

УДК 574.3:582.29(470.5)

## РЕПРОДУКТИВНЫЕ ПАРАМЕТРЫ *LOBARIA PULMONARIA* (L.) HOFFM. НА УРАЛЕ

© 2010 г. В. С. Микрюков\*, И. Н. Михайлова\*, К. Шейдеггер\*\*

\*Институт экологии растений и животных УрО РАН  
620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

E-mail: vmikryukov@gmail.com; mikhailova@ipae.uran.ru

\*\*Швейцарский федеральный институт по исследованию леса, снега и ландшафта, WSL

Швейцария, Бирмендорф CH-8903, Цурхериттрассе 111,

E-mail: christoph.scheidegger@wsl.ch

Поступила в редакцию 21.05.2010 г.

Способность видов к расселению и освоению новых местообитаний является ключевым условием поддержания популяций. В работе исследованы особенности репродуктивного потенциала популяций *Lobaria pulmonaria*, произрастающих в контрастных климатических условиях. Обнаружены некоторые экологические детерминанты, определяющие развитие данного вида.

**Ключевые слова:** эпифитные лишайники, *Lobaria pulmonaria*, продукция соредий, репродуктивная стратегия, потенциал популяций, Северный и Южный Урал.

Исследования репродуктивной биологии лишайников в разных экологических условиях могут пролить свет на причины субстратной и фитоценотической приуроченности этих организмов (Gauslaa, 1997), а также на популяционные механизмы их устойчивости и чувствительности к техногенным нагрузкам (Михайлова, Воробейчик, 1999). Изучение структуры популяций редких и исчезающих видов лишайников составляет необходимую основу для прогнозирования их будущего и разработки стратегии охраны (Михайлова, 2005).

Лихенологи традиционно уделяли особое внимание распространению лобарии легочной (*Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. (Lobariaceae, Ascomycotina)). Данный лишайник относится к видам с сокращающейся численностью и занесен в Красную книгу России, а также признан находящимся под угрозой исчезновения в большинстве стран Центральной Европы. Плачевное состояние его популяций вызвано высоким уровнем регионального загрязнения атмосферы и разрушением местообитаний, а также сопряжено с особенностями размножения и длительностью жизненного цикла. Слабым звеном в жизненном цикле *L. pulmonaria* является процесс заселения новых форофитов (Scheidegger, 1995; Walser et al., 2001). Прежде всего это связано с малым расстоянием переноса диаспор и крайне низкой выживаемостью соредий.

Успешность распространения лишайников во многом определяется особенностями репродук-

тивной стратегии вида (Михайлова, 2005), в том числе величиной пула продуцируемых диаспор (Scheidegger, Werth, 2009). Однако к настоящему времени до конца не ясно, отличаются ли показатели между различными популяциями одного вида. Для ответа на данный вопрос необходимы исследования популяций, произрастающих в контрастных условиях. С этой точки зрения территория Урала представляет уникальные возможности.

На Урале потенциальные местообитания *L. pulmonaria* — это участки старовозрастных лесов, расположенные на охраняемых территориях или в труднодоступных местах, которые не подвергались сплошным рубкам (островки первобытных лесов, горные и/или удаленные от населенных пунктов районы).

В данной работе под репродуктивным потенциалом понимается потенциальная способность популяции к росту при стабильном функционально-возрастном составе и оптимальных условиях среды. Поскольку *L. pulmonaria* относится к видам с преобладанием вегетативного воспроизводства, то важный вклад в данный показатель вносит количество продуцируемых вегетативных диаспор (соредий). Под репродуктивной стратегией популяции нами понимается аналог *r*- и *K*-стратегий МакАртура и Уилсона (Pianka, 1970), т.е. доля энергии от общих энергетических затрат, направленная на воспроизводство, которая для лишайников может быть выражена через “стоимость” формирования соредий (отношение про-

Таблица 1. Характеристика исследованных популяций *L. pulmonaria*

Код	Популяция	Координаты	Высота над ур. м., м	Проективное покрытие, см <sup>2</sup>	Основные виды форофитов	Доминирующие типы леса
Северный Урал						
I	Лозьва	С 61.2973, В 60.1676	146–162	93 (62–372)	<i>Betula</i> spp. (41%), <i>Picea obovata</i> Ledeb. (44%)	Abieto-Piceetum oxalidosum, A-P. polytrichosum, Pinetum vaccinatum, P. polytrichosum, P. sphagnosum
II	Вишера-1	С 60.9838, В 58.9152	436–824	929 (409–1858)	<i>Sorbus aucuparia</i> L. (99%)	
III	Вишера-2	С 60.4279, В 58.0787	220–268	1162 (723–1419)	<i>Populus tremula</i> L. (41%), <i>S. aucuparia</i> L. (52%)	
Южный Урал						
IV	Башкирия-1	С 54.2952, В 57.6281	369–411	620 (204–1239)	<i>Tilia cordata</i> Mill. (92%), <i>Acer platanoides</i> L. (8%)	Aceretum magnoherbosum, Tilietum magnoherbosum, T. herbosum, Pinetum herbosum
V	Башкирия-2	С 54.1817, В 57.6350	388–435	310 (171–1859)	<i>T. cordata</i> Mill. (97%)	
VI	Башкирия-3	С 54.1771, В 57.6086	333–367	300 (79–929)	<i>T. cordata</i> Mill. (94%), <i>P. tremula</i> L. (6%)	

Примечание. Для проективного покрытия *L. pulmonaria* приведена медиана, в скобках – 95%-ный доверительный интервал.

дукции соредий к массе производящего их таллома).

Целью данной работы была проверка двух гипотез: 1) степень развития *L. pulmonaria* зависит как от условий местообитания, так и от характеристик форофитов, на которых произрастает данный вид; 2) репродуктивная стратегия вида и его репродуктивный потенциал могут отличаться в зависимости от условий местообитания.

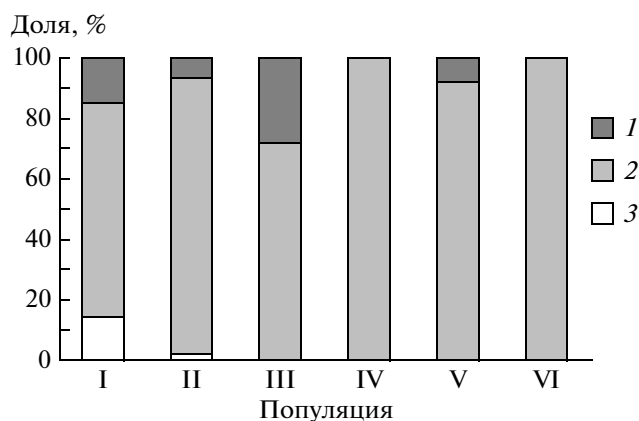
## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал собран в двух районах: на Северном Урале – с восточного (бассейн р. Лозьвы, Ивдельский городской округ Свердловской области, популяция I – см. табл. 1) и западного (Вишерский государственный заповедник, Красновишерский район Пермского края, популяции II и III) макросклонов, на Южном Урале – с западного макросклона (Белорецкий район Республики Башкортостан, популяции IV–VI). Климатические условия исследуемой территории неоднородны. Так, для Северного Урала средняя годовая температура воздуха составляет –2.0°C, средняя температура января –19.0°C, июля – около +15°C, продолжительность теплого сезона 160–170 дней, а среднегодовое количество осадков 660–1000 мм. Для Южного Урала среднегодовая температура воздуха соответствует +1.5°C, среднемесячная температура января –15.8°C, июля +17.0°C, продолжительность теплого сезона 188–193 дня и среднегодовое количество осадков 667–1100 мм (Дубинин и др., 2010).

В целях оценки связи степени развития *L. pulmonaria* с экологическими детерминантами в од-

ной из модельных популяций Северного Урала (Лозьва) были описаны субпопуляции лобарии на 117 деревьях-форофитах. Оценивали суммарное проективное покрытие талломов (в см<sup>2</sup>) и их репродуктивный статус, который определяли как максимальную степень развития талломов на стволе: фертильная (при наличии плодовых тел – апотециев), соредиозная (при наличии вегетативных диаспор – соредий и изидий) или стерильная (при их отсутствии). Для форофитов описаны следующие параметры: вид, окружность ствола на высоте груди, жизненное состояние (живое, поврежденное, мертвое), степень освещенности (экспертная оценка: хорошее освещение или затенение). Для выявления факторов, определяющих степень развития исследуемого вида, использовали лог-линейный анализ (ПО StatSoft STATISTICA v.8.0). Однородность таблиц сопряженности была проанализирована с помощью критерия отношения правдоподобия  $G^2$  (ПО AtteStat v.12.1.5; Гайдышев, 2004). Деревья-форофиты *L. pulmonaria* были разделены на три группы размеров в соответствии с их диаметром на высоте груди (специфично для каждого вида), а также на две группы видов (хвойные и лиственные), а площадь проективного покрытия лишайника – на три размерных класса (до 100, 100–1200 и выше 1200 см<sup>2</sup>).

Для оценки продукции соредий были выбраны модельные фитоценозы (табл. 1): широколиственные леса Южного Урала и горнотаежные леса Северного Урала. В каждой из шести популяций обследовано по 20 деревьев, на которых измерено общее проективное покрытие *L. pulmonaria*. В каждой популяции собрано по 10 талломов *L. pulmo-*



**Рис. 1.** Репродуктивная структура популяций *L. pulmonaria* (коды популяций обозначены римскими цифрами – см. табл. 1).

Доли талломов разного репродуктивного статуса: 1 – фертильные, 2 – соредиозные, 3 – стерильные.

*narica* разных размерных классов (от 4 до 600 см<sup>2</sup>). С каждого предварительно высушенного таллома с помощью кисти и скальпеля под стереоскопическим микроскопом (Zeiss Stemi 2000-C) были счищены все соредии. После удаления следов загрязнения (кусочков коры, фрагментов мха и др.) на аналитических весах (Kern 770) была измерена воздушно-сухая масса таллома и соредий (с точностью 0.1 мг). Сравнение популяций по массе продуцируемых соредий осуществляли с помощью ковариационного анализа (ANCOVA для неравных между популяциями коэффициентов регрессии), где в качестве ковариаты выступала масса таллома. Множественные сравнения продукции соредий между популяциями проводили методом Тьюки.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

**Репродуктивная структура популяций и проективное покрытие.** Большинство растительных сообществ с *L. pulmonaria* представлено старовозрастными лесами (средний возраст древостоя составлял 80–120 лет), расположенными в широком диапазоне высот – от 146 до 824 м над ур. м. (табл. 1). На Северном Урале *L. pulmonaria* приурочена преимущественно к пихто-еловым и сосновым лесам, в зоне широколиственных лесов Южного Урала – к липнякам и кленовникам. Наибольшее проективное покрытие *L. pulmonaria* обнаружено в популяции Вишера-2: на 35% форофитов оно составляло 1000–2000 см<sup>2</sup>. Во всех изученных популяциях преобладали соредиозные субпопуляции; доля фертильных субпопуляций в большинстве случаев составляла менее 10% (рис. 1). Наиболее высокая доля фертильных субпопуляций характерна для популяции Вишера-2 (27.72%), в то время как в популяциях Ю. Урала (Башкирия-1 и Башкирия-3) фертильные образцы не обнаружены.

**Связь степени развития *L. pulmonaria* с экологическими детерминантами (на примере популяции Лозьва).** Наблюдаемая таблица сопряженности (табл. 2) неоднородна ( $G^2 = 26.06$ ,  $p = 0.037$ ). Репродуктивный статус субпопуляции связан ( $R^2 = 0.95$ ,  $p \ll 0.001$ ;  $\chi^2$  (метод максимального правдоподобия) = 14.88,  $df = 22$ ,  $p = 0.867$ ) с проективным покрытием, а также видом форофита (хвойный или лиственный). Помимо главных эффектов, значимыми оказались и взаимодействия (только парные) факторов: репродуктивного статуса с покрытием ( $p < 0.001$ ) и видом дерева ( $p = 0.037$ ); вида дерева с освещенностью ( $p = 0.027$ ). Как и ожидалось, освещенность стволов хвойных деревьев ниже, чем лиственных ( $G^2 = 4.84$ ,  $p = 0.028$ ). В свою очередь с проективным покрытием

**Таблица 2.** Количество субпопуляций *L. pulmonaria* в зависимости от их репродуктивного статуса, проективного покрытия, вида дерева-форофита и условий освещения (на примере популяции Лозьва)

Характеристика субпопуляций	Вид дерева-форофита		Условия освещения		
	Лиственное	Хвойное	Хорошее	Затенение	Всего талломов
Репродуктивный статус:					
стерильная	9	14	5	18	23
соредиозная	59	29	39	49	88
фертильная	6	0	3	3	6
Класс проективного покрытия, см <sup>2</sup> :					
<100	10	10	7	13	20
100–1200	51	30	29	52	81
>1200	13	3	11	5	16
Всего талломов	74	43	47	70	117

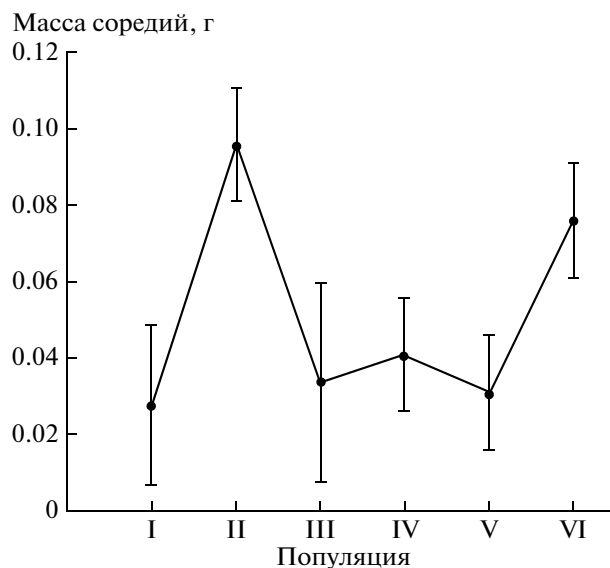
тием связана доля фертильных субпопуляций (с увеличением покрытия до значений, характерных для второго или третьего классов, доля возрастает на 40%;  $G^2 = 19.01$ ,  $p < 0.001$ ), которая также зависит от вида дерева (частота фертильных субпопуляций в 3 раза выше на лиственных видах по сравнению с хвойными;  $G^2 = 6.56$ ,  $p = 0.037$ ).

**Оценка продукции соредий.** Для “стандартного” таллома массой 2 г в каждой популяции была рассчитана масса соредий (рис. 2). Обнаружено, что продукция соредий отличается между популяциями ( $F(5.48) = 2.72$ ,  $p = 0.030$ ), причем различия существуют как между районами исследования (продукция соредий в популяции Лозьва отличается от популяции Башкирия-2,  $p = 0.003$ ; Вишера-1 от Башкирия-2,  $p = 0.003$ ), так и внутри них (Лозьва – Вишера-1,  $p = 0.023$ ; Башкирия-2 – Башкирия-3,  $p = 0.033$ ). Кроме того, значимо взаимодействие факторов массы таллома и популяции ( $F(6) = 12.62$ ,  $p \leq 0.001$ ), что указывает на различия формы зависимостей удельной продукции соредий от массы таллома в популяциях.

Из рис. 2 видно, что если нивелировать влияние массы таллома, то наибольшая продукция соредий наблюдается в популяциях Вишера-1 и Башкирия-3. С другой стороны, проективное покрытие *L. pulmonaria* в этих популяциях различно (см. табл. 1, тест Манна-Уитни:  $U = 308.5$ ,  $p \ll 0.001$ ). В первой популяции оно более чем в 3 раза выше, чем во второй, что свидетельствует о различиях репродуктивных стратегий вида – в популяции Башкирия-3 стратегия направлена на высокую продукцию вегетативных диаспор, а не на увеличение биомассы. Таким образом, в данной популяции “стоимость” формирования соредий оказывается выше, чем в популяции Вишера-1. Сходная ситуация наблюдается и у некоторых других популяций: так, при одинаковой ( $p = 0.999$ ) средней массе соредий проективное покрытие популяций Вишера-2 и Башкирия-1 отличается почти в 2 раза.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Широкое распространение лишайников даже при заселении специфических местообитаний подразумевает высокий уровень их пластичности (Михайлова, 2005). В связи с этим предполагается, что изменения экологических предпочтений видов в разных частях ареала отражают адаптации к конкретным условиям. Последние в свою очередь могут быть обусловлены как общими характеристиками древостоя (освещенность, влажность), так и видовыми особенностями деревьев-форофитов, кора которых тоже оказывает существенное влияние, поскольку различается по физико-химическим характеристикам (твердость, влагоемкость, кислотность, трофность и т.д.), обеспечивая соответственно разную степень благоприят-



**Рис. 2.** Средняя масса соредий, производимая “стандартным” талломом *L. pulmonaria* массой 2 г. Популяции расположены в соответствии с географическим положением (с севера на юг; их обозначения см. в табл. 1). Показаны 95%-ные интервалы,  $n = 10$ .

ствования росту лишайников, а также оказывая влияние на их физиологию и биохимию. В данной работе установлено, что параметры субстратов детерминируют характеристики заселяющих их талломов *L. pulmonaria*. Особенно интересно наличие зависимости степени развития *L. pulmonaria* от вида дерева (хвойного или лиственного). Кроме того, связь проективного покрытия лишайника с присутствием плодовых тел подтверждает гипотезу гетероталличности этого вида (Zoller et al., 1999), согласно которой половой процесс *L. pulmonaria* может происходить только между генетически различными талломами, поскольку появление различных генотипов более вероятно при увеличении площади колонии лишайника на форофите.

Колонизирующий потенциал вида в свою очередь определяет размер популяции и напрямую связан с репродуктивными процессами. Следовательно, распространение вегетативных и генеративных диаспор составляет основу для экологических и эволюционных процессов, влияющих на динамику и генетическую структуру популяций. Поскольку среда обитания эпифитных лишайников, т.е. деревья, на которых они произрастают, характеризуется сильной временной и пространственной изменчивостью, то для выживания популяции лишайники должны “следовать за своими форофитами” (Snall et al., 2003). В связи с чем важным условием для распространения и колонизации новых форофитов становится формирование достаточного количества диаспор.

Как правило, количество производимых диаспор увеличивается вместе с массой и размером таллома, поэтому популяции с высоким проективным покрытием потенциально могут иметь большой репродуктивный ресурс (пул соредий или аскоспор). Однако такая высокая продуктивность не может гарантировать реальную эффективность распространения и/или размножения. Например, созревание соредий может отличаться в зависимости от климатических условий разных регионов, а их прорастание и закрепление на субстрате, кроме того, зависят от свойств форофита.

Более того, клональная колонизация наиболее эффективна лишь в случае, если генотип данного клона хорошо адаптирован к данным условиям среды (Scheidegger, Werth, 2009). При условии изменчивости среды вегетативное размножение, при котором происходит распространение симбиотической системы целиком, может оказаться менее благоприятным для популяции по сравнению с половым размножением (Genkai-Kato, Yamamura, 1999), для которого характерен процесс реликвизации, сопровождающийся восстановлением симбиотических связей гриба и водоросли. Так, в процессе реликвизации гриб может захватить другой генотип водоросли, что способно привести к увеличению его адаптивных свойств. Следовательно, наличие репродуктивно активных индивидуумов в популяции свидетельствует о ее хорошем потенциале и является залогом ее устойчивого существования.

Исследуемая территория разнообразна с точки зрения климата, орографии, растительности, а также степени освоенности человеком. Поэтому обнаруженные отличия могут зависеть от многих факторов, определяющих экологические предпочтения исследуемого вида. К их числу можно отнести тип ландшафта, высотный градиент, тип леса, степень загрязнения атмосферы, а также современную и прошлую практику ведения лесного хозяйства. Тем не менее выявленные закономерности подтверждают наши рабочие гипотезы. Кроме того, наблюдаемая изменчивость репродуктивных стратегий популяций может отражать их генетическую структуру, информация о которой важна для понимания экологии и распространения лишайников, а следовательно, и для разработки стратегий по их сохранению.

Авторы глубоко признательны д.б.н. Е. Л. Воробейчику и О. В. Дуле (ИЭРиЖ УрО РАН) за обсуждение результатов и ценные комментарии к работе, а также к.б.н. М. Р. Трубиной (ИЭРиЖ

УрО РАН) за помощь по определению типов растительных сообществ.

Работа проведена при финансовой поддержке Швейцарского национального научного фонда (SNSF, проект SCOPES IB73AO-111137/1 toCS), программы Swiss S&T по сотрудничеству с Россией (CS&IM), программы развития ведущих научных школ (НШ-3260.2010.4) и научно-образовательных центров (контракт 02.740.11.0279), а также при поддержке Президиума УрО РАН (молодежный проект).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Гайдышев И.П. Решение научных и инженерных задач средствами Excel, VBA и C++. СПб.: Изд-во "БХВ-Петербург", 2004. 512 с.
- Дубинин М., Поспелов И., Кузнецов В., Воловодова Ю., Титова С. Информационно-справочная система "ООПТ России" (2010). <http://oopt.info/>.
- Михайлова И.Н. Анализ субпопуляционных структур эпифитных лишайников (на примере *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm.) // VIII Всероссийский популяционный семинар "Популяции в пространстве и времени" / Вестн. ННГУ, 2005. № 1 (9). С. 124–134.
- Михайлова И.Н., Воробейчик Е.Л. Размерная и возрастная структура популяций эпифитного лишайника *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl. в условиях атмосферного загрязнения // Экология. 1999. № 2. С. 130–137.
- Gauslaa Y. Population structure of the epiphytic lichen *Usnea longissima* in a boreal, *Picea abies* canopy // Lichenologist. 1997. V. 29. P. 455–469.
- Genkai-Kato M., Yamamura N. Evolution of mutualistic symbiosis without vertical transmission // Theor. Popul. Biol. 1999. V. 55. № 3. P. 309–323.
- Pianka E.R. On *r* and *K* selection // Am. Nat. 1970. V. 104. P. 592–597.
- Scheidegger C. Early development of transplanted isidioid soredia of *Lobaria pulmonaria* in an endangered population // Lichenologist. 1995. V. 27. P. 361–374.
- Scheidegger C., Werth S. Conservation strategies for lichens: insights from population biology // Fung. Biol. Rev. 2009. V. 23. № 3. P. 55–66.
- Snall T., Riberiro P.J., Rydin H. Spatial occurrence and colonisations in patch-tracking metapopulations: local conditions versus dispersal // Oikos. 2003. V. 103. № 3. P. 566–578.
- Walser J.C., Zoller S., Buchler U., Scheidegger C. Species-specific detection of *Lobaria pulmonaria* (lichenized ascomycete) diaspores in litter samples trapped in snow cover // Mol. Ecol. 2001. V. 10. № 9. P. 2129–2138.
- Zoller S., Lutzoni F., Scheidegger C. Genetic variation within and among populations of the threatened lichen *Lobaria pulmonaria* in Switzerland and implications for its conservation // Mol. Ecol. 1999. V. 8. № 12. P. 2049–2059.