#### РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

Институт экологии Волжского бассейна Кафедра ЮНЕСКО «Изучение и сохранение биоразнообразия экосистем Волжского бассейна» при ИЭВБ РАН

## ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ПРОБЛЕМЫ ЭКОЛОГИИ И ЭВОЛЮЦИИ

VI Любищевские чтения,
11-й Всероссийский популяционный семинар и
Всероссийский семинар «Гомеостатические механизмы
биологических систем»
с общей темой
«ПРОБЛЕМЫ ПОПУЛЯЦИОННОЙ ЭКОЛОГИИ»
(6-10 апреля 1915 г., Тольятти, Россия)



Тольятти 2015 Всероссийский семинар «Гомеостатические механизмы биологических систем» с общей темой «Проблемы популяционной экологии» (6-10 апреля 1915 г., Тольятти, Россия) / Под ред. Г.С. Розенберга. Тольятти: Кассандра, 2015. 363 с.

#### ISBN 978-5-91687-154-8

В сборнике представлены материалы международных научных чтений «Теоретические проблемы экологии и эволюции», посвященных 125-летию со дня рождения выдающегося биолога, ученого-энциклопедиста, профессора Александра Александровича Любищева. Чтения были проведены в Институте экологии Волжского бассейна РАН (г. Тольятти) и посвящены теоретическим проблемам популяционной экологии (демэкологии).

#### Редакционная коллегия:

Розенберг Г.С., д.б.н, проф., чл.-корр. РАН (Институт экологии Волжского бассейна РАН, Тольятти) – главный редактор;

Быков Е.В., к.б.н., доцент (Институт экологии Волжского бассейна РАН, Тольятти):

**Гелашвили Д.Б.**, д.б.н., проф. (Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского, Нижний Новгород);

Глотов Н.В., д.б.н., проф. (Марийский государственный университет, Йошкар-Ола);

**Драгавцев В.А.**, д.б.н, проф., академик (Агрофизический научно-исследовательский институт, Санкт-Петербург);

Евланов И.А., д.б.н., проф. (Институт экологии Волжского бассейна РАН, Тольятти);

Захаров В.М., д.б.н, проф., чл.-корр. РАН (Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН и Институт устойчивого развития Общественной палаты РФ, Москва);

Ишбирдин А.Р., д.б.н. проф. (Башкирский государственный университет, Уфа):

**Магомедов М.-Р.Д.**, д.б.н, проф., чл.-корр. РАН (Прикаспийский института биологических ресурсов Дагестанского НЦ РАН, Махачкала);

**Парфенов В.И.**, д.б.н, проф., академик НАН Беларуси (Институт экспериментальной ботаники им. В.Ф. Купревича НАН Беларуси, Минск);

Саксонов С.В., д.б.н., проф. (Институт экологии Волжского бассейна РАН, Тольятти);

Сенатор С.А., к.б.н., стар. науч. сотр. (Институт экологии Волжского бассейна РАН, Тольятти);

**Стриганова Б.Р.**, д.б.н., проф. чл.-корр. РАН (Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва);

Фрисман Е.Я., д.б.н, проф., чл.-корр. РАН (Институт комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН, Биробиджан).

Издание поддержано Программой Президиума РАН «Биоразнообразие природных систем» и Программой ОБН РАН «Рациональное использование биологических ресурсов России: фундаментальные основы управления».

445003, Россия, Самарская область, г. Тольятти, ул. Комзина, 10

Институт экологии Волжского бассейна РАН

Тел., факс: (8482) 489504, e-mail: ievbras2005@mail.ru

ISBN 978-5-91687-154-8

# ПОПУЛЯЦИОННО-ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ЭПИФИТНЫХ ЛИШАЙНИКОВ

© 2015 Ю.Г. Суетина, Н.В. Глотов

Марийский государственный университет, Йошкар-Ола

## POPULATION ONTOGENETIC STUDIES OF EPIPHYTIC LICHENS

Yulia G. Suetina, Nikolai V. Glotov

Mari State University, Yoshkar-Ola e-mail: suetina@inbox.ru

Популяционная концепция позволила существенно продвинуться в понимании процессов микроэволюции и экологических механизмов, определяющих жизнь растений и животных в природе. Очень много вопросов и сомнений возникает в отношении популяций микроорганизмов (включая сюда «по размерам» представителей самых разных таксономических групп). Вопрос же о популяционной структуре вида у лишайников только еще начинает обсуждаться [Fahselt, 1996; Progress..., 2000, Михайлова, 2004; Глотов, Суетина, 2005]. Здесь имеется много неясного и спорного, строго не определенного.

Под популяцией у лишайников понимают локальную группу талломов одного вида, более или менее пространственно отделенных от других таких же групп [Fahselt, 1996].

Единицей, наблюдаемой у лишайников в природе, является слоевище (таллом). Представляет ли собой слоевище один индивидуум (особь) в обычном понимании биолога или это - механическая смесь нескольких индивидуумов (генотипов)? Такого рода механические межвидовые гибриды у лишайников известны [Ott. 1987]. Небольшие скопления и даже одно слоевище не всегда являются особями, происходящими от одной диаспоры. Известно, что на начальных этапах онтогенеза два или несколько зачатков слоевища, соприкасаясь, могут сливаться и формировать одно слоевище (Werner, 1965). Слияние грибных гиф, выросших из нескольких спор, документировано у Xanthoria parietina (L.) Th. Fr. [Ott, 1987], слияние соредий и образование единого слоевища – у видов *Hypogymnia* и *Physcia* [Schuster et al. 1985]. Разные генотипы грибов могут сосуществовать в одном слоевище Cladonia chlorophaea (Flörke ex Sommerf.) Spreng. [DePriest, 1993], Parmotrema tinctorum (Delise ex Nyl.) Hale [Mansournia et al., 2012]; у X. parietina в пределах одного слоевища могут присутствовать и разные генотипы водорослей [Dal Grande et al., 2012], у Evernia mesomorpha Nyl. это наблюдается иногда даже на одной ветви слоевища [Piercey-Normore, 2006].

При большой плотности определенного вида лишайника в изучаемом местообитании слоевища могут образовывать обширное скопление слоевищ, механически проникая друг в друга или просто тесно соприкасаясь, так что оказывается невозможным установить границы отдельных индивидуумов. Если при этом самостоятельность каждого слоевища-особи как функциональной единицы сохраняется, то возникающая сложность в проведении границ между особями — не более, чем техническая трудность. В случае микобионта лишайника может, однако, возникать и принципиальная трудность. Если гифы разных слоевищ срастаются, то мы получаем новую особь, генотип которой отличен от генотипов исходных слоевищ. Насколько часто это возможно у разных видов? в разных экологических условиях? Во всяком случае, для многих видов лишайников, выбирая подходящие объекты и подходящие местообитания, сегодня в первом приближении мы можем принимать в качестве единицы наблюдения отдельное слоевище.

При изучении популяций лишайников возникают проблемы выделения онтогенетически разнокачественных особей в пределах вида. Простым подходом является выделение размерных групп слоевищ, косвенно свидетельствующих о возрасте [Golm et al., 1993; Hestmark et al., 2005; Merinero et al., 2012], другой подход – выделение возрастно-некротических групп, в котором одновременно учитываются характеристики развития слоевищ и некроз слоевища [Goudie et al., 2011]; близок к нему подход с выделением функционально-возрастных групп [Михайлова, 2005]. Нами предложена концепция дискретного описания онтогенеза лишайников по аналогии с растениями [Работнов, 1950; Уранов, 1975]: отдельные этапы морфогенеза слоевища лишайников, соответствующие этим этапам процессы морфогенеза органов полового и вегетативного размножения являются качественными морфологическими критериями при выделении онтогенетических состояний слоевищ лишайников разных жизненных форм. Изменения того или иного признака под влиянием условий окружающей среды имеют характер приспособлений и могут быть различными на разных этапах онтогенеза.

В онтогенезе лишайников мы выделяем: 1. Латентный период – спора гриба (sp). 2. *Прегенеративный период*: прототаллюс (pt) – мицелий гриба, протероталлюс (prt) - объединение мицелия гриба с водорослью или зачаток слоевища. Это - начальные этапы развития, и их названия даются по Р. Вернеру [Werner, 1965]. Все последующие изменения в онтогенезе лишайников мы рассматриваем, как некие аналогии с онтогенезом растений и вводим соответствующие названия и их индексные обозначения: ювенильное состояние (j) – слоевище накипной жизненной формы (все лишайники проходят стадию накипного слоевища); имматурное состояние – формирование листоватого слоевища гомеомерной структуры и выроста кустистого слоевища с недифференцированными анатомическими слоями (im<sub>1</sub>), листоватого слоевища гетеромерной структуры и кустистого слоевища радиальной структуры (im<sub>2</sub>); виргинильное состояние – не полностью  $(v_1)$  или полностью  $(v_2)$  сформированное слоевище определенной жизненной формы, свойственной виду. 3. Генеративный периod: молодое генеративное ( $g_1$ ), средневозрастное генеративное ( $g_2$ ), старое генеративное (g<sub>3</sub>) онтогенетические состояния. Подразделение генеративного периода на онтогенетические состояния мы проводим на основании изменения строения апотециев и ряда других дополнительно учитываемых качественных морфологических признаков у X. parietina [Суетина, 2001], Physcia stellaris (L.) Nyl. [Суетина, 2002], Ramalina dilacerata (Hoffm.) Vain. [Суетина, 2009], Leptogium rivulare (L.) Ach. [Суетина, Жданова, 2010], Usnea florida (L.) Weber ex F.H.Wigg. [Суетина, Глотов, 2010]. Проблематичным оказывается выделение онтогенетических состояний генеративного периода у лишайников, размножающихся преимущественно вегетативно. Основным критерием разделения генеративного периода на онтогенетические состояния, может быть использовано изменение структуры изидий, как у Pseudevernia furfuracea (L.) Zopf [Суетина, 2006] или соралий, как у Ramalina farinacea (L.) Ach. [Суетина, 2009], Evernia prunastri (L.) Ach. [Суетина, Ямбердова, 2010] Usnea filipendula Stirt. [Леухина, Суетина, 2010], Hypogymnia physodes (L.) Nyl. [Суетина, Глотов, 2014]. Следует подчеркнуть, что начало морфогенеза изидий и соралий не совпадает с началом морфогенеза апотециев. Если на слоевище отсутствуют апотеции, и выделение онтогенетических состояний проведено по морфогенезу изидий и соралий, такие слоевища мы называем потенциально генеративными ( $g_1v$ ,  $g_2v$ ,  $g_3v$ ). 4. *Постенеративный период*: субсенильные (ss) и сенильные (s) онтогенетические состояния. Апотеции отсутствуют. Следует заметить, что сенильные слоевища у ряда эпифитных лишайников встречаются крайне редко. Одна из вероятных причин этого – отрыв слоевища от коры дерева и его разрушение на почве и снеговом покрове. Онтогенез может завершаться и в  $g_3$  состоянии, что является обычным явлением для *L. rivulare*, слоевища которого растут на периодически затопляемых весной основаниях деревьев в поймах рек [Суетина, Жданова, 2010]. Сокращение продолжительности онтогенеза до  $g_3$  состояния наблюдается в антропогенных условиях, например, у *X. parietina* [Суетина, 2001] и *P. stellaris* [Суетина, 2013].

Анализ онтогенетических (возрастных) спектров дает ценную информацию о состоянии популяции, нормах ее реакции на воздействие внешних факторов. Важным моментом является изучение динамики численности прегенеративной и генеративной частей популяции, процессов отмирания в разных онтогенетических группах. Основные тенденции их изменений в значительной мере определяют направление хода развития популяции в целом.

Основными факторами, влияющими на развитие лишайников, являются освещенность и влажность. В более освещенных и сухих мезоповышениях сосняков происходит более интенсивный рост слоевищ  $P.\ furfuracea$ , что приводит к их ускоренному развитию в онтогенезе. В таких условиях быстрее происходит старение слоевищ, что находит отражение в онтогенетических спектрах популяции с большей долей  $g_2v$  и  $g_3v$  групп. В условиях меньшей освещенности и большей влажности в мезопонижении сосняка брусничного более медленное развитие слоевищ объясняет отсутствие  $g_3v$ , ss и s особей.

Сравнение онтогенетических спектров популяции H. physodes в одном местообитании на разных форофитах показал, что онтогенетический спектр на липе сердцелистной характеризуется высокой долей потенциально генеративных особей, спектр на пихте сибирской отличается высокой долей прегенеративных особей, что обусловлено, вероятно, лучшей приживаемостью соредий и выживаемостью молодых особей. Анализ онтогенетической структуры популяции R. farinacea на разных высотах ствола дерева [Суетина, Ивашкина, 2009] показал, что заселение нижних участков ствола происходит за счет соредий слоевищ, растущих на верхних участках стволов деревьев. Изучение онтогенетической структуры с учетом жизненности слоевищ (шкала основана на повреждении слоевищ) дает дополнительную информацию о состоянии популяции. Для E. prunastri показано, что по сравнению с природными местообитаниями в городских условиях крайне низка доля особей  $v_1$  группы и отмечена высокая доля  $g_3v$  и ss особей. В городских условиях развитие особей на всех этапах онтогенеза проходит на более низких уровнях жизненности. В природных местообитаниях на завершающих этапах онтогенеза резкое снижение жизненности особей может быть вызвано избыточным освещением (Суетина, Ямбердова, 2010).

Статистический анализ онтогенетических спектров связан с методическими сложностями. Дело в том, что суммарный спектр, например, спектр на форофите липа, получается путем суммирования спектров отдельных деревьев. Эта процедура предполагает, что спектры на отдельных деревьях липы статистически значимо не различаются. Однако анализ обширных данных по природным популяциям *E. prunastri*, *H. physodes*, *P. furfuracea* показывает, что спектры на разных деревьях в пределах одного местообитания очень сильно варьируют.

В настоящее время разработаны адекватные методы статистического анализа для сравнения онтогенетических спектров: сравнение параметров спектров, применение метода главных компонент и метода регрессии для упорядоченных классов [Глотов и др., 2014; Иванов, 2014; Glotov et al., 2015].

### ЛИТЕРАТУРА

- Глотов Н.В., Софронов Г.Ю., Иванов С.М., Теплых А.А., Суетина Ю.Г. Онтогенетические спектры популяций эпифитного лишайника *Pseudevernia furfuracea* (L.) Zopf // Современные проблемы науки и образования. 2014. № 3. URL: http://www.science-education.ru/117-13744.
- *Глотов Н.В., Суетина Ю.Г.* О популяциях у лишайников // Регионология. 2005. Прил. № 6. С. 224-230.
- **Иванов С.М.** Анализ онтогенетических спектров гетерогенных популяций: Дис. ... канд. биол. наук. Нижний Новгород, 2014. 118 с.
- **Леухина Ю.А., Суетина Ю.Г.** Популяционное исследование кустистого лишайника *Usnea filipendula* Stirton //Актуальные проблемы экологии, биологии и химии: Материалы Всероссийской конфер. Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-т., 2010. С. 195-197.
- **Михайлова И.Н.** Популяционная биология лишайников: проблемы и перспективы // Методы популяционной биологии: Сб. матер. VII Всерос. популяционного семинара. Ч. 2. Сыктывкар, 2004. С. 96-101.
- **Михайлова И.Н.** Анализ субпопуляционных структур эпифитных лишайников (на примере *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm.) // Вест. Нижегород. ун-та им. Н.И. Лобачевского. Сер. Биология. 2005. Вып. 1. (9). С. 124-134.
- **Работнов Т.А.** Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. М.: АН СССР, 1950. Вып. 6. С. 7-204.
- *Суетина Ю.Г.* Онтогенез и структура популяции *Xanthoria parietina* (L.) Th. Fr. в различных экологических условиях // Экология. 2001. № 3. С. 203-208.
- *Суетина Ю.Г.* Онтогенез и изменчивость морфометрических признаков лишайника *Physcia stellaris* (L.) Nyl. в городской среде // Экологическая ботаника: наука, образование, прикладные аспекты: Международная научная конф.: Программа и тез. докл. Сыктывкар: Изд-во Сыкт. ун-та, 2002. С. 223-224.
- **Суетина Ю.Г.** Онтогенез и жизненность слоевищ лишайника *Pseudevernia furfuracea* (L.) Zopf // Вопросы общей ботаники: традиции и перспективы: Материалы международной научной конференции, посвященной 200-летию Казанской ботанической школы. Казань, 2006. С. 222-224.
- Суетина Ю.Г. Популяционно-онтогенетические исследования видов рода Ramalina Ach. // Изучение грибов в биогеоценозах: Сб. материалов V Международной конференции. Пермь: Перм. гос. пед. ун-т, 2009. С. 340-342.
- *Суетина Ю.Г.* Структура популяции эпифитного лишайника *Physcia stellaris* (L.) Nyl. на территории г. Йошкар-Олы // Изв. Самар. НЦ РАН, 2013. Т. 15, № 3 (2). С. 796-798.
- *Суетина Ю.Г., Глотов Н.В.* Онтогенез и морфогенез кустистого лишайника *Usnea florida* (L.) Weber ex F.H.Wigg. // Онтогенез. 2010. Т. 41, № 1. С. 1-8.
- *Суетина Ю.Г., Глотов Н.В.* Изменчивость признаков в онтогенезе эпифитного лишайника *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl. // Онтогенез. 2014. Т. 45, № 3. С. 201-206.
- Суетина Ю.Г., Жданова О.А. Онтогенетическая структура популяции редкого лишайника лептогиума приречного (Leptogium rivulare (L.) Ach.) // Актуальные проблемы экологии, биологии и химии: Материалы конференции по итогам НИР за 2010 год. Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-т, 2011. С. 232-235.
- Суетина Ю.Г., Ивашкина Е.И. Распределение слоевищ по стволу липы сердцелистной и структура популяции Ramalina farinacea (L.) Ach. // Научные труды государст-

- венного природного заповедника «Большая Кокшага». Вып. 4. Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-т, 2009. С. 166-171.
- *Суетина Ю.Г., Ямбердова Е.И.* Онтогенез и возрастно-виталитетная структура популяции лишайника *Evernia prunastri* (L.) Ach. // Вестн. Удмуртского гос. ун-та. Сер. Биология. Науки о Земле. 2010. Вып. 3. С. 44-52.
- **Уранов А.А.** Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки. 1975. № 2. С. 7-34.
- *Dal Grande F., Widmer I., Wagner H.H., Scheidegger C.* // Vertical and horizontal photobiont transmission within populations of a lichen symbiosis // Molecular Ecology. 2012. V. 21, No. 13. P. 3159-3172.
- **DePriest P.T.** Small subunit rDNA variation in a population of lichen fungi due to optional group-I introns // Gene. 1993. V. 134. P. 67-74.
- *Fahselt D.* Individuals, Populations and Population Ecology. Cambridge: Univ. Press, 1996. P. 181-198.
- Glotov N.V., Sofronov G.Yu., Ivanov S.M. et al. The analysis of ontogenetic spectrum of heterogeneous population // Biological Systems, Biodiversity, and Stability of Plant Communities / L.I. Weisfeld et al. (Eds.). Waretown (NJ): Apple Academic Press, 2015. (in press).
- Golm G.T., Hill P.S., Wells H. Life expectancy in a Tulsa cemetery: growth and population structure of the lichen *Xanthoparmelia cumberlandia* // Amer. Mid. Nat. 1993. V. 129. P. 373-383.
- Goudie R.I., Scheidegger C., Hanel C. et al. New population models help explain declines in the globally rare boreal felt lichen *Erioderma pedicellatum* in Newfoundland // Endangered Species Research. 2011. V. 13. P. 181-18.
- *Hestmark G., Skogesal O., Skullerud Ø.* Growth, population density and population structure of *Cetraria nivalis* during 240 years of primary colonization // Lichenologist. 2005. V. 37, No. 6. P. 535-541.
- *Mansournia M.R.*, *Wu B.*, *Matsushita N.*, *Hogetsu T.* Genotypic analysis of the foliose lichen *Parmotrema tinctorum* using microsatellite markers: association of mycobiont and photobiont, and their reproductive modes // Lichenologist. 2012. V. 44, No. 3. P. 419-440.
- *Merinero S., Martinez I., Rubio-Salcedo M. Lobaria scrobiculata*, a threatened species: insight population dynamics // Lichens: From Genome to Ecosystems in a Changing World. Book of abstracts. The 7<sup>th</sup> Symposium of the International Association for Lichenology. Bangkok (Thailand): Ramkhamhaeng Univ. Press, 2012. P. 8.
- Ott S. Reproductive strategies in lichens // Progress and Problems in Lichenology in the Eighties. Bibl. Lichenol. 1987. V. 25. P. 81-93.
- *Piercey-Normore M.D.* The lichen-forming ascomycete *Evernia mesomorpha* associates with multiple genotypes of *Trebouxia jamesii* // New Phytologist. 2006. V. 169. P. 331-344.
- Progress and Problems in Lichenology at the Turn of the Millennium: The Fourth IAL Symposium. Barselona, 2000. P. 132-136.
- Schuster G., Ott S., Jahns H.M. Artificial cultures of lichens in the natural environment // Lichenologist. 1985. V. 17. P. 247-253. Werner R.G. Une union singuliere dans le Monde vegetal // Bull. Acad. Soc. Lorr. Sci. 1965. V. 5. P. 103-122.