Социально-экологические технологии
2021. Т. 11. № 4

Оригинальное исследование

DOI: 10.31862/2500-2961-2021-11-4-415-426

Т.Ю. Толпышева

Московский государственный университет
имени М.В. Ломоносова,
119991 г. Москва, Российская Федерация

Состояние популяции лишайника *Usnea filipendula* на территории заказника «Участок долины реки Протвы между деревнями Купрово и Бартенево» (Московская область)

Изучены размерно-возрастная структура и онтогенетическая стадии популяции лишайника *Usnea filipendula*, жизненное состояние особей и заражение их лихенофильными грибами. Установлено, что в популяции преобладают средневозрастные генеративные особи, размеры талломов лишайника меньше, чем это характерно для вида. На талломах большое количество плодовых тел лихенофильного гриба. Изменения морфологии талломов, обычно наблюдающееся при росте в условиях загрязнения воздуха, не отмечены. Развитие более мелких талломов, обилие на талломах плодовых тел лихенофильного гриба свидетельствует о неоптимальных для развития вида экологических условиях. Почти полное отсутствие в популяции особей предгенеративного периода показывает, что успешное воспроизводство вида не происходит. На основе полученных данных проведена оценка состояния популяции и обсуждаются возможные пути ее дальнейшего развития.

© Толпышева Т.Ю., 2021
Контент доступен по лицензии Creative Commons Attribution 4.0 International License
The content is licensed under a Creative Commons Attribution 4.0 International License

Ключевые слова: лишайники, популяции лишайников, лишайник *Usnea filipendula*, охраняемые территории, Красная книга Московской области

Благодарности. Автор выражает благодарность ведущему научному сотруднику Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН М.П. Журбенко за предоставленные сведения о лихенофильных грибах на видах рода *Usnea* на территории Московской области.

ДЛЯ ЦИТИРОВАНИЯ: Толпышева Т.Ю. Состояние популяции лишайника *Usnea filipendula* на территории заказника «Участок долины реки Протвы между деревнями Купрово и Бартенево» (Московская область) // Социально-экологические технологии. 2021. Т. 11. № 4. С. 415–426. DOI: 10.31862/2500-2961-2021-11-4-415-426

Original research

DOI: 10.31862/2500-2961-2021-11-4-415-426

T.Yu. Tolpysheva

Lomonosov Moscow State University,
Moscow, 119991, Russian Federation

State of the *Usnea filipendula* lichen population on the territory of the reserve “Section of the Protva river valley between the villages of Kuprovo and Bartenevo” (Moscow region)

The size-age and ontogenetic structure of the *Usnea filipendula* population, the life state of individuals and their infection with lichenophilic fungi were studies. It was found that the population is dominated by middle-aged generative individuals. The size of lichen thalli is smaller than it is typical for this species. There are many protovis body of the lichenophillic fungi on the lichen thalli. Changes in the morphology of thalli, usually observed during growth under conditions of air pollution, were not noted. The development of smaller thalli, the abundance of lichenophillic fungus fruiting bodies on the thalli

indicates that environmental conditions are not optimal for the development of the species. Almost complete absence of individuals of the pre-generative period in the population shows that successful reproduction of the species does not occur. The current state of the lichen population is assessed and possible ways of is further development are discussed.

Key words: lichens, populations, protected areas, Red Book of the Moscow region

Acknowledgment. The author is grateful to the representative of the Komarov Botanical Institute of Russian Academy Science Mikhail P. Zurbenko for provided information about lichenophillic fungi on *Usnea* species in the Moscow region.

FOR CITATION: Tolpysheva T.Yu. State of the *Usnea filipendula* lichen populati-on on the territory of the reserve "Section of the Protva river valley between the villages of Kuprovo and Brtenevo" (Moscow region). *Environment and Human: Ecological Studies.* 2021. Vol. 11. No. 4. Pp. 415–426. (In Rus.) DOI: 10.31862/2500-2961-2021-11-4-415-426

Виды, занесенные в Красные книги, обычно очень требовательны к экологическим условиям, а изучение состояния их популяций позволяет оценить перспективы сохранения редких видов. На территории России изучены популяции лишайников *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. и *Usnea florida* (L.) Weber ex F.H. Wigg. – видов, занесенных в Красную книгу Российской Федерации (2008).

Для оценки структуры популяций лишайников используют различные методы, в том числе изучение онтогенетической структуры в экотопах, не затронутых деятельностью человека [Михайлова, 2005; Суетина, Богданов, 2006; Игнатенко, Тарасова, 2014, 2017, 2018], а также в антропогенных условиях [Отнюкова, 2006; Микрюков, 2009; Немчинова, Иванова, 2009; Игнатенко, Тарасова, 2017]. Возрастание антропогенной нагрузки отрицательно влияет на репродуктивную стратегию лишайников [Микрюков, 2009] и их жизненное состояние [Отнюкова, 2006; Немчинова, Иванова, 2009].

В Красную книгу Московской области (2018) занесено 8 видов рода *Usnea*. Все они тяготеют к разным типам ельников, а их местообитания отличаются повышенной влажностью воздуха. Лишайник *Usnea filipendula* Stirt. зарегистрирован на 35 особо охраняемых природных территориях (ООПТ). Он предпочитает субнеморальные леса, а из древесных пород – ель, где встречается 1–3 особями. Несмотря на относительно широкое распространение этого вида на территории Московской

области, больших скоплений он не образует. Исключение – заказник «Участок долины реки Протвы между деревнями Купрово и Бартенево». Кроме *Usnea filipendula* (вид указан как *Usnea dasypoga*), другие виды рода *Usnea* здесь не зарегистрированы [Толпышева, Суслова, 2019].

Цель работы: оценить состояние популяции лишайника *U. filipendula* на особо охраняемой природной территории «Участок долины реки Протвы между деревнями Купрово и Бартенево».

Материалы и объекты исследования

Заказник областного значения «Участок долины реки Протвы между деревнями Купрово и Бартенево» организован в 1966 г. Площадь территории 1169,5 га. Заказник расположен в городском округе Можайском к юго-востоку от д. Купрово, к юго-западу от д. Бартеньево, к северо-западу от д. Гальчино. Территория заказника приурочена к западной части Смоленско-Московской возвышенности. В растительности заказника основную роль играют ельники, производные от дубово-еловых папоротниково-кислично-широкотравных лесов, и еловые субнеморальные леса с участием сосны. Преобладают спелые ельники; ель – основная лесообразующая порода; диаметр стволов елей достигает 70 см[1].

Таллом *U. filipendula* – повисающий, в виде густо разветвленного кустика серовато-зеленоватого цвета, с веточками радиального строения. Размножается лишайник вегетативными пропагулами: соредиями и изидиями. Половое размножение у этого вида встречается редко, на территории Московской области не отмечено. В заказнике он встречается на старовозрастных елях в субнеморальных ельниках.

Лишайник собирали маршрутным методом с упавших стволов елей. Талломы лишайника были изучены в лабораторных условиях. Для оценки состояния популяции использовали данные о размерах талломов, данные онтогенетического состояния, жизненного состояния талломов, заражение талломов лихенофильными грибами. Длину каждого таллома измеряли линейкой, определяли средние, максимальные и минимальные размеры. Изучено 37 особей.

Онтогенетическое состояние лишайников определяли с учетом методик, предложенных для кустистых лишайников [Суетина, Богданов, 2006; Суетина, Ивашкина, 2009; Суетина, Ямбердова, 2010]. При оценке жизненного состояния использовали такие показатели, как изменение цвета таллома, разрушение корового слоя, отклонение формы роста

[1] Участок долины реки Протвы между деревнями Купрово и Бартенево. Сайт информационно-аналитической системы «Особо охраняемые природные территории России». URL: http://oopt.aari.ru/oopt/ (дата обращения: 14.05.2021).

от нормального развития. Заражение лишайника лихенофильными грибами определяли по наличию на веточках талломов плодовых тел грибов. Онтогенетическое состояние талломов и заражение их лихенофильными грибами изучали под бинокуляром. Изучено 37 талломов лишайника.

Результаты и обсуждение

В Московской области на территории заказника «Участок долины реки Протвы между деревнями Купрово и Бартенево» зарегистрирована наиболее крупная популяция *Usnea filipendula*. Одним из показателей возрастной структуры популяции может являться линейный размер талломов особей лишайиков. Плодовые тела у большинства видов рода *Usnea* образуются редко; на территории Московской области у *U. filipendula* они отсутствуют. Вегетативные пропагулы (соредии и изидии) развиваются у видов рода *Usnea* по бокам веточек. Рост кустистых лишайников преимущественно верхушечный, и образование вегетативных пропагул на боках веточек рода *Usnea* не препятствует дальнейшему росту талломов.

Средний размер талломов особей *U. filipendula* на ООПТ 10,5 см, минимальный 3,4 см, максимальный 23,8 см. Размеры талломов лишайника меньше, чем указаны для вида на территории России: (15)20–30(50) см [Голубкова, 1966]. Талломы длиной менее 5 см и больше 13 см на территории заказника немногочисленны. Большая часть особей (78%) имеет размеры более 5 см и менее 13 см, что значительно меньше средних размеров, отмеченных Н.С. Голубковой (1996) для *U. filipendula* на территории России. Максимальные размеры особей на территории заказника меньше максимальных размеров талломов (30 см) этого вида, указанных для территории Московской области [Голубкова, 1959]. Вероятно, условия для роста *U. filipendula* на территории заказника не оптимальны.

Лишайники растут очень медленно. Скорость роста кустистых лишайников от 1,5 до 10 мм в год [Brodo et al., 2001]. Зная ежегодный прирост и размеры таллома, можно определить возраст лишайника [Андреев, 1954]. Ежегодный прирост *U. antarctica* – 2 мм в год (Sancho, Pintado, 2004) [цит. по: Бязров, 2005]. Скорость роста лишайников зависит от экологических условий в местах их произрастания и различается у видов одного рода. Скорость роста лишайников в экстремальных климатических условиях меньше, чем скорость их роста в умеренных и субтропических областях [Honegger, 2010]. Чем длиннее таллом, тем больше возраст лишайника. Даже если предположить, что скорость роста

Usnea filipendula больше, чем скорость роста *U. antarctica*, то и в этом случае, с учетом размеров талломов лишайника, возраст *U. filipendula* в популяции на территории заказника будет более 10 лет.

При изучении стадий онтогенеза *U. filipendula* на территории заказника нами были выделены основные признаки, характеризующие каждую стадию (табл. 1).

Такие признаки, как цвет, длина таллома, густота сосочков и фибрилл, на наш взгляд, не являются хорошими критериями для характеристики онтиогенетических стадий особей лишайника в разных популяциях. У видов рода *Usnea* эти признаки отражают реакцию особей на факторы среды, что обусловливает пластичность видов [Clerc, 1998], поэтому даже популяции одного вида, но из разных экотопов, могут различаться по этим признакам.

На территории заказника в популяции преобладают средневозрастные генеративные особи (g_2). Длина талломов этих особей более 5 и менее 13 см. В исследованной популяции имеется одна особь виргинильного 1 (v_1) и одна особь молодого генеративного (g_1) состояния. Длина талломов этих особей 3,4 см и 5 см соответственно. В популяции талломы длиной более 13 см относятся к генеративному состоянию g_3 (17%). В популяции отсутствуют:

1) особи имматурного состояния (im), у которых талломы, по данным Ю.Г. Суетина и Г.А. Богданова, представляют собой прямостоячие, не разветвленные стволики [Суетин, Богданов, 2006];

2) особи с разветвленной формой таллома, на котором отсутствуют соралии (v_2);

3) отмирающие талломы (постгенеративный период).

При изучении самых ранних стадий онтогенеза пропагулы лишайников обычно помещают на искусственные питательные среды, и образование таллома наблюдают, используя сканирующий электронный микроскоп [Ott, 1987; Honegger, 2010]. Эти микроскопические стадии развития таллома в полевых условиях, как правило, выявить не представляется возможным.

Отсутствие в популяции имматурных особей может быть связано с гибелью пропагул лишайников. Пропагулы распространяются ветром, каплями дождя, насекомыми, мелкими животными. Для развития лишайникового таллома одной пропагулы обычно бывает недостаточно. Для успешного развития из пропагул таллома эпифитных лишайников необходим комплекс экологических условий: возраст дерева, нахождение дерева подходящего возраста недалеко от дерева с генеративными талломами лишайника, определенные температурный и влажностный режим и т.п.

Таблица 1

Онтогенетические стадии *Usnea dasypoga* на территории заказника
[Ontogenetic stages of *Usnea dasypoga* in the reserve]

Периоды [Periods]	**Онтогенетическое состояние [Ontogenetic state]**	**Основные признаки [Main features]**
Предгенеративный [Pregenerative]	Виргинильное 1 (v_1) [Virginal 1 (v_1)]	Один стволик, с сосочками и фибриллами, начало характерного для вида ветвления [One stem, with papillae and fibrils, the beginning of branching characteristic of the species]
Генеративный [Generative]	Молодое генеративное (g_1) [Young generative (g_1)]	На талломе появляются точечные соралии (меньше половины ширины веточек), изидии отсутствуют [Dotted soralia appear on the thallus (less than half the width of the branches), isidia are absent]
	Средневозрастное генеративное (g_2) [Middle age generative (g_2)]	На талломе обильно развиваются точечные соралии, часть из них с изидиями [Dot soralia abundantly develop on the thallus, some of them with isidia]
	Старое генеративное (g_3) [Old generative (g_3)]	Преобладают соралии, достигающие половины ширины веточек, некоторые соралии сливаются; изидии обильны [Soralia predominate, reaching half the width of the branches, some soralia merge; isidia are plentiful]

Все талломы лишайника, за исключением таллома длиной 3,4 см, заражены лихенофильными грибами. Согласно данным М.П. Журбенко (личное сообщение), на видах рода *Usnea* в Московской области развивается *Lichenostigma maureri* Hafellner. Обильное развитие плодовых тел этого вида гриба наблюдается на большинстве талломов, особенно много их на талломах, относящихся к старой генеративной стадии (g_3). Предполагается, что *L. maureri* не паразитирует на талломах лишайников, а использует их как экологическую нишу. Однако некоторые лихенофильные грибы влияют на процессы метаболизма лишайников, на которых они развиваются [Fahselt, 2010]. Обильное развитие плодовых тел гриба, на наш взгляд, может затруднять проникновение внутрь таллома света, необходимого фотобионту для фотосинтеза. Развитие плодовых тел гриба на талломах лишайника, их обилие, особенно на особях старшего возраста (g_3), у которых физиологичекие процессы замедлены, может являться показателем жизненной ослабленности особей лишайников.

Лишайник *Usnea filipendula* относится к числу видов, чувствительных к загрязнению воздуха. Наряду с другими видами эпифитных лишайников его используют при проведении фонового экологического мониторинга [Пчёлкин, 2003]. В Карелии этот вид включен в группу видов, не переносящих загрязнение [Тарасова и др., 2012]. Загрязнение влияет на морфологию таллома [Отнюкова, 2006]. *У* особей *U. filipendula* на ООПТ «Участок долины реки Протвы между деревнями Купрово и Бартенево» почернение веточек, разрушение корового слоя, уродство талломов не выявлено.

Заключение

Как показало исследование, на ООПТ «Участок долины реки Протвы между деревнями Купрово и Бартенево» в популяции *U. filipendula* преобладают средневозрастные особи генеративного состояния, при этом размеры талломов особей меньше, чем это характерно для вида. Практически все особи поражены лихенофильными грибами.

Изменение морфологии талломов, обычно наблюдающееся у вида при росте в условиях загрязнения воздуха, не отмечены. Городской округ Можайский, где расположена ООПТ, – один из наиболее экологически чистых районов Московской области. Развитие более мелких талломов, структура популяции, обилие на талломах плодовых тел лихенофильного гриба может свидетельствовать не о влиянии загрязнения, а о менее благоприятных, не оптимальных для развития вида экологических условиях.

На основании полученных данных можно сделать вывод, что популяция находится в удовлетворительном состоянии. Однако не может не вызывать беспокойство почти полное отсутствие в популяции особей предгенеративного периода: их наличие является показателем молодости популяции [Одум, 1986].

Возрастной спектр популяции показывает, что успешное воспроизводство вида не происходит. Если оно не возобновится, то будет продолжаться процесс старения популяции, который может завершиться ее гибелью.

Библиографический список / Reference

Андреев В.Н. Прирост кормовых лишайников и приемы его регулирования // Труды Ботанического института. 1954. Сер. 3. Вып. 9. С. 1–71. [Andreev V.N. Growth of fodder lichens and methods of its regulation. *Trudy Botanicheskogo instituta.* 1954. Series 3. Vol. 9. Pp. 1–71. (In Rus.)]

Бязров Л.Г. Лишайники – индикаторы радиоактивного загрязнения. М., 2005. [Biazrov L.G. Lishayniki – indikatory radioaktivnogo zagryazneniya [Lichens as indicators of radioactive contamination]. Moscow, 2005.]

Голубкова Н.С. Виды рода *Usnea* в Московской области // Ботанические материалы отдела споровых растений. 1959. Т. XII. С. 4–11. [Golubkova N.S. Species of the genus Usnea in the Moscow region. *Botanicheskie materialy sporovykh rastenij*. 1959. Vol. XII. Pp. 4–11. (In Rus.)]

Голубкова Н.С. *Usnea* // Определитель лишайников России. 1996. Вып. 6. С. 62–107. [Golubkova N.S. Usnea. *Russian Lichen Flora.* 1996. Vol. 6. Pp. 62–107. (In Rus.)]

Игнатенко Р.В., Тарасова В.Н. Количественные показатели популяционной структуры охраняемого лишайника лобария легочная (*Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm.) в растительных сообществах Южной Карелии // Лихенология в России: актуальные проблемы и перспективы исследований. Программа и труды второй Международной конференции, посвященной 300-летию Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН и 100-летию Института споровых растений (С.-Петербург, 5–8 ноября 2014 г.) / Под ред. М.П. Андреева, Д.Е. Гимельбранта, Е.С. Кузнецовой, И.С. Степанчиковой. СПб., 2014. С. 85–91. [Ignatenko R.V., Tarasova V.N. Quantitative indicators of population structure of protected lichen *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. in plant communities of the South Karelia. *The Second International Conference* "*Lichenology in Russia: Problems and perspectives*", *dedicated to the 300th anniversary of the Komarov Botanical Institute RAS and the 100th anniversary of the Institute of Cryptogamic Plants, Saint Petersburg, November 5–8, 2014. Programme and proceedings.* M.P. Andreev, D.E. Himelbrant, E.S. Kuznetsova, I.S. Stepanchikova (eds.). St. Petersburg, 2014. Pp. 85–91. (In Rus.)]

Игнатенко Р.В., Тарасова В.Н. Характеристика ювенильного и имматурного состояния прегенеративного периода онтогенеза охраняемого лишайника лобария легочная (*Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm.) // Современная микология в России. М., 2017. Т. 6. С. 124–127. [Ignatenko R.V., Tarasova V.N. Characteristics of the juvenile and immature state of the pregenerative period of protected lichen (*Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm.) ontogenesis. *Sovremennaya mikologiya v Rossii*. Moscow, 2017. Vol. 6. Pp. 124–127. (In Rus.)]

Игнатенко Р.В., Тарасова В.Н. Факторы, влияющие на онтогенетическую структуру лишайника *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. в лесных фитоценозах Карелии // Проблемы лесной фитопатологии и микологии: Материалы X Международной конференции, посвященной 80-летию со дня рождения Виталия Ивановича Крутова. Петрозаводск, 15–19 октября 2018 г. Петрозаводск, 2018. С. 67–70. [Ignatenko R.V., Tarasova V.N. Factories influent on the ontogenetic structure of the lichen *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. in the Karelia forest phytocenosics. *Problemy lesnoy fitopatologii i mikologii: Materialy X Mezhdunarodnoy konferentsii, posvyashchennoy 80-letiyu so dnya rozhdeniya Vitaliya Ivanovicha Krutova. Petrozavodsk, 15–19 oktyabrya 2018 g.* Petrozavodsk, 2018. Pp. 67–70. (In Rus.)]

Красная книга Московской области. Изд. 3-е, доп. и перераб. / Отв. ред.: Т.И. Варлыгина, В.А. Зубакин, Н.Б. Никитский, А.В. Свиридов. Т. 1. Московская область, 2018. [Krasnaya kniga Moskovskoy oblasti [Red Book of the Moscow region]. T.I. Varlygina, V.A. Zubakin, N.B. Nikitskiy, A.V. Sviridov (eds.). Vol. I. Moscow region, 2018.]

Красная книга Российской Федерации (растения и грибы) / Отв. ред. Л.В. Бардунов, В.С. Новиков. М., 2008. [Krasnaya kniga Rossiyskoy Federatsii (rasteniya i griby) [Red Book of the Russian Federation (plants and fungi)]. L.V. Bardunov, V.S. Novikov (eds.). Moscow, 2008.]

Микрюков В.С. Генетическая структура популяций эпифитного лишайника *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. на Урале // Сборник материалов V Международной конференции «Изучение грибов в биогеоценозах» (г. Пермь, 7–13 сентября 2009 г.). Пермь, 2009. С. 302–305. [Mikryukov V.S. Genetic structure of *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. populations in the Ural montains. *Sbornik materialov V Mezhdunarodnoy konferentsii* «*Izuchenie gribov v biogeotsenozakh*» (*g. Perm, 7–13 sentyabrya 2009 g.*). Perm, 2009. Pp. 302–305. (In Rus.)]

Михайлова И.Н. Анализ субпопуляционных структур эпифитных лишайников (на примере *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm.) // Вестник Нижегородского университета им. Н.И. Лобачевского. 2005. № 1 (9). С. 124–134. [Mihailova I.N. Analysis of subpopulation structures of epiphytic lichens (on the example of *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm.). *Vestnik of Lobachevsky University of Nizhni Novgorod*. 2005. No. 1 (9) Pp. 124–134. (In Rus.)]

Немчинова А.В., Иванова Н.В. Тенденции распространения *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. в лесах Костромской области // Сборник материалов V Международной конференции «Изучение грибов в биогеоценозах» (г. Пермь, 7–13 сентября 2009 г.). Пермь, 2009. С. 317–321. [Nemchinova A.V., Ivanova N.V. The tendencies of *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. distribution in forests of Kostroma area. *Sbornik materialov V Mezhdunarodnoy konferentsii*

«*Izuchenie gribov v biogeotsenozakh*» (*g. Perm, 7–13 sentyabrya 2009 g.*). Perm, 2009. Pp. 317–321. (In Rus.)]

Одум Ю. Экология: в 2-х т. Т. 2. М., 1986. [Odum E.P. Ecologia [Ecology]. Moscow, 1986. Vol. 2.]

Отнюкова Т.Н. Морфологическая изменчивость лишайников в антропогенных условиях // Флора лишайников России: состояние и перспективы исследований: Труды международного совещания, посвященного 120-летию со дня рождения Вс.П. Савича. СПб., 2006. С. 176–182. [Otnyukova T.N. Variability of lichen morphology in polluted areas. *Flora lishaynikov Rossii: sostoyanie i perspektivy issledovaniy: Trudy mezhdunarodnogo soveshchaniya, posvyashchennogo 120-letiyu so dnya rozhdeniya Vs.P. Savicha*. St. Petersburg, 2006. Pp. 176–182. (In Rus.)]

Пчёлкин А.В. Использование эпифитных лишайников для фонового экологического мониторинга регионального и континентального масштабов в России // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. 2003. Т. 19. С. 111–129. [Pchelkin A.V. Use of epiphytic lichens in background ecological monitoring regional and continental scale in Russia. *Environmental Monitoring and Ecosystem Modelling.* 2003. Vol. 19. Pp. 111–129. (In Rus.)]

Суетина Ю.Г., Богданов Г.А. Особенности экологии и онтогенеза *Usnea florida* (L.) Weber ex F.H. Wigg. на территории Республики Марий Эл // Флора лишайников России: состояние и перспективы исследований. Труды международного совещания, посвященного 120-летию со дня рождения Вс.П. Савича. СПб., 2006. С. 240–244. [Suetina Yu.G., Bogdanov G.A. Specific features of ecology and ontogeny of lichen *Usnea florida* (L.) Weber ex F.H. Wigg. in the Republic of Mari El. *Flora lishaynikov Rossii: sostoyanie i perspektivy issledovaniy: Trudy mezhdunarodnogo soveshchaniya, posvyashchennogo 120-letiyu so dnya rozhdeniya Vs.P. Savicha*. St. Petersburg, 2006. Pp. 240–244. (In Rus.)]

Суетина Ю.Г., Ивашкина Е.И. Распределение слоевищ по стволу липы сердцелистной и структура популяции *Ramalina farinacea* (L.) Ach. // Научные труды государственного природного заповедника «Большая Кокшага». Вып. 4. Йошкар-Ола, 2009. С. 166–171. [Suetina Yu.G., Ivashkina E.I. Distribution of thalluses along the trunk of linden cordifolia and population structure of Ramalina farinacea (L.) Ach. *Nauchnyi trudy gosudartvennogo prirodnogo zapovednika "Bolshaya Kikshaga"*. Yoshkar-Ola, 2009. Vol. 4. Pp. 166–171. (In Rus.)]

Суетина Ю.Г., Ямбердова Е.И. Онтогенез и возрастно-виталитетная структура популяции *Evernia prunastri* (L.) Ach. // Вестник Удмуртского университета. Серия: Биология. Науки о Земле. 2010. Вып. 3. С. 44–53. [Suetina Yu.G., Yamberdova E.I. Ontogeny and age-vitality structure of the population of *Evernia prunastri* (L.) Ach. *Bulletin of Udmurt University. Series Biology. Earth Sciences.* 2010. Vol. 3. Pp. 44–53. (In Rus.)]

Тарасова В.Н., Андросова В.И., Сонина А.В. Лишайники. Часть II. Физиология, экология, лихеноиндикация. Петрозаводск. 2012. [Tarasova V.N., Androsova V.I., Sonina A.V. Lishayniki [Lichens]. Part II. Physiology, ecology, lichenindication. Petrozavodsk, 2012.]

Толпышева Т.Ю., Суслова Е.Г. Лишайники рода *Usnea на* особо охраняемых лесных природных территориях Московской области // Лесоведение.

2019. № 1. С. 57–63. [Tolpysheva T., Suslova E.G. Studies of *Usnea* Dill ex Adans. (*Lecanoromycetes*, *Ascomycota*) in protected areas of Moscow oblast. *Lesovedenie*. 2019. No. 1. Pp. 57–63. (In Rus.)]

Brodo I.M., Sharnoff S.D., Sharnoff S. Lichen of the North America. Yale University Press, 2001.

Clerc P. Species concepts in the genus *Usnea* (lichenized *Ascomycetes*). *Lichenologist.* 1998. Vol. 30. No. 4–5. Pp. 321–340.

Fahselt D. Individuals and populations of lichens. *Lichen Biology*. T.H. Nash III (ed.). Cambridge, 2010. Pp. 254–275.

Honegger R. Morphogenesis. *Lichen Biology*. T.H. Nash III (ed.). Cambridge, 2010. Pp. 71–95.

Ott S. The juvenile development of lichen thalli from vegetative diasporas. *Symbiosis.* 1987. No. 3. Pp. 57–74.

Статья поступила в редакцию 21.04.2021, принята к публикации 11.06.2021
The article was received on 21.04.2021, accepted for publication 11.06.2021

Сведения об авторе / About the author

Толпышева Татьяна Юрьевна – доктор биологических наук; ведущий научный сотрудник кафедры микологии и альгологии биологического факультета, Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова

Tatyana Yu. Tolpysheva – Dr. Biol. Hab.; leading researcher at the Department of Mycology and Algology of Biological Faculty, Lomonosov Moscow State University

E-mail: tolpysheva@mail.ru