

жесткости (рис. 3б, з, е, з) и адгезии различаются незначительно (рис. 3а, в, д, ж).

Мажорными вторичными метаболитами в талломе лишайника *E. prunastri* являются усниновая кислота, эверновая кислота, атранорин, а у лишайника *P. furfuracea* — физодовая кислота и ее производные, а также меланин-содержащие соединения. Несмотря на различия в составе вторичных метаболитов, их роль в защите талломов от ТМ, по-видимому, схожа и основана на комплексообразовании с металлами, их хелатировании и последующей секреции экстраклеточно. Это предположение требует дальнейших исследований в экспериментах как *in vitro*, так и *in silico* с помощью методов био- и хемоинформатики.

Таким образом, наша работа показала эффективность лишайников в накоплении кадмия из окружающей среды, однако до сих пор неясно, как это происходит. Общепринято, что большая часть ТМ накапливается

в рыхлом гифальном плетении сердцевины лишайников. ТЭМ выявила наличие пор и отверстий в клетках кортекса, которые могут задерживать частицы или позволяют им проникать внутрь таллома. Кроме того, связывание кадмия как на поверхности, так и в медуллярной зоне обеспечивается вторичными метаболитами.

В рамках нашей работы информация о содержании внутри- и внеклеточного кадмия и локализации металла в медуллярной зоне межгифового пространства в талломах близкородственных видов лишайников *E. prunastri* и *P. furfuracea* из семейства пармелиевых позволила приблизиться к расшифровке механизмов, обеспечивающих формирование устойчивости лишайников к действию ТМ. Полученные данные об изменениях наномеханических свойств поверхности талломов, в том числе параметров адгезии и жесткости, свидетельствуют о возможном участии вторичных метаболитов в стрессовой устойчивости лишайников при действии ТМ.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Bačkor M., Fahselt D. 2004. Physiological attributes of the lichen *Cladonia pleurota* in metal-rich and control sites near Sudbury (Ontario, Canada). Environ. Exp. Bot. V. 52. P. 149. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2004.01.014>
2. Bačkor M., Loppi S. 2009. Interactions of lichens with heavy metals. Biologia Plantarum. V. 53. P. 214. <https://doi.org/10.1007/s10535-009-0042-y>
3. Bargagli R. 2016. Moss and lichen biomonitoring of atmospheric Mercury: a review. Sci. Total Environ. V. 572. P. 216. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2016.07.202>
4. Beckett R. P., Brown D. H. 1984. The control of cadmium uptake in the lichen genus *Peltigera* J. Exp. Bot. V. 35. Art. ID: 1071. <https://doi.org/10.1093/jxb/35.7.1071>
5. Bargagli R., Iosco F. P., Damato M. L. 1987. Zonation of trace metal accumulation in 3 species of epiphytic lichens belonging to the genus *Parmelia*. Cryptogamie Bryol. Lichenol. V. 8. P. 331.
6. Białońska D., Dayan F. E. 2005. Chemistry of the Lichen *Hypogymnia physodes* transplanted to an industrial region: Białońska and Dayan. J. Chem. Ecol. V. 31. P. 2975. <https://doi.org/10.1007/s10886-005-8408-x>
7. Branquinho C. 2001. Lichens. In: Prasad M. N. V. (Ed.) Metals in the Environment. CRC Press: Boca Raton, FL, USA.
8. Brown D. H., Beckett R. P. 1985. Minerals and lichens: localization and effect. In: Vicente C., Brown D. H., Legaz M. E. (ed.) Surface physiology of lichens. Madrid: Universidad Complutense de Madrid. P. 127.
9. Collins C. R., Farrar J. F. 1978. Structural resistance to mass transfer in the lichen *Xanthoria parietina*. New Phytol. V. 81. P. 71. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1978.tb01605.x>
10. Daminova A. G., Rassabina A. E., Khabibrakhmanova V. R., Beckett R. P., Minibayeva F. V. 2023. Topography of UV-melanized thalli of *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. Plants. V. 12. Art. ID: 2627. <https://doi.org/10.3390/plants12142627>
11. Eisenreich W., Knispel N., Beck A. 2011. Advanced methods for the study of the chemistry and the metabolism of lichens. Phytochem. Rev. V. 10. P. 445. <https://doi.org/10.1007/s11101-011-9215-3>
12. Elečko J., Vilkova M., Frenak R., Routray D., Ručova D., Bačkor M., Goga M. 2022. A comparative study of isolated secondary metabolites from lichens and their antioxidative properties. Plants. V. 11. Art. ID: 1077. <https://doi.org/10.3390/plants11081077>
13. Gall J. E., Boyd R. S., Rajakaruna N. 2015. Transfer of heavy metals through terrestrial food webs: a review. Environ. Monit. Assess. V. 187. Art. ID: 201. <https://doi.org/10.1007/s10661-015-4436-3>

14. Goga M., Elečko J., Marcinčinová M., Ručová D., Bačkorová M., Bačkor M. 2020. Lichen metabolites: an overview of some secondary metabolites and their biological potential. Co-evolution of secondary metabolites. P. 175.
https://doi.org/10.1007/978-3-319-76887-8_57-1
15. Goyal R., Seaward M. R. D. 1982a. Metal uptake in terricolous lichens. II. Effects on the morphology of *Peltigera canina* and *Peltigera rufescens*. New Phytol. V. 90. P. 73.
<https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1982.tb03243.x>
16. Goyal R., Seaward M. R. D. 1982b. Metal uptake in terricolous lichens. III. Translocation in the thallus of *Peltigera canina*. New Phytol. V. 90. P. 85.
<https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1982.tb03244.x>
17. Hauck M., Willenbruch K., Leuschner C. 2009. Lichen substances prevent lichens from nutrient deficiency. J. Chem. Ecol. V. 35. P. 71.
<https://doi.org/10.1007/s10886-008-9584-2>
18. Loppi S., Nelli L., Ancora S., Bargagli R. 1997. Accumulation of trace elements in the peripheral and central parts of a foliose lichen thallus. Bryologist. V. 100. P. 251.
<https://doi.org/10.2307/3244059>
19. Maslač A., Maslač M., Tkalec M. 2016. The impact of cadmium on photosynthetic performance and secondary metabolites in the lichens *Parmelia sulcata*, *Flavoparmelia caperata* and *Evernia prunastri*. Acta Botanica Croatica. V. 75. P. 186.
<https://doi.org/10.1515/botcro-2016-0034>
20. Mautsoe P. J., Beckett R. P. 1996. A preliminary study of the factors affecting the kinetics of cadmium uptake by the liverwort *Dumortiera hirsuta*. South African J. Bot. V. 62. P. 332.
21. Mikhailova I. N., Kshnyasev I. A. 2012. Content of heavy metals in thalli of the lichen *Hypogymnia physodes*: sources of heterogeneity. Contemporary Problems Ecol. V. 53. P. 314.
<https://doi.org/10.1134/S1995425512030134>
22. Molnár K., Farkas E. 2010. Current results on biological activities of lichen secondary metabolites: a review. Zeitschrift für Naturforschung. C. V. 65. P. 157.
23. Monnet F., Bordas F., Deluchat V., Chatenet P., Botineau M., Baudu M. 2005. Use of the aquatic lichen *Dermatocarpon luridum* as bioindicator of copper pollution: accumulation and cellular distribution tests. Environ. Pollut. V. 138. P. 455.
<https://doi.org/10.1016/j.envpol.2005.04.019>
24. Nash T. H., Gries C. 1995. The use of lichens in atmospheric deposition studies with an emphasis on the Arctic. Sci. Total Environ. V. 160. P. 729.
[https://doi.org/10.1016/0048-9697\(95\)04406-Q](https://doi.org/10.1016/0048-9697(95)04406-Q)
25. Nieboer E., Puckett K. J., Grace B. 1976. The uptake of nickel by *Umbilicaria muhlenbergii* a physicochemical process. Can. J. Bot. V. 54. P. 724.
<https://doi.org/10.1139/b76-078>
26. Nieboer E., Richardson D. H. S., Tomassini F. D. 1978. Mineral uptake and release by lichens an overview. Bryologist. V. 81. P. 226.
<https://doi.org/10.2307/3242185>
27. Osyczka P., Rola K. 2019. Integrity of lichen cell membranes as an indicator of heavy-metal pollution levels in soil. Ecotoxicol. Environ. Saf. V. 174. P. 26.
<https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2019.02.054>
28. Pawlik-Skowrońska B., Bačkor M. 2011. Zn/Pb-tolerant lichens with higher content of secondary metabolites produce less phytochelatin than specimens living in unpolluted habitats. Environ. Exp. Bot. V. 72. P. 64.
<https://doi.org/10.1016/J.ENVEXPBOT.2010.07.002>
29. Perales-Vela H. V., Peña-Castro J. M., Cañizares-Villanueva R. O. 2006. Heavy metal detoxification in eukaryotic microalgae. Chemosphere. V. 64. P. 1.
<https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2005.11.024>
30. Purvis O. W., Elix J. A., Broomhead J. A., Jones G. C. 1987. The occurrence of copper-norstictic acid in lichens from cupriferous substrata. Lichenologist. V. 19. P. 193.
<https://doi.org/10.1017/S0024282987000161>
31. Sanità di Toppi L., Musetti R., Marabottini R., Corradi M. G., Vattuone Z., Favali M. A., Badiani M. 2004. Responses of *Xanthoria parietina* thalli to environmentally relevant concentrations of hexavalent chromium. Funct. Plant Biol. V. 31. P. 329.
<https://doi.org/10.1071/FP03171>

32. Sanità di Toppi L., Marabottini R., Vattuone Z., Musetti R., Favali M.A., Sorgonà A., Badiani M. 2005a. Cell wall immobilization and antioxidant status of *Xanthoria parietina* thalli exposed to cadmium. *Funct. Plant Biol.* V. 32. P. 611. <https://doi.org/10.1071/FP04237>
33. Sanità di Toppi L., Musetti R., Vattuone Z., Pawlik-Skowrońska B., Fossati F., Bertoli L., Badiani M., Favali M.A. 2005b. Cadmium distribution and effects on ultrastructure and chlorophyll status in photobionts and mycobionts of *Xanthoria parietina*. *Microscop. Res. Techn.* V. 66. P. 229. <https://doi.org/10.1002/jemt.20166>
34. Seppelt R. D. 2007. Phytogeography of Continental antarctic lichens. *Lichenologist.* V. 27. P. 417. [https://doi.org/10.1016/S0024-2829\(95\)80003-4](https://doi.org/10.1016/S0024-2829(95)80003-4)
35. Solhaug K. A., Lind M., Nybakken L., Gauslaa Y. 2008. Possible functional roles of cortical depsides and medullary depsidones in the foliose lichen *Hypogymnia physodes*. *Flora-Morphol. Distrib. Funct. Ecol. Plants.* V. 204. P. 40. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2007.12.002>
36. Suhani I., Sahab S., Srivastava V., Singh R. P. 2021. Impact of cadmium pollution on food safety and human health. *Curr. Opin. Toxicol.* V. 27. P. 1. <https://doi.org/10.1016/j.cotox.2021.04.004>
37. Tosić S., Pavlović A., Dimitrijević I., Zlatanović I., Mitić V., Stojanović G. 2022. Elemental composition of selected lichen species growing on the Balkan Peninsula. *J. Serb. Chem. Soc.* V. 87. P. 1313. <https://doi.org/10.2298/JSC220223049T>
38. Wilkinson G. N. 1961. Statistical estimations in enzyme kinetics. *Biochem. J.* V. 80. P. 324.