

УДК 574.3

К ВОПРОСУ О МАРКЕРНЫХ АНАТОМО-МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПАРАМЕТРАХ ВОЗРАСТНЫХ СОСТОЯНИЙ ЛИШАЙНИКА КЛАДОНИИ БАХРОМЧАТОЙ (*CLADONIA FIMBRIATA* (L.) FR.)

© 2009 В.Н. Вараксина

Самарский государственный университет, г. Самара

Поступила 17.12.2008

Изучены маркерные признаки различных возрастных состояний в онтогенезе радиально-кустистого лишайника кладонии бахромчатой (*Cladonia fimbriata* (L.) Fr.) Составлена схема онтогенеза этого вида.

Ключевые слова: лишайники, ценопопуляции.

Биология и структура видовых ценопопуляций лишайников практически не изучены. Имеется лишь ряд публикаций об изменениях популяций некоторых видов листоватых эпифитных лишайников при атмосферном загрязнении [1, 3, 6]. Целью наших исследований является выявление маркерных признаков различных возрастных состояний в онтогенезе радиально-кустистого лишайника кладонии бахромчатой (*Cladonia fimbriata* (L.) Fr.)

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

С использованием бинокля и микроскопа с окуляр-микрометром мы изучили образцы 740 особей кладонии бахромчатой, взятых в различных местообитаниях на территории Самарской области. С подеция под биноклем удаляли соредии, из которых готовили водный препарат и замещали воду 10% раствором КОН. Изучение чешуек производилось с помощью бинокля для выявления соредий, апотеций, молодых подециев. В дальнейшем делали срезы через центр чешуйки, готовили водный препарат, воду замещали 10% раствором КОН. Микроскопировали подеции и их срезы, сделанные в середине подеция, с использованием окуляр-микрометра. Подробно исследовали 40 подеций с отмирающей чешуйкой, 60 подеций с различной площадью некрозов.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Анатомо-морфологические особенности соредий. Установлено, что диаметр соредий в различных природных синузиях кладонии бахромчатой варьирует от 2,52 до 11,76 при среднем значении - 7,54 нм. Среднее количество клеток водоросли требуксии в соредии – 45. Корреляционный анализ [2] показал, что между количеством клеток водоросли и диаметром соредия существует положительная связь средней силы (коэффициент корреляции 0,57), то есть увеличение размеров соредий обусловлено

делением клеток фотобионта. Размножение требуксии находится в зависимости от условий конкретного биотопа (освещённости, увлажнения) [5], следовательно, диаметр соредия и количество клеток водоросли в нём не могут служить маркером возрастного состояния кладонии бахромчатой. Тем более, что само по себе увеличение клеток водоросли в соредии не приводит к какой-либо значительной перестройке организации особи.

У большинства соредий (90,7%) в гифах гриба отмечаются коричнево-черные внутриклеточные включения. По размеру эти включения подразделялись на крупные и мелкие. Выяснилось, что 42% особей кладонии имели преимущественно мелкие включения, 36,5% - крупные зёрна. Установлено, что существует слабая связь (коэффициент корреляции равен 0,3) между количеством включений в гифах и диаметром соредия. Природа этих включений пока не ясна, но они встречаются в гифах как совсем молодых соредий (состоят из одной клетки требуксии, оплетённой гифами), так и в гифах крупных соредий. Очевидно, что и этот показатель не свидетельствует о новом возрастном состоянии кладонии бахромчатой. Таким образом, изученные показатели соредий не являются маркерными признаками ювенильного состояния, но могут отражать особенности особей кладонии бахромчатой в этом состоянии в различных сообществах.

Соредии появляются фактически сразу после образования подеция и развиваются на нём в течение всей жизни. Соредии могут упасть на субстрат и дать начало новой чешуйке – горизонтальному слоевищу кладонии, а могут продолжить развиваться на подеции, формируя при этом чешуевидные выросты – филлокладии. Распространение соредий, находящихся внутри замкнутого по краям бокаловидного образования верхушки подеция – сцифы, скорее всего, достаточно ограничено, поэтому, возможно, их возраст может быть значительно больше, чем у соредий, развивающихся на внешней части подеция, последние могут иметь разные

Вараксина Вера Николаевна, аспирант кафедры экологии, ботаники и охраны природы. E-mail: botany@ssu.samara.ru.

возможности распространения в зависимости от высоты их расположения (рис. 1). Соредии средней части подеция наиболее доступны механическому

воздействию ветра, воды, животных, что, ускоряет их воспроизводство.

Таблица 1. Анатомо-морфологические показатели соредий с подеция кладонии бахромчатой

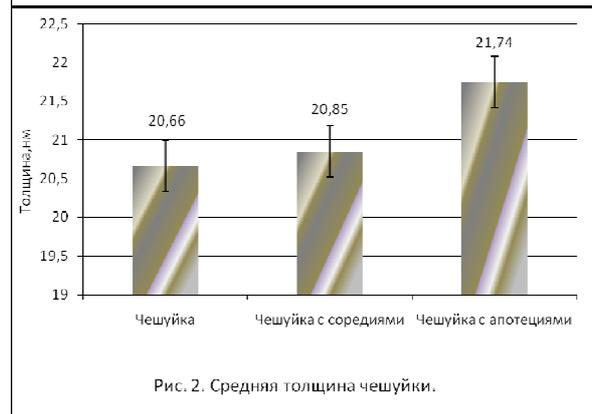
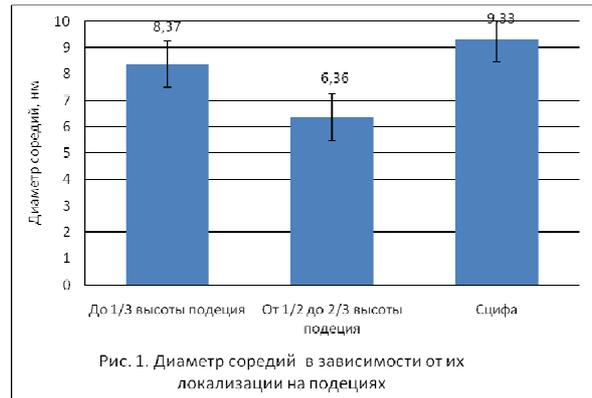
Диаметр, нм	Количество клеток водорослей	Количество особей, имеющих коровой слой, %	Количество включений, баллы	Размеры включений, %		
				Без включений	Мелкие	Крупные
7,50±0,8	45±3	12±1	2,6±0,21	9,26	42,34	36,52

На подециях кладонии бахромчатой из нескольких природных сообществ обнаружен коровой слой (чешуйки), формирование которого свидетельствует о следующей стадии онтогенеза. Появление корового слоя на чешуйке расценивается как существенное анатомо-морфологическое преобразование, сопровождающееся перестройкой организации особи, приобретением за счёт него защитного покрова, слоевище лишайника становится гетеромерным [5].

Появление корового слоя в меньшей степени зависит от воздействия экологических факторов, которые могут ускорить или затормозить его возникновение, но он образуется у всех особей кладонии. Именно поэтому появление корового слоя можно расценивать как маркёрный признак следующего (имматурного) онтогенетического состояния кладонии бахромчатой. Ю.Г. Суетина [6] выделяет имматурное состояние лишайника на основании появления у него верхнего и нижнего корового слоя. А.Н. Окснер [5] также расценивает появление корового слоя как маркёрный признак стадии метаталлюса. Таким образом, появление корового слоя – новообразование, появление которого разделяет два состояния в жизни лишайника: ювенильное – соредий и имматурное – чешуйка.

Анатомо-морфологические особенности чешуек. Известно, что толщина первичного слоевища (чешуйки) лишайников изменяется в процессе роста [5, 6], однако этот показатель, по нашему мнению, не может быть использован как маркёрный признак, поскольку в значительной степени он зависит от условий увлажнения и освещения.

Средняя толщина чешуйки кладонии бахромчатой, на которой нет соредий, апотеций и подеций, составляет 20,66±1,1 нм. Коровой слой в центре больше, а по краю (здесь находится зона роста) тоньше. Слой водорослей по краю тоже тоньше, чем в центральной части чешуйки. Аналогичная картина наблюдается и в зоне сердцевинных гиф: в молодых частях толщина гиф сердцевины меньше, чем в центре (табл. 2).



При микроскопировании срезов чешуек нами отмечено их подразделение на две части: тёмная (серая) и светлая (жёлтая) зона сердцевинных гиф (табл. 2). Серая зона находится непосредственно под слоем водорослей, в центре чешуйки она толще, по краю – тоньше. Жёлтая зона, наоборот, толще в центральной части чешуйки, чем по краю, её толщина в среднем составляет 5,63 нм. Жёлтый слой своей окраской похож на коровой слой, однако, структура его иная. Он не образует плотный покров, а видны в нём отдельно развивающиеся гифы.

При дальнейшем исследовании поперечных срезов чешуек кладонии бахромчатой установлено, что серый цвет гифам сердцевинного слоя придают коричнево-чёрные включения, которые ранее уже отмечались нами в гифах соредий. Отдельные включения хорошо видны в срезах молодых чешуек. Данные показатели отражают особенности

чешуек в имматурном состоянии в различных сообществах.

Таблица 2. Анатомо-морфологические показатели чешуек кладонии бахромчатой (n=100)

Точки измерений	Коровой слой, мкм	Слой водорослей, мкм	Слой сердцевинных гиф, мкм	Серая зона, мкм	Жёлтая зона, мкм
Центр чешуйки	3,66±0,14	5,34±0,56	13,47±1,7	5,98±0,72	9,65±0,47
Край чешуйки	3,28±0,43	3,94±0,25	11,63±0,90	6,56±0,38	5,63±0,28
Среднее значение	3,47±0,29	4,64±0,41	12,55±1,3	6,27±0,55	7,64±0,38

Таблица 3. Анатомо-морфологические показатели чешуек кладонии бахромчатой с соредиями (n=70)

Точки измерений	Коровой слой, мкм	Слой водорослей, мкм	Слой сердцевинных гиф, мкм	Серая зона, мкм	Жёлтая зона, мкм
Центр чешуйки	3,7±0,40	5,55±0,47	13,72±1,36	6,01±0,59	7,71±0,83
Край чешуйки	3,44±0,19	3,86±0,75	11,39±1,01	6,45±0,81	4,94±0,24
Среднее значение	3,58±0,3	4,71±0,61	12,56±1,19	6,23±0,7	6,33±0,54

Таблица 4. Анатомо-морфологические показатели чешуек кладонии бахромчатой с сидячими апотециями (n=30)

Точки измерений	Коровой слой, мкм	Слой водорослей, мкм	Слой сердцевинных гиф, мкм	Серая зона, мкм	Жёлтая зона, мкм
Центр чешуйки	3,82±0,27	5,67±0,42	14,15±0,98	6,38±0,19	7,77±0,41
Край чешуйки	3,35±0,22	3,91±0,06	12,48±0,36	6,35±0,45	6,13±0,72
Среднее значение	3,63±0,25	4,79±0,24	13,32±0,67	6,37±0,32	6,95±0,57

Изучение анатомо-морфологических параметров чешуек кладонии бахромчатой с соредиями. Измерение основных анатомо-морфологических показателей чешуек с соредиями показало, что они незначительно отличаются от чешуек без соредий. Средняя толщина чешуйки составила 20,85±2,1 нм. Сохраняется тенденция утолщения чешуйки в направлении от края к центру. Среднее число соредий на чешуйке – 12±2.

Появление соредий на чешуйках кладонии бахромчатой служит признаком качественно нового онтогенетического состояния – виргинильного. Таким образом, появление соредий на чешуйках – признак того, что лишайник начал размножаться вегетативным путём.

Изучение анатомо-морфологических параметров чешуек кладонии бахромчатой с сидячими апотециями. Появление сидячих апотециев на поверхности чешуек является маркёрным признаком не только нового онтогенетического состояния, но и всего генеративного периода, поскольку с их появлением в лишайнике образуются споры гриба для полового размножения. Появление сидячих апотециев – признак, который использует и Ю.Г. Суегина (1999) в качестве маркёра начала генеративного периода ксантории настенной. Апотеций у кладонии бахромчатой формируется в виде коричневого бугорка на поверхности чешуйки, которая характеризуется следующими показателями (табл. 4).

Таблица 5. Анатомо-морфологические показатели молодых подециев кладонии бахромчатой

Показатель	Среднее значение, нм (n=50)
Высота подеция	5782±11,8
Диаметр подеция на высоте 1/2 его высоты	439±4,5
Диаметр неоформленной сцифы	956±3,7
Толщина слоя водорослей	34±2,6
Толщина слоя гиф гриба	47±2,2

Из всех изученных чешуек с апотециями 10,5% имели соредии (в среднем 6 соредий на чешуйке). Средняя высота апотеция составила 15 нм, а диаметр – 27,75 нм. По основным параметрам чешуйки с сидячими апотециями мало отличаются от чешуек с соредиями и без них. Наблюдается небольшое утолщение чешуйки в ряду: чешуйка < чешуйка с соредиями < чешуйка с сидячими апотециями (рис. 2).

Изучение молодых подециев кладонии бахромчатой. Подеций появляется у кладониевых при разрастании вверх примордия [5]. Его развитие свидетельствует о вертикальном росте лишайника, что является существенным анатомо-морфологическим преобразованием. Подеций играет важную роль в расселении кладонии как спорами (в апотециях, находящихся на вершине), так и соредиями, формирующимися на подеции.

Таким образом, появление пододея свидетельствует о качественном преобразовании таллома кладонии, формируется молодое генеративное слоевище.

Формирование пододея со сцифой идёт постепенно. После образования апотеция на чешуйке начинает разрастаться примордий, формируя «ножку» пододея. Сцифа оформится

позднее, при этом внутренняя её часть до некоторого момента имеет такой же коричневый цвет, как и апотеций. На этой стадии отдельные апотеции не наблюдаются. Молодые пододея (с неоформленной сцифой) у кладонии бахромчатой характеризуются следующими средними показателями (табл. 5).

Таблица 7. Стадии онтогенеза лишайника кладонии бахромчатой

Периоды	Онтогенетические состояния	Маркёрные признаки
I. Латентный	1. Спора гриба (sp)	Одноклеточная, бесцветная, биполярная, яйцевидная, удлинённая до веретеновидной спора [5].
	2. Прототаллюс (pt)	Образование из споры гиф мицелия [5].
II. Прегенеративный	3. Протероталлюс (prt)	Обживание гифами клеток одноклеточной зелёной водоросли <i>Trebouxia</i> [5].
	4. Ювенильное (i)	Соредий, состоящий из одной и более клеток <i>Trebouxia irregularis</i> , оплетённых гифами гриба; гомеомерное строение
	5. Имматурное (im)	Чешуйка, имеющая гетеромерное строение. Слоевище состоит из трёх слоёв: коровой слой, слой водорослей, сердцевинный слой гиф.
	6. Виргинильное (v)	На чешуйке с гетеромерным строением развиваются соредии.
III. Генеративный	7. Молодое генеративное (g1)	Появление апотециев на поверхности чешуйки в виде коричневых бугорков, формирование молодого пододея с неоформленной сцифой.
	8. Средне-возрастное генеративное (g2)	Апотеции располагаются по краю сцифы, внутренняя поверхность сцифы соредиезная.
	9. Старое генеративное (g3)	Отмирание "материнской" чешуйки, на которой развивался пододей.
IV. Постгенеративный	10. Субсенильное (ss)	Площадь некрозов на чешуйке без пододея или на пододеи до 30 %.
	11. Сенильное (s)	Площадь некрозов более 30%.

Формирование сцифы, по краю которой располагаются апотеции, а внутри – соредии, является важным этапом не только в связи с чёткой локализацией органов полового размножения, но и в результате увеличения ассимиляционной поверхности лишайника за счёт появления соредий в сцифе. Он переходит в средневозрастное генеративное состояние. *Изучение пододециев кладонии бахромчатой.* Детальное изучение пододеций кладонии бахромчатой (210 особей из 8 природных сообществ) по 20 параметра показало, что их нельзя использовать в качестве маркёров онтогенетических состояний лишайника, поскольку они сильно варьируют в зависимости от условий существования. Формирование полноценной сцифы с апотециями по её краю – важный момент в жизни лишайника. Это уже «зрелый пододей» - средневозрастное генеративное состояние. Возможны пролиферации.

Изучение стареющих пододеций и чешуек. Отмирание «материнской» чешуйки, из которой развился пододей – первый признак старения слоевища лишайника, который ещё активно производит споры и соредии. Это стареющие генеративные особи. В лихеносинузиях из различных сообществ мы обнаружили 40 особей, чешуйка которых уже отмерла. Старение и отмирание пододея свидетельствует о постгенеративном периоде в жизни лишайника. На этой же стадии может оказаться и чешуйка,

развивающаяся без образования пододея. Средняя площадь некрозов на стареющих особях (было изучено 40 пододециев и 20 чешуек) составляет 32,7%.

Представленный выше материал по изучению различных периодов жизни кладонии бахромчатой позволяет выделить следующие признаки (критерии), которые могут служить маркёрами различных онтогенетических состояний и периодов онтогенеза данного вида лишайника: появление корового слоя как маркёр превращения соредия в чешуйку; образование соредий на чешуйке – начало вегетативного размножения; образование сидячих апотеций и молодого пододея с неоформленной сцифой; начало генеративного периода; формирование полноценной сцифы с апотециями по её краю и соредиями внутри; отмирание «материнской» чешуйки, на которой развивался пододей; появление некрозов на пододеи или чешуйке без пододея. Для разделения сенильного и субсенильного состояний можно использовать среднюю площадь некрозов: до 30 % - субсенильное, больше 30 % сенильное.

На основании учёта изученных признаков можно выделить следующие стадии онтогенеза радиально-кустистого лишайника кладонии бахромчатой (*Cladonia fimbriata* (L.) Fr.) (табл. 7).

Изученные анатомо-морфологические параметры позволили выделить 11 онтогенетических (возрастных) состояний

лишайника кладонии бахромчатой (спора гриба, прототаллус, протероталлус, ювенильное, имматурное, виргинильное, молодое генеративное, средне-возрастное генеративное, старое генеративное, субсенильное, сенильное), относящиеся к 4 периодам, которые аналогичны таковым у высших растений.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Закутнова В.И., Пилипенко Т.А.* Критерии выделения возрастных состояний и онтогенез лишайника *Xanthoria parietina* в различных экологических условиях Астраханской области. // *Естественные науки*. 2005. № 10.
2. *Миркин Б.М., Розенберг Г.С.* Толковый словарь современной фитоценологии. – М.: Наука, 1983.
3. *Михайлова И.Н., Воробейчик Е.Л.* Размерная и возрастная структура популяций эпифитного лишайника *Hurogymnia physodes* (L.) Nyl. в условиях атмосферного загрязнения // *Экология*, 1999. № 2.
4. *Михайлова И.Н.* Популяционная биология лишайников: проблемы и перспективы // *Методы популяционной биологии: Сб. матер. VII Всерос. популяционного семинара*. Сыктывкар, 2004. Ч. 2.
5. *Окснер А.Н.* Определитель лишайников СССР. Вып. 2. Морфология, систематика и географическое распространение. – Л.: Наука, 1974.
6. *Суетина Ю.Г.* Изменения эпифитной лишайнофлоры и структуры популяции *Xanthoria parietina* (L.) Th. Fr. в городской среде. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Йошкар-Ола, 1999.

TO THE ISSUE OF MARKER ANATOMICO-MORFOLOGICAL PARAMETERS OF ONTOGENETIC CONDITIONS OF LICHEN CLADONIA FIMBRIATA (L.) FR.

© 2009 V.N. Varaksina

Samara State University

We have studied marker anatomico-morfological parameters of ontogenetic conditions of radially-fructicosi lichen *Cladonia fimbriata* (L.) Fr. We also developed schema of ontogenesis this lichen.

Key word: lichen, cenopopulations.

Varaksina Vera Nikolaevna, graduate student of department of ecology, botanic and protection of environment.

E-mail: botany@ssu.samara.ru.