

Ю. Г. Суетина

**Морфологическая пластичность и структура популяции лишайника *Pseudevernia furfuracea* (L.) Zopf в изменяющихся условиях среды**

В статье представлено описание морфогенеза и онтогенеза листовато-кустистого таллома и результаты популяционных исследований узколопастной повисающей, промежуточной широколопастной повисающей и широколопастной приподнимающейся морф *Pseudevernia furfuracea* на территории Республики Марий Эл. Широколопастная приподнимающаяся и промежуточная морфы сформированы в результате нарушения морфогенеза таллома в неблагоприятных экологических условиях. Наибольшая плотность популяции (число талломов/м<sup>2</sup>) характерна для узколопастной повисающей и промежуточной морф, наименьшей плотностью характеризуется широколопастная приподнимающаяся морфа. Это является отражением жизненности талломов. Жизненность талломов широколопастной приподнимающейся морфы меньше по сравнению с другими морфами в большинстве онтогенетических состояний. Онтогенетические спектры популяции *P. furfuracea* всех морф имеют максимумы на онтогенетической группе v<sub>2</sub>. Широколопастная приподнимающаяся морфа отличается большей частотой потенциально генеративных талломов. Размеры талломов в популяции *P. furfuracea* снижаются в последовательности узколопастная повисающая — промежуточная — широколопастная приподнимающаяся морфы. Морфологическая пластичность и изменения в популяции *P. furfuracea* рассматриваются как адаптации к разным экологическим условиям.

**Ключевые слова:** морфогенез, онтогенез, листовато-кустистый таллом, узколопастная повисающая морфа, широколопастная повисающая морфа, широколопастная приподнимающаяся морфа, плотность популяции, структура популяции, жизненность талломов.

**Введение**

Изучение закономерностей функционирования популяций лишайников в разных экологических условиях позволяет определить их адаптивные возможности и может представлять интерес для использования полученных данных в экологическом мониторинге и при оценке ресурсного потенциала.

Эпифитный лишайник *Pseudevernia furfuracea* (L.) Zopf является видом, чувствительным к изменению микроклиматических условий по топографическому градиенту [18; 27; 34], к загрязнению воздуха [37], используется как сырье для парфюмерной промышленности [26; 30], является источником биологически активных соединений и применяется в медицине [25; 28].

Лишайник *P. furfuracea* широко распространен на территории России [12; 15]. В подтаежных сосновых лесах Республики Марий Эл лишайник *P. furfuracea* является доминантом лишайниковых группировок на сосне обыкновенной, березах повислой и пушистой [1]. Разные аспекты популяционной экологии *P. furfuracea* были ранее подробно изучены [5; 16; 18; 19; 21; 29; 35].

Под жизненной формой, или формой роста, лишайников вслед за Н. С. Голубковой [6; 7], опирающейся на представления биоморфологии растений [14], которые продолжают развиваться в настоящее время [13], мы понимаем своеобразный внешний облик (габитус) лишайников, возникший в их онтогенезе в определенных условиях среды. Согласно этой точке зрения, отраженной в ряде работ [9; 22; 24; 31], к листоватым лишайникам относятся плагиотропные талломы, к кустистым лишайникам — ортотропные и плагио-ортотропные талломы с радиальным и дорсивентральным строением. В соответствии с другим подходом при выделении жизненных форм лишайников помимо габитуса учитываются анатомо-морфологические признаки, и все талломы с дорсивентральным строением относятся к листоватым лишайникам [3; 23]. В обзорной статье

© Суетина Ю. Г., 2021

Е. Э. Мучник подробно рассмотрены разные взгляды на жизненные формы лишайников, их классификация и эволюция [10].

По классификации жизненных форм Н. С. Голубковой и Л. Г. Бязрова [2; 7] лишайник *P. furfuracea* относится к плагио-ортотропным листовато-кустистым лишайникам. Таллом *P. furfuracea* имеет вторичные свисающие вдоль субстрата лопасти, обычно формирующиеся на распростертых по субстрату первичных лопастях, которые или быстро исчезают, или не формируются [3]. Первичные лопасти рассматриваются нами как плагиотропное листоватое слоевище, вторичные лопасти — как ортотропное кустистое слоевище.

Типичное кустистое слоевище *P. furfuracea* — узколопастное с повисающими лопастями (далее — узколопастная повисающая морфа). На территории республики в двух антропогенно измененных местообитаниях, в пос. Старожильск и около г. Звенигово, на сосне обыкновенной была обнаружена нетипичная для лишайника *P. furfuracea* морфа, талломы которой сохраняют разросшееся листоватое слоевище на протяжении всего онтогенеза [19], имеют широкие слабо приподнимающиеся над субстратом лопасти (далее — широколопастная приподнимающаяся морфа). На краевых деревьях соснового леса около пос. Старожильск найдена промежуточная морфа — широколопастная с повисающими лопастями (далее — промежуточная). Фенотипическая изменчивость — успешная стратегия лишайников при колонизации различных местообитаний [33].

Цель работы — сравнение морфогенеза, онтогенеза, жизненности талломов, плотности, онтогенетической и размерной структуры популяции разных морф *Pseudevernia furfuracea*.

#### Материал и методы

В статье приводятся подробные описания морфогенеза и онтогенетических состояний типичной узколопастной повисающей морфы *P. furfuracea*, которые являются результатом обобщения многолетних исследований онтогенеза этого вида, даются отличия двух других морф (рис. 1). При характеристике морфогенеза и онтогенеза узколопастной повисающей морфы учитывались талломы, произрастающие в разных типах сосняков Республики Марий Эл на сосне обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) и березе повислой (*Betula pendula* Roth). На территории республики были изучены талломы с апотециями, которые отмечены в нескольких местообитаниях [20]. При характеристике онтогенетических состояний генеративного периода приводятся данные по числу апотециев на талломе в сосняке лишайниково-мшистом в Национальном парке Марий Чодра, где на талломе встречается максимальное число апотециев. В каждом онтогенетическом состоянии разной жизненности исследовано по 20 талломов.

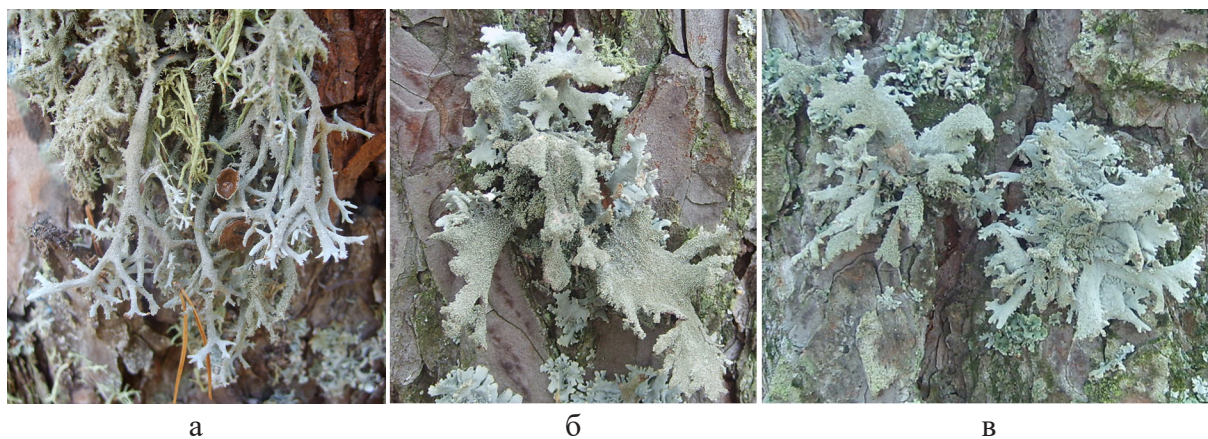


Рис. 1. Морфы *P. furfuracea*: узколопастная с повисающими лопастями (а), промежуточная широколопастная с повисающими лопастями (б), широколопастная с приподнимающимися лопастями (в). Фото А. А. Теплых

Исследования структуры популяции трех морф *P. furfuracea* проводили в пос. Старожильск и его окрестностях. Типичная узколопастная повисающая морфа *P. furfuracea* изучена в 90-летнем сосняке зеленомошном на 10 деревьях сосны обыкновенной в окрестностях пос. Старожильск. Длина окружности деревьев варьирует от 0,72 до 1,29 м, среднее —  $0,96 \pm 0,06$  м. Промежуточная морфа исследована на 35 краевых деревьях сосны того же сосняка зеленомошного (N  $56^{\circ}34,558'$ , E  $47^{\circ}17,997'$ ), граничащего с поселком. Длина окружности деревьев варьирует от 0,61 до 1,26 м, среднее —  $0,91 \pm 0,03$  м. Широколопастная приподнимающаяся морфа исследована в центре поселка в сосняке овсяницево-полевицевом (N  $56^{\circ}34,431'$ , E  $47^{\circ}18,274'$ ) на 27 деревьях сосны обыкновенной 70—90-летнего возраста; это сохранившийся участок сосняка (0,31 га), разреженный в парковую зону. Длина окружности деревьев варьирует от 0,63 до 1,32 м, среднее —  $0,93 \pm 0,03$  м. На дереве на высоте 1—1,5 м подсчитывали число талломов *P. furfuracea* в разных онтогенетических состояниях, определяли их жизненность и размер с помощью сетки  $10 \times 10$  см. Размер таллома оценивается как площадь его поверхности ( $\text{см}^2$ ), проецируемой по отношению к стволу. А. А. Теплых было показано, что связь площади поверхности талломов с массой талломов у узколопастных повисающих (ранее называемых кустистые) и широколопастных приподнимающихся талломов (ранее называемых листоватые) на сосне описывается линейной зависимостью, статистически значимые коэффициенты детерминации равны 0,98 и 0,95 соответственно [21].

Анализировали показатель  $D_2$  — число талломов на площади субстрата (число талломов/ $\text{м}^2$ ). Использование показателей  $D_1$  (число талломов на дереве) и  $D_2$  при анализе плотности популяции *P. furfuracea* обсуждается в работе [18].

При изучении онтогенетической структуры популяции *P. furfuracea* учитывали талломы следующих онтогенетических состояний: имматурное (im), виргинильные 1 ( $v_1$ ) и 2 ( $v_2$ ), молодое потенциально генеративное ( $g_1v$ ), зрелое потенциально генеративное ( $g_2v$ ), старое потенциально генеративное ( $g_3v$ ), субсенильное (ss) и сенильное (s).

Для  $v_1$ — $g_2v$  особей учитывали трехбалльную шкалу жизненности: 3 балла (высокая жизненность) — образование таллома вследствие срастания нескольких талломов, 2 балла (нормальная жизненность) — без явных признаков отмирания и срастания талломов, 1 балл (низкая жизненность) — талломы с признаками отмирания, изменения цвета с серого до желто-коричневого, с повреждением корового слоя. Для  $g_3v$  особей использовали двухбалльную шкалу, не выделяли высокую жизненность [16]. Средняя жизненность рассчитывалась как сумма произведений балла жизненности на число особей, имеющих соответствующий балл.

В работе применяли однофакторный дисперсионный анализ, критерий хи-квадрат, коэффициент корреляции Спирмена [4]. Оценки средних значений числа апотециев проводили в логарифмической шкале  $\ln(x+1)$  с последующим преобразованием среднего в исходную шкалу. Использовали компьютерную программу Statistica.

### Результаты и обсуждение

#### **Особенности морфогенеза и онтогенеза *P. furfuracea***

Онтогенез *P. furfuracea* [16] включает следующие периоды и онтогенетические состояния: латентный период — аскоспора (sp); прегенеративный период — прототаллюс (pt), протероталлюс (prt), ювенильное (j), имматурное (im), виргинильное ( $v_1$ ,  $v_2$ ); потенциально генеративный (без апотециев) или генеративный период (с апотециями) — молодое потенциально генеративное ( $g_1v$ ) или генеративное ( $g_1$ ), средневозрастное потенциально генеративное ( $g_2v$ ) или генеративное ( $g_2$ ), старое потенциально генеративное ( $g_3v$ ) или генеративное ( $g_3$ ), постгенеративный период — субсенильное (ss), сенильное (s). Названия онтогенетических состояний от споры до протероталлюса приведены по



работам [11; 36], в которых сообщается, что лишайники разных жизненных форм проходят стадию накипного слоевища (онтогенетическое состояние  $j$ ). Названия и индексы онтогенетических состояний (от  $j$  до  $s$ ) были заимствованы из концепции дискретного описания онтогенеза растений и адаптированы к лишайникам [17]. Рисунок полного онтогенеза типичной морфы *P. furfuracea* приведен в работе [19].

Таллом типичной узколопастной повисающей морфы *P. furfuracea* на разных этапах онтогенеза представлен разными жизненными формами: 1) накипной (онтогенетическое состояние  $j$ ); 2) листоватой жизненной формой (онтогенетические состояния  $im, v_1$ ), образованной плагиотропными пластинками с одной или несколькими лопастями, прикрепляющимися к субстрату ризоидами; 3) листовато-кустистой или кустистой жизненной формой (онтогенетические состояния  $v_2, g_1v, g_2v, g_3v, ss, s$ ). В ходе онтогенеза от листоватого таллома отрастают ортотропные восходящие или повисающие лопасти, которые имеют один или несколько центров прикрепления. Центр прикрепления — псевдогомф, представляющий вырост грибных гиф сердцевинного слоя. Ортотропные лопасти могут дополнительно закрепляться на коре с помощью ризоидов. Первичный листоватый таллом может сохраняться или не сохраняться в ходе онтогенеза. Часть вторичного кустистого таллома может отрываться под действием ветра, снега и т.п., прикрепляться к субстрату и развиваться далее. Такие талломы представлены кустистой жизненной формой. Таллом может быть разорван вследствие разрастания и возникновения трещин коры, происходит травматическая партикуляция.

Для ортотропных лопастей талломов узколопастной повисающей морфы характерно верхушечное ветвление, при котором лопасти подчиненного порядка закладываются на верхушке основной лопасти (оси). При верхушечном ветвлении *P. furfuracea* основная лопасть может дать начало 2—4 лопастям второго порядка, которые дают начало лопастям третьего порядка и т.д. Верхушечное ветвление ортотропных лопастей талломов *P. furfuracea* может быть двух типов: изотомическим и анизотомическим. При изотомии лопасти *P. furfuracea* развиваются одинаково, главная ось не выделяется. При анизотомии равнозначные лопасти *P. furfuracea* дихотомического, трихотомического или политомического ветвления развиваются неодинаково: одна или две из них продолжают интенсивно расти (главные оси), а другая или другие растут медленнее и отклоняются в сторону. Такой процесс «перевершинивания» повторяется и для главной, и для боковых лопастей. В результате нескольких ветвлений образуется сложная система лопастей таллома, находящихся между собой в той или иной степени подчинения, напоминая симподий. Плагиотропные и ортотропные лопасти таллома дорсивентральные. Верхняя поверхность лопастей гладкая или складчатая с более или менее завернутыми вниз краями, окраска от светло-серой до темно-серой, покрыта изидиями такого же цвета. Изидии могут быть разной формы. Бородавчатые изидии имеют вид небольших бугорков. Цилиндрические изидии развиваются из бородавчатых, могут быть прямостоячими или загибающимися. Коралловидные изидии формируются из цилиндрических изидий, представляют собой группу изидий, выросших из одного центра, или образуются изидии 2-го порядка. Изидии, формирующиеся по краям ортотропных лопастей, могут прорасти в небольшие неразветвленные лопасти.

Особенность *P. furfuracea* — срастание талломов, этот признак учитывался при делении жизненности талломов. Срастание может происходить на стадии листоватого таллома, могут срастаться вторичные лопасти кустистого таллома. Может происходить срастание лопастей близко расположенных соседних талломов. Сросшиеся талломы выглядят как единая структура с несколькими центрами прикрепления к субстрату и рассматриваются нами как единый таллом или «особь». Известно, что на начальных этапах

онтогенеза два или несколько зачатков талломов (стадия протероталлюса), соприкасаясь, могут сливаться и формировать один таллом [36]. Слияние грибных гиф, выросших из нескольких спор, документировано у *Xanthoria parietina* (L.) Th. Fr. [32].

При характеристике онтогенетических состояний приводятся подробные описания талломов типичной узколопастной повисающей морфы *P. furfuracea*.

Имматурное ( $im$ ). Таллом в виде листоватой пластинки округлой, овальной или неправильной формы. На нем могут появляться выемки и лопасти. В этом состоянии формируется один центр прикрепления, который представлен пучком ризоидов. Размер таллома — до  $0,1 \text{ см}^2$ .

Виргинильное 1 ( $v_1$ ). Таллом в виде разветвленной листоватой пластинки с несколькими лопастями. Имеется несколько центров прикрепления, представленных пучками ризоидов. На верхней стороне лопастей появляются бородавчатые изидии, располагающиеся ближе к концам лопастей. По боковым краям лопастей могут формироваться цилиндрические изидии. Размеры таллома — от  $0,2$  до  $0,4 \text{ см}^2$ .

Виргинильное 2 ( $v_2$ ). В этом состоянии происходит переход от плагиотропного к ортотропному росту, формируется листовато-кустистый таллом. Таллом прикрепляется к субстрату в нескольких местах пучками ризоидов. От листоватой пластинки ортотропно отрастают лопасти, возвышающиеся над субстратом. Главные ортотропные лопасти, отходящие от плагиотропного листоватого таллома, дихотомически или политомически ветвятся, образуя оси 3—5 порядков ветвления. На верхней стороне ортотропных лопастей таллома развиваются бородавчатые изидии, по краям лопастей — цилиндрические изидии. Размеры таллома — от  $0,5$  до  $5,5 \text{ см}^2$ .

Генеративный или потенциально генеративный период. Критериями для выделения онтогенетических состояний здесь были присутствие апотециев и/или форма изидий (цилиндрические или коралловидные), интенсивность их образования. Поскольку апотеции у *P. furfuracea* в большинстве местообитаний не встречаются, к генеративным мы относили талломы с апотециями, к потенциально генеративным — без апотециев, последние по морфогенезу изидий и другим признакам соответствовали талломам с апотециями.

Молодое генеративное ( $g_1$ ) или потенциально генеративное ( $g_1v$ ). Листовато-кустистый или кустистый таллом, листоватое слоевище может отсутствовать, хорошо развиты повисающие вторичные лопасти. Повисающие ортотропные лопасти дихотомически, трихотомически, редко политомически ветвятся, характерна изотомия и анизотомия. Преобладает дихотомическое анизотомное ветвление. Характер ветвления таллома сохраняется далее в последующих онтогенетических состояниях. Лопасти имеют до 6—12 порядков ветвления. Ортотропные лопасти таллома могут срастаться как в пределах одного таллома, так и с лопастями соседних талломов. Срастание с соседними талломами может происходить и на уровне листоватого таллома. На верхней поверхности лопастей таллома, начиная с 3-го порядка ветвления, образуются цилиндрические изидии, ближе к их растущим краям формируются бородавчатые изидии, на расстоянии 2—3 мм от края лопасти без изидий. Цилиндрические изидии редко могут образовывать 1—4 изидии 2-го порядка. Некоторые из них прорастают в небольшие лопасти на талломе. Изидии равномерно распределены на талломе, между ними отчетливо просматриваются участки таллома без изидий. На отдельных лопастях могут появляться небольшие группы коралловидных изидий. Апотеции отмечены на лопастях 6—9 порядков ветвления. Из них, как правило, 1—2 имеют хорошо развитую ножку, остальные сидячие. Число апотециев на талломе — от 1 до 19. Размеры таллома — от  $2,5$  до  $20 \text{ см}^2$ .

Средневозрастное генеративное ( $g_2$ ) или потенциально генеративное ( $g_2v$ ). Таллом листовато-кустистый или кустистый. Кустистые талломы представлены многочисленны-

ми повисающими лопастями, которые растут из одного или из нескольких центров. Повисающие лопасти могут дополнительно прикрепляться к субстрату ризоидами, могут срастаться между собой. Порядок ветвления лопастей может быть таким же, как и в  $g_1/g_1v$  состоянии, при этом увеличивается расстояние между разветвлениями. Характерная черта — постоянное присутствие коралловидных изидий, которые развиваются как на верхних, так и на нижних лопастях таллома. Апотеции развиваются на участках лопастей с бородавчатыми и цилиндрическими изидиями, имеют развитую ножку и широкий диск, ножка и слоевищный край таких апотециев покрыты бородавчатыми изидиями. Число апотециев на талломе — от 1 до 19. Размеры таллома — от 3,1 до 80 см<sup>2</sup>.

Старое генеративное ( $g_3$ ) или потенциально генеративное ( $g_3v$ ). Таллом листовато-кустистый или кустистый. Ортотропные повисающие лопасти имеют несколько центров прикрепления и до 12-ти порядков ветвления. Хорошо развиты повисающие лопасти с коралловидными изидиями, присутствуют лопасти с цилиндрическими изидиями. Характерный признак — отмирание участков лопастей таллома. Некоторые отмирающие лопасти имеют желто-коричневую окраску. У зрелых апотециев диск покрыт бородавчатыми и цилиндрическими изидиями. Число апотециев на талломе — от 1 до 21. Размеры таллома — от 17 до 38 см<sup>2</sup>.

Изменчивость числа апотециев у особей генеративного периода показана в таблице 1. Можно видеть, что максимальное число апотециев характерно для  $g_2$  состояния нормальной жизненности. Следует, однако, заметить, что основную роль в изменчивости числа апотециев играют не онтогенетические различия талломов разной жизненности, а различия между особями в пределах онтогенетической группы определенной жизненности.

Таблица 1

Число апотециев у особей генеративного периода разной жизненности

Онтогенетическое состояние, (балл жизненности)	Среднее	95%-ный доверительный интервал
$g_1, (2)$	0,63	0,10—1,41
$g_1, (3)$	0,84	0,00—3,63
$g_2, (1)$	0,80	0,12—1,89
$g_2, (2)$	3,18	1,67—5,52
$g_2, (3)$	1,75	0,64—3,63
$g_3, (2)$	2,72	0,25—10,08
$g_3, (3)$	1,92	0,62—4,27

По степени преобразования ортотропных лопастей таллома в скопления коралловидных изидий и степени отмирания таллома в постгенеративном периоде выделены субсенильные и сенильные талломы.

Субсенильное (ss). Таллом представлен нормальными или видоизмененными ортотропными лопастями, отходящими от листоватых участков, которые часто отсутствуют. Ортотропные лопасти имеют до 4—7 порядков ветвления. Большая часть ортотропных лопастей сильно изменена и представлена бесформенными скоплениями коралловидных изидий. Цвет верхней поверхности таллома за счет интенсивного изидиеобразования изменяется с серого на темно-серый. Часть лопастей таллома имеет участки без корового слоя, некоторые отмирают и меняют свой цвет на желто-коричневый. Размеры таллома — от 13 до 30 см<sup>2</sup>.

Сенильное (s). Ортотропные лопасти таллома почти полностью преобразованы в скопления коралловидных изидий. Весь таллом изменяет цвет на желто-коричневый, что свидетельствует об интенсивном отмирании. Размеры таллома — от 8 до 13 см<sup>2</sup>.

Таллом широколопастной приподнимающейся морфы *P. furfuracea* формируется вследствие нарушения морфогенеза. Вместо формирования политомически ветвящихся ортотропных лопастей таллом на всем протяжении онтогенеза, начиная с  $v_2$  онтогенетического состояния, сохраняет листоватое слоевище — широкие лопасти, прижатые к коре дерева, и формирует слабо ветвящиеся широкие лопасти, приподнимающиеся над субстратом. По краям широких приподнимающихся лопастей развиваются короткие узкие лопасти, как правило, не превышающие 2-го и 3-го порядков ветвления. На плагиотропных и ортотропных лопастях интенсивно образуются изидии, морфогенез которых лежит в основе выделения онтогенетических состояний. У промежуточной морфы формируются широкие лопасти таллома, несколько больше по сравнению с широколопастной приподнимающейся морфой выражена ортотропность и длина лопастей. Промежуточная морфа имеет большое сходство с широколопастной приподнимающейся морфой, мы допускали, что при получении сходных характеристик структуры популяции *P. furfuracea* объединим эти материалы. Узколопастная повисающая, промежуточная и широколопастная приподнимающаяся морфы имеют общий ход онтогенеза и морфогенеза изидий, при этом последние две морфы не образуют апотеции. На рисунке 2 приведены онтогенезы узколопастной повисающей и широколопастной приподнимающейся морф в онтогенетических состояниях  $v_2$  —  $s$ , в которых проявляются различия между морфами.

Экоморфологические изменения таллома *P. furfuracea* с формированием двух морфотипов с широкими и узкими ортотропными лопастями были отмечены в ответ на изменение уровня фотосинтетически активной радиации [34]. Три морфы известны у кустистого почвенного лишайника *Cetraria aculeata* (Schreb.) Fr. — прикрепленная морфа с тонкими веточками, промежуточная морфа с широкими веточками и свободноживущая, или неприсоединенная, морфа с деформированными и широкими веточками [33].

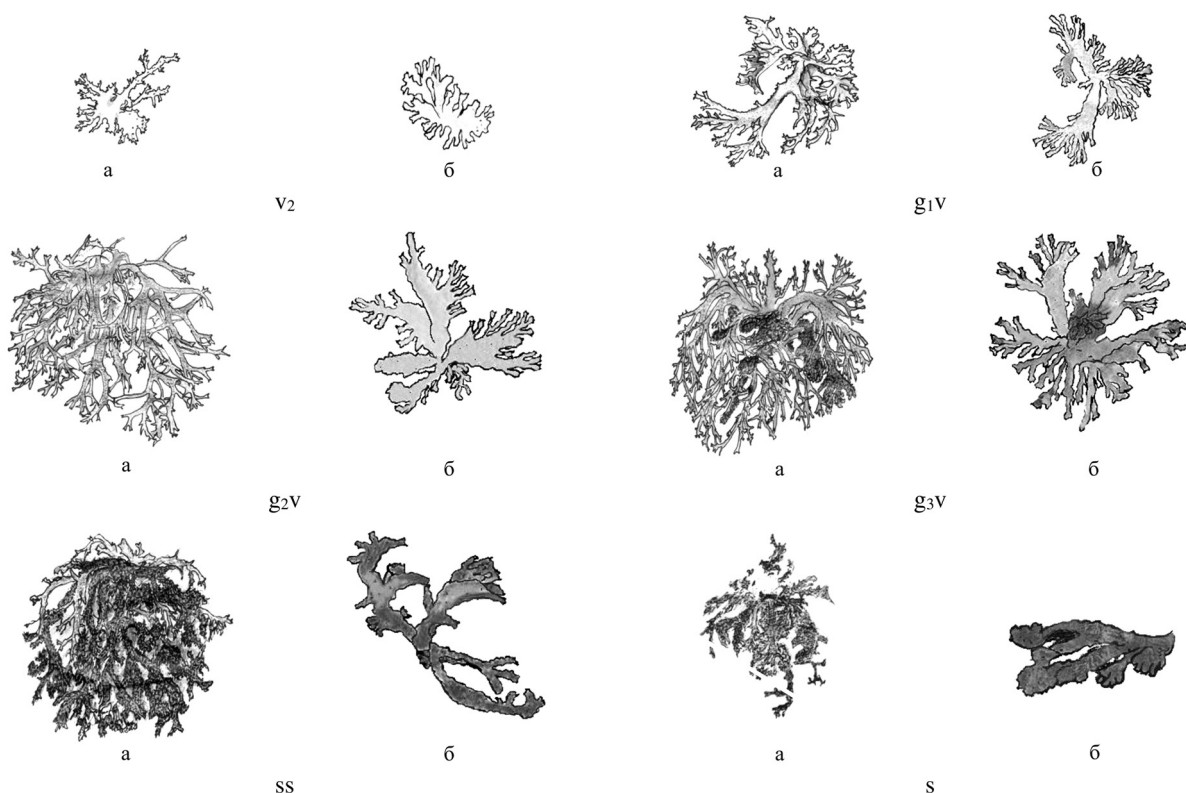


Рис. 2. Онтогенез *Pseudevernia furfuracea*: а — узколопастная повисающая морфа, б — широколопастная приподнимающаяся морфа. Объяснения индексов онтогенетических состояний приведены в тексте



### Структура популяции разных морф *P. furfuracea*

Число талломов узколопастной повисающей морфы *P. furfuracea* на высоте 1—1,5 м в сосняке зеленомошном составляет 1864 на 10 деревьях, число талломов на дереве варьирует от 119 до 417. Число талломов промежуточной морфы в сосняке зеленомошном — 6739 на 35 деревьях, на дереве изменяется от 50 до 386. Число талломов широколопастной приподнимающейся морфы *P. furfuracea* на сосне обыкновенной в сосняке овсяницево-полевцевом составляет 2396 талломов на 27 деревьях, число талломов на дереве варьирует от 0 до 338. Бóльшее число обследованных деревьев при изучении промежуточной и широколопастной приподнимающейся морф *P. furfuracea* было вызвано значительным варьированием числа талломов на разных деревьях, что было отмечено при их визуальном осмотре.

В таблице 2 приведены оценки плотности популяции  $D_1$  и  $D_2$  разных морф талломов *P. furfuracea*. Между числом талломов  $D_1$  широколопастной приподнимающейся морфы и площадью субстрата выявлена связь ( $r_s = 0,72$ ;  $P = 2,3 \cdot 10^{-4}$ ). Для узколопастной повисающей и промежуточной морф такая связь не установлена ( $r_s = 0,29$ ;  $P = 0,42$  и  $r_s = 0,29$ ;  $P = 0,09$ ).

Плотность популяции  $D_2$  разных морф *P. furfuracea* статистически значимо различается ( $P = 1,0 \cdot 10^{-5}$ ). Множественные сравнения показали, что плотность популяции широколопастной приподнимающейся морфы является самой низкой и отличается от плотности промежуточной морфы ( $P = 1,9 \cdot 10^{-5}$ ) и узколопастной повисающей морфы ( $P = 0,0088$ ), плотности промежуточной и узколопастной повисающей морф не различаются ( $P = 0,95$ ).

Таблица 2

Плотность популяции разных морф *P. furfuracea*

Морфа	$D_1$ , особей/дерево		$D_2$ , особей/м <sup>2</sup>	
	$M \pm m$	Медиана	$M \pm m$	Медиана
Узколопастная повисающая	186,40±26,89	166,5	393,10±43,04	356,5
Промежуточная	192,54±15,64	200,0	414,06±35,28	376,0
Широколопастная приподнимающаяся	88,74±15,21	89,0	182,41±28,2	173,0

Онтогенетический состав популяции характеризуется наличием всех онтогенетических групп: от иматурной до сенильной (рис. 3). Важной особенностью, сходной для онтогенетических спектров всех морф, является максимум числа талломов на особях онтогенетической группы  $v_2$ . Онтогенетические спектры популяции трех морф статистически значимо отличаются друг от друга ( $\chi^2 = 357,9$ ,  $\nu = 14$ ,  $P < 0,001$ ). Онтогенетическая структура популяции широколопастной приподнимающейся морфы статистически высоко значимо отличается от структуры промежуточной ( $\chi^2 = 240,7$ ;  $\nu = 7$ ;  $P < 0,001$ ) и узколопастной повисающей морф ( $\chi^2 = 221,8$ ;  $\nu = 7$ ;  $P < 0,001$ ), промежуточная морфа отличается от узколопастной повисающей ( $\chi^2 = 76,14$ ;  $\nu = 7$ ;  $P < 0,001$ ). Узколопастная повисающая морфа по сравнению с другими характеризуется более высокой долей особей группы  $v_2$ , для широколопастной приподнимающейся морфы характерна бóльшая доля потенциально генеративных особей.

В качестве первого приближения к оценке качества особей в популяциях прибегают к выявлению иерархии по размеру [8]. При сравнении размеров разных морф *P. furfuracea* (рис. 4) однофакторный дисперсионный анализ ( $P = 2,7 \cdot 10^{-9}$ ) и множественные сравнения ( $P = 0,003$  —  $P = 4,3 \cdot 10^{-9}$ ) показали, что наибольший средний размер талломов характерен для узколопастной повисающей морфы, далее по размерам следует промежуточная морфа, минимальные размеры талломов характерны для широколопастной приподнимающейся морфы. Разная размерность талломов отражает разную скорость их роста.



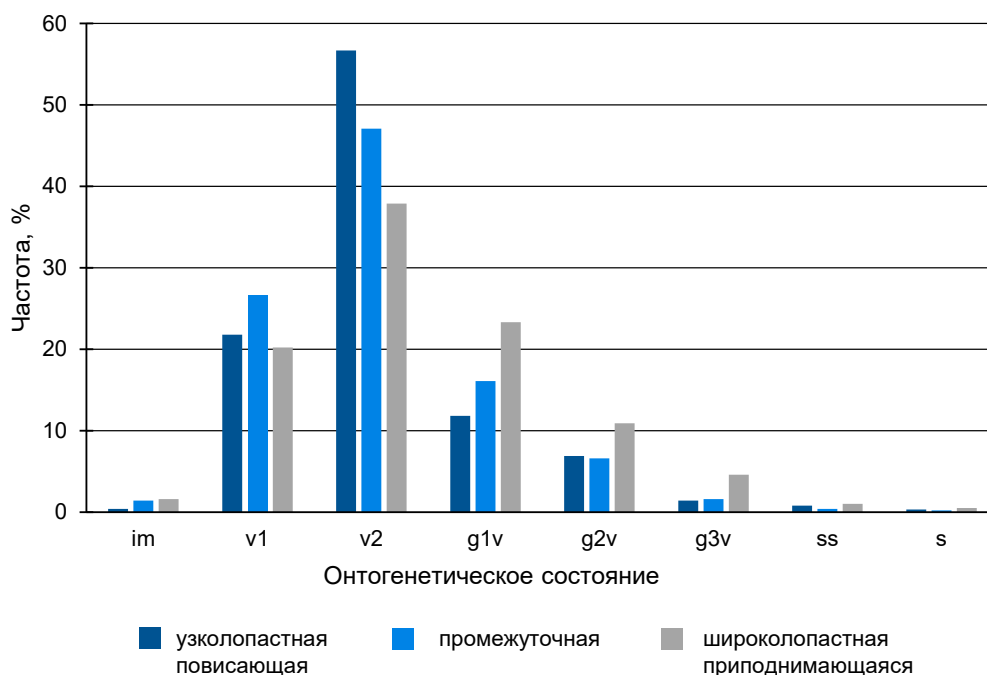


Рис. 3. Онтонетические спектры популяции разных морф *P. furfuracea*

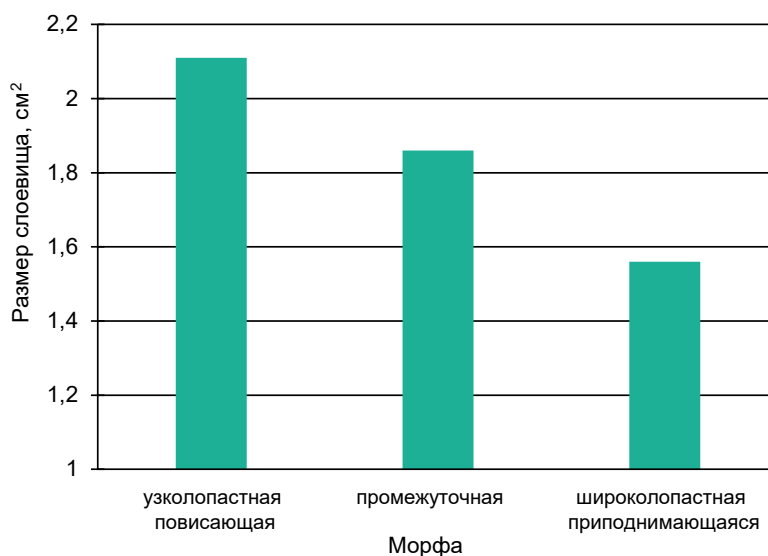


Рис. 4. Размер талломов разных морф *P. furfuracea*

Жизненность в каждом из онтогенетических состояний узколопастной повисающей, промежуточной и широколопастной приподнимающейся морф сравнивалась с помощью критерия  $\chi^2$ . В онтогенетическом состоянии  $v_1$  жизненность всех трех морф статистически высоко значимо различается ( $\chi^2 = 29,7$ ;  $\nu = 4$ ;  $P < 0,001$ ). Жизненность широколопастной приподнимающейся морфы является самой низкой и отличается от промежуточной и узколопастной повисающей морф, эти различия статистически высоко значимы ( $\chi^2 = 21,3$ ;  $\nu = 2$ ;  $P < 0,001$ ), в то время как промежуточная и узколопастная повисающая морфы различаются только на 5%-ном уровне значимости ( $\chi^2 = 8,4$ ;  $\nu = 2$ ;  $P < 0,05$ ).

В онтогенетическом состоянии  $v_2$  жизненность трех морф не различается между собой ( $\chi^2 = 7,48$ ;  $\nu = 4$ ;  $P > 0,05$ ). Основные различия по жизненности выявлены у талломов потенциально генеративного периода. В онтогенетическом состоянии  $g_1v$  жизненность трех морф статистически высоко значимо различается ( $\chi^2 = 99,3$ ;  $\nu = 4$ ;  $P < 0,001$ ). Жиз-

ненность широколопастной приподнимающейся морфы меньше и статистически значительно отличается от средней жизненности промежуточной и узколопастной повисающей морф ( $\chi^2 = 93,4$ ;  $\nu = 2$ ;  $P < 0,001$ ); промежуточная и узколопастная повисающая морфы не различаются между собой ( $\chi^2 = 5,9$ ;  $\nu = 2$ ;  $P > 0,05$ ).

В онтогенетическом состоянии  $g_2v$  жизненность всех трех морф статистически высоко значимо различается ( $\chi^2 = 87,3$ ;  $\nu = 4$ ;  $P < 0,001$ ). Широколопастная приподнимающаяся морфа отличается низкой жизненностью от промежуточной и узколопастной повисающей морф ( $\chi^2 = 72$ ;  $\nu = 2$ ;  $P < 0,001$ ); промежуточная и узколопастная повисающая морфы также статистически значимо различаются между собой ( $\chi^2 = 15,3$ ;  $\nu = 2$ ;  $P < 0,001$ ), наибольшая жизненность характерна для талломов узколопастной повисающей морфы.

В онтогенетическом состоянии  $g_3v$  жизненность трех морф статистически высоко значимо различается ( $\chi^2 = 31,9$ ;  $\nu = 2$ ;  $P < 0,001$ ). Жизненность широколопастной приподнимающейся морфы отличается меньшими значениями от средней жизненности двух других морф ( $\chi^2 = 31,27$ ;  $\nu = 1$ ;  $P < 0,001$ ), промежуточная и узколопастная повисающая морфы не различаются ( $\chi^2 = 0,63$ ;  $\nu = 1$ ;  $P > 0,05$ ).

На рисунке 5 можно видеть, что, начиная с онтогенетического состояния  $g_1v$ , точки на кривой для широколопастной приподнимающейся морфы лежат ниже, чем для двух других морф. В онтогенетических состояниях  $g_2v$  и  $g_3v$  точки для узколопастной повисающей морфы лежат значительно ниже, чем для промежуточной морфы.

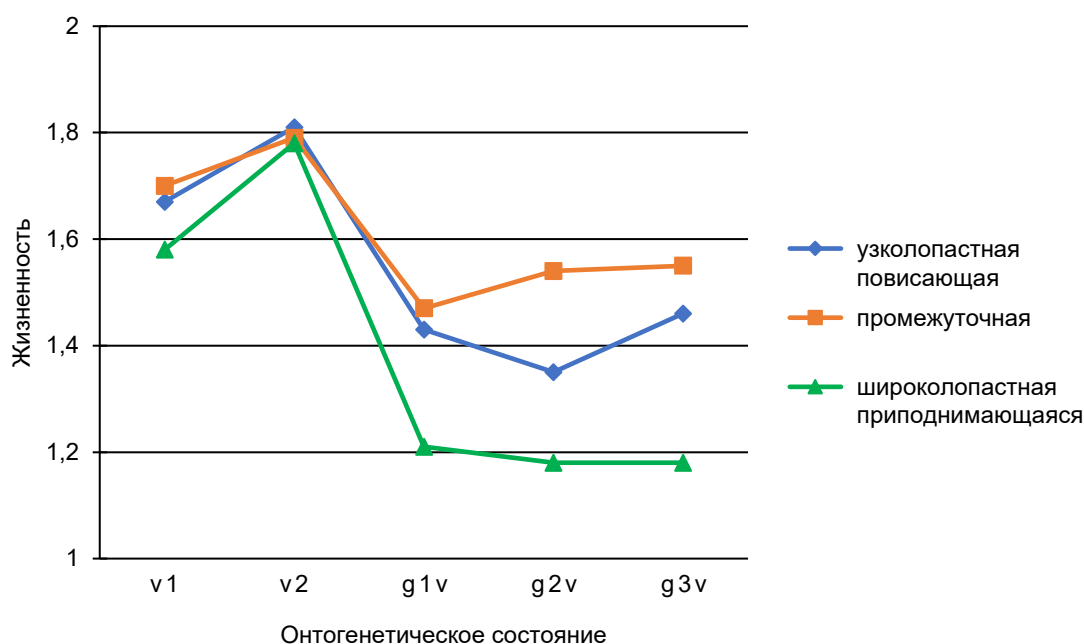


Рис. 5. Средняя жизненность разных морф *P. furfuracea*

Талломы более высокой жизненности узколопастной повисающей и промежуточной морф *P. furfuracea* по сравнению с широколопастной приподнимающейся морфой обеспечивают высокое воспроизводство, что находит отражение в высокой плотности этих морф в популяции. Эти результаты согласуются с обобщениями, полученными ранее для растений. Особи высокой жизнеспособности обеспечивают воспроизводство, особи пониженного виталитета составляют резерв, который способен быстро заполнять появляющиеся при сукцессиях и нарушениях фитоценозов незанятые местообитания [8].

#### Заключение

Формирование в разных экологических условиях узколопастной повисающей, промежуточной и широколопастной приподнимающейся морф свидетельствует о высокой

морфологической пластичности талломов *P. furfuracea* и отражает адаптацию талломов к гетерогенным условиям среды. Появление талломов промежуточной морфы в условиях краевых деревьев соснового леса и широколопастной приподнимающейся морфы в условиях лесопарка вызвано неблагоприятными для *P. furfuracea* микроклиматическими условиями (вероятно, высокая инсоляция и низкая влажность), под влиянием которых происходит изменение морфогенеза талломов. При этом ход онтогенеза и морфогенез изидий разных морф не различаются. Морфогенетические нарушения промежуточной и широколопастной приподнимающейся морф приводят к задержке роста талломов, уменьшению степени ортотропности талломов, сокращению порядков их ветвления, что находит отражение в структуре популяции *P. furfuracea*. Наибольшие размеры имеют талломы узколопастной повисающей морфы, в порядке уменьшения размеров следуют промежуточная и широколопастная приподнимающаяся морфы. Наибольшая плотность популяции характерна для узколопастной повисающей и промежуточной морф, наименьшей плотностью характеризуется широколопастная приподнимающаяся морфа. Жизненность талломов широколопастной приподнимающейся морфы в большинстве онтогенетических состояний меньше по сравнению с другими морфами. Талломы низкой жизненности широколопастной приподнимающейся морфы обеспечивают более низкое воспроизводство в популяции *P. furfuracea*. Онтогенетические спектры популяции *P. furfuracea* всех морф имеют максимумы на онтогенетической группе  $v_2$ . Онтогенетическая структура популяции широколопастной приподнимающейся морфы отличается большей долей потенциально генеративных талломов, что является свидетельством ускоренного онтогенеза и старения талломов.

**Благодарности.** Автор выражает благодарность А. А. Теплых за предоставленные фотографии.

#### Список использованной литературы

1. Богданов Г. А., Суетина Ю. Г., Теплых А. А. Лишайники на сосне и березе подзоны хвойно-широколиственных лесов // Современные аспекты экологии и экологического образования : материалы Всерос. науч. конф. Казань : Изд-во КГУ, 2005. С. 85—86.
2. Бязров Л. Г. Эпифитные лишайники г. Москвы: современная динамика видового разнообразия. М. : КМК, 2009. 146 с.
3. Гимельбрант Д. Е., Кузнецова Е. С. Таллом и репродуктивные структуры лишайников // Флора лишайников России: Биология, экология, разнообразие, распространение и методы изучения лишайников. М. ; СПб. : КМК, 2014. 392 с.
4. Глотов Н. В., Животовский Л. А., Хованов Н. В., Хромов-Борисов Н. Н. Биометрия. Л. : ЛГУ, 1982. 264 с.
5. Глотов Н. В., Софронов Г. Ю., Иванов С. М., Теплых А. А., Суетина Ю. Г. Онтогенетические спектры популяций эпифитного лишайника *Pseudevernia furfuracea* (L.) Zopf [Электронный ресурс] // Современные проблемы науки и образования. 2014. № 3. URL: <https://www.science-education.ru/ru/article/view?id=13744>.
6. Голубкова Н. С. Анализ флоры лишайников Монголии. Л. : Наука, 1983. 248 с.
7. Голубкова Н. С., Бязров Л. Г. Жизненные формы лишайников и лишеносинузид // Ботанический журнал. 1989. Т. 74, № 6. С. 794—798.
8. Злобин Ю. А. Принципы и методы изучения ценологических популяций растений. Казань : Изд-во КГУ, 1989. 146 с.
9. Криворотов С. Б., Манилова О. Ю. Жизненные формы и географическое распространение лишайников урбоэкологической системы г. Тимашевска Краснодарского края // Вестник Нижневартского государственного университета. 2020. Вып. 1. С. 10—14.
10. Мучник Е. Э. Жизненные формы лишайников: взгляды, системы, эволюция // Материалы VII Всероссийской микологической школы-конференции с международным участием «Биотические связи грибов: мосты между царствами» : сб. докл. и тез. / Моск. гос. ун-т им. М. В. Ломоносова ; Звенигородская биол. станция им. С. Н. Скадовского. [Б. м.] : [Б. и.], 2015. С. 173—186.

11. Окснер А. Н. Определитель лишайников СССР. Морфология, систематика и географическое распространение. Вып. 2. Л. : Наука, 1974. 283 с.
12. Определитель лишайников России. Вып. 6. Алекториевые, Пармелиевые, Стереокаулоновые / под ред. Н. С. Голубковой. СПб. : Наука, 1996. 203 с.
13. Савиных Н. П., Черемушкина В. А. Биоморфология: состояние и перспективы // Сибирский экологический журнал. 2015. Т. 22, № 5. С. 659—670.
14. Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений. М. : Высшая школа, 1962. 378 с.
15. Список лишенофлоры России. СПб. : Наука, 2010. 194 с.
16. Сутина Ю. Г. Онтогенез и жизнённость слоевищ лишайника *Pseudevernia furfuracea* (L.) Zopf // Вопросы общей ботаники: традиции и перспективы : материалы междунар. науч. конф., посвящ. 200-летию Казанской ботанической школы. Казань, 2006. Т. 1. С. 222—224.
17. Сутина Ю. Г. Онтогенез и структура популяции *Xanthoria parietina* (L.) Th. Fr. в различных экологических условиях // Экология. 2001. № 3. С. 203—208.
18. Сутина Ю. Г. Распределение слоевищ лишайника *Pseudevernia furfuracea* (L.) Zopf по стволу сосны обыкновенной в разных типах сосняков с разным положением в рельефе // Самарский научный вестник. 2020. Т. 9, № 3. С. 137—141. DOI: 10.17816/sn202093122.
19. Сутина Ю. Г., Теплых А. А., Богданов Г. А. Листоватая форма лишайника *Pseudevernia furfuracea* (L.) Zopf // Научные труды государственного природного заповедника «Большая Кокшага». Йошкар-Ола : МарГТУ, 2007. Вып. 2. С. 230—234.
20. Теплых А. А. Слоевища лишайника *Pseudevernia furfuracea* (L.) Zopf с апотециями // Научные труды Государственного природного заповедника «Большая Кокшага». Йошкар-Ола : МарГУ, 2009. Вып. 4. С. 172—179.
21. Теплых А. А. Структура популяции лишайника *Pseudevernia furfuracea* (L.) Zopf : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Казань, 2011. 23 с.
22. Урбанавичюс Г. П. Ключи для определения родов макролишайников Северного Кавказа. I. Листоватые, кустистые, чешуйчатые // Ботанический вестник Северного Кавказа. Махачкала, 2018. С. 37—54.
23. Цуриков А. Г. Жизненные формы лишайников Беларуси // Ботанический журнал. 2020. Т. 105, № 6. С. 523—541.
24. Шустов М. В. Жизненные формы лишайников Приволжской возвышенности // Бюллетень Главного ботанического сада. 2014. Вып. 200. № 4. С. 30—34.
25. Boustie J., Grube M. Lichens — A promising source of bioactive secondary metabolites // Plant Genetic Resources. 2005. Vol. 3, N 2. P. 273—287. DOI: 10.1079/PGR200572.
26. Calchera A., Dal Grande F., Bode H. B., Schmitt I. Biosynthetic gene content of the ‘perfume lichens’ *Evernia prunastri* and *Pseudevernia furfuracea* // Molecules. 2019. Vol. 24, N 1. P. 203. DOI: 10.3390/molecules24010203.
27. Canters K. J., Scholler H., Ott S., Jahns H. M. Microclimatic influences on lichen distribution and community development // Lichenologist. 1991. Vol. 23, N 3. P. 237—252.
28. Crawford S. D. Lichens used in traditional medicine // Lichen Secondary Metabolites. Springer : Cham, Switzerland, 2015. P. 27—80.
29. Glotov N. V., Sofronov G. Yu., Ivanov S. M., Suetina Y. G., Prokopyeva L. V., Teplykh A. A. The Analysis of Ontogenetic Spectrum of Heterogeneous Population // Biological Systems, biodiversity, and Stability of Plant Communities / ed. by L. I. Weisfeld [et al.]. Apple Academic Press, 2015. P. 443—461. DOI: 10.1201/b18464-39.
30. Joulain D., Tabacchi R. Lichen extracts as raw materials in perfumery. Part 2: treemoss // Flavour and Fragrance Journal. 2009. Vol. 24, N 3. P. 105—116. DOI: 10.1002/ffj.1923.
31. Notov A. A. Fruticose lichens: structural diversity, taxonomic characteristics and evolution // Wulfenia. 2014. Vol. 21. P. 21—31.
32. Ott S. Reproductive strategies in lichens // Progress and Problems in Lichenology in the Eighties : Proceed. of an international symposium held at the University of Münster, 16.—21.3.1986. Berlin, Stuttgart, 1987. P. 81—93. (Bibliotheca Lichenologica. Vol. 25).
33. Pérez-Ortega S., Fernández-Mendoza F., Raggio J., Vivas M., Ascaso C., Sancho L. G., Printzen C., de los Rios A. Extreme phenotypic variation in *Cetraria aculeata* (lichenized Ascomycota): adaptation or incidental modification? // Annals of Botany. 2012. Vol. 109, N 6. P. 1133—1148. DOI: 10.1093/aob/mcs042.
34. Rikkinen J. Habitat shifts and morphological variation of *Pseudevernia furfuracea* along a topographical gradient // Symbolae Botanicae Upsalienses. 1997. Vol. 32, N 1. P. 223—245.
35. Suetina Yu. G. Population studies of epiphytic lichens // Field Meeting “Lichens of Boreal Forests” and the Fourth Russian Lichenological Workshop : Proceedings. Syktyvkar, 2008. P. 169—182.
36. Werner R. G. Une union singuliere dans le Monde vegetal // Bulletin de l’Académie Lorraine des Sciences. 1965. Vol. 5. P. 103—122.



37. Yıldız A., Vardar Ç., Aksoy A., Ünal E. Biomonitoring of heavy metals deposition with *Pseudevernia furfuracea* (L.) Zopf in Corum city, Turkey // Journal of Scientific Perspectives. 2018. Vol. 2, N 1. P. 9—22.

Поступила в редакцию 15.04.2021

**Суетина Юлия Геннадьевна**, кандидат биологических наук, доцент  
Марийский государственный университет  
Российская Федерация, 424000, г. Йошкар-Ола, пл. Ленина, 1  
E-mail: [suetina@inbox.ru](mailto:suetina@inbox.ru)  
ORCID: 0000-0003-4001-6245

UDC 574.3+582.29

**Yu. G. Suetina**

### **Morphological plasticity and population structure of the lichen *Pseudevernia furfuracea* (L.) Zopf under changing environmental conditions**

The article presents a description of the morphogenesis and ontogenesis of the foliose-fruticose thallus and the results of population studies of narrow-lobed hanging, intermediate broad-lobed and broad-lobed ascending morphs of *Pseudevernia furfuracea* in the Republic of Mari El. Broad-lobed ascending and intermediate morphs are formed as a result of disruption of thallus morphogenesis in unfavorable environmental conditions. The highest population density (number of thalli/sq. m) is characteristic of the narrow-lobed hanging and intermediate morphs. The lowest density is characteristic of the broad-lobed ascending morph. This is a reflection of the vitality of thalli. The average vitality of the broad-lobed ascending morph is lower than that of other morphs in most ontogenetic states. Ontogenetic spectra of *P. furfuracea* population have maxima at the ontogenetic group v2. The broad-lobed ascending morph is characterized by a higher frequency of potentially generative thalli. Thalli sizes in *P. furfuracea* population decrease in the sequence narrow-lobed hanging — intermediate — broad-lobed ascending morphs. Morphological plasticity and changes in *P. furfuracea* population are considered as adaptations to different ecological conditions.

**Key words:** morphogenesis, ontogenesis, foliose-fruticose thallus, narrow-lobed hanging morph, intermediate broad-lobed pendent morph, broad-lobed ascending morph, population density, structure of populations, vitality.

**Suetina Yulia Gennadjevna**, Candidate of Biological Sciences, Associate Professor  
Mari State University  
Russian Federation, 424000, Yoshkar-Ola, pl. Lenina, 1  
E-mail: [suetina@inbox.ru](mailto:suetina@inbox.ru)  
ORCID: 0000-0003-4001-6245

#### **References**

1. Bogdanov G. A., Suetina Yu. G., Teplykh A. A. Lishainiki na sosne i bereze podzony khvoino-shirokolistvennykh lesov [Lichens on pine and birch in the subzone of coniferous-broad-leaved forests]. *Sovremennyye aspekty ekologii i ekologicheskogo obrazovaniya: materialy Vseros. nauch. konf.* [Modern aspects of ecology and ecological education. Proceed. of the All-Russia sci. conf.]. Kazan, KGU Publ., 2005, pp. 85—86. (In Russian)
2. Byazrov L. G. *Epifitnye lishainiki g. Moskvy: sovremennaya dinamika vidovogo raznoobraziya* [Epiphytic lichens in Moscow: modern dynamics of species diversity]. Moscow, KMK Publ., 2009. 146 p. (In Russian)
3. Gimel'brant D. E., Kuznetsova E. S. Tallom i reproduktivnye struktury lishainikov [Thallus and reproductive structures of lichens]. *Flora lishainikov Rossii: Biologiya, ekologiya, raznoobrazie, rasprostraneniye i metody izucheniya lishainikov* [Lichen flora of Russia: Biology, ecology, diversity, distribution and methods of studying lichens]. Moscow, St. Petersburg, KMK Publ., 2014. 392 p. (In Russian)
4. Glotov N. V., Zhivotovskii L. A., Khovanov N. V., Khromov-Borisov N. N. *Biometriya* [Biometrics]. Leningrad, LGU Publ., 1982. 264 p. (In Russian)

5. Glotov N. V., Sofronov G. Yu., Ivanov S. M., Teplykh A. A., Suetina Yu. G. Ontogeneticheskie spektry populyatsii epifitnogo lishainika *Pseudevernia furfuracea* (L.) Zopf [Ontogenetic spectra of populations of epiphytic lichen *Pseudevernia furfuracea* (L.) Zopf]. *Sovremennye problemy nauki i obrazovaniya — Modern Problems of Science and Education*, 2014, no. 3. Available at: <https://www.science-education.ru/ru/article/view?id=13744>. (In Russian)
6. Golubkova N. S. *Analiz flory lishainikov Mongolii* [Analysis of the lichen flora of Mongolia]. Leningrad, Nauka Publ., 1983. 248 p. (In Russian)
7. Golubkova H. S., Byazrov L. G. Zhiznennyye formy lishainikov i likhenosinuzii [Life forms of lichens and lichenosynusia]. *Botanicheskii zhurnal*, 1989, vol. 74, no. 6, pp. 794—798. (In Russian)
8. Zlobin Yu. A. *Printsipy i metody izucheniya tsenoticheskikh populyatsii rastenii* [Principles and methods of cenotic plant populations studying]. Kazan, KGU Publ., 1989. 146 p. (In Russian)
9. Krivorotov S. B., Manilova O. Yu. Zhiznennyye formy i geograficheskoe rasprostranenie lishainikov urboekosistemy g. Timashevskaya Krasnodarskogo kraia [Life forms and geographical distribution of lichens urban ecosystem of the city of Timashevsk Krasnodar territory]. *Vestnik Nizhnevartovskogo gosudarstvennogo universiteta — Bulletin of Nizhnevartovsk State University*, 2020, is. 1, pp. 10—14. (In Russian)
10. Muchnik E. E. Zhiznennyye formy lishainikov: vzglyady, sistemy, evolyutsiya [Life forms of lichens: views, systems, evolution]. *Materialy VII Vserossiiskoi mikologicheskoi shkoly-konferentsii s mezhdunarodnym uchastiem "Bioticheskie svyazi gribov: mosty mezdu tsarstvami": sb. dokl. i tez.* [Proceedings of the VII All-Russia mycological school-conference with international participation "Biotic connections of fungi: bridges between kingdoms". Collect. of reports and abstracts]. [S. l.], 2015. pp. 173—186. (In Russian)
11. Oksner A. N. *Opredelitel' lishainikov SSSR. Morfologiya, sistematika i geograficheskoe rasprostranenie* [Key to lichens of the USSR. Morphology, taxonomy and geographical distribution]. Is. 2. Leningrad, Nauka Publ., 1974. 283 p. (In Russian)
12. *Opredelitel' lishainikov Rossii. Vyp. 6. Alektorievye, Parmelievye, Stereokaulonovye* [Key to lichens of Russia. Issue 6. Alectoriaceae, Parmeliaceae, Stereocaulaceae]. St. Petersburg, Nauka Publ., 1996. 203 p. (In Russian)
13. Savinykh N. P., Cheremushkina V. A. Biomorfologiya: sostoyanie i perspektivy [Biomorphology: current status and prospects]. *Sibirskii ekologicheskii zhurnal — Contemporary Problems of Ecology*, 2015, vol. 22, no. 5, pp. 659—670. (In Russian)
14. Serebryakov I. G. *Ekologicheskaya morfologiya rastenii* [Ecological plant morphology]. Moscow, Vysshaya shkola Publ., 1962. 378 p. (In Russian)
15. *Spisok likhenoflory Rossii* [List of lichen flora of Russia]. St. Petersburg, Nauka Publ., 2010. 194 p. (In Russian)
16. Suetina Yu. G. Ontogenez i zhiznennost' sloevishch lishainika *Pseudevernia furfuracea* (L.) Zopf [Ontogeny and vitality of lichen thallus *Pseudevernia furfuracea* (L.) Zopf]. *Voprosy obshchei botaniki: traditsii i perspektivy: materialy mezhdunar. nauch. konf., posvyashch. 200-letiyu Kazanskoi botanicheskoi shkoly* [Problems of General Botany: Traditions and Perspectives. Proceed. of the Internat. sci. conf., dedicated 200<sup>th</sup> anniversary of the Kazan Botanical School]. Kazan, 2006. Vol. 1, p. 222—224. (In Russian)
17. Suetina Yu. G. Ontogenez i struktura populyatsii *Xanthoria parietina* (L.) Th. Fr. v razlichnykh ekologicheskikh usloviyakh [Ontogenesis and population structure of *Xanthoria parietina* (L.) Th. Fr. in various environmental conditions]. *Ekologiya*, 2001, no. 3, pp. 203—208. (In Russian)
18. Suetina Yu. G. Raspreделение sloevishch lishainika *Pseudevernia furfuracea* (L.) Zopf po stvolu sosny obyknovЕННОй v raznykh tipakh sosnyakov s raznym polozheniem v rel'efe [Distribution of lichen thalli *Pseudevernia furfuracea* (L.) Zopf along *Pinus sylvestris* trunk in different types of pine forests with different relief positions]. *Samarskii nauchnyi vestnik — Samara Journal of Science*, 2020, vol. 9, no. 3, pp. 137—141. DOI: 10.17816/snv202093122. (In Russian)
19. Suetina Yu. G., Teplykh A. A., Bogdanov G. A. Listovataya forma lishainika *Pseudevernia furfuracea* (L.) Zopf [The leafy form of the lichen *Pseudevernia furfuracea* (L.) Zopf]. *Nauchnye trudy gosudarstvennogo prirodnogo zapovednika "Bol'shaya Kokshaga"* [Scientific works of the state nature reserve "Bolshaya Kokshaga"]. Ioshkar-Ola, MarGTU Publ., 2007, is. 2, pp. 230—234. (In Russian)
20. Teplykh A. A. Sloevishcha lishainika *Pseudevernia furfuracea* (L.) Zopf s apotetsiyami [Thallus of lichen *Pseudevernia furfuracea* (L.) Zopf with apothecia]. *Nauchnye trudy gosudarstvennogo prirodnogo zapovednika "Bol'shaya Kokshaga"* [Scientific works of the state nature reserve "Bolshaya Kokshaga"]. Ioshkar-Ola, MarGTU Publ., 2009, is. 4, pp. 172—179. (In Russian)
21. Teplykh A. A. *Struktura populyatsii lishainika Pseudevernia furfuracea (L.) Zopf: avtoref. dis. ... kand. biol. nauk* [Population structure of the lichen *Pseudevernia furfuracea* (L.) Zopf. Abstr. Cand. Dis.]. Kazan, 2011. 23 p. (In Russian)

22. Urbanavichyus G. P. Klyuchi dlya opredeleniya rodov makrolishainikov Severnogo Kavkaza. I. Listovatyie, kustistyie, cheshuichatyie [Keys for determining the genera of macrolichens of the North Caucasus. I. Leafy, bushy, scaly]. *Botanicheskii vestnik Severnogo Kavkaza*. Makhachkala, 2018, pp. 37—54. (In Russian)
23. Tsurikov A. G. Zhiznennyye formy lishainikov Belarusi [Life forms of lichens in Belarus]. *Botanicheskii zhurnal*, 2020, vol. 105, no. 6, pp. 523—541. (In Russian)
24. Shustov M. V. Zhiznennyye formy lishainikov Privolzhskoi vozvyshennosti [Life-forms of lichens on the Volga uplands]. *Byulleten' Glavnogo botanicheskogo sada*, 2014, is. 200, no. 4, pp. 30—34. (In Russian)
25. Boustie J., Grube M. Lichens — A promising source of bioactive secondary metabolites. *Plant Genetic Resources*, 2005, vol. 3, no. 2, pp. 273—287. DOI: 10.1079/PGR200572.
26. Calchera A., Dal Grande F., Bode H. B., Schmitt I. Biosynthetic gene content of the 'perfume lichens' *Evernia prunastri* and *Pseudevernia furfuracea*. *Molecules*, 2019, vol. 24, no. 1, pp. 203. DOI: 10.3390/molecules24010203.
27. Canters K. J., Scholler H., Ott S., Jahns H. M. Microclimatic influences on lichen distribution and community development. *Lichenologist*, 1991, vol. 23, no. 3, pp. 237—252.
28. Crawford S. D. Lichens used in traditional medicine. *Lichen Secondary Metabolites*, Springer, Cham, Switzerland, 2015, pp. 27—80.
29. Glotov N. V., Sofronov G. Yu., Ivanov S. M., Suetina Y. G., Prokopyeva L. V., Teplykh A. A. The Analysis of Ontogenetic Spectrum of Heterogeneous Population. *Biological Systems, biodiversity, and Stability of Plant Communities*. Ed. by L. I. Weisfeld [et al.]. Apple Academic Press, 2015, pp. 443—461. DOI: 10.1201/b18464-39.
30. Joulain D., Tabacchi R. Lichen extracts as raw materials in perfumery. Part 2: treemoss. *Flavour and Fragrance Journal*, 2009, vol. 24, no. 3, pp. 105—116. DOI: 10.1002/ffj.1923.
31. Notov A. A. Fruticose lichens: structural diversity, taxonomic characteristics and evolution. *Wulfenia*, 2014, vol. 21, pp. 21—31.
32. Ott S. Reproductive strategies in lichens. *Progress and Problems in Lichenology in the Eighties: Proceed. of an international symposium held at the University of Münster*, 16.—21.3.1986. Berlin, Stuttgart, 1987, pp. 81—93. (Bibliotheca Lichenologica, vol. 25).
33. Pérez-Ortega S., Fernández-Mendoza F., Raggio J., Vivas M., Ascaso C., Sancho L. G., Printzen C., de los Rios A. Extreme phenotypic variation in *Cetraria aculeata* (lichenized Ascomycota): adaptation or incidental modification? *Annals of Botany*, 2012, vol. 109, no. 6, pp. 1133—1148. DOI: 10.1093/aob/mcs042.
34. Rikkinen J. Habitat shifts and morphological variation of *Pseudevernia furfuracea* along a topographical gradient. *Symbolae Botanicae Upsalienses*, 1997, vol. 32, no. 1, pp. 223—245.
35. Suetina Yu. G. Population studies of epiphytic lichens. *Field Meeting "Lichens of Boreal Forests" and the Fourth Russian Lichenological Workshop. Proceedings*. Syktyvkar, 2008, pp. 169—182.
36. Werner R. G. Une union singuliere dans le Monde vegetal. *Bulletin de l'Académie Lorraine des Sciences*, 1965, vol. 5, pp. 103—122.
37. Yıldız A., Vardar Ç., Aksoy A., Ünal E. Biomonitoring of heavy metals deposition with *Pseudevernia furfuracea* (L.) Zopf in Corum city, Turkey. *Journal of Scientific Perspectives*, 2018, vol. 2, no. 1, pp. 9—22.