

ПЕРВИЧНАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ ЭПИГЕЙНЫХ ЛИХЕНИЗИРОВАННЫХ ГРИБОВ В УСЛОВИЯХ СОСНОВЫХ ЛЕСОВ КОСТРОМСКОЙ ОБЛАСТИ

© 2021

Малахова К.В.

Костромской государственной университет (г. Кострома, Российская Федерация)

Аннотация. Талломы эпигейных лишенизированных грибов рода *Cladonia* P. Browne являются источниками веществ, обладающих высокой биологической активностью с доказанным фармацевтическим потенциалом. Это приводит к необходимости изучения особенностей накопления биомассы талломами, а также условий, влияющих на кумуляцию вторичных метаболитов подециями. Приводятся результаты исследования первичной продуктивности и концентраций вторичных метаболитов лишайников рода *Cladonia* в условиях сосняков центра европейской части России на примере Костромской области. Первичная продуктивность кустистых лишайников рода *Cladonia* в сосновых лесах Костромской области находится в пределах 16,05–34,72 г/м² в год у *C. arbuscula* и 14,70–28,18 г/м² в год у *C. rangiferina*. Прирост живой части подеция по массе находится в прямой зависимости от интенсивности солнечного света: оптимум для *C. arbuscula* 4100–6100 лк (0,0250 г/год), для *C. rangiferina* 3800–5800 лк (0,0407 г/год). Выявлено влияние абиотических факторов (влажность биотопа и интенсивность солнечного света) на параметры первичной продуктивности и накопление вторичных метаболитов талломами. Влияние биотических факторов проявляется на проективное покрытие видов. Наибольшие значения проективного покрытия 85,67% (*C. arbuscula*) и 61% (*C. rangiferina*) приурочены к хорошо освещаемым биотопам с разреженным солнечным светом (разреженный сосняк-беломошник сфагновый, склон сосняка сфагнуво-верескового). Максимальное количество ацетонового экстракта вторичных метаболитов на массу воздушно-сухого сырья лишенизированных грибов рода *Cladonia* было выделено на хорошо освещенных участках сосняков при 5800–7400 лк (11,541 и 15,916 мг/г в-с. сырья *C. rangiferina* и *C. arbuscula* соответственно). Повышение влажности биотопа и условия затенения замедляют накопление вторичных метаболитов в подециях.

Ключевые слова: эпигейные лишенизированные грибы; *Cladonia arbuscula*; *Cladonia rangiferina*; первичная продуктивность; подеция; прирост подеция; проективное покрытие; интенсивность света; вторичные метаболиты; ацетоновый экстракт; усниновая кислота; фитоценотическая приуроченность; сосновые леса; Костромская область.

THE STUDY OF PRIMARY PRODUCTIVITY OF LICHENIZED EPIGEIC FUNGI IN THE PINE FORESTS OF THE KOSTROMA REGION

© 2021

Malakhova K.V.

Kostroma State University (Kostroma, Russian Federation)

Abstract. Thalli of epigeic lichenized fungi of the genus *Cladonia* P. Browne are sources of high biological activity substances with a proven pharmaceutical potential. It's necessary to study characteristics of the accumulation of biomass by thalli, as well as conditions affecting the accumulation of secondary metabolites by lesions. For the first time, studies of the primary productivity and concentrations of secondary metabolites in lichens of the genus *Cladonia* in pine forests in the center of the European part of Russia are presented on the example of the Kostroma Region. The primary productivity of bushy lichens of the genus *Cladonia* in the pine forests of the Kostroma Region is in the range of 16,05–34,72 g/m² per year for *C. arbuscula* and 14,70–28,18 g/m² per year for *C. rangiferina*. The weight gain of the living part of the subset is in direct proportion to the intensity of sunlight: the optimum for *C. arbuscula* is 4100–6100 lx (0,0250 g/year), for *C. rangiferina* it is 3800–5800 lx (0,0407 g/year). The influence of abiotic factors (biotope humidity and sunlight intensity) on the parameters of primary productivity and the accumulation of secondary metabolites by thalli was revealed. The influence of biotic factors is manifested on the projective cover of species. The highest values of the projective cover, 85,67% (*C. arbuscula*) and 61% (*C. rangiferina*), are confined to well-illuminated biotopes with rarefied sunlight (thin sphagnum pine forest, sphagnum-heather pine forest slope). The maximum amount of acetone extract of secondary metabolites per weight of air-dry raw material of lichenized fungi of the genus *Cladonia* was isolated from well-illuminated areas of pine forests at 5800–7400 lx (11,541 and 15,916 mg/g q.s. of *C. rangiferina* and *C. arbuscula* raw materials, respectively). The increased humidity of the biotope and shading conditions slow down the accumulation of secondary metabolites in the subsets.

Keywords: lichenized epigeic fungi; *Cladonia arbuscula*; *Cladonia rangiferina*; primary productivity; podetia; podetium increase; projective cover; light intensity; secondary metabolites; acetone extract; usnic acid; phytocenoctic confinement; pine forests; Kostroma Region.

Введение

Лишенизированные грибы как организмы, обусловленные сложным взаимодействием мико- и фотобионта, являются источником ценных биологиче-

ски активных веществ, выполняющих роль вторичных метаболитов в талломах лишайников [1, с. 748; 2, с. 173; 3, с. 116]. Так, эпигейные лишенизированные грибы рода *Cladonia* P. Browne представляют

собой ценный ресурс, обладающий фармацевтическим потенциалом ввиду наличия в их талломах ряда вторичных метаболитов [4, с. 377; 5, с. 57; 6, с. 449].

В современной фармацевтике начаты исследования по разработке хемоферментативного синтеза форм усниновой кислоты и её соединений, но основным её источником является природное сырье: талломы лишенизированных грибов [3, с. 115]. Наиболее часто для экстракции данного соединения используются подстилки кладонии лесной (*Cladonia arbuscula* (Wallr.) Flot.), кладонии оленьей (*Cladonia rangiferina* (L.) F.H. Wigg.) ввиду высокой распространенности данных видов, содержания усниновой кислоты и других вторичных метаболитов в талломах в количестве от 1,5 до 8% от массы воздушно-сухого сырья [7, с. 76; 8, с. 15]. В ряде исследований выявлена корреляция между накоплением усниновой кислоты в талломах и условиями произрастания лишайниковых сообществ [7, с. 76; 9, с. 87].

В связи с активной эксплуатацией эпигейных лишенизированных грибов рода *Cladonia* как возобновляемого ресурса для получения усниновой кислоты необходимо исследование особенностей роста и первичной продуктивности данных объектов, а также выявление зависимости этих показателей от условий места произрастания, в частности, условий освещения [8, с. 15; 9, с. 87].

На данный момент большая часть исследований по вышеобозначенному вопросу посвящена почвенным лишайникам восточной части России: Западная Сибирь и Полярный Урал, Прибайкалье, Дальний Восток, а также Республика Карелия [10, с. 344; 11, с. 43; 12, с. 56; 13, с. 34]. Отмечена тенденция зависимости первичной продуктивности лишайниковых синузид от условий среды: зональной и фитоценотической приуроченности [14, с. 690]. В зарубежной литературе описан опыт исследования линейной скорости роста и биомассы талломов рода *Cladonia* в условиях верховых болот южной части Финляндии, Шотландии, Аляски и Канады [8, с. 15; 15, с. 237; 16, с. 431; 17, с. 1199]. Практически не исследованным остается вопрос накопления вторичных метаболитов в талломах эпигейных лишайников в аспекте взаимодействия с экологическими факторами [18, с. 477; 19, с. 401; 20, с. 27].

В связи с возрастанием интереса производителей фармацевтической продукции к лишенизированным грибам как лекарственному сырью, а также фрагментарностью данных об их продукционной активности на территории России, мы ставим целью изучение первичной продуктивности эпигейных лишайников рода *Cladonia* P. Growne как источника вторичных метаболитов в условиях сосновых лесов Костромской области.

Материал и методы

Исследование первичной продуктивности лишенизированных грибов рода *Cladonia* проводилось на территории сосновых лесов Красносельского и Суванинского районов Костромской области. Согласно региональному делению Российской Федерации, принятому в «Списке лишенофлоры России», Костромская область расположена в центральной части Европейской России [21, с. 15]. В качестве модельных объектов нами были использованы *Cladonia arbuscula* (Wallr.) Flot. и *Cladonia rangiferina* (L.)

F.H. Wigg., представленные наибольшим обилием в районах исследования. *Cladonia* – род кустистых лишенизированных грибов семейства Cladoniaceae порядка Lecanorales класса Lecanogomycetes отдела Ascomycota [22, с. 53].

Исследования проводились в течение вегетативных сезонов 2018–2020 гг. в средневозрастных сосняках. С целью выявления влияния места произрастания и растительного сообщества на продуктивность лишенизированных грибов были исследованы следующие фитоценозы с различными условиями освещения и влажности: склон разреженного сосняка сфагново-верескового, пологий участок разреженного сосняка сфагново-верескового, разреженный сосняк сфагновый с включением подроста ели обыкновенной, экотон подроста ели с березняком, разреженный сосняк моховый по краю лесной тропы, ельник-березняк сфагновый на границе заболачивания, разреженный сосняк-беломошник сфагновый. Колебания интенсивности солнечного света на местах исследования составляли от 2800 до 7400 лк в ясный безоблачный день. На указанных выше местах исследования в трехкратной повторности были заложены лишенологические площадки размерами 1 × 1 м², внутри которых было определено проективное покрытие лишайников рода *Cladonia*, а также взяты образцы подстилки (не менее 100 единиц с каждого участка исследования) для дальнейшего исследования продуктивности талломов и концентрации в них вторичных метаболитов.

Размерные характеристики подстилки были исследованы при максимальном их насыщении влагой, масса – в воздушно-сухом состоянии. Первичную продуктивность талломов вычисляли в соответствии с методикой, описанной у С.Ю. Абдульмановой [14, с. 689].

С целью определения концентрации вторичных метаболитов нами был получен ацетоновый экстракт подстилки, поскольку наиболее ценным в фармацевтике веществом талломов является усниновая кислота, хорошо растворимая в кипящем ацетоне [22, с. 54].

Результаты исследований

и их обсуждение

Одним из показателей, влияющих на величину первичной продуктивности, является масса живой части подстилки. Сравнение массы живой части подстилки на участках соснового леса с различной интенсивностью освещения позволило выявить соответствие данных параметров. Наибольшая масса живой части подстилки *C. arbuscula* наблюдается при интенсивности солнечного света 4100–5800 лк и составляет 0,0542–0,0551 г, максимальная масса подстилки *C. rangiferina* отмечена при интенсивности света 4100–6700 лк и составляет 0,0577–0,0741 г. Данные участки исследования приурочены к хорошо прогреваемым склонам и обеспечены разреженным естественным затенением за счет включений подроста ели обыкновенной.

Длина колен подстилки рассматриваемых видов в сосняках Костромской области варьирует от 5,38 до 8,33 мм в различных условиях произрастания. При этом для *C. rangiferina* характерна большая длина между коленами, чем для *C. arbuscula* (7,4 и 6,4 мм соответственно). Наблюдается зависимость данного показателя от фитоценотической приуроченности

произрастания видов. Так, наиболее выраженный интеркалярный рост подециев выявлен в участках с избыточным увлажнением: это участки соснового леса на границе с заболачиванием, где влияние на ростовые процессы эпигейных лишайников также оказывает затенение за счет подроста ели обыкновенной. На данных участках исследуемые нами виды рода *Cladonia* произрастают в синузиях со мхом рода *Sphagnum*, что также способствует удержанию влаги в мохово-лишайниковом ярусе растительного сообщества. Наименьшая длина колен подециев у обоих видов обнаружена при произрастании в разреженном сосняке моховом по краю лесной тропы (5,38 и 6,89 мм у *C. arbuscula* и *C. rangiferina* соответственно). Вероятно, причиной этого являются значительные колебания температурного режима и влажности на открытом пологом участке.

Средние значения прироста живой части подеция по массе у лишенизированных грибов рода *Cladonia* в условиях сосновых лесов Костромской области в среднем составляют 0,0198 и 0,0261 г/год для *C. arbuscula* и *C. rangiferina* соответственно. Прямой корреляции значения прироста живой части подеция по массе с растительными сообществами не выявлено, но нами отмечена зависимость значений данного показателя от условий освещения. На основании полученных данных мы можем заметить, что наибольшие значения прироста живой части подеция по массе для обоих видов приурочены к участкам с интенсивностью солнечного света 4100 лк. При этом оптимум данного показателя для *C. arbuscula* смещен в сторону увеличения интенсивности света (от 4100 до 6100 лк), а для *C. rangiferina* в сторону снижения интенсивности света (от 3800 до 5800 лк). Полученные нами результаты могут внести вклад в усовершенствование технологии культивирования талломов *C. arbuscula* и *C. rangiferina* и их компонентов в условиях лаборатории для дальнейшего получения лишайниковых кислот, а также для задач биоиндикации.

Кроме того, можно отметить зависимость прироста живой части подеция от условий увлажнения: наибольшие значения прироста подеция обоих видов (0,0239 и 0,0339 г/год для *C. arbuscula* и *C. rangiferina* соответственно) наблюдаются в фитоценозах с условиями умеренной и повышенной увлажненности: сосняк сфагновый с включением ели, а также

участок сосняка на границе заболачивания соответственно.

Значения первичной продуктивности эпигейных лишенизированных грибов рода *Cladonia* в условиях сосновых лесов Костромской области варьируют от 16,05 до 34,72 г/м² в год. При этом среднее значение продуктивности *C. arbuscula* находится на уровне 23,58 г/м² в год, а для *C. rangiferina* данный показатель имеет меньшее значение, соответствуя в среднем 20,96 г/м² в год. Несмотря на больший прирост живой части подеция по массе у *C. rangiferina* по сравнению с *C. arbuscula* и большую длину колен подециев, кладония оленья на исследуемых участках обладает меньшей продуктивностью, что обусловлено во многом меньшим процентом проективного покрытия данного вида. Обратимся к рассмотрению первичной продуктивности видов в условиях различных фитоценозах (табл. 1).

Как и в случае с данными по приросту живой части подеция, наибольшие значения первичной продуктивности наблюдаются в фитоценозах с умеренным (сосняк сфагновый с включением ели, сосняк еловый) и повышенным увлажнением (сосняк сфагновый на границе заболачивания) для *C. arbuscula*. Эта же закономерность отмечается и в работах С.Ю. Абдульмановой: в зоне бугристых болот первичная продукция *Cladonia* превосходит по значению продукцию в более засушливых фитоценозах (в частности, 8,11 и 22,16 г/м² в год для подециев *C. arbuscula* в лиственных редкостойных лесах и на бугристых болотах соответственно) [14, с. 690].

В отношении *C. rangiferina* при оценке первичной продуктивности стоит обратить особое внимание на проективное покрытие данного вида. Как и в случае с *C. arbuscula*, наибольшие значения прироста живой части подеция *C. rangiferina* отмечены на участке сосняка сфагнового с включением ели (0,0339 г/год), а также на участке сосняка с включением ели на границе заболачивания (0,0278 г/год), однако ввиду низкого процента проективного покрытия вида на данных участках (30 и 50% соответственно) первичная продуктивность вида ниже, чем в других фитоценозах. В соответствии с этим и среднее значение первичной продуктивности *C. rangiferina*, приведенное в табл. 1, ниже, чем у *C. arbuscula*, при большем приросте живой части подеция *C. rangiferina*.

Таблица 1 – Первичная продуктивность лишенизированных грибов рода *Cladonia* в условиях сосняков Костромской области

Тип фитоценоза	Первичная продуктивность, г/мм ² в год		Проективное покрытие, %	
	<i>C. arbuscula</i>	<i>C. rangiferina</i>	<i>C. arbuscula</i>	<i>C. rangiferina</i>
Склон сосняка сфагново-верескового	–	28,18	–	80
Разреженный сосняк сфагново-вересковый	16,05	–	65	–
Сосняк сфагновый с включением ели	34,72	14,70	91	30
Сосняк еловый на границе с березняком	25,69	–	90	–
Разреженный сосняк моховый по краю лесной тропы	17,09	21,46	75	70
Сосняк сфагновый с включением ели на границе заболачивания	24,26	19,58	95	50
Разреженный сосняк-беломошник сфагновый	23,69	20,89	98	75
Среднее:	23,58	20,96	85,67	61,00

В ряде источников приводится информация о защитной роли вторичных метаболитов в слоевище лишайника от солнечной радиации [2, с. 189; 18, с. 477; 19, с. 401]. В соответствии с этим мы видим необходимость исследования концентрации усниновой кислоты на массу воздушно-сухого сырья в корреляции с интенсивностью солнечного света.

В целом содержание ацетонового экстракта в сосняках Костромской области варьировало в талломах рода *Cladonia* в пределах 5,039–15,916 мг/г воздушно-сухого сырья. Полученные нами результаты по содержанию лишайниковых кислот сопоставимы с данными по сосновым лесам Якутии [8, с. 76]. В среднем по исследуемым участкам содержание экстракта наблюдается более высоким в талломах *C. arbuscula* (10,153 мг/г в-с. сырья) по сравнению с *C. rangiferina* (8,161 мг/г в-с. сырья). Вероятно, данная особенность соотносится с преобладанием *C. arbuscula* на открытых, хорошо освещенных участках с интенсивностью солнечного света 5800 лк и более, где накопление лишайниковых кислот, выполняющих защитную функцию от ультрафиолета, происходит наиболее интенсивно.

При соотношении количественного содержания вторичных метаболитов лишенизированных грибов рода *Cladonia* и интенсивности солнечного света получены следующие данные. Наиболее высокие концентрации ацетонового экстракта лишенизированных грибов рода *Cladonia* отмечается на хорошо освещенных пространствах сосняков при интенсивности солнечного света 5800–7400 лк и составляют для *C. arbuscula* 12,102–15,916 мг/г в-с. сырья, для *C. rangiferina* 9,849–11,541 мг/г в-с. сырья. Полученные данные подтверждают, что вторичные метаболиты лишенизированных грибов выполняют защитную функцию при избыточном освещении. Наиболее целесообразно использовать в качестве лекарственного сырья талломы лишайников, произрастающие на обильно освещенных участках.

Кроме интенсивности солнечного света на накопление вторичных метаболитов в талломах лишенизированных грибов могут оказывать влияние другие факторы биотопа: тип фитоценоза, окружение травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов, определяющее условия поддержания влажности и температурного режима. В зависимости от условий произрастания лишайников рода *Cladonia* содержание в их подециях вторичных метаболитов колеблется от 5,1 и 5,4 мг/г в-с. сырья до 11,5 и 15,9 мг/г в-с. сырья у *C. arbuscula* и *C. rangiferina* соответственно. В соответствии с полученными данными, условия большего увлажнения замедляют накопление лишайниковых кислот в подециях рода *Cladonia*: для обоих видов содержание вторичных метаболитов при произрастании в условиях сфагнового ельника-березняка на границе заболачивания остается низким (6,4 и 5,1 мг/г в-с. сырья). На открытых освещенных участках в сообществе со мхами создаются наиболее оптимальные условия для накопления лишайниковых кислот, где их содержание находится на уровне 11,6–15,9 мг/г в-с. сырья.

Таким образом, на содержание вторичных метаболитов в подециях лишайников рода *Cladonia* оказывает влияние комплекс абиотических (интенсивность солнечного света, влажность) и биотических

(конкуренция со стороны кустарничков и подростов древесных растений) факторов. Наиболее выраженное влияние имеет фактор интенсивности солнечного света.

Заключение

Исследованные популяции кустистых эпигейных лишайников рода *Cladonia* в сосновых лесах Костромской области в среднем имеют проективное покрытие 85,67% (*C. arbuscula*) и 61% (*C. rangiferina*) на пробных площадках размером 1 м², при этом наибольшие значения проективного покрытия приурочены к хорошо освещаемым биотопам с разреженным солнечным светом (разреженный сосняк-беломошник сфагновый, склон сосняка сфагново-верескового). Выявлена корреляция прироста живой части подеция по массе с интенсивностью освещения места произрастания. Отмечается тенденция к наибольшему приросту подеция в условиях умеренной и повышенной увлажненности (сосняк сфагновый с включением ели, сосняк сфагновый с включением ели на границе заболачивания).

Первичная продуктивность лишенизированных грибов рода *Cladonia* в сосновых лесах Костромской области находится в пределах 16,05–34,72 г/м² в год (*C. arbuscula*) и 14,70–28,18 г/м² в год (*C. rangiferina*); данный показатель необходимо рассматривать в тесной зависимости от проективного покрытия вида на участке. Выявлена фитоценотическая приуроченность величины первичной продуктивности, которая максимальна в фитоценозах с большим увлажнением (наличие сфагнума, близрасположенное заболачивание); также на участках с наибольшими значениями продуктивности *Cladonia* отмечается включение ели обыкновенной.

Проведенное исследование корреляции накопления вторичных метаболитов с интенсивностью солнечного света позволило выявить, что максимальное количество ацетонового экстракта на массу воздушно-сухого сырья лишенизированных грибов рода *Cladonia* было выделено на хорошо освещенных участках сосняков при 5800–7400 лк (11,541 и 15,916 мг/г в-с. сырья *C. rangiferina* и *C. arbuscula* соответственно). При этом установлено, что влажность биотопа и условия затенения снижают содержание вторичных метаболитов в подециях. В связи с этим мы видим актуальным вопрос изучения аллелопатических связей эпигейных лишенизированных грибов с участниками фитоценотических отношений (в частности, представители Pinaceae), в том числе в аспекте влияния на особенности лесовосстановления.

Список литературы:

1. Соколов Д.Н., Лузина О.А., Салахутдинов Н.Ф. Усниновая кислота: получение, строение, свойства и химические превращения // Успехи химии. 2012. Т. 81, № 8. С. 747–768.
2. Андреев М.П., Ахти Т., Войцехович А.А., Гагарина Л.В., Гимельбрант Д.Е., Давыдов Е.А., Конорева Л.А., Кузнецова Е.С., Макрый Т.В., Надеина О.В., Рандлане Т., Сааг А., Степанчикова И.С., Урбанавичюс Г.П. Флора лишайников России. Биология, экология, разнообразие, распространение и методы изучения лишайников: монография. М.: ООО «Товарищество научных изданий КМК», 2014. 392 с.
3. Luzina O., Salakhutdinov N. Biological activity of usnic acid and its derivatives: Part 1. Activity against unicellular or-

- ganisms // Russian Journal of Bioorganic Chemistry. 2016. № 42. P. 115–132. DOI: 10.1134/S1068162016020084.
4. Ivanova V., Backor M., Dahse H.-M., Graefe U. Molecular structural studies of lichen substances with antimicrobial, antiproliferative, and cytotoxic effects from *Parmelia subrudecta* // Preparative Biochemistry & Biotechnology. 2010. № 40. P. 377–388.
5. Maciag-Dorszyńska M., Wegrzyn G., Guzew-Krzemińska B. Antibacterial activity of lichen secondary metabolite usnic acid is primarily caused by inhibition of RNA and DNA synthesis // FEMS microbiology letters. 2014. № 353. P. 57–62. DOI: 10.1111/1574-6968.12409.
6. De Oliveira D.M., Pereira C., Mendes G., Junker J., Kolloff M., Rosa L., Rosa C., Alves T., Zani C., Johann S., Cota B. Two new usnic acid derivatives from the endophytic fungus *Mycosphaerella* sp. // Zeitschrift für Naturforschung. 2018. № 73 (11–12). P. 449–455. DOI: 10.1515/znc-2017-0162.
7. 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.
8. McMullin R., Rapai S. A review of reindeer lichen (*Cladonia* subgenus *Cladina*) linear growth rates // Rangifer. 2020. № 40. P. 15–26. DOI: 10.7557/2.40.1.4636.
9. Fahselt D. Lichen Products of *Cladonia stellaris* and *C. rangiferina* maintained under Artificial conditions // The Lichenologist. 1981. № 13 (1). P. 87–91. DOI: 10.1017/S002428298100008X.
10. Абдульманова С.Ю., Эктова С.Н. Ростовые процессы некоторых видов кустисто-разветвленных лишайников рода *Cladonia* (Cladoniaceae) в тундровых сообществах // Растительные ресурсы. 2015. Вып. 3. С. 344–356.
11. Вершинина С.Э., Вершинин К.Е. Оценка запасов и характеристика лишайникового сырья р. *Cetraria* Ach., 1803 в Прибайкалье // Вестник ИрГСХА. 2010. № 40. С. 43–49.
12. Полежаев А.Н. Рост и распространение кустистых лишайников на севере Дальнего Востока России // Вестник северо-восточного научного центра ДВО РАН. 2005. № 2. С. 56–63.
13. Толпышева Т.Ю., Тимофеева А.К. Влияние субстрата на рост и размножение лишайников *Cladonia rangiferina* и *C. mitis* // Вестник Московского университета. Серия 16: Биология. 2008. № 4. С. 34–41.
14. Абдульманова С.Ю., Эктова С.Н. Соотношение прироста по высоте и биомассе у кустистых лишайников // Известия Самарского научного центра РАН. 2013. Т. 15, № 3 (2). С. 688–691.
15. Vasander H. The length growth rate, biomass and production of *Cladonia arbuscula* and *C. rangiferina* in a raised bog in southern Finland // Annales Botanici Fennici. 1981. Vol. 18, № 3. P. 237–243. DOI: 10.2307/23725238.
16. Prince C. Growth rates and productivity of *Cladonia arbuscula* and *Cladonia impexa* on the Sands of Forvie, Scotland // Canadian Journal of Botany. 2011. № 52. P. 431–433. DOI: 10.1139/b74-055.
17. Scotter G. Growth rates of *Cladonia alpestris*, *C. mitis*, and *C. rangiferina* in the Taltson River region, NWT // Canadian Journal of Botany. 2011. № 41. P. 1199–1202. DOI: 10.1139/b63-100.
18. Nybakken L., Julkunen-Tiitto R. UV-B induces usnic acid in reindeer lichens // The Lichenologist. 2006. № 38. P. 477–485. DOI: 10.1017/S0024282906005883.
19. Prokopiev I., Poryadina L., Konoreva L., Chesnokov S., Shavarda A. Variation in the Composition of Secondary Metabolites in *Flavocetraria* Lichens from Western Siberia // Russian Journal of Ecology. 2018. № 49. P. 401–405. DOI: 10.1134/S1067413618050107.
20. Chowdhury D., Solhaug K.A., Gauslaa Y. Ultraviolet radiation reduces lichen growth rates // Symbiosis. 2017. № 73. P. 27–34. DOI: 10.1007/s13199-016-0468-x.
21. Урбанавичюс Г.П. Список лишенофлоры России. СПб.: Наука, 2010. 194 с.
22. Храменкова О.М. Лишайники *Hypogymnia physodes*, *Evernia prunastri*, *Cladonia arbuscula* и *Xanthoria parietina* как источники веществ с антибактериальной активностью // Бюллетень Брянского отделения Русского ботанического общества. 2017. № 1 (9). С. 50–58.

Информация об авторе(-ах):	Information about the author(-s):
Малахова Ксения Вячеславовна, аспирант кафедры биологии и экологии; Костромской государственной университет (г. Кострома, Российская Федерация). E-mail: malakhova.kv1@gmail.com.	Malakhova Ksenia Vyacheslavovna, postgraduate student of Biology and Ecology Department; Kostroma State University (Kostroma, Russian Federation). E-mail: malakhova.kv1@gmail.com.

Для цитирования:

Малахова К.В. Первичная продуктивность эпигейных лишенизированных грибов в условиях сосновых лесов Костромской области // Самарский научный вестник. 2021. Т. 10, № 1. С. 102–106. DOI: 10.17816/snv2021101115.