

УДК 574.2+504.054+582.29

ДИНАМИКА АККУМУЛЯЦИИ ТЯЖЕЛЫХ МЕТАЛЛОВ В ТАЛЛОМАХ ЭПИФИТНОГО ЛИШАЙНИКА *HYROGYMNA PHYSODES*

© 2008 г. И. Н. Михайлова, И. П. Шарунова

Институт экологии растений и животных УрО РАН

620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

E-mail: mikhailova@ipae.uran.ru

Поступила в редакцию 21.06.2007 г.

Методом последовательной экстракции исследована локализация тяжелых металлов в талломах лишайника *Hyrogymnia physodes* (L.) Nyl., произрастающего в условиях хронического аэротехногенного загрязнения на Среднем Урале. Показаны направления сезонной динамики содержания металлов в талломах. Проанализирована динамика аккумуляции металлов в талломах, трансплантированных из фоновой среды в загрязненную. Обнаружено, что после года экспозиции экстра- и интрацеллюлярное содержание большинства металлов в трансплантированных талломах приближается к уровням накопления в аборигенных талломах, а в некоторых случаях (интрацеллюлярное содержание кадмия) превышает таковое.

Ключевые слова: лишайники, тяжелые металлы, аккумуляция, Средний Урал, трансплантация, последовательная экстракция, мониторинг.

Способность лишайников аккумулировать из окружающей среды элементы в количествах, намного превосходящих их физиологические потребности, хорошо известна. Отсутствие специальных органов водо- и газообмена и соответственно крайне низкая способность к авторегуляции приводят к высокой степени соответствия химического состава лишайников и окружающей их среды. Это качество определило широкое использование лишайников как аккумулятивных биоиндикаторов загрязнения среды тяжелыми металлами, соединениями фтора, серы, азота, а также радионуклидами (см. Бязров, 2002, 2005; Nash, 1996; Bargagli, Mikhailova, 2002).

Известны три основных механизма аккумуляции металлов в талломах лишайников: 1) улавливание твердых частиц, которые концентрируются на поверхности талломов и в межклеточных пространствах внутри них; 2) экстрацеллюлярное связывание с обменными центрами на клеточных стенках симбионтов; 3) интрацеллюлярное поглощение (Brown, 1987; Nash, 1996; и др.). Несмотря на постоянное совершенствование процедур последовательной экстракции металлов (Brown, 1987; Branquinho et al., 1999), данные о пропорциях интра- и экстрацеллюлярно расположенных ионов до сих пор весьма немногочисленны.

Таллом лишайника нельзя рассматривать как аналог инертной механической “ловушки” для поллютантов. Он представляет собой открытую систему, проходя через которую металлосодержащие соединения подвергаются ряду преобразова-

ний. Твердые частицы на поверхности лишайников не остаются неизменными: даже относительно нерастворимые могут со временем растворяться осадками и органическими соединениями и вступать в процессы ионного обмена (Brown, 1987; Brown, Brown, 1991). Экстрацеллюлярное связывание – пассивный, обратимый физико-химический процесс, и связанные катионы могут быть замещены другими, имеющими большее сродство к обменным центрам или находящимися в более высоких концентрациях (Richardson, Nieboer, 1980; Brown, 1987). Экстрацеллюлярное связывание часто рассматривается как своего рода защитный механизм, предотвращающий поступление токсикантов внутрь клеток (Wells et al., 1995). Однако не следует преувеличивать барьерную роль обменных центров: например, показана возможность перехода кадмия с обменных центров в цитоплазму (Brown, Beckett, 1985). Аккумулированные в талломе металлы могут вымываться из талломов осадками. Так, показана отрицательная корреляция между содержанием некоторых металлов в талломах и количеством осадков (Pilegaard, 1979); данные о динамике таяния снежного покрова были использованы для описания сезонной динамики содержания веществ в талломах (Puckett, 1985). Однако вопрос о том, насколько быстро химический состав лишайников следует за изменениями в составе окружающей среды, до сих пор неясен.

В результате лабораторных и полевых исследований установлено наличие феномена толе-

рантности к избыточным концентрациям металлов у лишайников, произрастающих в зонах атмосферного загрязнения и на металлосодержащих субстратах. Показано (Søchting, Jonsen, 1978) существование естественных неповрежденных талломов *H. physodes* в районах действия эмиссий сернистого газа, где трансплантированные талломы повреждались и погибали после нескольких месяцев экспозиции. Опубликованы также данные о том, что трансплантированные талломы *H. physodes* накапливают более высокие концентрации металлов по сравнению с аборигенными (Steinnes, Krog, 1977). Обнаружено, что у талломов *Peltigera* из загрязненных местообитаний темпы поступления металлов из внешнего раствора внутрь клеток существенно ниже, чем у контрольных (Beckett, Brown, 1984a, б; Wells et al., 1995). Предполагается, что в основе феномена толерантности к избыточным концентрациям металлов лежат различные биохимические механизмы их детоксикации, среди которых основное место занимают реакции комплексообразования ионов металлов с органическими кислотами, содержащимися в талломах лишайников, с последующим отложением образующихся веществ на поверхности таллома или на стенках гиф микобионта (Sarret et al., 1998; Pawlik-Skowrońska et al., 2006).

Цель данной работы – с помощью методики последовательной экстракции изучить динамику накопления тяжелых металлов (Cu, Fe, Pb, Zn и Cd) и их локализацию в талломах эпифитного лишайника *Hypogymnia physodes* после трансплантации из фоновой среды в загрязненную. Параллельно оценивалась динамика содержания металлов в аборигенных талломах, произрастающих в условиях хронического загрязнения среды.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Работы проведены в зоне действия выбросов Среднеуральского медеплавильного завода, расположенного около г. Ревды Свердловской области (подзона южной тайги). Основные ингредиенты выбросов этого предприятия – сернистый ангидрид и тяжелые металлы, преимущественно Cu, Pb, Cd, Zn, As. За более чем 60-летний период функционирования предприятия вокруг него сформировалась четко выраженная техногенная геохимическая аномалия и соответствующие ей зоны с разной степенью деградации лесных экосистем (Воробейчик и др., 1994; Scheidegger, Mikhailova, 2000).

Эксперимент был заложен в мае 2004 г. В елово-пихтовом лесу фоновой территории (30 км от завода) собраны ветви пихты *Abies sibirica* длиной 15–20 см с талломами *H. physodes* диаметром 2–3 см – всего 180 талломов. В зоне умеренного загрязнения (7 км от завода) было выбрано 10 стволов пихт, на каждом из которых произрастало не

менее 12 аборигенных талломов *H. physodes*. Ветви с талломами-трансплантатами были вертикально прикреплены пластиковыми шнурами на нижнюю часть выбранных стволов (18 талломов на ствол), а 30 талломов оставлены для определения исходного уровня металлов. Последующие образцы для химического анализа (3 таллома со ствола, всего 30 талломов) отбирали в период с июня по октябрь: трансплантированные лишайники – ежемесячно, а аборигенные – один раз в два месяца. Последний сбор аборигенных и трансплантированных талломов был проведен в мае 2005 г., через год после трансплантации. В течение периода экспонирования визуальных повреждений трансплантированных талломов не наблюдалось.

Непосредственно после сбора талломы были помещены в эксикатор в атмосферу повышенной влажности на 24 ч для восстановления целостности мембран и затем очищены от коры. Перед анализом талломы промывали деионизированной водой для удаления растворимых пылевых частиц с поверхности.

Из каждого индивидуального таллома последовательно выделяли три фракции металлов – экстрацеллюлярную, интрацеллюлярную и остаточную (Branquinho et al., 1999). Экстрацеллюлярную фракцию экстрагировали раствором Na₂-EDTA (10 мл, 20 mM, pH 4.5) на встряхивателе (экстракцию повторяли дважды в течение 40 и 30 мин, после чего оба полученных раствора сливали вместе). Затем талломы были высушены при температуре 80°C в течение 12 ч для разрушения плазматических мембран, после чего из них экстрагировали интрацеллюлярную фракцию раствором Na₂-EDTA (10 мл, 20 mM, pH 4.5) в течение 2 ч на встряхивателе. Остаточная фракция была получена путем микроволнового разложения талломов в 65%-ной HNO₃.

Концентрации Cu, Pb, Fe, Zn и Cd определяли на атомно-абсорбционном спектрофотометре (AAS Vario 6 фирмы “Analytik Jena AG”, Германия) с пламенным и электротермическим вариантами атомизации.

Статистическая обработка материала была проведена с помощью многомерного однофакторного дисперсионного анализа и методом множественных сравнений Шеффе. Перед началом статистической обработки для нормализации распределений данные были преобразованы путем извлечения квадратного корня.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Динамика содержания металлов в аборигенных талломах. Результаты анализа аборигенных талломов показали, что Pb и Cd локализованы преимущественно экстрацеллюлярно, Zn – интра-

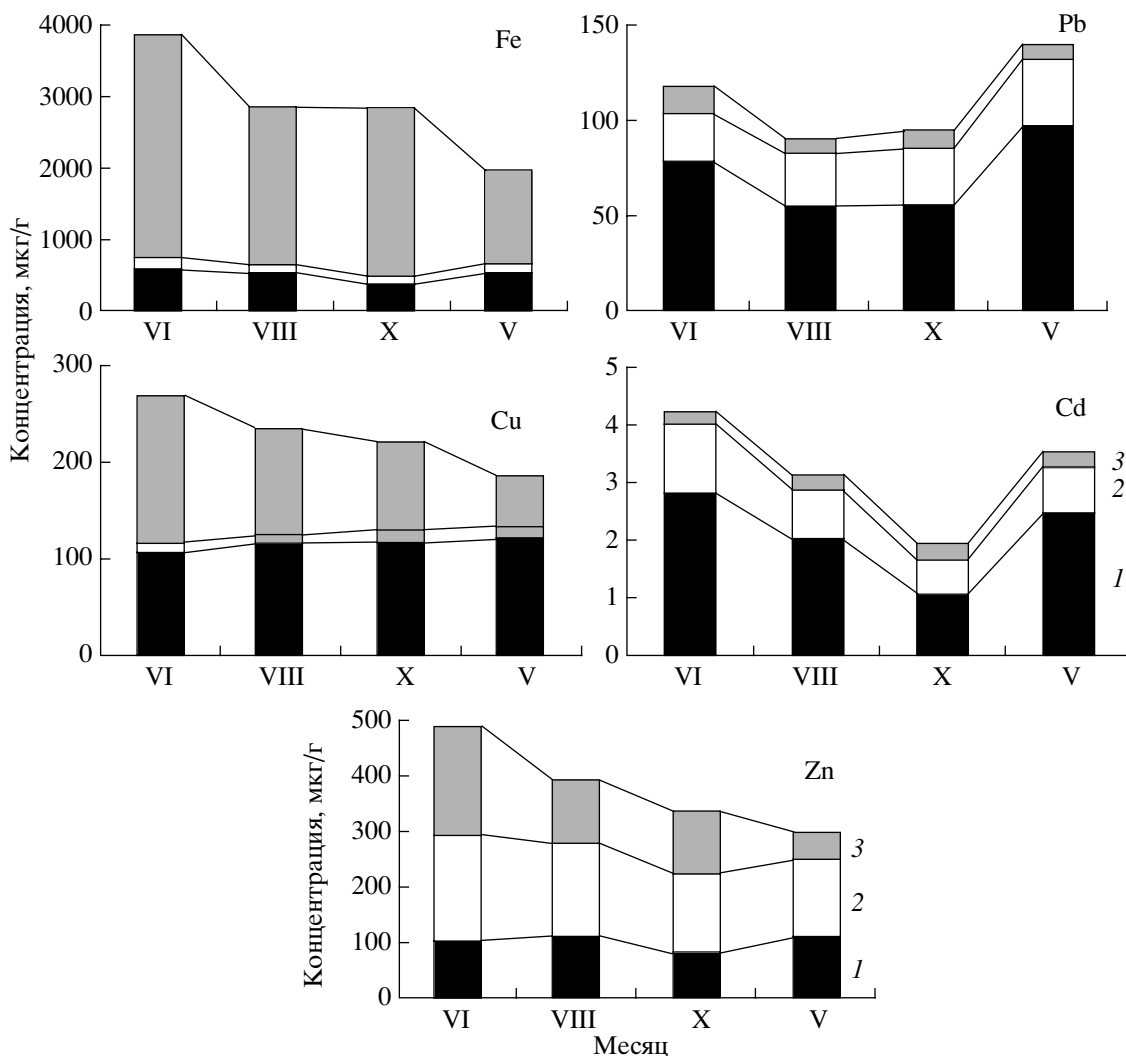


Рис. 1. Динамика концентраций металлов в аборигенных талломах *H. physodes* в буферной зоне. Фракции металлов: 1 – экстрацеллюлярная, 2 – интрацеллюлярная, 3 – остаточная.

целлюлярно, Fe – в остаточной фракции (рис. 1). Медь распределена практически поровну между экстрацеллюлярной и остаточной фракциями.

Для всех металлов отмечено снижение суммарного содержания в период с июня по октябрь. Многомерный однофакторный дисперсионный анализ подтвердил значимый вклад месяца сбора в дисперсию содержания металлов в талломах ($\lambda = 0.073$; $F(45; 182) = 5.7$; $p < 0.001$). Полученные одномерные критерии (табл. 1) свидетельствуют о том, что наименее подвержена сезонной динамике интрацеллюлярная фракция металлов: достоверное влияние месяца сбора отмечено только для содержания Zn и Cd, при этом критерий Шеффе подтвердил лишь достоверность снижения содержания цинка в мае по сравнению со всеми остальными месяцами и кадмия – в октябре по сравнению с началом лета (см. рис. 1).

Содержание металлов в экстрацеллюлярной и остаточной фракциях подвержено ярко выраженным сезонным колебаниям. Для металлов, локализованных преимущественно экстрацеллюлярно (Pb и Cd), характерно снижение их суммарного содержания в течение вегетационного сезона (в основном за счет экстрацеллюлярной фракции) и резкий подъем концентраций весной (достоверность различий подтверждает критерий Шеффе ($p < 0.05$)). Для остальных металлов (Fe, Cu и Zn) отмечено убывание общего содержания металлов (преимущественно за счет остаточной фракции) с июня в течение всего года. Количество экстрацеллюлярной фракции меди и цинка практически неизменно; содержание экстрацеллюлярного железа в октябре достоверно ниже, чем в другие месяцы ($p < 0.05$).

Динамика содержания металлов в трансплантированных талломах. Закономерности распре-

Таблица 1. Результаты однофакторного дисперсионного анализа динамики содержания металлов в талломах *H. physodes* (фиксированный фактор – месяц сбора)

Фракция	Металл	F-отношение	
		Аборигены <i>df</i> 3, 75	Трансплантанты <i>df</i> 6, 106
Экстрацеллюлярная	Fe	6.17**	6.04***
	Pb	13.04***	9.77***
	Zn	2.05	9.06***
	Cu	0.17	31.45***
	Cd	5.34***	7.13***
Интрацеллюлярная	Fe	0.85	5.04***
	Pb	1.77	6.04***
	Zn	4.58*	9.22***
	Cu	2.58	15.18***
	Cd	2.87*	4.61
Остаточная	Fe	13.91***	36.75***
	Pb	1.38	2.22*
	Zn	25.05***	18.22***
	Cu	19.96***	23.52***
	Cd	0.33	0.88

Примечание: *, **, *** – $p < 0.05, 0.01$ и 0.001 соответственно.

деления металлов по фракциям такие же, как и у аборигенных талломов (рис. 2). Месяц отбора также оказывает достоверное влияние на содержание металлов ($\lambda = 0.003$; $F(90; 524) = 10.24$; $p < 0.001$). Размеры одномерных критериев показывают, что практически все металлы вносят вклад в достоверность многомерного критерия (см. табл. 1).

Уже через месяц после трансплантации достоверно увеличивается содержание Fe и Cu в остаточной ($p \leq 0.001$), а также экстрацеллюлярной ($p < 0.05$) фракциях. Однако в последующем месяце дальнейшего роста концентраций в остаточной фракции не происходит, более того, в мае, через год после трансплантации, они достоверно падают по сравнению с летне-осенними ($p < 0.001$). Экстрацеллюлярное содержание Fe также остается неизменным, для Cu отмечены флуктуации с максимумом в августе. Интрацеллюлярное содержание Cu достоверно возрастает по сравнению с исходным после 2 мес. экспозиции, после чего остается неизменным летом и осенью, и лишь через год после трансплантации снова резко возрастает (в 4.3 раза по сравнению с исходным значением, $p < 0.001$), а Fe остается неизменным после первого месяца экспозиции, и лишь после 4 мес. обнаруживаются достоверные отличия.

После 2 мес. экстра- и интрацеллюлярное содержание Zn в талломах достигает максимальных за весь период экспозиции величин (отличия от исходных значимы при $p < 0.01$ и 0.001 соответственно), затем снижаются и к осени практически возвращаются к исходным показателям. Через год после трансплантации количество экстрацеллюлярного Zn превышает исходные значения всего в 1.6 раза, интрацеллюлярного – равно исходному, а остаточной фракции – в 5 раз ниже исходного.

Для Pb и Cd обнаружены флуктуации содержания в течение периода май–октябрь, при которых отсутствуют достоверные отличия от исходных значений, и лишь после года экспозиции их количество резко возрастает за счет экстрацеллюлярной и интрацеллюлярной фракций.

Сравнение содержания металлов в аборигенных и трансплантированных талломах. В течение всего эксперимента сохранялись достоверные отличия трансплантированных талломов от аборигенных по содержанию металлов (многомерный однофакторный дисперсионный анализ, фиксированный фактор – происхождение таллома). Однако если после одного месяца эксперимента в достоверность критерия вносили вклад фактически все металлы во всех фракциях (табл. 2), то к концу эксперимента отличия отмечены только по 7 зависимым переменным, при этом в ряде случаев знак отличий изменился на противоположный. Рассмотрим динамику более подробно.

По содержанию в остаточной фракции Cu, Fe, Zn в течение лета разница между аборигенными и трансплантированными талломами уменьшалась главным образом за счет понижения этой фракции в аборигенных талломах, а не за счет накопления трансплантатами. В зимне-весенний период различия возрастают: потеря остаточной фракции более сильно выражена у трансплантантов по сравнению с аборигенными талломами. По содержанию свинца и кадмия в остаточной фракции трансплантанты быстро достигают уровней аборигенных талломов, а после года трансплантации превышают их (см. табл. 2).

По содержанию всех экстрацеллюлярно связанных металлов в ходе эксперимента отмечено постепенное нивелирование различий между трансплантированными и аборигенными талломами. Немаловажную роль в этом играет тот факт, что весенний “скачок” концентраций Pb и Cd у трансплантантов более выражен (так, содержание Pb увеличивается в мае по сравнению с октябрём в 2.4 раза у трансплантантов и в 1.7 – у аборигенов, Cd – в 3.8 и 2.3 раза соответственно). К концу эксперимента содержание Zn и Pb в трансплантатах несколько превышает уровни аборигенных талломов.

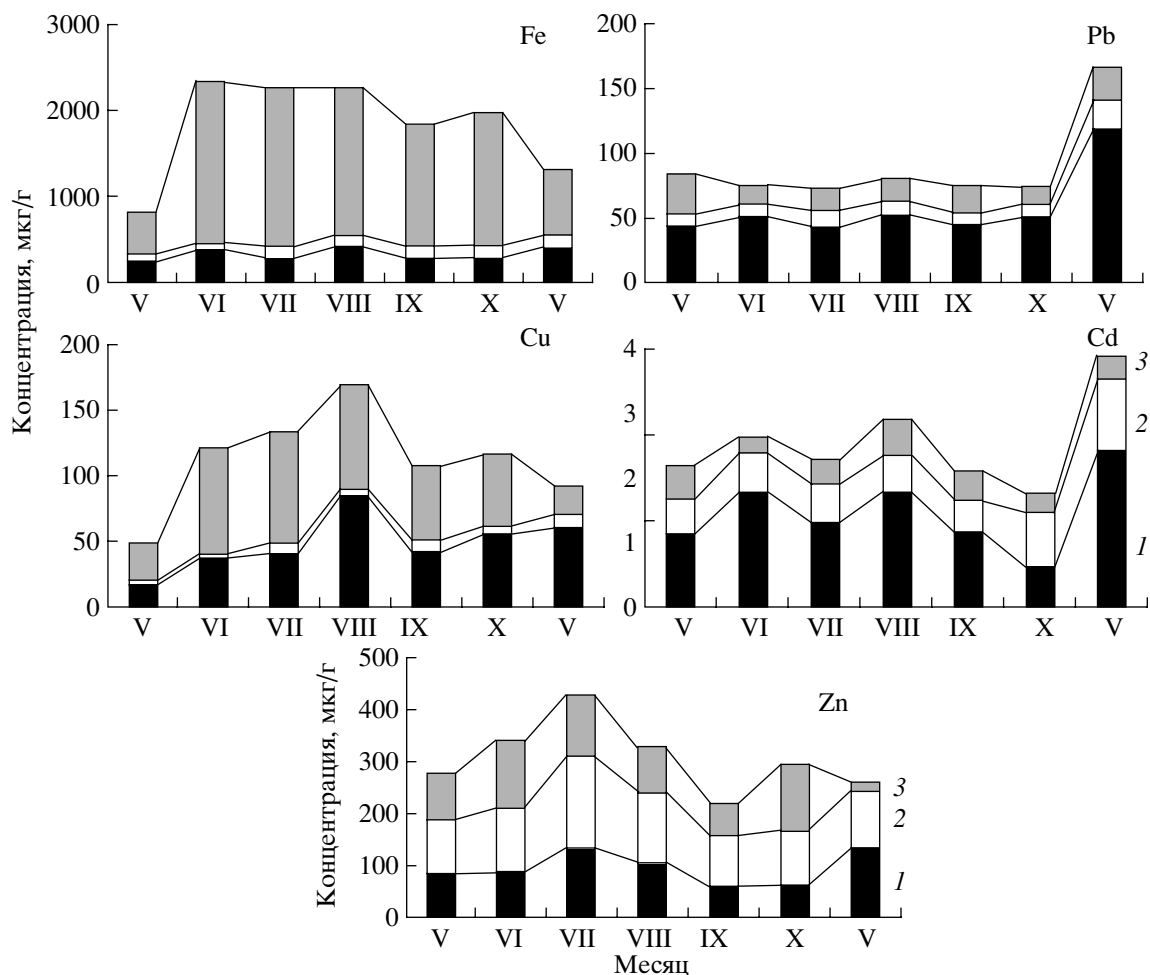


Рис. 2. Динамика концентраций металлов в талломах *H. physodes*, трансплантированных из фоновой зоны в буферную. Обозначения см. на рис. 1.

Для интрацеллюлярного содержания всех металлов также отмечено постепенное сглаживание различий между аборигенными и трансплантированными талломами. Учитывая относительную стабильность содержания интрацеллюлярной фракции металлов в аборигенных талломах, нивелирование различий следует отнести за счет постепенного накопления металлов внутри клеток трансплантированных талломов. Содержание интрацеллюлярного Cd в трансплантированных талломах после года экспозиции достоверно превышает его уровни в аборигенных.

ОБСУЖДЕНИЕ

Полученные нами результаты свидетельствуют о том, что накопление металлов в трансплантированных талломах не является линейным процессом. Параллельный анализ аборигенных талломов позволяет говорить о причине этой нелинейности, а именно: динамике поступления/вымывания поллютантов, связанной с сезонной динамикой поло-

га леса, количеством осадков и динамикой снежного покрова.

Из трех исследованных форм нахождения металлов в талломах наиболее трудно поддается интерпретации содержание остаточной фракции. Предполагается, что это преимущественно металлы в форме нерастворимых частиц, находящихся на поверхности талломов и/или в межклеточных пространствах (Nash, 1996; Cuny et al., 2004). Исследования с помощью электронного микроскопа (Михайлова, 2005) показали, что некоторые частицы на поверхности талломов могут быть частично инкорпорированы в эпикортекс и, вероятно, защищены от вымывания осадками.

Наиболее выражены межсезонные изменения содержания остаточной и экстрацеллюлярной фракций. Содержание Fe, Cu и Zn в остаточной фракции резко снижается в течение летнего периода, остается относительно стабильным осенью и вновь резко падает после зимнего периода. Если предположить, что значительную массу

Таблица 2. Относительная разница между содержанием металлов в трансплантированных и аборигенных талломах

Фракция, металл	Месяц сбора			
	июнь	август	октябрь	май
Экстрацеллюлярная				
Fe	0.34***	0.15**	0.19*	0.17
Pb	0.36***	0.05	0.11	-0.22
Zn	0.16*	0.00	0.21	-0.33
Cu	0.65***	0.26**	0.52***	0.49**
Cd	0.37	0.11	0.39*	0.01
Интрацеллюлярная				
Fe	0.57*	0.07	0.02	0.16
Pb	0.62***	0.62**	0.63	0.34
Zn	0.34**	0.22**	0.24**	0.23
Cu	0.71***	0.52**	0.51***	0.19*
Cd	0.51**	0.36	-0.42	-0.35**
Остаточная				
Fe	0.39**	0.23**	0.33**	0.40**
Pb	-0.06	-1.13	-0.33	-2.20***
Zn	0.34*	0.22	-0.09	0.64***
Cu	0.47***	0.28**	0.42***	0.60***
Cd	0.04	-1.29	0.03	-0.49

Примечание. Значения рассчитаны по формуле $(K_{аб} - K_{тр})/K_{аб}$; уровни значимости указаны для одномерных F-критериев, вычисленных с помощью однофакторного дисперсионного анализа (фиксированный фактор – происхождение таллома): *, **, *** – $p < 0.05, 0.01$ и 0.001 соответственно.

остаточной фракции составляют частицы, инкорпорированные в эпикортекс и межклеточные пространства таллома, то можно констатировать, что в летний период поступление частиц на поверхность лишайников лимитировано (за счет экранирования кронами лиственных деревьев и травяно-кустарничковым ярусом), в то время как удаление частиц путем разрушения и/или растворения происходит. Интересен факт более выраженной потери остаточной фракции трансплантированными талломами по сравнению с аборигенными в зимне-весенний период. Если исходить из предположения о постепенном погружении частиц в эпикортекс в результате усиления секреции полисахаридов в месте контакта с частицей (Михайлова, 2005), то доля инкорпорированных частиц на поверхности аборигенных талломов должна быть выше, чем на поверхности трансплантантов. Соответственно выше и устойчивость остаточной фракции к вымыванию.

Содержание экстрацеллюлярно связанных ионов Pb и Cd имеет четкую тенденцию к росту после зимнего периода, что свидетельствует о повышенном зимне-весеннем поступлении токсикантов в виде растворов (талые воды и атмосферные осадки). Для трансплантированных талломов

вследствие большего числа периодов наблюдений особенно очевидна высокая подвижность экстрацеллюлярной фракции в течение летнего периода. Это соответствует принятому в настоящее время взгляду о том, что количество экстрацеллюлярно связанных ионов отражает главным образом недавние атмосферные выпадения и может резко измениться после однократного выпадения осадков или залпового выброса токсикантов (Bargagli, Mikhailova, 2002).

Содержание металлов внутри клеток аборигенных талломов наиболее стабильно во времени. Для трансплантированных талломов отмечен более-менее линейный процесс накопления металлов внутри клеток. Исключение составляет Zn, интрацеллюлярное содержание которого значительно варьирует. Как правило, повышению интрацеллюлярного содержания металлов предшествует рост экстрацеллюлярного, что свидетельствует о переходе металлов внутрь клеток с обменных центров на клеточных стенках.

Обсуждая подвижность аккумулированных в талломах металлов, мы не включили результаты анализа водного смыва с талломов, в который входят свободно лежащие на поверхности талло-

мов водорастворимые частицы. Эта фракция также является высокоподвижной, и ее состав существенно зависит от продолжительности периода между датой последнего дождя и датой отбора проб (Бязров, 2002).

Накопление исследованных металлов происходит преимущественно в течение первых двух-трех месяцев экспозиции. Через год содержание экстрацеллюлярной фракции металлов (за исключением меди) в трансплантированных талломах приближается к уровням аборигенных или превышает их, что свидетельствует о достижении равновесия между поступлением и вымыванием элементов (Palomäki et al., 1992).

Интрацеллюлярные концентрации Fe и Cu в трансплантированных талломах после года экспозиции приближаются к уровням аборигенных, а Cd – превышают таковые. К сожалению, выбранный срок экспозиции – один год – оказался недостаточным для определения устойчивости этого превышения. Тем не менее данный факт является аргументом в пользу гипотезы о существовании у стресс-толерантных аборигенных талломов механизмов защиты от избыточного поступления металлов внутрь клеток.

Авторы выражают искреннюю признательность Э.Х. Ахуновой за измерение содержания металлов в образцах. Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект 05-04-49086).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бязров Л.Г. Лишайники в экологическом мониторинге. М.: Научный мир, 2002. 336 с.
- Бязров Л.Г. Лишайники – индикаторы радиоактивного загрязнения. М.: Изд-во КМК, 2005. 476 с.
- Воробейчик Е.Л., Садыков О.Ф., Фарафонов М.Г. Экологическое нормирование техногенных загрязнений наземных экосистем. Екатеринбург: Научный мир, 1994. 280 с.
- Михайлова И.Н. Электронно-микроскопическое исследование талломов *Hypogymnia physodes*, произрастающих в условиях техногенного загрязнения // Грибы в природных и антропогенных экосистемах: Тр. Междун. конф., посвященной 100-летию начала работы профессора А.С. Бондарцева в Ботаническом институте им. В.Л. Комарова РАН. Т. 2. СПб., 2005. С. 6–9.
- Bargagli R., Mikhailova I. Accumulation of inorganic contaminants // Monitoring with Lichens – Monitoring Lichens / Nimis P.L., Scheidegger C., Wolseley P.A. Eds. The Netherlands: Kluwer Acad. Publishers, 2002. P. 65–84.
- Branquino C., Catarino F., Brown D.H. et al. Improving the use of lichens as biomonitors of atmospheric metal pollution // Sci. Tot. Environ. 1999. V. 232. P. 67–77.
- Beckett R.P., Brown D.H. The control of cadmium uptake in the lichen genus *Peltigera* // J. Experimental Botany. 1984a. V. 35. P. 1071–1082.
- Beckett R.P., Brown D.H. The relationship between cadmium uptake and heavy metal tolerance in the lichen genus *Peltigera* // New Phytologist. 1984b. V. 97. P. 301–311.
- Brown D.H. The location of mineral elements in lichens; implications for metabolism // Bibliotheca Lichenologica. 1987. V. 25. P. 361–375.
- Brown D.H., Brown R.M. Mineral cycling and lichens: the physiological basis // Lichenologist. 1991. V. 23. P. 293–307.
- Brown D.H., Beckett R.P. The role of the cell wall in the intracellular uptake of cations by lichens // Lichen physiology and cell biology / D.H. Brown (ed.). N.Y.–L.: Plenum Press, 1985. P. 247–258.
- Cuny D., van Haluwin S., Shirali P. et al. Cellular impact of metal trace elements in terricolous lichen *Diploschistes muscorum* (Scop.) R. Sant. – identification of oxidative stress biomarkers // Water, Air and Soil Pollution. 2004. V. 152. P. 55–69.
- Nash III T.H. Nutrients, elemental accumulation and mineral cycling // Lichen Biology / T.H. Nash III (ed.). Cambridge: Univ. Press, 1996. P. 136–153.
- Palomäki V., Tynnyrinen S., Holopainen T. Lichen transplantation in monitoring fluoride and sulphur deposition in the surroundings of a fertilizer plant and a strip mine at Siilinjärvi // Ann. Bot. Fennici. 1992. V. 29. P. 25–34.
- Pawlik-Skowrońska B., Purvis O.W., Pirszel J. et al. Cellular mechanisms of Cu-tolerance in the epilithic lichen *Lecanora polytropa* growing at a copper mine // Lichenologist. 2006. V. 38. P. 267–275.
- Pilegaard K. Heavy metals in bulk precipitation and transplanted *Hypogymnia physodes* and *Dicranoweisia cirrata* in the vicinity of a Danish steelworks // Water, Air and Soil Pollution. 1979. V. 11. P. 77–91.
- Puckett K.J. Temporal variation in lichen element levels // Lichen physiology and cell biology / D.H. Brown (ed.). N.Y.–L.: Plenum Press., 1985. P. 211–225.
- Richardson D.H.S., Nieboer E. Surface binding and accumulation of metals in lichens // Cellular Interactions in Symbiosis and Parasitism / Pappas P.W., Rudolph E.D. Eds. Columbus: Ohio State Univ. Press. 1980. P. 75–94.
- Sarret G., Manceau A., Cuny D. et al. Mechanisms of lichen resistance to metallic pollution // Environ. Sci. Technol. 1998. V. 32. P. 3325–3330.
- Scheidegger C., Mikhailova I. Umweltforschung – Flechten als Bioindikatoren für die Luftverschmutzung im Ural: Eindrücke von einem gemeinsamen Forschungsprojekt // Naturwerte in Ost und West. Forschen für eine nachhaltige Entwicklung vom Alpenbogen bis zum Ural / R. Landolt (ed.). Birmensdorf: Eidgenössische Forschungsanstalt WSL. 2000. P. 55–59.
- Steinnes E., Krog H. Mercury, arsenic and selenium fall-out from an industrial complex studied by means of lichen transplants // Oikos. 1977. V. 28. P. 160–164.
- Wells J.M., Brown D.H., Beckett R.P. Kinetic analysis of Cd uptake in Cd-tolerant and intolerant populations of the moss *Rhytidiadelphus squarrosus* (Hedw.) Warnst and the lichen *Peltigera membranacea* (Ach.) Nyl. // New Phytologist. 1995. V. 129. P. 477–486.