

ФИЗИОЛОГИЯ И БИОХИМИЯ РАСТЕНИЙ

Научная статья

УДК 582.291

doi: 10.17223/19988591/66/9

Активность супероксиддисмутазы и каталазы в лишайниках с разным составом фотобионтов

Вера Ивановна Андросова¹, Елена Николаевна Теребова²,
Анастасия Дмитриевна Быкова³

^{1, 2, 3} Петрозаводский государственный университет, Петрозаводск, Россия

¹vera.androsova28@gmail.com

²eterebova@gmail.com

³starostabiologov31@gmail.com

Аннотация. В работе представлены результаты исследования содержания белка и активности ферментов – каталазы и супероксиддисмутазы в талломах листоватых лишайников *Peltigera praetextata* и *Hypogymnia physodes*. Фотобионтом вида *P. praetextata* являются цианобактерии рода *Nostoc*, вид *Hypogymnia physodes* содержит зеленые водоросли рода *Trebouxia*. В ходе исследования анализировались талломы разной стадии онтогенеза из лесных сообществ средней и северной тайги. Для талломов цианолишайника *P. praetextata* было выявлено более низкое (в 2 раза) содержание белка и более высокая (в 4–5 раз) активность супероксиддисмутазы и каталазы в сравнении с хлоробионтным лишайником *H. physodes*. Различий в активности супероксиддисмутазы талломов разных онтогенетических стадий у исследованных видов не выявлено. У обоих видов лишайников максимальные значения активности каталазы установлены для виргинильных талломов, а минимальные – для сенильных талломов. Содержание белка и активность каталазы у обоих исследованных видов было выше в талломах из северотажных сообществ.

Ключевые слова: каталаза, супероксиддисмутаза, цианолишайник, хлоробионтный лишайник, *Peltigera praetextata*, *Hypogymnia physodes*

Благодарность: авторы выражают благодарность старшему научному сотруднику лаборатории аналитической КарНЦ РАН (г. Петрозаводск) К.М. Никеровой за ценные консультации по особенностям используемых в исследовании методик, а также М.А. Чигиру – магистру Института биологии, экологии и агротехнологий ПетрГУ за помощь в пробоподготовке.

Для цитирования: Андросова В.И., Теребова Е.Н., Быкова А.Д. Активность супероксиддисмутазы и каталазы в лишайниках с разным составом фотобионтов // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2024. № 66. С. 173–192. doi: 10.17223/19988591/66/9

Activity of superoxide dismutase and catalase in lichens with different composition of photobionts

Vera I. Androsova¹, Elena N. Terebova², Anastasia D. Bykova³

^{1,2,3} Petrozavodsk State University, Petrozavodsk, Russian Federation

¹ vera.androsova28@gmail.com,

² eterebova@gmail.com,

³ starostabiologov31@gmail.com

Summary. Data on the activity of catalase and superoxide dismutase in the thalli of the cyanolichen *Peltigera praetextata* and the green algal lichen *Hypogymnia physodes* (See Fig. 1) at different ontogenetic conditions are not available in the literature. At the same time, the study of antioxidant system of lichen thalli with different photobionts during ontogenesis is relevant and can contribute to understanding the mechanisms of adaptation of symbionts to changing environmental conditions, and also serve as indicators of the functional state of the organism. The aim of the study was to investigate the activity of catalase and superoxide dismutase enzymes in lichen thalli *P. praetextata* and *H. physodes* at different stages of ontogenesis.

P. praetextata and *H. physodes* thalli samples were collected from aspen and pine trunks under similar ecological conditions of mixed aspen-spruce communities in the middle taiga (62°15'15.9" N, 33°58'746.1" E, 61°50'17" N, 34°23'13" E, the Republic of Karelia) and northern taiga (64°34'13.9" N, 43°15'48" E, Arkhangelsk Oblast, 64°33'19" N, 30°20'46" E, the Republic of Karelia). Based on morphological features, thalli samples were divided into groups of different age. *P. praetextata* thalli were divided into 3 groups: virginal (pregenerative, young thalli without reproduction structures), generative (thalli with apothecia and phyllidia – structures of vegetative reproduction), and senile thalli (thalli with signs of degradation over a larger area). *H. physodes* thalli were divided into 2 groups: virginal and senile thalli; generative thalli with apothecia are extremely rare in the study areas. Catalase activity measured based on enzymatic degradation of hydrogen peroxide, superoxide dismutase activity was determined spectrophotometrically by inhibition of photoreduction of nitroblue tetrazolium, protein content was determined by the method Bradford. Statistical analysis of the data was carried out using one-way analysis of variance.

The protein content (mg/g dry mass) in *P. praetextata* thalli within the studied sample averaged 1.12 ± 0.09 , in *H. physodes* thalli – 2.45 ± 0.32 . The activity of superoxide dismutase (units/mg of protein) in thalli of *P. praetextata* reached an average of 0.34 ± 0.12 , in thalli of *H. physodes* – 0.09 ± 0.01 . The values of catalase activity ($\mu\text{mol H}_2\text{O}_2/\mu\text{g protein}$) in *P. praetextata* thalli averaged 2.06 ± 0.48 , *H. physodes* – 0.49 ± 0.07 .

For the thalli of the cyanolichen *P. praetextata*, a lower (2 times) protein content (See Fig. 2) and a higher (4-5 times) activity of superoxide dismutase (See Fig. 3) and catalase (See Fig. 4) were found in compared with the chlorobiont lichen *H. physodes*. The species *P. praetextata* belongs to the group of cyanolichens, and its photobiont is cyanobacteria of the genus *Nostoc* located in the algal layer of the thallus.

In both lichen species, the maximum values of catalase activity were established for virginal thalli, and the minimum values for senile thalli. Perhaps this is due to the high intensity of "growth respiration" of young lichen thalli, which leads to the formation of reactive oxygen species. Differences in the activity of superoxide dismutase in thalli of different ontogenetic stages in the studied species were not shown.

In the thalli of *P. praetextata* and *H. physodes*, the activity of catalase in thalli from the northern taiga communities is higher than in the thalli of the middle taiga, while the activity of superoxide dismutase, on the contrary, was on average higher in the lichen thalli of the middle taiga. This might be due to variability in the intensity of photosynthesis and respiration along the latitudinal gradient. In lichens, catalase activity can be a marker of mycobiont respiration, and superoxide dismutase activity is a marker of photobiont photosynthesis.

The question of contribution of the fungal or algal components of the lichen thallus to the activity of antioxidant enzymes remains open.

The article contains 4 Figures, 51 References.

Keywords: catalase, superoxide dismutase, cyanolichen, chlorobiont lichen, *Peltigera praetextata*, *Hypogymnia physodes*

Acknowledgments: The authors are grateful to K.M. Nikerova, Senior Researcher, Analytical Laboratory, KarRC RAS (Petrozavodsk) for valuable consultations on the specifics of the methods used in the study, as well as to the master of the Institute of Biology, Ecology and Agrotechnologies of PetrSU M.A. Chigir for help in sample preparation.

For citation: Андросова В.И., Теребова Е.Н., Быкова А.Д. Активность супероксиддисмутазы и каталазы в лишайниках с разной составом фотобионтов. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2024;66:173-192. doi: 10.17223/19988591/66/9

Введение

Лишайники представляют собой уникальные симбиотические организмы, которые способны осваивать различные местообитания, включая экстремальные, за счет разноуровневых адаптаций (клеточные, организменные, популяционные), связанных во многом со структурно-физиологическими и биохимическими особенностями фото- и микобионтов [1–3]. Ферменты как биологические активаторы химических реакций, меняя свою активность, принимают участие в регуляции метаболических процессов, обеспечивая тем самым соответствие обмена веществ организмов меняющимся условиям среды. Ферменты каталаза (КАТ, КФ 1.11.1.6) и супероксиддисмутаза (СОД, КФ 1.15.1.1) относятся к антиоксидантной системе (АОС), которая, являясь сложной и многоуровневой, защищает клетки организмов от негативного действия активных форм кислорода (АФК), вызывающих окислительный стресс. Супероксиддисмутаза и каталаза – важнейшие ферменты антирадикальной защиты, которые обнаружены у всех аэробов, и, согласно эволюционным исследованиям, появились у организмов раньше других ферментов антиоксидантной системы [4].

Супероксиддисмутаза катализирует превращение супероксиданионрадикала ($O_2^{\bullet-}$), имеющего очень высокую окислительную способность, в перекись водорода (H_2O_2) и молекулярный кислород (O_2). Эта универсальная реакция дисмутации считается первым рубежом защиты от окислительного стресса у эукариотических клеток. Активность супероксиддисмутазы регулирует баланс между супероксид-радикалом и перекисью водорода, которые играют роль вторичных мессенджеров во многих процессах. Каталазы

разлагают перекись водорода с образованием воды и молекулярного кислорода. O_2^{*-} и H_2O_2 являются продуктами аэробного метаболизма клетки, образующимися в результате ряда ферментативных и неферментативных реакций [4–6].

Внимание к изучению антиоксидантной системы лишайников возросло в последнее десятилетие. Среди современных биологических исследований изучается общая антиоксидантная активность разных видов лишайников [7–10], активность их неферментативных компонентов АОС [11–12], активность АОС ферментов в природных условиях [13–14] и под влиянием стрессовых факторов [15–18], ведется поиск природных антиоксидантов лишайников для фармацевтических целей [19].

Виды лишайников *Peltigera praetextata* (Flörke ex Sommerf.) Zopf (пельтигера окаймленная) (рис. 1, А) и *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl. (гипогимния вздутая) (рис. 1, В) являются популярными модельными объектами исследований различных направлений, используются как объекты мониторинга [20–23]. Эти широкораспространенные в бореальных лесах листоватые лишайники различаются составом фотобионтов. Вид *Peltigera praetextata* относится к группе цианолишайников, и его фотобионтом являются цианобактерии рода *Nostoc* [24], расположенные в альгальном слое таллома. Вид *Hypogymnia physodes* является хлоробионтным лишайником, фотобионт которого представлен зелеными водорослями рода *Trebouxia* [25].

В современных исследованиях особое внимание уделяется изучению хода онтогенеза организмов с акцентом на происходящие в течение этого процесса изменения структурно-физиологических характеристик [26–27]. Виргинильные, генеративные и сенильные особи на разной стадии онтогенеза по-разному развивают реакции адаптации к меняющимся условиям среды. Так, известно, что на начальных этапах жизненного цикла могут осуществляться многочисленные приспособительные реакции (в том числе и изменение экспрессии генов ферментов, изменение интенсивности физиологических процессов, включение шунтовых механизмов обмена: снижение интенсивности цикла Кребса при увеличении интенсивности гликолиза [28], разобщение окисления и фосфорилирования в митохондриях [29], возрастание доли шикиматного пути синтеза вторичных метаболитов [30]). Общая устойчивость молодых особей может быть ниже, по сравнению со зрелыми, и с прохождением фаз онтогенеза может повышаться [30].

Биология и физиология лишайников в ходе их онтогенеза изучены слабо. Данные об активности ферментов каталазы и супероксиддисмутазы в талломах лишайников *Peltigera praetextata* и *Hypogymnia physodes* разных онтогенетических состояний в литературе отсутствуют. Вместе с тем изучение особенностей антиоксидантной системы талломов лишайников с разными фотобионтами в течение онтогенеза актуально и может внести вклад в понимание механизмов адаптации симбионтов к меняющимся условиям среды, а также послужить индикаторами функционального состояния организма.

Целью исследования являлось изучение активности ферментов каталазы и супероксиддисмутазы в талломах лишайников *Peltigera praetextata* и *Hypogymnia physodes* разной стадии онтогенеза.



Рис. 1. *Peltigera praetextata* (А) и *Hypogymnia physodes* (Б) (фото В.И. Андросова)
[Fig. 1. *Peltigera praetextata* (A) and *Hypogymnia physodes* (B) (photo VI Androsova)]

Материалы и методы

Образцы талломов *P. praetextata* и *H. physodes* собраны со стволов осин (*Populus tremula* L.) и сосен (*Pinus sylvestris* L.) в схожих экологических условиях смешанных осиново-еловых сообществ средней тайги на территории государственного природного заповедников «Кивач» (62°15'15,9" N, 33°58'746" E, Республика Карелия, среднетаёжная подзона), «Пинежский» (64°34'14" N, 43°15'48" E, Архангельская обл., северная тайга), «Костомукшский» (64°33'19" N, 30°20'46" E, Республика Карелия, северотаёжная подзона) и на территории Ботанического сада ПетрГУ (61°50'17" N, 34°23'13" E, Республика Карелия, среднетаёжная подзона). Образцы лишайников собирались в сухую погоду и хранились в сухом, темном месте минимально возможный срок при температуре 15°C. Среднее содержание воды в талломах не превышало 10%.

Основываясь на морфологических признаках, образцы талломов были разделены на группы разного возрастного состояния. Талломы *P. praetextata* были разделены на 3 группы: виргинильные (прегенеративные, молодые талломы без структур размножения), генеративные (талломы с плодовыми телами и филлидиями – структуры вегетативного размножения) и сенильные (талломы, имеющие признаки деградации на большей площади) [31]. Среды талломов *H. physodes* выделены 2 группы: виргинильные и сенильные, генеративные талломы со сформированными плодовыми телами у этого вида встречаются крайне редко в районах исследования.

Методы определения активности ферментов антиоксидантной системы. Биохимические исследования проводились на базе лаборатории кафедры ботаники и физиологии растений ПетрГУ и лаборатории научно-исследовательского центра аквакультуры Института биологии, экологии и агротехнологий ПетрГУ. Талломы лишайников гомогенизировали («TissueLyser LT», «QIAGEN», Германия) в среде следующего состава: 67 мМ К, Na-фосфатный буфер (pH = 7,8), 0,5 мМ ЭДТА; соотношение ткань: буфер – 1:10. После 20-минутной экстракции при 4°C гомогенат дважды центрифугировали при 10 000 g в течение 20 мин («Centrifuge 5804 R», «Eppendorf», Швейцария) [32].

Об активности супероксиддисмутазы судили по ингибированию фотовосстановления нитросинего тетразолия. Инкубационная среда для определения активности супероксиддисмутазы содержала 67 мМ К, Na-фосфатный буфер (pH 7,8), 172 мкМ нитросинего тетразолия, 210 мкМ метионин, 24 мкМ рибофлавин, 0,1% тритон X-100. Количество супернатанта 100 мкл. Для определения активности супероксиддисмутазы измеряли уменьшение оптической плотности при 560 нм после 30 мин инкубации под светом флуоресцентных ламп. Активность супероксиддисмутазы выражали в усл. ед. на 1 мг белка за 30 мин (усл. ед./мг белка) [33–34].

Об активности каталазы судили по ферментативному разложению перекиси водорода. Инкубационная среда содержала 67 мМ К, Na-фосфатный буфер (pH 7,8) и 10,3 мМ перекись водорода, количество супернатанта 50–200 мкл в зависимости от активности фермента. Линейная зависимость активности каталазы от времени реакции наблюдалась в течение 30 мин, для реакции было выбрано время инкубации – 20 мин. Для определения активности каталазы измеряли уменьшение оптической плотности при 240 нм, содержание перекиси водорода рассчитывали по предварительно построенному градуировочному графику в диапазоне 1,5–20,6 мМ перекиси водорода. Активность каталазы выражали в мкмоль восстановленной перекиси водорода на 1 мг белка за 20 мин (мкмоль H₂O₂/мг белка) [32, 35].

Содержание белка определяли по методу Бредфорда [36] и выражали в мг белка на г сух. массы (мг белка/г сух. массы). Содержание белка определяли в супернатанте (параллельно определению активности каталазы и супероксиддисмутазы), который получали, как описано выше, на основе pH фосфатного буфера 7,8.

Все анализы были выполнены в трехкратной повторности. Объем полученной выборки для каждого показателя одной стадии онтогенеза каждого вида составил 27 образцов (n = 27). Статистический анализ данных проведен с использованием однофакторного дисперсионного (ОДА) [37] в среде Microsoft Office Excel 2010. Данные на рисунках и в таблицах приведены в виде средних арифметических с ошибками средних.

Результаты исследования

В ходе работы были получены значения содержания белка, активности АОС ферментов – каталазы и супероксиддисмутазы в талломах лишайников

P. praetextata и *H. physodes* и проведен сравнительный анализ значений между виргинильными, генеративными и сенильными талломами лесных сообществ средней и северной тайги.

Содержание белка. Согласно полученным данным, содержание белка (мг/г сух. массы) в талломах *P. praetextata* в пределах всей изученной выборки составило в среднем $1,12 \pm 0,09$. Содержание белка различалось в талломах разных онтогенетических стадий: наибольшее содержание белка было обнаружено в виргинильных талломах *P. praetextata* из сообществ северотаежной подзоны (ОДА, $p < 0,01$) (рис. 2, А). Кроме того, среднее значение содержания белка в талломах *P. praetextata* северотаежных сообществ ($1,34 \pm 0,06$) в 1,5 раза превышало таковое в талломах среднетаежных сообществ ($834,61 \pm 103,31$), где наибольшее содержание белка зафиксировано в сенильных образцах (ОДА, $p < 0,01$).

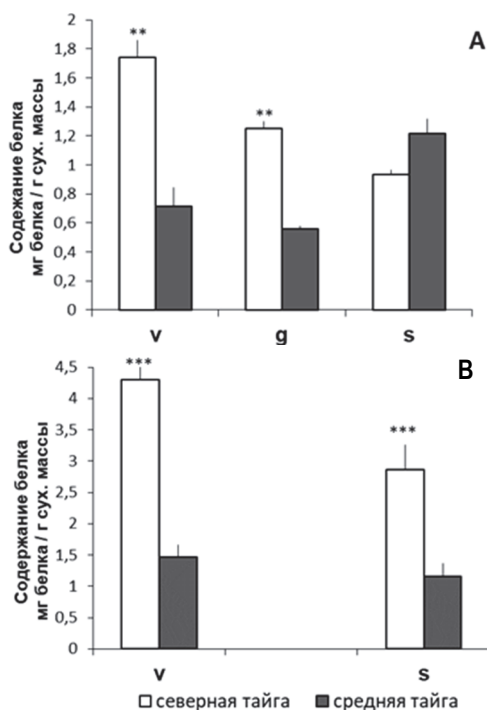


Рис. 2. Содержание белка в талломах лишайника *Peltigera praetextata* (А) и *Hypogymnia physodes* (В) разных онтогенетических состояний в лесных сообществах северной и средней тайги: v – виргинильные талломы, g – генеративные талломы, s – сенильные талломы

[Fig. 2. Protein content in lichen thalli of *Peltigera praetextata* (A) and *Hypogymnia physodes* (B) at different ontogenetic stages in forest communities of northern and middle boreal subzone.

On the X-axis - Ontogenetic stages; on the Y-axis - Protein content, mg/g dry weight

Note (hereinafter): white columns - northern boreal subzone, bold columns - middle boreal subzone, v - virginal thalli, g - generative thalli, s - senile thalli]

Содержание белка в талломах *H. physodes* в исследованной выборке составило в среднем $2,45 \pm 0,32$. Наибольшее содержание белка установлено в

виргинильных талломах ($4,29 \pm 0,55$) (ОДА, $p < 0,001$) (рис. 2, B). Количество белка в талломах *H. physodes* из северотаежных сообществ ($3579,99 \pm 257,11$) в 2–3 раза превышало его содержание в талломах средней тайги ($1,31 \pm 0,10$) (ОДА, $p < 0,001$).

Таким образом, содержание белка в талломах хлоробионтного лишайника *H. physodes* почти в 2 раза выше, по сравнению с цианобионтным лишайником *P. praetextata*. Содержание белка у обоих исследованных видов выше в талломах из северотаежных сообществ.

Активность супероксиддисмутазы. Анализ полученных данных об активности супероксиддисмутазы (усл. ед./мг белка) в талломах *P. praetextata* показал, что активность фермента в пределах всей выборки составила в среднем $0,34 \pm 0,12$. Наибольшая активность супероксиддисмутазы была отмечена для виргинильных талломов среднетаежных сообществ (ОДА, $p < 0,01$) и составляла $0,90 \pm 0,17$ (рис. 3, A). Различий в активности супероксиддисмутазы северотаежных талломов *P. praetextata* на разной стадии онтогенеза выявлено не было.

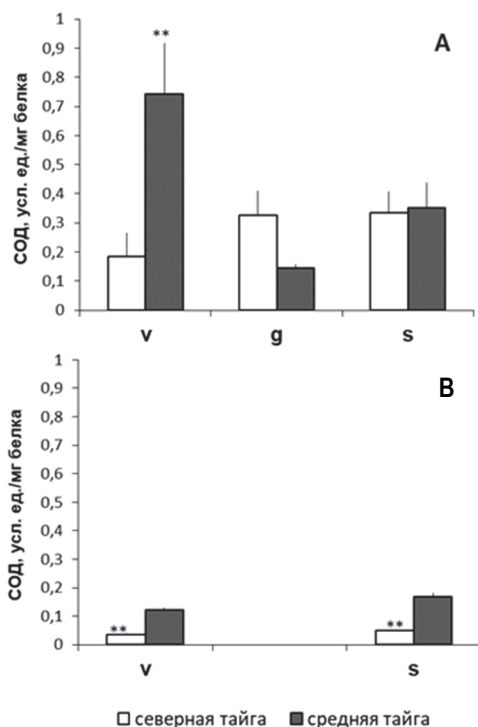


Рис. 3. Активность супероксиддисмутазы (СОД) в талломах лишайников *Peltigera praetextata* (A) и *Hypogymnia physodes* (B) разных онтогенетических стадий из лесных сообществ средней и северной тайги

[Fig. 3. Superoxide dismutase activity in lichen thalli of *Peltigera praetextata* (A) and *Hypogymnia physodes* (B) at different ontogenetic stages in forest communities of northern and middle boreal subzone. On the X-axis - Ontogenetic stages; on the Y-axis - activity of catalase, $\mu\text{mol H}_2\text{O}_2/\mu\text{g protein}$]

Значение активности супероксиддисмутазы в талломах *H. physodes* в пределах исследованной выборки составило в среднем $0,09 \pm 0,01$. Согласно полученным данным (рис. 3, В), активность супероксиддисмутазы выше в 3 раза в талломах *H. physodes* из среднетаежных сообществ ($0,14 \pm 0,03$) в сравнении с северотаежными ($0,04 \pm 0,01$) (ОДА, $p < 0,01$). Среди изученных онтогенетических стадий наибольшая активность супероксиддисмутазы была получена для сенильных талломов *H. physodes* (ОДА, $p < 0,01$).

Таким образом, для талломов лишайника *P. praetextata* была выявлена более высокая (в 4–5 раз) активность супероксиддисмутазы в сравнении с талломами *H. physodes*. Однако достоверных различий в активности супероксиддисмутазы для талломов разных онтогенетических стадий изученных видов не выявлено. Можно отметить только максимальную активность фермента для виргинильных талломов *P. praetextata* из среднетаежных лесных сообществ и более высокую активность супероксиддисмутазы у сенильных талломов *H. physodes* в изученных местообитаниях.

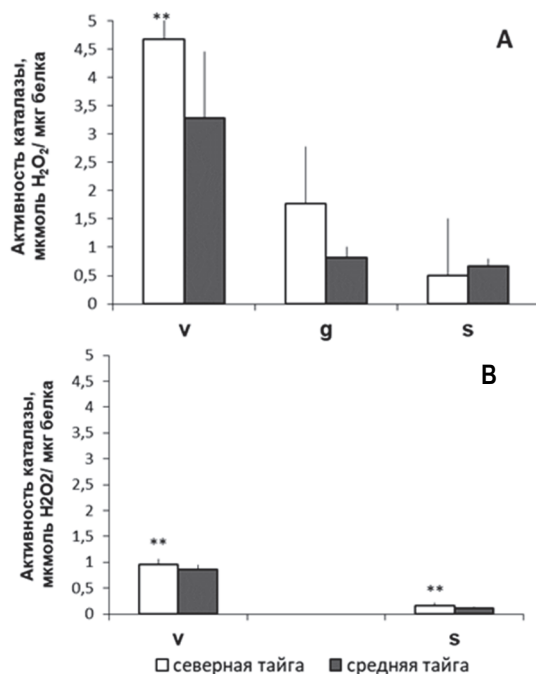


Рис. 4. Активность каталазы в талломах лишайников *Peltigera praetextata* (А) и *Hypogymnia physodes* (В) разных онтогенетических стадий из лесных сообществ средней и северной тайги

[Fig. 4. Catalase activity in lichen thalli of *Peltigera praetextata* (A) and *Hypogymnia physodes* (B) at different ontogenetic stages in forest communities of northern and middle boreal subzone.

On the X-axis - Ontogenetic stages; on the Y-axis - activity of superoxide dismutase, units/mg of protein]

Активность каталазы. Согласно полученным данным, значения активности каталазы (мкмоль H₂O₂/мкг белка) всех исследованных талломов *P. praetextata* составила в среднем $2,06 \pm 0,48$. Активность каталазы в вир-

гинильных талломах *P. praetextata* в 2–3 раза превышала активность фермента в талломах других стадий онтогенеза (ОДА, $p < 0,01$) (рис. 4, А). При этом более высокая активность каталазы зарегистрирована для талломов *P. praetextata* из северотаежных сообществ ($2,48 \pm 0,28$) по сравнению с талломами из среднетаежных ($1,53 \pm 0,12$) (ОДА, $p < 0,01$), за исключением сенильных талломов, для которых различия в зависимости от местообитания не выявлено.

В исследуемой выборке значения активности каталазы в талломах лишайника *H. physodes* составили в среднем $0,49 \pm 0,07$. Согласно полученным данным, активность каталазы виргинильных талломов *H. physodes* значительно (в 6–7 раз) выше, чем сенильных талломов (ОДА, $p < 0,01$) (рис. 4, В). В талломах *H. physodes* из сообществ северной тайги активность каталазы была незначительно выше ($0,50 \pm 0,19$), чем у среднетаежных талломов ($0,46 \pm 0,09$) (ОДА, $p < 0,05$).

Таким образом, активность каталазы в талломах *P. praetextata* выше в 4 раза по сравнению с *H. physodes*. У обоих видов лишайников максимальные значения активности фермента установлены для виргинильных талломов, а минимальные – для сенильных талломов.

Обсуждение

В ходе работы были исследованы содержание белка и активность ферментов каталазы и супероксиддисмутазы в талломах разной стадии онтогенеза цианобионтного лишайника *P. praetextata* и хлоробионтного лишайника *H. physodes* из лесных сообществ средней и северной тайги. Согласно полученным данным, в талломах *H. physodes* содержание белка в 2 раза выше, по сравнению с талломами *P. praetextata* (см. рис. 2). Кроме того, талломы изученных видов из северотаежных сообществ содержали больше белка, чем из среднетаежных сообществ. Согласно имеющимся данным, известна роль белков в механизмах адаптации лишайников к экстремальным условиям Арктики [38]. Различия в содержании белка в талломах разных онтогенетических стадий были выражены в северотаежных образцах обоих видов лишайников: виргинильные талломы характеризуются более высоким содержанием белка. В литературе данные по содержанию белка в талломах разных онтогенетических стадий имеются только для цефалодиевого хлоробионтного лишайника *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm., при исследовании которого было установлено, что содержание белка в талломах не зависит от стадии онтогенеза [39–40]. Полученные авторами значения содержания белка в талломах *L. pulmonaria* ($3,32 \pm 0,01$ мг/г сух. массы) сопоставимы со значениями этого показателя у изученного вида *H. physodes*. Оба эти вида являются хлоробионтными лишайниками, содержащими в талломах в качестве основного фотобионта зеленые водоросли. Кроме того, вид *H. physodes*, для которого отмечено более высокое содержание белка, как и вид *L. pulmonaria*, является эпифитным лишайником, обитающим на стволах деревьев, тогда как вид *P. praetextata* обитает преимущественно среди мхов на основании стволов деревьев. Белки могут участвовать в механизмах

регулирования водного обмена талломов лишайников путем связывания молекул воды и повышая водоудерживающую способность талломов [41–42]. Вероятно, это может объяснять более высокое содержание белка в талломах вида *H. physodes*, который обитает в условиях недостаточного увлажнения по сравнению с *P. praetextata*. Таким образом, содержание белка является видоспецифичным показателем, зависящим от особенностей метаболизма и экологических условий местообитания.

Известно, что АФК у грибов регулируют все жизненно важные процессы: смену фаз развития, межклеточные взаимодействия, защиту от межвидовой конкуренции [6]. В различных исследованиях показано, что наличие различных источников АФК и систем их детоксикации позволяет грибам поддерживать концентрацию этих соединений, необходимую для выполнения ими сигнальных функций. Лихенизированные грибы подвергаются действию не только «собственных», но и образованных водорослевым компонентом АФК [6]. Основными источниками АФК у лишайников являются электрон-транспортные цепи дыхания микобионта и фотобионта, а также фотосинтеза фотобионта. Сравнение полученных значений активности АОС ферментов в талломах лишайников со значениями, известными для высших растений, выявило различия. Так, значения активности супероксиддисмутазы, приводимые исследователями для березы повислой (*Betula pendula* Roth var. *pendula*) и карельской березы (*B. pendula* var. *carelica* (Mercklin), в 3–4 раза выше [33], а каталазы – в 3–4 раза ниже [32] полученных в данном исследовании значений для талломов лишайников.

В исследовании установлено, что активность супероксиддисмутазы и каталазы в талломах вида *P. praetextata* в 4–5 раз выше, чем у *H. physodes*. Виды *P. praetextata* и *H. physodes* – гетеромерные листоватые лишайники, различающиеся составом фотобионтов и, следовательно, имеющие метаболические особенности. Фотобионтом вида *H. physodes* являются зеленые водоросли рода *Trebouxia*. Вид *P. praetextata* относится к группе цианолишайников, и его фотобионт – цианобактерии рода *Nostoc*. Согласно имеющимся в литературе данным, лишайники подотряда Peltigerineae, к которому принадлежит *P. praetextata*, отличаются высокой редокс-активностью и в целом высокими индексами метаболической активности [43]. Возможно, в связи с этим в талломах *P. praetextata* активность АОС ферментов выше у этого цианолишайника. Активное образование O_2^{*-} в талломах пельтигеры в том числе рассматривается исследователями и как защитная реакция против патогенов [43].

Анализ активности супероксиддисмутазы в талломах исследованных лишайников не выявил ее зависимости от стадий онтогенеза (см. рис. 3). Возможно, разнонаправленный характер изменений активности этого фермента связан с особенностями метаболизма именно фотобионта лишайника, продуцирующего супероксиданион радикал в окислительно-восстановительных реакциях фотосинтеза. Это подтверждает необходимость поддержания стабильного постоянного уровня активности именно супероксиддисмутазы в симбиотическом организме на всей протяженности жизненного цикла. Так, как показывают исследования, обе формы фермента супероксиддисмутазы:

Cu, Zn СОД и Mn СОД – необходимы для прохождения нормального жизненного цикла у грибов [6] и обнаружены у лишенизированных грибов [44]. Мутанты грибов по супероксиддисмутазе характеризуются снижением продолжительности жизни, редукцией полового процесса и пониженной способностью к образованию конидий [45], наблюдалось увеличение уровня спонтанных мутаций [46], что указывает на участие этих ферментов в защите клеток от АФК и их важную роль в регуляции развития [6]. Таким образом, в течение всего жизненного цикла активность супероксиддисмутазы достаточно стабильна.

Динамика активности на разных стадиях онтогенеза талломов выявлена только для каталазы у обоих исследованных видов лишайников (см. рис. 4). У молодых талломов виргинильной стадии активность каталазы была значительно выше в сравнении с сенильными. Возможно, это связано с высокой интенсивностью метаболизма молодых талломов лишайников, приводящего к образованию перекиси водорода. Высокая интенсивность дыхания (так называемое «дыхание роста») при активном росте организмов известна для растений [47], тогда как данные об интенсивности дыхания талломов лишайников в ходе их развития отсутствуют в литературе. Изучение активности супероксиддисмутазы и каталазы с учётом онтогенетических стадий лишайника *L. pulmonaria* также выявило различия между стадиями в уровне активности только каталазы: у виргинильных талломов она была в 2,5 раза выше [39].

Чувствительность каталазы отмечается в исследованиях влияния загрязнения на активность антиоксидантных ферментов. Так, в талломах эпифитного листоватого лишайника *Pyxine coccinea* (Sw.) Nyl. именно активность каталазы резко уменьшалась с увеличением времени экспозиции воздействия загрязнителя [17] в отличие от супероксиддисмутазы, для активности которой чёткой закономерности не выявлено.

В талломах *P. praetextata* и *H. physodes* активность каталазы (см. рис. 3) в талломах из северотаежных сообществ выше, чем в талломах средней тайги, а активность супероксиддисмутазы, напротив, была в среднем выше у среднетаежных талломов лишайников. Возможно, это связано с вариабельностью интенсивности процессов фотосинтеза и дыхания по широтному градиенту. Для растений известно, что интенсивность дыхания увеличивается [48], а фотосинтез снижается [49] с продвижением в северные широты. Возможно, у лишайников активность каталазы выступает маркером процессов дыхания микобионта, а активность супероксиддисмутазы – фотосинтеза фотобионта. Кроме того, для представителей подотряда Peltigerineae отмечена каталазаподобная активность фермента тираминазы, которая также активно участвует в разложении H_2O_2 , защищая лишайники от негативного действия АФК [50].

Интересным открытым вопросом остается вклад грибного и водорослевого компонентов таллома лишайника в активность антиоксидантных ферментов. На сегодняшний день практически невозможно выделить компоненты таллома лишайника без их биохимических изменений. Однако, с од-

ной стороны, учитывая тот факт, что около 90% таллома лишайника сформировано микобионтом, возможно предположить, что большей частью оцениваемая активность ферментов отражает состояние антиоксидантной системы грибного компонента. С другой стороны, у микобионта основной процесс образования АФК – это дыхание, у фотобионта это еще и процесс фотосинтеза, который, считается, вносит наибольший вклад в продукцию АФК [51]. Поэтому сложно утверждать о большем вкладе в полученные значения активности антиоксидантных ферментов одного из компонентов лишайниковой ассоциации.

Заключение

Таким образом, впервые были получены значения активности ферментов антиоксидантного комплекса – каталазы и супероксиддисмутазы – в талломах лишайников *Hypogymnia physodes* и *Peltigera praetextata* на разных стадиях онтогенеза. Активность каталазы и супероксиддисмутазы выше в талломах цианобионтного лишайника *P. praetextata* по сравнению с хлоробионтным лишайником *H. physodes*, что, вероятно, обусловлено высокой интенсивностью окислительно-восстановительного метаболизма цианолишайника. Относительно стадий онтогенеза можно отметить зависимость активности каталазы, которая максимальна у виргинильных талломов обоих видов лишайников. В ходе исследования для активности каталазы в талломах лишайников выявлена бóльшая чувствительность к стадии онтогенеза и к условиям обитания.

Список источников

1. Gielwanowska I., Olech M. New ultrastructural and physiological features of the thallus in Antarctic lichens // *Acta Biologica Cracoviensia Series Botanica*. 2012. Vol. 54, № 1. PP. 40–52.
2. Sadowsky A., Ott S. Symbiosis as a successful strategy in continental Antarctica: performance and protection of *Trebouxia* photosystem II in relation to lichen pigmentation // *Polar Biology*. 2016. № 39. PP. 139–151. doi: 10.1007/s00300-015-1677-0
3. Sonina A.V., Androsova V.I., Tsunskayay A.A., Suroeva L.E. Comparative study of structural and ecophysiological features of lichens of different ecological groups in rocky forest communities of northernmost boreal zone (Karelia, Russia) // *Czech Polar Reports*. 2018. Vol. 8, № 2. PP. 186–197. doi: 10.5817/CPR2018-2-15
4. Никерова К.М., Галибина Н.А., Чирва О.В., Климова (Успенская) А.В. Активные формы кислорода и компоненты антиоксидантной системы – участники метаболизма растений. Взаимосвязь с фенольным и углеводным обменом // *Труды КарНЦ РАН. Серия: Экспериментальная биология*. 2021. № 3. С. 5–20. doi: 10.17076/eb1312
5. Головкин Т.К., Силина Е.В., Лашманова Е.А., Козловская А.В. Активные формы кислорода и антиоксиданты в живых системах: интегрирующий обзор // *Теоретическая и прикладная экология*. 2022. № 1. С. 17–26. doi: 10.25750/1995-4301-2022-1-017-026
6. Гесслер Н.Н., Аверьянов А.А., Белозерская Т.А. Активные формы кислорода в регуляции развития грибов // *Биохимия*. 2007. Т. 72, № 10. С. 1342–1364.
7. Kosanić M., Ranković B., Vukojević J. Antioxidant properties of some lichen species // *J Food Sci Technol*. 2011. Vol. 48, № 5. PP. 584–590. doi: 10.1007/s13197-010-0174-2

8. Dixit P., Maurya A., Mishra T., Upreti D., Pal M. Evaluation of Phytochemical Constituents and Antioxidant activity of the *Rocella montagnei* // Cryptogam Biodiversity and Assessment. 2017. Vol. 2, № 1. PP. 14–18. doi: 10.21756/cab.v2i01.8610
9. Aoussar N., Manzali R., Nattah I., Rhallabi N., Vasiljević P., Bouksaim M., Douira A., Manojlovic N., Mellouki F. Chemical composition and antioxidant activity of two lichens species (*Pseudevernia furfuracea* L. and *Evernia prunastri* L.) collected from Morocco // Journal of Materials and Environmental Sciences. 2017. № 8. PP. 1968–1976.
10. Aoussar N., Rhallabi N., Rajaa A., Manzali R., Bouksaim M., Douira A., Mellouki F. Seasonal variation of antioxidant activity and phenolic content of *Pseudevernia furfuracea*, *Evernia prunastri* and *Ramalina farinacea* from Morocco // Journal of the Saudi Society of Agricultural Sciences. 2018. № 19. doi: 10.1016/j.jssas.2018.03.004
11. Fernández-Moriano C., Gómez-Serranillos M.P., Crespo A. Antioxidant potential of lichen species and their secondary metabolites. A systematic review // Pharm Biol. 2016. Vol. 54, № 1. PP. 1–17. doi: 10.3109/13880209.2014.1003354
12. Ahmed E., Elkhateb W., Taie H., Rateb M., Fayad W. Biological capacity and chemical composition of secondary metabolites from representatives Japanese Lichens // Journal of Applied Pharmaceutical Science. 2017. № 7. PP. 98–103. doi: 10.7324/JAPS.2017.70113
13. Beckett R., Minibayeva F., Liers C. On the occurrence of peroxidase and laccase activity in lichens // The Lichenologist. 2013. Vol. 45, № 2. PP. 277–283. doi: 10.1017/S0024282912000771
14. Sundararaj J.P., Ganesan A., Purusothaman D.K., Ponnusamy P. In vitro evaluation of partially purified antioxidant enzymes from lichen *Leptogium papillosum* // Asian Journal of Pharmaceutical and Clinical Research. 2016. Vol. 9, № 7. PP. 140–144.
15. Shelyakin M., Malyshev R., Silina E., Zakhochiy I., Golovko T. UV-B induced changes in respiration and antioxidant enzyme activity in the foliose lichen *Peltigera aphthosa* (L.) Willd. // Acta Physiol Plant. 2022. Vol. 44, № 116. doi: 10.1007/s11738-022-03457-9
16. Beckett R., Minibayeva F., Solhaug K., Roach T. Photoprotection in lichens: adaptations of photobionts to high light // The Lichenologist. 2021. № 53. PP. 21–33. doi: 10.1017/S0024282920000535
17. Bajpai R., Pandey A., Deeba F., Upreti D., Nayaka S., Pandey V. Physiological effects of arsenate on transplant thalli of the lichen *Pyxine coccinea* (Sw.) Nyl. // Environmental science and pollution research international. 2014. № 19. PP. 1494–502. doi: 10.1007/s11356-011-0628-8
18. Hell A.F., Gasulla F., Gonzā Lez-Hourcade M.A., Del Campo E.M., Centeno D.C., Casano L.M. Tolerance to Cyclic Desiccation in Lichen Microalgae is Related to Habitat Preference and Involves Specific Priming of the Antioxidant System // Plant Cell Physiol. 2019. Vol. 60, № 8. PP. 1880–1891. doi: 10.1093/pcp/pcz103
19. Tripathi A.H., Negi N., Gahtori R., Kumari A., Joshi P., Tewari L.M., Joshi Y., Bajpai R., Upreti D.K., Upadhyay S.K. A review of anti-cancer and related properties of lichen-extracts and metabolites // Anti-Cancer Agents in Medicinal Chemistry. 2022. Vol. 22, № 1. PP. 115–142. doi: 10.2174/1871520621666210322094647
20. Balabanova B., Stafilov T., Šajn R., Bačeva Andonovska K. Characterisation of heavy metals in lichen species *Hypogymnia physodes* and *Evernia prunastri* due to biomonitoring of air pollution in the vicinity of copper mine // International Journal of Environmental Research. 2012. Vol. 6, № 3. PP. 779–792.
21. Babelewska A. Application of Scots pine bark and *Hypogymnia physodes* thallus tests in assessing the impact of industrial contamination in forest communities // Sylwan. 2014. Vol. 158, № 4. PP. 251–257.
22. Cansaran-Duman D., Altunkaynak E., Aslan A., Büyük İ., Aras S. Application of molecular markers to detect DNA damage caused by environmental pollutants in lichen species // Genetics and Molecular Research. 2015. № 14. PP. 4637–4650. doi: 10.4238/2015.May.4.23
23. Paoli L., Guttová A., Sorbo S., Grassi A., Lackovičová A., Basile A., Senko D., Loppi S. Vitality of the cyanolichen *Peltigera praetextata* exposed around a cement plant (SW

- Slovakia): A comparison with green algal lichens // *Biologia*. 2016. Vol. 71, № 3. PP. 272–280. doi: 10.1515/biolog-2016-0059
24. Vitikainen O. Peltigeraceae // *Nordic Lichen Flora*. 2007. № 3. PP. 113–131.
25. Westberg M., Ahti T., Thell A. Hypogymnia // *Nordic lichen flora*. 2011. № 4. PP. 56–62.
26. Oborny B. The plant body as a network of semi-autonomous agents: a review // *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* 2019. Vol. 374, № 1774. PP. 1–11. doi: 10.1098/rstb.2018.0371
27. Головкин Т.К., Гармаш Е.В. Дыхание растений: классические и современные представления // *Физиология растений*. 2022. Т. 69, № 6. С. 563–571.
28. Grabelnykh O.I. The energetic function of plant mitochondria under stress // *Soil Biology and Biochemistry*. 2005. Vol. 1, № 1. PP. 37–54.
29. Mierziak J., Kostyn K., Kulma A. Flavonoids as important molecules of plant interaction with the environment // *Molecules*. 2014. Vol. 19, № 10. PP. 16240–16265. doi: 10.3390/molecules191016240
30. Драгавцев В.А., Удовенко Г.В., Батыгин Н.Ф., Климашевский Э.Л., Климашевская Н.Ф., Шевелуха В.С., Ковалев В.М., Курапов П.Б., Гончарова Э.А., Кумаков В.А., Игошин А.П., Зеленский М.И. Физиологические основы селекции растений. Т. 2, ч. 2. СПб.: ВИР, 1995. 648 с.
31. Андросова В.И., Виролайнен П.А. Анатомо-морфологические и физиологические особенности талломов цианолишайника *Peltigera praetextata* (Florke ex Sommerf.) Zopf разных онтогенетических состояний // *Вестник Томского государственного университета. Биология*. 2022. № 58. С. 71–95. doi: 10.17223/19988591/58/4
32. Никерова К.М., Галибина Н.А., Мощенская Ю.Л., Новицкая Л.Л., Подгорная М.Н., Софронова И.Н. Каталазная активность в листовом аппарате у сеянцев березы повислой разных форм (*Betula pendula* Roth): var. *pendula* и var. *carelica* (Mercklin) // *Труды КарНЦ РАН. Серия: Экспериментальная биология*. 2016. № 11. С. 68–77. doi: 10.17076/eb460.
33. Никерова К.М., Галибина Н.А., Мощенская Ю.Л., Бородин М.Н., Софронова И.Н. Определение активности супероксиддисмутазы и полифенолоксидазы в древесине *Betula pendula* var. *carelica* (Betulaceae) при разной степени нарушения ксилогенеза // *Растительные ресурсы*. 2019. Т. 55, № 2. С. 213–230. doi: 10.1134/S0033994619020134
34. Giannopolitis C.N., Ries S.K. Superoxide dismutases: I. Occurrence in higher plants // *Plant Physiol.* 1977. Vol. 59, № 2. PP. 309–314. doi: 10.1104/pp.59.2.309
35. Beers R.F., Sizer J.W. Spectrophotometric method for measuring breakdown of hydrogen peroxide catalase // *Journal of Biological Chemistry*. 1952. № 195. PP. 133–140.
36. Bradford M.M. A Rapid and Sensitive Method for the Quantitation of Microgram Quantities of Protein Utilizing the Principle of Protein-Dye Binding // *Anal. Biochem.* 1976. № 72. PP. 248–254.
37. Ивантер Э.В., Коросов А.В. Введение в количественную биологию : учеб. пособие. Петрозаводск : Изд-во ПетрГУ, 2011. 302 с.
38. Гигиняк Ю.Г., Мямин В.Е., Бородин О.И., Белый П.Н., Канделинская О.Л., Грищенко Е.Р., Рипинская К.Ю., Давыдов Е.А. Эколого-биохимические особенности отдельных представителей лишенобиоты Антарктиды // *Весці НАН Беларусі*. 2016. № 2. С. 47–53.
39. Chirva O.V., Nikerova K.M., Androsova V.I., Ignatenko R.V. Activity of catalase and superoxidedismutase in lichen *Lobaria pulmonaria* in forest communities of middle and northernmost boreal zone (Karelia, Russia) // *Czech Polar Reports*. 2019. Vol. 9, № 2. PP. 228–242. doi: 10.5817/CPR2019-2-19
40. Chirva O.V., Nikerova K.M., Ignatenko R.V., Androsova V.I., Tarasova V.N. Superoxide dismutase and catalase activity as an indicator of the ontogenetic state of the threatened Lichen *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. in the middle boreal subzone // *Russian Journal of Plant Physiology*. 2023. Vol. 70, № 76. doi: 10.1134%2Fs1021443722602798
41. Honegger R. Water relations in lichens // *Fungi in the Environment* / eds by G.M. Gadd, S.C. Watkinson, P. Dyer. Cambridge University Press, 2006. PP. 185–200.

42. Banchi E., Candotto Carniel F., Montagner A., Petruzzellis F., Pichler G., Giarola V., Bartles D., Pallavicini A., Tretiach M. Relation between water status and desiccation-affected genes in the lichen photobiont *Trebouxia gelatinosa* // Plant Physiology and Biochemistry. 2018. № 129. PP. 189–197. doi: 10.1016/j.plaphy.2018.06.004
43. Beckett R.P., Minibayeva F. Wounding induces a burst of extracellular superoxide production in *Peltigera canina* // Lichenologist. 2003. Vol. 35, № 1. PP. 87–89. doi: 10.1006/lich.2002.0431
44. Weissman L., Garty J., Hochman A. Characterization of enzymatic antioxidants in the lichen *Ramalina lacera* and their response to rehydration // Appl Environ Microbiol. 2005. Vol. 71, № 11. PP. 6508–6514. doi: 10.1128/AEM.71.11.6508-6514.2005
45. Munkers K.D. Free Rad // Biol. Chem. 1992. № 13. PP. 305–318.
46. Natvig D.O., Sylvester K., Dvorachek W.N., Baldwin J.L. // The Mycota / eds by R. Brambl, G. Marzluf. Berlin : Springer-Verlag, 1996. PP. 191–209.
47. Семихатова О.А., Чиркова Т.В. Физиология дыхания растений. СПб. : Изд-во СПб. ун-та, 2001. 220 с.
48. Семихатова О.А., Иванова Т. И., Кирпичникова О.В. Сравнительное исследование темного дыхания растений Арктики и умеренной зоны // Физиология растений. 2007. Т. 54, № 5. С. 659–665.
49. Гармаш Е.В., Маслова С.П., Далькэ И.В., Плюснина С.Н. Сравнительное исследование роста, фотосинтеза и дыхания некоторых бореальных видов в условиях средней и крайне-северной тайги // Теоретическая и прикладная экология. 2014. № 2. С. 91–100.
50. Beckett R., Minibayeva F. Rapid breakdown of exogenous extracellular hydrogen peroxide by lichens // Physiologia Plantarum. 2007. № 129. PP. 588–596. doi: 10.1111/j.1399-3054.2006.00846.x
51. Колупаев Ю.Е., Карпец Ю.В. Активные формы кислорода при адаптации растений к стрессовым температурам // Физиология и биохимия культурных растений. 2009. Т. 41, № 2. С. 95–108.

References

1. Gielwanowska I, Olech M. New ultrastructural and physiological features of the thallus in Antarctic lichens. *Acta Biologica Cracoviensis Series Botanica*. 2012;54(1):40-52.
2. Sadovsky A, Ott S. Symbiosis as a successful strategy in continental Antarctica: performance and protection of *Trebouxia* photosystem II in relation to lichen pigmentation. *Polar Biology*. 2016;39:139-151. doi: 10.1007/s00300-015-1677-0
3. Sonina AV, Androsova VI, Tsunskayay AA, Suroeva LE. Comparative study of structural and ecophysiological features of lichens of different ecological groups in rocky forest communities of northernmost boreal zone (Karelia, Russia). *Czech Polar Reports*. 2018;8(2):186-197. doi: 10.5817/CPR2018-2-15
4. Nikerova KM, Galibina NA, Chirva OV, Klimova (Uspenskaja) AV. Aktivnye formy kisloroda i komponenty antioksidantnoj sistemy - uchastniki metabolizma rastenij. Vzaimosvjaz' s fenol'nym i uglevodnym obmenom [Reactive oxygen species and antioxidant system components – participants of plant metabolism. relationships with phenolic and carbohydrate metabolism]. *Trudy KarNC RAN. Ser. Jeksperimental'naja biologija*. 2021;3:5-20. doi: 10.17076/eb1312 In Russian, English Summary
5. Golovko TK, Silina EV, Lashmanova EA, Kozlovskaja AV. Aktivnye formy kisloroda i antioksidanty v zhivyh sistemah: integrirujushhij obzor [Reactive oxygen species and antioxidants in living systems: an integrated overview]. *Teoreticheskaja i prikladnaja jekologija*. 2022;1:17-26. doi: 10.25750/1995-4301-2022-1-017-026 In Russian, English Summary
6. Gessler NN, Belozerskaya TA, Aver'yanov AA. Reactive oxygen species in regulation of fungal development. *Biochemistry*. 2007;72(10): 1342-1364. doi: 10.1134/S0006297907100070

7. Kosanić M, Ranković B, Vukojević J. Antioxidant properties of some lichen species. *J Food Sci Technol*. 2011;48(5):584-590. doi: 10.1007/s13197-010-0174-2
8. Dixit P, Maurya A, Mishra T, Upreti D, Pal M. Evaluation of Phytochemical Constituents and Antioxidant activity of the *Rocella montagnei*. *Cryptogam Biodiversity and Assessment*. 2017;2(1):14-18. doi: 10.21756/cab.v2i01.8610
9. Aoussar N, Manzali R, Nattah I, Rhallabi N, Vasiljević P, Bouksaim M, Douira A, Manojlovic N, Mellouki F. Chemical composition and antioxidant activity of two lichens species (*Pseudevernia furfuracea* L. and *Evernia prunastri* L.) collected from Morocco. *Journal of Materials and Environmental Sciences*. 2017;8:1968-1976.
10. Aoussar N, Rhallabi N, Rajaa A, Manzali R, Bouksaim M, Douira A, Mellouki F. Seasonal variation of antioxidant activity and phenolic content of *Pseudevernia furfuracea*, *Evernia prunastri* and *Ramalina farinacea* from Morocco. *Journal of the Saudi Society of Agricultural Sciences*. 2018;19. doi: 10.1016/j.jssas.2018.03.004
11. Fernández-Moriano C, Gómez-Serranillos M.P., Crespo A. Antioxidant potential of lichen species and their secondary metabolites. A systematic review. *Pharm Biol*. 2016;54(1):1-17. doi: 10.3109/13880209.2014.1003354
12. Ahmed E, Elkhateeb W, Taie H, Rateb M, Fayad W. Biological capacity and chemical composition of secondary metabolites from representatives Japanese Lichens. *Journal of Applied Pharmaceutical Science*. 2017;7:98-103. doi: 10.7324/JAPS.2017.70113
13. Beckett R, Minibayeva F, Liers C. On the occurrence of peroxidase and laccase activity in lichens. *The Lichenologist*. 2013;45(2):277-283. doi: 10.1017/S0024282912000771
14. Sundararaj JP, Ganesan A, Purusothaman DK, Ponnusamy P. In vitro evaluation of partially purified antioxidant enzymes from lichen *Leptogium papillosum*. *Asian Journal of Pharmaceutical and Clinical Research*. 2016;9(7):140-144.
15. Shelyakin M, Malyshev R, Silina E, Zakhochiy I, Golovko T. UV-B induced changes in respiration and antioxidant enzyme activity in the foliose lichen *Peltigera aphthosa* (L.) Willd. *Acta Physiol Plant*. 2022;44(116). <https://doi.org/10.1007/s11738-022-03457-9>
16. Beckett R, Minibayeva F, Solhaug K, Roach T. Photoprotection in lichens: adaptations of photobionts to high light. *The Lichenologist*. 2021;53:21-33. doi: 10.1017/S0024282920000535
17. Bajpai R, Pandey A, Deeba F, Upreti D, Nayaka S, Pandey V. Physiological effects of arsenate on transplant thalli of the lichen *Pyxine coccinea* (Sw.) Nyl. *Environmental science and pollution research international*. 2014;19:1494-502. doi: 10.1007/s11356-011-0628-8
18. Hell AF, Gasulla F, Gonzi Lez-Hourcade MA, Del Campo EM, Centeno DC, Casano LM. Tolerance to Cyclic Desiccation in Lichen Microalgae is Related to Habitat Preference and Involves Specific Priming of the Antioxidant System. *Plant Cell Physiol*. 2019;60(8):1880-1891. doi: 10.1093/pcp/pcz103
19. Tripathi AH, Negi N, Gahtori R, Kumari A, Joshi P, Tewari LM, Joshi Y, Bajpai R, Upreti DK, Upadhyay SK. A review of anti-cancer and related properties of lichen-extracts and metabolites. *Anti-Cancer Agents in Medicinal Chemistry*. 2022;22 (1):115-142. doi:10.2174/1871520621666210322094647
20. Balabanova B, Stafilov T, Šajn R, Bačeva Andonovska K. Characterisation of heavy metals in lichen species *Hypogymnia physodes* and *Evernia prunastri* due to biomonitoring of air pollution in the vicinity of copper mine. *International Journal of Environmental Research*. 2012;6(3):779-792.
21. Babelewska A. Application of Scots pine bark and *Hypogymnia physodes* thallus tests in assessing the impact of industrial contamination in forest communities. *Sylvan*. 2014;158(4):251-257.
22. Cansaran-Duman D, Altunkaynak E, Aslan A, Büyük İ, Aras S. Application of molecular markers to detect DNA damage caused by environmental pollutants in lichen species. *Genetics and Molecular Research*. 2015;14:4637-4650. doi: 10.4238/2015.May.4.23
23. Paoli L, Guttová A, Sorbo S, Grassi A, Lackovičová A, Basile A, Senko D, Loppi S. Vitality of the cyanolichen *Peltigera praetextata* exposed around a cement plant (SW Slovakia): A comparison with green algal lichens. *Biologia*. 2016;71(3):272-280. doi: 10.1515/biolog-2016-0059

24. Vitikainen O. Peltigeraceae. *Nordic Lichen Flora*. 2007;3:113-131.
25. Westberg M, Ahti T, Thell A. Hypogymnia. *Nordic lichen flora*. 2011;4:56-62.
26. Orborny B. The plant body as a network of semi-autonomous agents: a review. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* 2019;374(1774): 1-11. doi: 10.1098/rstb.2018.0371
27. Golovko TK, Garmash EV. Plant respiration: classical and current notions. *Russian Journal of Plant Physiology*. 2022;69(6): 1-8.
28. Grabelnykh OI. The energetic function of plant mitochondria under stress. *Soil Biology and Biochemistry*. 2005;1:37-54.
29. Mierziak J, Kostyn K, Kulma A. Flavonoids as important molecules of plant interaction with the environment. *Molecules*. 2014;19(10):16240–16265. doi: 10.3390/molecules191016240
30. Dragavcev VA, Udovenko GV, Batygin NF, Klimashevskij JeL, Klimashevskaja NF, Sheveluha VS, Kovalev VM, Kurapov PB, Goncharova JA, Kumakov VA, Igoshin AP, Zelenskij MI. Fiziologicheskie osnovy selekcii rastenij [Physiological basis of plant breeding]. T. 2. St. Petersburg : VIR Publ.; 1995. 648 p. In Russian
31. Androsova VI, Virolainen PA. Anatomical, morphological and physiological features of thalli of cyanolichen *Peltigera praetextata* (Flörke ex Sommerf.) Zopf at different ontogenetic states. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2022;3(58):71-95. In Russian, English summary
32. Nikerova KM, Galibina NA, Moshhenskaja JuL, Novickaja LL, Podgornaja MN, Sofronova IN. Katalaznaja aktivnost' v listovom apparate u sejancev berezy povisloj raznyh form (*Betula pendula* Roth): var. *pendula* i var. *carelica* (Mercklin) [Catalase activity in leaves of silver birch seedlings of different forms (*Betula pendula* Roth): var. *pendula* and var. *carelica* (Mercklin)]. *Trudy KarNC RAN. Ser. Jeksperimental'naja biologija*. 2016;11:68-77. doi: 10.17076/eb460. In Russian, English Summary
33. Nikerova KM, Galibina NA, Moshhenskaja JuL, Borodina MN, Sofronova IN. Opredelenie aktivnosti superoksiddismutazy i polifenoloksidazy v drevesine *Betula pendula* var. *carelica* (Betulaceae) pri raznoj stepeni narushenija ksilogeneza [Determination of superoxide dismutase and polyphenol oxidase activity in *betula pendula* var. *carelica* (betulaceae) wood with different degree of xylogenesis disturbance]. *Rastitel'nye resursy*. 2019;55(2): 213-230. doi: 10.1134/S0033994619020134 In Russian, English Summary
34. Giannopolitis CN, Ries SK. Superoxide dismutases: I. Occurrence in higher plants. *Plant Physiol.* 1977;59(2):309-314. doi: 10.1104/pp.59.2.309
35. Beers RF, Sizer JW. Spectrophotometric method for measuring breakdown of hydrogen peroxide catalase. *Journal of Biological Chemistry*. 1952;195:133-140.
36. Bradford MM. A Rapid and Sensitive Method for the Quantitation of Microgram Quantities of Protein Utilizing the Principle of Protein-Dye Binding. *Anal. Biochem.* 1976;72:248-254.
37. Ivanter EV, Korosov AV. Vvedenie v kolichestvennyy biologiyu [Introduction to Quantitative Biology]. Petrozavodsk: Petrozavodsk State University Publ.; 2011. 302 p. In Russian
38. Giginjak Ju G, Mjamins VE, Borodin OI, Belyj PN, Kandelinskaja OL, Grishhenko ER, Ripinskaja KJu, Davydov EA. Jekologo-biohimicheskie osobennosti otdel'nyh predstavitelej lihenobioty Antarktidy [Ecological and biochemical features of Antarctica lichen biota representatives]. *Vesci NAN Belarusi*. 2016;2:47-53. In Russian, English Summary
39. Chirva OV, Nikerova KM, Androsova VI, Ignatenko RV. Activity of catalase and superoxidedismutase in lichen *Lobaria pulmonaria* in forest communities of middle and northernmost boreal zone (Karelia, Russia). *Czech Polar Reports*. 2019;9(2):228-242. doi: 10.5817/CPR2019-2-19
40. Chirva OV, Nikerova KM, Ignatenko RV., Androsova VI, Tarasova VN. Superoxide dismutase and catalase activity as an indicator of the ontogenetic state of the threatened Lichen *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. in the middle boreal subzone. *Russian Journal of Plant Physiology*. 2023;70(76). doi: 10.1134%2Fs1021443722602798
41. Honegger R. Water relations in lichens. In: Fungi in the Environment. Gadd GM, Watkinson SC, Dyer P. editors. Cambridge University Press; 2006: 185-200.

42. Banchi E, Candotto Carniel F, Montagner A, Petruzzellis F, Pichler G, Giarola V, Bartles D, Pallavicini A, Tretiach M. Relation between water status and desiccation-affected genes in the lichen photobiont *Trebouxia gelatinosa*. *Plant Physiology and Biochemistry*. 2018;129:189-197. doi: 10.1016/j.plaphy.2018.06.004
43. Beckett RP, Minibayeva F. 2003: Wounding induces a burst of extracellular superoxide production in *Peltigera canina*. *Lichenologist*. 2003;35(1):87-89. doi: 10.1006/lich.2002.0431
44. Weissman L, Garty J, Hochman A. Characterization of enzymatic antioxidants in the lichen *Ramalina lacera* and their response to rehydration. *Appl Environ Microbiol*. 2005;71(11):6508-6514. doi: 10.1128/AEM.71.11.6508-6514.2005
45. Semihatova OA, Chirkova TV. Fiziologija dyhanija rastenij [Physiology of plant respiration]. St. Petersburg: St. Petersburg University Publ.; 2001. 220 p. In Russian
46. Munkers KD. Free Rad. *Biol. Chem*. 1992;13:305-318.
47. Natvig DO, Sylvester K, Dvorachek WN, Baldwin JL. In: The Mycota. Brambl R, Marzluf G. editors. Berlin: Springer-Verlag; 1996: 191-209.
48. Semihatova OA, Ivanova TI, Kirpichnikova OV. Comparative study of dark respiration in plants inhabiting arctic (wrangel island) and temperate climate zones. *Russian journal of plant physiology*. 2007;54(5):659-665.
49. Garmash EV, Maslova SP, Dal'kije IV, Pljusnina SN. Sravnitel'noe issledovanie rosta, fotosinteza i dyhanija nekotoryh boreal'nyh vidov v uslovijah srednej i krajne-severnoj tajgi [Comparative study of growth, photosynthesis and respiration of some boreal species in the conditions of the middle and extreme northern taiga]. *Teoreticheskaja i prikladnaja jekologija*. 2014;2:91-100. In Russian
50. Beckett R, Minibayeva F. Rapid breakdown of exogenous extracellular hydrogen peroxide by lichens. *Physiologia Plantarum*. 2007;129:588-596. doi: 10.1111/j.1399-3054.2006.00846.x
51. Kolupaev JuE, Karpec JuV. Aktivnye formy kisloroda pri adaptacii rastenij k stressovym temperaturam [Reactive oxygen species during adaptation of plants to stress temperatures]. *Fiziologija i biohimija kul'turnyh rastenij*. 2009;41(2):95-108. In Russian

Информация об авторах:

Андросова Вера Ивановна, доцент, канд. биол. наук, доцент кафедры ботаники и физиологии растений, Институт биологии, экологии и агротехнологий, Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, Россия).

E-mail: vera.androsova28@gmail.com

Теребова Елена Николаевна, доцент, канд. биол. наук, доцент кафедры ботаники и физиологии растений, Институт биологии, экологии и агротехнологий, Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, Россия).

E-mail: eterebova@gmail.com

Быкова Анастасия Дмитриевна, магистрант 2-го курса кафедры ботаники и физиологии растений, Институт биологии, экологии и агротехнологий, Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, Россия)

E-mail: starostabiologov31@gmail.com

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Information about the authors:

Vera I. Androsova, Cand.Sci. (Biol.), Associate Professor, Department of Botany and Plant Physiology, Institute of Biology, Ecology and Agrotechnologies, Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Russian Federation).

E-mail: vera.androsova28@gmail.com

Elena N. Terebova, Cand.Sci. (Biol.), Associate Professor, Department of Botany and Plant Physiology, Institute of Biology, Ecology and Agrotechnologies, Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Russian Federation).

E-mail: eterebova@gmail.com

Anastasia D. Bykova, 2nd year master's student, Department of Botany and Plant Physiology, Institute of Biology, Ecology and Agrotechnologies, Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Russian Federation).
E-mail: starostabiologov31@gmail.com

The Authors declare no conflict of interest.

*Статья поступила в редакцию 27.01.2023;
одобрена после рецензирования 15.03.2024; принята к публикации 14.06.2024.*

*The article was submitted 27.01.2023;
approved after reviewing 15.03.2024; accepted for publication 14.06.2024.*