



ТЕХНОЛОГИЯ ХИМИЧЕСКОЙ ПЕРЕРАБОТКИ
ДРЕВЕСИНЫ И ПРОИЗВОДСТВО
ДРЕВЕСНО-ПОЛИМЕРНЫХ КОМПОЗИТОВ

Научная статья

УДК 582.29:550.47

DOI: 10.37482/0536-1036-2022-4-198-213

**Содержание фенольных соединений в лишайниках
в зонах тектонических разломов**

И.А. Паламарчук, канд. хим. наук, ст. науч. сотр.; ResearcherID: [AAF-5454-2019](https://orcid.org/0000-0002-2947-1370),

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-2947-1370>

М.Е. Белоусова[✉], мл. науч. сотр.; ResearcherID: [AAL-7068-2020](https://orcid.org/0000-0002-6099-1358),

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-6099-1358>

О.С. Бровко, канд. хим. наук, вед. науч. сотр., доц.; ResearcherID: [AAF-5387-2019](https://orcid.org/0000-0002-1961-7831),

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-1961-7831>

В.В. Старицын, канд. с.-х. наук, науч. сотр.; ResearcherID: [J-3588-2018](https://orcid.org/0000-0001-6891-1247),

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-6891-1247>

А.Д. Ивахнов, канд. хим. наук, ст. науч. сотр.; ResearcherID: [U-4822-2019](https://orcid.org/0000-0003-2822-9192),

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-2822-9192>

А.А. Слобода, мл. науч. сотр.; ResearcherID: [AAL-3955-2021](https://orcid.org/0000-0002-1415-9050),


ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-1415-9050>

Федеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики им. академика Н.П. Лавёрова УрО РАН, наб. Северной Двины, д. 23, г. Архангельск, Россия, 163000; irpalamarchuk@mail.ru, marinabelousovae@yandex.ru[✉], brovko-olga@rambler.ru, Corwin87@mail.ru, ivahnov-tema@yandex.ru, sloboda.iepn@yandex.ru

Поступила в редакцию 05.05.21 / Одобрена после рецензирования 09.08.21 / Принята к печати 11.08.21

Аннотация. Изучено влияние геоэкологических факторов на территории 2 тектонических узлов: Вельско-Устьянского и Холмогорского – на содержание фенольных соединений в лишайниках рода *Cladonia*. Отбор лишайников произведен на пробных площадях, заложенных в центре узлов и за их пределами (контроль). Геохимическая обстановка, почвенно-климатические и экологические условия в зоне тектонических узлов оказывают влияние на химический состав лишайников. Установлено, что зольность лишайников, произрастающих в центре тектонического узла, в 1,8...2,3 раза выше, чем в контроле. Это свидетельствует о значительном накоплении литогенных элементов в талломах лишайников в зоне тектонических разломов. На территории тектонических узлов лишайники подвергаются многофакторным негативным воздействиям (повышенные радиационный фон и тепловой поток, электромагнитное излучение, электрическое и магнитное поля и др.), что провоцирует избыточное генерирование активных кислородных радикалов и способствует перестройке метаболизма лишайников, изменяя динамику накопления фенольных соединений и их биосинтез. Обнаружено, содержание водонерастворимой фракции фенольных соединений в лишайниках увеличивается от контрольной точки к центру тектонического узла. При этом относительная доля водорастворимой фракции в составе общих фенольных соединений снижается.

© Паламарчук И.А., Белоусова М.Е., Бровко О.С., Старицын В.В., Ивахнов А.Д., Слобода А.А., 2022

 Статья опубликована в открытом доступе и распространяется на условиях лицензии CC BY 4.0

Вероятно, это связано с усилением окислительных и уменьшением восстановительных процессов в лишайниках под влиянием негативных условий. Показано, что биосинтез фенольных соединений в лишайниках наиболее активен в весенне-летний (апрель, июль) период вегетации. Воздействие геоэкологических факторов усиливает биосинтез вторичных метаболитов фенольной природы в лишайниках в условиях тектонических узлов: усниновой кислоты и атранорина. Содержание усниновой кислоты в составе водонерастворимой фракции ФС в лишайниках, произрастающих в центре тектонического узла, в 1,5...1,7 раза выше в весенне-летний период вегетации, чем в лишайниках, произрастающих за пределами тектонического узла. Количественное распределение водонерастворимой фракции фенольных соединений зависит от зоны таллома лишайника и носит градиентный характер: содержание водонерастворимых фенольных соединений в верхних растущих частях лишайников, произрастающих в центре тектонического узла и в контроле, соответственно в 2 и 1,7 раза выше, чем в старых зонах. Таким образом, фенольные соединения в лишайниках являются активными метаболитами, и их содержание в талломах может служить биомаркером состояния окружающей среды.

Ключевые слова: лишайники, *Cladonia*, тектонический узел, фенольные соединения, лишайниковые кислоты, водонерастворимые фенольные соединения, водорастворимые фенольные соединения, усниновая кислота, атранорин, Вельско-Устьянский тектонический узел, Холмогорский тектонический узел

Благодарности: Исследования проведены в ходе выполнения государственного задания ФГБУН ФИЦКИА УрО РАН ФНИ 2018–2021 г. «Физико-химические, генетические и морфологические основы адаптации растительных объектов в условиях изменяющегося климата высоких широт» (№ государственной регистрации АААА-А18-118012390231-9) с использованием оборудования ЦКП НО «Арктика» (САФУ) и ЦКП НО «КТ РФ в области экологической безопасности Арктики» (ФГБУН ФИЦКИА УрО РАН).

Для цитирования: Паламарчук И.А., Белоусова М.Е., Бровко О.С., Старицын В.В., Ивахнов А.Д., Слобода А.А. Содержание фенольных соединений в лишайниках в зонах тектонических разломов // Изв. вузов. Лесн. журн. 2022. № 4. С. 198–213. <https://doi.org/10.37482/0536-1036-2022-4-198-213>

Original article

The Content of Phenolic Compounds in Lichens in the Tectonic Fault Zones

Irina A. Palamarchuk, Candidate of Chemistry, Senior Research Scientist;

ResearcherID: [AAF-5454-2019](https://orcid.org/0000-0002-2947-1370), ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-2947-1370>

Marina E. Belousova[✉], Junior Research Scientist; ResearcherID: [AAL-7068-2020](https://orcid.org/0000-0002-6099-1358),

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-6099-1358>

Olga S. Brovko, Candidate of Chemistry, Leading Research Scientist, Assoc. Prof.;

ResearcherID: [AAF-5387-2019](https://orcid.org/0000-0002-1961-7831), ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-1961-7831>

Vadim V. Staritsyn, Candidate of Agriculture, Research Scientist;

ResearcherID: [J-3588-2018](https://orcid.org/0000-0001-6891-1247), ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-6891-1247>

Artem D. Ivakhnov, Candidate of Chemistry, Senior Research Scientist;

ResearcherID: [U-4822-2019](https://orcid.org/0000-0003-2822-9192), ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-2822-9192>

Anatoliy A. Sloboda, Junior Research Scientist; ResearcherID: [AAL-3955-2021](https://orcid.org/0000-0002-1415-9050),

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-1415-9050>



N. Laverov Federal Center for Integrated Arctic Research of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Naberezhnaya Severnoy Dviny, 23, Arkhangelsk, 163002, Russian Federation; irpalamarchuk@mail.ru, marinabelousovae@yandex.ru[✉], brovko-olga@rambler.ru, Corwin87@mail.ru, ivahnov-tema@yandex.ru, sloboda.iepn@yandex.ru

Received on May 5, 2021 / Approved after reviewing on August 9, 2021 / Accepted on August 11, 2021

Abstract. The paper studies the influence of geocological factors on the content of phenolic compounds (PCs) in lichens of the genus *Cladonia* in the Velsko-Ustyansky and Kholmogorsky tectonic knots (TKs). Lichens were sampled from the test plots (TPs) laid out in the center of the knots and outside the knots (control). The geochemical situation, soil-climatic and environmental conditions in the zone of TKs influence the lichens chemical composition. It is found that the ash content of lichens growing in the center of the TK is 1.8–2.3 times higher than in the control, which indicates a significant accumulation of lithogenic elements in the lichen thallus in the tectonic fault zone. Lichens are exposed to multifactorial adverse effects (increased radiation background and heat flux, electromagnetic radiation, electric and magnetic fields, etc.) in the territory of TKs. This provokes excessive generation of active oxygen radicals and contributes to the rearrangement of lichen metabolism, changing the dynamics of accumulation of PCs and their biosynthesis. The content of the water-insoluble fraction of PCs in lichens was found to increase from the control point to the center of the TK, while the relative share of the water-soluble fraction of PCs in the total composition decreases. This is probably due to an increase in oxidative processes and a decrease in reductive processes in lichens under adverse conditions. The paper shows that the biosynthesis of PCs in lichens is most active in the spring-summer (April and July) vegetation period. The impact of geocological factors enhances the biosynthesis of secondary metabolites of phenolic nature in lichens in the conditions of the TKs: usnic acid (UA) and atranorin. The content of UA in the composition of the water-insoluble fraction of PCs in lichens growing in the center of the TK is 1.5–1.7 times higher during the spring-summer vegetation period than in lichens growing outside the TK. The quantitative distribution of the water-insoluble fraction of PCs depends on the lichen thallus part and has a gradient character. Their content in the upper growing parts of lichens growing in the center of the TK and in the control is 2 and 1.7 times higher than in the old zones, respectively. Thus, PCs in lichens are active metabolites and their content in thallus can serve as a biomarker of the state of the environment.

Keywords: lichens, *Cladonia*, tectonic knot, phenolic compounds, lichen acids, water-insoluble phenolic compounds, water-soluble phenolic compounds, usnic acid, atranorin, Velsko-Ustyansky tectonic knot, Kholmogorsky tectonic knot

Acknowledgments: The research was carried out within the framework of the state assignment “Physico-Chemical, Genetic and Morphological Bases of the Plant Objects Adaptation in the Conditions of the High Latitudes Changing Climate” of the N. Laverov Federal Center for Integrated Arctic Research of the Ural Branch of the Russian Academy (FECIAR UrB RAS) of Sciences in 2018–2021 (state registration No. AAAA-A18-118012390231-9) using the equipment of the Core facility center “Arktika” (NArFU) and the Core Facility Centre “Critical Technologies of the Russian Federation in the Field of Environmental Safety in the Arctic” (FECIAR UrB RAS).

For citation: Palamarchuk I.A., Belousova M.E., Brovko O.S., Staritsyn V.V., Ivakhnov A.D., Sloboda A.A. The Content of Phenolic Compounds in Lichens in the Tectonic Fault Zones. *Lesnoy Zhurnal* = Russian Forestry Journal, 2022, no. 4, pp. 198–213. (In Russ.). <https://doi.org/10.37482/0536-1036-2022-4-198-213>

Введение

Фенольные соединения (ФС) – один из важных классов вторичных метаболитов, широко представленных в растениях. Основной структурный элемент всех ФС – бензольное кольцо (базовая единица, из которой путем разных дополнительных превращений образуются почти все ФС растений), связанное с одной или несколькими гидроксогруппами [1, 19]. Фенольные соединения широко распространены в растительном мире, их содержание составляет до 2...3 % от массы органического вещества растения, а в некоторых случаях достигает 10 % и более. ФС разнообразны по своей структуре и функциональным значениям. Они активно участвуют в физиологических процессах растений, формировании клеточных стенок, играют важную роль в обмене веществ, являются регуляторами роста, развития и репродукции, оказывая стимулирующее и ингибирующее воздействие, повышают устойчивость растительных организмов к заболеваниям и неблагоприятным факторам окружающей среды [1, 19]. Разнообразие функций ФС в растительной клетке свидетельствует об их важной роли в механизме адаптации растений к изменениям природных условий и воздействию антропогенных стресс-факторов.

Наиболее изученными ФС лишайников являются «лишайниковые кислоты», их защитные функции и биологическая активность [9]. Лишайниковые кислоты характеризуются высоким уровнем видоспецифичности и не встречаются в организмах из других систематических групп. В слоевище лишайников лишайниковые кислоты располагаются на стенках грибных гиф в виде малорастворимых кристаллов (частично могут переходить в водный раствор) и являются результатом взаимодействия фото- и микобионта [5]. В литературе описано более 1000 лишайниковых кислот, относящихся к различным классам: депсиды, депсидоны, хиноны, ксантоны, дибензофураны, производные пульвиновой кислоты [29, 32, 34]. Наиболее характерна для лишайников и хорошо изучена усниновая кислота (УК), обладающая широким спектром биологической активности [14, 22, 31, 38].

Все лишайниковые кислоты являются специфическими метаболитами лишайников и традиционно используются при таксономических исследованиях. Содержание лишайниковых кислот указывают в дополнение к морфологическим, экологическим и географическим характеристикам изучаемых таксонов [9, 14].

Для лишайников характерно образование не только лишайниковых кислот, но и широко распространенных в растительном царстве производных фенолкарбоновых кислот, формирующихся на ранних стадиях биогенеза ФС и участвующих во многих физиологических процессах [8].

Доказано, что ФС лишайников участвуют в инициации симбиотических взаимодействий [26], регулируют обмен метаболитов между симбионтами [5], обеспечивают адаптацию лишайников к биотическим и абиотическим факторам среды обитания [27, 33]. Изучено [4, 8, 9, 32] изменение биохимических показателей лишайников и содержания низкомолекулярных компонентов, в том числе и ФС, под воздействием различных стрессовых факторов. Однако данных по накоплению, качественному составу и соотношению основных фракций ФС у лишайников, произрастающих в условиях негативного воздействия окружающей среды естественных биоценозов, крайне мало.

Высокая чувствительность к загрязнениям у лишайников, являющихся симбиотическими организмами, вызвана легкой нарушаемостью метаболического равновесия между фотобионтом и микобионтом. В воздухе соединения металлов входят в состав аэрозольных частиц. Например, соли металлов могут быть растворены в мельчайших капельках воды. Не имея корней, воду и сопутствующие поллютанты лишайники впитывают всей поверхностью таллома из атмосферного воздуха и дождевых вод, не обладая при этом механизмами освобождения от них [18, 35, 36]. В результате большой кумулятивной способности лишайники накапливают в своем талломе различные загрязняющие вещества, включая тяжелые металлы [25, 36, 37], поэтому их содержание в нем может служить индикатором состояния окружающей среды [10, 35].

В зонах тектонических разломов геохимические, геофизические и геодинамические поля оказывают совместное воздействие на растительность [2, 12]. Основными отличиями тектонического узла (ТУ) являются повышенные радиационный фон и тепловой поток, электромагнитное излучение, электрическое и магнитное поля. Для таких территорий характерны особые закономерности накопления, интенсивной миграции и физико-химической трансформации загрязняющих веществ. Геохимические аномалии, возникающие в зоне тектонических разломов, могут изменять химический состав почв, подземных и грунтовых вод и являются источником эмиссии в атмосферу фтора, иода, фосфора, кальция, ртути, мышьяка, стронция, естественных радионуклидов, а также газов (радон, метан, углекислый газ и др.) [3, 12]. В результате ТУ становятся источниками поступления металлов в растительные объекты. Вследствие повторяющихся длительное время актов воздействия геоэкологических факторов у растений формируются защитные биологические реакции [3].

Цель исследований – изучение влияния геоэкологических факторов на территории Вельско-Устьянского и Холмогорского ТУ на содержание ФС в лишайниках.

Объекты и методы исследования

Образцы лишайников отобраны на территории 2 ТУ Архангельской области: Вельско-Устьянского и Холмогорского. Подробное описание ТУ севера Русской плиты и сформировавшихся здесь геоэкологических условий приведено в статьях [11, 13]. Исследования выполнены на постоянных пробных площадях (ПП), заложенных в 2015 г. в сосняках брусничных на территории Вельско-Устьянского ТУ в Архангельской области (рис. 1, б) и в 2018–2019 гг. в северо-таежном районе Архангельской области на территории Холмогорского ТУ (рис. 1, а) на вырубке. Пробные площади (30×30 м) заложены в центре ТУ и за их пределами (контроль, 50 км от центра). Всего на 4 ПП (2 в Вельско-Устьянском ТУ и 2 в Холмогорском ТУ) отобрано 20 образцов (массой по 100...150 г каждый) лишайников семейства *Cladoniaceae*: кладония лесная (*Cladonia arbuscula* (Wallr.) Flot.) и кладония оленья (*C. rangiferina* (L.) F. H. Wigg.), – доминирующих на изучаемых территориях. *C. arbuscula* является продуцентом УК, а *C. rangiferina* – атранорина.

Образцы взяты на 5 равноудаленных точках каждой из ПП – метод «конверта». ПП подбирались максимально схожие по лесорастительным и таксационным характеристикам. Состав подроста в центре Холмогорского ТУ и в контроле: ель, сосна, осина, береза повислая; подлеска – рябина; мохово-ли-

шайниковый покров имеет общее покрытие 30 %. Состав древостоя в центре Вельско-Устьянского ТУ и в контроле: сосна, ель, береза повислая; общее проективное покрытие мохово-лишайникового покрова – 50 %.

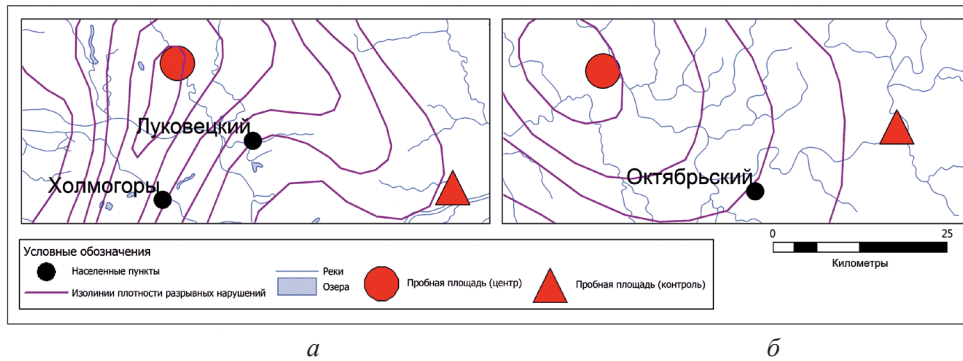


Рис. 1. Карта-схема расположения пробных площадей в Холмогорском (а) и Вельско-Устьянском (б) ТУ

Fig. 1. Topological map of TPs in the Kholmogorsky (a) and Velsko-Ustyansky (b) TKs

Слоевидные лишайники рода *Cladonia*, считающихся радиально-кустистыми, является переходной формой между листоватыми и кустистыми лишайниками. Представители семейства чаще всего селятся на песчаной почве в хвойных лесах, образуя сплошные покрытия.

Идентификацию лишайников проводили по стандартным методикам с использованием определителей [23, 28]. В лаборатории образцы лишайников очищали с помощью пинцета от посторонних загрязнителей (мхов, хвои, сухой листвы, земли и пр.), обмывали деионизированной водой для удаления с поверхности пылевидных частиц и высушивали до воздушно-сухого состояния.

Содержание ФС в лишайниках устанавливали как в целых талломах, так и в различных зонах талломов, коррелирующих с морфоструктурной организацией лишайников в процессе онтогенеза.

Таллом лишайника разделяли согласно [16] на зоны (рис. 2): живая – верхняя растущая часть таллома (1...1,5 см); молодая – средняя часть лишайника (2...3 см); старая – нижняя (закончившая свой рост) часть таллома лишайника (примерно 4...5 см).

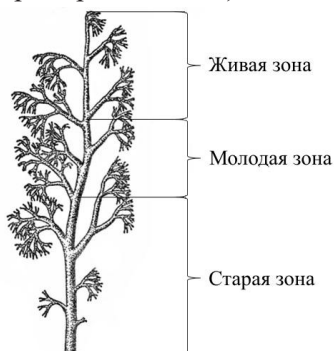


Рис. 2. Морфологическая дифференциация таллома
Fig. 2. Thallus morphological differentiation

ФС извлекали из лишайников, используя в качестве экстрагентов дистиллированную воду и ацетон. Экстракцию водорастворимой фракции ФС проводили дистиллированной водой при 30 °С в течение 1 ч при постоянном пере-

мешивании на шейкере (LOIP LS – 110), а общих ФС – ацетоном на аппарате Сокслета при температуре 50 °С. Количественное содержание ФС в экстрактах определяли спектральным методом Свейна–Хиллиса с реактивом Фолина–Чокальтеу [39] на спектрофотометре UV-1800 (Shimadzu, Япония). Калибровочную зависимость строили по галловой кислоте.

Установление количественного содержания и идентификацию лишайниковых кислот в составе ацетонового экстракта проводили с применением стандартов (антранорин и УК фирмы Sigma-Aldrich) методом высокоэффективной жидкостной хроматографии. Хроматографическое разделение – прибором LC-30 Nexera (Shimadzu, Япония) в изократическом режиме. В качестве подвижной фазы использовали 0,5 %-й водный раствор муравьиной кислоты и ацетонитрил в соотношении 20:80. Детектирование проводили диодно-матричным спектрофотометрическим детектором при длине волны 280 нм. Для разделения использовали колонку Zorbax Eclipse Plus C18 (Agilent, США): размеры колонки – 3,0×100 мм, частиц – 3,5 мкм. Колонку термостатировали при 40 °С, скорость потока подвижной фазы – 0,5 мл/мин, объем вводимой пробы – 10 мкл. Образцы растворяли в ацетоне, фильтровали и вводили в хроматографическую систему.

Содержание минеральных веществ (зольность) определяли согласно [7] при 500 °С. Элементный анализ золы лишайников проводили на элементном анализаторе EuroEA 3000 конфигурации CNHS (EuroVector, Италия). Содержание ряда тяжелых металлов и биогенных элементов выявляли на последовательном волнодисперсионном рентгенофлуоресцентном спектрометре XRF-1800 (Shimadzu, Япония). Предварительно золу прессовали в таблетки диаметром 13 мм на прессе Retsch PP 25 (давление – 516,8 МПа).

Показатели для каждой серии измерений устанавливали в 3–5-кратной биологической и 3-кратной аналитической повторностях. Результаты экспериментов представлены в виде среднего арифметического и его стандартной ошибки. Для установления статистической взаимосвязи между параметрами использовали t-критерий Стьюдента при доверительном уровне $P_i = 95 \%$.

Результаты исследования и их обсуждение

Геохимическая обстановка, почвенно-климатические и экологические условия в зоне ТУ могут изменять химический состав лишайников, в том числе влиять на качественный и количественный состав ФС [18, 30].

Лишайники отличаются незначительным накоплением минеральных веществ. Согласно данным [24], средняя зольность лишайников колеблется в пределах от 0,7 до 2...4 % и различается в зависимости от видовой принадлежности лишайников, их возраста, субстрата произрастания и условий обитания. Установлено, что зольность образцов лишайников *Cladonia*, произрастающих в центре ТУ, значительно выше, чем в контрольной точке: в Холмогорском ТУ в 1,8 раза (в центре ТУ и в контроле – соответственно 1,03 и 0,58 %), а в Вельско-Устьянском ТУ в 2,3 раза (в 1,24 и 0,54 % соответственно).

Минеральный состав лишайников, в золе которых наблюдается повышенное (в сравнении с контролем) содержание макро- и микроэлементов, отражает специфику ландшафтно-геохимических особенностей территории произрастания. Уменьшение зольности лишайников от центра узла к фоновой точке, вероятно, обусловлено литохимическими особенностями осадочных пород,

слагающих верхнюю часть разреза ТУ, и аэрогенным переносом веществ из нее в составе пылевых частиц на поверхность талломоов.

Элементный анализ показывает (рис. 3), что лишайники, отобранные в центре ТУ, в отличие от лишайников фоновых территорий обогащены такими литогенными элементами, как Si, Ca, Na, Fe, Al, Mg, Mn. В образцах лишайников, взятых в фоновой точке, количественное содержание ряда литогенных макроэлементов значительно снижено. Так, в лишайниках Вельско-Устьянского ТУ содержание Si в 4,5; Al, Ca, Fe более чем в 3; Mg и Na в 2 раза ниже в контрольной точке в сравнении с центром ТУ. В лишайниках Холмогорского ТУ содержание Si, Ca, Mg в 2; Fe, Al, Na и Mn в 1,4...1,2 раза ниже в фоновой точке, чем в центре узла. Ti, Cr, Sr, Ni, Co, Rb, Ba присутствуют в количестве меньше 1 %.

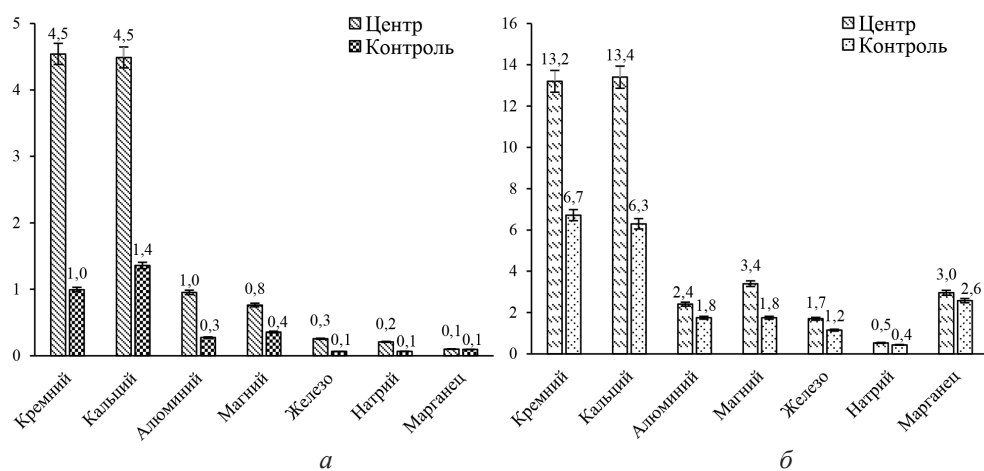


Рис. 3. Содержание литогенных макроэлементов в лишайниках *Cladonia* на территории Вельско-Устьянского (а) и Холмогорского (б) ТУ, %

Fig. 3. The content of lithogenic macroelements in *Cladonia* lichens of the Velsko-Ustyansky (a) and Kholmogorsky (b) TKs, %

Геохимические аномалии отрицательно влияют на баланс в почвах, подземных и грунтовых водах фтора, иода, фосфора, кальция, железа, алюминия, ртути, мышьяка, стронция, естественных радионуклидов. На территории ТУ лишайники подвергаются многофакторным воздействиям, что изменяет естественную динамику накопления ФС и способствует перестройке метаболизма лишайников, произрастающих в центре ТУ. Установлено, что содержание водонерастворимой фракции ФС в лишайниках, отобранных на ПП Холмогорского и Вельско-Устьянского ТУ, увеличивается от контрольной точки к центру в 1,8...1,9 раза, при этом относительная доля водорастворимой фракции ФС в составе общих ФС (%) снижается практически в 2 раза (рис. 4).

Вероятно, выявленная закономерность связана с усилением окислительных и уменьшением восстановительных процессов в талломах лишайников и является показателем их адаптивной перестройки под действием условий произрастания. Постепенная замена легкоокисляемых ФС на более устойчивые структуры ФС создает условия для торможения свободнорадикальных окислительных процессов.

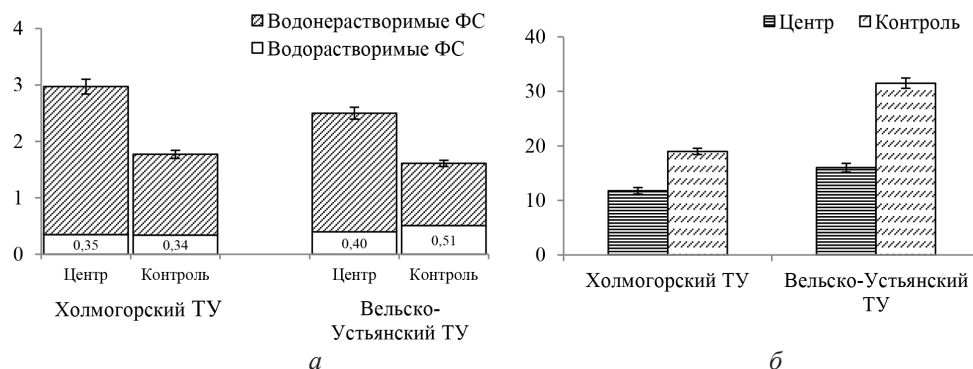


Рис. 4. Содержание общих, водорастворимых и водонерастворимых ФС, мг/г (а), доля водорастворимых ФС, % (б) в лишайниках на территориях ТУ

Fig. 4. The content of total, water-soluble and water-insoluble PCs, mg/g (a) and the fraction of water-soluble PCs, % (b) in lichens of the TKs

Биосинтез ФС на изученных территориях наиболее активен в весенне-летний период (рис. 5, а), в то время как в других регионах (на примере *Cladonia mitis*, *C. stellaris*, *Flavocetraria nivalis*) – весной и осенью, т. к. в эти периоды вегетации складываются наиболее благоприятные условия водообеспеченности лишайников [20, 40]. Расхождения в выводах разных исследователей об особенностях сезонной динамики содержания ФС в лишайниках можно объяснить тем, что на территории изученных нами ТУ складываются специфические климатические условия: снежный покров в центре ТУ удерживается дольше, чем в фоновой точке [15], в летний период увеличивается продолжительность светового дня (белые ночи).

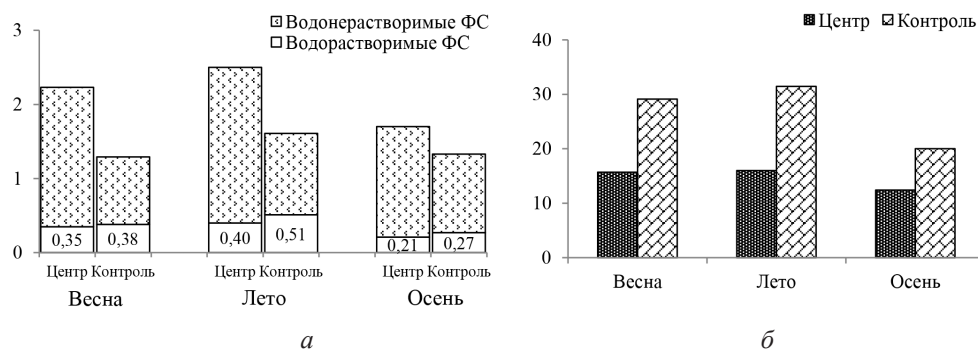


Рис. 5. Содержание общих, водорастворимых и водонерастворимых ФС, мг/г (а), и доля водорастворимых ФС, % (б), в лишайниках (отбор образцов: весна – апрель, лето – июль, осень – сентябрь 2019 г.) на территории Вельско-Устьянского ТУ

Fig. 5. The content of total, water-soluble and water-insoluble PCs, mg/g (a) and the fraction of water-soluble PCs, % (b) in *Cladonia* lichens (sampling of 2019: April, July, September) of the Velsko-Ustyansky TK

Экологические условия в зоне ТУ также оказывают влияние на биосинтез ФС в лишайниках. Доля водорастворимой фракции ФС в составе общих ФС в центре узла снижается практически в 2 раза (весенне-летний период) в сравнении с долей в лишайниках, произрастающих за пределами ТУ (рис. 5, б).

Это является достоверным показателем изменения физиологического состояния лишайников в центре ТУ. Содержание водонерастворимой фракции ФС в лишайниках, отобранных на пробных площадях Холмогорского и Вельско-Устьянского ТУ, увеличивается от контрольной точки к центру в весенне-летний период вегетации в 1,9...2,1 раза, в осенний – в 1,4 раза.

Подтверждением активного участия ФС в обмене веществ в лишайниках служит и тот факт, что наибольшее количество ФС обнаружено в верхней растущей части слоевища, а наименьшее – в нижних (старая зона) частях таллома (рис. 6). При этом следует отметить, что количественное распределение водонерастворимой фракции ФС по зонам таллома носит градиентный характер. В верхних растущих частях слоевища содержание водонерастворимой фракции ФС выше, чем в нижних: в центре узла – в 2, в фоновой точке – в 1,7 раза. Относительное содержание водорастворимой фракции ФС в составе общих ФС изменяется незначительно – в пределах 11,3...12,6 %.

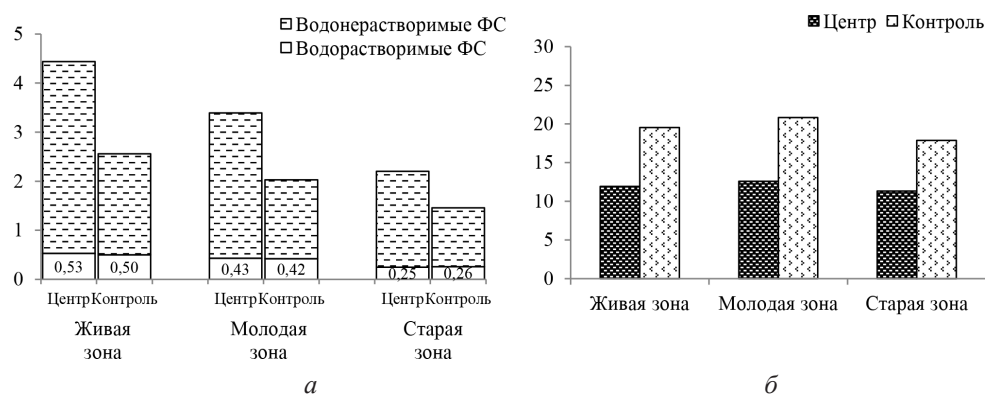


Рис. 6. Содержание общих, водорастворимых и водонерастворимых ФС, мг/г (а), доля водорастворимых ФС, % (б), в различных зонах таллома лишайников Холмогорского ТУ
Fig. 6. The content of total, water-soluble and water-insoluble PCs, mg/g (a) and the fraction of water-soluble PCs, % (b) in various thallus parts of lichens of the Kholmogorsky TK

Такая существенная разница между распределением водорастворимой и водонерастворимой фракций ФС может быть обусловлена тем, что водозэкстрагируемые ФС в большей степени вовлечены в метаболизм, в то время как водонерастворимые ФС реже используются растительным организмом и имеют тенденцию к накоплению. Биосинтез ФС в лишайниках зависит от сезонных изменений условий окружающей среды. Содержание данных соединений коррелирует с особенностями морфоструктурной организации лишайников: наибольшее количество ФС обнаружено в молодой растущей части слоевища. При этом наблюдаются качественно сходные ответные реакции биосинтеза ФС в лишайниках как на воздействие геоэкологических факторов в зонах тектонических узлов, так и возникающие в ходе онтогенеза. Таким образом, ФС являются активными метаболитами, а не конечными продуктами обмена веществ.

Воздействие физико-химических факторов внешней среды влияет на усиление биосинтеза УК и атранорина в лишайниках *Cladonia* в условиях ТУ. Известно, что УК и атранорин вызывают стимуляцию фотосинтеза лишайниковой водоросли *Trebouxia* (фотобионт лишайника *Cladonia*) и являются активными хелаторами. Эти вещества могут облегчать доставку углеводов и азотистых со-

единений из водорослевой клетки, увеличивая проницаемость ее оболочки [6]. В связи с этим представляют интерес исследования изменения содержания УК и атранорина (в составе водонерастворимой фракции ФС) под действием геоэкологических факторов в условиях тектоники (рис. 7).

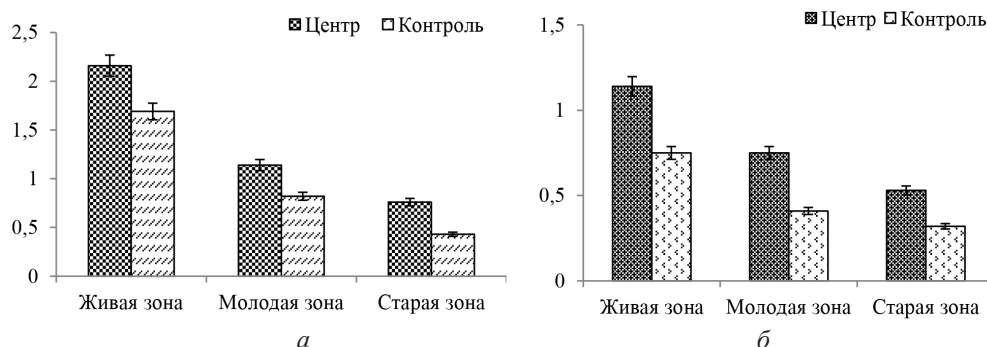


Рис. 7. Содержание вторичных метаболитов: УК (а) и атранорина (б) – в различных зонах таллома лишайника, % а.с.н.

Fig. 7. The content of secondary metabolites in various thallus parts of lichens, % of a.d.w.: UA (a) and atranorin (б)

Как видно из рис. 7, у лишайников рода *Cladonia* распределение УК и атранорина между растущими (верхними) и нижними частями таллома носит градиентный характер. Амплитуда колебаний составляет от 10 до 30 % для УК и от 6 до 23 % для атранорина. Достоверное снижение содержания УК по направлению к нижней части у лишайников рода *Cladonia* отмечалось ранее в работах [17, 21]. Схожие результаты, демонстрирующие изменение содержания УК (в составе водонерастворимой фракции ФС) под действием геоэкологических факторов в условиях тектоники, были получены в ходе исследований [18, 30].

Заключение

Влияние геоэкологических факторов в зонах тектонических узлов вызывает изменение в распределении водорастворимой и водонерастворимой фракций фенольных соединений. Содержание водонерастворимой фракции фенольных соединений в лишайниках, отобранных на пробных площадях Вельско-Устьянского и Холмогорского тектонических узлов, увеличивается от периферии к центру узла. При этом относительная доля водорастворимой фракции фенольных соединений в составе общих фенольных соединений снижается, что, вероятно, связано с усилением окислительных и уменьшением восстановительных процессов в талломах лишайников. Постепенная замена легкоокисляемых фенольных соединений на их более устойчивые структуры создает условия для торможения свободнорадикальных окислительных процессов.

Отмечается улучшение биосинтеза усниновой кислоты и атранорина в составе водонерастворимой фракции фенольных соединений в условиях стрессовой нагрузки. Это является защитной реакцией лишайников, позволяющей им выжить и приспособиться к изменяющимся условиям, подтверждает активное участие фенольных соединений в обмене веществ в лишайниках.

Установлено, что интенсивность метаболических процессов и накопление биологически активных веществ фенольной природы в лишайниках зависят от геохимических особенностей региона произрастания, сезонных и климатических циклов развития растений. Содержание фенольных соединений в талломах коррелирует с особенностями их морфоструктурной организации: наибольшее количество данных соединений обнаружено в молодой растущей части слоевища лишайников. Таким образом, фенольные соединения являются активными метаболитами, а не конечными продуктами обмена веществ.

Результаты исследований доказывают, что лишайники в Холмогорском тектоническом узле имеют сходные с лишайниками Вельско-Устьянского тектонического узла ответные реакции на воздействие тектоники.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Абдрахимова *Й.Р.*, Валиева *А.И.* Вторичные метаболиты растений: физиологические и биохимические аспекты. Ч. 3. Фенольные соединения. Казань: Казан. ун-т, 2012. 40 с.

Abdrakhimova Y.R., Valiyeva A.I. *Secondary Plant Metabolites: Physiological and Biochemical Aspects*. Part 3. Phenolic Compounds. Kazan, Kazan University Publ., 2012. 40 p. (In Russ.).

2. Беляев *В.В.*, Неверов *Н.А.*, Старицын *В.В.*, Бойцова *Т.А.* Свойства некоторых компонентов фитоценозов, произрастающих на территориях тектонических узлов (Архангельская область) // Вестн. КрасГАУ. 2018. № 4. С. 197–204.

Belyaev V.V., Neverov N.A., Staritsyn V.V., Boytsova T.A. Properties of Some Components of Phytocenoses Growing on the Territory of Tectonic Knots (Arkhangelsk Region). *The Bulletin of KrasGAU*, 2018, no. 4, pp. 197–204. (In Russ.).

3. Боярских *И.Г.*, Куликова *А.И.* Изменчивость цитогенетических характеристик в популяции *Lonicera caerulea* (жимолости синей) в зоне активных разломов // Экол. генетика. 2017. Т. 15, № 2. С. 62–70.

Boyarskikh I.G., Kulikova A.I. Variability of Cytogenetic Disturbances in *Lonicera caerulea* (Blue Honeysuckle) Population in an Active Fault Zone. *Ecological Genetics*, 2017, vol. 15, no. 2, pp. 62–70. (In Russ.). <https://doi.org/10.17816/ecogen15262-70>

4. Бровко *О.С.*, Паламарчук *И.А.*, Слобода *А.А.*, Бойцова *Т.А.*, Гагушкина *А.А.*, Вальчук *Н.А.* Влияние стрессовых воздействий на компонентный состав лишайников рода *Cladonia* Евроарктического региона // Успехи современного естествознания. 2016. № 8. С. 20–24.

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, pp. 20–24. (In Russ.). <https://doi.org/10.17513/use.36072>

5. Вайнштейн *Е.А.* Лишайниковый симбиоз и физиолого-биохимическая регуляция взаимоотношений грибного и водорослевого компонентов: дис. ... д-ра биол. наук. Л., 1987. 234 с.

Weinstein E.A. *Lichen Symbiosis and Physiological and Biochemical Regulation of the Relationship between Fungal and Algal Components*: Dr. Biol. Sci. Diss. Leningrad, 1987. 234 p. (In Russ.).

6. Вайнштейн *Е.А.*, Тахтаджян *Е.А.* Физиологические изменения у лишайниковой водоросли *Trebuxia* при культивировании // Физиология растений. 1981. Т. 28, № 5. С. 1037–1044.

Weinstein E.A., Takhtadzhyan E.A. Physiological Changes in the Lichen Alga *Trebouxia* during Cultivation. *Fiziologiya rastenij* = Soviet Plant Physiology, 1981, vol. 28, no. 5, pp. 1037–1044. (In Russ.).

7. Воскресенская О.Л., Алябышева Е.А., Половникова М.Г. Большой практикум по биоэкологии. Ч. 1. Йошкар-Ола: МарГУ, 2006. 107 с.

Voskresenskaya O.L., Alyabysheva E.A., Polovnikova M.G. *Great Workshop on Bioecology*. Part 1. Yoshkar-Ola, MarSU Publ., 2006. 107 p. (In Russ.).

8. Загоскина Н.В., Николаева Т.Н., Лапшин П.В., Заварзин А.А., Заварзина А.Г. Водорастворимые фенольные соединения у лишайников // Микробиология. 2013. Т. 82, № 4. С. 434–441.

Zagoskina N.V., Nikolaeva T.N., Lapshin P.V., Zavarzin A.A., Zavarzina A.G. Water-Soluble Phenolic Compounds in Lichens. *Mikrobiologiya* = Microbiology, 2013, vol. 82, no. 4, pp. 434–441. (In Russ.). <https://doi.org/10.7868/S0026365613030166>

9. Загоскина Н.В., Николаева Т.Н., Лапшин П.В., Заварзина А.Г., Заварзин А.А. О содержании фенольных соединений в различных видах лишайников Кольского полуострова // Химия растит. сырья. 2011. № 4. С. 245–249.

Zagoskina N.V., Nikolaeva T.N., Lapshin P.V., Zavarzina A.G., Zavarzin A.A. On the Content of Phenolic Compounds in Various Lichen Species of the Kola Peninsula. *Khimija Rastitel'nogo Syr'ja* = Chemistry of plant raw material, 2011, no. 4, pp. 245–249. (In Russ.).

10. Каплин В.Г. Биоиндикация состояния экосистем. Самара: Самар. ГСХА, 2001. 143 с.

Kaplin V.G. *Bioindication of the Ecosystems State*. Samara, Samarskaya GSKhA Publ., 2001. 143 p. (In Russ.).

11. Кутинов Ю.Г., Чистова З.Б. Иерархический ряд проявлений щелочно-ультраосновного магматизма Архангельской алмазоносной провинции. Их отражение в геологогеофизических материалах. Архангельск: Правда Севера, 2004. 233 с.

Kutinov Yu.G., Chistova Z.B. *Hierarchical Series of Manifestations of Alkaline-Ultrabasic Magmatism of the Arkhangelsk Diamond-Bearing Province. Their Representation in Geological and Geophysical Data*. Arkhangelsk, Pravda Severa Publ., 2004. 233 p. (In Russ.).

12. Кутинов Ю.Г., Чистова З.Б., Беляев В.В., Булаков П.С. Влияние тектонических нарушений (дегазация, наведенные токи, вариации) севера Русской плиты на окружающую среду (на примере Архангельской области) // Вестн. КРАУНЦ. Науки о Земле. 2009. Т. 2, № 14. С. 77–89.

Kutinov Yu.G., Chistova Z.B., Belyaev V.V., Burlakov P.S. The Northern Part of the Russian Plate: Effects of the Tectonic Structures on the Environment (Case Study for Arkhangelsk Region). *Vestnik Kamchatskoy regional'noy assotsiatsii "Uchebno-nauchnyy tsentr". Seriya: Nauki o Zemle* = Bulletin of Kamchatka Regional Association "Educational-Scientific Center". Earth Sciences, 2009, vol. 2, no. 14, pp. 77–89. (In Russ.).

13. Литосфера и гидросфера европейского Севера России. Геоэкологические проблемы / отв. ред. Ф.Н. Юдахин. Екатеринбург: УрО РАН, 2001. 407 с.

Lithosphere and Hydrosphere of the European North of Russia. Geoecological Problems. Ed. by F.N. Yudahin. Yekaterinburg, UB RAS Publ., 2001. 407 p. (In Russ.).

14. Лыскова Н.С., Базарнова Ю.Г., Кручина-Богданов И.В. Изучение состава и свойств вторичных метаболитов лишайника *Usnea barbata* // Химия растит. сырья. 2018. № 1. С. 121–127.

Lyskova N.S., Bazarnova Iu.G., Kruchina-Bogdanov I.V. Study of the Composition and Properties of Secondary Metabolites of Lichen *Usnea barbata*. *Khimija Rastitel'nogo Syr'ja* = Chemistry of plant raw material, 2018, no. 1, pp. 121–127. (In Russ.). <https://doi.org/10.14258/jcprm.2018011966>

15. Малов А.И., Кутинов Ю.Г., Чистова З.Б., Беляев В.В., Гофаров М.Ю., Полякова Е.В., Старицын В.В., Дурынин С.Н., Минеев А.Л., Антоновская Г.Н.,

Капустян Н.К., Ваганова Н.В., Морозов А.Н., Конечная Я.В. Фундаментальные основы экологически безопасных технологий освоения природных ресурсов Западно-Арктического сектора Российской Федерации. Ч. 2 // Георесурсы, геознергетика, геополитика. 2014. № 1(9). Режим доступа: http://oilgasjournal.ru/vol_9/malov2.html (дата обращения: 20.04.20).

Malov A.I., Kutinov Y.G., Chistova Z.B., Beljaev V.V., Gofarov M.Y., Polyakova E.V., Staritsyn V.V., Durnin S.N., Mineev A.L., Antonovskaya G.N., Kapustian N.K., Vaganova N.V., Morozov A.N., Konechnaya Ya.V. Fundamentals of Environmentally-Sound Mastering Technologies for Natural Resources of the Western Arctic Sector of the Russian Federation. Part 2. *Georesources, Geoenergetics, Geopolitics*, 2014, no. 1(9). (In Russ.).

16. Мейчик Н.Р., Любимова Е.Г. Ионобменные свойства клеточной стенки кустистого лишайника *Cladonia rangiferina* // Физиология растений. 2010. Т. 57, № 2. С. 273–279.

Meychik N.R., Lyubimova E.G. Ion-Exchange Properties of the Cell Wall of the Reindeer Lichen *Cladonia rangiferina*. *Fiziologiya rastenij* = Russian Journal of Plant Physiology, 2010, vol. 57, no. 2, pp. 273–279. (In Russ.).

17. Моисеева Е.Н. К вопросу о локализации ферментов и лишайниковых кислот в слоевище лишайников // Ботан. журн. 1959. Т. 44, № 8. С. 1128–1134.

Moiseeva E.N. On the Localization of Enzymes and Lichen Acids in Thallus of Lichens. *Botanicheskii Zhurnal*, 1959, vol. 44, no. 8, pp. 1128–1134. (In Russ.).

18. Паламарчук И.А., Бровко О.С., Беляев В.В., Боголицын К.Г., Бойцова Т.А., Жильцов Д.В., Слобода А.А., Вальчук Н.А. Влияние геоэкологических факторов среды на биохимические показатели лишайников на территории Вельско-Устьянского тектонического узла (Архангельская область) // Химия растит. сырья. 2018. № 4. С. 215–224.

Palamarchuk I.A., Brovko O.S., Belyaev V.V., Bogolitsyn K.G., Boitsova T.A., Zhiltsov D.V., Sloboda A.A., Valchuk N.A. Influence of the Environmental Geoeological Factors on the Biochemical Indicators of Lichens in the Territory of the Velsk-Ustyansk Tectonic Node (Arkhangelsk Region). *Khimija Rastitel'nogo Syr'ja* = Chemistry of plant raw material, 2018, no. 4, pp. 215–224. (In Russ.). <https://doi.org/10.14258/jcprm.2018043803>

19. Прусакова Л.Д., Кефели В.И., Белопухов С.Л., Вакуленко В.В., Кузнецова С.А. Роль фенольных соединений в растениях // Агрохимия. 2008. № 7. С. 86–96.

Prusakova L.D., Kefeli V.I., Belopukhov S.L., Vakulenko V.V., Kuznetsova S.A. Role of Phenolic Compounds in Plants. *Agrokhimia* = Eurasian Soil Science, 2008, no. 7, pp. 86–96. (In Russ.).

20. Равинская А.П., Вайнштейн Е.А. Влияние некоторых экологических факторов на содержание лишайниковых веществ // Экология. 1975. № 3. С. 82–85.

Ravinskaya A.P., Weinstein E.A. Influence of Some Environmental Factors on the Content of Lichen Substances. *Ekologia* = Russian Journal of Ecology, 1975, no. 3, pp. 82–85. (In Russ.).

21. Равинская А.П., Вайнштейн Е.А. Хемотаксономическое значение изменений содержания лишайниковых кислот // Новости систематики низших растений. 1975. Т. 12. С. 266–273.

Ravinskaja A.P., Vainshtein E.A. Chemotaxonomic Significance of Changes in the Content of Lichen Acids. *Novosti sistematiki nizshikh rastenii*, 1975, vol. 12, pp. 266–273. (In Russ.).

22. Соколов Д.Н., Лузина О.А., Салахутдинов Н.Ф. Усниковая кислота: получение, строение, свойства и химические превращения // Успехи химии. 2012. Т. 81, № 8. С. 747–768.

Sokolov D.N., Luzina O.A., Salahutdinov N.F. Usnic Acid: Preparation, Structure, Properties and Chemical Transformations. *Uspekhi Khimii* = Russian Chemical Reviews, 2012, vol. 81, no. 8, pp. 747–768. (In Russ.).

23. Толпышева Т.Ю., Шишконокова Е.А. Лишайники природного парка «Нумто». Краткий определитель. Екатеринбург: Ассорти, 2018. 187 с.
Tolpysheva T.Yu., Shishkonakova E.A. *Lichens of the Natural Park "Numto". A Short Determinant*. Yekaterinburg, Assorti Publ., 2018. 187 p. (In Russ.).
24. Шевченко В.П., Стародымова Д.П., Кутенков С.А., Виноградова А.А., Гордеев В.В., Демина Л.Л., Иванова Ю.А., Филиппов А.С. Содержание тяжелых металлов в кустистых эпифитных лишайниках Карелии как индикатор атмосферного переноса загрязняющих веществ // Современные проблемы науки и образования. 2011. № 3. Режим доступа: <https://science-education.ru/ru/article/view?id=4692> (дата обращения: 19.04.20).
Shevchenko V.P., Starodymova D.P., Kutenkov S.A., Vinogradova A.A., Gordeev V.V., Demina L.L., Ivanova Yu.A., Filippov A.S. Contents of Heavy Metals in Fruticose Epiphytic Lichens of Karelia as Indicator of Atmospheric Transport of Pollutants. *Sovremennye Problemy Nauki i Obrazovaniya* = Modern problems of science and education, 2011, no. 3. (In Russ.).
25. Щербаклова А.И. Лишайники с высокой антиоксидантной активностью // Вестн. ПГТУ. Сер.: Лес. Экология. Природопользование. 2018. № 4(40). С. 75–84.
Shcherbakova A.I. Lichens with High Antioxidant Activity. *Vestnik of Volga State University of Technology Series "Forest: Ecology. Nature Management"*, 2018, no. 4(40), pp. 75–84. (In Russ.).
26. Ahmadjian V. Studies on the Isolation and Synthesis of Bionts of the Cyanolichen *Peltigera canina* (Peltigeraceae). *Plant Systematics and Evolution*, 1989, vol. 165, pp. 29–38. <https://doi.org/10.1007/BF00936032>
27. Ahmadjian V., Paracer P. *Symbiosis: An Introduction in Biological Association*. LA, Clark University Press, 1986. 212 p.
28. Ahti T., Stenroos S., Moberg R. *Nordic Lichen Flora*. Vol. 5. Cladoniaceae. Uppsala, Museum of Evolution, 2013. 117 p.
29. Aoussar N., Rhallabi N., Mhand R.A, Manzali R., Bouksaim M., Douira A., Mellouki F. Seasonal Variation of Antioxidant Activity and Phenolic Content of *Pseudevernia furfuracea*, *Evernia prunastri* and *Ramalina farinacea* from Morocco. *Journal of the Saudi Society of Agricultural Sciences*, 2020, vol. 19, iss. 1, pp. 1–6. <https://doi.org/10.1016/j.jsas.2018.03.004>
30. Belyaev V., Bogolitsyn K., Brovko O., Kutinov Yu., Neverov N., Palamarchuk I., Boytsova T., Chukhchin D., Zhiltsov D., Gorshkova N. Influence of Tectonic Faults on the Conditions and Properties of Some Components of a Biogeocenosis in a Subarctic Area. *European Journal of Environmental Sciences*, 2019, vol. 9, no. 1, pp. 5–11. <https://doi.org/10.14712/23361964.2019.1>
31. Brovko O.S., Ivakhnov A.D., Palamarchuk I.A., Boitsova T.A. Supercritical Fluid Extraction of Usnic Acid from Lichen of *Cladonia* Genus. *Russian Journal of Physical Chemistry B*, 2017, vol. 11, iss. 8, pp. 1306–1311. <https://doi.org/10.1134/S1990793117080024>
32. Kosanić M., Ranković B., Stanojković T., Rančić A., Manojlović N. *Cladonia* Lichens and Their Major Metabolites as Possible Natural Antioxidant, Antimicrobial and Anticancer Agents. *LWT – Food Science and Technology*, 2014, vol. 59, iss. 1, pp. 518–525. <https://doi.org/10.1016/j.lwt.2014.04.047>
33. Manojlovic N.T., Solujic S., Sukdolak S. Antimicrobial Activity of an Extract and Antraquinones from *Caloplaca shaeveri*. *The Lichenologist*, 2002, vol. 34, iss. 1, pp. 83–85. <https://doi.org/10.1006/lich.2001.0365>
34. Molnár K., Farkas E. Current Results on Biological Activities of Lichen Secondary Metabolites: A Review. *Zeitschrift für Naturforschung C*, 2010, vol. 65, iss. 3-4, pp. 157–173. <https://doi.org/10.1515/znc-2010-3-401>

35. Purvis O.W., Williamson B.J., Spiro B., Udachin V., Mikhailova I.N., Dolgopolova A. Lichen Monitoring as a Potential Tool in Environmental Forensics: Case Study of the Cu Smelter and Former Mining Town of Karabash, Russia. *Geological Society, London, Special Publication*, 2013, vol. 384, no. 1, pp. 133–146. <https://doi.org/10.1144/SP384.6>
36. Rola K., Latkowska E., Myśliwa-Kurdziel B., Osyczka P. Heavy-Metal Tolerance of Photobiont in Pioneer Lichens Inhabiting Heavily Polluted Sites. *Science of the Total Environment*, 2019, vol. 679, pp. 260–269. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.05.002>
37. Rola K., Osyczka P. Temporal Changes in Accumulation of Trace Metals in Vegetative and Generative Parts of *Xanthoria parietina* Lichen Thalli and Their Implications for Biomonitoring Studies. *Ecological Indicators*, 2019, vol. 96, part 1, pp. 293–302. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2018.09.004>
38. Smeds A.I., Kytöviita M.-M. Determination of Usnic and Perlatolic Acids and Identification of Olivetoric Acids in Northern Reindeer Lichen (*Cladonia stellaris*) Extracts. *The Lichenologist*, 2010, vol. 42 (6), pp. 739–749. <https://doi.org/10.1017/S002428291000037X>
39. Swain T., Hillis W.E. The Phenolic Constituents of *Prunus domestica* L. – The Quantitative Analysis of Phenolic Constituents. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 1959, vol. 10, iss. 1, pp. 63–68. <https://doi.org/10.1002/jsfa.2740100110>
40. Taguchi H., Sankawa U., Shibata S. Biosynthesis of Natural Products. VII. Biosynthesis of Usnic Acid in Lichens. Seasonal Variation Observed in Usnic Acid Biosynthesis. *Chemical and Pharmaceutical Bulletin*, 1969, vol. 17, iss. 10, pp. 2061–2064. <https://doi.org/10.1248/cpb.17.2061>

Конфликт интересов: Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов
Conflict of interest: The authors declare that there is no conflict of interest