

Адаптационные биохимические механизмы, обеспечивающие устойчивость лишайников к экстремальным условиям среды обитания (обзор)

Л.Н. Порядина*, И.А. Прокопьев*, Л.А. Конорева**,***, С.В. Чесноков**,
И.В. Слепцов*, Г.В. Филиппова*, М.М. Шашурин*

*Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН, Якутск, Россия

**Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург, Россия

***Полярно-альпийский ботанический сад-институт им. Н.А. Аврорина КНЦ РАН, Апатиты, Россия
poryadina-le

na@rambler.ru

Аннотация. Приведен обзор исследований низкомолекулярных соединений лишайников, обеспечивающих их успешное произрастание в экстремальных условиях среды. Обсуждаются вопросы особенностей физиологии лишайников с позиции адаптации к низким температурам и обезвоживанию. Рассмотрены существующие гипотезы о механизмах, обеспечивающих устойчивость лишайников на биохимическом уровне. Показана степень изученности лишайниковых метаболитов с крио- и осмопротекторной функцией. Отмечена особая роль полисахаридов в формировании устойчивости лишайников при гипотермии и ангиидрии. Актуализирована необходимость дальнейшего комплексного изучения полисахаридов и низкомолекулярных соединений лишайников, что существенно обогатит знания об адаптационных механизмах лихенобиоты, внесет вклад в развитие лихенологии, криобиологии, гипобиологии.

Ключевые слова: лишайники, криопротекторы, осмопротекторы, адаптация, гипотермия, ангиидрия.

Благодарности. Работа выполнена в рамках госзаданий ИБПК СО РАН на 2017–2020 гг. по темам «Продукционный процесс и адаптация растений криолитозоны в изменяющемся климате» (рег. номер AAAA-A17-117020110054-6) и «Разработка биопрепаратов из тканей растений и животных Якутии на основе изучения особенностей их биохимического состава и механизмов адаптации к условиям Севера» (рег. номер AAAA-A17-117020110055-3) при финансовой поддержке РФФИ в рамках научных проектов «Качественные и количественные характеристики криопротекторов лишайников Арктики и Субарктики» № 18-44-140019/18 р_а, «Метаболомный анализ как новый подход в хемотаксономии лишайников» № 17-04-01483 а.

DOI 10.31242/2618-9712-2018-26-4-109-117

Adaptive biochemical mechanisms that ensure resistance of lichens to extreme environmental conditions (review)

L.N. Poryadina*, I.A. Prokopiev*, L.A. Konoreva**,***, S.V. Chesnokov**,
I.V. Sleptsov*, G.V. Filippova*, M.M. Shashurin*

*Institute of biological problems of cryolithozone SB RAS, Yakutsk, Russia

**V.L. Komarov Botanical Institute RAS, Saint-Petersburg, Russia

***N.A. Avrorin Polar-Alpine Botanical Garden-Institute of the Kola Scientific Center of the RAS, Apatity, Russia
poryadina-lena@rambler.ru

Abstract. A review of studies of low-molecular weight compounds of lichens, ensuring their successful existence in extreme environmental conditions is given. The paper discusses features of lichen physiology in terms of adaptation to low temperatures and dehydration. Existing hypotheses about mechanisms that ensure

stability of lichens at the biochemical level are considered. The degree of knowledge of lichen metabolites with cryo- and osmoprotective function is present. The special role of polyols in the formation of lichen stability during hypothermia and anhydria was noted. The necessity for further comprehensive study of the polysaccharides and low-molecular weight compounds of lichens was actualized. They will significantly enrich the knowledge of the adaptation mechanisms of the lichen biota and contribute to the development of lichenology, cryobiology and hypobiology.

Key words: lichens, cryoprotectants, osmoprotectors, adaptation, hypothermia, anhydria.

Acknowledgments. The work was performed within the framework of State tasks of the Institute for Biological Problems of Cryolithozone SB RAS for 2017–2020 on the theme «Production process and adaptation of plants of cryolithozone in changing climate» (reg. No. AAAA-A17-117020110054-6) and «Development of biopreparations from tissues of plants and animals of Yakutia based on study of characteristics of their biochemical composition and mechanisms of adaptation to conditions of the North» (reg. No. AAAA-A17-117020110055-3), with the financial support of the Russian Foundation for Basic Research within the framework of the research projects «Qualitative and quantitative characteristics of cryoprotectants of lichens in the Arctic and Subarctic» No. 18-44-14001918 p_a, «Metabolomic analysis as new approach to chemotaxonomy of lichens» No. 17-04-01483 a.

Исследования органических метаболитов лишайников, обладающих крио- и осмопротекторными свойствами, и определение их пороговых значений для различных родов лишайников являются на сегодняшний день актуальными вследствие важной роли этих организмов как одного из главных компонентов арктических биоценозов. Целью данной работы является обобщение имеющихся к настоящему времени исследований механизмов, обеспечивающих успешное существование лишайников в экстремальных условиях, в первую очередь, низкомолекулярных соединений – крио- и осмопротекторов.

Талломы лишайников состоят из грибных (микобионт) и водорослевых и/или цианобактериальных (фотобионт) клеток во внешне кажущемся однородном организме. Вследствие того, что лишайники представлены несколькими разными компонентами и обладают специфическими особенностями морфологии, анатомии и физиологии, они отличаются большей устойчивостью к неблагоприятным условиям среды по сравнению с высшими растениями, причем могут существовать там, где не выживают другие фотосинтезирующие организмы. В связи с этим биогеохимическая роль лишайников имеет существенное значение при биогенезе в арктических сообществах, равнинных и горных тундрах.

Хорошо известна устойчивость лишайников к низким температурам, обусловленная наличием криопротекторов в их талломах. Криопротекторы – вещества, защищающие клетки живых организмов от повреждающего действия замораживания. При замораживании на живые объекты воздействуют два повреждающих фактора: формирование внутриклеточного льда и обезвоживание. Существует большое количество веществ, обладающих криопротекторными свойствами [1].

Морозоустойчивость лишайников проявляется, в частности, в том, что у них активно протекают метаболические процессы даже при очень низких температурах. Произрастающим в полярных районах Земли лишайникам необходима способность противостоять замораживанию. Так показано, что процессы дыхания и фотосинтеза у некоторых видов лишайников могут протекать при температурах -12°C и -24°C соответственно [2]. Кроме того, у арктических видов лишайников обнаружена способность восстанавливать фотосинтетические свойства даже после замораживания до -196°C [3].

Интересные результаты были получены при исследовании жизнеспособности лишайников вида *Circinaria gyroza* Sohrabi, Sipman, V. John & Rico в условиях атмосферы Марса. Показано, что при инкубации лишайников в камере, имитирующей условия Марса (температура, давление, УФ-условия), на протяжении 120 ч, а в более поздних исследованиях в течение 30 дней после регидратации наблюдалось полное восстановление их физиологической активности [4,5].

Лишайники выживают в экстремальных условиях в местах обитания, где они подвергаются действию обезвоживания, то регидратации. Устойчивость большинства лишайников к таким условиям обеспечивается наличием осмопротекторов в их талломах. Осмопротекторы или осмолиты – низкомолекулярные полярные, относительно химически инертные соединения, накапливающиеся в цитоплазме в концентрациях до 1 М для защиты клетки от чрезмерной дегидратации и поддержания внутриклеточной активности биомолекул. Высокие концентрации осмолитов в цитоплазме вызывают рост осмотического давления в клетках, тем самым повышая эффективность адсорбции воды из окружающей среды. К осмопротекторным соединениям, в частности, относятся различные

АДАПТАЦИОННЫЕ БИОХИМИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ, ОБЕСПЕЧИВАЮЩИЕ УСТОЙЧИВОСТЬ ЛИШАЙНИКОВ

олигосахариды, полиолы, свободные аминокислоты. Осмопротекторы эффективны за счет способности перемещения молекул воды, вовлеченных в поддержание третичной структуры белков, через систему водородных связей [6]. Осмолиты играют ключевую роль в поддержании жизнеспособности пойкилогидрических организмов, у которых количество воды в тканях непостоянно и зависит от условий влажности среды.

Выживание лишайников в условиях обезвоживания обусловлено способностью находиться в течение продолжительного периода в метаболически неактивном состоянии, когда содержание воды в их талломах снижается до значений, составляющих менее 10 % по отношению к сухой массе [7]. В стрессовых обстоятельствах лишайники быстро теряют влагу и прекращают главные процессы жизнедеятельности, а при наступлении благоприятных условий вновь накапливают влагу и начинают функционировать. Лишайники с готовностью используют самые разнообразные питательные вещества: как добытые фотобионтом в процессах фотосинтеза и азотфиксации, так и растворенные в окружающей почвенной и дождевой влаге. Однако расходуются эти ресурсы очень экономно. Синтез белков и их распад протекают в слоевище крайне медленно, а неизбежные потери энергии компенсируются метаболизацией запасов растворимых углеводов [8].

Ввиду ряда перечисленных выше особенностей физиологии лишайников, изучение некоторых аспектов протекания физиологических процессов в их талломах и их биохимической составляющей играет важную роль в понимании механизмов адаптации, формирования устойчивости и продуктивности живых организмов в сообществах Арктики и Субарктики. Следует добавить, что лишайники по их разнообразию и продуктивности являются основными компонентами многих арктических и субарктических сообществ именно вследствие особенностей своей организации.

Лишайники производят общие внутриклеточные продукты, включая протеины, аминокислоты, полиолы, каротиноиды, полисахариды и витамины. Вторичные метаболиты, обнаруженные в лишайниках, являются фенольными соединениями, которые накапливаются как в коровом слое, так и в сердцевине таллома на клеточных стенках гиф, и служат, в основном, продуктами ацетил-полималонилового пути биосинтеза. Полисахариды, белки и вторичные метаболиты, вырабатываемые лишайниками, привлекают внимание исследователей и биотехнологов благодаря своей биологической активности [9].

Большая часть лишайников может длительные периоды находиться в метаболически неактивном состоянии. Устойчивость многих лишайников к высыщиванию усиливают дополнительные факторы. Например, в клетках симбионтов часто содержатся соединения, которые могут заместить воду и стабилизировать белки и клеточные мембранны в сухих условиях. Это – полиолы рибит, арабит и маннит, а также нередуцирующие сахара трегалоза и сахароза, которые являются основными низкомолекулярными метаболитами лишайников [10] (рисунок [11]).

Устойчивость к обезвоживанию лишайников *Pseudevernia furfuracea* (L.) Zopf и *Ramalina farinacea* (L.) Ach. была изучена группой ученых Эгейского университета (Измир, Турция) [7]. Действие полиаминов и абсцизовой кислоты при водном стрессе было ранее исследовано у высших растений, роль этих соединений у лишайников практически не изучалась. Авторы пришли к выводу, что содержание полиаминов у *P. furfuracea* возрастало после регидратации, в то время как высокий уровень абсцизовой кислоты оставался почти постоянным. В талломах *R. farinacea* после регидратации содержание полиаминов резко снижалось, а уровень абсцизовой кислоты возрастал. Это свидетельствует о возможной конкуренции или же об ингибирующем влиянии, которые оказывают друг на друга абсцизовая кислота и полиамины.

Известно, что свободные аминокислоты, в первую очередь пролин, играют важную роль в формировании устойчивости растений к обезвоживанию [12]. В работе Н. J. Weigel и Н. J. Jäger [13] не было обнаружено значимой связи между содержанием свободных аминокислот, в том числе пролина, и ростом водного потенциала клеток лишайника *Pseudevernia furfuracea* при обезвоживании. Авторы заключили, что пролин вместе с другими аминокислотами не играет особой роли в осмотической регуляции лишайников.

Важное место в жизнедеятельности лишайников занимают полиолы. В случае если фотобионтом является зеленая водоросль *Trebouxia*, основным продуктом фотосинтеза, передаваемым микобионту, является пятиатомный полиол рибитол, который затем трансформируется грибом в арабитол. Далее, в клетках микобионта арабитол через ксилозу-5-фосфат и пентозофосфатный путь превращается в маннитол – основное запасное вещество для грибного компонента [14].

Криопротекторная роль рибитола в *Xanthoparmelia stenophylla* (Ach.) Ahti & D. Hawksw была изучена группой ученых из Чехии [15].

Природные концентрации полиолов в талломах лишайников видоспецифичны и зависят от многих факторов. Концентрации рибитола и маннита достигают 10 % и 19 % соответственно от общего количества растворимых сахаров в талломах антарктических видов лишайников, собранных на разных участках [16]. Концентрация полиолов в лишайниках также зависит от ориентации таллома [17], сезона [18, 19], времени суток [20], а также от частоты циклов гидратации/дегидратации [21].

Влиянию арабитола, синтезированного грибным компонентом, на фотобионт *Trebouxia* в слоевищах *Ramalina yasudae* Räsänen в условиях высушивания посвящена работа японских ученых [22]. Арабитол необходим лишайнику для рассеивания избыточно захваченной световой энергии в тепло, при этом происходит защита фотобиона от фотоингибирования.

Меланинам отводится роль клеточных фотопротекторов, эндогенных регуляторов окислительно-восстановительных потенциалов в адаптации лишайников к экстремальным факторам [23].

Помимо полиолов и сахаров важную роль в криорезистентности некоторых лишайников играют антифризные белки [24]. Данный тип белков способен подавлять рекристаллизацию льда в клетках, тем самым защищая внутриклеточные структуры от повреждений [25]. Молекулярная масса выделенных из лишайников антифризных белков находилась в диапазоне 20 – 28 кДа [26]. Предполагается, что механизм подавления рекристаллизации льда антифризными белками заключается в их необратимой адсорбции на призматических поверхностях зародышевых кристаллов льда, что препятствует присоединению дополнительных молекул воды из жидкой фазы [27].

Роль полисахаридов клеточной стенки при замораживании заключается в обеспечении внешнеклеточного буферного слоя между протопластом и кристаллами льда, тем самым происходит защита клетки от деформации, вызванной механическим напряжением, возникающим при образовании кристаллов воды в межклеточном пространстве [28]. Клетки микобионтов лишайников обладают толстыми многослойными стенками, основными структурными компонентами которых являются полисахариды лихенин, изолихенин, пустулан и гемицеллюлоза, содержание которых может доходить до 70–80 % от массы лишайника [14, 29].

Важную роль при замораживании бактерий, грибов и растений играют льдонуклеирующие агенты, функция которых заключается в смещении температуры замерзания воды в область

околонулевых температур и инициировании образования наноразмерных кристалликов льда в межклеточной среде, что приводит к обезвоживанию клеток и снижению вероятности образования крупных внутриклеточных кристаллов льда [25]. Показано, что в лишайниках льдонуклеирующая активность присуща только грибному компоненту [30]. Так, микобионты лишайников могли вызвать образование льда уже при температурах около –6 °С и выше. Природа льдонуклеирующих агентов лишайников до сих пор не до конца понятна. Есть предположение, что это могут быть связанные с мембраной специфические белковые молекулы, либо локализованные на поверхности клеточных стенок вторичные метаболиты [31].

Актуальны исследования в области криобиологии, в том числе лишайников, на территории, где находится так называемый «полюс холода». Республика Саха (Якутия) расположена в высоких широтах, на крайнем северо-востоке Евразии. Климат Якутии суровый, резко континентальный. Это подтверждается большой, нигде в мире не встречающейся годовой амплитудой средних температур воздуха самого холодного и теплого месяцев, которая достигает 64,6 °С. Годовая амплитуда максимальной и минимальной температуры воздуха достигает 101 °С [32].

Изучены структура, свойства, практическое применение лишайниковых амино-β-олигосахаридов [33]. Известен широкий спектр фармакологической активности лишайниковых лихенанов. Исследованиям биологически активных природных соединений субарктических видов растений, лишайников (19 видов) и мхов посвящена совместная работа коллектива авторов из Якутии (Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН) и Кореи (Korea Polar Research Institute, KOPRI) [34]. Наблюдаемые экспериментальные данные свидетельствуют о том, что большинство образцов, собранных в Оймяконе, показали мощный антиоксидантный эффект *in vitro*.

Были изучены биологически активные вещества, в том числе комплекс углеводов (без конкретизации), в лишайниках рода *Cladonia*, произрастающих в Центральной Якутии [35]. В работе по исследованию микрэлементов и полисахаридов в талломах *Cladonia rangiferina* (L.) F.H. Wigg. [36] было показано, что количественное содержание комплекса полисахаридов в *C. rangiferina* Северной Якутии увеличено на 12,73 % по сравнению со слоевищами лишайников Центральной Якутии.

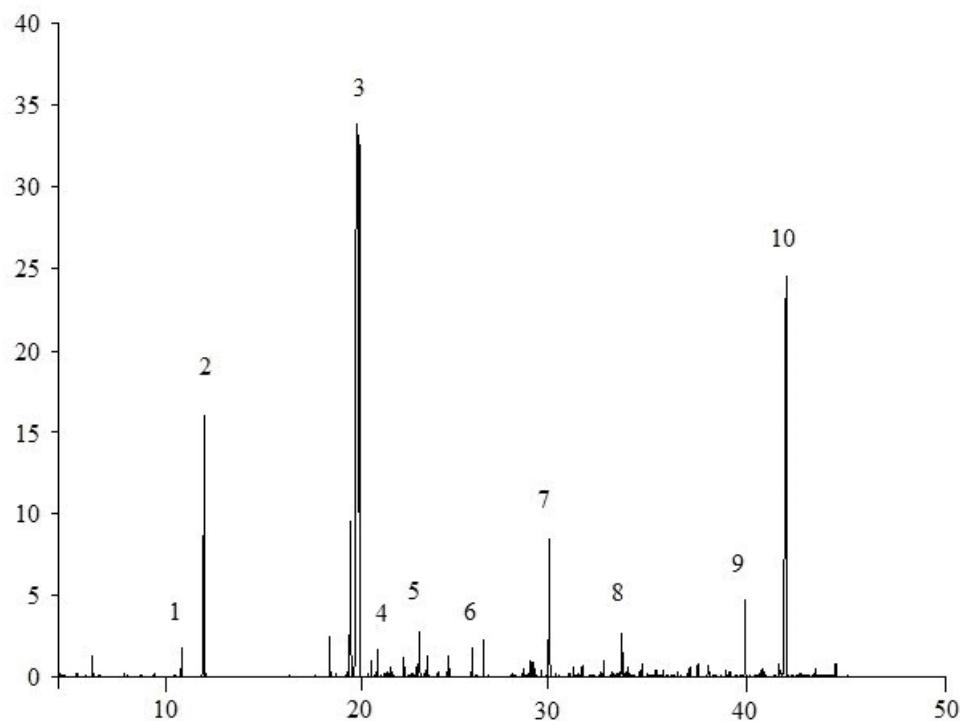
В Институте биологических проблем криолитозоны СО РАН (г. Якутск) начато изучение количественных характеристик некоторых вто-

ричных метаболитов лишайников в разных условиях произрастания. Показано, что содержание усниновой кислоты в талломах *Flavocetraria cucullata* (Bellardi) Kärnefelt & Thell, отобранных в северной (арктической) части Якутии, статистически достоверно выше, чем в талломах из Центральной и Южной Якутии. Наибольшая доля (+)-энантиомера усниновой кислоты в талломах изученного вида отмечена в образцах, собранных в арктической части Якутии, наименьшая – в образцах из Южной Якутии. В целом географическая изменчивость содержания усниновой кислоты в талломах *F. cucullata* и соотношение двух ее энантиомерных форм, вероятно, имеют определенное значение при формировании адаптационных механизмов, способствующих произрастанию данного вида в различных климатических условиях Якутии [37].

Выявленные вторичные метаболиты эпигейных кустистых лишайников *Cladonia amaurocraea* (Flörke) Schaer., *C. arbuscula* (Wallr.) Rabenh., *C. stellaris* (Opiz) Pouzar & Věžda, *C. rangiferina* и *Flavocetraria cucullata*, произраставших в сосновых лесах Центральной Якутии, были идентифицированы как лишайниковые

кислоты (дibenзофураны, депсиды и α -метилен γ -лактоны). Показано, что содержание лишайниковых кислот в талломах лишайников зависело от типа соснового леса, из которого они были отобраны. Предположено, что различное содержание вторичных метаболитов в лишайниках, произрастающих в изученных типах лесных сообществ Центральной Якутии, может быть обусловлено как действием абиотических факторов среды (свет, температура, влажность), так и конкуренцией со стороны других видов растений [38].

Резюмируя обзор научных работ о физиолого-биохимических механизмах устойчивости лишайников к условиям обитания, следует отметить, что на сегодняшний день исследования криопротекторного и осмопротекторного значения органических метаболитов лишайников не имеют системного характера. Активно изучаются лишайниковые вещества в отношении их фармакологического применения, особенностей процесса фотосинтеза в лишайниках; значения лишайниковых веществ для физиологии компонентов лишайников, в то время как раскрытию адаптационных механизмов лишайников как



Хроматограмма основных метаболитов в метанольном экстракте *Cladonia stellaris*: 1 – глицерол; 2 – янтарная кислота; 3 – арабитол; 4 – рибоновая кислота; 5 – маннит; 6 – пальмитиновая кислота; 7 – внутренний стандарт C_{23} ; 8 – сахароза; 9 – неидентифицированное соединение (основной ион m/z 345); 10 – фрагмент перлатоловой кислоты (по данным [11]). По горизонтали – время удерживания, мин; по вертикали – интенсивность полного ионного тока ($\times 10^6$).

Chromatogram of major metabolites in methanol extract of *Cladonia stellaris*: 1 – glycerol; 2 – succinic acid; 3 – arabinitol; 4 – ribonic acid; 5 – mannitol; 6 – palmitic acid; 7 – internal standard C_{23} ; 8 – sucrose; 9 – unidentified compound (principal ion m/z 345); 10 – perlatalic acid fragment). According to [11].

X-axis – retention time, min; y-axis – total ion current ($\times 10^6$)

комплексных биосистем организмов-экстремофилов уделяется недостаточное внимание.

Перспективным является всестороннее изучение полисахаридов и низкомолекулярных соединений как крио- и осмопротекторов лишайников, что существенно обогатит знания об адаптационных механизмах лихенобиоты, внесет вклад в развитие лихенологии, криобиологии, гипобиологии. Исследования основных процессов, происходящих в лишайниковых биосистемах, могут стать базой для мониторинговых исследований изменения климатических условий в Арктике и Субарктике.

Литература

1. Калугина Ю.В., Никитина И.И. Криобиология. Киев: Наукова думка, 1994. 432 с.
2. Вайнштейн Е.А. Некоторые вопросы физиологии лишайников. I. Дыхание // Ботанический журнал. 1972. № 7. С. 832–840.
3. Вайнштейн Е.А. Некоторые вопросы физиологии лишайников. II. Фотосинтез // Ботанический журнал. 1973. № 3. С. 454–464.
4. Sánchez F.J., Mateo-Martí E., Raggio J., Meeßen J., Martínez-Frías J., Sancho L.G., Ott S., de la Torre R. The resistance of the lichen *Circinaria gyroza* (nom. provis.) towards simulated Mars conditions – a model test for the survival capacity of an eukaryotic extremophile // Planetary and Space Science. 2012. V. 72 (1). P. 102–110. DOI: 10.1016/j.pss.2012.08.005.
5. De la Torre N.R., Miller A.Z., de la Rosa J. M., Pacelli C., Onofri S., Sancho L.G., Cubero B., Lorek A., Wolter D., de Vera J.P. Cellular Responses of the Lichen *Circinaria gyroza* in Mars-Like Conditions // Frontiers in Micro-biology. 2018. V. 9. P. 1–6. DOI:10.3389/fmicb.2018.00308.
6. Селиванова Е.А. Механизмы выживания микроорганизмов в гиперосмотических условиях // Бюл. Оренбургского научного центра УрО РАН. 2012. № 3. С.1–11.
7. Унал Д., Сенкардеслер Э., Сукатар Ё. Содержание абсцисовой кислоты и полиаминов в лишайниках *Pseudevernia furfuracea* и *Ramalina farinacea* // Физиология растений. 2008. Т. 55, № 1. С. 123–126.
8. Шапиро И.А. Загадки растения-сфингса. Л.: Гидрометеоиздат, 1991. 80 с.
9. Huneck S., Yoshimura I. Identification of lichen substances. Berlin: Springer-Verlag, 1996. 493 p. DOI: 10.1007/978-3-642-85243-5_2.
10. Шапиро И.А. Эколо-физиологические особенности газообмена у лишайников // Успехи современной биологии. 2009. Т. 129, № 4. С. 392–398.
11. Прокопьев И.А., Порядина Л.Н., Конорева Л.А., Шаварда А.Л., Филиппова Г.В. Метаболомный профайлинг некоторых видов рода *Cladonia* (Cladoniaceae) // Растительные ресурсы. 2018. Т. 54, № 1. С. 98–105.
12. Yoshioka Y., Kiyosue T., Nakashima K., Yamaguchi-Shinozaki K., Shinozaki K. Regulation of levels of proline as an osmolyte in plants under water stress // Plant Cell Physiol. 1997. V. 38(10). P. 1095–1102. DOI: 10.1093/oxfordjournals.pcp. a029093.
13. Weigel H.J., Jäger H.J. Changes in Proline Concentration of the Lichen *Pseudevernia furfuracea* during Drought Stress // Phyton. 1979. V. 19. P. 163–167.
14. Ahmadjian V., Hale M. E. (Eds). The Lichens. New York: Academic Press, 1973. 697 p.
15. Hájek J., Vácz P., Barták M., Smejkal L., Lipavská H. Cryoprotective role of ribitol in *Xanthoparmelia somloensis* // Biologia Plantarum. 2009. V. 53 (4). P. 677–684. DOI: 10.1007/s10535-009-0122-z.
16. Roser D.J., Melick D.R., Ling H.U., Seppelt R.D. Polyol and sugar content of terrestrial plants from continental Antarctica // Antarct. Sci. 1992. V. 4. P. 413–420. DOI: 10.1017/S0954102092000610.
17. Dudley S.A., Lechowicz M.J. Losses of polyol through leaching in Subarctic lichens // Plant Physiol. 1987. V. 83. P. 813–815. DOI: 10.1104/ pp.83.4.813.
18. Armstrong R.A., Smith S.N. The levels of ribitol, arabitol and mannitol in individual lobes of the lichen *Parmelia conspersa* (Ehrh ex Ach) Ach. // Environ. exp. Bot. 1994. V. 34 (3). P. 253–260. DOI: 10.1016/0098-8472(94)90046-9.
19. Legaz M.E., Avalos A., de Torres M., Escrivano M.I., González A., Martín-Falquina A., Pérezurria E., Vicente C. Annual variations in arginine metabolism and phenolic content of *Evernia prunastri* // Environ. exp. Bot. 1986. V. 26. P. 385–396. DOI: 10.1016/0098-8472(86)90027-4.
20. Aubert S., Juge C., Boisson A.M., Gout E., Bligny R. Metabolic processes sustaining the reviscence of lichen *Xanthoria elegans* (Link) in high mountain environments // Planta. 2007. V. 226 (5). P. 1287–1297. DOI: 10.1007/s00425-007-0563-6.
21. Farrar J.F. Ecological physiology of the lichen *Hypogymnia physodes*. II. Effects of wetting and drying cycles and the concept of 'physiological buffering' // The New Phytol. 1976. V. 77(1). P. 105–113.
22. Kosugi M., Miyake H., Yamakawa H., Shibata Y., Miyazawa A., Sugimura T., Satoh K., Itoh S., Kashino Y. Arabitol provided by lichenous fungi enhances ability to dissipate excess light energy in a symbiotic green alga under desiccation // Plant Cell Physiol. 2013. V. 54 (8). P. 1316–1325. DOI: 10.1093/pcp/pct079.
23. Багманян И.А., Мямин В.Е., Гигиняк Ю.Г., Бородин О.И., Курченко В.П. Возможная роль меланинов в адаптации лишайников к экстремальным условиям // Растительные ресурсы. 2018. Т. 54, № 1. С. 98–105.

мальным факторам Антарктиды // Труды БГУ. 2014. Т. 9, ч. 2. С. 82–89.

24. Berry M.J., Doucet C.J., Lundheim R.S., Sevilla M-P., Whiteman S-A. Anti-freeze proteins, their production and use. 2001. WO patent appl. WO0183534-2001-11-08.

25. Пучков Е. Биогенное управление образованием льда // Природа. 2017. № 2. С. 27–38.

26. Sidebottom C.M., Smallwood M., Byass L.J. Frozen food product. 2004. US20000582296 Publication info: US6774210-2004-08-10.

27. De Vries A.L. Antifreeze glycopeptides and peptides: interactions with ice and water // Methods Enzymol. 1986. V. 127. P. 293–303. DOI: 10.1016/0076-6879(86)27024-X.

28. Yamazaki T., Kawamura Y., Uemura M. Extracellular freezing-induced mechanical stress and surface area regulation on the plasma membrane in cold-acclimated plant cells // Plant Signaling & Behavior. 2009. V. 4 (3). P. 231–233. DOI: 10.4161/psb.4.3.7911.

29. Мусеева Е.Н. Биохимические свойства лишайников и их практическое значение. М.;Л.: Изд-во АН СССР, 1961. 82 с.

30. Kieft T.L., Ahmadjianjan V. Biological ice nucleation activity in lichen mycobionts and photobionts // Lichenologist. 1989. V. 21 (4). P. 355–362. DOI: 10.1017/S0024282989000599.

31. Kieft T.L. Ice Nucleation Activity in Lichens // Applied and environmental microbiology. 1988. V. 54. P. 1678–1681.

32. Гаврилова М.К. Климаты холодных регионов Земли. Якутск: Изд-во СО РАН, 1998. 206 с.

33. Аньшакова В.В., Кершенгольц Б.М., Шеин А.А. Лишайниковые амино-β-олигосахариды: структура, свойства, практическое применение, сравнение с хитозаном // Современные проблемы науки и образования. 2012. № 3. С. 315.

34. Paudel B., Bhattarai H.D., Kim I.C., Lee H., Sofronov R., Ivanova L., Poryadina L., Yim J.H. Estimation of antioxidant, antimicrobial activity and brine shrimp toxicity of plants collected from Oymyakon region of the republic of Sakha (Yakutia), Russia // Biological Research. 2014. V. 47 (1). P. 1–6. DOI: 10.1186/0717-6287-47-10.

35. Степанова А.В., Аньшакова В.В. Биологически активные вещества лишайников рода *Cladonia* // Электронный научный журнал «APRIORI». Серия Естественные и технические науки. 2015. № 1. С. 1–6.

36. Тимофеев С.М. Определение содержания макро- и микроэлементов и полисахаридов в *Cladonia rangiferina*, произрастающих в Центральной и Северной Якутии // Наука, образование, общество: тенденции и перспективы развития: Материалы VIII Международной научно-практической конференции (3.12. 2017 г.) / Ред-

кол.: О.Н. Широков [и др.]. Чебоксары: ЦНС «Интерактив плюс», 2017. С. 16–19.

37. Прокопьев И.А., Порядина Л.Н., Шаварда А.Л., Конорева Л.А., Филиппова Г.В. Хемотаксоническое исследование лишайников *Flavocetraria cucullata*, произрастающих в Якутии // Материалы Международной конференции «Биология, систематика и экология грибов и лишайников в природных экосистемах и агрофитоценозах», 20–23.09.2016. Минск, 2016. С. 190–191.

38. Прокопьев И.А., Порядина Л.Н., Филиппова Г.В., Шеин А.А. Содержание вторичных метаболитов в лишайниках сосновых лесов Центральной Якутии // Химия растительного сырья. 2016. № 3. С. 73–78. DOI: 10.14258/jcprm.2016031174.

References

1. Kalugina Yu.V., Nikitina I.I. Kriobiologiya. Kiev: Naukova dumka, 1994. 432 s.
2. Vajnshtejn E.A. Nekotorye voprosy fiziologii lishajnikov. I. Dykhanie // Botanicheskij zhurnal. 1972. № 7. S. 832–840.
3. Vajnshtejn E.A. Nekotorye voprosy fiziologii lishajnikov. II. Fotosintez // Botanicheskij zhurnal. 1973. № 3. S. 454–464.
4. Sánchez F.J., Mateo-Martí E., Raggio J., Meeßen J., Martínez-Frías J., Sancho L.G., Ott S., de la Torre R. The resistance of the lichen *Circinaria gyroza* (nom. provis.) towards simulated Mars conditions – a model test for the survival capacity of an eukaryotic extremophile // Planetary and Space Science. 2012. V. 72 (1). P. 102–110. DOI: 10.1016/j.pss.2012.08.005.
5. De la Torre N.R., Miller A.Z., de la Rosa J. M., Pacelli C., Onofri S., Sancho L.G., Cubero B., Lorek A., Wolter D., de Vera J. P. Cellular Responses of the Lichen *Circinaria gyroza* in Mars-Like Conditions // Frontiers in Microbiology. 2018. V. 9. P. 1–6. DOI: 10.3389/fmicb.2018.00308.
6. Selivanova E.A. Mekhanizmy vyzhivaniya mikroorganizmov v giperosmoticheskikh usloviyakh // Byulleten' Orenburgskogo nauchnogo tsentra UrO RAN. 2012. № 3. S. 1–11.
7. Unal D., Senkardesler A., Sukatar Ä. Soderzhanie abstsizovoj kisloty i poliaminov v lishajnikakh *Pseudevernia furfuracea* i *Ramalina farinacea* // Fiziologiya rastenij. 2008. Т. 55, № 1. S. 123–126.
8. Shapiro I.A. Zagadki rasteniya-sfinksa. L.: Gidrometeoizdat, 1991. 80 s.
9. Huneck S., Yoshimura I. Identification of lichen substances. Berlin: Springer-Verlag, 1996. 493 p. DOI: 10.1007/978-3-642-85243-5_2.
10. Shapiro I.A. Ekologo-fiziologicheskie osobennosti gazoobmena u lishajnikov // Uspekhi sovremennoj biologii. 2009. Т. 129, № 4. С. 392–398.
11. Prokop'ev I.A., Poryadina L.N., Konoreva

- L.A., Shavarda A.L., Filippova G.V. Metabolomnyj profajling nekotorykh vidov roda *Cladonia* (Cladoniaceae) // Rastitel'nye resursy. 2018. T. 54, № 1. S. 98–105.
12. Yoshioka Y., Kiyosue T., Nakashima K., Yamaguchi-Shinozaki K., Shinozaki K. Regulation of levels of proline as an osmolyte in plants under water stress // Plant Cell Physiol. 1997. V. 38(10). P. 1095–1102. DOI: 10.1093/oxfordjournals.pcp.a029093.
13. Weigel H.J., Jäger H.J. Changes in Proline Concentration of the Lichen *Pseudevernia furfuracea* during Drought Stress // Phyton. 1979. V. 19. P. 163–167.
14. Ahmadjian V., Hale M. E. (Eds). The Lichens. New York: Academic Press, 1973. 697 p.
15. Hájek J., Vácz P., Barták M., Smejkal L., Lipavská H. Cryoprotective role of ribitol in *Xanthoparmelia somloensis* // Biologia Plantarum. 2009. V. 53 (4). P. 677–684. DOI: 10.1007/s10535-009-0122-z.
16. Roser D.J., Melick D.R., Ling H.U., Seppelt R.D. Polyol and sugar content of terrestrial plants from continental Antarctica. // Antarc. Sci. 1992. V. 4. P. 413–420. DOI: 10.1017/S0954102092000610.
17. Dudley S.A., Lechowicz M.J. Losses of polyol through leaching in Subarctic lichens // Plant Physiol. 1987. V. 83. P. 813–815.
18. Armstrong R.A., Smith S.N. The levels of ribitol, arabitol and mannitol in individual lobes of the lichen *Parmelia conspersa* (Ehrh ex Ach) Ach. // Environ. Exp. Bot. 1994. V. 34 (3). P. 253–260.
19. Legaz M.E., Avalos A., De Torres M., Escribano M.I., González A., Martin-Falquina A., Pérezurria E., Vicente C. Annual variations in arginine metabolism and phenolic content of *Evernia prunastri* // Environ. Exp. Bot. 1986. V. 26. P. 385–396. DOI: 10.1016/0098-8472(86)90027-4.
20. Aubert S., Juge C., Boisson A.M., Gout E., Bligny R.: Metabolic processes sustaining the re-viviscence of lichen *Xanthoria elegans* (Link) in high mountain environments // Planta. 2007. V. 226 (5). P. 1287–1297. DOI: 10.1007/s00425-007-0563-6.
21. Farrar J.F. Ecological physiology of the lichen *Hypogymnia physodes*. II. Effects of wetting and drying cycles and the concept of 'physiological buffering' // The New Phytol. 1976. V. 77 (1). P. 105–113.
22. Kosugi M., Miyake H., Yamakawa H., Shibusawa Y., Miyazawa A., Sugimura T., Satoh K., Itoh S., Kashino Y. Arabitol provided by lichenous fungi enhances ability to dissipate excess light energy in a symbiotic green alga under desiccation // Plant Cell Physiol. 2013. V. 54 (8). P. 1316–1325. DOI: 10.1093/pcp/pct079.
23. Bagmanyan I.A., Myamin V.E., Giginyak Yu.G., Borodin O.I., Kurchenko V.P. Vozmozhnaya rol' melaninov v adaptatsii lishajnikov k ekstremalnym faktoram Antarktidy // Trudy BGU. 2014. T. 9, ch. 2. S. 82–89.
24. Berry M.J., Doucet C.J., Lundheim R.S., Sevilla M.-P., Whiteman S.-A. Anti-freeze proteins, their production and use. 2001. WO patent appl. WO0183534-2001-11-08.
25. Puchkov E. Biogennoe upravlenie obrazovaniem l'da // Priroda. 2017. № 2. S. 27–38.
26. Sidebottom C.M., Smallwood M., Byass L.J. Frozen food product. 2004. US20000582296 Publication info: US6774210-2004-08-10.
27. De Vries A.L. Antifreeze glycopeptides and peptides: interactions with ice and water // Methods Enzymol. 1986. V. 127. P. 293–303. DOI: 10.1016/0076-6879(86)27024-X.
28. Yamazaki T., Kawamura Y., Uemura M. Extracellular freezing-induced mechanical stress and surface area regulation on the plasma membrane in cold-acclimated plant cells // Plant Signaling & Behavior. 2009. V. 4 (3). P. 231–233.
29. Moiseeva E.N. Biokhimicheskie svojstva lishajnikov i ikh prakticheskoe znachenie. M., L.: Izd-vo Akad. nauk SSSR, 1961. 82 s.
30. Kieft T.L., Ahmadjianjan V. Biological ice nucleation activity in lichen mycobionts and photobionts // Lichenologist. 1989. V. 21 (4). P. 355–362.
31. Kieft T.L. Ice Nucleation Activity in Lichens // Applied and environmental microbiology. 1988. V. 54. P. 1678–1681.
32. Gavrilova M.K. Klimaty kholodnykh regionov Zemli. Yakutsk: Izd-vo SO RAN, 1998. 206 s.
33. An'shakova V.V., Kershengol's B.M., Shein A.A. Lishajnikovye amino-β-oligosakharidy: struktura, svojstva, prakticheskoe primenenie, sravnenie s khitozanom // Sovremennye problemy nauki i obrazovaniya. 2012. № 3. S. 315.
34. Paudel B., Bhattarai H.D., Kim I.C., Lee H., Sofronov R., Ivanova L., Poryadina L., Yim J.H. Estimation of antioxidant, antimicrobial activity and brine shrimp toxicity of plants collected from Oymyakon region of the Republic of Sakha (Yakutia), Russia // Biological Research. 2014. V. 47 (1). P. 1–6. DOI: 10.1186/0717-6287-47-10.
35. Stepanova A.V., An'shakova V.V. Biologicheski aktivnye veschestva lishajnikov roda *Cladonia* // Elektronnyj nauchnyj zhurnal «APRIORI». Seriya: estestvennye i tekhnicheskie nauki. 2015. № 1. S. 1–6.
36. Timofeev S.M. Opredelenie soderzhaniya makro- i mikroelementov i polisakharidov v *Cladonia rangiferina*, proizrastayuschikh v Central'noj i Severnoj Yakutii // Nauka, obrazovanie, obschestvo: tendentsii i perspektivy razvitiya: Materialy VIII Mezhdunar. nauch.-prakt. konf. (3.12. 2017 g.) / Redkol.: O.N. Shirokov [i dr.] Cheboksary: TsNS «Interaktiv plus», 2017. S. 16–19.
37. Prokop'ev I.A., Poryadina L.N., Shavarda

A.L., Konoreva L.A., Filippova G.V. Khemotaksonomiceskoe issledovanie lishajnikov *Flavocetraria cucullata*, proizrastayuschikh v Yakutii // Mezhdunarodnaya konferenciya «Biologiya, sistematika i ekologiya gribov i lishajnikov v prirodnykh ekosistemakh i agrofitotsenozakh», 20–23.09.2016. Minsk, 2016. S. 190–191.

38. Prokop'ev I.A., Poryadina L.N., Filippova G.V., Shein A.A. Soderzhanie vtorichnykh metabolitov v lishajnikakh sosnovykh lesov Tsentral'noj Yakutii // Khimiya rastitel'nogo syr'ya. 2016. № 3. S. 73–78. DOI: 10.14258/jcprm.2016031174.

Поступила в редакцию 22.10.2018

Об авторах

ПОРЯДИНА Лена Николаевна, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН, 677980, Якутск, пр. Ленина, 41, Россия, <http://orcid.org/0000-0002-6445-4269>, poryadina-lena@rambler.ru;

ПРОКОПЬЕВ Илья Андреевич, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН, 677980, Якутск, пр. Ленина, 41, Россия, <http://orcid.org/0000-0001-8755-7140>, ilya.a.prokopiev@gmail.com;

КОНОРЕВА Людмила Александровна, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, 197376, Санкт-Петербург, ул. Профессора Попова, 2, Полярно-альпийский ботанический сад-институт им. Н.А. Аврорина КНЦ РАН, 184209 Апатиты, мкр. Академгородок, 18, Россия, <http://orcid.org/0000-0002-4487-5154>, ajdarzapov@yandex.ru;

ЧЕСНОКОВ Сергей Владимирович, кандидат биологических наук, научный сотрудник, Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, 197376, Санкт-Петербург, ул. Профессора Попова, 2, Россия, <http://orcid.org/0000-0001-9466-4534>, lukinbrat@mail.ru;

СЛЕПЦОВ Игорь Витальевич, младший научный сотрудник, Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН, 677980, Якутск, пр. Ленина, 41, Россия, <http://orcid.org/0000-0002-5980-579X>, neroxasg@mail.ru;

ФИЛИППОВА Галина Валерьевна, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН, 677980, Якутск, пр. Ленина, 41, Россия, <http://orcid.org/0000-0002-2024-6062>, nureeva@yandex.ru;

ШАШУРИН Михаил Михайлович, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН, 677980, Якутск, пр. Ленина, 41, Россия, <http://orcid.org/0000-0002-6785-1948>, inwertaza@mail.ru.

About the authors

PORYADINA Lena Nikolaevna, Candidate of Biological Sciences, Senior Researcher, Institute for Biological Problems of Cryolithozone SB RAS, 41 Lenin Ave., Yakutsk, 677980, Russia, <http://orcid.org/0000-0002-6445-4269>, poryadina-lena@rambler.ru;

PROKOPIEV Ilya Andreevich, Candidate of Biological Sciences, Senior Researcher, Institute for Biological Problems of Cryolithozone SB RAS, 41 Lenin Ave., Yakutsk, 677980, Russia, <http://orcid.org/0000-0001-8755-7140>, ilya.a.prokopiev@gmail.com;

KONOREVA Ludmila Aleksandrovna, Candidate of Biological Sciences, Senior Researcher, Komarov Botanical Institute RAS, 2 Professor Popov St., Saint Petersburg, 197376, Russia, N.A. Avrorin Polar-Alpine Botanical Garden-Institute of the Kola Scientific Center of the RAS, 18 mkr. Akademgorodok, Apatity, 184209, Russia, <http://orcid.org/0000-0002-4487-5154>, ajdarzapov@yandex.ru;

CHESNOKOV Sergei Vladimirovich, Candidate of Biological Sciences, Researcher, Komarov Botanical Institute RAS, 2 Professor Popov St., Saint Petersburg, 197376, Russia, <http://orcid.org/0000-0001-9466-4534>, lukinbrat@mail.ru;

SLEPTSOV Igor Vital'evich, Junior Researcher, Institute for Biological Problems of Cryolithozone SB RAS, 41 Lenin Ave., Yakutsk, 677980, Russia, <http://orcid.org/0000-0002-5980-579X>, neroxasg@mail.ru;

FILIPPOVA Galina Valer'evna, Candidate of Biological Sciences, Senior Researcher, Institute for Biological Problems of Cryolithozone SB RAS, 41 Lenin Ave., Yakutsk, 677980, Russia, <http://orcid.org/0000-0002-2024-6062>, nureeva@yandex.ru;

SHASHURIN Mikhail Mikhaylovich, Candidate of Biological Sciences, Senior Researcher, Institute for Biological Problems of Cryolithozone SB RAS, 41 Lenin Ave., Yakutsk, 677980, Russia, <http://orcid.org/0000-0002-6785-1948>, inwertaza@mail.ru.