

**Состояние лишайниково-сосновой эпифитной микробиоты
в районе бывшего объекта уничтожения химического оружия**

© 2026. Л. И. Домрачева^{1,2}, д. б. н., профессор,
Т. Я. Ашихмина^{2,3}, д. т. н., зав. лабораторией, г. н. с.,
Е. А. Домнина^{1,2}, к. б. н., доцент, н. с.,
А. И. Коротких¹, ст. преподаватель,
Л. В. Трефилова¹, к. б. н., доцент, А. Л. Ковина¹, к. б. н., доцент,
А. С. Тимонов^{2,3}, вед. инженер,

¹Вятский государственный агротехнологический университет,
610017, Россия, г. Киров, Октябрьский пр., д. 133,

²Институт биологии Коми научного центра
Уральского отделения Российской академии наук,
167982, Россия, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28,

³Вятский государственный университет,
610000, Россия, г. Киров, ул. Московская, д. 36,
e-mail: anastasi0103@yandex.ru, ecolab2@gmail.com

В статье представлена характеристика эпифитных микробных комплексов лишайника *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl (Parmeliaceae) и коры сосны *Pinus sylvestris* L., на которой произрастает лишайник, собранных на участках, расположенных на разном удалении от бывшего объекта хранения и уничтожения химического оружия (ХО) «Марадыковский». Установлено, что численность эпифитной микробиоты *H. physodes* и субстрата её произрастания различается как между разными участками отбора, так и между талломами лишайника и корой. Между численностью эпифитной микробиоты лишайника и коры сосны существует высокая положительная корреляционная связь ($r = 0,98-0,92$). При всех существенных количественных отличиях эпифитных сообществ лишайника и коры сосны основным структурным элементом их стабильно выступают бактерии-аммонификаторы. Отмечена зависимость, согласно которой таллом лишайника *H. physodes*, обладающая высокой метаболической активностью, заселён различными группами эпифитных микроорганизмов. Проведённый химический анализ, направленный на определение содержания основных химических элементов в талломах лишайника, также выявил неоднородность их содержания в талломах на исследуемых участках. Известно, что любые экологически обусловленные изменения биохимического состава субстрата (слоевищ лишайника и коры сосны) отражаются на численности и структуре микробного комплекса. Выявлена максимальная заселённость таллома эпифитной микробиотой в варианте с лишайником *H. physodes* на сосне с участка, расположенного недалеко от бывшего объекта уничтожения ХО, при минимальном содержании в нём тяжёлых металлов (ТМ) и высоком уровне макро- и микроэлементов. На участке, расположенном вблизи от бывшего объекта хранения ХО и железнодорожной магистрали федерального значения, выявлена минимальная численность микроорганизмов и более высокое содержание ТМ. Подобное изменение численности и структуры микробного комплекса свидетельствует о влиянии техногенной нагрузки различного характера на развитие микробиоты, что может использоваться при проведении экологического мониторинга как диагностический признак трансформации среды.

Ключевые слова: *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl., кора *Pinus sylvestris* L., эпифитные микроорганизмы, холобионты.

**The state of the lichen-pine epiphytic microbiota
in the area of a former chemical weapons destruction facility**

© 2026. L. I. Domracheva^{1,2} ORCID: 0000-0002-7104-3337, T. Ya. Ashikhmina^{2,3} ORCID: 0000-0003-4919-0047,
E. A. Domnina^{1,2} ORCID: 0000-0002-5063-8606, A. I. Korotkikh¹ ORCID: 0000-0002-0700-371X,
L. V. Trefilova¹ ORCID: 0000-0002-9932-5803, A. L. Kovina¹ ORCID: 0000-0003-0503-3402,
A. S. Timonov^{2,3} ORCID: 0000-0001-8560-3051

¹Vyatka State Agrotechnological University,
133, Oktyabrskiy Prospekt, Kirov, Russia, 610017,

²Institute of Biology of the Komi Science Centre
of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences,
28, Kommunisticheskaya St., Syktyvkar, Russia, 167982,

The article presents the characteristics of epiphytic microbial complexes of the *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl (Parmeliaceae) lichen and on the *Pinus sylvestris* L. bark, on which the lichen grows. The samples were collected in the sites located at different distances from the former chemical weapons (CW) storage and destruction facility “Maradykovsky”. It was established that the abundance of the epiphytic microbiota of *H. physodes* and the substrate of its growth varies both between different sampling sites and between lichen thalli and bark. There is a high positive correlation between the abundance of epiphytic microbiota of the lichen and pine bark ($r = 0.98-0.92$). Despite all the significant quantitative differences between the epiphytic communities of lichen and pine bark, ammonifying bacteria consistently act as their main structural element. A relationship was noted whereby the thallus of the lichen *H. physodes*, possessing high metabolic activity, is populated by various groups of epiphytic microorganisms. A chemical analysis aimed at determining the content of essential chemical elements in the lichen thalli also revealed heterogeneity in their accumulation in the thalli across the study sites. It is known that any environmentally induced changes in the biochemical composition of the substrate (lichen thalli and pine bark) affect the abundance and structure of the microbial community. A probable association ($p = 0.008$) was established between the maximum thallus colonization by epiphytic microbiota in *H. physodes* lichen variant on a pine tree from a site located near a former chemical weapons destruction facility, which had minimal heavy metal (HM) content and high levels of macro- and microelements, and the microbiome of this lichen from a site located near a former chemical weapons storage facility and a federal railway line, where minimal microbial populations and higher HM content were detected. Such a change in the abundance and structure of the microbial complex indicates the influence of various technogenic loads on the development of the microbiota, which can be used in environmental monitoring as a diagnostic indicator of environmental transformation.

Keywords: *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl., *Pinus sylvestris* L. bark, epiphytic microorganisms, holobionts.

Расширение экологических ниш организмов неизменно сопровождается возрастанием видового разнообразия и формированием новых консортивных связей. Высшие растения, а именно их надземные и подземные части, выступают в качестве благоприятной экониши для некоторых групп микроорганизмов и низших растений, в том числе лишайников [1]. Обитателей надземной части растений, связанных с хозяином отношениями типа комменсализма, называют эпифитами [2]. В настоящее время всё большее внимание исследователей привлекает концепция хологена, согласно которой растения и животные утрачивают статус автономных организмов [3, 4]. Вместо этого они рассматриваются в качестве биологических систем, объединяющих генофонд хозяина и геномы симбиотических микроорганизмов. В рамках хологеномной теории холобионтом называют интегративную структуру, в которой хозяин и вся связанная с ним микробиота функционируют как единое целое [5, 6]. В системе «хозяин – микробиом», согласно этой концепции, именно холобионты и их хологеномы следует считать единицей организации живых систем. Для всех многоклеточных организмов характерно присутствие разнообразной микробиоты, причём нередко количество микробных клеток и суммарный генетический материал микросимбионтов значительно превышают таковые у хозяина. Как геном хозяина, так и геном ассоциированной

микробиоты способны наследоваться в ряду поколений, причём с определённой воспроизводимостью. Именно это свойство, в конечном счёте, и придаёт холобионту его уникальные черты. Ведущую роль в адаптационных механизмах и эволюционных преобразованиях холобионта выполняет его микробиом, что объясняется гораздо более высокой скоростью реагирования микробного компонента на флуктуации внешних условий по сравнению с геномом хозяина [7, 8].

Примечательно, что в экологии встречается феномен «тройственного единства», когда лишайники, каждый из которых несёт свой собственный эпифитный микробиом, колонизируют древесные стволы, выступая по отношению к ним в качестве эпифитов [9, 10]. При этом кора деревьев является также средой обитания для поверхностных микроорганизмов. В литературе представлены исследования, демонстрирующие тесную взаимосвязь между возрастной динамикой древесных пород и развитием эпифитного лишайникового покрова [11, 12]. Характер отношений между лишайниками и деревьями, выступающими в качестве субстрата, обусловлен совокупностью абиотических и биотических факторов, климатическими условиями, сезонностью, специфической экзометаболитов лишайника и высшего растения, особенностями химических и физических свойств коры деревьев [13]. Если морфометрическая изменчивость лишайников

достаточно широко представлена в опубликованных работах, то микробиомы лишайников и их субстратов остаются почти не изученными [14, 15]. Между тем морфометрические перестройки талломов как носителей поверхностной микробиоты и сопутствующие изменения их биохимических свойств могут непосредственно регулировать обилие и таксономическое разнообразие эпифитных организмов [16, 17]. Поэтому изучение количественного и группового состава эпифитных микробных комплексов лишайников и коры сосны, их химического состава открывает перспективу для применения в биодиагностике наряду с традиционными индикаторными системами. Данный подход актуален в биологическом мониторинге территорий экологически опасных объектов, особенно в постэксплуатационный период, так как эпифитные лишайники отличаются медленным метаболизмом и в течение длительного времени сохраняют последствия воздействия загрязнения атмосферного воздуха.

Целью работы является сравнительный анализ численности, структуры и состава эпифитной микробиоты лишайника *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl. и его субстрата – коры сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* L., собранных с различных участков на территории, прилегающей к бывшему объекту уничтожения химического оружия.

Объекты и методы исследований

В Кировской области в 2015 г. завершена деятельность объектов хранения и уничтожения химического оружия (ХУХО) «Марядыковский». В настоящее время на данной территории создаётся производственно-технический комплекс (ПТК) по утилизации отходов I–II классов опасности. До начала деятельности объекта уничтожения химического оружия (ОУХО) была разработана система государственного экологического мониторинга, включающая 145 участков, на которых регулярно осуществлялись наблюдения за состоянием природных сред (почвы, атмосферного воздуха, поверхностных вод) и растительных объектов. После завершения функционирования объектов ХУХО в 2015 г. экологический мониторинг на данной территории продолжается до настоящего времени.

В 2025–2026 гг. одним из объектов исследования был эпифитный листоватый лишайник гипогимния вздутая (*Hypogymnia physodes* (L.) Nyl.), произрастающий на коре сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.).

Лишайник отбирали на четырёх участках, входящих в систему экологического мониторинга. Участки расположены в направлении преобладающих ветров на данной территории: в южном, юго-восточном и северном, северо-восточном. Два участка (016 и 019) находятся к югу от бывших объектов ХУХО. Один из них (019) расположен в 890 м к югу от границы ОУХО и в 100 м к северу от железнодорожной магистрали федерального значения, другой участок (016) находится в 300 м к югу от этой магистрали. Два других участка располагаются к северу от бывших ОУХО: участок 004 находится на расстоянии 300 м от границы бывшего объекта УХО, а участок 244 – на расстоянии 1,1 км от него [18, 19] (рис. 1).

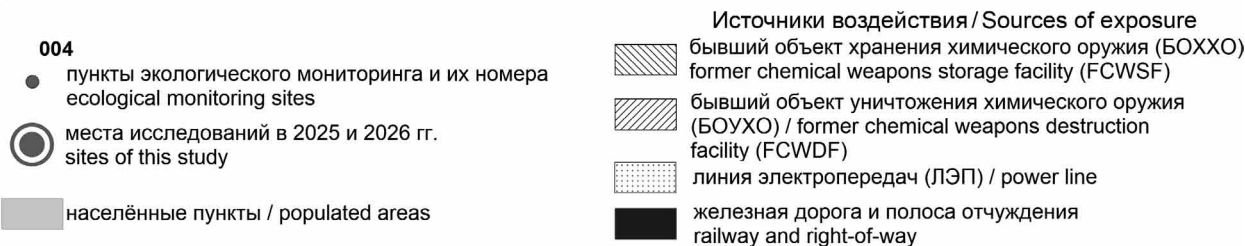
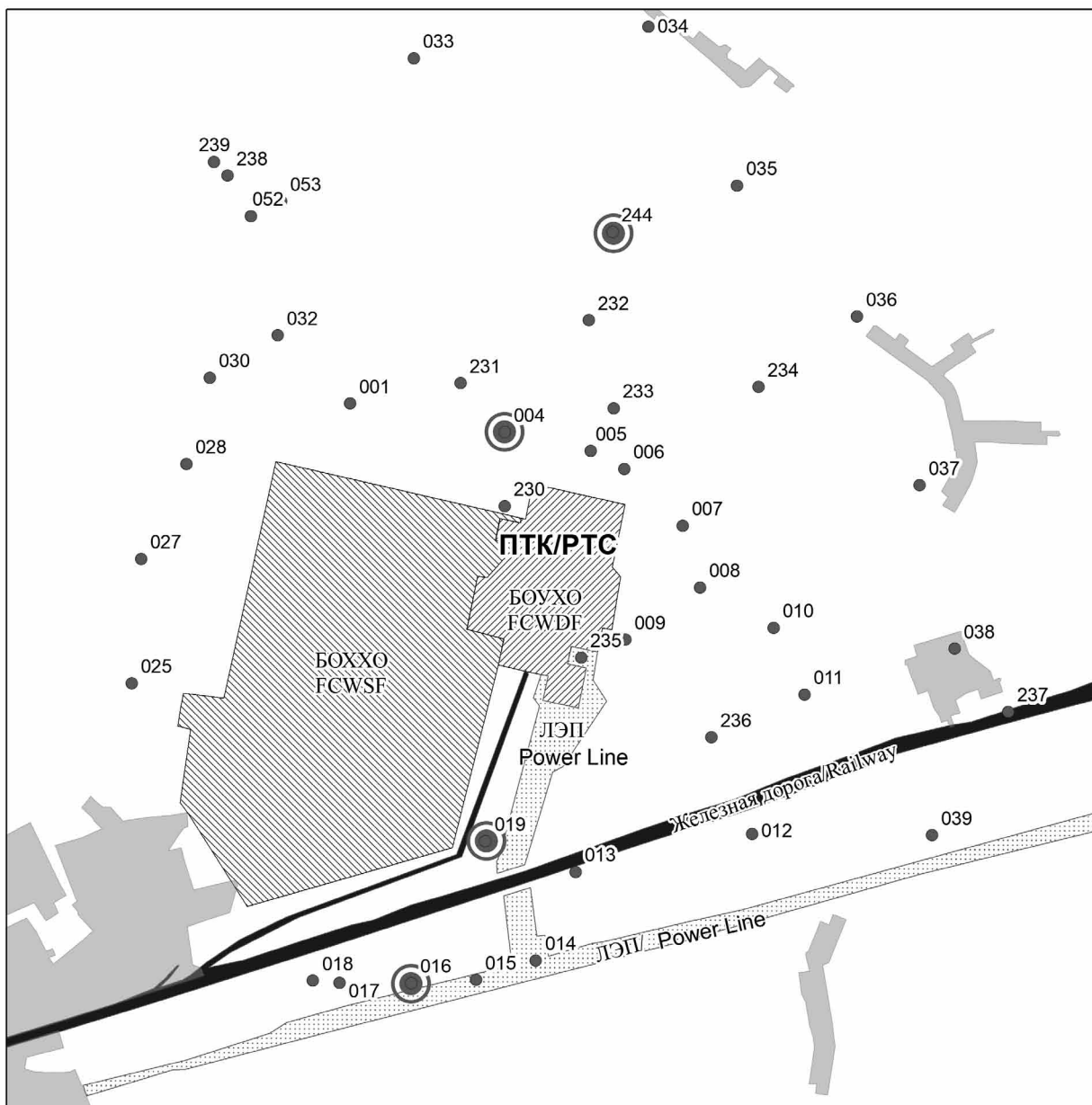
На исследуемых участках отбирали талломы *H. physodes* совместно с субстратом – корой *P. sylvestris* на высоте 1,0–1,5 м со всех сторон ствола не менее чем с 10 деревьев и объединяли в одну пробу. Общая масса каждой пробы лишайников, включая субстрат, составляла от 100 до 150 г.

Талломы лишайника отделяли от коры. Для определения численности эпифитных микроорганизмов в талломах лишайника и коре сосны применяли процедуру сепарации, основанную на отделении поверхностных микроорганизмов от субстратов при помощи смывов на качающей мешалке типа ЛАБ-ПУ-02 (Россия). Микробиологический анализ поверхностных смывов проводили методом последовательных разведений с дальнейшим высевом на селективные питательные среды: ГРМ-агар для бактерий-аммонификаторов, Эшби – для азотфиксаторов, Чапека – для микромицетов. Посев на каждую питательную среду проведён в трёхкратной повторности. Подсчёт выросших колоний после инкубации осуществлялся на 5–7 сутки.

Для проведения химического анализа талломы лишайника высушивали до воздушно-сухого состояния, отделяли от субстрата (коры сосны) и готовили навески массой по 10 г.

Элементный состав образцов талломов лишайника определяли атомно-эмиссионным (АЭС) и масс-спектральными методами анализа (МС) в соответствии с методикой измерений НСАМ № 499 – АЭС/МС в Аналитическом испытательном центре ФГБУН «Институт проблем технологии микроэлектроники и особо чистых материалов РАН» (АСИЦ ИПТМ РАН, г. Черноголовка, Московская обл.).

Статистическую обработку результатов проводили с использованием программы



ПТК - производственно-технический комплекс / PTC - production and technical complex

Рис. 1. Схема расположения участков исследований
Fig. 1. Research site layout

Microsoft Excel. В таблицах и на рисунках, представленных в работе, указаны средние значения и стандартные отклонения. Также проведён корреляционный анализ между численностью эпифитных микробиомов лишайника и коры сосны.

Результаты и обсуждение

Численность и структура эпифитных микробных комплексов лишайника *H. physodes*. Результаты микробиологического анализа показали, что эпифитная микробиота листоватого лишайника характеризуется неодинаковым количественным обилием (рис. 2). На поверхности талломов лишайника *H. physodes*, отобранного на сосне с участка 004, суммарное обилие микроорганизмов в 2 и в 3 раза выше, чем в вариантах с участков 016, 019, 244. При этом в структуре эпифитных микроорганизмов на участке 004 в талломах лишайника преобладающее значение имели бактерии-аммонификаторы; доминирование которых ранее отмечалось в структуре эпифитной микробиоты других листоватых лишайников [20].

В талломах лишайника на участках 019 и 244 доминантной группой микроорганизмов оказались азотфиксаторы (рис. 3).

Анализ диаграмм (рис. 3) позволяет сделать вывод о том, что наиболее богата бактериями-аммонификаторами микробиота лишайника на участке 004 – самом ближнем к ОУХО, где с 2006 по 2015 гг. уничтожались фосфорорганические отравляющие вещества, содержащие мышьяк, серу и азот. В пробах лишайников, отобранных с сосны обыкновенной на более дальних от ОУХО участках (016, 019 и 244) в большей степени проявляют себя бактерии-азотфиксаторы.

Результаты химического анализа талломов лишайника *H. physodes*. Данные по содержанию тяжёлых металлов (ТМ) свидетельствуют о низкой концентрации их в талломах лишайника (табл. 1). Содержание хрома в лишайнике варьировало от 1,4 мг/кг сухой массы на участке 244 до 2,5 мг/кг – на участке 019. Наиболее высокое содержание кобальта (0,28 мг/кг), меди (4,8 мг/кг) и кадмия (0,46 мг/кг) также отмечено в пробе с участка 019, наиболее близко расположенного к объекту хранения химического оружия (ОХХО) и железнодорожной магистрали. Известно, что железнодорожный транспорт является источником загрязнения окружающей среды ТМ [18]. Образец лишайника с участка 004, расположенного с северной стороны от быв-

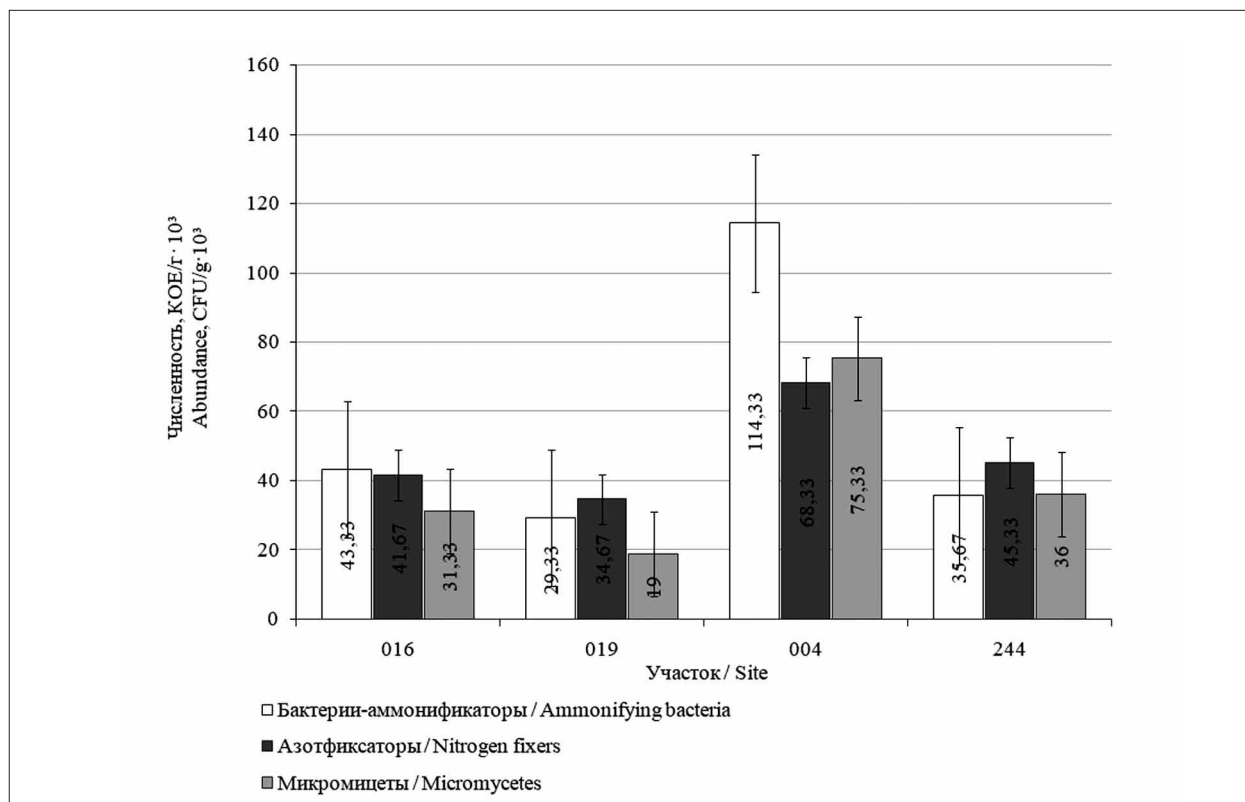


Рис. 2. Численность эпифитной микробиоты лишайника *H. physodes* (L.) Nyl. на разных участках
 Fig. 2. The abundance of *H. physodes* (L.) Nyl. epiphytic microbiota in different sites

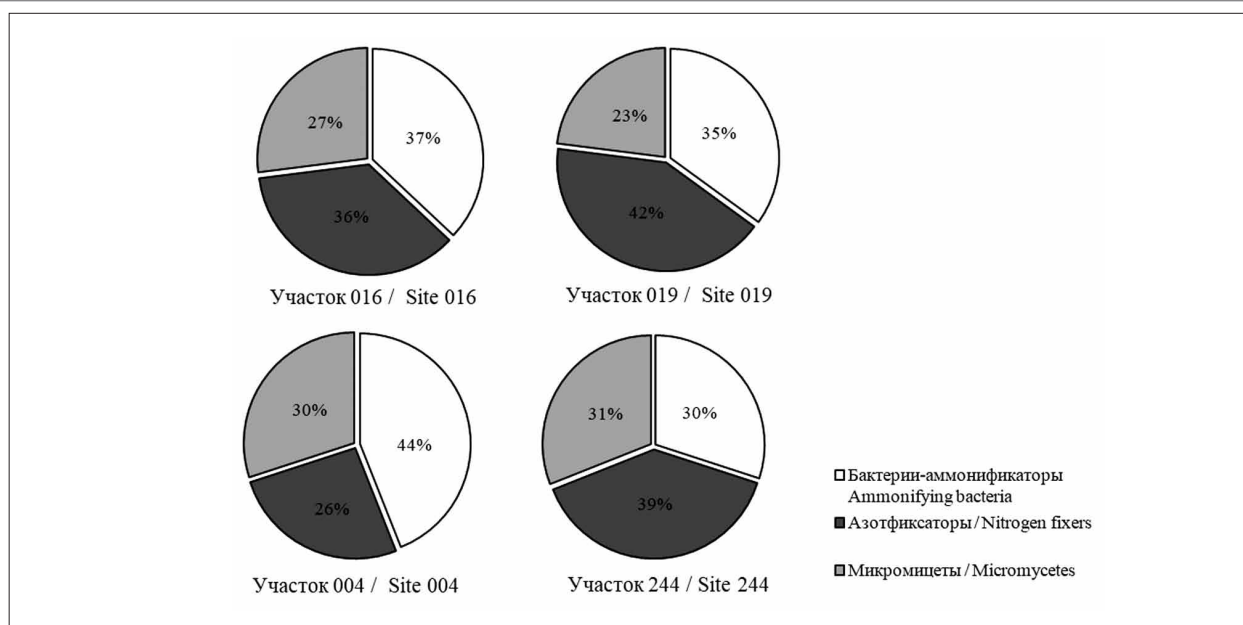


Рис. 3. Долевое соотношение различных микробных группировок эпифитных микроорганизмов лишайника *H. physodes* на разных участках / Fig. 3. The proportion of different microbial groups of *H. physodes* epiphytic microorganisms in different sites

Таблица 1 / Table 1

Содержание тяжёлых металлов в талломах лишайника *H. physodes* в мг/кг сухой массы
Heavy metal content in the *H. physodes* thalli, mg/kg of dry weight

Участок / Site	Металл / Metal						
	Cr	Co	Ni	Cu	Zn	Cd	Pb
016	1,9	0,23	1,3	3,8	55,4	0,23	2,9
019	2,5	0,28	1,3	4,8	55,0	0,46	2,7
004	1,9	0,18	1,6	3,8	45,1	0,35	3,3
244	1,4	0,22	1,3	4,1	44,9	0,36	2,1
ПДК (ОФС.1.5.3.0009.15) MPC (OS.1.5.3.0009.15)	–	–	–	–	–	1,0	6,0
Среднемировое фоновое содержание / Global average background content [25]	0–10	–	0–5	1–50	20–500	1–30	5–100

Примечание: «–» – данные отсутствуют / Note: “–” – no data.

шего ОУХО, характеризуется повышенным по сравнению с другими участками содержанием никеля (1,6 мг/кг) и свинца (3,3 мг/кг).

По содержанию в лишайнике *H. physodes* ТМ составлен следующий ряд: Zn > Cu > Pb > Cr > Ni > Cd > Co. При этом, количество цинка на порядок выше содержания других исследуемых элементов, что вполне согласуется с данными литературы [21, 22].

В сравнении с другими видами эпигейных и эпифитных лишайников *H. physodes* способна накапливать большее количество ТМ [23], что широко используется в экологическом мониторинге техногенных территорий [24].

В целом на всех четырёх исследуемых участках содержание ТМ в лишайнике *H. physodes* не превышало значений ПДК

для лекарственного растительного сырья (ОФС.1.5.3.0009.15) и было в пределах значительных среднемировых фоновых концентраций в лишайниках [25].

У образцов лишайника *H. physodes*, на участках 004 и 244, расположенных севернее объекта ХУХО (рис. 1), отмечены наиболее высокие концентрации калия (3622 и 3223 мг/кг), магния (658 и 690 мг/кг), фосфора (732 и 909 мг/кг) и марганца (231 и 355 мг/кг) (табл. 2). Повышенное содержание в пробах лишайника серы (748 мг/кг) и железа (651 мг/кг) по сравнению с другими участками выявлено на участке 016 вблизи ЛЭП, а кальция (15458 мг/кг) и железа (994 мг/кг) – на участке 019, расположенном рядом с бывшим ОХХО и железной дорогой. Содержание железа соответствует

среднемировым значениям, в то время как содержание марганца в талломах лишайника, за исключением участка 016, расположенного на самом дальнем расстоянии от бывшего ОУХО, превышает среднемировые значения в 1,5–3 раза. Марганец в виде оксида марганца(II) содержался в выбросах ОУХО [26].

По содержанию в лишайниках макроэлементы составляют ряд Ca > K > P > S > Mg. Многие биогенные элементы, согласно проектной документации, содержались в составе выбросов бывшего ОУХО [26].

Данные по химическому составу лишайника *H. physodes* (табл. 2) сопоставимы

со среднемировыми значениями и данными других исследователей [21, 22, 27]. Крайне неравномерное пространственное распределение содержания элементов в лишайниках, вероятно, обусловлено влиянием объектов ХУХО и связанной с ними инфраструктуры.

Численность и структура эпифитных микробных комплексов коры *P. sylvestris*. Общая численность эпифитных микроорганизмов (аммонификаторов, азотфиксаторов и микромицетов) на коре сосны колебалась от самых больших значений – $58,34 \cdot 10^3$ КОЕ/г на участке 019 до $29 \cdot 10^3$ КОЕ/г на участке 004, т. е. разница в численности в 2 раза

Таблица 2 / Table 2

Содержание макро- и микроэлементов в талломах лишайника *H. physodes* в мг/кг сухой массы
Macro- and microelement content in the *H. physodes* thalli, mg/kg of dry mass

Участок / Site	Элемент / Element						
	Ca	K	Mg	P	S	Fe	Mn
016	4438	3050	519	590	748	651	87
019	15458	2617	478	470	596	994	189
004	13593	3622	658	732	662	448	231
244	10031	3223	690	909	714	358	355
Среднемировое содержание в <i>H. physodes</i> / Global average dry weight content in <i>H. physodes</i> [27]	–	–	–	–	–	50–1600	10–130

Примечание: «–» – данные отсутствуют / Note: “–” – no data.

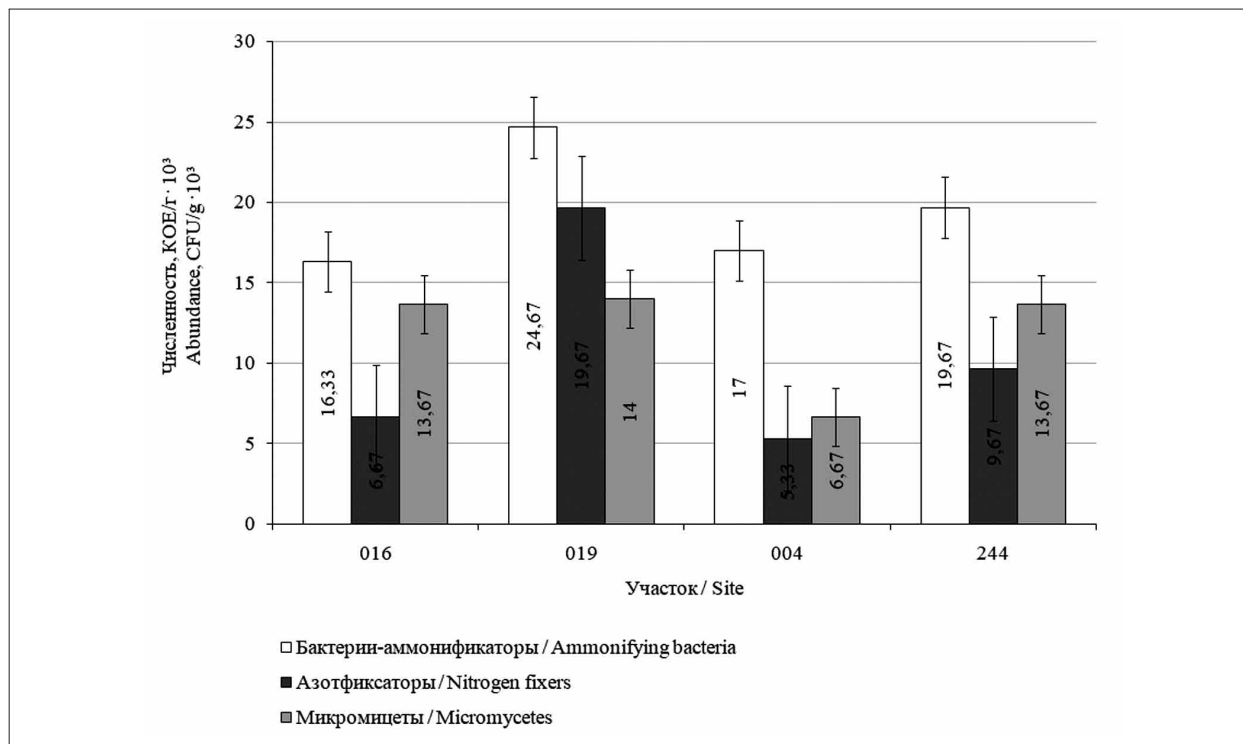


Рис. 4. Численность эпифитной микробиоты на коре *Pinus sylvestris* на разных участках
Fig. 4. The abundance of epiphytic microbiota on the *Pinus sylvestris* bark in different sites

(рис. 4). Следует отметить, что участок 019 расположен вблизи бывшего ОХХО, где химическое оружие (ХО) хранилось в закрытых помещениях более 60 лет, а участок 004 расположен рядом с бывшим ОУХО, на котором фосфорорганические отравляющие вещества уничтожались с 2006 по 2015 гг. Безусловно, в районе участка 004 в процессе уничтожения ХО техногенное воздействие на растительные сообщества, в том числе на эпифитный микробный комплекс коры сосны, могло оказать большее влияние, чем на участке 019.

Численность эпифитной микробиоты коры сосны *P. sylvestris* на участках 016, 019, 244 более высокая, чем на ближайшем к ОУХО участке 004, на котором выявлена самая низкая численность азотфиксаторов и микромицетов. Наиболее высокая численность эпифитной микробиоты коры сосны *P. sylvestris* отмечена на участке 019, расположенном вблизи железной дороги. Максимальное содержание азотфиксирующих бактерий выявлено на участке 004, ближайшем к объекту с северной стороны. Вероятно, это обусловлено максимальным накоплением азота в течение многих лет в талломах лишайника, а источником питания для эпифитной микробиоты коры сосны, находящейся под талломом, являются экзометаболиты гипогимнии, в состав которых входят органические азотсодержащие вещества, блокирующие размножение азотфиксаторов.

Кроме общей численности эпифитной микробиоты определено долевое соотношение микробных группировок эпифитных микроорганизмов коры сосны *P. sylvestris* на четырёх исследуемых участках (рис. 5).

Долевое соотношение микробных группировок эпифитных микроорганизмов на коре сосны *P. sylvestris* свидетельствует о том, что на всех четырёх участках численность бактерий-аммонификаторов имеет лидирующее значение: от 42 % на участке 019 до 59 % на участке 004, несколько ниже долевое участие микромицетов – от 23 до 37 %, минимальную долю на всех участках составляют азотфиксирующие бактерии (от 15 до 34 %).

Результаты комплексного анализа эпифитной микробиоты *H. physodes* и коры *P. sylvestris*. Изучение численности и группового состава микробных сообществ, ассоциированных с листоватым лишайником *H. physodes* и его субстратом – корой сосны *P. sylvestris*, выявило различия как между разными участками отбора проб, так и между талломами лишайника и корой (рис. 6). Численность эпифитного микробиома лишайников значительно превышает количественное обилие поверхностного микробиома коры сосны. По литературным данным в состав таллома лишайника входят разнообразные органические соединения (хитин, лихенин, гемицеллюлозы, пектин, дисахариды, полиспирты, аминокислоты, витамины, пигменты),

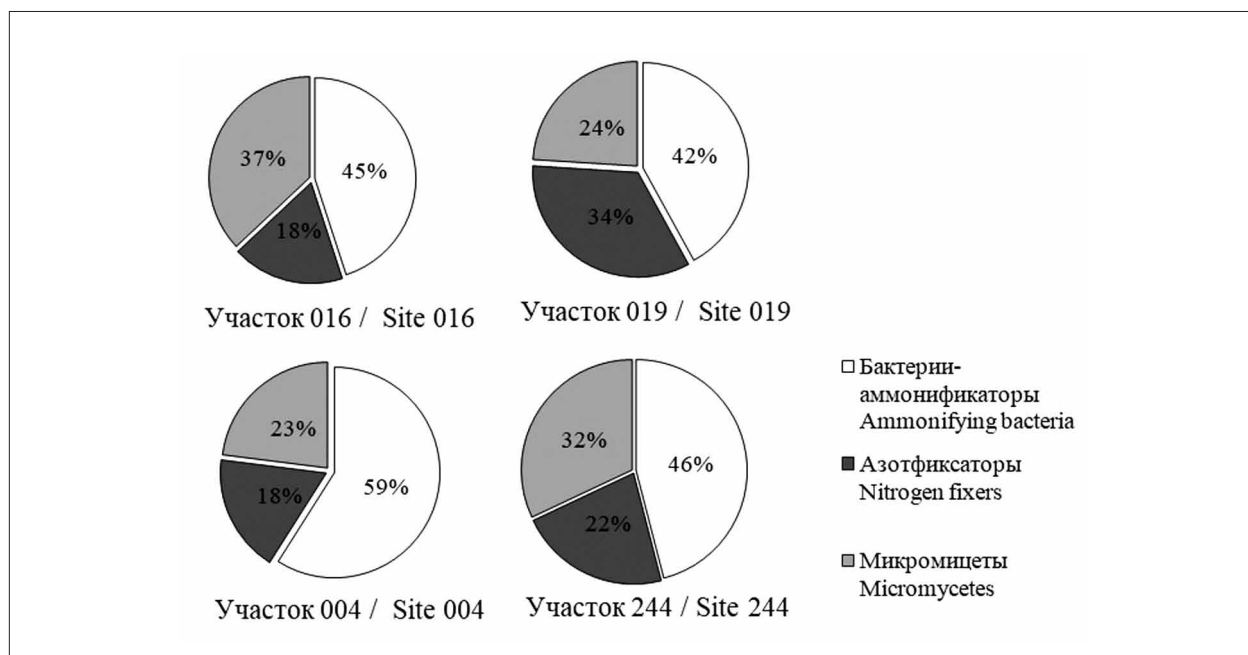


Рис. 5. Долевое соотношение различных микробных группировок эпифитных микроорганизмов коры *P. sylvestris* на разных участках / Fig. 5. The proportion of different epiphytic microbial groups on the *P. sylvestris* bark in different sites

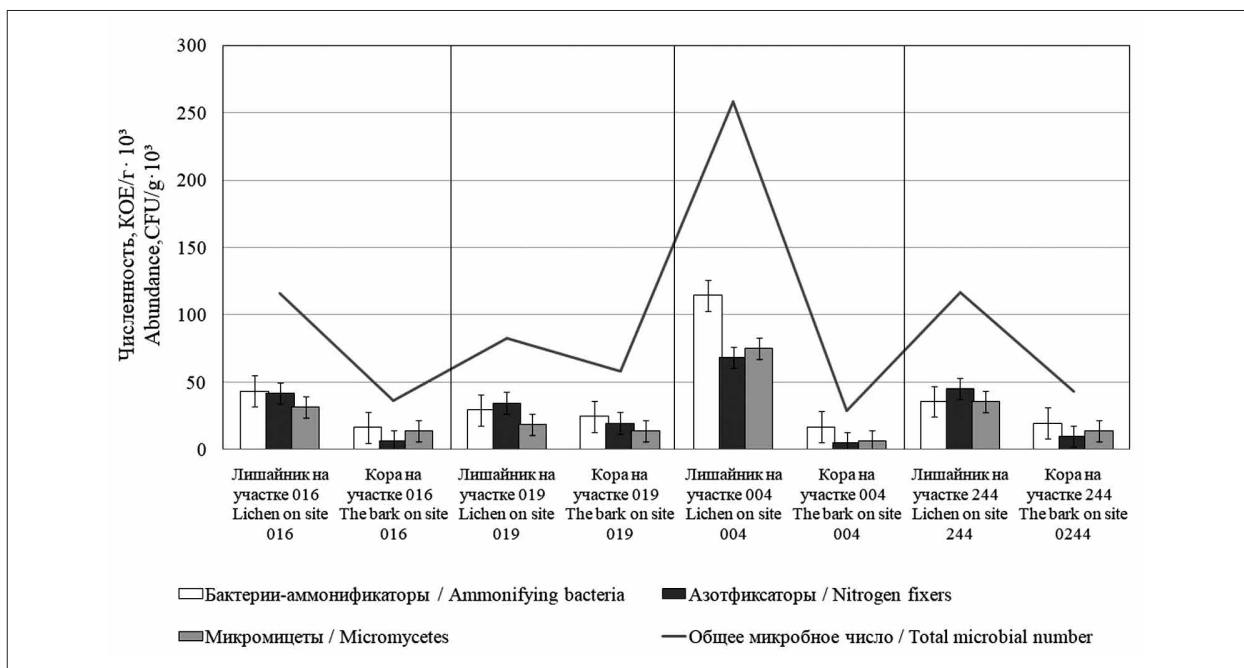


Рис. 6. Сравнительная характеристика эпифитных микробных комплексов лишайника *H. physodes* и коры *P. sylvestris* / Fig. 6. Comparative characteristics of epiphytic microbial complexes of the lichen *H. physodes* and the *P. sylvestris* bark

выполняющие как структурные функции, так и задействованные в клеточном метаболизме [28–30]. Богатый биохимический состав талломов создаёт благоприятные трофические условия для поверхностной микробиоты, обуславливая высокую численность эпифитных микроорганизмов.

Анализ данных рисунка 6 позволяет сделать вывод о количественном различии в содержании эпифитных микробных комплексов лишайника *H. physodes* и коры *P. sylvestris* в зависимости от места отбора проб. Весьма сходная картина наблюдается на удалённых лесных участках (016 и 244). Наиболее контрастным является микробиом лишайника *H. physodes* и коры *P. sylvestris* на участке 004 – самом ближайшем к бывшему ОУХО, в составе выбросов которого были как эссенциальные элементы (фосфор, сера, азот), так и токсичные (ТМ, мышьяк, фтор).

Длительное совместное произрастание лишайника на коре сосны предполагает наличие устойчивых связей как непосредственно между растительными организмами (таллом лишайника–кора сосны), так и между их микробиомами. Проведённый корреляционный анализ доказывает, что между общей численностью эпифитных микроорганизмов талломов лишайника и коры сосны существует статистическая связь с коэффициентами корреляции ($r = 0,98-0,92; p = 0,008$).

Таким образом, результаты корреляционного анализа ещё раз подчёркивают близость лишайников как эпифитов своему субстрату – коре сосны. Согласно теории холобионтов, в данном случае, вероятно, можно говорить не только о микробиоме коры сосны, но и о своеобразной тетраде: микробиом гипогимнии – гипогимния – микробиом коры сосны – кора сосны.

Заключение

Впервые был проведён микробиологический анализ двух эпифитных комплексов: *H. physodes* и коры сосны *P. sylvestris*, на которой сам лишайник обитает в качестве эпифита.

Сравнительный микробиологический анализ численности трёх физиологических групп микроорганизмов (аммонификаторов, азотфиксаторов и микромицетов), обитающих на поверхности талломов лишайника и подстилающего субстрата (коры сосны), показал существенное превышение микробного обилия эпифитов гипогимнии. Вероятно, это связано с тем, что питание лишайниковых эпифитов происходит как за счёт экзометаболитов гипогимнии, так и за счёт элементов, поступающих из воздуха. У эпифитов коры сосны источник питания единственный – выделение подкоровой части таллома лишайника, с недоступностью воздушного и субстратного

питания. Косвенным доказательством этого служит проведённый корреляционный анализ, который выявил высокую степень связи между численностью эпифитных микробиемов лишайника и коры сосны ($r = 0,98-0,92$).

Сопоставление элементного состава лишайников с обилием их эпифитной микробиоты на участках разного техногенного воздействия показало, что максимальная микробная численность ассоциируется с минимальным накоплением ТМ и максимальным содержанием эссенциальных элементов – Ca, Mg, K, P, S в талломе лишайника на ближнем к ОУХО участке 004, в прошлом наиболее подверженном воздействию атмосферных выбросов при уничтожении ХО.

Проведённые исследования открывают перспективы использования для диагностики состояния трансформированной природной среды не только талломов лишайников, но также их эпифитной микробиоты. Во многом это связано со способностью лишайников длительное время существовать на одном и том же субстрате (в данном случае коре сосны) и аккумулировать из атмосферного воздуха различные соединения, включая поллютанты техногенного происхождения.

Работа выполнена в рамках государственного задания Института биологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН (№ 125021402208-5).

Литература

1. Gauslaa Y., Lie M., Ohlson M. Epiphytic lichen biomass in a boreal Norway spruce forest // *The Lichenologist*. 2008. V. 40. No. 3. P. 257–266. doi: 10.1017/S0024282908007664
2. Bacon C.W., White J.F. Functions, mechanisms and regulation of endophytic and epiphytic microbial communities of plants // *Symbiosis*. 2016. V. 68. P. 87–98. doi: 10.1007/s13199-015-0350-2
3. Bordenstein S.R., Theis K.R. Host biology in light of the microbiome: ten principles of holobionts and hologenomes // *PLoS Biol*. 2015. V. 13. No. 8. P. e1002226. doi: 10.1371/journal.pbio.1002226
4. Guerrero R., Margulis L., Berlanga M. Symbiogenesis: the holobiont as a unit of evolution // *Int. Microbiol*. 2013. V. 16. No. 3. P. 133–143. doi: 10.2436/20.1501.01.188
5. Theis K.R., Dheilly N.M., Klassen J.L., Brucker R.M., Baines J.F., Bosch T.C.G., Cryan J.F., Gilbert S.F., Goodnight C.J., Lloyd E.A., Sapp J., Vandenkoornhuysen P., Zilber-Rosenberg I., Rosenberg E., Bordenstein S.R. Getting the hologenome concept right: an evolutionary framework for hosts and their microbio-

mes // *mSystems*. 2016. V. 1. No. 2. P. e00028-16. doi: 10.1128/mSystems.00028-16

6. Rosenberg E., Koren O., Reshef L., Efrony R., Zilber-Rosenberg I. The role of microorganisms in coral health, disease and evolution // *Nat. Rev. Microbiol*. 2007. V. 5. No. 5. P. 355–362. doi: 10.1038/nrmicro1635

7. Zilber-Rosenberg I., Rosenberg E. Role of microorganisms in the evolution of animals and plants: the hologenome theory of evolution // *FEMS Microbiol. Rev*. 2008. V. 32. No. 5. P. 723–735. doi: 10.1111/j.1574-6976.2008.00123.x

8. Gilbert S.F., Sapp J., Tauber A.I. A symbiotic view of life: we have never been individuals // *Q. Rev. Biol*. 2012. V. 87. No. 4. P. 325–341. doi: 10.1086/668166

9. Иржигитова Д.М., Мошкова М.А., Петрова Е.А., Корчиков Е.С. Кора деревьев и кустарников как субстрат для эпифитных лишайников в степной зоне (на примере Самарской области) // *Вестник СамГУ – Естественнонаучная серия*. 2013. № 9/1 (110). С. 151–157.

10. Muchnik E.E., Blagoveshchenskaya E.Yu. Distribution of epiphytic lichens along a tree's trunk // *Russian Journal of Ecology*. 2022. V. 53. No. 6. P. 448–455. doi: 10.1134/s106741362206011x

11. Cleavitt N.L., Dibble A.C., Werier D.A. Influence of tree composition upon epiphytic macrolichens and bryophytes in old forests of Acadia National Park, Maine // *The Bryologist*. 2009. V. 112. No. 3. P. 467–487. doi: 10.1639/0007-2745-112.3.467

12. Жукова Л.А., Нотов А.А. О проблеме сопряженного анализа онтогенеза дерева и динамики эпифитного мохово-лишайникового покрова // *Полевой журнал биолога*. 2020. Т. 2. № 4. С. 310–320. doi: 10.18413/2658-3453-2020-2-4-310-320

13. Kovaleva N.M., Ivanova G.A. Features of the biomass distribution of epiphytic lichens on Scotch pine (Lower Angara region) // *Contemporary Problems of Ecology*. 2012. V. 5. No. 3. P. 319–322. doi: 10.1134/S1995425512030080

14. Суетина Ю.Г. Изменчивость морфометрических признаков *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl., произрастающей на берёзе повислой с разным положением на стволе и в рельефе // *Самарский научный вестник*. 2024. Т. 13. № 4. С. 42–46. doi: 10.55355/snv2024134106

15. Суетина Ю.Г. Морфометрическая реакция лишайника *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl. в придорожных сосняках на разный уровень автомобильного загрязнения // *Самарский научный вестник*. 2025. Т. 14. № 4. С. 64–68. doi: 10.55355/snv2025144107

16. Бровко О.С., Слобода А.А., Жильцов Д.В., Бойцова Т.А., Пустынная М.А., Ивахнов А.Д. Выделение биологически активных веществ фенольной природы из лишайника *Hypogymnia physodes* // *Химия растительного сырья*. 2023. № 4. С. 155–164. doi: 10.14258/jcrpm.20230412826

17. Дейнеко И.П., Дейнеко И.В., Белов Л.П. Исследование химического состава коры сосны // *Химия растительного сырья*. 2007. № 1. С. 19–24.

18. Домнина Е.А., Дабах Е.В., Ашихмина Т.Я., Кантор Г.Я., Тимонов А.С. Мониторинг растительности в районе предприятий по утилизации опасных промышленных отходов // Теоретическая и прикладная экология. 2025. № 2. С. 63–71. doi: 10.25750/1995-4301-2025-2-063-071

19. Ашихмина Т.Я., Домрачева Л.И., Домнина Е.А., Кантор Г.Я., Кочурова Т.И., Кондакова Л.В., Огородникова С.Ю., Олькова А.С., Панфилова И.В. Система биологического мониторинга компонентов природной среды в районе объекта хранения и уничтожения химического оружия «Марадыковский» Кировской области // Теоретическая и прикладная экология. 2008. № 4. С. 32–38. doi: 10.25750/1995-4301-2008-4-032-38

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

21. Табаленкова Г.Н., Далькэ И.В., Головки Т.К. Элементный состав биомассы некоторых видов лишайников бореальной зоны на Европейском Северо-Востоке // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2016. Т. 18. № 2. С. 221–225.

22. Катаева М.Н., Беляева А.И. Накопление тяжёлых металлов в эпифитных лишайниках ельника подзоны средней тайги // Международный журнал прикладных и фундаментальных исследований. 2021. № 7. С. 17–21. doi: 10.17513/mjprfi.13242

23. Жидков А.Н. Накопление химических веществ эпифитными и эпигейными лишайниками сосновых насаждений в условиях техногенного загрязнения среды // Лесной вестник. 2008. № 1. С. 151–156.

24. Трифонова Т.А., Салмин А.С. Использование лишайника *Hypogymnia physodes* в качестве аккумулятивного биоиндикатора техногенного загрязнения атмосферы // Юг России: экология, развитие. 2019. Т. 14. № 2. С. 150–163. doi: 10.18470/1992-1098-2019-2-150-163

25. Meysurova A.F., Notov A.A. Metal and metalloid contents in lichens from specially protected conservation areas // Theoretical and Applied Ecology. 2020. No. 3. P. 58–65. doi: 10.25750/1995-4301-2020-3-058-065

26. Ашихмина Т.Я. Комплексный экологический мониторинг объектов хранения и уничтожения химического оружия. Киров: Вятка, 2002. 544 с.

27. Nieboer E., Richardson D.H.S., Tomassini F.D. Mineral uptake and release by lichens: an overview // Bryologist. 1978. V. 81. No. 2. P. 226–246. doi: 10.2307/3242185

28. Podterob A.P. Chemical composition of lichens and their medical applications // Pharm. Chem. J. 2008. V. 42. P. 582–588. doi: 10.1007/s11094-009-0183-5

29. Бровко О.С., Паламарчук И.А., Слобода А.А., Бойцова Т.А., Гагущкина А.А., Вальчук Н.А. Влияние стрессовых воздействий на компонентный состав

лишайников рода *Cladonia* Евроарктического региона // Успехи современного естествознания. 2016. № 8. С. 20–24. doi: 10.17513/use.36072

30. Latkowska E., Bober B., Chrapusta E., Adamski M., Kaminski A., Bialczyk J. Secondary metabolites of the lichen *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl. and their presence in spruce (*Picea abies* (L.) H. Karst.) bark // Phytochemistry. 2015. V. 118. P. 116–123. doi: 10.1016/j.phytochem.2015.08.016

References

1. Gauslaa Y., Lie M., Ohlson M. Epiphytic lichen biomass in a boreal Norway spruce forest // The Lichenologist. 2008. V. 40. No. 3. P. 257–266. doi: 10.1017/S0024282908007664

2. Bacon C.W., White J.F. Functions, mechanisms and regulation of endophytic and epiphytic microbial communities of plants // Symbiosis. 2016. V. 68. P. 87–98. doi: 10.1007/s13199-015-0350-2

3. Bordenstein S.R., Theis K.R. Host biology in light of the microbiome: ten principles of holobionts and hologenomes // PLoS Biol. 2015. V. 13. No. 8. P. e1002226. doi: 10.1371/journal.pbio.1002226

4. Guerrero R., Margulis L., Berlanga M. Symbiogenesis: the holobiont as a unit of evolution // Int. Microbiol. 2013. V. 16. No. 3. P. 133–143. doi: 10.2436/20.1501.01.188

5. Theis K.R., Dheilly N.M., Klassen J.L., Brucker R.M., Baines J.F., Bosch T.C.G., Cryan J.F., Gilbert S.F., Goodnight C.J., Lloyd E.A., Sapp J., Vandenkoornhuysen P., Zilber-Rosenberg I., Rosenberg E., Bordenstein S.R. Getting the hologenome concept right: an eco-evolutionary framework for hosts and their microbiomes // mSystems. 2016. V. 1. No. 2. P. e00028-16. doi: 10.1128/mSystems.00028-16

6. Rosenberg E., Koren O., Reshef L., Efrony R., Zilber-Rosenberg I. The role of microorganisms in coral health, disease and evolution // Nat. Rev. Microbiol. 2007. V. 5. No. 5. P. 355–362. doi: 10.1038/nrmicro1635

7. Zilber-Rosenberg I., Rosenberg E. Role of microorganisms in the evolution of animals and plants: the hologenome theory of evolution // FEMS Microbiol. Rev. 2008. V. 32. No. 5. P. 723–735. doi: 10.1111/j.1574-6976.2008.00123.x

8. Gilbert S.F., Sapp J., Tauber A.I. A symbiotic view of life: we have never been individuals // Q. Rev. Biol. 2012. V. 87. No. 4. P. 325–341. doi: 10.1086/668166

9. Irzhigitova D.M., Moshkova M.A., Petrova E.A., Korchikov E.S. Bark of trees and bushes as the substratum for epiphytic lichens in the steppe zone (on the example of the Samara region) // Vestnik Samarskogo universiteta. Estestvennonauchnaya seriya. 2013. No. 9/1 (110). P. 151–157 (in Russian).

10. Muchnik E.E., Blagoveshchenskaya E.Yu. Distribution of epiphytic lichens along a tree's trunk // Russian

- Journal of Ecology. 2022. V. 53. No. 6. P. 448–455. doi: 10.1134/s106741362206011x
11. Cleavitt N.L., Dibble A.C., Werier D.A. Influence of tree composition upon epiphytic macrolichens and bryophytes in old forests of Acadia National Park, Maine // *The Bryologist*. 2009. V. 112. No. 3. P. 467–487. doi: 10.1639/0007-2745-112.3.467
 12. Zhukova L.A., Notov A.A. On the problem of conjugate analysis of tree ontogenesis and dynamics of epiphytic moss-lichen cover // *Field Biologist Journal*. 2022. V. 2. No. 4. P. 310–320 (in Russian). doi: 10.18413/2658-3453-2020-2-4-310-320
 13. Kovaleva N.M., Ivanova G.A. Features of the biomass distribution of epiphytic lichens on Scotch pine (Lower Angara region) // *Contemporary Problems of Ecology*. 2012. V. 5. No. 3. P. 319–322. doi: 10.1134/S1995425512030080
 14. Suetina Yu.G. Variability of morphometric traits of *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl., growing on *Betula pendula* with different positions on the trunk and in the relief // *Samarskiy nauchnyy vestnik*. 2024. V. 13. No. 4. P. 42–46 (in Russian). doi: 10.55355/snv2024134106
 15. Suetina Yu. G. Morphometric response of the lichen *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl. in roadside pine forests to different levels of vehicle pollution // *Samarskiy nauchnyy vestnik*. 2025. V. 14. No. 4. P. 64–68 (in Russian). doi: 10.55355/snv2025144107
 16. Brovko O.S., Sloboda A.A., Zhil'tsov D.V., Boytsova T.A., Pustynnaya M.A., Ivakhnov A.D. Isolation of biologically active substances of phenolic nature from the lichen *Hypogymnia physodes* // *Khimija rastitel'nogo syr'ja*. 2023. No. 4. P. 155–164 (in Russian). doi: 10.14258/jcprm.20230412826
 17. Deyneko I.P., Deyneko I.V., Belov L.P. Investigation of the chemical composition of pine bark // *Khimija rastitel'nogo syr'ja*. 2007. No. 1. P. 19–24 (in Russian).
 18. Domnina E.A., Dabakh E.V., Ashikhmina T.Ya., Kantor G.Ya., Timonov A.S. Vegetation monitoring in the area of hazardous industrial waste disposal facilities // *Theoretical and Applied Ecology*. 2025. No. 2. P. 63–71 (in Russian). doi: 10.25750/1995-4301-2025-2-063-071
 19. Ashikhmina T.Ya., Domracheva L.I., Domnina E.A., Kantor G.Ya., Kotchurova T.I., Kondakova L.V., Ogorodnikova S.Yu., Olkova A.S., Panfilova I.V. Biological monitoring system of natural environment components in the chemical weapon storage and destruction object “Maradikovskiy” in the Kirov region // *Theoretical and Applied Ecology*. 2008. No. 4. P. 32–38 (in Russian). doi: 10.25750/1995-4301-2008-4-032-38
 20. Skugoreva S.G., Domracheva L.I., Fokina A.I., Domnina E.A., Kulakov V.N., Korotkikh A.I., Ashikhmina T.Y. Comparative analysis of the chemical composition and features of surface microbial complexes of lichens and their growing substrates // *Khimija rastitel'nogo syr'ja*. 2022. No. 1. P. 141–152 (in Russian). doi: 10.14258/jcprm.20220110122
 21. Tabalenkova G.N., Dalke I.V., Golovko T.K. Biomass elemental composition of some lichen species in the Boreal zone of European North-East // *Izvestiya of Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences*. 2016. V. 18. No. 2. P. 221–225 (in Russian).
 22. Kataeva M.N., Belyaeva A.I. Accumulation of heavy metals in epiphytic lichens in spruce forest of middle taiga subzone // *International Journal of Applied and Fundamental Research*. 2021. No. 7. P. 17–21 (in Russian). doi: 10.17513/mjpf.13242
 23. Zhidkov A.N. Accumulation of chemicals by epiphytic and epigeic lichens of pine plantations under conditions of anthropogenic environmental pollution // *Lesnoy Vestnik*. 2008. No. 1. P. 151–156 (in Russian).
 24. Trifonova T.A., Salmin A.S. Application of the *Hypogymnia physodes* lichen as an accumulative bioindicator of anthropogenic atmosphere pollution // *Yug Rossii: ekologiya, razvitie*. 2019. V. 14. No. 2. P. 150–163 (in Russian). doi: 10.18470/1992-1098-2019-2-150-163
 25. Meysurova A.F., Notov A.A. Metal and metalloid contents in lichens from specially protected conservation areas // *Theoretical and Applied Ecology*. 2020. No. 3. P. 58–65. doi: 10.25750/1995-4301-2020-3-058-065
 26. Ashikhmina T.Y. Comprehensive environmental monitoring of chemical weapons storage and destruction facilities. Kirov: Vyatka, 2002. 544 p. (in Russian).
 27. Nieboer E., Richardson D.H.S., Tomassini F.D. Mineral uptake and release by lichens: an overview // *Bryologist*. 1978. V. 81. No. 2. P. 226–246. doi: 10.2307/3242185
 28. Podterob A.P. Chemical composition of lichens and their medical applications // *Pharm. Chem. J*. 2008. V. 42. P. 582–588. doi: 10.1007/s11094-009-0183-5
 29. Brovko O.S., Palamarchuk I.A., Sloboda A.A., Boytsova T.A., Gagushkina A.A., Valchuk N.A. The influence of stress factors on the chemical composition of lichens genus *Cladonia* of Euro-Arctic region // *Advances in current natural sciences*. 2016. No. 8. P. 20–24 (in Russian). doi: 10.17513/use.36072
 30. Latkowska E., Bober B., Chrapusta E., Adamski M., Kaminski A., Bialczyk J. Secondary metabolites of the lichen *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl. and their presence in spruce (*Picea abies* (L.) H. Karst.) bark // *Phytochemistry*. 2015. V. 118. P. 116–123. doi: 10.1016/j.phytochem.2015.08.016