource Use and Ecology]. – 2015. – Vol. 1, N 2 (2). – P. 68–73.
39. Biotechnological Applications of Lichen / Aftab A., Rizwana K., Shamsul H. [et al.] // Lichen-Derived Products: Extraction and Applications / ed. Y. Mohd. – Chapter 9. – Scrivener Publishing LLC, 2020. – P. 203–219. – DOI: 10.1002/9781119593249.ch9
40. Sostoianie issledovaniy v biotekhnologii lishainikov [State of research in lichen biotechnology] / L. M. Teplitskaia, E. P. Kiriakidi, E. F. Semenova [et al.] // Mezhdunarodnyi nauchno-issledovatel'skii zhurnal [International Research Journal]. – 2021. – N 6 (108). – URL: <https://research-journal.org/archive/6-108-2021-june/state-of-research-in-lichen-biotechnology> (date of access: 15.08.2024). – DOI: 10.23670/IRJ.2021.108.6.043

Благодарность (госзадание):

Сердечно благодарю д.б.н. А. Г. Паукова (Уральский Федеральный университет), к.б.н. Е. А. Давыдова (Алтайский государственный университет), к.б.н. А. Б. Исмаилова (Горный ботанический сад ДФИЦ РАН) за сотрудничество в подготовке данных по видам, включенным в Красную книгу Российской Федерации. Выражаю глубокую признательность к.б.н. А. В. Лагунову (ОГУ «Особо охраняемые территории Челябинской области»), к.б.н. Т. Ю. Светашевой (Тульский государственный педагогический университет имени Л. Н. Толстого) и к.б.н. Ю. Г. Суетиной (Марийский государственный университет, г. Йошкар-Ола) за научные консультации.

Acknowledgements (state task)

Информация об авторе:

Мучник Евгения Эдуардовна – доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник Института лесоведения Российской Академии наук; ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-9150-6044> (143030, с. Успенское, г. Одинцово, Московская обл., Россия, ул. Советская, 21; e-mail: emuchnik@outlook.com)

Author:

Evgenia E. Muchnik – Dr. Sci. (Biology), Leading Researcher, Institute of Forest Science, Russian Academy of Sciences; ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-9150-6044> (21, Sovetskaya St., v. Uspenskoye, Odintsovo district, Moscow region, 143030, Russian Federation; e-mail: emuchnik@outlook.com)

Для цитирования:

Мучник, Е. Э. Созологический анализ как возможный инструмент ведения лихенологических разделов Красных книг / Е. Э. Мучник // Известия Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук. Серия «Экспериментальная биология и экология». – 2024. – № 7 (73). – С. .

For citation:

Дата поступления статьи:

Прошла рецензирование:

Принято решение о публикации:

Received:

Reviewed:

Accepted:

Изменение фотосинтетической активности и содержания хлорофиллов и каротиноидов в лишайниках *Peltigera canina* и *Peltigera aphthosa* при действии повышенной температуры

А. Ф. Хайруллина*, В. Р. Хабибрахманова^{*,**},
Д. Ф. Рахматуллина*, Е. И. Галеева*,
О. П. Гурьянов*, Р. П. Бекетт^{***},
Ф. В. Минибаева^{*,****}, Ю. Н. Валитова*

* Казанский институт биохимии и биофизики ФИЦ КазНЦ РАН,
г. Казань,

** Казанский национальный исследовательский
технологический университет,
г. Казань

*** School of Life Sciences, University of KwaZulu-Natal,
Scottsville, South Africa

**** Казанский (Приволжский) федеральный университет,
г. Казань

a16280110@gmail.com

Аннотация

Лишайники – древнейшие симбиотические организмы, способные выживать в экстремальных условиях посредством уникальных механизмов устойчивости. Лишайники представляют собой ассоциации между грибом (микобионт) и водорослями и/или цианобактериями (фотобионты). Важнейшей функцией фотобионта лишайника является осуществление процесса фотосинтеза и обеспечение всего организма органическими субстратами. Фотобионтный состав лишайника может определять специфичность стрессового ответа на действие абиотических факторов, в том числе действие неблагоприятных температур. В настоящей работе были изучены стресс-индуцированные изменения фотосинтетической активности, и содержания хлорофиллов и каротиноидов в близкородственных лишайниках *Peltigera canina* и *Peltigera aphthosa* при действии повышенной температуры. Стрессовая обработка приводила к снижению фотохимической активности ФСII обоих лишайников, при этом наиболее чувствительным к действию повышенной температуры оказался лишайник *P. aphthosa*. Установлены профили фотосинтетических пигментов исследуемых лишайников, различия в которых, главным образом, обусловлены особенностями их фотобионтного состава. Анализ стресс-индуцированных изменений содержания фотосинтетических пигментов в лишайниках показал, что воздействие повышенной ...

Ключевые слова:

лишайник, температурный стресс, каротиноиды, хлорофиллы, фотосинтетическая активность, фотосистема II.

Changes in photosynthetic activity and the content of chlorophylls and carotenoids in lichens *Peltigera canina* and *Peltigera aphthosa* under the action of elevated temperature

A. F. Khajrullina*, V. R. Khabibrakhmanova^{*,**},
D. F. Rakhmatullina*, E. I. Galeeva*,
O. P. Guryanov*, R. P. Beckett^{***},
F. V. Minibaeva^{*,****}, J. N. Valitova*

* Kazan Institute of Biochemistry and Biophysics KazNC RAS,
Kazan

** Kazan National Research Technological University,
Kazan

*** School of Life Sciences, University of KwaZulu-Natal,
Scottsville, South Africa

**** Kazan (Volga Region) Federal University,
Kazan

a16280110@gmail.com

Abstract

Lichens are ancient symbiotic organisms that can survive in extreme conditions through unique resistance mechanisms. Lichens are associations between a fungus (mycobiont) and algae and/or cyanobacteria (photobionts). The most important function of the lichen photobiont is to carry out the process of photosynthesis and provide the entire organism with organic substrates. The photobiont composition of a lichen can determine the specificity of the stress response to abiotic factors, including adverse temperatures. In this work, stress-induced changes in photosynthetic activity and chlorophyll and carotenoid content were studied in closely related lichens *Peltigera canina* and *Peltigera aphthosa* under elevated temperatures. Stress treatment resulted in a decrease in the photochemical activity of PSII in both lichens, with *P. aphthosa* being the most sensitive to elevated temperatures. Profiles of chlorophylls and carotenoids in the lichens under study were determined, with differences mainly due to the peculiarities of their photobiont composition. Analysis of stress-induced changes in the content of photosynthetic pigments in lichens showed that exposure to elevated temperatures did not result in significant changes in their content in *P. canina*, unlike *P. aphthosa*. Under temperature stress, the cyanolichen tended to accumulate astaxanthin, which has high antioxidant properties, while in *P. aphthosa* the content of chlorophyll a and xanthophylls synthesized ...

Keywords:

lichens, protected species, criteria for selecting species for protection, zoological matrix, conservation biology

Введение

Растения-экстремофилы, способные выживать в неблагоприятных условиях, давно привлекают внимание исследователей. К таким организмам относятся и лишайники, представляющие собой ассоциации между грибом (микобионт) и водорослями и/или цианобактериями (фотобионты). Несмотря на то, что фотобионт составляет всего лишь около 5 % от общей массы лишайника, он играет важную роль в жизнедеятельности лишайникового симбиоза, осуществляя фотосинтез и снабжая весь организм органическими субстратами. Функциональная активность фотосинтетического аппарата (ФСА) является необходимым условием для поддержания жизнеспособности фотосинтезирующих организмов в стрессовых условиях. Известно, что у растений большой вклад в защиту ФСА вносят каротиноиды: они проявляют антиоксидантную активность, защищают от УФ-лучей, действуя как экранирующие пигменты, повышают устойчивость фотосинтетических мембран, связываясь с белками и липидами [1, 2]. Спектр каротиноидов ряда лишайников изучен достаточно подробно [3, 4], однако, роль каротиноидов в стрессовой устойчивости лишайников изучена недостаточно.

Интересным объектом для изучения стрессовых воздействий являются лишайники рода *Peltigera*, так как они имеют относительно высокое содержание фотобионта, и, следовательно, богаты пигментами и обладают высокой фотосинтетической активностью [5]. Эти лишайники произрастают преимущественно в умеренном климате и широко распространены по всему миру [6]. Большинство видов *Peltigera* в качестве фотобионта содержат цианобактерии, небольшое число – цианобактерии и зеленые водоросли, и лишь несколько видов содержат только зеленые водоросли. Особенности в составе фотобионтов у Пельтигеровых лишайников могут определять специфику их стрессового ответа.

Температурный стресс является достаточно обычным явлением для лишайников в условиях их произрастания [7]. Высокая устойчивость лишайников к низким температурам, обусловленная наличием криопротекторов, достаточно хорошо изучена, в то время как механизмы, обеспечивающие толерантность лишайников к высоким температурам, остаются недостаточно раскрытыми [8–10]. Известно, что большинство лишайников чрезвычайно устойчивы к высокотемпературному стрессу в состоянии низкой оводненности, тогда как талломы с высоким содержанием влаги являются очень чувствительными к изменению температур [8, 11]. Показано, что наибольшие изменения при действии неблагоприятных температур наблюдаются именно у фотобионтов [8, 12].

Целью работы явилось выявление изменений в фотосинтетической активности фотосистемы II (ФСII), и содержании хлорофиллов и каротиноидов у двух близкородственных представителей лишайников рода *Peltigera*, отличающихся по составу фотобионтов, в условиях высокотемпературного стресса.

Полученные данные позволят установить различия в составе фотосинтетических пигментов у исследуемых

лишайников, выявить пигмент-опосредованную специфичность их стрессового ответа в зависимости от состава фотобионтов на действие повышенной температуры.

Материалы и методы

Лишайник *P. aphthosa* собран в Республике Коми, Россия (55°53' 21.3 с.ш 48°38' 14.3 в.д) в мае 2022 г. Лишайник *P. canina* собран на территории Айшинского лесничества Республики Татарстан, Россия (55°53' 21.3 с.ш 48°38' 14.3 в.д) в июне 2023 г.

После предварительной очистки талломы лишайников высушивали при комнатной температуре. Высушенный материал хранили при –20 °С до использования в экспериментах.

Талломы лишайника гидратировали в течение 2 суток при температуре +10 °С. Перед стрессовой обработкой контейнеры с гидратированными талломами оставляли на 2 ч при комнатной температуре и естественном освещении. Оводненность талломов лишайников определяли на анализаторе влажности АВГ-60 (Госметр, Россия).

Температурный стресс создавали выдерживанием гидратированных талломов в климатической камере в течение 3 ч при температуре +40 °С, освещении 45–50 мкмоль фотонов/м²/с, и относительной влажности среды 50–60 %. Контролем служили гидратированные талломы лишайников, выдержанные в течение того же времени при комнатной температуре +23 °С, такой же интенсивности освещения и относительной влажности воздуха.

Оценка фотосинтетической активности ФСII

Модулированную флуоресценцию хлорофилла а измеряли на флуориметре FMS1+ (Hansatech Instruments, Великобритания). После периода темновой адаптации (10 мин) производили вспышку насыщающего света интенсивностью 9100 мкмоль фотонов/м²/с для измерения максимальной фотохимической эффективности ФСII, обозначаемой как F_v/F_m , где F_m – максимальная флуоресценция и F_v – переменная флуоресценция, или $(F_m - F_0)$, где F_0 – начальная флуоресценция. Затем включали непрерывный действующий свет с интенсивностью потока 105 мкмоль фотонов/м²/с. После снижения эффективности флуоресценции до стационарного уровня F_T включали второй насыщающий импульс для определения максимального выхода флуоресценции F'_m в адаптированном к свету состоянии и для расчета относительной скорости линейного переноса электронов $rETR$ ($rETR = 0.5 \times PAR \times \Phi_{ФСII}$), где PAR – фотосинтетически активное излучение, а $\Phi_{ФСII}$ – действительный квантовый выход фотохимических реакций в ФСII на свету, рассчитываемый как $(F'_m - F_T)/F_m$. Рассчитывали также коэффициент относительного уменьшения флуоресценции Rfd , который также называют коэффициентом жизненности ФСII: $Rfd = (F_m - F_T) / F_T$ [13].

Исследование состава и содержания хлорофиллов и каротиноидов

Пробоподготовку и анализ хлорофиллов и каротиноидов осуществляли согласно [4] с небольшими модификациями. Образец лишайника (фрагменты талломов) растирали в жидком азоте, из полученного порошка отбирали

навеску массой 0.1 г, переносили в пробирку эппендорф и полностью экстрагировали ацетоном при условиях: соотношение материал : экстрагент 1:10 (m/v), обработка в ультразвуковой ванне (Сапфир, Россия) в течение 5 мин при мощности 60 %, настаивание 15 мин. Полученный экстракт высушивали на ротаторном испарителе RV 8 (ИКА, Германия). Исследование состава и содержания пигментов проводили с помощью высокоэффективной жидкостной хроматографии (ВЭЖХ) на хроматографе LicArt 62 (Лабконцепт, Россия). Для ВЭЖХ использовали: элюент А – смесь ацетонитрила, метанола, дистиллированной воды (75:12:4), элюент В – смесь метанола и этилацетата (68:32). Высушенные экстракты лишайников растворяли в 200 мкл элюента В, центрифугировали 5 мин при 10000 об/мин на микроцентрифуге MiniSpin (Eppendorf, Германия), 20 мкл супернатанта отбирали и хроматографировали на колонке с обращенной фазой Inertsil ODS-3,3 μ m, 4.6 \times 250 mm (GL Sciences, Япония). Соединения хроматографировали при градиентном режиме со следующей последовательностью элюентов: 0 мин А – 100 %; 0–10 мин А – 90 % и В – 10 %; 10–20 мин А – 50 % и В – 50 %; 20–60 мин В – 100 %. Скорость потока элюента составляла 0.5 мл/мин, температура хроматографирования – 25 °С. Пигменты детектировали с помощью диодно-матричного детектора DAD-62 (Лабконцепт, Россия). Управление работой хроматографа, приём и обработку полученных данных проводили с помощью специализированной компьютерной программы LicArt WSV. Идентификацию хлорофиллов и каротиноидов осуществляли по времени удерживания и электронным спектрам в области 300–700 нм путем сопоставления с аналогичными параметрами веществ-стандартов (β -каротин, лютеин, кантаксантин и зеаксантин (Sigma-Aldrich, США, степень чистоты не менее 95 %), и с данными литературы [4, 5, 14, 15].

Статистическая обработка

Опыты проводили в 3–5 биологических и 3–10 аналитических повторностях. Данные представлены в виде средних арифметических значений со стандартными ошибками (SE). Все экспериментальные данные имеют нормальное распределение признака. Для проверки значимости и сравнения их средних арифметических значений использовался однофакторный дисперсионный анализ (ANOVA) с оценкой попарных различий с использованием критериев Тьюки и Бонферрони.

Результаты и их обсуждение

Основной идеей нашего исследования было проведение сравнительного анализа стресс-индуцированных изменений фотосинтетической активности и содержания хлорофиллов и каротиноидов у двух близкородственных лишайников *P. canina* и *P. arphthosa* при действии повышенной температуры.

Эти виды достаточно широко распространены от арктических до умеренных широт в Северном полушарии и рассеянно – в Южном полушарии, относятся к эпигейным листоватым лишайникам с крупными широкими слоевищами. *P. canina* является цианолишайником, фотобионтом ко-

торого является цианобактерия *Nostoc punctiforme* (Kütz.) Har., а микобионтом – гриб *Peltigera* Willd. (тип Ascomycota). *P. arphthosa* в отличие от *P. canina* является трехкомпонентным лишайником, в его состав помимо цианобактерии *Nostoc* входит зеленая водоросль *Scolecococcus* sp. Известно, что у *P. canina* цианобактерии компактно расположены в гонидиальном слое и выполняют как фотосинтезирующую, так и азотфиксирующую функции, тогда как у *P. arphthosa* *Nostoc* расположен в цефалодиях и выполняет азотфиксирующую функцию, а фотосинтетическую функцию выполняет в основном зеленая водоросль *Scolecococcus* sp., расположенная в слоевище лишайника [16, 17].

Фотосинтетическая активность ФСII при действии повышенной температуры

Уровень фотосинтетической активности является важным интегральным физиологическим показателем, который считается маркером жизнеспособности лишайника [13, 18]. В нашем исследовании методом флуориметрии оценивали фотохимическую активность ФСII путем измерения таких параметров, как максимальная квантовая эффективность ФСII (F_v/F_m), начальная флуоресценция (F_0), относительная скорость линейного переноса электронов (rETR) и коэффициент жизнеспособности ФСII (Rfd). Показано, что у контрольных образцов исследуемых лишайников F_v/F_m и Rfd у *P. arphthosa* были выше, чем у *P. canina* (рисунок 1). Достоверных различий по rETR и F_0 между исследуемыми лишайниками обнаружено не было. Ранее также было установлено, что цианобактерии, в т.ч. цианолишайники, имеют гораздо более низкие значения F_v/F_m , чем зеленые водоросли, мохообразные, высшие растения [19]. Таким образом, полученные данные свидетельствуют о более развитой фотосинтетической системе у *P. arphthosa* по сравнению с *P. canina*. Очевидно, это связано с различным устройством ФСА у фотобионтов этих лишайников. Светособирающую функцию у цианобактерий выполняют белки фикобилина (также называемые фикобилисомами), образующиеся из светопоглощающего тетрапирролсодержащего фикоцианина и аллофикоцианиновых пигментов, что, по-видимому, имеет место и у цианолишайника *P. canina*. У хлоробионтов (в данном случае, у зеленой водоросли *Scolecococcus* sp.) фикобилисомы в ходе эволюции были функционально заменены светособирающим комплексом (ССК), который представляет собой антенные белки, содержащие каротиноидные и хлорофилльные пигменты [19].

Было предположено, что различия в фотобионтом составе исследуемых лишайников могут определить характерный для каждого лишайника стрессовый ответ при высокотемпературном воздействии. Известно, что температурный оптимум для нормальной работы фотосинтетической системы у большинства лишайников находится в пределах от +10 до +25 °С [20]. Полученные нами данные свидетельствуют о стрессовом состоянии исследуемых лишайников при действии повышенной температуры +40 °С. У обоих видов лишайников снижались значения F_v/F_m и rETR, в среднем в 1.2 и 1.5 раза, соответственно (рисунок 1), что может свидетельствовать о нарушении функционирования ФСII фотобионтов исследуемых лишайников при вы-

сокотемпературном воздействии. В частности, наблюдаемые изменения фотосинтетической активности могут быть обусловлены повреждением D1-белка ФСII, приводящего к инактивации фотосинтетических реакционных центров и повышению образования активных форм кислорода (АФК) [18, 21].

Действие повышенной температуры приводило к увеличению значений F_0 у *P. canina*, но не оказывало влияния на тот же параметр у *P. arphthosa*. Начальная флуоресценция является индикатором энергетических потерь при передаче энергии возбуждения от светособирающих молекул к реакционному центру ФСII. Полученные данные могут свидетельствовать о менее эффективной передаче энергии возбуждения между пигментными молекулами в светособирающем комплексе ФСII в лишайнике *P. canina*. По мнению авторов исследований [19, 22], общее увеличение F_0 , наблюдаемое после теплового стресса, может быть обусловлено отделением светособирающих комплексов от ядра ФСII.

Коэффициент жизнестойкости Rfd при действии повышенной температуры снижался у обоих лишайников, причем более заметно у *P. arphthosa*, что может свидетельствовать о более значительном подавлении ассимиляции CO_2 у хлоролишайника при высокотемпературном воздействии [18, 21].

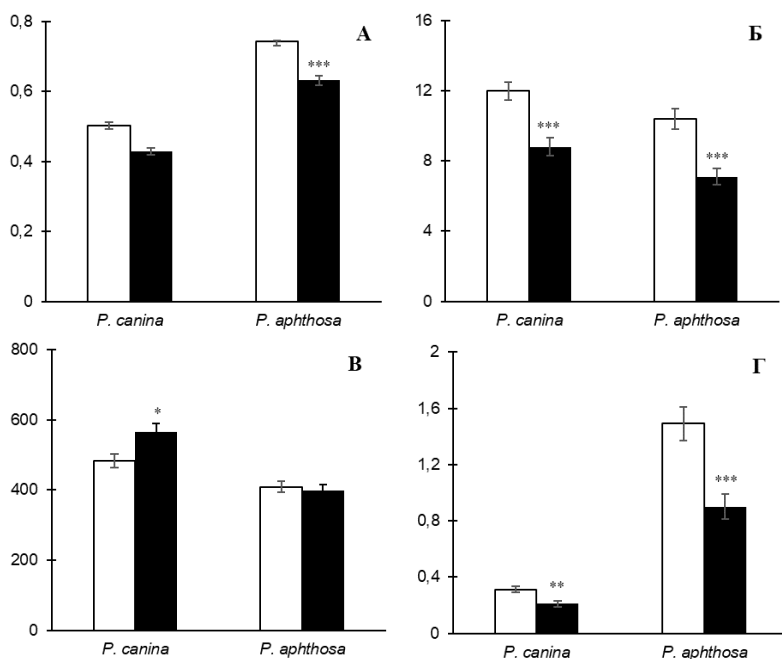


Рисунок 1. Параметры фотосинтетической активности лишайников *P. canina* и *P. arphthosa* после температурного воздействия +40 °С в течение 3 ч. Условные обозначения: □ – контроль, ■ – опыт. А – максимальная фотохимическая эффективность ФС II (F_v/F_m), Б – относительная скорость линейного переноса электронов (rETR), В – начальная флуоресценция (F_0), Г – коэффициент жизнестойкости ФС II (Rfd). * – различия с контролем статистически значимы при $p < 0.05$; ** – различия с контролем статистически значимы при $p < 0.01$, *** – различия с контролем статистически значимы при $p < 0.001$, достоверность различий определялась с помощью однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA).

Таким образом, выдерживание лишайников *P. arphthosa* и *P. canina* при повышенной температуре приводит к снижению фотохимической активности ФСII, причем лишайник *P. arphthosa* демонстрирует более сильную стрессовую реакцию.

Изменения состава и содержания хлорофиллов и каротиноидов при действии повышенной температуры

В фотофизических и фотохимических реакциях фотосинтеза центральную роль играют пигменты, которые обеспечивают поглощение, запасание и превращение световой энергии [23]. При изменении температуры окружающей среды меняется пигментный состав и функциональное состояние ФСА [4]. Количественные изменения в содержании хлорофиллов и каротиноидов зачастую рассматриваются как биомаркеры экологического состояния мест произрастания видов [4, 13].

Сравнительный анализ состава и содержания хлорофиллов и каротиноидов в лишайниках *P. canina* и *P. arphthosa* позволил выявить существенные различия в их профиле пигментов, что с нашей точки зрения, обусловлено в первую очередь различным фотобионтным составом исследуемых лишайников.

В цианолишайнике *P. canina* обнаружен хлорофилл а (таблица 1), что согласуется с литературными данными. Показано, что у цианобактерии *Nostoc*, являющейся фотобионтом исследуемого лишайника, функции хлорофилла b выполняют фикобилисомы [19, 24]. К производным хлорофилла а могут быть отнесены два не идентифицированных хлорофилла с временами выхода 36.2 и 37.9 мин, занимающие около 3 % от суммы пигментов. По спектральным характеристикам они являются эписимерами хлорофилла а [15, 24]. Также в составе пигментов лишайника *P. canina* был обнаружен феофитин а, и предположительно его эписимер (соединение с временем выхода 40.9 мин), имеющих сопоставимое содержание – около 4 % от содержания хлорофилла а (таблица 1). Известно, что феофитин а отводится важная роль в функционировании ФСА у цианобактерий, где он выполняет функции первичного и вторичного акцептора [19, 24]. Сопоставимое содержание феофитина а, в среднем 3 %, было установлено в пленках цианобактерий рода *Phormidium*, которое возрастало в 20-30 раз после воздействия ионов меди и никеля, при одновременном снижении хлорофилла а [25]. В трех разных штаммах свободноживущих цианобактерий *Nostoc*, подвергнутых обезвоживанию, также содержание феофитина а и хлорофилла а было почти равным [24]. Имеющиеся данные свидетельствуют о существенном влиянии стрессовых факторов на содержание основных фотосинтетических пигментов в цианобактериях. В

настоящем исследовании при действии повышенной температуры на талломы лишайника *P. canina* не было установлено изменений в содержании идентифицированных хлорофиллов, а наоборот, даже наблюдалось незначительное увеличение содержания хлорофилла а. Сопоставляя полученные данные по профилю хлорофиллов и флуоресценции хлорофилла а в лишайнике *P. canina*, можно предположить, что выявленное снижение фотосинтетической активности ФСII у фотобионта при тепловом стрессе, главным образом, обусловлено повреждением ССК, содержащих сложные белки – фикобилисомы (таблица 1, рисунок 1).

В лишайнике *P. arphthosa*, имеющего наряду с цианобактериями в качестве фотобионта также зеленую водоросль *Sossonia*, обнаружены два основных хлорофилла а и b, их соотношение составляет 3.6 : 1, соответственно (таблица 2). Это согласуется с данными литературы по соотношению хлорофиллов у высших растений и большинства зеленых водорослей [26]. Участие этих двух хлорофиллов в ФСА позволяет осуществлять более эффективно фотосинтез, что было подтверждено результатами оценки фотосинтетической активности ФСII исследуемых лишайников (рисунок 1). Кроме того, в лишайнике *P. arphthosa* по сравнению с лишайником *P. canina* содержание хлорофилла а больше в 2.3 раза (таблица 1 и 2), что также способствует более активной фотосинтетической деятельности. Содержание эпимеров хлорофилла а и феофетина а в лишайнике *P. arphthosa* оказалось ниже, чем в лишайнике *P. canina*, их суммарная доля составляет не более 1% от суммы пигментов (таблица 2).

В условиях высокотемпературного стресса в лишайнике *P. arphthosa* происходит снижение содержания хлорофиллов а и b в 1.2 раза, что, по-видимому, и привело к понижению его фотосинтетической активности (рисунок 1). Таким образом, полученные данные указывают на повреждение ФСА фотобионтов лишайника *P. arphthosa*, главным

образом у водорослевого партнёра, при действии повышенной температуры. Можно предположить, что это обусловлено морфологией таллома лишайника, альгальный слой которого подвержен сильному нагреву при действии повышенной температуры, поскольку расположен под верхним кортексом, сформированным гифами микобионта [16].

Важными соединениями в защите ФСА являются каротиноиды: они выполняют функцию антиоксидантов, пре-

Таблица 1

Состав и содержание пигментов в лишайнике *P. canina*

| Идентифицированные пигменты | Время выхода, мин | Максимумы поглощения в электронных спектрах, нм | Площадь пика, мUA*мин/0.1 г навески | |
|-----------------------------|-------------------|-------------------------------------------------|-------------------------------------|---------|
| | | | контроль | опыт |
| н.и. каротиноид | 13.7 | 415, 463, 507 | 29±2 | 24±1* |
| н.и. каротиноид | 17.2 | 473 | 177±10 | 203±1 |
| астаксантин | 21.1 | 413, 476 | 68±4 | 82±2* |
| зеаксантин | 24.3 | 421, 450, 475 | 140±5 | 125±9* |
| кантаксантин | 29.2 | 379, 476 | 159±20 | 85±4* |
| н.и. хлорофилл | 36.2 | 471, 654 | 77±1 | 56±4** |
| н.и. хлорофилл | 37.9 | 419, 434, 476, 487, 641, 665 | 73±1 | 68±1*** |
| хлорофилл а | 39.6 | 416, 432, 618, 665 | 2539±20 | 2883±16 |
| эхинонен | 40.4 | 354, 474 | 544±13 | 480±20 |
| н.и. хлорофилл | 40.9 | 413, 439, 476, 485, 655, 666 | 93±1 | 96±10 |
| феофитин а | 51.7 | 409, 476, 496, 536, 609, 666 | 108±8 | 39±6** |
| β-каротин | 56.9 | 412, 457, 476 | 933±16 | 1014±49 |

Примечания. * – различия с контролем статистически значимы при $p < 0.05$; ** – различия с контролем статистически значимы при $p < 0.01$, *** – различия с контролем статистически значимы при $p < 0.001$, достоверность различий определялась с помощью однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA). н.и. – не идентифицированный.

Таблица 2

Состав и содержание пигментов в лишайнике *P. arphthosa*

| Идентифицированные пигменты | Время выхода, мин | Максимумы поглощения в электронных спектрах, нм | Площадь пика, мUA*мин/0.1 г навески | |
|-----------------------------|-------------------|-------------------------------------------------|-------------------------------------|----------|
| | | | контроль | опыт |
| неоксантин | 14.7 | 414, 441, 463 | 319±8 | 182±5*** |
| виолаксантин | 17.2 | 417, 444, 471 | 609±28 | 413±16** |
| лютеин | 24.7 | 421, 448, 474 | 1921±92 | 1665±39 |
| зеаксантин | 25.2 | 412, 450, 474 | 12±1 | 6±1** |
| н.и. каротиноид | 26.6 | 412, 423, 473 | 60±4 | 38±8 |
| н.и. каротиноид | 27.1 | 412, 423, 473 | 79±9 | 60±10 |
| н.и. каротиноид | 27.8 | 412, 423, 473 | 166±19 | 121±3 |
| хлорофилл b | 36.1 | 467, 601, 654 | 1623±19 | 1385±10 |
| н.и. хлорофилл | 36.9 | 412, 473, 791 | 47±13 | 26±1 |
| н.и. хлорофилл | 37.7 | 415, 473, 491 | 37±4 | 78±3** |
| хлорофилл а | 39.4 | 415, 432, 618, 665 | 5825±33 | 4599±15* |
| β-криптоксантин | 40.1 | 412, 450, 473, 485 | 26±1 | 9±1*** |
| н.и. хлорофилл | 40.5 | 412, 473, 665 | 25±3 | 29±2 |
| α-каротин | 54.5 | 412, 474, 485 | 32±2 | 44±3* |
| β-каротин | 55.7 | 412, 457, 473 | 276±13 | 220±8* |

Примечания. * – различия с контролем статистически значимы при $p < 0.05$; ** – различия с контролем статистически значимы при $p < 0.01$, *** – различия с контролем статистически значимы при $p < 0.001$, достоверность различий определялась с помощью однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA). н.и. – не идентифицированный.

образуют излишнюю энергию возбуждения хлорофиллов в тепло, действуют как экранирующие пигменты и защищают от УФ-лучей, связываясь с белками и липидами, повышают устойчивость фотосинтетических мембран. На сегодняшний день известно более 1200 каротиноидов, которые по химическому строению делятся на две группы: каротины, представляющие собой углеводороды, и ксантофиллы, содержащие в структуре кислородсодержащие функциональные группы [27]. Биосинтез каротиноидов осуществляется по мевалонатному пути, в котором тетра-терпеноиды циклизируются с формированием каротинов (α - и β -каротинов), далее из них в ходе ферментативного окисления образуются различные ксантофиллы [26, 28]. Состав каротиноидов в различных организмах (растениях, мхах, водорослях, грибах и др.) может существенно различаться. Важным аспектом исследования каротиноидов лишайников является не только установление их спектра, но и определение симбиотического партнера, синтезирующего пигменты. На основе имеющихся данных [3, 14, 26, 29] по профилю каротиноидов у водорослей, цианобактерий и аскомицетов была составлена обобщенная схема их биосинтеза (рисунок 2).

Установлено, что состав каротиноидов, идентифицированных в лишайниках *P. canina* и *P. arphthosa*, существенно отличается (таблица 1 и 2). В лишайнике *P. canina* обнаружены каротиноиды, характерные для цианолишайников, среди которых преобладающим является β -каротин (таблица 1). Надо отметить, последний также является основным каротиноидом микобионта [5]. Известно, что у

свободноживущих цианобактерий преобладающими являются ксантофиллы – эхиненон и кантаксантин, образующиеся последовательно из β -каротина (рисунок 2) [14, 24]. В лишайнике *P. canina* содержание этих ксантофиллов по сравнению с β -каротином меньше почти в 2 раза и 6 раз, соответственно. Астаксантин, синтезируемый из кантаксантина, обнаруженный в лишайнике, практически не встречается в свободноживущих цианобактериях. Этот ксантофилл содержит как кетонные (в положении 4, 4'), так и гидроксильные (в положении 3, 3') группы, что обуславливает его высокую химическую реакционную способность, например, выраженные антиоксидантные свойства. Известно, что астаксантин накапливается в водорослях при стрессовых условиях, в частности при недостатке питательных веществ, повышенной солености и инсоляции [30]. Также в лишайнике *P. canina* был обнаружен зеаксантин, синтезируемый из β -каротина по другому пути (рисунок 2), причем его содержание выше в среднем в 10 раз, чем в свободноживущей цианобактерии *N. commune* NIES-24 [14]. Этот ксантофилл был обнаружен в образцах лишайника *P. canina*, собранных с каменистых холмов, в т.ч. затененных, сухих лугов, известнякового карьера в Финляндии [3]. Надо отметить, что в них же обнаруживался β -каротин, профиль других идентифицированных каротиноидов существенно отличался. Наибольшую долю в исследуемых образцах занимал диатоксантин – ксантофилл, характерный для диатомовых водорослей [26], также в них присутствовал капсохром. Таким образом, видно, что местообитание лишайника *P. canina* определяет специфичность его профиля каротиноидов, однако неизменным является наличие зеаксантина и β -каротина во всех исследуемых образцах лишайника этого вида.

Воздействие повышенной температуры на лишайник *P. canina* не привело к существенным изменениям в профиле каротиноидов. Содержание основного каротиноида β -каротина в лишайнике достоверно не отличается от контрольного варианта (таблица 1). При этом, были выявлены изменения в содержании ксантофиллов, при одновременном снижении кантаксантина увеличивается содержание астаксантина. Это представляется логичным, т.к. астаксантин синтезируется из кантаксантина (рисунок 2). Ранее уже упоминалось, что астаксантин накапливается при различных стрессовых воздействиях [30]. Этот ксантофилл в лишайнике при температурном стрессе может действовать как антиоксидант, защищающий тилакоидные мембраны от окисления [31] более эффективно, чем его предшественник кантаксантин. О накоплении АФК косвенно свидетельствует небольшое снижение содержания зеаксантина и эхиненона в лишайнике (таблица 1). Известно, что у свободноживущей цианобактерии *Synechococcus* дефицит ксанто-

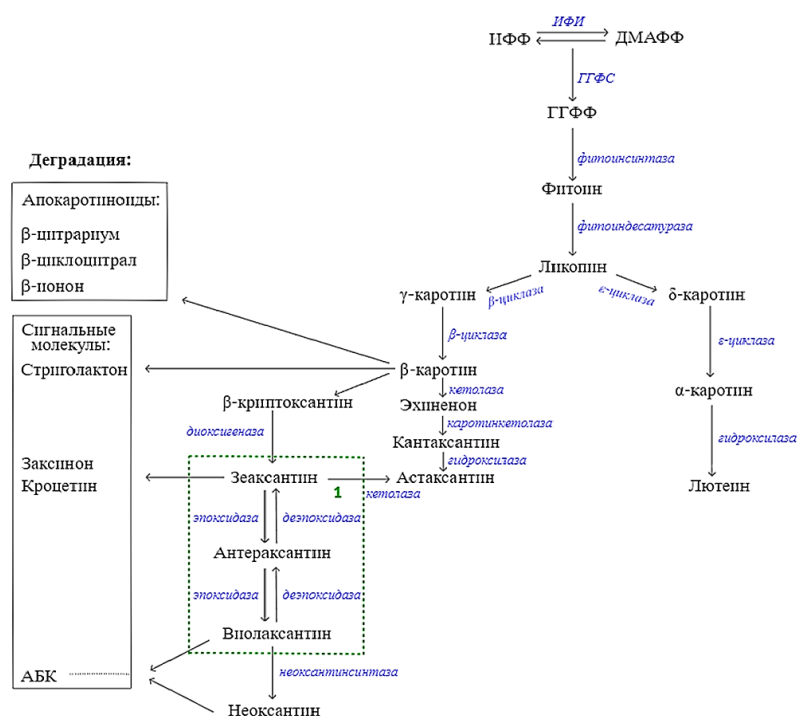


Рисунок 2. Схема биосинтеза каротиноидов. Условные обозначения: 1 – виолаксантиновый цикл. ИФИ – изопентилдифосфат, ИФИ – изопентилизомераза, ДМАФФ – диметилаллилдифосфат, ГГФФ – геранилгеранилдифосфат, ГГФС – геранилгеранилдифосфатсинтаза, АБК – абсцизовая кислота.

филлов (зеаксантина, эхиненона) приводил к увеличению АФК и содержания активных форм азота [32].

Таким образом, было установлено, что у цианобактерии, ассоциированной с микобиотом, в лишайнике *P. canina* был выявлен более широкий спектр ксантофиллов по сравнению со свободноживущими. Можно предположить, что это позволяет цианобактерии в лишайнике успешно существовать в симбиотических условиях. Также показано, что воздействие повышенной температуры не привело к сильным изменениям содержания каротиноидов, тем не менее выявлена тенденция к накоплению в лишайнике астаксантина с наиболее выраженными антиоксидантными свойствами.

В лишайнике *P. arphthosa* были обнаружены характерные для водорослевого партнёра каротиноиды [5], и не установлено наличие эхиненона и других специфических для цианобактерий каротиноидов (таблица 2). Основным каротиноидом в лишайнике является лютеин, синтезируемый из α -каротина (рисунок 2). На долю этого ксантофилла приходится около 17 % от суммы идентифицированных пигментов (таблица 2). Известно, что штаммы зеленой водоросли *Sossonia* при культивировании способны накапливать каротиноиды в количестве 10 мг/г сухой массы, из которых до 80 % может занимать лютеин [33, 34]. У двух лишайников *P. arphthosa*, произрастающих в Карелии, лютеин также присутствовал в составе каротиноидов, но не являлся преобладающим [3]. Наибольшую долю в профиле каротиноидов этих лишайников занимал виолаксантин. В исследуемом нами лишайнике виолаксантин также обнаружен, и по содержанию он является вторым после лютеина (таблица 2). Известно, что его основной функцией является перенос энергии на хлорофилл *a* [1, 4]. Надо отметить, что содержание виолаксантина в среднем в 50 раз больше, чем зеаксантина, из которого он синтезируется (рисунок 2). Антераксантин, являющийся промежуточным продуктом взаимопревращения этих ксантофиллов, нами не обнаружен.

Другим ксантофиллом, идентифицированным в лишайнике *P. arphthosa*, является неоксантин. Он образуется из виолаксантина, и является промежуточным метаболитом в биосинтезе фитогормона – абсцизовой кислоты (АБК) (рисунок 2). Надо отметить, что неоксантин обнаруживается и в других образцах лишайника *P. arphthosa* [3, 5], но нет данных о его содержании в свободноживущих культурах *Sossonia* sp. [33, 34]. Можно предположить, что неоксантин является важным метаболитом, позволяющим водоросли функционировать в симбиотической ассоциации с грибом.

Действие повышенной температуры привело к снижению содержания в лишайнике *P. arphthosa* всех идентифицированных каротиноидов (таблица 2). Несмотря на то, что изменения являются несильно выраженными, они могут вносить вклад в выявленное снижение фотосинтетической активности лишайника в условиях температурного стресса (рисунок 1). Наибольшее падение в 1.7 раза наблюдается в содержании неоксантина, что может свидетельствовать об активации синтеза АБК при действии повышенной темпе-

ратуры для замедления метаболизма и экономии энергетических ресурсов [35].

Таким образом, был установлен профиль каротиноидов в лишайнике *P. arphthosa*, подтверждающий, что из двух его фотобионтов именно зеленая водоросль выполняет фотосинтетическую деятельность [16, 17]. Отличием *Sossonia* sp. в лишайнике от свободноживущих штаммов является накопление неоксантина, являющегося предшественником АБК. Воздействие повышенной температуры приводит к достоверному снижению в лишайнике *P. arphthosa* содержания β -каротина и последовательно синтезируемых из него зеаксантина, виолаксантина и неоксантина.

На основании полученных данных можно заключить, что несмотря на сходство близкородственных лишайников *P. canina* и *P. arphthosa*, в условиях высокотемпературного стресса они демонстрируют различный пигмент-опосредованный стрессовый ответ. Зеленая водоросль – доминирующий фотобионт *P. arphthosa* обладает более эффективным фотосинтезом, ввиду большего спектра хлорофиллов и более высокого их содержания, а также благодаря наличию каротиноидов, участвующих в сборе фотосинтетически активной радиации и обеспечивающих защиту ФСА от излишней солнечной энергии. Наличие зеленой водоросли в качестве основного фотобионта дает возможность цианобактерии выполнять роль только азотофиксатора и обеспечивать весь симбиотический организм необходимым количеством азотсодержащих соединений. Тем не менее, именно в лишайнике *P. arphthosa* при действии повышенной температуры наблюдались более выраженные изменения в фотосинтетической активности, и содержании хлорофиллов и каротиноидов, в отличие от *P. canina*. Можно предположить, что это обусловлено особенностями каротиногенеза цианобактерии в *P. canina*, заключающиеся в биосинтезе кантаксантина и астаксантина с высокой антиоксидантной активностью, которые обеспечивают более эффективную защиту ФСА от последствий температурного стресса.

Источники и литература

1. Маслова, Т. Г. Функции каротиноидов в листьях высших растений (обзор) / Т. Г. Маслова, Е. Ф. Марковская, Н. Н. Слемнев // Журнал общей биологии. – 2020. – Т. 81, № 4. – С. 297–310. – DOI: 10.31857/S0044459620040065
2. Assessing photoprotective functions of carotenoids in photosynthetic systems of plants and green algae / R. Caferra, Z. Guardini, R. Bassi, L. Dall'Osto // Methods Enzymology. – 2022. – Vol. 674. – P. 53–84. – DOI: 10.1016/bs.mie.2022.04.006
3. Carotenoids from green-algae and cyanobacteria as phyco- and photobionts of *Peltigera* species / B. Czczuga, E. Czczuga-Semeniuk, O. Vitikainen, T. Ahti // Journal of the Hattori Botanical Laboratory. – 2024. – Vol. 96. – P. 281–290.
4. Дымова, О. В. Пигментный комплекс растений в условиях таежной зоны европейского Северо-Востока (организация и функционирование) : диссертация на со-

- искание ученой степени доктора биологических наук / Дымова О. В. – Уфа, 2019. – 46 с.
5. Котлова, Е. П. Антиокислительные системы лишайников : диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук / Котлова Е. П. – Санкт-Петербург, 2000. – 34 с.
 6. Modelling range dynamics of terricolous lichens of the genus *Peltigera* in the Alps under a climate change scenario / C. Vallese, J. Nascimbene, P. Giordani [et al.] // *Fungal Ecology*. – 2020. – Vol. 49. – DOI: 10.1016/j.funeco.2020.101014
 7. Tegler, B. Physiological-environmental interactions in lichens. XII. The seasonal variation of the heat stress response of *Cladonia rangiferina* / B. Tegler, K. A. Kershaw // *The New Phytologist*. – 1981. – Vol. 87, N 2. – P. 395–401.
 8. Influence of extreme ambient temperatures and anaerobic conditions on *Peltigera aphthosa* (L.) Willd. viability / M. Yu. Dyakov, I. D. Insarova, D. E. Kharabadze [et al.] // *Life Sciences in Space Research*. – 2015. – Vol. 7. – P. 66–72.
 9. Beckett, R. P. Stress physiology and the symbiosis / P. R. Beckett, I. Kranner, F. V. Minibayeva // *Lichen biology*. – 2008. – P. 134–151.
 10. Chen, K. Heat tolerance of the mycobionts and photobionts from three desert lichens / K. Chen, J.-C. Wei // *Mycosystema*. – 2015. – Vol. 34, N 5. – P.1007–1014. – DOI: 10.13346/j.mycosystema.140074
 11. Nascimbene, J. Epiphytic lichen diversity along elevational gradients: biological traits reveal a complex response to water and energy / J. Nascimbene, L. Marini // *Journal of Biogeography*. – Vol. 42. – P. 1222–1232.
 12. Phinney, N. Photobiont-dependent humidity threshold for chlorolichen photosystem II activation / N. Phinney, K. A. Solhaug, Y. Gauslaa // *Planta*. – 2019. – Vol. 250. – DOI: 10.1007/s00425-019-03282-4
 13. Использование переменной флуоресценции хлорофилла для оценки физиологического состояния фотосинтетического аппарата растений / В. Н. Гольцев, В. Н. Каладжи, М. Паунов [и др.] // *Физиология растений*. – 2016. – Т. 63, № 6. – С. 881–907.
 14. Takaichi, S. Unique carotenoids in the terrestrial cyanobacterium *Nostoc commune* NIES-24: 2-hydroxymyxol 2'-fucoside, nostoxanthin and canthaxanthin / S. Takaichi, T. Maoka, M. Mochimaru // *Current microbiology*. – 2009. – Vol. 59. – P. 413–419. – DOI: 10.1007/s00284-009-9453-4
 15. Identification of pigment profiles and antioxidant activity of *Rhizophora mucronata* mangrove leaves origin Lembeh, North Sulawesi, Indonesia / A. Rumengan, E. Mandiangan, W. Tanod [et al.] // *Biodiversitas journal of biological diversity*. – 2021. – Vol. 22. – DOI: 10.13057/biodiv/d220730
 16. *Lichen Biology* / ed. T. H. Nash III. – London : Cambridge University Press, 2008.
 17. Chekanov, K. Spatial organization of the three-component lichen *Peltigera aphthosa* in functional terms / K. Chekanov, A. Feoktistov, E. Lobakova // *Physiologia Plantarum*. – 2017. – Vol. 160. – P. 328–338. – DOI: 10.1111/ppl.12552
 18. Variable chlorophyll fluorescence and its use for assessing physiological condition of photosynthetic apparatus / V. N. Goltsev, P. M. Russ, H. M. Kalaji [et al.] // *Journal of Plant Physiology*. – 2016. – Vol. 6. – P. 869–893. – DOI: 10.1134/S1021443716050058
 19. Photoprotection in lichens: adaptations of photobionts to high light / R. Beckett, F. Minibayeva, K. A. Solhaug, T. Roach // *The Lichenologist*. – 2021. – Vol. 53. – P. 21–33. – DOI: 10.1017/S0024282920000535
 20. Голубкова, Н. С. Отношение лишайников к субстрату и другим факторам внешней среды / Н. С. Голубкова. – Москва : Просвещение, 1977. – 487 с.
 21. Pokorska, B. Photoinhibition and D1 protein degradation in mesophyll and agranal bundle sheath thylakoids of maize / B. Pokorska, E. Romanowska // *Functional Plant Biology*. – 2007. – Vol. 34. – P. 844–852. – DOI: 10.1071/FP07067
 22. Frequently asked questions about chlorophyll fluorescence, the sequel / H. M. Kalaji, G. Schansker, M. Brestic [et al.] // *Photosynthesis Research*. – 2017. – Vol. 132. – P. 13–66. – DOI: 10.1007/s11120-016-0318-y
 23. Фотосинтетические пигменты и азот в талломах лишайников бореальной флоры / Т. К. Головки, О. В. Дымова, Г. Н. Табаленкова, Т. Н. Пыстина // *Теоретическая и прикладная экология*. – 2015. – Т. 4. – С. 38–44.
 24. Variation in phospholipid ester-linked fatty acids and carotenoids of desiccated *Nostoc commune* (Cyanobacteria) from different geographic locations / M. Potts, J. J. Olie, J. S. Nickels [et al.] // *Applied and Environmental Microbiology*. – 1987. – Vol. 53, N 1. – P. 4–9. – DOI: 10.1128/aem.53.1.4-9.1987
 25. Горностаева, Е. А. Влияние ионов меди и никеля на почвенные цианобактерии и цианобактериальные сообщества : диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук / Горностаева Е. А. – Москва, 2015. – 189 с.
 26. Ладыгин, В. Г. Пути биосинтеза, локализация, метаболизм и функции каротиноидов в хлоропластах различных видов водорослей / В. Г. Ладыгин // *Вопросы современной альгологии*. – Пушино, 2015. – 87с.
 27. Influence of residual stresses in hard tool coatings on the cutting performance / K. Bobzin, T. Brögelmann, H. J. Mair [et al.] // *Journal of Manufacturing Processes*. – 2021. – Vol. 69. – P. 340–350.
 28. Short- and long-term operation of the lutein-epoxide cycle in light-harvesting antenna complexes / S. Matsubara, T. Morosinotto, C. B. Osmond, R. Bassi // *Plant Physiology*. – 2007. – Vol. 144, N 2. – P. 926–941. – DOI: 10.1104/pp.107.099077
 29. Sandmann, G. Carotenoids and Their Biosynthesis in Fungi / G. Sandmann // *Molecules*. – 2022. – Vol. 27, N 4. – 1431 p. – DOI: 10.3390/molecules27041431
 30. Aizpuru, A. Traditional and new trend strategies to enhance pigment contents in microalgae / A. Aizpuru, A. González-Sánchez // *World Journal of Microbiology and Biotechnology*. – 2024. – Vol. 40, N 9. – P. 272 p. – DOI: 10.1186/s11555-024-0123-1

10.1007/s11274-024-04070-3

31. Carotenoids, versatile components of oxygenic photosynthesis / I. Domonkos, M. Kis, Z. Gombos, B. Ughy // *Progress in Lipid Research*. – 2013. – Vol. 52, N 4. – P. 539–561. – DOI: 10.1016/j.plipres.2013.07.001
32. Roles of xanthophyll carotenoids in protection against photoinhibition and oxidative stress in the cyanobacterium *Synechococcus* sp. strain PCC 7002 / Z. Yuehui, E. Joel, M. L. Graham [et al.] // *Archives of Biochemistry and Biophysics*. – 2010. – Vol. 504, N 1. – P. 86–99. – DOI:10.1016/j.abb.2010.07.007
33. Identification and physiological aspects of a novel carotenoid-enriched, metal-resistant microalga isolated from an acidic river in Huelva (Spain)(1) / I. Garbayo, R. Torronteras, E. Forján [et al.] // *Journal of Phycology*. – 2012. – Vol. 48, N 3. – P. 607–614. – DOI: 10.1111/j.1529-8817.2012.01160.x
34. Lutein production by *Coccomyxa* sp. SCCA048 isolated from a heavy metal-polluted river in Sardinia (Italy) / M. Pasqualetti, S. Tempesta, V. Malavasi [et al.] // *Journal of environmental protection and ecology*. – 2015. – Vol. 16. – P. 1262–1272.
35. Hartung, W. The evolution of abscisic acid (ABA) and ABA function in lower plants, fungi and lichen / W. Hartung, J. Sachsplatz // *Functional Plant Biology*. – 2010. – Vol. 37, N 9. – P. 806–812. – DOI: 10.1071/FP10058

References

1. Maslova, T. G. Funkcii karotinoidov v list'yah vysshih rastenij (obzor) [Functions of carotenoids in leaves of higher plants (review)] / T. G. Maslova, E. F. Markovskaya, N. N. Stennev // *Journal of General Biology*. – 2020. – Vol. 81, N 4. – P. 297–310. – DOI: 10.31857/S0044459620040065
2. Assessing photoprotective functions of carotenoids in photosynthetic systems of plants and green algae / R. Caferra, Z. Guardini, R. Bassi, L. Dall'Osto // *Methods Enzymology*. – 2022. – Vol. 674. – P. 53–84. – DOI: 10.1016/bs.mie.2022.04.006
3. Carotenoids from green-algae and cyanobacteria as phyco- and photobionts of *Peltigera* species / B. Czczuga, E. Czczuga-Semeniuk, O. Vitikainen, T. Ahti // *Journal of the Hattori Botanical Laboratory*. – 2024. – Vol. 96. – P. 281–290.
4. Dymova, O. V. Pigmentnyj kompleks rastenij v usloviyah tayozhnoj zony evropejskogo Severo-Vostoka (organizaciya i funkcionirovanie) [The pigment complex of plants in the conditions of the taiga zone of the European Northeast (organization and functioning)]: dissertation for the degree of Doctor of Biological Sciences / Dymova O. V. – Ufa, 2019. – 46 p.
5. Kotlova, E. R. Antiokislitel'nye sistemy lishajnikov [Antioxidant systems of lichens]: dissertation for the degree of Candidate of Biological Sciences / Kotlova E. R. – St. Petersburg, 2000. – 34 p.
6. Modelling range dynamics of terricolous lichens of the genus *Peltigera* in the Alps under a climate change scenario / C. Vallese, J. Nascimbene, P. Giordani [et al.] // *Fungal Ecology*. – 2020. – Vol. 49. – DOI: 10.1016/j.funeco.2020.101014
7. Tegler, B. Physiological-environmental interactions in lichens. XII. The seasonal variation of the heat stress response of *Cladonia rangiferina* / B. Tegler, K. A. Kershaw // *The New Phytologist*. – 1981. – Vol. 87, N 2. – P. 395–401.
8. Influence of extreme ambient temperatures and anaerobic conditions on *Peltigera aphthosa* (L.) Willd. viability / M. Yu. Dyakov, I. D. Insarova, D. E. Kharabadze [et al.] // *Life Sciences in Space Research*. – 2015. – Vol. 7. – P. 66–72.
9. Beckett, R. P. Stress physiology and the symbiosis / P. R. Beckett, I. Kranner, F. V. Minibayeva // *Lichen biology*. – 2008. – P. 134–151.
10. Chen, K. Heat tolerance of the mycobionts and photobionts from three desert lichens / K. Chen, J.-C. Wei // *Mycosystema*. – 2015. – Vol. 34, N 5. – P.1007–1014. – DOI: 10.13346/j.mycosystema.140074
11. Nascimbene, J. Epiphytic lichen diversity along elevational gradients: biological traits reveal a complex response to water and energy / J. Nascimbene, L. Marini // *Journal of Biogeography*. – Vol. 42. – P. 1222–1232.
12. Phinney, N. Photobiont-dependent humidity threshold for chlorolichen photosystem II activation / N. Phinney, K. A. Solhaug, Y. Gauslaa // *Planta*. – 2019. – Vol. 250. – DOI: 10.1007/s00425-019-03282-4
13. Ispol'zovanie peremennoj fluorescencii hlorofilla dlya ocenki fiziologicheskogo sostoyaniya fotosinteticheskogo apparata rastenij [The use of variable chlorophyll fluorescence for assessments of the physiological state of the photosynthetic apparatus of plants] / V. N. Goltsev, V. N. Kalaji, M. Paunov [et al.] // *Plant Physiology*. – 2016. – Vol. 63, N 6. – P. 881–907.
14. Takaichi, S. Unique carotenoids in the terrestrial cyanobacterium *Nostoc commune* NIES-24: 2-hydroxymyxol 2'-fucoside, nostoxanthin and canthaxanthin / S. Takaichi, T. Maoka, M. Mochimaru // *Current microbiology*. – 2009. – Vol. 59. – P. 413–419. – DOI: 10.1007/s00284-009-9453-4
15. Identification of pigment profiles and antioxidant activity of *Rhizophora mucronata* mangrove leaves origin Lembeh, North Sulawesi, Indonesia / A. Rumengan, E. Mandiangan, W. Tanod [et al.] // *Biodiversitas journal of biological diversity*. – 2021. – Vol. 22. – DOI: 10.13057/biodiv/d220730
16. *Lichen Biology* / ed. T. H. Nash III. – London: Cambridge University Press, 2008.
17. Chekanov, K. Spatial organization of the three-component lichen *Peltigera aphthosa* in functional terms / K. Chekanov, A. Feoktistov, E. Lobakova // *Physiologia Plantarum*. – 2017. – Vol. 160. – P. 328–338. – DOI: 10.1111/ppl.12552
18. Variable chlorophyll fluorescence and its use for assessing physiological condition of photosynthetic apparatus / V. N. Goltsev, P. M. Russ, H. M. Kalaji [et al.] // *Journal of Plant Physiology*. – 2016. – Vol. 6. – P. 869–893. – DOI: 10.1134/S1021443716050058

19. Photoprotection in lichens: adaptations of photobionts to high light / R. Beckett, F. Minibayeva, K. A. Solhaug, T. Roach // *The Lichenologist*. – 2021. – Vol. 53. – P. 21–33. – DOI: 10.1017/S0024282920000535
20. Golubkova, N. S. Otnoshenie lishajnikov k substratu i drugim faktorom vneshnej sredy [The relation of lichens to the substrate and other environmental factors] / N. S. Golubkova. – Moscow : Enlightenment, 1977. – 487 p.
21. Pokorska, B. Photoinhibition and D1 protein degradation in mesophyll and agranal bundle sheath thylakoids of maize / B. Pokorska, E. Romanowska // *Functional Plant Biology*. – 2007. – Vol. 34. – P. 844–852. – DOI: 10.1071/FP07067
22. Frequently asked questions about chlorophyll fluorescence, the sequel / H. M. Kalaji, G. Schansker, M. Brestic [et al.] // *Photosynthesis Research*. – 2017. – Vol. 132. – P. 13–66. – DOI: 10.1007/s1120-016-0318-y
23. Fotosinteticheskie pigmenty i azot v tallomah lishajnikov boreal'noj flory [Photosynthetic pigments and nitrogen in the thallomas of lichens of the boreal flora] / T. K. Golovko, O. V. Dymova, G. N. Tabalenkova, T. N. Pystina // *Theoretical and applied ecology*. – 2015. – Vol. 4. – P. 38–44.
24. Variation in phospholipid ester-linked fatty acids and carotenoids of desiccated *Nostoc commune* (Cyanobacteria) from different geographic locations / M. Potts, J. J. Olie, J. S. Nickels [et al.] // *Applied and Environmental Microbiology*. – 1987. – Vol. 53, N 1. – P. 4–9. – DOI: 10.1128/aem.53.1.4–9.1987
25. Gornostaeva, E. A. Vliyanie ionov medi i nikelya na pochvennye cianobakterii i cianobakterial'nye soobshchestva [The influence of copper and nickel ions on soil cyanobacteria and cyanobacterial communities] : dissertation for the degree of Candidate of Biological Sciences / Gornostaeva E. A. – Moscow, 2015. – 189 p.
26. Ladygin, V. G. Puti biosinteza, lokalizatsiya, metabolizm i funktsii karotinoidov v hloroplastah razlichnyh vidov vodoroslej [Ways of biosynthesis, localization, metabolism and functions of carotenoids in chloroplasts of various types of algae] / V. G. Ladygin // *Voprosy sovremennoj al'gologii [Issues of modern algology]*. – Pushchino, 2015. – 87 p.
27. Influence of residual stresses in hard tool coatings on the cutting performance / K. Bobzin, T. Brögelmann, H. J. Mair [et al.] // *Journal of Manufacturing Processes*. – 2021. – Vol. 69. – P. 340–350.
28. Short- and long-term operation of the lutein–epoxide cycle in light–harvesting antenna complexes / S. Matsubara, T. Morosinotto, C. B. Osmond, R. Bassi // *Plant Physiology*. – 2007. – Vol. 144, N 2. – P. 926–941. – DOI: 10.1104/pp.107.099077
29. Sandmann, G. Carotenoids and Their Biosynthesis in Fungi / G. Sandmann // *Molecules*. – 2022. – Vol. 27, N 4. – 1431 p. – DOI: 10.3390/molecules27041431
30. Aizpuru, A. Traditional and new trend strategies to enhance pigment contents in microalgae / A. Aizpuru, A. González-Sánchez // *World Journal of Microbiology and Biotechnology*. – 2024. – Vol. 40, N 9. – 272 p. – DOI: 10.1007/s11274-024-04070-3
31. Carotenoids, versatile components of oxygenic photosynthesis / I. Domonkos, M. Kis, Z. Gombos, B. Ughy // *Progress in Lipid Research*. – 2013. – Vol. 52, N 4. – P. 539–561. – DOI: 10.1016/j.plipres.2013.07.001
32. Roles of xanthophyll carotenoids in protection against photoinhibition and oxidative stress in the cyanobacterium *Synechococcus* sp. strain PCC 7002 / Z. Yuehui, E. Joel, M. L. Graham [et al.] // *Archives of Biochemistry and Biophysics*. – 2010. – Vol. 504, N 1. – P. 86–99. – DOI: 10.1016/j.abb.2010.07.007
33. Identification and physiological aspects of a novel carotenoid-enriched, metal-resistant microalga isolated from an acidic river in Huelva (Spain)(1) / I. Garbayo, R. Torronteras, E. Forján [et al.] // *Journal of Phycology*. – 2012. – Vol. 48, N 3. – P. 607–614. – DOI: 10.1111/j.1529-8817.2012.01160.x
34. Lutein production by *Coccomyxa* sp. SCCA048 isolated from a heavy metal-polluted river in Sardinia (Italy) / M. Pasqualetti, S. Tempesta, V. Malavasi [et al.] // *Journal of environmental protection and ecology*. – 2015. – Vol. 16. – P. 1262–1272.
35. Hartung, W. The evolution of abscisic acid (ABA) and ABA function in lower plants, fungi and lichen / W. Hartung, J. Sachsplatz // *Functional Plant Biology*. – 2010. – Vol. 37, N 9. – P. 806–812. – DOI: 10.1071/FP10058

Благодарность (госзадание):

Работа выполнена в рамках выполнения государственного задания Федерального исследовательского центра Казанского научного центра Российской академии наук (оценка фото-синтетической активности лишайников), а также при финансовой поддержке гранта Российского научного фонда № 22-14-00362 (рук. Ю.Н. Валитова, идентификация и анализ со-держания фотосинтетических пигментов лишайников).

Acknowledgements (state task)

Информация об авторе:

Хайруллина Айсылу Фаридовна – магистрант, лаборант-исследователь лаборатории окислительно-восстановительного метаболизма КИББ КазНЦ РАН; <https://orcid.org/0009-0009-5349-604X> (420111, Российская Федерация, г. Казань, ул. Лобачевского, д. 2/31; e-mail: a16280110@gmail.com).

Хабибрахманова Венера Равилевна – кандидат химических наук, доцент кафедры Пищевой биотехнологии ФГБОУ ВО КНИТУ, старший научный сотрудник лаборатории окислительно-восстановительного метаболизма КИББ КазНЦ РАН; <https://orcid.org/0000-0002-0969-7591> (420111, Российская Федерация, г. Казань, ул. Лобачевского, д. 2/31; e-mail: venerakhabirakh-manova@gmail.com).

Рахматуллина Дания Фаритовна – кандидат биологических наук, научный сотрудник лаборатории окислительно-восстановительного метаболизма КИББ КазНЦ РАН; <https://orcid.org/0000-0002-8237-2929> (420111, Российская Федерация, г. Казань, ул. Лобачевского, д. 2/31; e-mail: rdf137@mail.ru).

Галеева Екатерина Инсафовна – кандидат биологических наук, научный сотрудник лаборатории окислительно-восстановительного метаболизма КИББ КазНЦ РАН; <https://orcid.org/0000-0002-5827-6339> (420111, Российская Федерация, г. Казань, ул. Лобачевского, д. 2/31; e-mail: kgu@mail.ru).

Гурьянов Олег Петрович – кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории окислительно-восстановительного метаболизма КИББ КазНЦ РАН; <https://orcid.org/0009-0002-9946-9150> (420111, Российская Федерация, г. Казань, ул. Лобачевского, д. 2/31; e-mail: gurjanov58@gmail.com).

Валитова Юлия Наилевна – кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории окислительно-восстановительного метаболизма КИББ КазНЦ РАН; <https://orcid.org/0000-0003-3486-9989> (420111, Российская Федерация, г. Казань, ул. Лобачевского, д. 2/31; e-mail: yulavalitova@mail.ru).

Бекетт Питер Ричард – профессор, PhD, School of Life Sciences, University of KwaZulu-Natal, Private Bag X01, Scottsville 3209, South Africa; <https://orcid.org/0000-0002-0530-4244> (e-mail: rpbeckett@gmail.com)

Минибаева Фарида Вилевна – доктор биологических наук, заведующий лаборатории окислительно-восстановительного метаболизма КИББ КазНЦ РАН; <https://orcid.org/0000-0003-0827-181X> (420111, Российская Федерация, г. Казань, ул. Лобачевского, д. 2/31; e-mail: fmini-bayeva@gmail.com).

Author:

Khajrullina Ajsylu Faridovna – undergraduate student, laboratory researcher at the Laboratory of Redox Metabolism of KIBB KazSC FRC; <https://orcid.org/0009-0009-5349-604X> (2/31 Lobachev-sky str., Kazan, 420111, Russian Federation; e-mail: a16280110@gmail.com).

Khabibrakhmanova Venera Ravilevna – Candidate of Chemical Sciences, Associate Professor of the Department of Food Biotechnology at KNIU, Senior Researcher at the Laboratory of Redox Metabolism of KIBB KazSC FRC; <https://orcid.org/0000-0002-0969-7591> (2/31 Lobachevsky str., Kazan, 420111, Russian Federation; e-mail: venerakhabirakhmanova@gmail.com).

Rakhmatullina Daniya Faritovna – Candidate of Biological Sciences, Researcher at the Laboratory of Redox Metabolism of KIBB KazSC FRC; <https://orcid.org/0000-0002-8237-2929> (2/31 Lobachevsky str., Kazan, 420111, Russian Federation; e-mail: rdf137@mail.ru).

Galeeva Ekaterina Insafovna – Candidate of Biological Sciences, Researcher at the Laboratory of Redox Metabolism of KIBB KazSC FRC; <https://orcid.org/0000-0002-5827-6339> (2/31 Lobachev-sky str., Kazan, 420111, Russian Federation; e-mail: kgu@mail.ru).

Guryanov Oleg Petrovich – Candidate of Biological Sciences, Senior Researcher at the Laboratory of Redox Metabolism of KIBB KazSC FRC; <https://orcid.org/0009-0002-9946-9150> (2/31 Lobachevsky str., Kazan, 420111, Russian Federation; e-mail: gurjanov58@gmail.com).

Valitova Julia Nailevna – Candidate of Biological Sciences, Senior Researcher at the Laboratory of Redox Metabolism of KIBB KazSC FRC; <https://orcid.org/0000-0003-3486-9989> (2/31 Lobachevsky str., Kazan, 420111, Russian Federation; e-mail: yulavalitova@mail.ru).

Richard Peter Beckett – Professor, PhD, School of Life Sciences, University of KwaZulu-Natal, Private Bag X01, Scottsville 3209, South Africa; <https://orcid.org/0000-0002-0530-4244> (e-mail: rpbeckett@gmail.com)

Minibayeva Farida Vilevna – Dr. Sci. (Plant Physiology and Biochemistry), Head of the Laboratory of Redox Metabolism of KIBB KazSC FRC; <https://orcid.org/0000-0003-0827-181X> (2/31 Lobachevsky str., Kazan, 420111, Russian Federation; e-mail: fminibayeva@gmail.com).

Для цитирования:

Хайруллина, А. Ф. Изменение фотосинтетической активности и содержания хлорофиллов и каротиноидов в лишайниках *Peltigera canina* и *Peltigera aphthosa* при действии повышенной температуры / А. Ф. Хайруллина, В. Р. Хабибрахманова, Д. Ф. Рахматуллина, Е. И. Галеева, О. П. Гурьянов, Р. П. Бекетт, Ф. В. Минибаева, Ю. Н. Валитова // Известия Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук. Серия «Экспериментальная биология и экология». – 2024. – № 7 (73). – С. .

For citation:

Дата поступления статьи:

Прошла рецензирование:

Принято решение о публикации:

Received:

Reviewed:

Accepted:

Юбилей

Аркадий Леонидович Максимов



Фотографий много, все будем размещать?

В августе 2024 года свой 75-летний юбилей отпраздновал Аркадий Леонидович Максимов – известный российский ученый в области экологии и адаптации человека к экстремальным природно-климатическим условиям, участник легендарных антарктических зимовок на станции «Восток», высокогорных, полярных и морских экспедиций, доктор медицинских наук, профессор, заслуженный деятель науки, член-корреспондент Российской академии наук.

Аркадий Леонидович родился в 1949 г. в г. Усть-Каменогорске Казахской ССР, окончил школу в г. Чкаловске Таджикской ССР. После окончания в 1974 г. Киргизского государственного медицинского института в г. Фрунзе (Бишкек) работал в Институте физиологии и экспериментальной патологии высокогорья Академии наук Киргизской ССР. Аркадий Леонидович в период 1975-1979 гг. участвовал и руководил экспедиционными исследованиями по изучению межсистемных механизмов, лимитирующих физическую и психическую деятельность человека в экстремальных условиях среды в высокогорье Тянь-Шаня, Памира, Кавказа, в пустынях Средней Азии, в районах строительства БАМ. В результате этих исследований была разработана номограмма для прогнозирования физической работоспособности человека на различных высотах зависимости от сроков адаптации и опубликован ряд статей и 2 коллективные монографии: «Опыт изучения физической и умственной работоспособности в горах» и «Прогностические аспекты трудовой деятельности в условиях высокогорья».

Кроме жарких пустынь и высокогорий Аркадию Леонидовичу довелось работать в составе 25 и 27 Советских Антарктических экспедиций (1979- 1980; 1982-1983 гг), где на высокогорной станции «Восток» им были проведены уникальные исследования по физиологии адаптационных пе-

Anniversaries

рестроек у полярников, попавших в суперэкстремальные условия жизнедеятельности после уничтожения в результате пожара энергетических установок станции. Опыт по выживанию человека в экстремальных условиях и прогностической оценки его потенциальных психофизиологических резервов был применен при предполетной подготовке и послеполетной реабилитации ряда космонавтов во время их пребывания в среднегорье в Киргизстане в период работы там А.Л. Максимова.

Свой научный путь в Магаданской области А. Л. Максимов начал в качестве врача-исследователя в лыжной экспедиции «Берингов мост», возглавляемой известным полярным путешественником Д. Шпаро. В процессе этого зимнего перехода длиной около 2000 км по Чукотке и Аляске А.Л. Максимов проводил сравнительные исследования по изменению физической работоспособности и функциональным перестройкам у российских и американских участников этой полярной экспедиции. В 1989 году он по согласованию руководства академий был переведен в Институт биологических проблем Севера ДВО АН СССР (Магадан). Там А.Л. Максимовым была создана лаборатория физиологии экстремальных состояний и развернуты сравнительные комплексные исследования по изучению адаптивных особенностей у аборигенов, мигрантов и укорененного населения Северо-Востока России из числа европеоидов уроженцев различных поколений Магаданской области и Чукотки. Помимо этого были проведены серии фундаментальных и прикладных исследований в интересах обороны страны по отбору и прогнозированию функциональных возможностей военнослужащих по оценке и прогнозированию устойчивости их организма к сочетанному действию ряда экстремальных факторов, включая гипоксию, гиперкапнию, низкие и высокие температурные при специальной деятельности в ограниченных гермообъемах.

В начале 90-х годов Аркадий Леонидович активно участвовал в создании первого в структуре АН СССР Российско-Американского Международного научно-исследовательского центра (ныне НИЦ «Арктика» ДВО РАН), соучредителями которого выступили ДВО АН СССР и Университет Аляски, который он в дальнейшем возглавлял с 1995 по 2016 годы. В 1994 А.Л. Максимов защитил диссертацию на степень доктора медицинских наук по 2 специальностям: «нормальная физиология» и «безопасность в чрезвычайных ситуациях», а в 1999 году ему было присвоено учёное звание профессора.

В 2002 г. А. Л. Максимов организовал и обеспечил научные медико-физиологические исследования группы альпинистов, среди которых были инвалиды-спинальники с парализованными нижними конечностями, совершивших уникальное восхождение на высочайшую вершину Северной Америки – пик Мак-Кинли (Аляска, США, 6190 м).

Проводимые А.Л. Максимовым ранее и в настоящее время исследования в условиях Крайнего Севера и Арктики связаны с изучением морфофункциональных адаптационных изменений организма и управления здоровьем человека в зависимости от его возраста, сроков пребывания и исходного уровня неспецифической резистентности. Установлено, что у северян, включая молодых уроженцев этих экстремальных регионов, функциональные перестройки носят транзиторный незавершенный характер, и в более старшем возрасте, является одним из условий формирования дезадаптационных расстройств и хронических нарушений здоровья. Полученные данные дают возможность прогнозирования изменений функциональных резервов и уровня здоровья у жителей экстремальных регионов страны, относительно лиц, проживающих в более комфортных природно-климатических условиях.

В 2011 году Аркадий Леонидович был избран член-корреспондентом РАН. Им разработана новая концепция конвергентной адаптации, способствующая с физиологических позиций формированию на Северо-Востоке России популяции укорененных уроженцев-европеоидов их числа лиц, родившихся в этом регионе, что является одним из важных медико-биологическим аспектов обоснования и закрепления на Крайнем Севере и в приарктических регионах страны постоянного населения. А.Л. Максимовым было установлено, что хроническое воздействие низких температур и гипоксии на жителей Севера, определяющее изменение функциональных возможностей организма, реализуется по единому принципу «порочного круга», генезис которого во многом обусловлен формированием недостатка кислорода в тканях и органах на самых различных системных уровнях. При его непосредственном руководстве и личном участии организован ряд экспедиционных исследований по сравнительной оценке состояния здоровья молодых уроженцев Магаданской области и Чукотки из числа уроженцев-европеоидов и аборигенов. Проведенные исследования показали, что функциональные резервы и адаптационный потенциал укорененных молодых уроженцев-европеоидов вполне сопоставимы и даже по ряду физиологических показателей превосходят характеристики их сверстников из числа аборигенных жителей.

За последние годы А.Л. Максимовым была разработана и апробирована на базе кафедры нормальной физиологии ВМА им. С.М. Кирова и Военного института физкультуры МО РФ технология физиологической типизации и отбора военнослужащих для деятельности в экстремальных при-

родно-климатических условиях высокогорья и арктических регионов, направленная на сохранение у контингента высокой работоспособности и функциональных резервов. Разработанная на основе пробы с ререспирацией при сочетании локальном охлаждении тела технология может быть также эффективной для подготовки спортсменов и прогнозирования успешности достижения ими высоких результатов. В настоящее время в этом направлении под его руководством, в Институте физиологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН, развернуты комплексные исследования, имеющие не только фундаментальную, но и прикладную значимость для понимания тонких функциональных механизмов, обеспечивающих устойчивость организма к экстремальным факторам и отбора специальных контингентов для действий в особых природно-климатических условиях окружающей среды, а также подготовки спортсменов высшей квалификации.

Полученные результаты с учетом исследований, проводимых в других регионах РФ и ряде зарубежных стран, были доложены на многочисленных общероссийских и международных форумах и опубликованы более чем в 600 научных сообщениях и профильных научных журналах, в том числе 6 специализированных монографиях. В настоящее время А.Л. Максимов входит в состав редакций и редакционных советов 5 ведущих эколого-физиологических журналов, является членом диссертационного совета по защите докторских диссертаций, Научного совета Российской академии наук по изучению Арктики и Антарктики и экспертом РАН.

Под руководством А.Л. Максимова подготовлены 7 кандидатов наук и 1 доктор наук, запатентованы 6 изобретений, ведется руководство молодыми учеными. Значительное внимание А.Л. Максимов уделяет научно-популярной деятельности, опубликовав книгу: «Восток на самом дальнем юге. Хроника одной зимовки», выступая в федеральной газете «Аргументы недели», на медиаплатформах «Россия сегодня», «НаукаPRO» и региональном телевидении.

Заслуги Аркадия Леонидовича отмечены высокими государственными наградами: орденом Трудового Красного Знамени (1983), орденом Почёта (2000), званием «Заслуженный деятель науки РФ» (2007) г., рядом ведомственных наград, включая медаль 300 лет РАН (2024).

*Коллектив Института физиологии
от всей души поздравляет юбиляра с днем рождения
и желает активного творческого долголетия на пути
к покорению вершин науки!*

Юрий Григорьевич Солонин



Хоть и солиден жизни стаж,
в расцвете – он, а не на склоне.
Наш юбиляр – Ю. Г. Солонин.

21 июня 2024 года Юрий Григорьевич Солонин, доктор медицинских наук, профессор, академик Международной академии наук экологии и безопасности жизнедеятельности, главный научный сотрудник Отдела экологической и медицинской физиологии Института физиологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН, отмечает свой 85-летний юбилей.

Сразу после окончания учебы на санитарно-гигиеническом факультете и аспирантуры на кафедре гигиены в Свердловском медицинском институте в 1966 году Юрий Григорьевич блестяще защитил кандидатскую диссертацию. Он начал свой путь в науке сначала ассистентом на кафедре, затем в течение 16 лет руководил лабораторией физиологии труда в Свердловском научно-исследовательском институте гигиены труда и профзаболеваний. Совместно с сотрудниками лаборатории он изучил труд более 50 профессий на крупнейших машиностроительных и металлургических предприятиях страны (Уралмашзавод, Волжский автомобильный завод, Нижне-Тагильский металлургический комбинат, Братский алюминиевый завод и др.). В 1984 году Ю.Г. Солонин защитил докторскую диссертацию в Киевском научно-исследовательском институте гигиены труда и профзаболеваний.

Ю.Г. Солонин – специалист в области физиологии, гигиены и экологии человека. Он внес существенный вклад в развитие физиологии труда, разработал физиолого-гигиенические основы нормирования трудовых нагрузок и подготовил методические рекомендации Минздрава СССР (1980) «Физиологические нормы напряжения организма при физическом труде», которые действуют до сих пор и внедрены в производство, научную деятельность, учебный

процесс медицинских вузов РФ, практическую работу органов Роспотребнадзора.

В 1985 году судьба свела его с Севером, Ю.Г. Солонин приехал в г. Сыктывкар, где возглавлял лабораторию социальной физиологии и здоровья вначале в Институте биологии, затем в Институте физиологии Коми НЦ УрО РАН. В Республике Коми предметом его физиологических и экологических исследований стали люди, живущие и работающие в суровых природных условиях: вахтовые работники Вуктыльских газопромислов, болгарские лесорубы, операторы Сыктывкарского лесопромышленного комплекса, оленеводы, военнослужащие, жители разных по широте регионов республики. Впервые были выявлены у жителей Европейского Севера физиологические особенности организма (замедленные психомоторные реакции, ускоренные темпы возрастной инволюции, сниженный уровень физического здоровья и др.) и негативное влияние факторов географической широты на организм человека по мере продвижения на Север. Им показано, что продвижение на Севера даже на 5° с.ш. уже оказывает существенное влияние на функциональное состояние организма человека.

Ю.Г.Солониным доказано также влияние социальных факторов (уровень доходов и медицинского обслуживания) на физиологический статус и физическое здоровье северян. Установлено негативное действие неблагоприятной экологической обстановки на организм подростков в ряде населенных пунктов Республики Коми.

В 2009–2011 годах в работы Юрия Григорьевича пришел космос: выполнено успешное медико-физиологическое исследование северной группы участников международного проекта «Марс-500». У практически здоровых испытуемых-северян в отдельные месяцы длительного мониторинга выявлены донозологические состояния организма, что открыло большие перспективы для внедрения аналогичных исследований в практику здравоохранения. Он продолжает с удовольствием и увлечением читать лекции на космическую тематику перед школьниками и разными группами населения

Ю.Г. Солониным опубликовано более 420 работ, в т. ч. 6 монографий, более 150 статей в рецензируемых журналах, ряд учебно-методических пособий. Он неоднократно выступал на международных и всероссийских научных конференциях, школах для ученых. С 1997 по 2003 годы Ю.Г. Солонин получал стипендию РАН для выдающихся ученых России. За активную пропаганду научных знаний среди населения он отмечен благодарственными грамотами общества «Знание» России (1997, 2002). Юрий Григорьевич активно участвует в подготовке научных и медицинских кадров для Республики Коми: им подготовлено 6 кандидатов наук, он ведет курс гигиены в медицинском институте Сыктывкарского государственного университета (СГУ) им. Питирима Сорокина.

Ю.Г. Солонин сочетает научную, учебную и просветительскую деятельность с общественной работой. Он –

председатель Сыктывкарского отделения Всероссийского физиологического общества им. И.П. Павлова и член Центрального совета этого общества, член правления Сыктывкарского отделения Геронтологического общества при РАН, член диссертационного совета по физиологии, ученого совета и председатель комитета по биоэтике при Институте физиологии Коми НЦ УрО РАН, член ученого совета медицинского института СГУ им. Питирима Сорокина, член Общественного совета при Министерстве труда, занятости и социальной защиты Республики Коми, лектор Российскойского общества «Знание».

Трудовые и научные достижения Юрия Григорьевича отмечены наградами, среди них медаль «За освоение целинных земель» (1958), знак «Отличник здравоохранения» (1979), Почетная грамота Министерства труда и социального развития РФ (2001), Почетная грамота РАН (2008) и УрО РАН (2009). Он также награжден Почетной грамотой Республики Коми (1997) и грамотами ряда министерств республики. В 2003 году ему присвоено почетное звание

«Заслуженный работник Республики Коми». В 2016 году за большой вклад в развитие науки, образования, подготовку квалифицированных специалистов и многолетнюю плодотворную деятельность Ю.Г. Солонин награжден медалью ордена «За заслуги перед Отечеством» II степени. В 2023 году за активную просветительскую деятельность Юрий Григорьевич удостоен Почетного знака Министерства образования и науки Российской Федерации «Почетный наставник».

Несмотря на возраст, Юрий Григорьевич остается в прекрасной научной и физической форме. В 2017 году приказом Министерства спорта РФ он был награжден золотым знаком отличия Всероссийского физкультурно-спортивного комплекса «Готов к труду и обороне» (ГТО).

*Коллектив ФИЦ Коми НЦ УрО РАН
от всей души желает Юрию Григорьевичу крепкого
здоровья, творческих успехов и активного долголетия!*