

УДК 581.14+575.2+582.29

ОНТОГЕНЕЗ И МОРФОГЕНЕЗ КУСТИСТОГО ЛИШАЙНИКА *Usnea florida* (L.) Weber ex F.H. Wigg.¹

© 2010 г. Ю. Г. Суетина*, Н. В. Глотов*, **

*Марийский государственный университет

424001 Республика Марий Эл, Йошкар-Ола, пл. Ленина, д. 1

E-mail: suetina@inbox.ru

**Государственный природный заповедник “Большая Кокшага”

424038 Республика Марий Эл, Йошкар-Ола, ул. Воинов-интернационалистов, д. 26

Поступила в редакцию 22.04.09 г.

Окончательный вариант получен 13.08.09 г.

В соответствии с концепцией дискретного описания онтогенеза растений Работнова–Уранова описано развитие кустистого лишайника *Usnea florida*. Онтогенез слоевища *U. florida*, представленный 4 периодами и 11 онтогенетическими состояниями, включает развитие из споры мицелия гриба, объединение его с водорослью в зачаток слоевища, морфогенез слоевища (формирование жизненной формы и распад таллома) и связанные с этим морфологические изменения апотециев и других структур, формирующихся на слоевище. На основе анализа морфогенетических процессов в формировании слоевища предложены морфологические критерии выделения онтогенетических состояний. Формирование основного каркаса слоевища и интенсивное ветвление происходят до развития апотециев, что связано с переключением на основную функцию – репродуктивную. Процессы старения и разрушения слоевища отмечены еще до начала образования плодовых тел в состоянии v_2 , затем они, естественно, усиливаются и максимально проявляются в состояниях g_3 и ss . Изменениями хода морфогенеза слоевища могут быть как задержка, так и ускоренное развитие морфогенетических процессов, которые являются проявлением адаптационных механизмов в ответ на влияние различных факторов среды.

Ключевые слова: онтогенез, изменчивость, лишайники, *Usnea florida*.

Для решения проблем популяционной биологии лишайников важно учитывать онтогенетическую и функциональную разнокачественность особей в пределах вида (Михайлова, Воробейчик, 1999; Суетина, 2001; Плюснин, 2004; Глотов, Суетина, 2005; Михайлова, 2005; Суетина, 2006а). Исследование онтогенетических характеристик лишайников является необходимой основой для анализа структуры популяций и прогнозирования их будущего. При изучении онтогенеза неизбежно возникает сложность в разграничении двух процессов: во-первых, морфогенеза – закономерных, в большей степени генетически обусловленных, морфологических изменений организма в процессе индивидуального развития и, во-вторых, морфологической изменчивости структуры (признака), свойственной определенному этапу развития и характеризующейся как качественно, так и количественно. Наибольший интерес, с точки зрения индивидуального развития лишайников, представляют исследования Вернера (Werner, 1931, 1965), в которых рассмотрен онтогенез

слоевища накипных, листоватых и кустистых лишайников до стадии формирования репродуктивных структур. Важным обобщением в этих работах является выявление единого хода морфогенеза слоевища: лишайники всех жизненных форм проходят стадию накипного слоевища. Основываясь на этих исследованиях и на принципах дискретного выделения возрастных (онтогенетических) состояний у растений (Работнов, 1950; Уранов, 1975), мы исследовали онтогенез кустистого лишайника *Usnea florida* (L.) Weber ex F.H. Wigg., акцентируя внимание на изменении морфологических структур в ходе индивидуального развития.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследования проводили на территории Республики Марий Эл (Физико-географическое районирование ... , 1964; Колобов, 1968; Абрамов, 2000). Объектом исследований являлся эпифитный радиально-кустистый лишайник *Usnea florida* (сем. Parmeliaceae), который встречается в Евразии (Определитель ..., 1996), Америке и Африке (Checklists ..., 2009). В России он распространен на Кавказе,

¹ Работа поддержана Российским фондом фундаментальных исследований (проект № 09-04-00780-а).

Урале, в Смоленской (Определитель ..., 1996; Wirth, 1995) и Кировской областях (Никольский, 1929), Удмуртии (Булдаков, 2004) и Марий Эл (Богданов, 2006). В Красной книге Республики Марий Эл (2007) он имеет статус уязвимого вида с сокращающейся численностью популяций.

Наибольшее число особей *U. florida* найдено в Марийской низменности (западная и южная часть республики) — в заповеднике “Большая Кокшага” и на прилегающих к нему территориях. Единичные находки отмечены в юго-западной части республики в 1931 г. Васильковым (1940) (Приволжская возвышенность), а также в восточной ее части (Марийско-Вятский Увал). Вид встречается в липняках, черноольшаниках, дубняках, ельниках, сосняках, приуроченных к поймам и/или надпойменным террасам рек. Этот лишайник произрастает на листовных видах деревьев: липе (*Tilia cordata* Mill.), дубе (*Quercus robur* L.), редко на иве козьей (*Salix caprea* L.), березе (*Betula pendula* Roth, *Betula pubescens* Ehrh.), на ольхе (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.), осине (*Populus tremula* L.); реже — на хвойных: на ели (*Picea × fennica* (Regel) Kom.), пихте (*Abies sibirica* Ledeb.), сосне (*Pinus sylvestris* L.). Предпочитает расти в кроновой части деревьев, реже на стволе (Богданов, Суетина, 2007).

В ходе работы просмотрено 117 образцов, собранных в 1996–2006 гг. Онтогенетические состояния *U. florida* выделены по качественным морфологическим признакам. Названия периодов и онтогенетических состояний давали с учетом концепции дискретного описания онтогенеза растений (Работнов, 1950; Уранов, 1975), а также ранее описанных онтогенезов лишайников *Xanthoria parietina* (L.) Th. Fr., *Physcia stellaris* (L.) Nyl., *Pseudevernia furfuracea* (L.) Zopf (Суетина, 2001, 2002, 2006а, б). По литературным данным приводятся начальные этапы онтогенеза от споры до ювенильного состояния (Окснер, 1974; Werner, 1931, 1965). Изменения в онтогенезе лишайников мы рассматриваем как некие аналогии с онтогенезом растений и начиная с ювенильного онтогенетического состояния вводим соответствующие названия и их индексные обозначения. По гербарным образцам описаны онтогенетические состояния im-ss. Онтогенетическую изменчивость морфометрических признаков изучали в состояниях v₂–g₃, анализируя от 10 до 24 особей. Длину веточек отмеряли ниткой, далее по линейке определяли размер. Длину почернения корового слоя измеряли линейкой. Подсчет числа апотециев проводили отдельно на основных и боковых веточках; измеряли их диаметр, а также подсчитывали число простых и ветвящихся фибрилл на апотеции. Измерение диаметра и подсчет фибрилл проводили, исследуя с помощью бинокулярной лупы МБС-10 по 5–10 апотециев.

Оценки средних значений исследуемых признаков проводили в логарифмированной шкале $\ln(x + 1)$ с последующим преобразованием среднего в исходную шкалу. При сравнении морфометрических признаков у особей разных онтогенетических состояний применяли одно- и двухфакторный дисперсионный анализ (Sokal, Rohlf, 1995). Использовали компьютерную программу “Statistica 6.0.”.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Онтогенез *U. florida* представлен 4 периодами и 11 онтогенетическими состояниями (табл. 1; рис. 1, 2).

Начальные этапы развития слоевища (sp-im) представляют наибольший интерес. Следует заметить, что в природных условиях развития слоевища из споры не наблюдали. Существуют лишь гипотезы, как молодой микобионт находит, распознает и выбирает соответствующий фотобионт (Hill, 1994). Развитие слоевища из соредий и изидий в естественных условиях достаточно подробно исследовано у листоватых и кустистых лишайников (Jahns et al., 1979; Schuster, 1985; Scheidegger, 1995; Zoller et al., 2000; Hilmo, Ott, 2002; Ott, 2004). У *Usnea filipendula* Stirt., растущих на коре в умеренных областях (Schuster, 1985), и у *Usnea antarctica* Du Rietz, развивающихся на камнях в Антарктиде (Ott, 2004), выявлены различия в морфологии и скоростях роста молодых слоевищ. Сначала соредии образуют желатинообразный внеклеточный матрикс, а через 3–4 мес у *U. filipendula* и через 2–3 г у *U. antarctica* — скопления массы “основной ткани” (basal tissue) или зачаток слоевища, прикрепляющийся гифами к субстрату. В отличие от свободно структурированной поверхности зачатка слоевища *U. filipendula* поверхность *U. antarctica* напоминает коровый слой взрослых талломов, имеющий отверстия для газообмена. В трещинах камней соредии могут соединяться, что ускоряет образование больших масс формирующегося слоевища. К концу 3-го г. развития примордии *U. antarctica* имеют шляповидную форму без вертикального роста гиф. Формирующиеся вертикальные выросты таллома обоих видов содержат только микобионт, который представляет начальное развитие центральной оси (это онтогенетическое состояние можно обозначить как im₁), затем происходит дифференциация анатомических слоев (состояние im₂). Полностью дифференцированный вертикальный таллом размером 1–5 мм у *U. filipendula* появляется через 10 мес, у *U. antarctica* — через 5 лет. Известно, что скорости роста диаспоры могут быть генетически частично детерминированы, а раннее развитие слоевища зависит от климата и от малейших микроклиматических различий (Ott, 1987; Hilmo, Ott, 2002). Коровая структура поверхности *U. antarctica*, подобная склероциям нелихенизированных грибов,

Таблица 1. Онтогенетические состояния *U. florida* и их маркирующие признаки

Периоды	Онтогенетические состояния и их индексы	Признаки
I. Латентный	1. Спора гриба (sp)	Аскоспора округлая, бесцветная, одноклеточная
II. Прегенеративный	2. Прототаллюс (pt)	Образование из споры гиф мицелия, часть из которых прикрепляется к субстрату
	3. Протероталлюс (prt)	Объединение мицелия гриба с водорослью в зачаток слоевища
	4. Ювенильное (j)	Накипное слоевище, гомеомерное анатомическое строение
	5. Имматурное (im)	Слоевище в виде стволика с развилкой на верхушке — начало дихотомического ветвления. Формирование гетеромерной структуры. Могут появляться коровые кольцевые трещины
	6. Виргинильное 1 (v_1)	Формирование одного стволика с боковыми веточками, на которых присутствуют коровые кольцевые трещины. Появление цилиндрических сосочков, неветвящихся фибрилл
	7. Виргинильное 2 (v_2)	Формирование типичной для вида жизненной формы. Изотомически- и анизотомически-дихотомически ветвящийся кустик с основными и боковыми веточками. Появление кольцевых трещин в основании неветвящихся и ветвящихся фибрилл. Цилиндрические и бородавчатые сосочки, почернение корового слоя в основании веточек
	III. Генеративный	8. Молодое генеративное (g_1)
9. Средневозрастное генеративное (g_2)		Диск апотеция слабовогнутый, слоевищный край хорошо выражен. Область почернения корового слоя — до 2-3-й развилки. Остатки отмерших боковых и основных веточек. Фибриллы с бородавчатыми сосочками
10. Старое генеративное (g_3)		Диск апотеций слабовогнутый или плоский, нередко разрушающийся. Интенсивное отмирание веточек (коричневая окраска) и наличие остатков отмерших основных и боковых веточек. Область почернения веточек может превышать половину их длины
IV. Постгенеративный	11. Субсенильное (ss)	Апотеции отсутствуют. Многочисленные остатки отмерших веточек. Слоевище с интенсивно почерневшими веточками

является адаптацией к суровым антарктическим условиям (Ott, 2004).

В состоянии v_1 на слоевище *U. florida* формируются цилиндрические сосочки, в v_2 — бородавчатые сосочки на слоевище и фибриллах. Эти структуры Клерк и Херрера-Кампос (Clerc, Herrera-Campos,

1997) называют соответственно сосочками (папиллами) — выростами корового слоя и бугорками — такими же выростами, но имеющими внутри сердцевину. Мы заметили, что интенсивное развитие цилиндрических сосочков происходит до состояния g_1 , а начиная с g_2 преобладают бородавчатые сосочки,

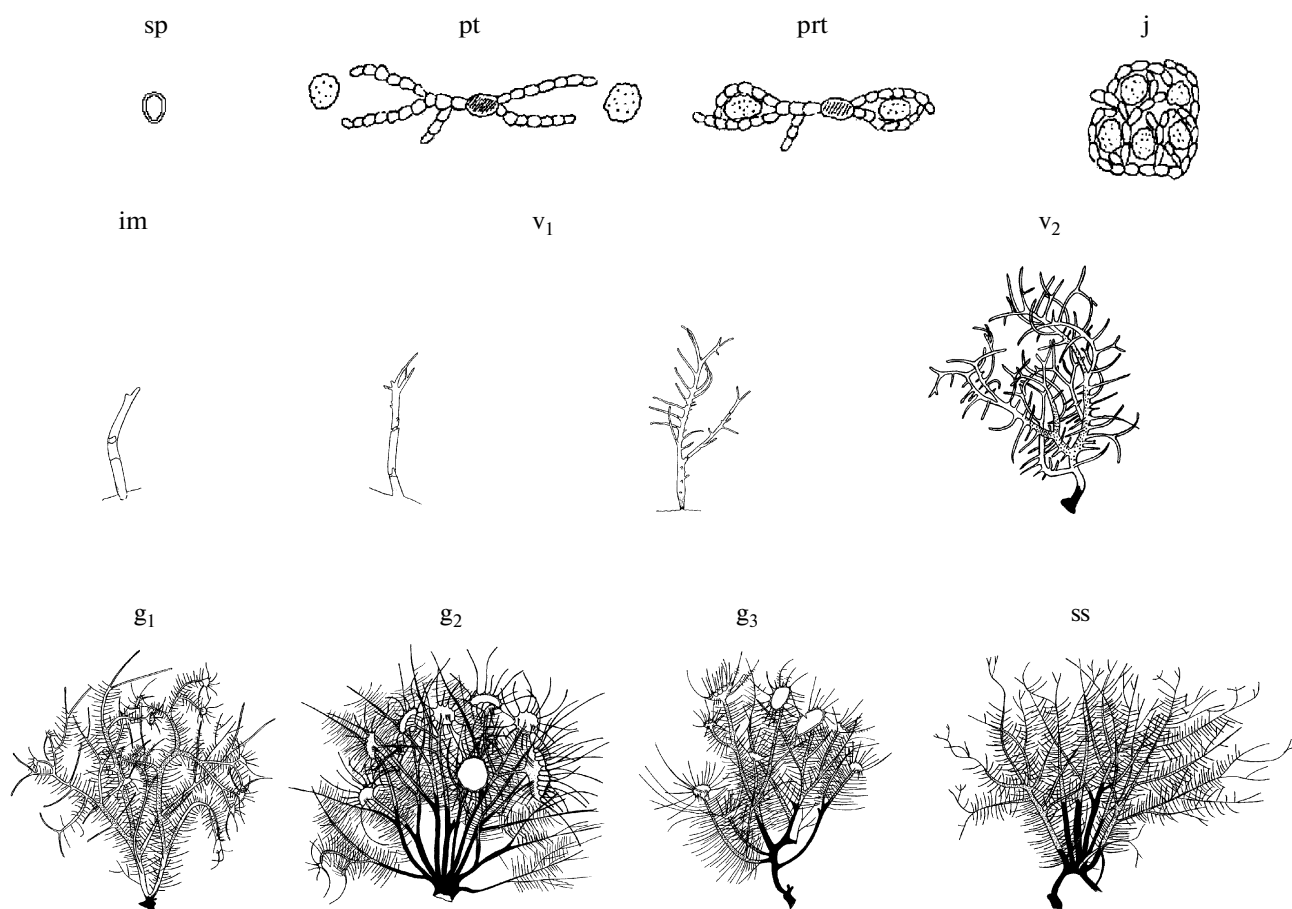


Рис. 1. Онтогенез *Usnea florida* (обозначения см. в табл. 1–3).

поэтому возникает вопрос: что происходит с цилиндрическими сосочками в процессе развития? Они могут отрываться (чего мы не наблюдали) или развиваться в какие-то другие структуры. Очевидно, что такими структурами являются фибриллы, которые в свою очередь ветвятся, часть из них развивается более интенсивно и становится боковыми веточками. Фибриллы – короткие, подобные веточкам, придатки, их центральный тяж не присоединен к центральной оси веточек, на которых они образуются (Clerc, Herrera-Sampson, 1997). Известно, что центральный тяж адвентивных (боковых) веточек растет по направлению к центральному тяжу старого участка и врастает в него грибными гифами (Schwendener, 1860 – цит. по: Окснер, 1974). Таким образом, морфогенез боковых веточек слоевища представляет собой последовательные этапы развития: цилиндрические сосочки, неветвящиеся фибриллы.

Морфологическая изменчивость *U. florida* проявляется в пределах определенного онтогенетического состояния в ветвлении слоевища: изотомия или анизотомия; число порядков ветвления; характер расположения апотециев – на основных или боко-

вых веточках, фибриллах, на нижней стороне более крупного апотеция, одиночно, группами. Используя имеющийся материал, нельзя сказать, с какой частотой эти изменения проявляются в ходе онтогенеза и в разных экологических условиях (субстрат, местообитание).

Изучение морфометрических признаков позволило выявить тенденции их изменения в онтогенезе (табл. 2, 3). По длине и ширине слоевища, а также длине основных веточек выделяются особи группы v_2 , которые значительно отличаются меньшими размерами от особей разных онтогенетических состояний генеративного периода ($p = 0.02-6.6 \times 10^{-5}$), не различающихся между собой. Это свидетельствует о том, что наиболее интенсивный рост слоевища происходит до формирования репродуктивных структур – апотециев. У кустистых лишайников, как и у растений, развертывание вегетативного тела и завоевание тем самым (путем нарастания и ветвления) пространства подчинено подготовке к размножению, в особенности к половому (Нухимовский, 1997).

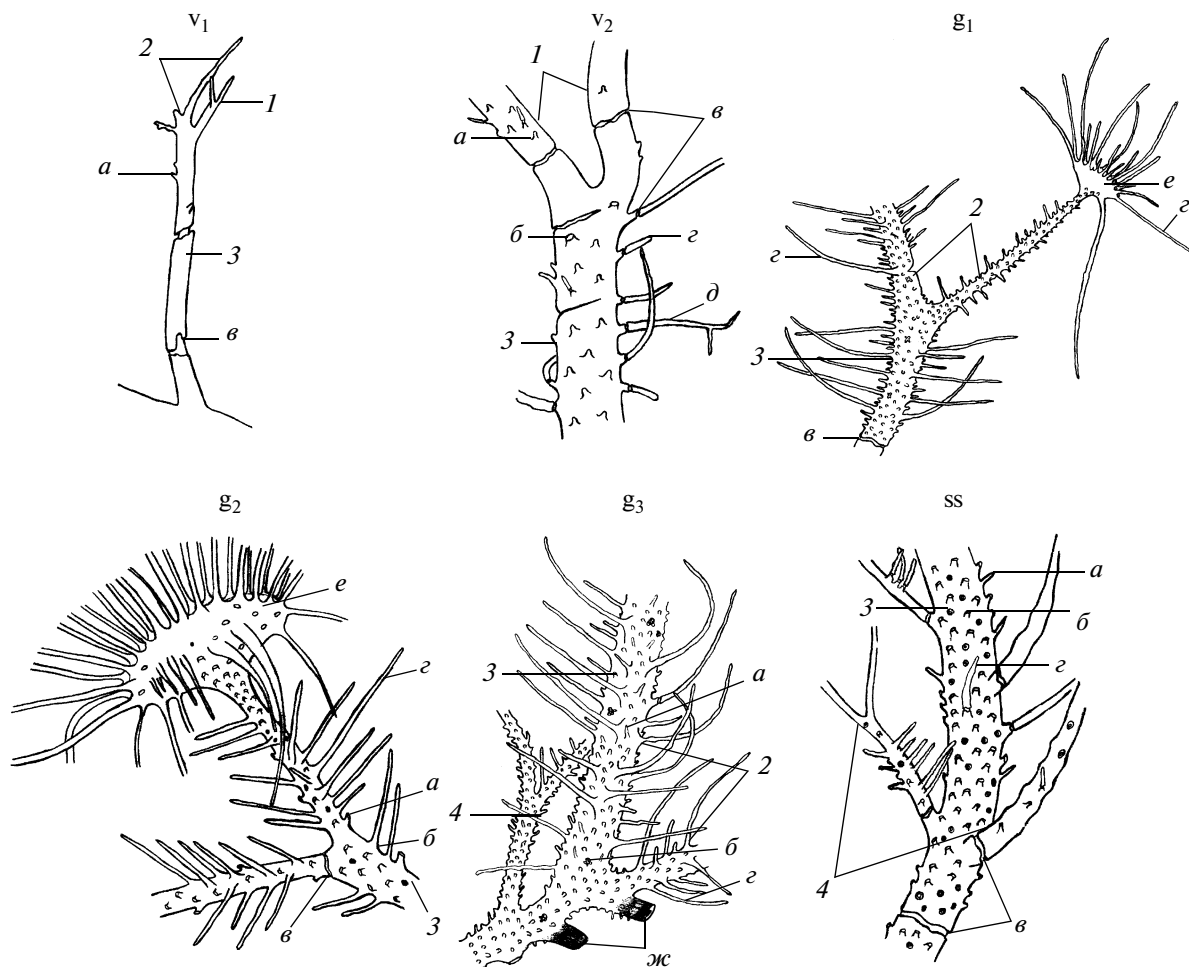


Рис. 2. Ветвление слоевища *Usnea florida*: 1 — изотомия, 2 — анизотомия, 3 — основные веточки, 4 — боковые веточки; части слоевищ с цилиндрическими (а) и бородавчатыми (б) сосочками, с кольцевыми трещинами корового слоя (е), с простыми (з) и ветвящимися (д) фибриллами, с апотецием (е) и с остатками отмерших боковых веточек (ж). Обозначения см. в табл. 1.

Число основных веточек в онтогенетических состояниях v_2 – g_3 статистически значимо не различается ($p = 0.37$). Формирование основных веточек связано с деятельностью верхушечной меристемы, поэтому естественно, что основной каркас слоевища полностью сформирован в состоянии v_2 . Вследствие активных ростовых процессов на основных веточках образуется больше коровых кольцевых трещин по сравнению с генеративным периодом, иногда они могут зарастать, оставляя на месте разрыва вдавленность. Хотя верхушечное нарастание основных веточек продолжается, дальнейшее увеличение биомассы в значительной степени связано с более интенсивным боковым ветвлением.

Начиная с состояния v_2 отмечено отмирание корового слоя веточек и появление остатков отмерших веточек. Процессы почернения корового слоя имеют тенденции к усилению и максимально выражены

у особей g_3 ($p = 0.03$ – 9.6×10^{-5}). Число отмерших основных и боковых веточек увеличивается в процессе онтогенеза ($p = 8.25 \times 10^{-4}$), при этом происходит более интенсивное отмирание боковых веточек по сравнению с основными ($p = 4.24 \times 10^{-4}$). Анализ изменения признаков вегетативных структур в процессе развития позволяет говорить об одновременно протекающих двух явлениях: накоплении биомассы и постепенном разрушении слоевища, которое может проявляться уже в состоянии v_2 .

Число апотециев на основных и боковых веточках скоррелировано ($R_s = 0.58$; $p = 0.001$). Разница между числом апотециев на основных, и на боковых веточках в онтогенетических состояниях g_1 – g_3 статистически незначима. За счет высокой изменчивости этих признаков можно отметить лишь тенденцию к уменьшению числа апотециев в онтогенезе. Диаметр апотециев значимо выше на основных

Таблица 2. Изменчивость морфометрических признаков вегетативных структур в онтогенезе *Usnea florida* (средние значения и 95%-ные доверительные интервалы)

Онтогенетические состояния	Слоевище, см		Основные веточки		Длина почернения корового слоя, мм	Число отмерших веточек	
	длина	ширина	длина, см	число		основных	боковых
v ₂	3.58 (3.05–4.19)	4.15 (3.45–4.99)	3.11 (2.65–3.65)	2.65 (1.92–3.66)	0.30 (0.22–0.41)	0.08 (0–0.22)	0.21 (0–0.59)
g ₁	4.99 (4.19–5.95)	5.47 (4.33–6.90)	4.32 (3.45–5.40)	2.52 (2.10–3.03)	0.40 (0.26–0.60)	0.15 (0–0.42)	0.30 (0–1.04)
g ₂	5.41 (5.04–5.81)	5.16 (4.41–6.04)	4.78 (4.35–5.25)	2.26 (1.81–2.82)	0.51 (0.38–0.68)	0.39 (0.15–0.68)	1.18 (0.61–1.96)
g ₃	5.32 (4.53–6.26)	4.96 (3.99–6.16)	4.96 (4.18–5.88)	1.96 (1.51–2.54)	1.49 (1.03–2.16)	0.89 (0.44–1.47)	3.63 (1.70–6.95)

веточках по сравнению с боковыми во всех состояниях генеративного периода ($p = 3.49 \times 10^{-7}$). Максимальные величины диаметра апотеция характерны для онтогенетических состояний g₂ и g₃ и отличаются от g₁ как на основных, так и на боковых

веточках ($p = 1.13 \times 10^{-3} - 5.55 \times 10^{-7}$). Таким образом, из большого количества апотециев, образующихся в состоянии g₁ (потенциально репродуктивных), лишь часть становится реально репродуктивными и может сформировать сумки с аскоспорами (о чем

Таблица 3. Изменчивость морфометрических признаков генеративных структур в онтогенезе *Usnea florida* (средние значения и 95%-ные доверительные интервалы)

Онтогенетические состояния	Число апотециев на веточках		Диаметр апотециев на веточках, см		Число фибрилл на апотеции на основных веточках		Число фибрилл на апотеции на боковых веточках	
	основных	боковых	основных	боковых	простых	ветвящихся	простых	ветвящихся
g ₁	20.81 (6.31–64.08)	19.68 (5.54–64.42)	1.89 (1.10–2.97)	0.85 (0.48–1.30)	14.49 (12.67–16.56)	2.22 (1.65–2.92)	10.40 (8.75–12.33)	0.62 (0.36–0.92)
g ₂	12.19 (6.33–22.71)	12.95 (7.65–21.49)	3.67 (2.46–5.30)	1.56 (1.27–1.90)	19.43 (16.79–22.46)	2.02 (1.40–2.79)	12.67 (11.12–14.41)	0.46 (0.23–0.73)
g ₃	11.73 (7.71–17.62)	8.82 (2.89–23.76)	4.62 (3.19–6.54)	1.55 (0.81–2.60)	19.49 (15.75–24.09)	3.18 (2.31–4.27)	10.09 (7.99–12.68)	0.73 (0.40–1.14)

косвенно свидетельствует малое число апотециев с большим диаметром). Высокая продукция спор и крайне редкая встречаемость особей im и v_1 в популяции свидетельствуют о высокой элиминации спор и/или зачатков слоевищ.

Был проведен двухфакторный дисперсионный анализ числа фибрилл на апотеции (факторы — местоположение апотециев, характер фибрилл; ковариата — диаметр апотециев) в разных онтогенетических состояниях генеративного периода. Увеличение числа фибрилл на апотеции связано с возрастанием его диаметра ($p = 1.03 \times 10^{-16} - 7.13 \times 10^{-28}$). Во всех онтогенетических состояниях на апотециях формируется больше простых фибрилл, чем ветвящихся ($p < 10^{-80}$). Вероятно, образование фибрилл необходимо для увеличения фотосинтезирующей поверхности и является дополнительным источником органических веществ, идущих на формирование апотециев.

Субсенильные особи встречаются крайне редко. Одна из вероятных причин этого — отрыв слоевища от коры дерева на более ранних этапах онтогенеза и разрушение его на почве и снеговом покрове.

Таким образом, онтогенез слоевища лишайника *U. florida* включает развитие мицелия гриба из споры, объединение его с водорослью в зачаток слоевища, морфогенез слоевища (формирование жизненной формы и распад таллома) и связанные с этим морфологические изменения органов полового размножения (апотециев) и других структур, которые на нем формируются. Онтогенетическое состояние лишайника — это его морфогенетическое состояние с качественными, не повторяющимися в процессе морфогенеза, признаками. Реконструированный последовательный морфогенетический ряд развития слоевища *U. florida* представлен следующими основными этапами: зачаток слоевища → налипное слоевище → ортотропный стволик → ветвление центрального стволика → ветвящийся кустик с несколькими центральными стволиками (типичная для вида жизненная форма). Дальнейшее развитие слоевища связано с последовательными этапами морфогенеза апотециев: с вогнутым диском и хорошо развитым слоевищным краем, со слабовогнутым диском и слабо развитым слоевищным краем, с плоским диском и едва развитым слоевищным краем. Интенсивное отмирание клеток корового слоя веточек и самих веточек происходит на завершающих этапах онтогенеза слоевища.

Изменение хода морфогенеза может проявляться как в задержке, так и в ускоренном развитии морфогенетических процессов. В условиях сурового климата отмечено замедление развития слоевища и его морфологические адаптации на начальных этапах онтогенеза (Ott, 2004). Отражением задержки развития являются возрастные спектры популяций с мак-

симумом на особях прегенеративного периода, не свойственные оптимальным условиям произрастания вида и являющиеся отражением приспособленности популяций к жизни в антропогенно измененной среде обитания, что было показано для листоватых лишайников с половым и вегетативным способами размножения (Михайлова, Воробейчик, 1999; Суетина, 2001). Крайним проявлением нарушения морфогенеза является невозможность формирования типичной для вида жизненной формы. Например, при избыточной освещенности у *P. furfuracea* формируется не листовато-кустистая жизненная форма, а листоватая с немногочисленными приподнимающимися веточками, при этом типичное кустистое слоевище не формируется (Суетина и др., 2007).

Процессы старения и разрушения слоевища могут отмечаться еще до начала образования плодовых тел в состоянии v_2 , затем они естественно усиливаются и максимально проявляются в состояниях g_3 и ss . Очевидно, при неблагоприятных условиях виргинильные слоевища могут переходить в постгенеративный период, минуя генеративный. Некоторые особи при этом разрушаются и отмирают в онтогенетическом состоянии g_3 и ранее. Мы отметили слоевища *U. florida* с интенсивным ветвлением, без апотециев и с отмирающими веточками. Такие слоевища, минуя генеративный, перешли в постгенеративный период. Другой пример: некоторые слоевища характеризовались низкой интенсивностью ветвления (одна-две дихотомические вилки), крупными апотециями и признаками разрушения слоевища. Очевидно, что в пределах популяции в связи с микроразличиями условий местообитания и по ряду других причин создаются предпосылки для изменения роста и развития разных особей данной популяции. Эти изменения завершаются четкими сдвигами в морфологии, отражающими различия в жизненном состоянии особей (Злобин, 1989). Именно поэтому важным направлением дальнейших исследований будет анализ жизненности слоевищ разных онтогенетических состояний и возрастно-виталитетной структуры популяции.

Авторы выражают благодарность Г.А. Богданову за предоставление части образцов и Р.А. Нигаметзяновой за участие в сборе и обработке материала.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абрамов Н.В. Флора Республики Марий Эл: инвентаризация, районирование, охрана и проблемы рационального использования ее ресурсов. Йошкар-Ола: Изд. МарГУ, 2000. 164 с.
- Богданов Г.А. Распространение редких и исчезающих видов лишайников в Республике Марий Эл // Проблемы экологии и природопользования в бассейнах рек Республики Марий Эл и сопредельных

- регионов. Йошкар-Ола: Изд. ГПЗ “Большая Кокшага”, 2006. С. 27–31.
- Богданов Г.А., Суетина Ю.Г. Экологическая приуроченность *Usnea florida* (L.) Weber ex F.H. Wigg. на территории Республики Марий Эл // Научные труды государственного природного заповедника “Большая Кокшага”. Вып. 2. Йошкар-Ола: Изд. МарГТУ, 2007. С. 219–229.
- Булдаков М.С. *Bryoria Brodo* et. Hawksw., *Usnea* Dill. Ex Adans. в гербарии Удмуртского государственного университета // Матер. конф., посвященной 85-летию кафедры микологии и альгологии МГУ им. М.В. Ломоносова. М.: Изд. МГУ, 2004. С. 31–32.
- Васильков Б.П. К флоре лишайников Марийской республики // Сб. трудов Поволжского лесотехнического ин-та им. М. Горького. № 13. Йошкар-Ола, 1940. С. 16–23.
- Глотов Н.В., Суетина Ю.Г. О популяциях у лишайников // Регионология. 2005. Прил. № 6. С. 224–230.
- Злобин Ю.А. Теория и практика оценки виталитетного состава ценопопуляций растений // Ботан. журн. 1989. Т. 74. № 6. С. 769–780.
- Колобов Н.В. Климат Среднего Поволжья. Казань: Изд. КазГУ, 1968. 252 с.
- Красная книга Республики Марий Эл. Грибы, лишайники, мхи / Сост. Богданов Г.А., Урбанавичюс Г.П. Йошкар-Ола: Изд. ГПЗ “Большая Кокшага”, 2007. 124 с.
- Михайлова И.Н. Анализ субпопуляционных структур эпифитных лишайников (на примере *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm.) // Вест. Нижегород. ун-та им. Н.И. Лобачевского. Сер. Биология. 2005. Вып. 1. № 9. С. 124–134.
- Михайлова И.Н., Воробейчик Е.Л. Размерная и возрастная структура популяций эпифитного лишайника *Huroguntia physodes* (L.) Nyl. в условиях атмосферного загрязнения // Экология. 1999. № 2. С. 130–137.
- Никольский П.Н. Обзор литературы о лишайниках Вятского края // Изв. ГБС СССР. 1929. Т. 29. Вып. 5–6. С. 608–622.
- Нухимовский Е.Л. Основы биоморфологии семенных растений. Т. 1. Теория организации биоморф. М.: Недра, 1997. 630 с.
- Окснер А.Н. Определитель лишайников СССР. Морфология, систематика и географическое распространение. Вып. 2. Л.: Наука, 1974. 283 с.
- Определитель лишайников России. Вып. 6 / Под ред. Голубковой Н.С. СПб.: Наука, 1996. 203 с.
- Плюснин С.Н. Морфологическая изменчивость лишайника *Stereocaulon alpinum* (Stereocaulaceae) в тундровых экосистемах // Ботан. журн. 2004. Т. 89. № 9. С. 1437–1452.
- Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. 1950. Вып. 6. С. 7–204.
- Суетина Ю.Г. Онтогенез и структура популяции *Xanthoria parietina* (L.) Th. Fr. в различных экологических условиях // Экология. 2001. № 3. С. 203–208.
- Суетина Ю.Г. Онтогенез и изменчивость морфометрических признаков лишайника *Physcia stellaris* (L.) Nyl. в городской среде // Тез. докл. Междунар. науч. конф. “Экологическая ботаника: наука, образование, прикладные аспекты”. Сыктывкар: Изд. Сыктывкар. гос. ун-та, 2002. С. 223–224.
- Суетина Ю.Г. Популяционный подход в лишеноиндикации // Экологический мониторинг. Методы биологического и физико-химического мониторинга. Ч. VI / Под ред. Гелашвили Д.Б. Н. Новгород: Изд. ННГУ, 2006а. С. 274–306.
- Суетина Ю.Г. Онтогенез и жизнённость слоевищ лишайника *Pseudevernia furfuracea* (L.) Zopf // Матер. Междунар. науч. конф. “Вопросы общей ботаники: традиции и перспективы”. Казань: Изд. КазГУ, 2006б. С. 222–224.
- Суетина Ю.Г., Теплых А.А., Богданов Г.А. Листоватая форма лишайника *Pseudevernia furfuracea* (L.) Zopf // Научные труды государственного природного заповедника “Большая Кокшага”. Вып. 2. Йошкар-Ола: Изд. МарГТУ, 2007. С. 230–234.
- Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки. 1975. № 2. С. 7–34.
- Физико-географическое районирование Среднего Поволжья. Казань: Изд. КазГУ, 1964. 196 с.
- Checklists of lichens and lichenicolous fungi / Ed. Feuerer T. Version 1/June 2009. <http://www.checklists.de>
- Clerc P., Herrera-Campos M.A. Saxicolous species of *Usnea* subgenus *Usnea* (Lichenized Ascomycetes) in North America // Bryologist. 1997. V. 100. № 3. P. 281–301.
- Hill D.Y. The nature of the symbiotic relationship in lichens // Endeavour. Ser. New. 1994. V. 18. № 3. P. 96–103.
- Hilmo O., Ott S. Juvenile development of the cyanolichen *Lobaria scrobiculata* and the green algal lichens *Platismatia glauca* and *Platismatia norvegica* in a boreal *Picea abies* forest // Plant Biol. 2002. V. 4. P. 273–280.
- Jahns M., Mollenhauer D., Jenneger M., Schonborn D. Die Neubesiedlung von Baumrinde durch Flechten. I // Nat. Museum. 1979. Bd. 109. № 2. S. 40–51.
- Ott S. Differences in the developmental rates of lichens // Ann. Bot. Fennici. 1987. V. 24. P. 385–393.
- Ott S. Early stages of development in *Usnea antarctica* Du Rietz in the South Shetland Islands, northern maritime Antarctica // Lichenologist. 2004. V. 36. № 6. P. 413–423.
- Scheidegger C. Early development of transplanted isidioid soredia of *Lobaria pulmonaria* in endangered population // Ibid. 1995. V. 27. P. 361–374.
- Schuster G. Die Jugendentwicklung von Flechten – ein Indikator für Klimabedingungen und Umweltbelastung // Bibliot. Lichenologica. 1985. V. 20. S. 1–206.
- Sokal R.R., Rohlf F.Y. Biometry. N. Y.: Freeman, 1995. 887 p.
- Werner R.G. Histoire de la synthese lichenique // Mem. Soc. Sci. Nat. Maroc. 1931. V. 27. P. 1–45.
- Werner R.G. Une union singuliere dans le Monde vegetal // Bull. Acad. Soc. Lorr. Sci. 1965. V. 5. P. 103–122.
- Wirth V. Die Flechten Baden-Württembergs. V. 1–2. Stuttgart: Ulmer, 1995. 1007 S.
- Zoller S., Frey B., Scheidegger C. Juvenile development and diaspore survival in the threatened epiphytic lichen species *Sticta fuliginosa*, *Leptogium saturninum* and *Menegazzia terebrata*: conclusions for in situ conservation // Plant Biol. 2000. V. 2. P. 496–504.

Ontogeny and Morphogenesis of the Fruticose Lichen *Usnea florida* (L.) Weber ex F.H. Wigg.

Yu. G. Suetina^a and N. V. Glotov^{a,b}

^a Mari State University, pl. Lenina 1, Yoshkar-Ola, 424001 Russia
e-mail: suetina@inbox.ru

^b Bolshaya Kokshaga State Wildlife Preservation, ul. Voinov-internatsionalistov 26, Yoshkar-Ola, 424038 Russia

Abstract—The development of the fruticose lichen *Usnea florida* was described in accordance with the concept of a discrete approach to the description of higher plant ontogeny proposed by T.A. Rabotnov and A.A. Uranov. The ontogeny of the *U. florida* thallus, represented by 4 periods and 11 ontogenetic states, includes the development of fungal mycelium from a spore, its association with alga into a rudimentary thallus, thallus morphogenesis (the life form formation and decay of the thallus), and all related morphological changes in the apothecia and other structures generated by the thallus. Based on an analysis of morphogenetic processes during thallus formation, we proposed morphological criteria for the separation of ontogenetic states. The formation of the main frame of the thallus and its intensive branching occur before the development of the apothecia because of the switching to the reproductive function. Thallus aging and decay start even before carposome formation (v_2 state); later, these processes become more intensive and reach a maximum at the g_3 and ss states. Changes in thallus morphogenesis can include both delay and acceleration of morphogenetic processes, representing the manifestation of adaptation mechanisms in response to different environmental factors.

Key words: ontogeny, variability, lichens, *Usnea florida*.