

2005

**Регионология. №6**

## **О популяциях у лишайников**

***Н.В.Глотов,***

*профессор кафедры биологии растений  
Марийского государственного университета,  
доктор биологических наук*

***Ю.Г.Суетина,***

*докторант кафедры биологии растений  
Марийского государственного университета,  
кандидат биологических наук*

Представление о том, что виды живых организмов — совокупности относительно изолированных друг от друга

популяций, является сегодня общепризнанным. Популяционная концепция позволила существенно продвинуться в понимании процессов микроэволюции и экологических механизмов, определяющих жизнь растений и животных в природе. Много вопросов и сомнений возникает в отношении популяций микроорганизмов. Вопрос же о популяционной структуре вида у лишайников только еще начинает обсуждаться<sup>1</sup>. Здесь имеется много неясного и спорного, строго не определенного. Обсуждение методологической постановки проблемы было начато недавно в статье И.Н.Михайловой<sup>2</sup>.

Если понимать под популяцией структуру, имеющую эволюционную судьбу, то, по-видимому, наиболее полным можно признать определение популяции, данное Н.В.Тимофеевым-Ресовским: «Под популяцией понимается совокупность особей определенного вида, в течение достаточно длительного времени большого числа поколений, населяющих определенное пространство, внутри которого практически осуществляется та или иная степень панмиксии и нет заметных изоляционных барьеров, которая отделена от соседних таких же совокупностей особей данного вида той или иной степенью давления тех или иных форм изоляции»<sup>3</sup>.

В отношении лишайников прежде всего нужно отметить, что в определении понятия «популяция» речь идет об определенном виде. Сегодняшние представления о виде не так просты и однозначны. Например, наличие интрогрессивной гибридизации и апомиктических микровидов у растений «смазывает» четкое разграничение близких видов. Вид у лишайников определяется по микобионту, но обладает особым морфотипом и, по-видимому, видовым

<sup>1</sup> См.: Progress and Problems in Lichenology at the Turn of the Millennium: The Fourth IAL Symposium. Barcelona, 2000. P. 132—136.

<sup>2</sup> См.: Михайлова И.Н. Популяционная биология лишайников: проблемы и перспективы // Методы популяционной биологии: Сб. материалов VII Всерос. популяц. семинара. Ч. 2. Сыктывкар, 2004. С. 96—101.

<sup>3</sup> Тимофеев-Ресовский Н.В., Яблоков А.В., Глотов Н.В. Очерк учения о популяции. М., 1973. С. 40—41.

генетическим радикалом. Даже если при половом размножении пути гриба и водоросли расходятся, система вновь воссоздается в следующем поколении.

Для существования микобионта и фотобионта подчас нет облигатности симбиоза: водоросли могут существовать самостоятельно, являясь «хорошими» видами; самостоятельное существование лишайниковых грибов — также известное явление, хотя и крайне редкое. Почему бы грибу и водоросли не существовать по отдельности, самостоятельно? Почему не рассматривать в качестве биологического вида у лишайников «стабильный таллом характерной структуры», как это подчеркивает И.Н. Михайлова, цитируя определение Международной ассоциации лихенологов? Таким образом, хотя для существования микобионта и фотобионта подчас нет облигатности симбиоза, но лишайник — облигатный симбионт, воспроизводящий себя в чередующихся поколениях в эволюционном времени, обладающий определенной морфологией, географическим ареалом, экологической приуроченностью, всеми атрибутами вида.

Популяция — совокупность особей. При этом мы привыкли полагать, что особь однозначно характеризуется определенным генотипом. Единицей, наблюдаемой в природе у лишайников, 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<sup>4</sup>. При большой плотности какого-то вида лишайника в изучаемом местообитании слоевища могут образовывать обширную куртину (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 функциональ-

---

<sup>4</sup> См.: Ott S. Reproductive strategies in lichens // Progress and Problems in Lichenology in the Eighties. 1987. V. 25. P. 81—93.

ной единицы сохраняется, то возникающая сложность в проведении границ между особями — не более чем техническая трудность. Можно надеяться, что со временем лихенологи научатся устанавливать эти границы. Сейчас же не остается ничего другого, как описывать эти скопления и их частоту.

Если речь идет о многочисленных скоплениях слоевищ при отсутствии срастания талломов, то в таком случае лишайники не представляют чего-то уникального. Например, у клевера ползучего (*Trifolium repens* L.) единицей распространения довольно часто является не семя, а чаще — боб и, может быть, еще чаще — головка. Специально изучая этот вопрос, мы находили маленькие (5—10 см диаметром) округлые куртины с радиально расположенными побегами, при аккуратном раскапывании которых обнаруживали до 40 отдельных особей с неразличимыми границами.

В случае микобионта лишайника может возникать и принципиальная трудность. Если гифы разных слоевищ сливаются, то мы получаем новую особь, генотип которой отличен от генотипов ее предков. Насколько часто это возможно у разных видов в разных экологических условиях? Небольшие куртины и даже одно слоевище не всегда являются отдельными особями, происходящими от одной диаспоры. Известно, что на начальных этапах онтогенеза два или несколько зачатков слоевища, соприкасаясь, могут сливаться и формировать одно слоевище<sup>5</sup>. Насколько часто при этом происходит слияние гифов? Во всяком случае, для многих видов лишайников, выбирая подходящие объекты и местообитания, сегодня в первом приближении мы можем принимать в качестве единицы наблюдения отдельное слоевище.

Требования существования совокупности особей в течение достаточно длительного времени на определенной территории, хронологический и хорологический аспек-

---

<sup>5</sup> См.: Werner R.G. Une union singuliere dans le Monde vegetal // Bull. Acad. Soc. Lorr. Sci. 1965. V. 5. P. 103—122.

ты — тесно взаимосвязаны. Продолжительность времени и размер территории должны быть такими, чтобы популяция (совокупность особей) имела эволюционную судьбу.

Пренебрежение этим моментом делает понятие популяции бесконечно широким, всеобъемлющим и потому теряющим смысл при рассмотрении популяционной структуры вида. Так, например, когда в популяционной ботанике используют удобный и в экологических исследованиях полезный термин «ценопопуляция», не следует забывать, что такая совокупность — относительно короткоживущая и не имеющая эволюционной исторической судьбы. Например, если говорить об эпифитных лишайниках, то и речи не может идти о принятии в качестве популяции совокупности слоевищ на стволе одного дерева. Четкая приуроченность многих видов лишайников к специфическому субстрату и отсутствие сколько-нибудь обширных данных о распространении диаспор у разных групп лишайников не позволяют сегодня выдвигать предположения о размере территории, которую можно было бы рассматривать как заселенную единой популяцией. Аналогичные ситуации имеют место у растений. Анализируя популяционную структуру скального дуба (*Quercus petraea* Liebl.) на Кавказе, мы пришли к предположению, что в качестве популяции следует рассматривать, скорее всего, территорию всего Северо-Западного Кавказа<sup>6</sup>.

Когда речь идет об объеме популяции у лишайников, дело осложняется тем, что, как правило, очень слабо изучена внутривидовая изменчивость, и мы лишены возможности сравнивать пространственно достаточно разобщенные скопления особей по каким-то морфологическим признакам. Когда морфологическая изменчивость выявлена, как, например, это сделано для рода *Stereocaulon* А.В.Домбровской<sup>7</sup>, сразу открывается воз-

<sup>6</sup> См.: Семериков Л.Ф., Глотов Н.В. Оценка изоляции в популяциях скального дуба (*Quercus petraea* Liebl.) // Генетика. 1971. Т. 7. № 2. С. 65—71.

<sup>7</sup> См.: Домбровская А.В. Род *Stereocaulon* на территории бывшего СССР. СПб., 1996.

возможность таких сравнений<sup>8</sup> и обсуждения популяционной структуры.

Определение понятия «популяция» требует, чтобы внутри популяции осуществлялась та или иная степень панмиксии (случайного скрещивания), а популяции друг от друга были бы отделены той или иной степенью изоляции. Подчеркнем, что определение не требует полной (абсолютной) панмиксии, т.е. случайного объединения из любой точки популяции родительских особей при воспроизводстве потомства, скорее, речь идет о локальной панмиксии<sup>9</sup>. Определение не требует и абсолютной изоляции между популяциями. Глубина теоретического определения заключается именно в установлении соотношений между панмиксией внутри популяции и изоляцией между популяциями: «сильные взаимодействия» особей внутри популяции, свободный обмен генетическим материалом между ними и «слабые взаимодействия» особей из разных популяций, ограничение межпопуляционных потоков генетического материала.

В случае лишайников необходимо собирать и осмысливать данные о видовых свойствах и особенностях, которые позволили бы выделить относительно самостоятельные совокупности особей.

Нередко высказываемое соображение, что обсуждаемое определение понятия «популяция» имеет смысл только для организмов, размножающихся половым путем<sup>10</sup>, неверно, поскольку можно утверждать, что не существует абсолютно (сто процентно) агамных форм. В целом ряде случаев для совершенно разных таксонов, когда делались решительные утверждения об агамности, последующие

---

<sup>8</sup> См.: Плюснин С.Н. Морфологическая изменчивость лишайника *Stereocaulon alpinum* (*Stereocaulaceae*) в тундровых экосистемах // Ботан. журн. 2004. Т. 89. № 9. С. 1437—1452.

<sup>9</sup> См.: Свирежев Ю.М. Нарушение панмиксии в популяциях // Генетика. 1968. Т. 4. № 12. С. 120—129.

<sup>10</sup> См.: Полянский Ю.И. Формы изменчивости, популяции и адаптации у инфузорий // Проблемы экспериментальной биологии. М., 1977. С. 132—142.

исследования показали, что пусть редко, в каких-то экологически специфических условиях, с небольшой частотой, но обмен генетическим материалом между особями имеет место, например, у манжетки<sup>11</sup>, простейших<sup>12</sup>, грибов<sup>13</sup>. В связи с этим по отношению к тем лишайникам, которые размножаются исключительно или в основном вегетативным путем, популяционный подход также применим.

Представления о популяционной структуре вида сегодня гораздо шире и много сложнее, чем во времена становления популяционной генетики и биологии. Повидимому, организация популяционной структуры вида как множества «равноправных» популяций встречается не часто. Скорее, общим правилом является иерархическая организация популяционных группировок: от скоплений близкородственных особей до вида в целом<sup>14</sup>.

Природные популяции разных видов живых организмов могут быть организованы различно. Общетеоретическое определение Н.В.Тимофеева-Ресовского представляет собой не более чем полезную схему, дающую возможность конкретизации и наполнения живым содержанием материалов по разным таксонам живых организмов. Уже имеющиеся примеры реализации популяционного подхода в лишайнологии свидетельствуют о его продуктивности.

---

<sup>11</sup> См.: Глазунова К.П. О возможности применения агамно-полового комплекса в систематике покрытосеменных растений (на примере рода *Alchimilla* L.) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1977. Т. 82. № 5. С. 129–139.

<sup>12</sup> См.: Серавин Л.Н., Гудков А.В. Спонтанные слияния клеток в культуре морской амебы *Hyperamoeba fallax* // Цитология. 1983. Т. 25. № 2. С. 194–199; Ширкина Н.И. Биология бесцветного жгутиконосца *Thaumatomonas lauterborni* De Saedaler 1931: Автореф. дис. .... канд. биол. наук. Л., 1983.

<sup>13</sup> См.: Касьяненко А.Г. Закономерности внутривидовой дифференциации грибов рода *Verticillium* Nees ex Wallroth и проблема доноров иммунитета у хлопчатника: Автореф. дис. ... канд. д-ра биол. наук. М., 1981.

<sup>14</sup> См.: Яблоков А.В. Популяционная биология. М., 1987.