

## ИССЛЕДОВАНИЯ ФЛОРЫ И РАСТИТЕЛЬНОСТИ

### ОЦЕНКА РЕПРОДУКТИВНОГО ПОТЕНЦИАЛА ПОПУЛЯЦИЙ *LOBARIA PULMONARIA* (L.) HOFFM.

В.С. Микрюков, И.Н. Михайлова

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург

Объект данного исследования – листоватый эпифитный лишайник лобария легочная (*Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm.). *L. pulmonaria* занесен в Красную книгу РФ со статусом уязвимого вида с сокращающейся численностью (2 б), а также находится под угрозой исчезновения в большинстве стран Центральной Европы. Плачевное состояние его популяций вызвано высоким уровнем регионального загрязнения атмосферы (Hawksworth *et al.*, 1973) и разрушением местообитаний.

Предложенная в различных работах (Carlsson, Nilsson, 2009; Jürriado, Liira, 2010; Otálora *et al.*, 2011) стратегия сохранения *L. pulmonaria* сводится к универсальному принципу охраны местообитаний и почти не изменилась за последние 40 лет. Между тем, согласно результатам исследований последних лет, диаспорам *L. pulmonaria* свойственны малая дальность распространения и низкая выживаемость, и как следствие, низкая скорость колонизации новых местообитаний (Scheidegger, Werth, 2009). В качестве дополнения к основной стратегии охраны *L. pulmonaria* было предложено уделять особое внимание популяциям, для которых характерно половое размножение, нежели популяциям с исключительно вегетативным воспроизводством (Zoller *et al.*, 1999). Во-первых, это предложение основано на общем принципе экологической генетики, согласно которому высокая генетическая изменчивость поддерживает жизнеспособность и увеличивает вероятность выживания популяций, находящихся под угрозой исчезновения. Во-вторых, оно связано с гипотезой гетероталличности данного вида, в соответствии с которой половой процесс может происходить только между генетически разнородными талломами.

В связи с изложенным особое внимание должно быть уделено исследованию размерной и репродуктивной структуры популяций *L. pulmonaria*. Оно важно для понимания закономерностей эволюции популяций данного организма, предсказания возможных путей их развития с изменением внешних условий, а также может служить для разработки стратегии охраны других редких и исчезающих видов.

Для оценки репродуктивного потенциала популяций *L. pulmonaria* нами были поставлены и последовательно решены следующие задачи:

1. Анализ размерной и репродуктивной структуры локальных популяций *L. pulmonaria* на территории Урала;

2. Анализ генетической изменчивости *L. pulmonaria*;

3. Анализ связи генетической изменчивости с репродуктивными характеристиками популяции.

### **Материал и методы**

В настоящей работе анализируется материал, собранный с территорий с различным природоохранным статусом и без него. Особое внимание было уделено старовозрастным лесам. Отбор образцов осуществлялся в трех-четырёх точках (экотопах, удаленных друг от друга на 5 км и более) в 6 районах (табл. 1): **Северный Урал** (Свердловская область, Ивдельский городской округ, река Лозьва), **Вишера** (Пермский край, Красновишерский муниципальный район, Вишерский государственный природный заповедник), **Басеги** (Пермский край, Гремячинский муниципальный район, Государственный природный заповедник «Басеги»), **Иремель** (граница Челябинской области, Катав-Ивановский район, и Республики Башкортостан, Белорецкий район), **ЮУЗ** (Республика Башкортостан, Белорецкий муниципальный район, Инзерский сельсовет, Южно-Уральский государственный природный заповедник), **Ишимбай** (Республика Башкортостан, Ишимбайский муниципальный район, Иткуловский сельсовет). Сбор материала осуществлен в период 2006 – 2008 гг. в составе экспедиций Института экологии растений и животных УрО РАН (ИЭРиЖ, г. Екатеринбург) с участием коллег из Федерального института исследования леса, ландшафта и снега (WSL, г. Бирменсдорф, Швейцария).

В каждом местообитании *L. pulmonaria* сделаны флористические описания (на площадках размером 100–400 м<sup>2</sup>), охарактеризован состав древостоя, средний диаметр и приблизительная высота древесного яруса. В каждой точке сбора с 20 деревьев отбирали по 3 – 4 таллома *L. pulmonaria* (по одному с разных сторон ствола). Каждое дерево описывали с помощью набора следующих показателей: GPS-координаты, высота над уровнем моря, вид форофита, диаметр дерева (в см), его жизненность и положение в древостое, освещенность местообитания (в баллах), размер колонии *L. pulmonaria* (суммарное проективное покрытие талломов, в см<sup>2</sup>). У каждого собранного образца (всего 920 фрагментов талломов) регистрировали его местоположение на стволе (высота и экспозиция на стволе), а также стадию развития: стерильная (без репродуктивных структур), соредиозная (на талломе представлены соредии и/или изидиозные соредии), фертильная (с апотециями). Весь материал депонирован на хранение в гербарий WSL (г. Бирменсдорф, Швейцария) и хранится при температуре -20 °С.

## Районы сбора материала

Район	Год	Географические координаты *		Высота над уровнем моря, м	n
		Широта	Долгота		
Северный Урал	2006	61.059	60.138	201 (146 – 247)	264
Вишера	2007	60.631	58.514	343 (220 – 824)	181
Басеги	2008	58.874	58.483	617 (332 – 745)	74
Иремель	2006	54.597	58.785	861 (578 – 1193)	127
ЮУЗ	2006	54.220	57.626	400 (333 – 493)	146
Ишимбай	2006	53.325	56.588	470 (373 – 544)	128

\* – в качестве географических координат районов в десятичных градусах указаны координаты их центроидов. Для высоты над уровнем моря приведено среднее и размах, n – количество талломов *L. pulmonaria* в выборке.

Экстракцию общей ДНК осуществляли из талломов с помощью набора DNeasy 96 Plant Kit (Qiagen, Нидерланды). Микобионт *L. pulmonaria* генотипировали с помощью 8 высокоизменчивых микросателлитных локусов (Walser *et al.*, 2003; Widmer *et al.*, 2010). Амплификацию ДНК производили в мультиплексах с использованием набора для ПЦР Qiagen Multiplex PCR Kit (Qiagen, Нидерланды) и термоциклера Veriti (Applied Biosystems, США) в соответствии с рекомендациями производителей. Электрофорез продуктов ПЦР осуществляли с помощью автоматического генетического анализатора ABI-3730 (Applied Biosystems, США), размер аллелей сравнивали с внутренним стандартом LIZ-500 с использованием ПО GeneMapper v.3.7 (Applied Biosystems). Молекулярный анализ выполнен лично авторами в лаборатории биоразнообразия и биологии охраны природы Федерального института исследования леса, ландшафта и снега (WSL, Бирменсдорф, Швейцария).

В качестве характеристик информационного содержания используемых генетических маркеров были рассчитаны: наблюдаемое ( $A$ ) и стандартизированное количество аллелей ( $N_{st}$ , с учетом поправки на объем выборки с помощью метода редификации), количество эффективных аллелей ( $N_e$ ), информационный индекс Шеннона ( $H$ ), несмещенная оценка разнообразия ( $h$ ). В качестве мер разнообразия для каждого района определяли: количество наблюдаемых мультилокусных генотипов (генет,  $G$ ); индекс клонального разнообразия (отношение  $G$  к  $N$ , общему количеству индивидуумов – рамет); показатель генотипического разнообразия  $D$  (в соответствии с формулой несмещенной оценки индекса Симпсона (Pielou, 1969); индекс генотипической выравненности  $E$  (Fager, 1972). Кроме того, были оценены наблюдаемое ( $G_0$ ) и ожидаемое ( $G_e$ ) генотипическое разнообразие, а также вклад полового

процесса в общее разнообразие, рассчитанный как отношение  $G_H/G_e$ . Данный показатель принимает во внимание изменчивость генетических маркеров и размер выборки и поэтому может служить для сравнения исследуемых участков. Все математические расчеты выполнены в ПО R v.2.15.1 (R Development Core Team, 2012).

### **Результаты**

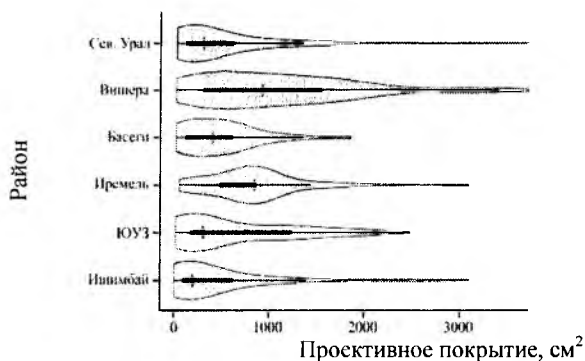
Популяции *L. pulmonaria* обнаружены в различных лесных сообществах, относящихся к 22 типам леса, которые расположены в речных долинах, на выположенных участках водоразделов и горных склонах с различной крутизной и экспозицией. На всех представленных участках такие параметры древостоя как средний возраст (70 – 120 лет), а также высота, диаметр и сомкнутость крон сходны.

В ходе исследования показано, что 92 % колонизированных *L. pulmonaria* деревьев на изучаемой территории представлены листовенными видами: березой (*Betula spp.*), ивой (*Salix spp.*), осиной (*Populus tremula*), липой (*Tilia cordata*) и рябиной (*Sorbus spp.*). Тем не менее, их соотношения отличаются между районами. Так, в популяциях Южного Урала *L. pulmonaria* колонизирует почти исключительно липу и в меньшей степени клен (*Acer platanoides*), дуб черешчатый (*Quercus robur*) и вяз гладкий (*Ulmus laevis*), предпочитая их березе и осине, почти столь же обильным, что и в северных районах. Сходным образом в районах Вишера и Басеги *L. pulmonaria* чаще заселяет стволы рябины по сравнению с доминирующей в пологе леса березой.

**Размерная структура.** Частотное распределение субпопуляций по размеру в большинстве районов правостороннее, что свидетельствует о преобладании небольших и средних по площади субпопуляций и низкой встречаемости группировок площадью более 2000 см<sup>2</sup> (рис. 1).

На Северном Урале класс субпопуляций площадью до 200 см<sup>2</sup> наиболее обилён. В обеих популяциях, представляющих Южный Урал, размерная структура сходна – преобладают группировки до 400 см<sup>2</sup>. В районе Вишера распределение субпопуляций наиболее сглаженное, что позволяет сделать предположение о сходном количестве разновозрастных группировок *L. pulmonaria*. В районе Ирмель чрезвычайно велико количество группировок с площадью от 1000 до 1200 см<sup>2</sup> при сходной низкой встречаемости остальных классов. Наибольшее среднее проективное покрытие *L. pulmonaria* характерно для популяций Вишеры и Ирмеля (табл. 2).

**Репродуктивная структура.** При определении репродуктивной структуры в качестве элементарной внутривидовой единицы исследователи принимают либо отдельный таллом, либо совокупность талломов, населяющих единицу субстрата, – «субпопуляцию» (Scheidegger, Goward, 2002). Использование каждого из подходов имеет как положительные, так и отрицательные аспекты (Михайлова, 2005).



Примечание: вертикальной линией внутри каждого сегмента обозначена медиана выборки, пунктирная линия – общая медиана, толстая горизонтальная линия – квартили распределения, серым контуром показана плотность распределения вероятностей.

Рис. 1. Распределение проективного покрытия субпопуляций *L. pulmonaria* в исследованных районах.

В данном исследовании мы оперируем обоими типами элементарных единиц. Связь между размером субпопуляции и степенью ее развития (оцениваемой по таллосу максимальной степени развития) почти во всех районах прямая (при двух исключениях: в районах Вишера и Басеги были обнаружены чрезвычайно крупная (по сравнению с остальными представителями этих популяций) стерильная и мелкая фертильная колонии).

Таблица 2

Проективное покрытие субпопуляций *L. pulmonaria* (см<sup>2</sup>/ствол) в зависимости от района произрастания (*n* – объем выборки)

Район	<i>n</i>	Среднее	Стандартная ошибка среднего	Медиана	95 %-ный доверительный интервал для медианы	
Сев. Урал	123	536.8	59.4	309.7	309.7	– 526.6
Вишера	67	1100.4	104.6	929.2	774.4	– 1239.0
Басеги	36	484.0	67.3	408.9	340.7	– 619.5
Иремель	58	831.7	70.1	850.8	642.2	– 857.8
ЮУЗ	67	679.2	81.5	309.7	387.2	– 774.4
Ишимбай	60	472.1	83.8	200.0	200.0	– 489.6

Субпопуляции с исключительно стерильными талломами единичны (Вишера, Иремель, Ишимбай), либо не встречены (ЮУЗ, Басеги). Исключение составляет район Северный Урал, где около 20 % изученных субпопуляций были стерильными. Учитывая размер этих субпопу-

лящий, их репродуктивную принадлежность, а также опираясь на собственные наблюдения за их функционально-возрастной структурой, можно охарактеризовать их как «биологически» молодые субпопуляции.

В соответствии с широко известными свидетельствами (Jordan, 1973; Scheidegger, 1995) о преимущественно вегетативном размножении *L. pulmonaria*, наиболее обильным репродуктивным классом во всех районах являются соредиозные субпопуляции. Их доля изменяется от 75 % в районе Северный Урал до 98 % в районе Ишимбай.

Согласно литературным данным, талломы *L. pulmonaria*, продуцирующие апотеции, встречаются довольно редко. Насколько нам известно, наиболее высокая встречаемость фертильных талломов (до 25 %) зарегистрирована в популяциях на Тихоокеанском побережье Северной Америки (Denison, 2003), а также в Шотландии (по данным лишенологического гербария WSL). В нашей работе в зависимости от района исследования доля фертильных субпопуляций изменяется от нуля (в районе Ишимбай талломы с апотециями не были обнаружены) до 15 % – в районе Вишера. В остальных районах – 1 – 6 % субпопуляций с апотециями. При пересчете на талломы в большинстве популяций (исключение представляет район Басег) доля фертильных талломов выше, что свидетельствует о случаях, когда в субпопуляции присутствует более чем один фертильный таллом.

Считается, что наличие полового типа размножения характерно для процветающих популяций с высокой плотностью (Scheidegger, 1995). Это предположение также подкрепляется гипотезой о гетероталличности *L. pulmonaria* (Zoller *et al.*, 1999), согласно которой половой процесс может происходить только между генетически различными талломами, поскольку появление различных генотипов более вероятно в колониях с большей площадью. В данном случае связь проективного покрытия субпопуляций лишайника с присутствием плодовых тел косвенно подтверждает эту гипотезу.

Опираясь на анализ размерной структуры популяций и базируясь на описанных выше взглядах о связи между репродуктивной структурой и состоянием популяции, можно сделать следующие предположения. Процветающими можно считать популяции Вишеры и Северного Урала, угасающими – Иремеля, Басег и Ишимбая. Впрочем, стоит отметить, что предположения о возрасте субпопуляций, основанные на их площади и максимальной степени развития без оценки функционально-возрастной принадлежности (Михайлова, 2005), а также без анализа генетической структуры популяции, следует делать с осторожностью.

**Генетическое разнообразие.** Для популяций *L. pulmonaria* характерны приблизительно одинаковые показатели генетической изменчивости (табл. 3).

Таблица 3

Показатели информационной насыщенности генетических данных  
(среднее по локусам микобионта ( $n = 7$ )  $\pm$  стандартная ошибка,  
учетная единица – таллом)

Район	$A^*$	$N_a^*$	$N_e^*$	$I^*$
Сев. Урал	78	$9.57 \pm 4.24$	$4.60 \pm 2.69$	$1.23 \pm 0.38$
Вишера	79	$9.88 \pm 4.23$	$4.32 \pm 2.26$	$1.25 \pm 0.38$
Басеги	61	$8.57 \pm 3.65$	$4.07 \pm 1.85$	$1.21 \pm 0.37$
Иремель	70	$9.46 \pm 3.95$	$4.87 \pm 2.42$	$1.34 \pm 0.37$
ЮУЗ	74	$9.80 \pm 3.76$	$4.34 \pm 1.77$	$1.38 \pm 0.35$
Ишимбай	68	$9.24 \pm 3.32$	$4.62 \pm 1.70$	1.460.31

\* –  $A$  – наблюдаемое количество аллелей,  $N_a$  – стандартизированное аллельное разнообразие,  $I$  – информационный индекс Шеннона,  $h$  – несмещенная оценка разнообразия.

Наибольшая изменчивость выявлена в районах Южного Урала. Популяционно-специфичные аллели (т.е. те, которые встречаются только в определенной выборке индивидов и ни в какой другой) были обнаружены в пяти локусах (все, кроме  $LPu\ 03$  и  $LPu\ 24$ ). Средняя частота ( $\pm$  стандартная ошибка) таких частных аллелей составила  $0.011 \pm 0.003$  %.

Анализ внутрипопуляционной генотипической изменчивости проведен с использованием разных показателей разнообразия (табл. 4).

Таблица 4

Генетическое разнообразие изучаемых районов (среднее  $\pm$  стандартная ошибка, учетная единица – популяция)

Район	$n$	$G/N$	$D$	$E$	$G_0/G_e$	$p$
Сев. Урал	7	$0.905 \pm 0.020$	$0.994 \pm 0.001$	$0.524 \pm 0.142$	$0.893 \pm 0.031$	$> 0.999$
Вишера	4	$0.853 \pm 0.036$	$0.991 \pm 0.003$	$0.665 \pm 0.118$	$0.784 \pm 0.065$	0.056
Басеги	4	$0.832 \pm 0.044$	$0.973 \pm 0.011$	$0.506 \pm 0.181$	$0.773 \pm 0.073$	0.136
Иремель	3	$0.714 \pm 0.055$	$0.963 \pm 0.021$	$0.780 \pm 0.089$	$0.588 \pm 0.068$	0.001
ЮУЗ	3	$0.727 \pm 0.038$	$0.985 \pm 0.003$	$0.904 \pm 0.008$	$0.605 \pm 0.055$	$< 0.001$
Ишимбай	3	$0.566 \pm 0.052$	$0.966 \pm 0.009$	$0.926 \pm 0.007$	$0.443 \pm 0.06$	$< 0.001$

Примечание:  $n$  – объем выборки,  $G/N$  – индекс клонального разнообразия,  $D$  – генотипическое разнообразие,  $E$  – генотипическая выравненность,  $G_0/G_e$  – мера вклада полового процесса в общее разнообразие,  $p$  – достигнутый для  $G_0/G_e$  уровень значимости при нулевой гипотезе о том, что наблюдаемое генотипическое разнообразие ( $G_0$ ) эквивалентно ожидаемому ( $G_e$ ) при свободном скрещивании в популяции.

У микобионта *L. pulmonaria* обнаружено 578 (62.82 % от общей выборки) различных мультилокусных генотипов (генет). Согласно значениям индекса клонального разнообразия ( $G/N$ )<sup>1</sup>, наибольшее количество клонов (более 20 %) обнаружено в районах Иремель, ЮУЗ и Ишимбай. Встречаемость клонов в остальных популяциях не превышала общего среднего значения (рис. 2). Тем не менее, для района Басегн характерно наименьшее значение показателя генотипической выравненности ( $E$ )<sup>2</sup>, что также свидетельствует о существенном вкладе клональной составляющей в структуру популяции. В соответствии с описанными мерами, показатель генотипического разнообразия ( $D$ )<sup>3</sup> также минимален в популяциях с наибольшим количеством клонов. В свою очередь, средние значения соотношения наблюдаемого и ожидаемого генотипического разнообразия ( $G_0/G_e$ ) также были минимальны в выборках Южного Урала (рис. 3).

Очевидно, что в популяциях с высоким генетическим разнообразием велика роль полового размножения. Действительно, корреляция количества генотипов с количеством фертильных образцов в популяции статистически значима и имеет среднюю силу (коэффициент линейной корреляции Пирсона  $r = 0.478$ , 95 %-ный доверительный интервал 0.200 – 0.685,  $p = 0.0015$ ,  $n = 41$ ).

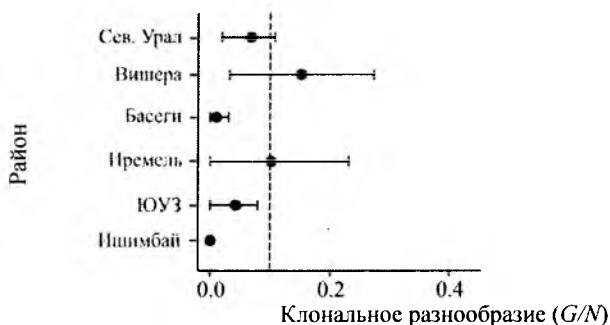


Рис. 2. Оценка показателя клонального разнообразия популяций *L. pulmonaria* в зависимости от района произрастания.

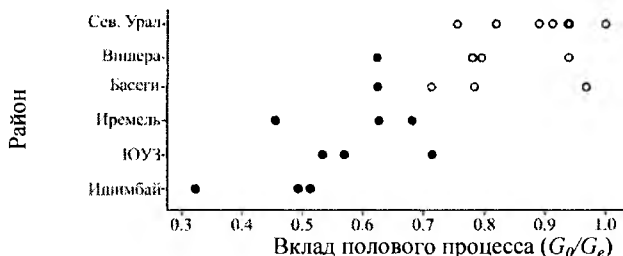
Показаны средние значения и 95 %-ные доверительные интервалы.

<sup>1</sup>  $G/N$  принимает значения в диапазоне от 0 (в случае когда вся выборка представлена одним клоном) до 1 (когда каждый отобранный индивидуум представлен уникальной генетой). Следовательно, выражение  $1 - [G/N]$  может служить мерой клональной колонизации;

<sup>2</sup>  $E$  принимает значения от 0 (в случае если во всей выборке доминирует лишь один генотип) до 1 (все генотипы представлены одинаковым количеством рамет);

<sup>3</sup>  $D$  принимает значения в диапазоне от 0 до 1; является мерой вероятности того, что две раметы, случайно отобранные из выборки, состоящей из  $N$  индивидуумов, будут иметь разные мультилокусные генотипы.





Примечание: незалитые круги –  $p \geq 0.05$  ( $H_0$ : наблюдаемое генетическое разнообразие соответствует ожидаемому, согласно гипотезе о свободном скрещивании в популяции), залитые круги –  $p < 0.05$  ( $H_1$ ).

Рис. 3. Оценки вклада полового процесса в генетическое разнообразие популяций *L. pulmonaria* из разных районов исследования

Однако в данном случае до конца не ясна направленность причинно-следственной связи между интенсивностью полового размножения и генотипической изменчивостью *L. pulmonaria*.

С одной стороны, половой процесс представляет собой универсальный механизм увеличения разнообразия, с другой – полученные данные могут подтверждать предположение о гетероталличности *L. pulmonaria* (Zoller et al., 1999), согласно которому с увеличением количества генотипов в популяции возрастает вероятность образования плодовых тел.

В любом случае, генотипический портрет популяции совместно с анализом ее репродуктивной и размерной структуры позволяет делать предположения о ее календарном или биологическом возрасте, происхождении и условиях существования. Наиболее генотипически однородные популяции *L. pulmonaria*, в которых не были найдены фертильные субпопуляции, вероятнее всего, составляют группу регрессивных. Примером может служить одна из популяций района Ишимбай. К группе колонизирующих популяций нами отнесены такие районы, как Северный Урал и Вишера. Данные популяции активно расселяются, в том числе посредством интенсивного образования генеративных спор, или находятся на ранних стадиях существования на недавно колонизированных участках. Популяции с промежуточными значениями генотипического разнообразия со средним количеством субпопуляций с апотециями (например, Иремель, Басеги и ЮУЗ) можно отнести к стабильным. По нашему мнению, стабильные популяции находятся на стадии самоподдержания за счет освоения оставшихся потенциальных местообитаний в пределах фитоценоза.

В данном случае необходимо обратить внимание на трансформацию заключений при добавлении новой информации. Так, на основа-

нии данных об экологической структуре был сделан вывод о принадлежности популяций Иремель и Басеги к угасающим. Между тем, относительно высокое генетическое разнообразие микобионта вынуждает «повысить» статус регрессивной популяции до стабильной.

### Благодарности

Выражаем признательность администрации и сотрудникам природных заповедников «Басеги», Вишерский и Южно-Уральский за помощь в организации и проведении полевых работ. Работа завершена при поддержке Программы развития ведущих научных школ (НШ-5325.2012.4), Президиума РАН (проект 12-П-4-1026), а также Швейцарского национального научного фонда (SNSF, проект 31003 A-105830-CS).

## ЛИТЕРАТУРА

**Михайлова И.Н.** Анализ субпопуляционных структур эпифитных лишайников (на примере *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm.) // VIII Всероссийский Популяционный Семинар "Популяции в пространстве и времени", Вестник Нижегородского Университета им. Н.И. Лобачевского. Н. Новгород, 2005. № 1 (9). С. 124–134.

**Carlsson R., Nilsson K.** Status of the red-listed lichen *Lobaria pulmonaria* on the Aland Islands, SW Finland // Ann Bot Fenn. 2009. V. 46. № 6. P. 549–554.

**Denison W.C.** Apothecia and ascospores of *Lobaria oregana* and *Lobaria pulmonaria* investigated // Mycologia. 2003. V. 95. № 3. P. 513–518.

**Fager E.W.** Diversity: A Sampling Study // The American Naturalist. 1972. V. 106. № 949. P. 293–310.

**Hawksworth D.L., Rose F., Coppins B.J.** Changes in the Lichen Flora of England and Wales Attributable to Pollution of the Air by Sulphur Dioxide // Air pollution and lichens / Eds.: Ferry B.W., Baddeley M.S., Hawksworth D.L. London, 1973. P. 330–367.

**Jordan W.P.** The Genus *Lobaria* in North America North of Mexico // The Bryologist. 1973. V. 76. № 2. P. 225–251.

**Jürjado I., Liira J.** Threatened forest lichen *Lobaria pulmonaria* – its past, present and future in Estonia // Forestry Studies (Metsanduslikud Uurimused). 2010. V. 53. P. 15–24.

**Otárola M., Martínez I., Belinchón R., Widmer I., Aragón G., Escudero A. et al.** Remnants fragments preserve genetic diversity of the old forest lichen *Lobaria pulmonaria* in a fragmented Mediterranean mountain forest // Biodivers. Conserv. 2011. V. 20. № 6. P. 1239–1254.

**Pielou E.C.** An introduction to mathematical ecology. New York: Wiley-Interscience, 1969. 286 p.

**R Development Core Team.** R: A language and environment for statistical computing / R Foundation for Statistical Computing. 2012. URL: <http://www.R-project.org/>.

**Scheidegger C.** Early development of transplanted isidioid soredia of *Lobaria pulmonaria* in an endangered population // *Lichenologist*. 1995. V. 27. № 5. P. 361–374.

**Scheidegger C., Goward T.** Monitoring lichens for conservation: Red Lists and conservation action plans. Netherlands: Kluwer Academic Publishers, 2002. 163–182 p.

**Scheidegger C., Werth S.** Conservation strategies for lichens: insights from population biology // *Fungal Biology Reviews*. 2009. V. 23. № 3. P. 55–66.

**Walser J.C., Sperisen C., Soliva M., Scheidegger C.** Fungus-specific microsatellite primers of lichens: application for the assessment of genetic variation on different spatial scales in *Lobaria pulmonaria* // *Fungal Genet. Biol.* 2003. V. 40. № 1. P. 72–82.

**Widmer I., Grande F.D., Cornejo C., Scheidegger C.** Highly variable microsatellite markers for the fungal and algal symbionts of the lichen *Lobaria pulmonaria* and challenges in developing biont-specific molecular markers for fungal associations // *Fungal Biology*. 2010. V. 114. № 7. P. 538–544.

**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 // *Molecular Ecology*. 1999. V. 8. № 12. P. 2049–2059.

## ЛИШАЙНИКИ ЗАПОВЕДНИКА «БАСЕГИ»

**Е.М. Шкараба, А.Е. Селиванов, З.М. Шаяхметова**

ФГОУ ВПО Пермский государственный педагогический университет,  
г. Пермь

Планомерное изучение видового состава, субстратной и фитоценотической приуроченности лишайников заповедника «Басеги» началось в 1992–94 годах в рамках ведения «Летописи природы» научным сотрудником заповедника А.Г. Безгодовым. Первые коллекции образцов лишайников были собраны и переданы для обработки на кафедру ботаники ПГПУ. По итогам этой совместной работы был составлен предварительный список видов, вошедший в 8 книгу Летописи природы за 1994 г. На следующем этапе полевые работы по выявлению биоразнообразия лишайников проводились сотрудниками кафедры в 2000 и 2004 гг. В экспедиции 2004 г. и последующей обработке собранных образцов принял участие ст. научный сотрудник лаборатории бриологии и лихенологии Полярно-Альпийского ботанического сада-института (ПАБСИ) Г.П. Урбанавичюс.

Собранная в заповеднике коллекция лишайников хранится в гербарии кафедры ботаники Пермского государственного педагогического университета (РПУ) и включает около 500 гербарных образцов. Часть

МИНИСТЕРСТВО ПРИРОДНЫХ РЕСУРСОВ И ЭКОЛОГИИ  
РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ  
Федеральное государственное бюджетное учреждение  
«Государственный природный заповедник «Басеги»

**ПРИРОДА БАСЕГ:  
30 ЛЕТ ОХРАНЫ И НАУЧНЫХ ИССЛЕДОВАНИЙ**

*Сборник статей, посвященный 30-летию  
заповедника «Басеги»*

Пермь 2012

УДК 502.4(470.53)

ББК 28.088Л6

П 77

Природа Басег: 30 лет охраны и научных исследований: сборник статей, посвященный 30-летию заповедника «Басеги». / Тр. ГПЗ «Басеги». Вып. 2. – Пермь, Изд. Богатырев П.Г., 2012. – 230 с.: ил.

ISBN 978-5-93214-062-8

Сборник содержит научные работы, выполненные по материалам, собранным в Государственном природном заповеднике «Басеги» его сотрудниками и учеными других организаций. Представлены результаты исследований почв, флоры и растительности, беспозвоночных и позвоночных животных, данные по антропогенному, в частности, атмосферному загрязнению заповедной территории. Рассматриваются аспекты эколого-просветительской деятельности заповедника, роль заповедников в системе воспитания экологической культуры населения.

Предназначен для биологов, географов, экологов, специалистов в области охраны природы, преподавателей высшей школы, аспирантов и студентов биологических и географических специальностей.

УДК 502.4(470.53)

ББК 28.088Л6

Ответственный редактор *к.б.н. Д.В. Наумкин*

Компьютерная верстка *Н.Г. Шавалиева, Н.Р. Леушина*

ISBN 978-5-93214-062-8

© ФГБУ «Государственный заповедник «Басеги», 2012

**МИНИСТЕРСТВО ПРИРОДНЫХ РЕСУРСОВ И  
ЭКОЛОГИИ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ**  
Федеральное государственное бюджетное учреждение  
«Государственный природный заповедник «Басеги»

# **ПРИРОДА БАСЕГ: 30 ЛЕТ ОХРАНЫ И НАУЧНЫХ ИССЛЕДОВАНИЙ**

Сборник статей, посвященный 30-летию  
заповедника «Басеги»

**Пермь 2012**