



Оригинальная статья

Воздействие эпифитного лишайника *Evernia esorediosa* на биохимические и ростовые процессы в тканях *Pinus sylvestris* на территории Центральной Якутии

И. В. Слепцов[✉], В. В. Михайлов, С. М. Рожина, К. В. Алексеев

Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН, г. Якутск, Российская Федерация
[✉]neroxasg@mail.ru

Аннотация

В исследовании оценивается влияние эпифитного лишайника *Evernia esorediosa* на ростовые характеристики и биохимические процессы у сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в условиях резко-континентального климата Центральной Якутии. В работе впервые показано, что заселение ветвей *P. sylvestris* эпифитным лишайником приводит к миграции усниновой кислоты из талломов *E. esorediosa* в ткани дерева. Методами высокоэффективной жидкостной хроматографии зафиксировано накопление усниновой кислоты (7,5 мкг/г сух. ткани) в ветвях в зоне непосредственного роста эпифитного лишайника *E. esorediosa*, а также обнаружены ее следовые количества в хвое и корневой системе. Установлено, что заселение лишайником статистически достоверно вызывает снижение радиального прироста на 41 % у деревьев опытной группы по сравнению с контрольной, при отсутствии значимых различий в высоте деревьев. Метаболомный анализ (ГХ-МС) выявил значительную перестройку метаболических профилей в ветвях и хвое заселенных деревьев, проявляющуюся в подавлении энергетического метаболизма (снижение концентраций фосфорной, яблочной, янтарной кислот) и биосинтеза аминокислот, жирных кислот и сахаров, а также в активации синтеза защитных веществ, таких как фенольные соединения и терпены. Полученные данные свидетельствуют об аллелопатическом воздействии *E. esorediosa* на *P. sylvestris*, которое проявляется в результате миграции усниновой кислоты из таллома эпифитного лишайника и через опосредованный стресс, вызванный опадением хвои и нарушением фотосинтеза.

Ключевые слова: *Evernia esorediosa*, *Pinus sylvestris*, усниновая кислота, аллелопатия, эпифитные лишайники, метаболомика, радиальный прирост, Центральная Якутия

Финансирование. Работа выполнена при финансовой поддержке РНФ «Воздействие эпифитных лишайников семейства *Parmeliaceae* на ростовые и биохимические процессы деревьев семейства *Pinaceae* на территории криолитозоны» (проект № 24-74-00114).

Благодарности. Авторы выражают благодарность Институту биологических проблем криолитозоны СО РАН за предоставление оборудования (№ 126021217282-8, 126021217283-5).

Для цитирования: Слепцов И.В., Михайлов В.В., Рожина С.М., Алексеев К.В. Воздействие эпифитного лишайника *Evernia esorediosa* на биохимические и ростовые процессы в тканях *Pinus sylvestris* на территории Центральной Якутии. *Природные ресурсы Арктики и Субарктики*. 2026;31(1):128–138. <https://doi.org/10.31242/2618-9712-2026-31-1-128-138> EDN: RAAXZE

Original article

Impact of the epiphytic lichen *Evernia esorediosa* on biochemical and growth processes in *Pinus sylvestris* tissues in Central Yakutia

Igor V. Sleptsov[✉], Vladislav V. Mikhailov, Sakhaiana M. Rozhina, Kirill V. Alekseev

Institute for Biological Problems of Cryolithozone, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Yakutsk, Russian Federation
[✉]neroxasg@mail.ru

Abstract

This study evaluates the influence of the epiphytic lichen *Evernia esorediosa* on growth characteristics and biochemical processes in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) under the sharply continental climate of Central Yakutia. Specifically,

it demonstrates for the first time that colonization of *P. sylvestris* branches by this epiphytic lichen leads to the migration of usnic acid from *E. esorediosa* thalli into tree tissues. High-performance liquid chromatography revealed accumulation of usnic acid (7.5 µg/g dry tissue) in branches at the site of direct *E. esorediosa* growth, as well as trace amounts in needles and the root system. Furthermore, lichen colonization was found to cause a statistically significant 41 % reduction in radial increment in the experimental group compared to the control, whereas no significant differences in tree height were observed. Metabolomic analysis (GC-MS) revealed a substantial restructuring of metabolic profiles in the branches and needles of colonized trees. This was manifested in the suppression of energy metabolism (decreased concentrations of phosphoric, malic, and succinic acids) and biosynthesis of amino acids, fatty acids, and sugars, alongside activation of protective compound synthesis, including phenolic compounds and terpenes. Consequently, the obtained data indicate an allelopathic effect of *E. esorediosa* on *P. sylvestris*, resulting both from the migration of usnic acid from the lichen thallus and from indirect stress caused by needle loss and disruption of photosynthesis.

Keywords: *Evernia esorediosa*, *Pinus sylvestris*, usnic acid, allelopathy, epiphytic lichens, metabolomics, radial increment, Central Yakutia

Funding. This work was supported by the Russian Science Foundation (Grant No. 24-74-00114), project “Impact of epiphytic lichens of the *Parmeliaceae* family on growth and biochemical processes of trees of the *Pinaceae* family in the cryolithozone”.

Acknowledgements. The authors are grateful to the Institute for Biological Problems of the Cryolithozone, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, for providing equipment (No. 126021217282-8, 126021217283-5).

For citation: Sleptsov I.V., Mikhailov V.V., Rozhina S.M., Alekseev K.V. Impact of the epiphytic lichen *Evernia esorediosa* on biochemical and growth processes in *Pinus sylvestris* tissues in Central Yakutia. *Arctic and Subarctic Natural Resources*. 2026;31(1):128–138. (In Russ.); <https://doi.org/10.31242/2618-9712-2026-31-1-128-138> EDN: RAAXZE

Введение

Сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.) является важным компонентом бореальных лесов Центральной Якутии, формируя лесные массивы на песчаных и супесчаных почвах в условиях экстремального резко-континентального климата. *Pinus sylvestris*, произрастающая на территории Центральной Якутии, характеризующейся длительными морозными зимами и коротким вегетационным периодом, демонстрирует высокую экологическую пластичность. Одним из факторов, способных влиять на жизнедеятельность сосны в этих экосистемах, является ее взаимодействие с эпифитными лишайниками, которые заселяются на стволах и ветвях деревьев. Среди них широко распространен кустистый лишайник *Evernia esorediosa*, чье потенциальное воздействие на растения-хозяева остается малоизученным.

Характер взаимоотношений эпифитных лишайников и древесных пород в целом продолжает оставаться предметом научных дискуссий, представления о комменсализме смещаются к признанию потенциального аменсализма посредством аллелопатического влияния [1, 2]. Многочисленные исследования, проведенные на лиственных и хвойных породах в лесах умеренной зоны, показали, что гифы лишайников способны проникать в ткани растения-хозяина и транслоцировать биоактивные вторичные метаболиты, такие как лишайниковые кислоты [3, 4]. Например, было установлено, что виды родов *Evernia* и *Hypo-*

gymnia могут вызывать угнетение роста, деформации тканей и изменения в биохимическом составе у различных видов дуба, бука и ели [5–7]. В последнее время появились работы, демонстрирующие аллелопатическое воздействие эпифитных лишайников на хвойные породы в условиях Якутии. В них показано, что эпифитные лишайники *Evernia esorediosa* и *Physcia alnophila* способны подавлять радиальный и апикальный рост, нарушать ключевые метаболические процессы в тканях *Larix gmelinii*, включая фотосинтез и дыхание [8, 9]. Приведенные работы свидетельствуют о необходимости оценки роли эпифитных лишайников как потенциальных биотических стресс-факторов и для других хвойных пород, в первую очередь для сосны обыкновенной, чья физиологическая реакция на колонизацию *E. esorediosa* до сих пор не была предметом специального исследования.

Целью данного исследования является оценка воздействия эпифитного лишайника *Evernia esorediosa* на ростовые характеристики и биохимические процессы в тканях сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris*) в условиях Центральной Якутии.

Материалы и методы

Объектом исследования являлись *Pinus sylvestris* L., относящаяся к семейству *Pinaceae*, и *Evernia esorediosa* (Müll. Arg.) Du Rietz семейства *Parmeliaceae*. Отбор образцов *Pinus sylvestris* проводился в середине июня 2024 г. в окрест-

ностях г. Якутск. Исследование проводилось в сосновом лесу, произрастающем на плейстоценовой палеотеррасе р. Лена, в 4 км от г. Якутск (62°06'26" с.ш., 129°41'35" в.д.). В месте отбора проб для исследования почвенный покров представлен мерзлотной слабоподзоленной почвой супесчаного механического состава, что характерно для типичных сосновых лесов Центральной Якутии [10]. Климат Центральной Якутии характеризуется как резко-континентальный, что проявляется в исключительно контрастных сезонных изменениях. Регион отличается продолжительной малоснежной зимой и коротким засушливым летом с продолжительным световым днем. Вегетационный период лимитирован ранними заморозками, которые наблюдаются в весенний и осенний сезоны. Значительная инсоляция отмечается в весенне-летний период. Температурный режим варьирует от экстремально низких значений в зимний период (до -60 °C) до высоких летних показателей (до +35 °C) при среднегодовой температуре -8,8 °C. Гидроклиматический режим отличается аридностью: среднегодовое количество осадков составляет 237 мм, из которых около 30 % формирует снежный покров, устойчиво сохраняющийся на протяжении 6–7 месяцев — с середины октября по конец апреля [11].

Образцы для исследований были отобраны в двух группах: деревья, заселенные *Evernia esorediosa* (L1), и контрольная группа (L0) без видимого заселения эпифитными лишайниками. В каждой группе было по 15 деревьев со средней высотой 1,9 м. С каждого дерева отбирались следующие образцы: эпифитный лишайник *E. esorediosa*, ветка, хвоя, комель и корень. Полученные образцы подвергались лиофильному высушиванию в лабораторной лиофильной сушилке Jouan LP 3 (Франция) и затем сохранялись в вакууме в герметичной упаковке.

Образцы спилов *Pinus sylvestris* отбирались у комля дерева. Подсчет годичных колец проводился по среднему радиусу на спиле. Полученные спилы предварительно зачищались и обрабатывались мелкозернистой наждачной бумагой, что гарантирует обнаружение чрезвычайно узких колец, часто имеющих всего один или два ряда клеток. Для увеличения контрастности колец в зачищенную поверхность керна втирался мелко размолотый зубной порошок. Измерение радиального прироста проводили с помощью бинокулярного стереоскопического микроскопа

BRESSER Advance ICD 10x-160x Zoom Stereo-Microscope (Германия) с камерой TouPCam UCMOS08000KPB (Китай) при 10–20-кратном увеличении. Подсчет проводился при помощи программного обеспечения камеры TouPCamView.

Для метаболомного анализа навеску 10 мг измельченного образца тканей *Pinus sylvestris* экстрагировали в 1 мл метанола. Полученный экстракт выпаривали при 40 °C на ротаторном испарителе, сухой остаток растворяли в 50 мкл пиридина. Для получения летучих триметилсилил-производных (ТМС) проводили дериватизацию с использованием 50 мкл N,O-бис-(триметилсилил)-трифторацетамида (BSTFA) в течение 15 мин при 100 °C. Анализ проводили методом газовой хромато-масс-спектрометрии (ГХ-МС) на хроматографе «Маэстро» (Россия) с квадрупольным масс-спектрометром Agilent 5975C (США), колонка HP-5MS, 30 м × 0,25 мм. Для хроматографии использовали линейный градиент температуры от 70 до 320 °C со скоростью нагрева 4 °C/мин при потоке газа (гелий) 1 мл/мин. Сбор данных осуществляли с помощью программного обеспечения Agilent ChemStation. Количественную интерпретацию хроматограмм проводили методом внутренней стандартизации по углеводороду C23. Обработка и интерпретация масс-спектрометрической информации проводилась с использованием стандартной библиотеки NIST 2020. Статистическую обработку метаболомных профилей выполняли методом главных компонент в программе MetaboAnalyst (www.metaboanalyst.ca).

Для количественного определения лишайниковых кислот воздушно-сухие образцы талломов эпифитного лишайника *Evernia esorediosa* измельчали на мельнице IKA M20 (Germany). Для анализа брали 10 мг измельченных талломов лишайника, которые экстрагировали в 1 мл ацетона в течение 24 ч при комнатной температуре (20–25 °C). Лиофилизированные образцы хвои, веток, корней *Pinus sylvestris* измельчали на мельнице IKA M20 (Germany), после чего навески 0,8 г экстрагировали петролейным эфиром в колбе с обратным холодильником при постоянном нагревании в течение 6 ч. Полученный экстракт фильтровали, после чего выпаривали на ротаторном испарителе Heidolph Hei-VAP Value (Germany) до полного испарения петролейного эфира. К высушенному экстракту приливали 1 мл ацетона и экстрагировали на УЗ-бане Elma Elmasonic S30H (Germany). Полученные образцы

центрифугировали при 6000 g в течение 5 минут. Разделение лишайниковых кислот проводили методом ВЭЖХ на приборе Милихром А-02 фирмы «ЭкоНова» (Россия) с обращенно-фазной колонкой 2×75 мм ProntoSIL-C18 AQ (120 Å, 5 мкм). В качестве подвижной фазы «А» использовали 0,1%-й водный раствор уксусной кислоты, «В» – ацетонитрил, градиентный режим элюирования с возрастанием доли «В» от 10 до 50 % в течение 5 мин и от 50 до 100 % – в течение 20 мин при скорости потока 100 мкл/мин и температуре колонки 40 °С. Детектирование осуществляли на длинах волн 210, 230, 240, 260 и 280 нм. Идентификацию проводили, сопоставляя времена удерживания и спектральные отношения пиков на хроматограмме с пиками стандартов лишайниковых веществ из коллекции Ботанического института им. В.Л. Комарова.

Полученные результаты представлены в виде средней арифметической величины и ее стандартного отклонения ($M \pm SD$). Сравнение средних значений выборок проводили методом ANOVA. Значимость отличий от контроля определяли, используя критерий Манна–Уитни при уровне $p < 0,05$. Расчет проводили с помощью пакета AnalystSoft, StatPlus – программа статистического анализа, Vol.2007.

Результаты и обсуждение

Были отобраны образцы *Pinus sylvestris*, заселенные *Evernia esorediosa*, и контрольные образцы без видимых следов эпифитных лишайников. Заселение эпифитного лишайника *E. esorediosa* на *Pinus sylvestris* наблюдалось преимущественно на ветках. Установлено, что места роста эпифитного лишайника *E. esorediosa* характеризуются полным отсутствием живой хвои у *P. sylvestris*. При этом механизм взаимодействия остается не до конца изученным, неизвестно, заселение ветвей эпифитным лишайником происходит вследствие естественного опадения хвои *P. sylvestris* или *E. esorediosa* непосредственно инициирует данный процесс в результате аллелопатического воздействия. Проведенный визуальный осмотр образцов *P. sylvestris* не выявил каких-либо признаков видимых инфекционных заболеваний у исследуемых деревьев. Что касается внешних морфологических характеристик, включая структуру хвои, коры, ветвей, а также высоту и форму крон, все изученные деревья не имели существенных различий независимо от степени покрытия эпифитным лишайником. Все отобранные экзем-

пляры *P. sylvestris* были сопоставимы по высоте, среднее значение которой составило 199 см (рис. 1, а). Показано, что средняя высота деревьев *P. sylvestris* в контрольной группе (L0) и при заселении эпифитным лишайником *E. esorediosa* (L1) статистически достоверно не различались (p -value = 0,067). Анализ годичных колец позволил установить существенные различия в среднем возрасте деревьев *P. sylvestris* (рис. 1, б). Как показали результаты, контрольная группа (L0) имела средний возраст 28 ± 3 года, в то время как возраст деревьев при заселении эпифитным лишайником *E. esorediosa* составил 46 ± 2 года (L1).

Таким образом, деревья *P. sylvestris* при заселении эпифитным лишайником *E. esorediosa* старше на 18 лет контрольной группы (p -value = 0,00001). Особого внимания заслуживает тот факт, что столь значительная разница в возрасте не сопровождалась статистически значимыми различиями в средней высоте деревьев, что указывает на возможную связь между продолжительностью жизни деревьев и их заселением эпифитным лишайником *E. esorediosa* на территории Центральной Якутии. Показано, что в первые пять лет жизни деревьев *P. sylvestris* статистически значимых различий в величине радиального прироста между контрольной (L0) и опытной (L1) группой не обнаружено (p -value = 0,078) (рис. 1, в). Этот факт позволяет сделать вывод, что изначально все деревья развивались в однотипных и одинаково благоприятных условиях.

Однако в последние пять лет жизни *P. sylvestris*, при полной идентичности погодных условий и условий местообитания, была зафиксирована противоположная картина. Наблюдалось статистически достоверное уменьшение радиального прироста при заселении эпифитным лишайником *E. esorediosa* (рис. 1, г). Средний годовой прирост у деревьев *P. sylvestris* группы L1 снизился на 41 % по сравнению с контрольной группой. Таким образом, показано, что при статистически неотличимой высоте деревьев наблюдалось снижение радиального и апикального роста при заселении эпифитным лишайником *E. esorediosa*, что может свидетельствовать о негативном воздействии на ростовые процессы *P. sylvestris*, произрастающего на территории Центральной Якутии.

Исследовано содержание вторичных лишайниковых веществ в талломах *E. esorediosa*, собранных с деревьев *P. sylvestris* (рис. 2). Показано, что в талломах *E. esorediosa* содержание

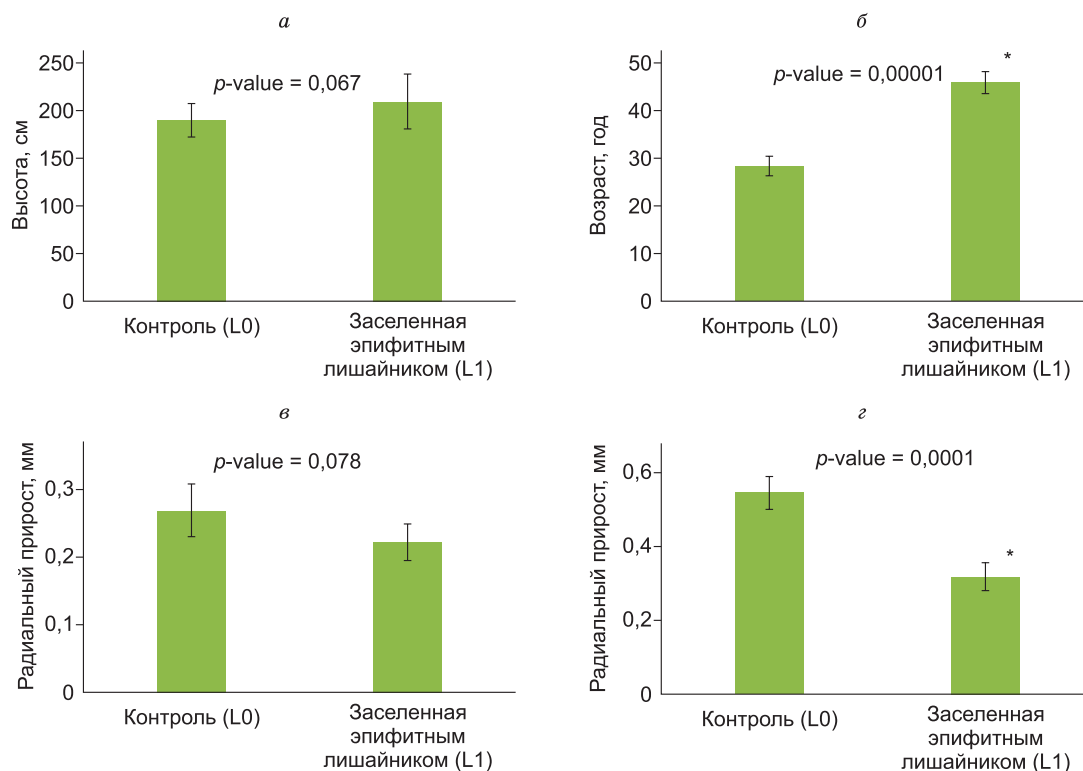


Рис. 1. Высота (а), возраст (б), радиальный прирост в первые (в) и последние (г) 5 лет жизни дерева *Pinus sylvestris* при заселении эпифитным лишайником *Evernia esorediosa* в Центральной Якутии. Различия статистически значимы при $p \leq 0.001$, $n = 15$

Fig. 1. Height (a), age (б), and radial increment in the first (в) and last (г) five years of growth for *Pinus sylvestris* trees colonized by the epiphytic lichen *Evernia esorediosa* in Central Yakutia. Differences are statistically significant at $p \leq 0.001$, $n = 15$



Рис. 2. Содержание усниновой кислоты (УК) в различных тканях *Pinus sylvestris* и талломе эпифитного лишайника *Evernia esorediosa* произрастающей на территории Центральной Якутии. н/о – не обнаружено, сл. – следовые количества, $n = 15$

Fig. 2. Content of usnic acid (UA) in various tissues of *Pinus sylvestris* and the thallus of the epiphytic lichen *Evernia esorediosa* in Central Yakutia. н/о – not detected, сл. – trace

дивариковой и усниновой кислот составляло 15,5 и 14,6 мг/г_{сух.ткани} соответственно.

Изучено содержание усниновой кислоты в хвое, ветках и корнях *P. sylvestris* (см. рис. 2). В ветках *P. sylvestris* на месте роста эпифитного лишайника *E. esorediosa* была обнаружена усниновая кислота, содержание которой составляло 7,5 мг/г_{сух. ткани}. В ветках без видимого заселения эпифитным лишайником, хвое и корнях *P. sylvestris* в группе L1 обнаружены следовые количества УК. В контрольной группе (L0) УК не обнаружена в хвое, ветках и корнях *P. sylvestris*. Диффундирование усниновой кислоты в ветку *P. sylvestris* происходит через псевдогомфы, которыми *E. esorediosa* крепится к дереву.

Миграция лишайниковых кислот из талломов эпифитных лишайников в ткани древесных растений была показана в различных работах. Например, была показана миграция эверновой и усниновой кислот в ткани дуба и бука из талломов *Evernia prunastri*, нарушавшая дифференциацию почек и вызывавшая задержку закладки листьев [5, 6]. Были проведены исследования,

в которых установлена миграция УК из талломов *E. esorediosa* и атранорина из *Physcia alnophila* в ткани *Larix gmelinii* на территории криолитозоны, которая приводила к нарушению биохимических процессов, что в свою очередь вызывало ингибирование ростовых процессов [8, 9].

При этом нами не было обнаружено диварикатовой кислоты в тканях и органах *P. sylvestris*. Это может быть обусловлено тем, что диварикатовая кислота в отличие от усниновой является депсидом со сложной эфирной связью и может подвергаться гидролитическому расщеплению до моноциклических фенолкарбоновых кислот растительными и бактериальными эстеразами, подобно тому, как это было показано в случае танинов [12]. Некоторые моноциклические фенолкарбоновые кислоты лишайников достаточно хорошо растворяются в воде, что обеспечивает им высокую мобильность [13]. Кроме того, ароматические кольца фенолкарбоновых кислот могут быть ферментативно расщеплены до алифатических промежуточных соединений, которые далее могут быть сравнительно легко преобразованы в метаболиты цикла Кребса [14].

Таким образом, показано, что усниновая кислота из талломов *E. esorediosa* проникает в клетки *P. sylvestris* в месте непосредственного роста эпифитного лишайника, но не накапливается в корневой системе, как это было показано для *Larix gmelinii* [8, 9], что может быть связано с иным защитным механизмом.

Было зафиксировано отсутствие хвои на ветках *P. sylvestris*, заселенных эпифитным лишайником *E. esorediosa*, что может быть вызвано проникновением фитотоксичных лишайниковых кислот в ткани дерева. Опад хвои и последующее усыхание пораженной ветви, вероятно, приводят к нарушению дальнейшего транспорта, тем самым изолируя зону интоксикации лишайниковыми кислотами и предотвращая распространение токсичных соединений в другие жизненно важные органы, такие как корневая система и хвоя. Таким образом, данная защитная стратегия ограничения повреждения может обеспечивать защиту остальных частей дерева от миграции фитотоксичных лишайниковых веществ.

Известно, что усниновая кислота оказывает ингибирующее действие на прорастание семян мунга, пшеницы [15], томатов [16] и *Allium fistulosum* [17]. В то же время некоторыми авторами не было обнаружено прямого токсического действия УК на характеристики прорастания сеян-

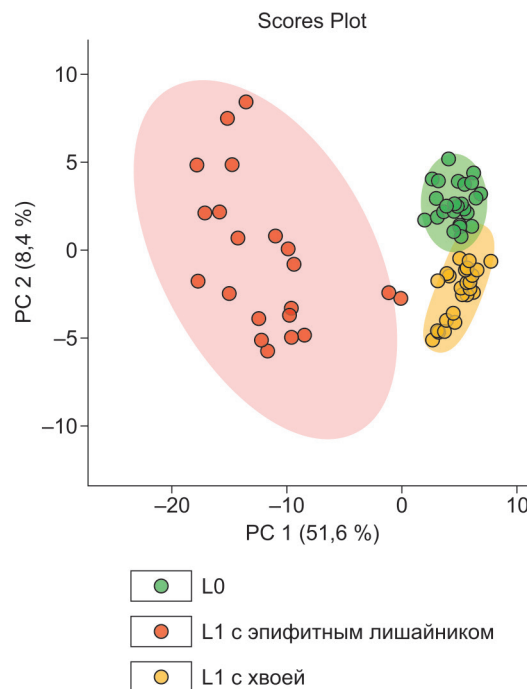


Рис. 3. Распределение метаболомов веток *Pinus sylvestris* при заселении эпифитным лишайником *Evernia esorediosa* в Центральной Якутии, рассчитанное методом главных компонент (PCA)

Fig. 3. Metabolome distribution in *Pinus sylvestris* branches colonized by *Evernia esorediosa* in Central Yakutia, visualized by principal component analysis (PCA)

цев сосны [18], однако другие авторы обнаружили такой эффект для *Picea abies* и *Pinus sylvestris* [2].

Проведен метаболомный анализ образцов веток *P. sylvestris* контрольной группы (L0), группы L1 на месте непосредственного роста *E. esorediosa* и без заселения эпифитным лишайником. Полученный массив данных был обработан с использованием метода PCA (метод главных компонент). Для статистического анализа полученных метаболомных данных были построены графики счетов и нагрузок, включающих 73 наблюдения по 124 метаболитам (рис. 3).

Точки, соответствующие метаболомам веток *P. sylvestris*, сгруппировались в три кластера: контрольная группа (L0), ветки с эпифитным лишайником (L1) и без эпифитного лишайника (L1) (см. рис. 3). Полученное распределение метаболомов демонстрирует, что метаболизм в ветках *P. sylvestris* подвергается воздействию со стороны метаболитов эпифитного лишайника *E. esorediosa*. Это дополнительно подтверждается результатами статистического анализа PERMANOVA, показавшего высокий уровень значимости (p -value = 0,001) между всеми исследуемыми

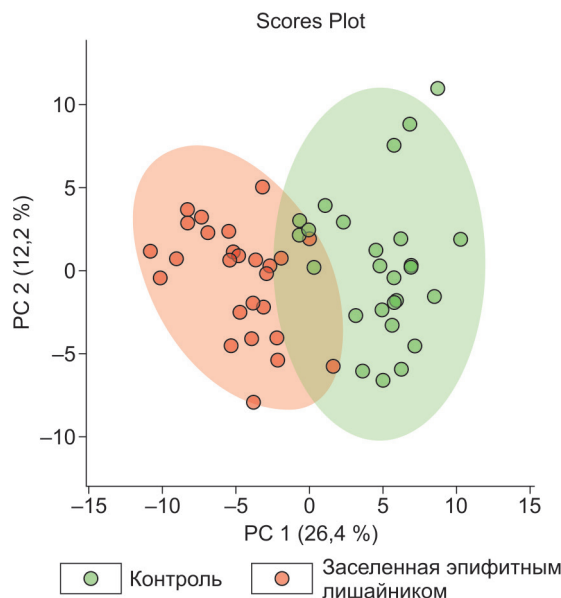


Рис. 4. Распределение метаболомов хвои *Pinus sylvestris* при заселении эпифитным лишайником *Evernia esorediosa* в Центральной Якутии, рассчитанное методом главных компонент (PCA)

Fig. 4. Metabolome distribution in *Pinus sylvestris* needles colonized by *Evernia esorediosa* in Central Yakutia, visualized by principal component analysis (PCA)

группами. Общая объясненная дисперсия для первых двух главных компонент, визуализированных на графике, составила 51 и 8 % соответственно.

Проведен метаболомный анализ образцов хвои *P. sylvestris* контрольной группы (L0) и при заселении эпифитным лишайником *E. esorediosa* (L1). Полученный массив данных был обработан с использованием метода PCA. Для статистического анализа полученных метаболомных данных были построены графики счетов и нагрузок, включающих 52 наблюдения по 120 метаболитам (рис. 4).

Точки, соответствующие метаболомам хвои *P. sylvestris*, сформировали два отчетливых кластера: контрольная группа (L0) и при заселении эпифитным лишайником (L1). Полученное распределение метаболомов демонстрирует, что метаболизм в хвое *P. sylvestris* подвергается воздействию эпифитного лишайника *E. esorediosa*. Это дополнительно подтверждается результатами статистического анализа PERMANOVA, показавшего высокий уровень значимости (p -value = 0,001) между исследуемыми группами. Общая объясненная дисперсия для первых двух главных компонент, визуализированных на графике, составила 26 и 12 % соответственно. Таким образом,

заселение эпифитным лишайником *E. esorediosa* оказывало выраженное воздействие на метаболизм хвои *P. sylvestris*.

Проведен метаболомный анализ образцов корней *P. sylvestris* контрольной группы (L0) и при заселении эпифитным лишайником *E. esorediosa* (L1). Полученный массив данных был обработан с использованием метода PCA. Для статистического анализа полученных метаболомных данных были построены графики счетов и нагрузок, включающих 30 наблюдений по 84 метаболитам (рис. 5).

Точки, соответствующие метаболомам корней *P. sylvestris*, сформировали два кластера (L0 и L1) без отчетливого разделения, что может свидетельствовать о незначительном влиянии эпифитного лишайника *E. esorediosa* на метаболические процессы дерева. Результаты статистического анализа PERMANOVA показали высокий уровень значимости (p -value = 0,001) между всеми исследуемыми группами. Общая объясненная дисперсия для первых двух главных компонент, визуализированных на графике, составила 38 и 12 % соответственно. Таким образом, заселение эпифитным лишайником *E. esorediosa* оказывало отчетливое, но незначительное воздействие на метаболизм корней *P. sylvestris*, которое может быть связано с низкой концентрацией усиновой кислоты в корневой системе.

Проведенный комплексный метаболомный анализ образцов веток, корней и хвои *Pinus sylvestris* выявил органоспецифические изменения метаболических профилей при заселении эпифитным лишайником *E. esorediosa*. Наиболее выраженная кластеризация наблюдается в метаболомах ветвей и хвои с четким разделением на контроль (L0) и опытную группу (L1), что подтверждается результатами PERMANOVA (p -value = 0,001) и визуализировано на графиках главных компонент. Напротив, метаболомы корней демонстрируют менее отчетливое кластерное разделение, что указывает на низкое влияние эпифитного лишайника на подземные органы дерева.

Для более детального изучения метаболитов веток, хвои и корней *P. sylvestris*, вносящих ключевой вклад в наблюдаемую дифференциацию, была построена и проанализирована тепловая карта (рис. 6, 7). Анализ ее показал уменьшение содержания фосфорной, яблочной и янтарной кислот в ветках, хвое и корнях при заселении эпифитным лишайником, что может свидетельствовать об ингибировании цикла трикарбоновых кислот (ЦТК) в тканях *P. sylvestris* [19].

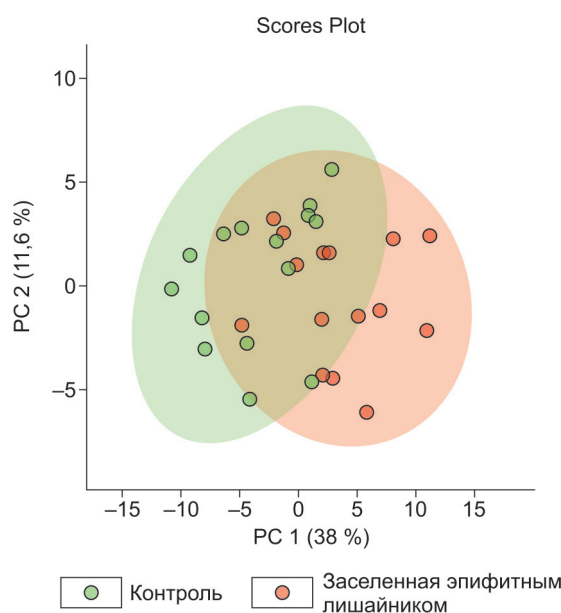


Рис. 5. Распределение метаболитов корней *Pinus sylvestris* при заселении эпифитным лишайником *Evernia esorediosa* в Центральной Якутии, рассчитанное методом главных компонент (PCA)

Fig. 5. Metabolome distribution in *Pinus sylvestris* roots colonized by *Evernia esorediosa* in Central Yakutia, visualized by principal component analysis (PCA)

Известно, что усниновая кислота угнетает фотосинтез, инактивирует реакционные центры ФС II тилакоидов и дестабилизирует их мембраны [20]. В других исследованиях сообщалось, что усниновая кислота ингибирует дыхание в листьях томатов [21]. Также известно, что одним из механизмов цитотоксического действия усниновой кислоты может быть потеря митохондриального мембранного потенциала вследствие разобщения дыхания и окислительного фосфорилирования, приводящая к снижению синтеза АТФ, к повышению пула активных форм кислорода (АФК) и к последующей гибели клеток [22–25].

Усниновая кислота способствует повышению генерации АФК и свободных радикалов в клетках проростков *Lycopersicon esculentum* [16] и *Allium fistulosum* [17], вызывая в организме оксидативный стресс, который сопровождается увеличением активности антиоксидантных ферментов, интенсивности перекисного окисления липидов и снижением фенольных антиоксидантов в клетках.

Зафиксировано снижение концентрации аминокислот, ненасыщенных жирных кислот, моносахаридов и полиолов в ветках, хвое и корнях *P. sylvestris*, что вероятно, связано с нарушением

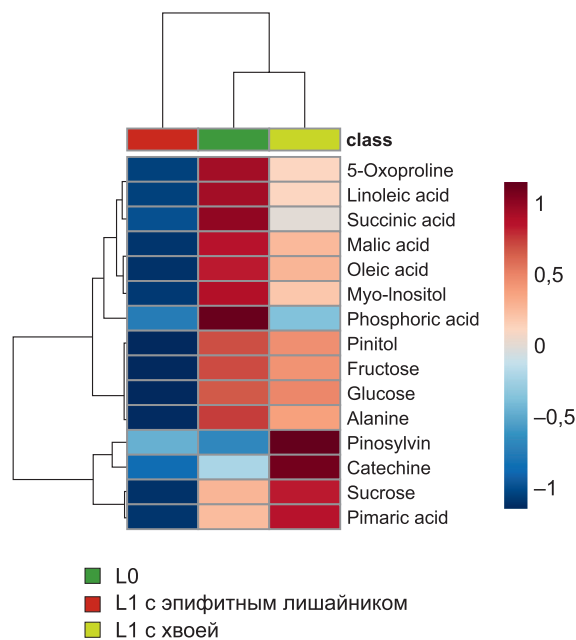


Рис. 6. Тепловая карта основных метаболитов веток *Pinus sylvestris* при заселении эпифитным лишайником *Evernia esorediosa* в Центральной Якутии

Fig. 6. Heat map of basic metabolites in *Pinus sylvestris* branches colonized by the epiphytic lichen *Evernia esorediosa* in Central Yakutia

ростовых и энергетических процессов при заселении эпифитным лишайником.

При этом установлено повышение содержания защитных веществ фенольных соединений и терпенов в корнях, хвое и ветвях в группе L1, что может свидетельствовать об активации защитных механизмов растения при заселении эпифитным лишайником. Известно, что смоляные кислоты и фенольные кислоты защищают хвойные растения при ранении травоядными животными, насекомыми и проникновении грибов [26–28]. Следует отметить, что в ветках группы L1 на месте роста эпифитного лишайника наблюдалось снижение всех исследованных метаболитов, что скорее всего вызвано ее полным высыханием вследствие опадения хвои.

Таким образом, заселение эпифитным лишайником *E. esorediosa* приводит к миграции усниновой кислоты из талломов эпифитного лишайника в ветки *P. sylvestris*. Усниновая кислота, вероятно, способствует опадению хвои, которое в свою очередь приводит к высыханию пораженных ветвей из-за нарушения процессов транспирации. Малые количества усниновой кислоты мигрируют в хвою и корневую систему, что, скорее всего, приводит к нарушению биохимических

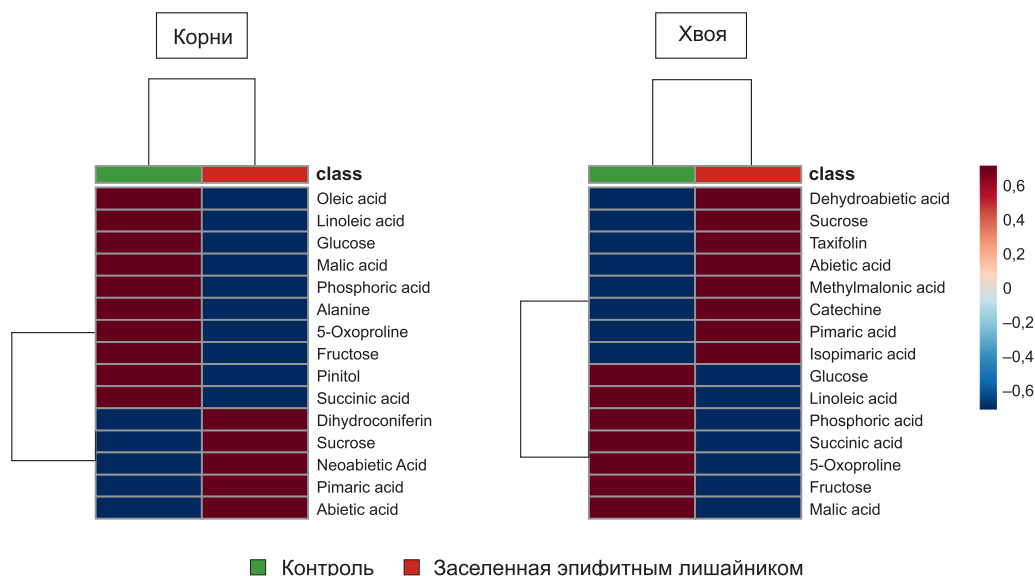


Рис. 7. Тепловая карта основных метаболитов корней и хвои *Pinus sylvestris* при заселении эпифитным лишайником *Evernia esorediosa* в Центральной Якутии

Fig. 7. Heat map of basic metabolites in *Pinus sylvestris* roots and needles colonized by the epiphytic lichen *Evernia esorediosa* in Central Yakutia

путей метаболизма, вследствие чего наблюдается ингибирование радиального и апикального приростов *P. sylvestris*. Замедление ростовых процессов *P. sylvestris* также может быть связано с опосредованным стрессовым воздействием, вызванным высыханием веток и опадением хвои, что в свою очередь приводит к снижению общего фотосинтетического потенциала дерева, а это ведет к углеводному голоданию и дефициту АТФ, необходимого для ростовых процессов. Представленные механизмы воздействия эпифитного лишайника *E. esorediosa* могут вызывать системное подавление энергетического метаболизма (ЦТК) и биосинтеза (аминокислоты, полиолы, жирные кислоты, сахара) во всех исследуемых органах. Наибольшая перестройка метаболизма наблюдается в фотосинтезирующих органах – хвое и живых ветках деревьев, заселенных эпифитным лишайником, которые не только испытывают слабое прямое воздействие урсниновой кислоты, но и вынуждены компенсировать потерю продуктивности высохших веток, одновременно активируя защитные механизмы.

Заключение

Показано, что взаимоотношения эпифитного лишайника *E. esorediosa* и *P. sylvestris* в Центральной Якутии носят не комменсальный, а аменсаль-

ный характер в результате аллелопатии. Аллелопатическое воздействие проявляется в результате миграции фитотоксичной урсниновой кислоты из талломов эпифитного лишайника *E. esorediosa* в ткани ветвей *P. sylvestris*. Проникновение урсниновой кислоты, вероятно, вызывает локальное опадение хвои на заселенных лишайником ветках, что ведет к их последующему усыханию вследствие нарушения транспирации и фотосинтеза. Опадение хвои и изоляция пораженной ветви могут быть видоспецифичной защитной реакцией организма, предотвращающей значительное распространение фитотоксина в жизненно важные органы, такие как хвоя, не заселенные ветви и корневая система. Заселение эпифитным лишайником *E. esorediosa* вызывает статистически достоверное замедление радиального и апикального прироста деревьев *P. sylvestris*, произрастающих на территории Центральной Якутии, которое может быть вызвано нарушением биохимических процессов, связанных с миграцией урсниновой кислоты в различные органы *P. sylvestris*. Установлена миграция урсниновой кислоты в хвою, ветки и корневую систему *P. sylvestris*. Вследствие этого наблюдается выраженная перестройка метаболизма в фотосинтезирующих органах – хвое и незаселенных ветках, где зафиксировано ингибирование цикла трикарбо-

новых кислот (снижение концентраций яблочной и янтарной кислот) и ключевых метаболитов (аминокислот, сахаров, жирных кислот). Показана неспецифическая ответная реакция организма *P. sylvestris* на биотический стресс, проявляющаяся в повышении синтеза фенольных соединений и терпенов в тканях дерева. Это свидетельствует о глубоком подавлении как энергетического метаболизма, так и биосинтетических процессов, что, в свою очередь, является причиной выявленного ингибирования радиального и апикального приростов. Таким образом, заселение эпифитным лишайником *E. esorediosa*, приводящее к замедлению апикального и радиального прироста, нарушению биохимических процессов в тканях организма, может вызывать снижение жизнеспособности и конкурентоспособности *P. sylvestris*, что в конечном итоге может привести к гибели дерева.

Список литературы / References

1. Kalra R., Conlan X.A., Goel M. Lichen allelopathy: a new hope for limiting chemical herbicide and pesticide use. *Biocontrol Science and Technology*. 2021;31(5):456–470. <https://doi.org/10.1080/09583157.2021.1901071> EDN: CWERHM
2. Pizňák M., Bačkor M. Lichens affect boreal forest ecology and plant metabolism. *South African Journal of Botany*. 2019;124:530–539. <https://doi.org/10.1016/j.sajb.2019.06.025> EDN: VHMJME
3. Ascaso C., Gonzalez C., Vicente C. Epiphytic *Evernia prunastri* (L.) ach.: ultrastructural facts. *Cryptogamie, Bryologie, Lichénologie*. 1980;1(1):43–51.
4. Legaz M.E., Monsó M.A., Vicente C. Harmful effects of epiphytic lichens on trees. *Recent Research Developments in Agronomy & Horticulture*. 2004;1:1–10.
5. Legaz M.E., Perez-Urria E., Avalos A., Vicente C. Epiphytic lichens inhibit the appearance of leaves in *Quercus pyrenaica*. *Biochemical Systematics and Ecology*. 1988;16(3):253–259. [https://doi.org/10.1016/0305-1978\(88\)90002-6](https://doi.org/10.1016/0305-1978(88)90002-6)
6. Monsó M.A., Legaz M.E., Vicente C. A biochemical approach to the hemiparasitic action of the epiphytic lichen *Evernia prunastri* on *Betula pendula*. *Annales Botanici Fennici*. 1993;30(4):299–303.
7. Latkowska E., Chrapusta E., Bober B., et al. Allelopathic effects of epiphytic lichen *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl. colonization on the spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) bark. *Allelopathy Journal*. 2015;35(1):129–138.
8. Sleptsov I.V., Rozhina S.M., Prokopiev I.A., et al. Do epiphytic lichens negatively impact their hosts through allelopathy? The effect of *Evernia esorediosa* on growth and biochemical processes of *Larix gmelinii*. *Tree Physiology*. 2023;43(12):2076–2084. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpad106> EDN: XXIMWE
9. Sleptsov I.V., Rozhina S.M., Prokopiev I.A., et al. The allelopathic effect of the epiphytic lichen *Physcia alnophila* on biochemical and growth processes in the tissues of *Larix gmelinii* in the cryolithozone. *Forests*. 2025;16(5):711. <https://doi.org/10.3390/f16050711> EDN: EJAAC
10. Тимофеев П.А., Исаев А.П., Щербakov И.П. и др. *Леса среднетаежной подзоны Якутии*. Якутск : ЯНЦ СО РАН; 1994. 144 с.
- Timofeev P.A., Isaev A.P., Shcherbakov I.P., et al. *Forests of the middle taiga subzone of Yakutia*. Yakutsk: YaSc SB RAS; 1994. 140 p. (In Russ.)
11. Гаврилова М.К. *Климат Центральной Якутии*. Якутск: Якутское книжное издательство; 1973. 120 с. EDN: VSLBIF
- Gavrilova M.K. *Climate of Central Yakutia*. Yakutsk: Yakut Publishing House; 1973. 120 p. EDN: VSLBIF (In Russ.)
12. Chandrasekaran M., Beena P.S. Tannase: source, biocatalytic characteristics, and bioprocesses for production. In: Antonio T. (ed.) *Marine Enzymes for Biocatalysis*. Woodhead Publishing; 2013, pp. 259–283. <https://doi.org/10.1533/9781908818355.3.259>
13. Zagorskina N.V., Nikolaeva T.N., Lapshin P.V., et al. Water-soluble phenolic compounds in lichens. *Microbiology*. 2013;82(4):445–452. <https://doi.org/10.1134/S0026261713030132> EDN: PMVTP
14. Chowdhury S.P., Khanna S., Verma S.C., Tripathi A.K. Molecular diversity of tannic acid degrading bacteria isolated from tannery soil. *Journal of Applied Microbiology*. 2004;97(6):1210–1219. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2672.2004.02426.x>
15. Dalvi R., Singh B., Salunkhe D. Physiological and biochemical investigations on the phytotoxicity of usnic acid. *Phyton*. 1972;29(1-2):63–72.
16. Latkowska E., Bialczyk J., Lechowski Z., Czaja-Prokop U. Responses in tomato roots to stress caused by exposure to (+)-usnic acid. *Allelopathy Journal*. 2008;21(2):239–252.
17. Prokopiev I.A., Filippova G.V. Effect of (+) and (–) usnic acid on physiological, biochemical, and cytological characteristics of *Allium fistulosum* seeds. *Russian Journal of Plant Physiology*. 2020;67(6):1046–1053. <https://doi.org/10.1134/S102144372006014X> EDN: QFHHOJ
18. Kytöviita M.M., Stark S. No allelopathic effect of the dominant forest-floor lichen *Cladonia stellaris* on pine seedlings. *Functional Ecology*. 2009;23(2):435–441. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2008.01508.x>
19. Panchal P., Miller A.J., Giri J. Organic acids: versatile stress-response roles in plants. *Journal of Experimental Botany*. 2021;72(11):4038–4056. <https://doi.org/10.1093/jxb/erab104> EDN: KOMSDC
20. Endo T., Takahagi T., Kinoshita Y., et al. Inhibition of photosystem II of spinach by lichen-derived depsides. *Bioscience, Biotechnology, and Biochemistry*. 1998;62(10):2023–2027. <https://doi.org/10.1271/bbb.62.2023>
21. Latkowska E., Lechowski Z., Bialczyk J., Pilarski J. Photosynthesis and water relations in tomato plants cultivated long-term in media containing (+)-usnic acid. *Journal of Chemical Ecology*. 2006;32(9):2053–2066. <https://doi.org/10.1007/s10886-006-9128-6> EDN: YANJTL
22. Wang H., Xuan M., Huang C., Wang C. Advances in research on bioactivity, toxicity, metabolism, and pharmacokinetics of usnic acid in vitro and in vivo. *Molecules*. 2022;27(21):7469. <https://doi.org/10.3390/molecules27217469> EDN: QRHJJY
23. Einarsdóttir E., Groeneweg J., Björnsdóttir G., et al. Cellular mechanisms of the anticancer effects of the lichen compound usnic acid. *Planta Medica*. 2010;76(10):969–974. <https://doi.org/10.1055/s-0029-1240851>
24. Han D., Matsumaru K., Rettori D., Kaplowitz N. Usnic acid-induced necrosis of cultured mouse hepatocytes: inhibition of mitochondrial function and oxidative stress. *Biochemical Pharmacology*. 2004;67(3):439–451. <https://doi.org/10.1016/j.bcp.2003.09.032>
25. Pramyothin P., Janthasoot W., Pongnimitprasert N., et al. Hepatotoxic effect of (+) usnic acid from *Usnea siamensis*

Wainio in rats, isolated rat hepatocytes and isolated rat liver mitochondria. *Journal of Ethnopharmacology*. 2004;90(2-3): 381–387. <https://doi.org/10.1016/j.jep.2003.10.019>

26. Mageroy M.H., Nagy N.E., Steffenrem A., et al. Conifer defences against pathogens and pests—mechanisms, breeding, and management. *Current Forestry Reports*. 2023;9:73–88. <https://doi.org/10.1007/s40725-023-00201-5> EDN: DGJNCW

27. Zulak K.G., Bohlmann J. Terpenoid biosynthesis and specialized vascular cells of conifer defense. *Journal of Inte-*

grative Plant Biology. 2010;52(1):86–97. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7909.2010.00910.x>

28. Kumar S., Abedin M.M., Singh A.K., Das S. Role of phenolic compounds in plant-defensive mechanisms. In: Lone, R., Shuab, R., Kamili, A. (eds) *Plant Phenolics in Sustainable Agriculture*. Springer, Singapore. https://doi.org/10.1007/978-981-15-4890-1_22

Об авторах

СЛЕПЦОВ Игорь Витальевич, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, отдел экологической и медицинской биохимии, биотехнологии, Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН, <https://orcid.org/0000-0002-5980-579X>, ResearcherID: J-7736-2018, Scopus Author ID: 57200540770, SPIN: 9348-8311, e-mail: neroxasg@mail.ru

МИХАЙЛОВ Владислав Васильевич, младший научный сотрудник, отдел экологической и медицинской биохимии, биотехнологии, Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН, <https://orcid.org/0000-0003-4498-7743>, Researcher ID: AAC-2800-2022, Scopus Author ID: 57290621700, SPIN: 3425-7510, e-mail: nethrezim@mail.ru

РОЖИНА Сахаяна Михайловна, кандидат биологических наук, научный сотрудник, отдел экологической и медицинской биохимии, биотехнологии, Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН, <https://orcid.org/0000-0001-7223-9297>, ResearcherID: AAO-3383-2020, Scopus Author ID: 57208332809, SPIN: 7002-5247, e-mail: sahayana-rozhina@mail.ru

АЛЕКСЕЕВ Кирилл Васильевич, инженер-исследователь, отдел ботанических исследований, Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН, <https://orcid.org/0000-0002-2375-7618>, ResearcherID: NYS-2440-2025, Scopus Author ID: 59919972400, SPIN: 5719-0735, e-mail: alkirill1993@mail.ru

Вклад авторов

Слепцов И.В. – разработка концепции, методология, визуализация, редактирование рукописи; **Михайлов В.В.** – разработка концепции, методология, создание черновика рукописи, биохимический анализ биологического материала; **Рожина С.М.** – редактирование рукописи, проведение статистического анализа, визуализация; **Алексеев К.В.** – проведение исследования радиального прироста деревьев, проведение статистического анализа

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

About the authors

SLEPTSOV, Igor Vitalievich, Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Department of Environmental and Medical Biochemistry, Biotechnology, Institute for Biological Problems of Cryolithozone, Siberian Branch of the RAS, <https://orcid.org/0000-0002-5980-579X>, ResearcherID: J-7736-2018, Scopus Author ID: 57200540770, SPIN: 9348-8311, e-mail: neroxasg@mail.ru

MIKHAILOV, Vladislav Vasilevich, Junior Researcher, Department of Environmental and Medical Biochemistry, Biotechnology, Institute for Biological Problems of Cryolithozone, Siberian Branch of the RAS, <https://orcid.org/0000-0003-4498-7743>, Researcher ID: AAC2800-2022, Scopus Author ID: 57290621700, SPIN: 7002-5247, e-mail: nethrezim@mail.ru

ROZHINA, Sakhaiana Mikhailovna, Cand. Sci. (Biol.), Researcher, Department of Environmental and Medical Biochemistry, Biotechnology, Institute for Biological Problems of Cryolithozone, Siberian Branch of the RAS, <https://orcid.org/0000-0001-7223-9297>, ResearcherID: AAO-3383 2020, Scopus Author ID: 57208332809, SPIN: 7002-5247, e-mail: sahayana-rozhina@mail.ru

ALEKSEEV, Kirill Vasilevich, Research Engineer, Department of Botanical Research, Institute for Biological Problems of Cryolithozone, Siberian Branch of the RAS, <https://orcid.org/0000-0002-2375-7618>, ResearcherID: NYS-2440-2025, Scopus Author ID: 59919972400, SPIN: 5719-0735, e-mail alkirill1993@mail.ru

Authors' contribution

Sleptsov I.V. – conceptualization, methodology, visualization, writing – review & editing; **Mikhailov V.V.** – conceptualization, methodology, writing – original draft, biochemical analysis of biological material; **Rozhina S.M.** – writing – review & editing, statistical analysis, visualization; **Alekseev K.V.** – investigation of tree radial increment, statistical analysis

Conflict of interest

The authors declare no conflict of interest.

Поступила в редакцию / Submitted 03.12.2025

Поступила после рецензирования / Revised 02.02.2026

Принята к публикации / Accepted 19.02.2026