

На правах рукописи



МИКРЮКОВ

Владимир Сергеевич

ПОПУЛЯЦИОННАЯ ЭКОЛОГИЯ ЭПИФИТНОГО ЛИШАЙНИКА
LOBARIA PULMONARIA (L.) HOFFM. НА ТЕРРИТОРИИ
УРАЛА И СИБИРИ

03.02.08 – экология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Екатеринбург – 2011

Работа выполнена в Учреждении Российской академии наук Институте экологии растений и животных Уральского отделения РАН

Научный руководитель: кандидат биологических наук
Михайлова Ирина Николаевна

Официальные оппоненты: доктор биологических наук, профессор
Васильев Алексей Геннадьевич

кандидат биологических наук
Давыдов Евгений Александрович

Ведущая организация: ГОУ ВПО Марийский государственный университет

Защита состоится «22» ноября 2011 г. в 13:00 часов на заседании диссертационного совета Д 004.005.01 при Институте экологии растений и животных УрО РАН по адресу: 620144, г. Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202.

Факс: (343)260-82-56.

Email: dissovet@ipae.uran.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института экологии растений и животных УрО РАН.

Автореферат разослан «20» октября 2011 г.

Ученый секретарь диссертационного совета,
кандидат биологических наук



Золотарева Н.В.

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность исследования. Объект данного исследования – эпифитный лишайник лобария легочная (*Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm., Lobariaceae, Ascomycotina) относится к видам с сокращающейся численностью; он занесен в Красную книгу России и 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). Эпифитные лишайники, включая *L. pulmonaria*, демонстрируют преференцию в отношении колонизируемых деревьев (Barkman, 1958), однако наиболее предпочтительный для *L. pulmonaria* комплекс черт субстрата до сих пор не выявлен. Также мало информации об отношении данного вида к совместному влиянию абиотических факторов, например, влажности и освещенности. В связи с этим предложенные меры по сокращению рубок леса с целью сохранения исчезающих популяций этого вида представляются недостаточными, а в ряде случаев – не обязательными (Gauslaa *et al.*, 2006).

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.

Результаты многих популяционно-генетических исследований (Mattsson *et al.*, 2009; Werth, 2010) показали, что на генетическую структуру популяций влия-

ет не только пространственная изоляция, но и климатические условия, размеры местообитания, средовые градиенты. Популяции *L. pulmonaria* с обширной, экологически контрастной территории Урала и Западной Сибири предоставляют большие возможности для поиска ответов на вопросы о том, как внешние факторы могут воздействовать на межпопуляционный поток генов и появление локальных адаптаций. Выявление подобных связей служит основой при поиске закономерностей эволюции и прогнозировании путей развития популяций при изменении внешних условий. Кроме того, полученная информация важна для изучения чувствительности и популяционных механизмов устойчивости лишайников к техногенным нагрузкам (Михайлова, Воробейчик, 1999).

Цель и задачи исследования. Цель работы – анализ закономерностей формирования экологической и генетической структуры популяций *L. pulmonaria* на территории Урала и Западной Сибири в локальном и региональном масштабах.

Для достижения цели были поставлены и последовательно решены следующие задачи:

1. Анализ современного видового ареала *L. pulmonaria* на основе собственных и литературных данных, материалов гербариев и баз данных биологических коллекций.
2. Построение карты потенциального видового ареала *L. pulmonaria* на основе моделирования фундаментальной экологической ниши и выявление факторов, лимитирующих распространение *L. pulmonaria* в глобальном масштабе.
3. Анализ экологической приуроченности, размерной и репродуктивной структуры локальных популяций *L. pulmonaria* на территории Урала и Западной Сибири.
4. Характеристика репродуктивных стратегий *L. pulmonaria* в популяциях, обитающих в районах с контрастными климатическими условиями (Северный и Южный Урал).
5. Определение параметров внутри- и межпопуляционной генетической изменчивости микобионта *L. pulmonaria* на территории Урала и Западной Сибири. Выявление возможных факторов, детерминирующих генетическую дифференциацию популяций в региональном пространственном масштабе.
6. Оценка сопряженности внутривидовой пространственно-генетической изменчивости мико- и фотобионта *L. pulmonaria* в популяциях Северного и Южного Урала.

Научная новизна. Впервые с использованием микросателлитных маркеров ДНК на обширном материале исследована генетическая изменчивость лишенообразующего гриба *L. pulmonaria* на территории Урала и Западной Сибири. Проанализирована связь генетической изменчивости с характеристиками (пространственной, размерной и репродуктивной структурами) популяции с учетом влияния различных экологических факторов (климата, параметров форофитов). Проведено сопоставление экологической изменчивости *L. pulmonaria* в разных пространственных масштабах (от локального до регионального). Выявлены разные стратегии распределения статей энергетического баланса изучаемого вида, направляемых на размножение и рост.

Теоретическое и практическое значение: Результаты исследования вносят вклад в популяционную экологию лишайников, в частности – в решение проблемы формирования пространственно-генетической структуры вида, а также заполняют пробелы в знаниях о закономерностях функционирования симбиотических систем. Полученные данные об экологической структуре, внутривидовой генетической разнообразии и межрегиональной дифференциации вида, находящегося под угрозой исчезновения, могут быть использованы при разработке мероприятий по сохранению биоразнообразия. Показаны преимущества совместного использования генетических и экологических подходов при оценке связи между параметрами местообитаний и популяций лишенообразующих грибов.

Основные положения, выносимые на защиту:

1. Современный видовой ареал *L. pulmonaria* существенно уже потенциального. На территории Урала и Западной Сибири *L. pulmonaria* произрастает в районах с отсутствием или минимальной степенью антропогенного воздействия, в пределах которых встречается в широком спектре местообитаний по вариантам ландшафтов, группам формаций лесных сообществ и по видовому составу форофитов.

2. Высокая внутривидовая генетическая изменчивость и слабая дифференциация в региональном масштабе популяций *L. pulmonaria* свидетельствуют об отсутствии в прошлом на территории Урала и Сибири барьеров для потока генов.

3. Пространственно-генетическая структура локальных популяций *L. pulmonaria* во многом зависит от их возраста и вклада полового процесса в

размножение. На ранних стадиях колонизации местообитания горизонтальное распределение потенциальных форофитов слабо влияет на структуру популяций.

Личный вклад автора. Автором лично собрана основная часть полевого материала. Автор лично выполнил лабораторные исследования (генотипирование образцов, определение последовательностей ДНК и состава вторичных метаболитов), весь математический анализ данных, интерпретацию и обобщение полученных результатов.

Апробация работы. Результаты исследования были представлены на четырех конференциях молодых ученых ИЭРиЖ УрО РАН (Екатеринбург, 2008 – 2011); VI симпозиуме Международной ассоциации лихенологии (IAL6, США, 2008); I Международной научной конференции молодых ученых «Фундаментальные и прикладные исследования в биологии» (Донецк, Украина, 2009); II Европейском конгрессе по биологии охраны природы (ЕСВВ, Прага, Чехия, 2009); V Международной конференции «Изучение грибов в биогеоценозах» (Пермь, 2009); III Всероссийской научно-практической конференции «Биологические системы: Устойчивость, принципы и механизмы функционирования» (Н. Тагил, 2010); Международной научно-практической конференции по биологии «Первые Беккеровские Чтения» (Волгоград, 2010).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 10 научных работ, в том числе 1 статья в издании, рекомендованном ВАК РФ.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, 6 глав, выводов, списка литературы и приложений. Работа изложена на 216 страницах, содержит 28 таблиц, 46 рисунков, приложения содержат 46 таблиц и 14 рисунков. Список литературы включает 250 работ, в том числе 215 на иностранных языках.

Благодарности. Автор глубоко признателен к.б.н. И.Н. Михайловой, д.б.н. Е.Л. Воробейчику, к.б.н. М.Р. Трубиной, О.В. Дуле (ИЭРиЖ УрО РАН) за всестороннюю помощь и обсуждение результатов, а также проф. К. Шейдеггеру (C. Scheidegger), Ф. Даль Гранде (F. Dal Grande), И. Видмеру (I. Widmer) и К. Корнехо (C. Cornejo) из Федерального института исследования леса, ландшафта и снега (WSL, Швейцария) за предоставление технической базы для выполнения работы и консультативно-методическую помощь. Автор благодарен к.б.н. Т.Н. Пыстиной (ИБ Коми НЦ УрО РАН) и к.б.н. Е.А. Давыдову (АлтГУ) за предоставление части материала; руководителям и сотрудникам заповедников

«Басеги», «Вишерский», «Малая Сосьва» и «Южно-Уральский», природного парка «Самаровский Чугас» – за содействие при проведении полевых работ.

Работа выполнена при финансовой поддержке Швейцарского национального научного фонда (SNSF, проект SCOPES IB73AO-111137/CS), 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 поддержке Президиума УрО РАН (молодежный проект).

ГЛАВА 1. ЛИТЕРАТУРНЫЙ ОБЗОР

Рассматривается специфика определения таксономической принадлежности, строения и размножения *L. pulmonaria* как симбиотического организма. Описан современный ареал вида и причины его сокращения, рассмотрены опубликованные данные по экологии *L. pulmonaria*. Подробно обсуждается актуальная для экологии лишайников проблема определения популяции и ее элементарной единицы. Рассматриваются современные геоинформационные методы определения потенциального распространения вида, а также особенности использования микросателлитных маркеров ДНК для решения поставленных в работе экологических задач.

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

В настоящей диссертационной работе проанализирован материал, собранный в период 2001 – 2009 гг. в 50 районах Урала и Западной Сибири, как имеющих различный природоохранный статус, так и не находящихся под охраной (Табл. 1). В работу включены как собственные сборы, так и материал, предоставленный другими исследователями. Образцы *L. pulmonaria* из республики Коми (национальный парк «Югыд-Ва» и Печоро-Илычский заповедник) были предоставлены к.б.н. Т.Н. Пыстиной; образцы, собранные в Алтайском крае (заповедник «Тигирекский») и Республике Алтай (Алтайский заповедник), – к.б.н. Е.А. Давыдовым; образцы из Свердловской области (регион Кытлым) – к.б.н. И.Н. Михайловой. Для региона Кытлым И.Н. Михайловой с соавторами (Mikhailova *et al.*, 2005) были проанализированы некоторые аспекты экологии цианобионтных лишайников, не перекрывающиеся с теми вопросами, которые рассматриваются нами. Остальной материал анализируется впервые.

Сбор материала из Свердловской и Челябинской областей, Пермского края (Вишерский государственный природный заповедник, Государственный при-

родный заповедник «Басеги»), Республики Башкортостан (Южно-Уральский государственный природный заповедник), Ханты-Мансийского автономного округа – Югры (Государственный природный заповедник «Малая Сосьва», Природный парк «Самаровский Чугас») осуществлен лично автором в течение 2006 – 2009 гг. Отбор образцов осуществлялся в 3 – 4 точках (экотопах, удаленных друг от друга на 5 км и более) в каждом регионе (территориях, более или менее отграниченных друг от друга и удаленных на 100 км и более). В каждой точке сбора с 20 деревьев отбирали по 3 – 4 таллома *L. pulmonaria* (сначала с 10 ближайших деревьев, расстояние между которыми не превышало 50 – 80 м, затем – с 10 деревьев, удаленных от центральной точки на 100 м и более). Каждое дерево описывали с помощью следующих показателей: GPS-координаты (с точностью до 5 м), высота над уровнем моря, вид форофита, диаметр дерева (в см), его жизнённость, положение в древостое и освещённость местообитания (в баллах), размер колонии *L. pulmonaria* (площадь покрытия талломов, в см²). У каждого образца регистрировали его местоположение на стволе (высота и экспозиция) и стадию развития: стерильная (без репродуктивных структур), соредиозная (на талломе представлены соредии и/или изидиозные соредии), фертильная (с апотециями). В каждом местообитании (за исключением регионов Алтая) сделаны флористические описания (на площадках размером 100 – 400 м²), охарактеризован состав древостоя, определены средний диаметр и высота древесного яруса, обилие видов травяно-кустарничкового яруса (по шкале Друде). Типы леса и растительных сообществ выделены к.б.н. М.Р. Трубиной в соответствии с классификацией В.Н. Сукачева.

Всего было отобрано 1859 фрагментов талломов *L. pulmonaria*. Химический состав вторичных метаболитов (методика по White, James, 1985; система растворителей C) проанализирован у 103 образцов. Для 1764 образцов микобионта и 1559 образцов фотобионта (*Dictyo chloropsis reticulata*) проведено генотипирование с помощью высокоизменчивых микросателлитных локусов. Для микобионта использовано 8 локусов (Walser *et al.*, 2003; Widmer *et al.*, 2010), для фотобионта – 7 (Dal Grande *et al.*, 2009). Последовательности ДНК внутреннего транскрибируемого спейсера (ITS) микобионта получены для 8 образцов. Оценка продукции соредий проведена в 6 популяциях: в лабораторных условиях измеряли воздушно-сухую массу таллома (в каждой популяции по 10 талломов разных размерных классов – от 0.10 до 8 г) и счищенных с него соредий. Основная часть

математических расчетов выполнена в ПО R v.2.13.1 (R Development Core Team, 2011) и STATISTICA v.8.0 (StatSoft Inc.). Генетическую дифференциацию групп образцов оценивали с помощью индекса D_{EST} (Jost, 2008) в ПО DEMEtics v.0.8-3 (Gerlach *et al.*, 2010), компоненты дисперсии генетической дифференциации – в соответствии с иерархическим подходом (Yang, 1998) в ПО hierfstat v.0.04-4 (Goudet, 2005) с использованием четырехуровневой вложенной структуры.

Таблица 1 – Материал исследования

№	Регион	Год	Коллектор	Координаты, °		n
				Широта	Долгота	
1	Коми	2002, 2004	Пыстина Т.Н.	62.7893	56.0470	239
2	Сев. Урал	2006	СД	61.0591	60.1376	259
3	Вишера	2007	СД	60.6309	58.5144	181
4	Кытлым	2001	Михайлова И.Н.	59.3108	59.4470	128
5	Басеги	2008	СД	58.8745	58.4827	72
6	Иремель	2006	СД	54.5973	58.7848	129
7	Юж. Урал 1	2006	СД	54.2195	57.6260	146
8	Юж. Урал 2	2006	СД	53.3248	56.5884	124
9	ХМАО	2007, 2009	СД	61.5519	66.1709	280
10	Алтай 1	2007	Давыдов Е.А.	51.0961	83.3695	145
11	Алтай 2	2007	Давыдов Е.А.	51.6272	87.5596	156

Примечание: СД – собственные данные, n – количество талломов *L. pulmonaria* в выборке

В данной работе мы будем придерживаться «мягкого» определения популяции, предполагая, что любая популяция естественным образом подразделяется на более мелкие группы, а сама входит в более крупные объединения (Гиляров, 1990). Под популяцией у лишайников мы будем понимать группировку особей одного вида, более или менее изолированную в пространстве от других аналогичных совокупностей того же вида, и населяющую определенный экотоп. Совокупность талломов, населяющих единицу субстрата, мы будем рассматривать в качестве субпопуляционной единицы (Scheidegger *et al.*, 1998; Михайлова, 2005).

ГЛАВА 3. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНОВ ИССЛЕДОВАНИЯ

В главе приведена краткая орографическая и климатическая характеристика изученной территории. Проведена классификация регионов исследования по климатическим условиям, в результате которой регионы разделены на 5 групп: 1) Северный Урал и ХМАО; 2) Вишера, Коми, Иремель; 3) Южный Урал 1, Юж-

ный Урал 2, Алтай 2; 4) Кытлым, Алтай 1; 5) Басеги. Выявлено 5 наиболее информативных для классификации переменных: температурная сезонность (стандартное отклонение средненедельных температур), средний диапазон суточных колебаний температуры, среднее количество осадков в самой холодной четверти года, среднее количество осадков в самом сухом месяце и среднее количество осадков в самом влажном месяце года.

ГЛАВА 4. РАСПРОСТРАНЕНИЕ, ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ПРИУРОЧЕННОСТЬ И СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ *L. PULMONARIA*

4.1 Анализ современного распространения вида

С использованием данных о климатических условиях (Hijmans *et al.*, 2005) известных местонахождений вида (для всего ареала) с помощью метода максимальной энтропии (Phillips *et al.*, 2006) определены основные факторы, лимитирующие распространение *L. pulmonaria*. В глобальном масштабе к ним относятся: годовая сумма осадков, минимальная температура самого холодного месяца, средняя температура самой влажной четверти года и количество осадков самой холодной четверти года. Результаты построенной модели географического распространения показывают высокую вероятность присутствия вида на обширной территории суши, однако наблюдаемое распространение существенно уже. Наиболее вероятная причина этого – чувствительность *L. pulmonaria* к антропогенному прессу, который при моделировании был представлен лишь степенью урбанизации территории.

4.2 Приуроченность вида к эколого-фитоценотическим ассоциациям

Изучаемые популяции *L. pulmonaria* Урала и Западной Сибири обитают в лесных сообществах, относящихся к 22 типам леса, расположенных в речных долинах, на выположенных участках водоразделов и горных склонах с различной крутизной и экспозицией. По типу растительных сообществ регионы исследования дифференцируются на две группы: темнохвойная тайга (на территории ХМАО, Северного и Среднего Урала, Иремеля) и широколиственные леса (регионы Южный Урал1 и Южный Урал 2). Полученные результаты подтверждают существующие представления о широком спектре условий, пригодных для обитания *L. pulmonaria* в ненарушенных старовозрастных лесах.

4.3 Оценка экологической приуроченности *L. pulmonaria*

Представлены результаты анализа видового состава и размерных характеристик форофитов, оценки связи размерно-функциональных характеристик субпопуляций *L. pulmonaria* с характеристиками форофитов; а также анализ преференции *L. pulmonaria* при колонизации деревьев. На изучаемой территории 92 % форофитов *L. pulmonaria* представлены лиственными видами: березами (*Betula spp.*), ивами (*Salix spp.*), осинкой (*Populus tremula*), липой (*Tilia cordata*) и рябинами (*Sorbus spp.*), соотношение которых отличается между регионами ($\chi^2 = 290.21$, $df = 20$, $p < 0.01$). Несмотря на высокую встречаемость ели (*Picea obovata*) и пихты (*Abies sibirica*), их колонизация осуществляется только в регионах с наиболее холодным климатом (Коми, Северный Урал и ХМАО), а также на северо-востоке Алтайских гор.

4.4 Размерная и репродуктивная структура популяций

Обсуждаются размерная и репродуктивная структура популяций и их связь с параметрами биотопа. Средний размер субпопуляций *L. pulmonaria* в регионах варьирует от 472 до 1100 см². Связи между климатической или растительной зональностью и проективным покрытием не обнаружено. Наиболее обильный репродуктивный класс субпопуляций во всех регионах – соредиозные (75 – 98 %), доля фертильных колоний изменялась от нуля (Южный Урал 2) до 32 % (Алтай 1), в остальных регионах встречено 1 – 15 % субпопуляций с апотециями.

На примере региона Северный Урал выявлена связь между степенью развития *L. pulmonaria* и экологическими факторами (Микрюков и др., 2010): видом форофита (соредиозных и фертильных субпопуляций больше на лиственных деревьях), размером субпопуляции *L. pulmonaria* (проективное покрытие фертильных субпопуляций больше) и степенью освещенности (в условиях хорошего освещения вероятность образования плодовых тел выше).

На основе данных по массе талломов и продуцируемых ими соредий с использованием ковариационного анализа обнаружено, что продукция соредий отличается между популяциями ($F(5,48) = 2.72$, $p = 0.03$), как между регионами с контрастными климатическими условиями, так и внутри них (Рис. 1, Микрюков и др., 2010). Это свидетельствует о существовании различных репродуктивных стратегий вида – в популяциях Вишера-А и Южный Урал-1В расход ресурсов направлен на высокую продукцию вегетативных диаспор, в остальных популяциях – на увеличение биомассы таллома. Выявленные стратегии представляют

варианты достижения компромисса между расходом энергии на производство большого количества диаспор, их качеством и энергетической обеспеченностью материнских особей в разных условиях обитания.

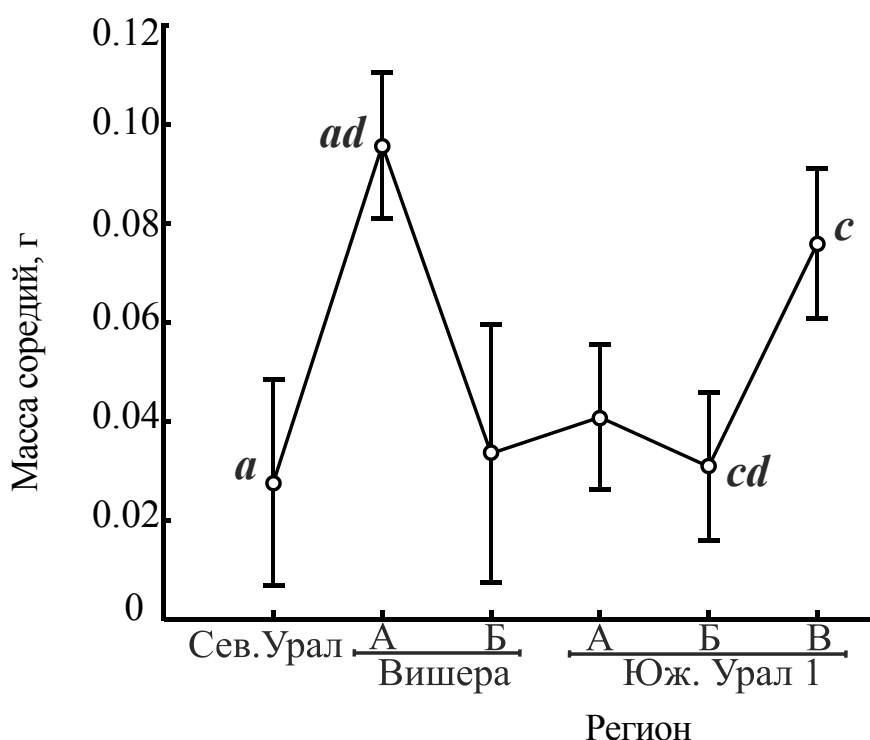


Рисунок 1 – Средняя масса соредий, производимая талломом *L. pulmonaria* массой 2 г. Показаны 95 %-ные доверительные интервалы, $n = 10$. Одинаковые буквы обозначают статистически значимые отличия (тест Тьюки)

ГЛАВА 5. РАЗНООБРАЗИЕ И ГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ *L. PULMONARIA*

5.1 Внутрипопуляционное разнообразие

Используемые генетические маркеры в среднем имели по 16 аллелей на локус для микобионта и 21 – для фотобионта, демонстрируя высокую чувствительность при идентификации генотипов. При исследовании 8 локусов микобионта обнаружено 128 аллелей, 62 из которых относятся к наиболее полиморфному локусу. У фотобионта *L. pulmonaria* обнаружено 152 аллели с более равномерным распределением по локусам.

У микобионта *L. pulmonaria* обнаружено 990 (56 % от общей выборки) различных мультилокусных генотипов (генет). Согласно значениям индекса клонального разнообразия (G/N) наибольшее количество клонов (>20 %) обнаружено в регионах Ирмель, Южный Урал 1 и 2, Алтай 1 (Табл. 2). Низкое значение

генотипической выравненности (E) в регионе Басеги также свидетельствует о существенном вкладе клональной составляющей в данной популяции.

Таблица 2 – Генетическое разнообразие изучаемых регионов (среднее \pm стандартная ошибка, учетная единица – популяция)

Регион	n	G/N	E	G_0/G_e	
Коми	3	0.90 ± 0.05	0.72 ± 0.04	0.90 ± 0.08	
Сев. Урал	7	0.91 ± 0.02	0.52 ± 0.14	0.89 ± 0.03	
Вишера	4	0.85 ± 0.04	0.67 ± 0.12	0.78 ± 0.07	
Кытлым	1	0.88	0.83	0.77	
Басеги	4	0.83 ± 0.04	0.51 ± 0.18	0.77 ± 0.07	
Иремель	3	0.71 ± 0.06	0.78 ± 0.09	0.59 ± 0.07	*
Юж. Урал 1	3	0.73 ± 0.04	0.90 ± 0.01	0.61 ± 0.06	*
Юж. Урал 2	3	0.57 ± 0.05	0.93 ± 0.01	0.44 ± 0.06	*
ХМАО	6	0.86 ± 0.04	0.83 ± 0.07	0.82 ± 0.06	
Алтай 1	4	0.72 ± 0.05	0.86 ± 0.02	0.65 ± 0.06	*
Алтай 2	3	0.86 ± 0.01	0.82 ± 0.01	0.83 ± 0.04	
Общий итог	41	0.81 ± 0.02	0.73 ± 0.04	0.75 ± 0.03	*

Примечание: n – объем выборки, G/N – индекс клонального разнообразия (отношение количества генет к общему количеству индивидуумов), E – генотипическая выравненность (Fager, 1972), G_0/G_e – мера вклада полового процесса в общее разнообразие (* – $p < 0.05$, при нулевой гипотезе о том, что наблюдаемое генотипическое разнообразие (G_0) эквивалентно ожидаемому (G_e) при свободном скрещивании в популяции)

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 талломы, вероятнее всего, относятся к группе регрессивных (например, в регионе Южный Урал 2). Популяции с промежуточными значениями генотипического разнообразия и средним (для вида) количеством субпопуляций с апотециями (например, Иремель, Басеги и Южный Урал 1) – стабильные, т.е. находящиеся на стадии самоподдержания за счет освоения оставшихся неколонизированными потенциальных местообитаний в пределах фитоценоза. К группе колонизирующих популяций (Коми, Северный Урал, Вишера, Кытлым, ХМАО и Алтай 2) отнесены активно расселяющиеся посредством интенсивного образования генеративных спор или представляющие собой ранние стадии существования на недавно колонизированных участках.

5.2 Дифференциация популяций

5.2.1 Химический состав вторичных метаболитов. В ходе предварительного анализа выявлено, что у *L. pulmonaria* все лопасти в пределах таллома содержат одинаковые лишайниковые кислоты. Для определения соотношения различных хеморас (хемораса-I содержит телофоровую и норстиктовую кислоты; хемораса-II в дополнение включает стиктовую и констиктовую кислоты; Yoshimura, 1971) в популяциях *L. pulmonaria* были отобраны 52 индивидуума (все талломы представлены различными генотипами) из географически удаленных друг от друга регионов (Алтай 1, Северный Урал и Южный Урал 2). В каждом регионе обнаружены обе хеморасы *L. pulmonaria*, соотношение которых различно: с изменением климатических условий в сторону более теплых увеличивалась доля первой хеморасы. Согласно оценке степени генетической дифференциации хеморас *L. pulmonaria* (на основании последовательностей ITS) межрегиональная изменчивость больше изменчивости между хеморасами.

5.2.2 Генетическая дифференциация популяций. В результате оценки межрегиональных генетических различий между популяциями *L. pulmonaria* получены невысокие значения индексов дифференциации (D_{EST}): 0.059 ± 0.007 (среднее \pm ошибка). Выявлено три кластера, внутри которых генетическая дифференциация между регионами не значима статистически: 1) Коми, Северный Урал, Вишера, Кытлым, Басеги и ХМАО; 2) Алтай1 и 2, Иремель и Южный Урал 1; 3) Южный Урал 2 (наиболее отдален от других групп, D_{EST} : 0.158 ± 0.012).

С помощью метода Байесовской кластеризации индивидуумов (Pritchard *et al.*, 2000) установлен четкий сигнал, свидетельствующий о том, что вся выборка может быть представлена тремя генетически гомогенными группами. Соотношения индивидуумов, принадлежащих к разным группам, различаются в зависимости от региона произрастания *L. pulmonaria*: $\chi^2 = 869.0$, $df = 20$, $p \ll 0.0001$ (Рис. 2). Популяции Южного Урала (регионы Иремель, Южный Урал 1 и Южный Урал 2) наиболее четко дифференцированы от остальных популяций. Возможной причиной может быть восстановление ареала вида после оледенения из различных рефугиумов, а также пространственное разделение путей колонизации разных географических регионов.

Оценка распределения разнообразия внутри и между различными уровнями группировки индивидуумов (от форофита до региона) *L. pulmonaria* выполнена с помощью иерархического анализа молекулярной дисперсии (AMOVA).

Несмотря на значимое влияние почти всех уровней, их вклад в общую изменчивость невелик (2 – 5 %), более 90 % общей изменчивости приходится на изменчивость индивидуумов. Вероятно, в прошлом данный вид был представлен обширными популяциями, между которыми осуществлялся интенсивный поток генов. Наблюдаемая картина также обусловлена длительностью жизненного цикла *L. pulmonaria* и низкой скоростью колонизации новых местообитаний.

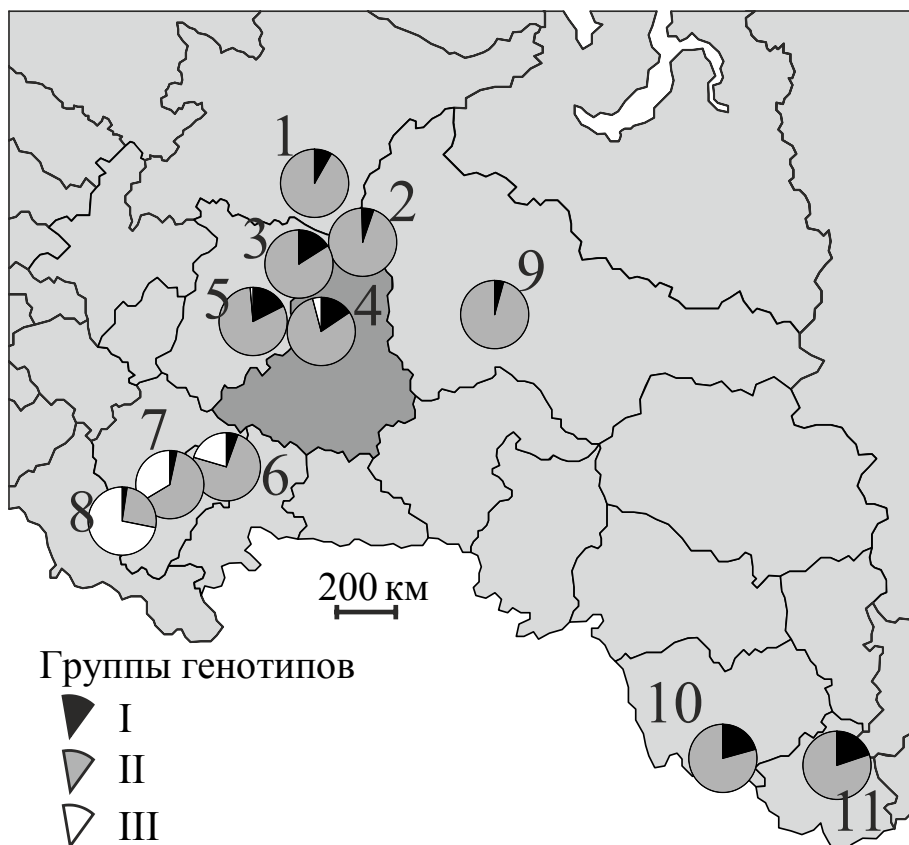


Рисунок 2 – Карта районов исследования и частотное распределение групп генотипов *L. pulmonaria* в зависимости от региона (номера регионов – см. Табл. 1). Свердловская область выделена темно-серым цветом

5.3 Связь генетической изменчивости с экологическими факторами

Проведен анализ зависимости изменчивости генотипов мико- и фотобионтов *L. pulmonaria* от вида форофита. Связь межпопуляционной генетической изменчивости с видовой принадлежностью форофитов обусловлена межрегиональными отличиями по составу древостоя и менее выражена для микобионта, что свидетельствует о важной роли симбиотической водоросли в дифференциации популяций *L. pulmonaria*.

Для определения связи генетической дифференциации изучаемых регионов с факторами окружающей среды были выбраны 15 предикторов, наиболее

сильно влияющих на распространение *L. pulmonaria* в глобальном масштабе (раздел 4.1) и наиболее информативных для классификации регионов (раздел 3.2), а также географические координаты и высота местности. По результатам моделирования межрегиональные климатические различия не объясняют межпопуляционной генетической дифференциации микобионта.

ГЛАВА 6. МИКРОМАСШТАБНАЯ ПРОСТРАНСТВЕННАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ *L. PULMONARIA*

6.1 Пространственно-генетическая структура популяций

Для определения доминирующего типа передачи симбионтов *L. pulmonaria* мы сравнивали пары разных генотипов фотобионта, связанных с одинаковыми генотипами микобионта. Распределение генетических расстояний в популяции региона Кытлым наиболее близко к биномиальному, в популяции региона Иремель – к геометрическому (Рис. 3). Исходя из этого можно предположить, что популяция из региона Кытлым недавно заселила данную территорию с помощью половых спор гриба, восстановивших симбиоз (релихенизация) с локальной популяцией зеленой водоросли, не имеющей пространственной структурированности. Популяция из региона Иремель – более зрелая, где успешно прошла колонизация ближайших деревьев-форофитов вегетативным путем.

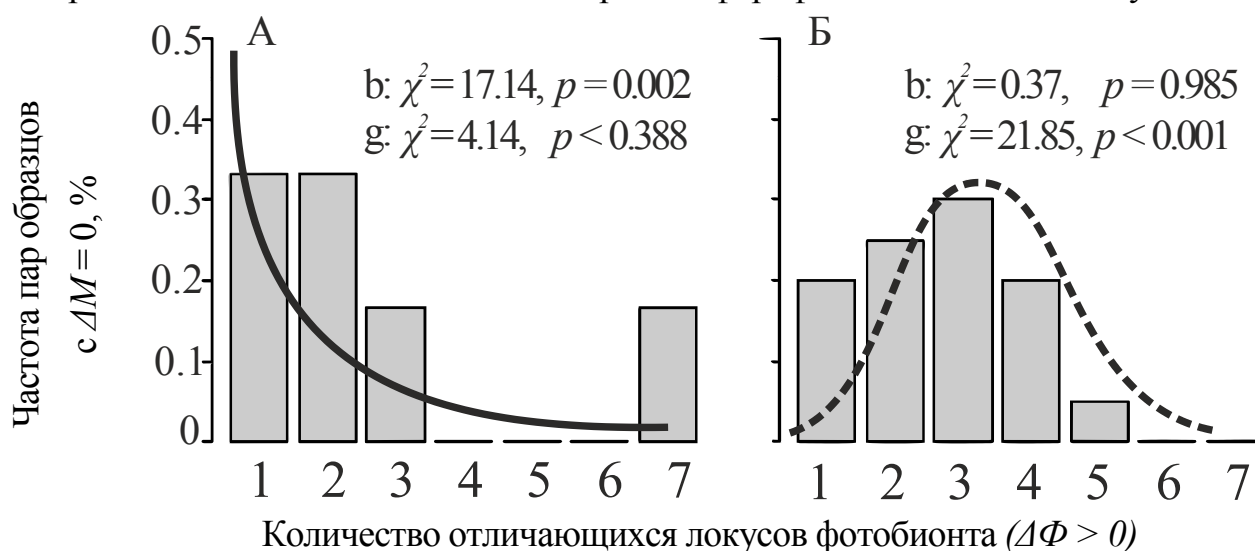


Рисунок 3 – Частотные распределения количества отличающихся локусов фотобионтов ($\Delta\Phi$), ассоциированных с одинаковыми генотипами микобионта ($\Delta M = 0$), в регионах Иремель (А, $n = 8$) и Кытлым (Б, $n = 24$). Сплошная линия обозначает ожидаемое распределение при доминировании бесполого размножения микобионта (b – биномиальное), пунктир – полового (с последующим процессом релихенизации, g – геометрическое); $df(\chi^2) = 4$

6.2 Пространственная структурированность популяций

В регионе Кытлым на наиболее выровненной по экологическим условиям пробной площади, где в качестве форофита для *L. pulmonaria* выступает почти исключительно осина (*Populus tremula*), проведен анализ связи между пространственной структурой потенциальных форофитов и *L. pulmonaria*.

Для осины характерно контагиозное распределение, в то время как для *L. pulmonaria* – случайное. Анализ сопряженности между пространственной структурой потенциальных и колонизированных форофитов выявил значимую, но слабую связь между данными параметрами (коэффициент ранговой корреляции Кендалла $\tau = 0.22$, $p < 0.01$). Без учета информации о возрасте популяции, данный факт противоречил бы теоретическим взглядам, согласно которым, на участке с высокой плотностью потенциальных форофитов вид должен активнее колонизировать ближайшие деревья с помощью вегетативных диаспор. В этом случае был бы неизбежен «каскад предположений» относительно причин несостоявшейся колонизации доступных потенциальных форофитов.

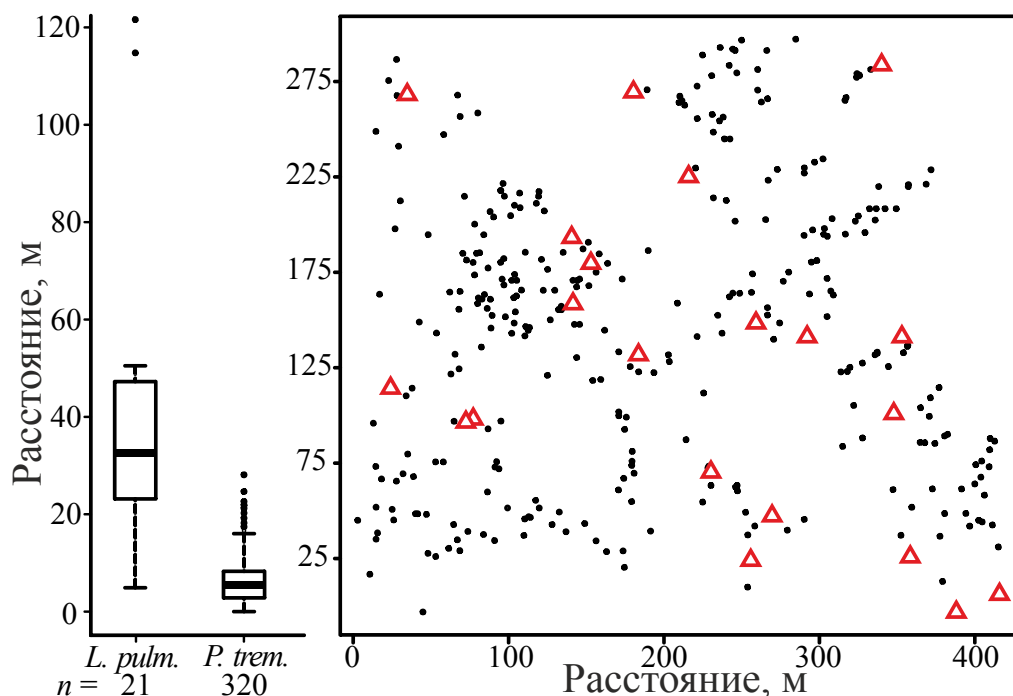


Рисунок 4 – Распределение географических расстояний до ближайшего соседа (медиана, квантили, усы – значения, входящие в 4 межквартильных размаха) на пробной площади в зависимости от статуса дерева (треугольник – колонизировано *L. pulmonaria*, точка – неколонизировано)

ВЫВОДЫ

1. Современный видовой ареал *Lobaria pulmonaria* существенно уже потенциального. К основным факторам, лимитирующим потенциальное распространение *L. pulmonaria* в глобальном масштабе, относятся: годовая сумма осадков, минимальная температура самого холодного месяца, средняя температура самой влажной четверти года и количество осадков самой холодной четверти года.

2. На территории Урала и Западной Сибири *L. pulmonaria* произрастает в районах с отсутствием или минимальной степенью антропогенного воздействия, в пределах которых встречается в широком спектре местообитаний как по вариантам ландшафтов (от пойменных участков до горных склонов), группам формаций лесных сообществ (от темнохвойных до широколиственных лесов), так и по видовому составу форофитов, преимущественно представленных лиственными деревьями (в северных районах *L. pulmonaria* также заселяет хвойные).

3. У *L. pulmonaria* существуют две стратегии распределения статей энергетического баланса, расходуемых на формирование структур вегетативного размножения и рост таллома. Первая направлена на быстрое увеличение численности популяции и колонизацию ближайших новых субстратов, вторая – на быстрый рост материнских талломов и увеличение площади субпопуляции на уже колонизированном форофите.

4. Несмотря на преимущественно вегетативное размножение, уровень изменчивости микросателлитных локусов мико- и фотобионта *L. pulmonaria* очень высок. Наибольшая генетическая изменчивость наблюдается в тех локальных популяциях, для которых характерен большой вклад полового процесса в размножение микобионта.

5. Генетическая дифференциация популяций *L. pulmonaria* в региональном масштабе выражена слабо: более 90 % общей дисперсии приходится на изменчивость индивидуумов в пределах локальной популяции. Такая структура изменчивости может свидетельствовать о том, что в прошлом на территории Урала и Западной Сибири отсутствовали какие-либо барьеры для потока генов.

6. Пространственно-генетическая структура популяции *L. pulmonaria* во многом зависит от ее возраста и вклада полового процесса в размножение, ко-

торые можно определить не только по функционально-возрастным характеристикам субпопуляций, но и на основании анализа сопряженности генетической изменчивости мико- и фотобионта. На ранних этапах колонизации местообитаний (по крайней мере, посредством генеративных спор) горизонтальное распределение потенциальных форофитов оказывает слабое влияние на структуру популяции *L. pulmonaria*.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ
В издании, рекомендованном ВАК РФ:

1. **Микрюков В.С.**, Михайлова И.Н., Шейдеггер К. Репродуктивные параметры *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm на Урале // Экология. 2010. № 6. С. 420–424.

В других изданиях:

2. **Mikryukov V.S.**, Widmer I., Mikhailova I.N., Scheidegger C. Genetic structure of *Lobaria pulmonaria* populations in the Ural Mountains (Russia) studied with microsatellites // Biology of lichens and bryophytes: The 6th IAL Symp. and Annual ABLIS Meeting, Jul. 13 – 19, 2008 / Amer. Bryological and Lichenological Soc. and the Int. Assoc. for Lichenology. Asilomar, USA, 2008. P. 45.

3. **Микрюков В.С.** Популяционная структура эпифитного лишайника *Lobaria pulmonaria* на Урале // Биосфера Земли: прошлое, настоящее и будущее: материалы конф. молодых ученых, 21–25 апр. 2008 г. Екатеринбург, 2008. С. 129–138.

4. **Микрюков В.С.** Генетическая структура популяций эпифитного лишайника *Lobaria pulmonaria* на Урале // Фундаментальные и прикладные исследования в биологии: материалы I междунар. науч. конф. студентов, аспирантов и молодых ученых, 23 – 26 февр. 2009 г. Донецк, 2009. № 1. С. 81–82.

5. **Микрюков В.С.** Структура популяций лишайника *Lobaria pulmonaria* на Северном Урале // Эволюционная и популяционная экология: материалы конф. молодых ученых, 30 марта – 3 апр. 2009 г. Екатеринбург, 2009. С. 114–121.

6. Widmer I., Dal Grande F., **Mikryukov V.**, Keller C., Scheidegger C. Coevolutionary history of a lichen symbiosis in Europe and its implication for conservation strategies // Conservation biology and beyond – from science to practice:

2nd Europ. Congr. of Conservation Biology, Sept. 01 – 05, 2009. Prague, 2009. P. 119.

7. **Микрюков В.С.** Генетическая структура популяций эпифитного лишайника *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. на Урале // Изучение грибов в биогеоценозах: материалы V междунар. науч. конф., 7 – 13 сент. 2009 г. Пермь, 2009. С. 302–305.

8. **Микрюков В.С.** Пространственно-генетическая структура мико- и фотобионтов эпифитного лишайника *Lobaria pulmonaria* на Северном Урале // Биологические системы – устойчивость, принципы и механизмы функционирования: материалы III всерос. науч.-практ. конф. 1 – 5 марта, 2010. Н. Тагил, 2010. Ч. 2. С. 52–56.

9. **Микрюков В.С.** Динамика и пространственно-генетическая структура лишайникового симбиоза в популяциях *Lobaria pulmonaria* // Экология от южных гор до северных морей: материалы всерос. конф. молодых ученых, 19 – 23 апр. 2010 г. Екатеринбург, 2010. С. 107–114.

10. **Микрюков В.С.** Пространственно-генетическая структура популяции *Lobaria pulmonaria* на Северном Урале // Первые Беккеровские чтения: материалы междунар. науч.-практ. конф. по биологии, ветеринарии и медико-биол. пробл., 27 – 29 мая, 2010 г. Волгоград, 2010. № 2. С. 280–282.

Подписано в печать 06.10.2011 г. Формат 60×84 1/16
Усл. печ. л. 1,0 Тираж 100 экз. Заказ № 68

Отпечатано в типографии «Копирус»

620102 г. Екатеринбург, улица Белореченская, 17 к1, тел. (343) 234-22-67