

**АНАЛИЗ СУБПОПУЛЯЦИОННЫХ СТРУКТУР
ЭПИФИТНЫХ ЛИШАЙНИКОВ
(НА ПРИМЕРЕ *LOBARIA PULMONARIA* (L.) HOFFM.)**

И.Н. Михайлова

Институт экологии растений и животных УрО РАН

Размерная и функционально-возрастная структура ценопопуляции редкого вида лишайника *Lobaria pulmonaria* исследована в среднетаежных лесах Северного Урала. Предложенные методы описания структуры популяции, основанные на стадии развития и репродуктивном статусе индивидуальных талломов и их группировок (субпопуляций), позволили сделать вывод о текущем состоянии и перспективах развития популяции.

Ключевые слова: эпифитные лишайники, *Lobaria pulmonaria*, популяции, субпопуляционные структуры.

Введение

Популяционный уровень организации лишайнобиоты привлекает все большее внимание специалистов в области экологии лишайников. Исследования численности и структуры популяций лишайников в разных экологических условиях могут пролить свет на причины субстратной и фитоценотической приуроченности лишайников (Gauslaa, 1997; Rhoades, 1983), а также на популяционные механизмы устойчивости/чувствительности лишайников к техногенным нагрузкам (Михайлова, Воробейчик, 1999; Суетина, 2001). Исследования структуры популяций редких и исчезающих видов лишайников являются необходимой основой для прогнозирования их будущего и разработки стратегии охраны (Истомина, 1996; Scheidegger, Goward, 2002).

Основной методологической проблемой популяционных исследований в лихенологии является определение объема элементарной внутривидовой единицы, являющейся аналогом особи у других групп организмов. В настоящее время можно выделить два основных подхода к решению этой проблемы. В первом случае за элементарную единицу принимается таллом, который на момент исследования визуально регистрируется как дискретное образование (Истомина, 1996; Михайлова, Воробейчик, 1999; Суетина, 2001; Gauslaa, 1997; Rhoades, 1983; и др.). Естественно, этот подход может быть применен только к видам, образующим дискретные талломы (многие листоватые виды, некоторые накипные и кустистые). Несмотря на существенные ограничения, этот подход на настоящий момент является преобладающим. Последователи второго подхода за элементарную единицу принимают так называемый «функциональный индивидуум», то есть совокупность талломов изучаемого вида, населяющих единицу субстрата (например, ствол дерева) (Scheidegger, Goward, 2002). Этот подход более универсален и может быть применен ко многим эпифитным и эпиксильным лишайникам, у которых трудно выделить индивидуальные талломы. Однако авторы подхода не пред-

ложили методов оценки репродуктивного статуса «функциональных индивидуумов»; при построении моделей развития популяции все «функциональные индивидуумы» признаются равнозначными (Scheidegger et al., 1998).

Необходимо отметить, что единственное на сегодняшний день определение популяции лишайников (Fahselt, 1996) является «безразмерным»: популяция определяется как локальная группа талломов одного вида, более или менее пространственно отделенная от других таких групп. Совершенно очевидно, что при таком определении фактический объем популяции определяется масштабом и целями исследования: в качестве локальной группы могут выступать талломы, заселяющие один ствол дерева, его крону или отдельную ветвь; талломы в пределах одного фитоценоза или в пределах конкретного более или менее обширного географического региона.

Как и в популяциях других организмов, в популяциях лишайников можно выделить некие субпопуляционные группировки, обладающие большей генетической гомогенностью по сравнению с популяцией в целом (Scheidegger, Goward, 2002). При исследовании популяции лишайников в пределах фитоценоза (т.е., ценопопуляции) в качестве субпопуляций логично выделить естественно существующие группировки — конспецифичные талломы, населяющие один ствол дерева. В этом случае субпопуляция соответствует «функциональному индивидууму».

Целью данной работы является разработка методики анализа субпопуляционных структур эпифитных лишайников, позволяющей оценивать репродуктивный потенциал популяции и прогнозировать перспективы ее развития.

Район исследований. Исследования проведены на Северном Урале, в подзоне средней тайги (Колесников и др., 1973), в районе п. Кытлым Свердловской области (59°28'N, 59°14'E). Климат умеренно континентальный, годовое количество осадков 492 мм. Среднегодовая температура — 0,2°C, средняя температура января и июля составляет соответственно –16,4°C и +13,9°C. Продолжительность безморозного периода — 96 дней (Справочник..., 1965, 1968).

Пробная площадь расположена на высоте 460 м над у.м., в нижней части западного склона г. Первый Бугор (931 м над у.м.). Древостой представлен *Picea obovata*, *Abies sibirica*, *Pinus sibirica*, *Populus tremula* и *Betula pubescens* со средним возрастом около 120 лет. Почва хорошо дренированная, глубокая и каменистая; классифицирована как бурая горно-лесная (Фирсова, 1977). В напочвенном покрове доминируют *Vaccinium myrtillus*, *Oxalis acetosella*, *Calamagrostis obtusata*, *Pleurozium schreberi* и *Hylocomium splendens*. В эпифитном лишайниковом покрове представлены виды, часто упоминающиеся как индикаторы старовозрастных лесов (в том числе цианобионтные виды *Collema subflaccidum*, *Leptogium intermedium*, *L.saturninum*, *Nephroma parile*, *N.resupinatum*) (Kuusinen, 1996; Rose, 1976; Sillett, McCune, 1998).

Объект и методы исследований. Объект исследования — крупный листоватый лишайник *Lobaria pulmonaria* — распространен в Европе, Африке, Северной Америке и Азии (Yoshimura, 1971). Вид крайне чувствителен к любому типу антропогенного воздействия; в умеренном климате приурочен к старовозрастным лесам и является признанным индикатором экологической непрерывности местобитания (Gauslaa, 1994; Rose, 1992). С середины XX века в Европе отмечается стремительное сокращение популяций *L.pulmonaria*, в результате чего вид был включен в Красные книги России и многих европейских государств (Scheidegger et al., 1998).

Размножение и распространение *L.pulmonaria* происходит преимущественно с помощью вегетативных диаспор — соредий, развивающихся сначала по краям лопастей, а впоследствии и на их верхней поверхности. На старых, отмирающих участках талломов развиваются изидии, разрастающиеся в лобули (регенеративные структуры, не способные к распространению). Споры полового размножения формируются на старых талломах в апотециях (Scheidegger et al., 1998). Высказано предположение о гетероталличности данного вида, то есть о формировании апотециев только в генетически гетерогенных популяциях (Zoller et al., 1999).

На участке 500x200 м были зарегистрированы все деревья с *L.pulmonaria* (54 *Populus tremula*, 1 *Betula pubescens*, и 1 *Salix* sp.). На каждом дереве выполнено описание всех талломов *L.pulmonaria* (всего 710 талломов). Для каждого таллома указано его местоположение на стволе (высота и экспозиция), а также следующие характеристики: максимальный линейный размер (в дальнейшем — длина), обилие маргинальных и ламинальных соралей (в 3-балльной шкале), наличие и количество апотециев, присутствие изидий и лобулей, а также наличие некротических пятен и разрушенных участков таллома (в % от площади таллома). На основе перечисленных параметров каждый таллом был отнесен к одной из следующих функционально-возрастных групп: 1) стерильные (*st*), без репродуктивных структур; 2) гипосоредиозные (*s1*), с маргинальными сораями; 3) мезосоредиозные (*s2*), с обильными маргинальными и единичными ламинальными сораями; 4) гиперсоредиозные (*s3*), с обильными ламинальными сораями; 5) субсенильные (*s/sen*), частично разрушенные в центре с регенеративными структурами на старых лопастях; 6) сенильные (*sen*) — единичные отмирающие лопасти (площадью менее 10 см²), с регенеративными структурами, образовавшиеся в результате распада крупного таллома; 7) фертильные (*fert*), с апотециями. Внутри группы стерильных талломов были выделены талломы, образовавшиеся из соредий (1a), и талломы, образовавшиеся из регенеративных структур или в результате распада субсенильного таллома (1б). Названия соредиозных групп аналогичны предложенным для обозначения возрастных состояний талломов *Hypogymnia physodes* (Михайлова, Воробейчик, 1999).

Для обозначения совокупности талломов, населяющих один ствол дерева, нами в данной работе применяется термин субпопуляция (Scheidegger et al., 1998). Исходя из спектра функционально-возрастных групп талломов *L.pulmonaria* и схемы расположения талломов на стволе (последнее необходимо для косвенной оценки родственных связей между талломами), были выделены следующие типы субпопуляций (N — общее количество талломов в субпопуляции, N_i — количество талломов i -й функционально-возрастной группы):

1) колонизирующая (*col*): $N = N_{1a} + N_2 + N_3$. Представлена стерильными, гипо- и мезосоредиозными талломами, развившимися в результате заноса диаспор (однократный занос одной или нескольких диаспор или несколько независимых заносов);

2) растущая (*ext*): $(N_1 + N_2) > (N_3 + N_4 + N_5 + N_6 + N_7)$, $N_{1a} > N_{1b}$. Талломы-пионеры продуцируют диаспоры, успешно развивающиеся на этом же форофите;

3) стабильная (*st*): $(N_1 + N_2) \leq (N_3 + N_4 + N_5 + N_6 + N_7)$. Количество реальных продуцентов диаспор превышает или равно количеству новообразованных талломов;

4) ложнорастущая (*ps-ext*): $(N_1 + N_2) > (N_3 + N_4 + N_5 + N_6 + N_7)$ и $N_{1a} \leq N_{1b}$. Субсенильные талломы отмирают в центральной части, в результате чего образуются отдельные лопасти разного репродуктивного статуса. Новые талломы образуются

преимущественно из регенеративных структур или при разрушении старых талломов;

5) регрессивная (*retr*): $(N_1+N_2)=0$. Возобновление в субпопуляции не происходит.

Для оценки плотности популяции использовано количество талломов на стволе дерева.

Результаты. Плотность исследуемой популяции (рис. 1) довольно низка. Количество талломов на стволе варьирует от 1 до 96, при этом субпопуляции 71,4% стволов представлены менее чем 10 талломами. На 23,2% стволов обнаружено по одному таллomu.

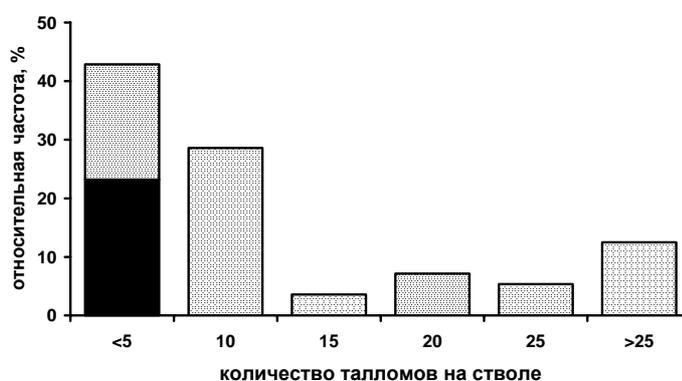


Рис. 1. Частотное распределение количества талломов *L.pulmonaria* на стволах деревьев. Черным цветом показана частота деревьев, на которых обнаружено по одному таллomu

Размерная структура популяции (рис. 2) свидетельствует о преобладании мелких (до 2 см) талломов. Минимальные и максимальные значения равны 0,2 и 39,0 см соответственно. Талломы размером более 20 см единичны. Форма частотного распределения длины талломов близка к экспоненциальной, однако применение точных критериев согласия для непрерывного распределения приводит к необходимости отвергнуть эту гипотезу (статистика Колмогорова–Смирнова отличается от 0 при $p<0,01$).

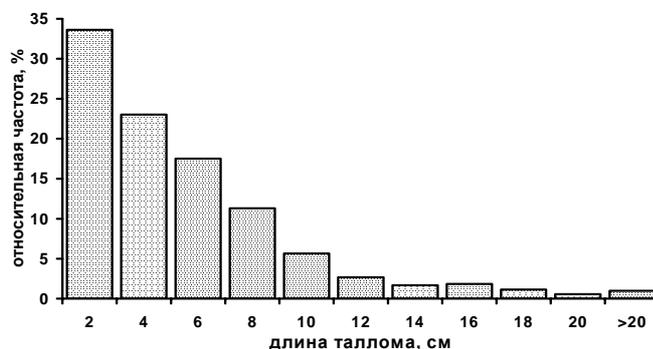


Рис. 2. Частотное распределение длины талломов *L.pulmonaria*

Зависимость спектра функционально-возрастных групп от размеров таллома показана на рис. 3. С увеличением длины талломов происходит закономерное изменение спектра: доминирование стерильных талломов сменяется на преобладание соредиозных, а в группе самых крупных талломов — на преобладание субсенильных. Увеличивается также доля фертильных талломов. Сенильные талломы, представляющие собой отдельные отмирающие нижние лопасти, отмечены в наименьших размерных интервалах.

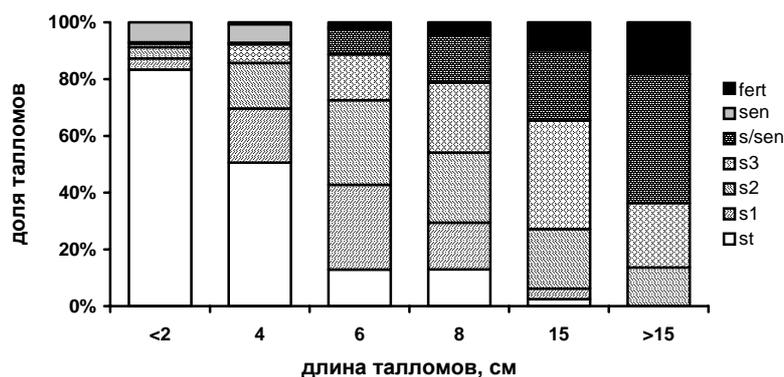


Рис. 3. Зависимость спектра функционально-возрастных групп от размеров таллома. Нумерацию групп см. в разделе «Объект и методика исследований»

В спектре функционально-возрастных групп доминируют стерильные талломы (44,6%), среди которых преобладают развившиеся из соредий (рис. 4). Доля талломов «старших» групп закономерно снижается с увеличением возраста таллома. Только 2,8% талломов продуцируют споры полового размножения.

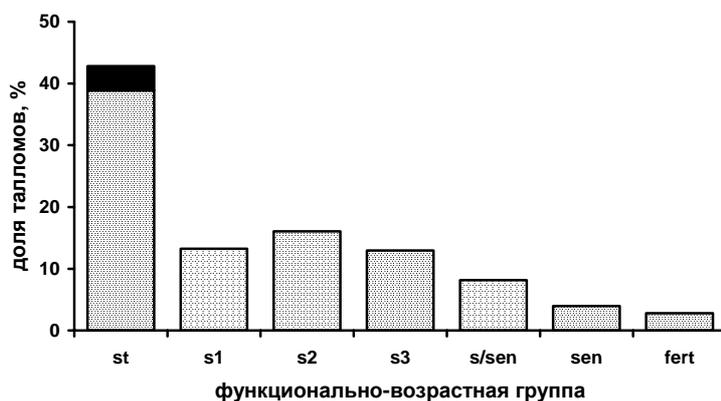


Рис. 4. Спектр функционально-возрастных групп талломов в популяции *L.pulmonaria*. Обозначения групп см. в разделе «Объект и методика исследований». Среди доли стерильных талломов черным цветом показана доля талломов, образовавшихся из регенеративных структур или при распаде субсенильных талломов

В спектре типов субпопуляций (рис. 5) преобладают колонизирующие субпопуляции. Почти половина из них (9 из 20) представлены одиночными талломами. О происхождении остальных колонизирующих субпопуляций, состоящих из 2–10 талломов, можно строить предположения исходя из рисунков расположения талломов на стволе. Так, 6 субпопуляций являются, вероятно, результатами однократного заноса группы диаспор, о чем свидетельствует групповое расположение молодых талломов на стволе, а 5 образованы в результате двух независимых заносов (можно различить две пространственно отграниченные группы молодых талломов).

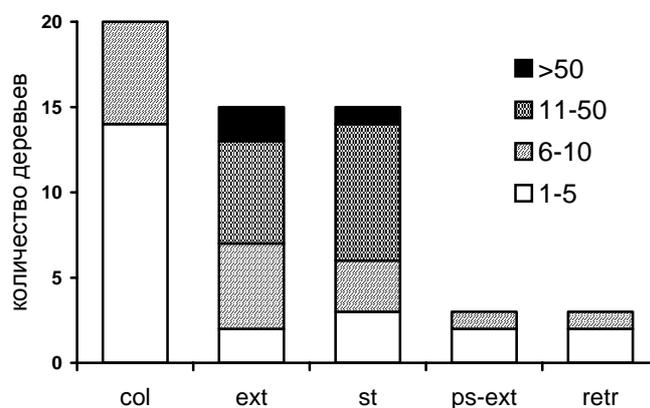


Рис. 5. Спектр субпопуляций *L. pulmonaria*. Штриховкой показаны размеры субпопуляций (число талломов на ствол). Обозначения типов субпопуляций см. в разделе «Объект и методика исследований»

Растущие субпопуляции довольно неоднородны по размеру. В их число входят как малые субпопуляции, находящиеся в начале роста, так и наиболее многочисленные из обнаруженных, представленные 88 и 96 талломами. Так же неоднородны по размеру и стабильные популяции.

Наименее представлены регрессивные и ложнорастущие субпопуляции. Как и колонизирующие субпопуляции, они состоят из небольшого (< 10) количества талломов. Две регрессивные субпопуляции состоят из одиночных талломов, что свидетельствует о том, что, несмотря на успешное развитие первично занесенной диаспоры, самоподдержание субпопуляции оказалось невозможным.

Обсуждение результатов. Размерная и функционально-возрастная структура популяции. В связи с проблематичностью определения абсолютного возраста талломов листоватых лишайников (предложены только косвенные методы его оценки по приросту (Armstrong, 1976) и по возрасту субстрата (Degelius, 1964; Hale, 1974; Nienburg, 1919, цит. по: Hale, 1973)), для исследования структуры популяций лишайников обычно используют маркеры возраста: линейные размеры, площадь поверхности или массу талломов (Истомина, 1996; Михайлова, Воробейчик, 1999; Суетина, 2001; Gauslaa, 1997; Rhoades, 1983). Однако *L. pulmonaria* принадлежит к группе лишайников, у которых зависимость между размером таллома и возрастом далеко не однозначна. Это связано с уже упоминавшимися особенно-

стями жизненного цикла: старые талломы отмирают в центральной и нижней частях, в результате чего образуются многочисленные лопасти небольшого размера, но несущие хорошо развитые репродуктивные и/или регенеративные структуры. Результатом этого является наличие сенильных талломов в двух наименьших размерных градациях (рис. 3). Поэтому к трактовке размерной структуры популяций необходимо подходить с осторожностью. Само по себе преобладание мелких талломов в данном случае не является доказательством «молодости» популяции ни в абсолютном, ни в биологическом смысле. Заключение о биологическом возрасте популяции можно сделать только с привлечением данных о функционально-возрастных состояниях талломов.

Для оценки **функционально-возрастной структуры** популяций лишайников были предложены методы выделения групп, отражающих биологический возраст талломов (Михайлова, Воробейчик, 1999; Суетина, 2001). Функционально-возрастные (онтогенетические) состояния талломов являются в некоторой степени аналогами возрастных состояний высших растений, выделяемых последователями школы А.А. Уранова.

За основу для выделения функционально-возрастных групп в популяции *L.pulmonaria* нами была взята степень развития репродуктивных и регенеративных структур, которая является показателем репродуктивного статуса таллома, его биологического возраста и перспектив его дальнейшего развития. Спектр функционально-возрастных групп свидетельствует о преобладании в исследуемой популяции молодых (с точки зрения их биологического возраста) талломов, ведущих происхождение от соредий. «Молодость» популяции может свидетельствовать либо о высокой смертности взрослых талломов в стабильной популяции, либо о действительной (календарной) молодости популяции, находящейся в процессе заселения нового местообитания. Исходя из имеющихся сведений о биологии *L.pulmonaria*, первое объяснение представляется маловероятным. Известно, что взрослые талломы этого вида обладают сильной конкурентоспособностью по отношению к другим видам лишайников и эпифитным мхам. Слабым звеном в жизненном цикле *L.pulmonaria* является процесс заселения новых поверхностей: во-первых, из-за малого расстояния переноса диаспор, и, во-вторых, вследствие крайне низкого процента выживаемости соредий, уже достигших нового субстрата (Scheidegger, 1995; Walser et al., 2001). Именно это (низкая эффективность репродукции) в сочетании с медленными темпами роста и развития талломов является основной причиной приуроченности вида к старовозрастным лесам с низкой частотой катастрофических для вида событий (рубок, пожаров, ветровалов и т.п.).

Субпопуляционные структуры. Степень генетической гомогенности этих группировок может различаться в зависимости от способа репродукции вида и гомогенности заносимых диаспор. Для видов с преобладанием вегетативного воспроизводства, к числу которых относится *L.pulmonaria*, весьма велика вероятность образования клональных субпопуляций. В изученной нами популяции из 20 колонизирующих субпопуляций 15 сформировались в результате однократного заноса диаспор, причем в 9 из них развился только один таллом. Естественно, без результатов молекулярно-генетических исследований мы не можем однозначно утверждать, что одновременность поступления диаспор на форофит автоматически означает их генетическую гомогенность. Более того, групповое расположение талломов на стволе нельзя рассматривать как абсолютное доказательство общности их происхождения. Тем не менее, совершенно очевидно, что минимум 9 из 20

субпопуляций имеют реальные шансы развиваться как клональные (при отсутствии последующих заносов извне).

Формирование субпопуляций. Схема возможных путей формирования субпопуляций показана на рис. 6. Колонизирующая субпопуляция возникает при успешном прорастании и развитии диаспоры (или нескольких диаспор), занесенных извне. Успешно развивающийся таллом формирует соредии, значительная часть которых попадает на тот же ствол. При условии их успешного прорастания образуется растущая субпопуляция. Если развития соредий не происходит, талломы колонизирующей субпопуляции с возрастом начинают разрушаться с образованием многочисленных более или менее мелких лопастей разного репродуктивного статуса — возникает либо ложнорастущая, либо регрессивная субпопуляция. Растущая субпопуляция переходит в стабильную в результате старения талломов и уменьшения свободного пространства на стволе (что препятствует образованию молодых талломов из диаспор). Дальнейшим этапом развития стабильной субпопуляции является ее переход в ложнорастущую — в отличие от показанного выше механизма образования ложнорастущей популяции, этот переход представляется более «благополучным», так как не является следствием недостаточности репродуктивного потенциала, а лишь отражает определенный этап в развитии талломов *L.pulmonaria*. Дальнейшая судьба субпопуляции, занимающей все доступное пространство на стволе, представляется в виде обратимых переходов между ложнорастущим и стабильным состоянием.

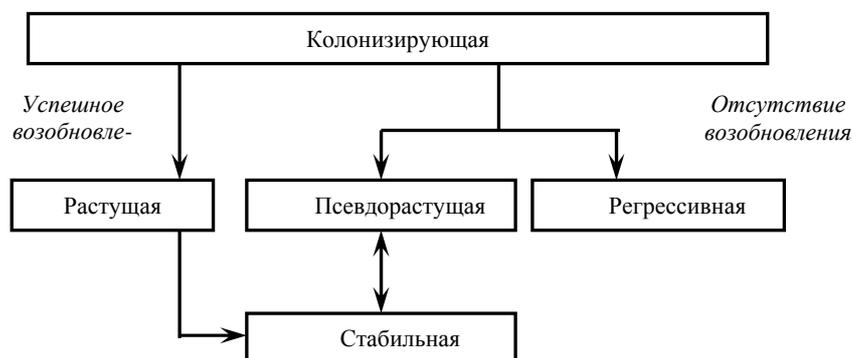


Рис. 6. Схема возможных путей развития субпопуляций *L.pulmonaria*

Исходя из описанной выше схемы, попытаемся проанализировать **спектр субпопуляций** в изученной ценопопуляции. Прежде всего, преобладание колонизирующих субпопуляций свидетельствует об относительной биологической молодости популяции. При этом сам факт успешной колонизации новых субстратов является доказательством достаточно высокого репродуктивного потенциала популяции. Низкая доля регрессивных популяций указывает на то, что в подавляющем большинстве случаев после колонизации субстрата внутреннее воспроизводство в субпопуляциях протекает более или менее успешно. Степень успешности зависит, вероятно, от конкретных условий местообитания — индивидуальных

характеристик форофита и его ближайшего окружения. В оптимальных условиях формируются многочисленные растущие и нормальные субпопуляции.

Низкая доля ложнорастущих субпопуляций также свидетельствует в пользу биологической молодости популяции в целом — перехода стабильных субпопуляций в ложнорастущие, по всей вероятности, еще не происходит (существующие ложнорастущие популяции характеризуются низкой численностью и ведут свое происхождение от колонизирующих популяций).

Наличие большого количества свободных субстратов, пригодных для заселения, свидетельствует о проблемах с поступлением на них диаспор (как из-за низкой плотности популяции, так и из-за малого расстояния переноса споредий), что в целом соответствует существующим представлениям о факторах, ограничивающих рост популяций *L.pulmonaria* (Scheidegger, 1995; Walser et al., 2001).

Обсуждая вопрос о соотношении календарного и биологического возраста популяции, необходимо принять во внимание, что континентальный климат Северного Урала и высокая степень его освоения человеком (рубка лесов, добыча ископаемых, загрязнение воздуха) не благоприятствуют развитию богатых лишайниковых сообществ и, в особенности, видов-индикаторов старовозрастных лесов. Безусловно, исследуемая популяция находится вне зоны экологического оптимума вида. Проявлением этого можно считать малую численность многих нормальных субпопуляций. В условиях Центральной Европы фактором, ограничивающим величину субпопуляций *L.pulmonaria*, часто является площадь ствола дерева (Scheidegger et al., 1998). В исследуемой нами популяции таких случаев очень мало. Кроме того, необходимо учитывать и возможность низкого темпа роста и развития талломов в исследуемых условиях — таким образом, популяция молода биологически, но может быть довольно стара календарно.

Заключение. В настоящей работе мы сделали попытку объединить два существующих подхода к анализу структуры популяций эпифитных лишайников — анализ индивидуальных талломов и анализ их группировок на стволах деревьев-форофитов (субпопуляций).

Одна из основных методических проблем популяционной биологии лишайников — выделение индивидуальных талломов — решается нами во многом благодаря низкой численности исследуемых субпопуляций. Соседние талломы *L.pulmonaria* не сливаются в процессе роста, как это происходит с талломами других видов (например, *Hypogymnia physodes*), однако используют нижерасположенные талломы в качестве точки опоры, в результате чего образуются весьма сложные комплексы. Поэтому чем выше численность субпопуляции, тем большая доля субъективизма присутствует в процессе выделения индивидуальных талломов. Также не свободен от субъективизма и процесс типизации субпопуляций, несмотря на сделанную попытку его формализации путем использования соотношения долей талломов разных функционально-возрастных групп. Это касается главным образом трактовки расположения талломов на стволе.

Тем не менее анализ и индивидуальных талломов, и субпопуляций свидетельствует об одном — биологической молодости исследуемой популяции. Представляется достаточно вероятным, что при условии отсутствия внешнего вмешательства и катастрофических событий популяция будет способна к дальнейшему росту и колонизации новых субстратов.

По сравнению с анализом индивидуальных талломов, исследования структуры субпопуляций позволяют дать более обоснованную оценку успешности процесса роста популяции (то есть успеха колонизации новых местообитаний), выявить

слабые звенья в жизненном цикле вида, выдвигать гипотезы о степени генетической гетерогенности талломов, населяющих один ствол. Поэтому дальнейшая разработка методов анализа субпопуляционных группировок может оказаться весьма полезной для мониторинга состояния популяций редких и исчезающих видов лишайников и разработки стратегии их охраны.

Благодарности. Автор выражает глубокую признательность к.б.н. М.Р. Трубиной за помощь при сборе материала и доктору К. Шейдеггеру (Федеральный институт исследования леса, ландшафта и снега, Швейцария) за обсуждение результатов. Работа проведена при финансовой поддержке Швейцарского национального научного фонда (проект 7SUPJ62353).

ЛИТЕРАТУРА

- Истомина Н.Б.** Биология *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. и *Menegazzia terebrata* (Hoffm.) Massal. в южной тайге европейской части России: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1996. 24 с.
- Колесников Б.П., Зубарева Р.С., Смолоногов Е.П.** Лесорастительные условия и типы лесов Свердловской области. 1973. Свердловск: УНЦ АН СССР. 175 с.
- 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.
- Справочник по климату СССР.** 1965. Т. 9(2). 362 с.
- Справочник по климату СССР.** 1968. Т. 9(4). 373 с.
- Сутина Ю.Г.** Онтогенез и популяционная структура *Xanthoria parietina* (L.) Th. Fr. в различных экологических условиях // Экология. 2001. № 3. С. 203–208.
- Фирсова В.П.** Почвы таежной зоны Урала и Зауралья. М.: Наука, 1977. 176 с.
- Degelius G.** Biological studies of epiphytic vegetation on twigs of *Fraxinus excelsior* // Acta Horti Gotoburg. 1964. Vol. 27. P. 11–55.
- Gauslaa Y.** Population structure of the epiphytic lichen *Usnea longissima* in a boreal *Picea abies* canopy // Lichenologist. 1997. V. 29. P. 455–469.
- Hale M.E.** Growth /The lichens. London: Academic Press, 1973. P. 473–492.
- Hale M.E.** The biology of lichens. London: Edward Arnold, 1974. 181 p.
- Kuusinen M.** Cyanobacterial macrolichens on *Populus tremula* as indicators of forest continuity in Finland // Biological Conservation. 1996. V. 75. P. 43–49.
- Rhoades F.M.** Distribution of thalli in a population of the epiphytic lichen *Lobaria oregana* and a model of population dynamics and production // Bryologist. 1983. V. 86. P. 309–331.
- Rose F.** Temperate forest management: its effects on bryophyte and lichen floras and habitats In: Bryophytes and lichens in changing environment Eds. J.W. Bates, A. Farmer. Oxford: Clarendon Press. 1992. P. 211–233.
- Scheidegger C.** Early development of transplanted isidioid soredia of *Lobaria pulmonaria* in an endangered population // Lichenologist. 1995. Vol. 27. P. 361–374.
- Scheidegger C., Frey B., Walser J.-C.** Reintroduction and augmentation of populations of the endangered *Lobaria pulmonaria*: methods and concepts // *Lobarion* lichens as indicators of the primeval forests of the Eastern Carpathians (Eds. S. Kondratyuk, B. Coppins) (Darwin International Workshop, 25–30 May, Kostrino, Ukraine). Kostrino, 1998. P. 33–52.
- Scheidegger C., Goward T.** Monitoring lichens for conservation: Red Lists and conservation action plans // Monitoring with lichens — monitoring lichens Eds. L. Nimis, C. Scheidegger, Wolseley P. Dordrecht, Netherlands: Kluwer Academic Publishers. 2002. P. 163–182.

- Sillett, S.C. & McCune, B.** Survival and growth of cyanolichen transplants in douglas-fir forest canopies // *The Bryologist*. 1998. V. 101. P. 20–31.
- Walser J.-C., Zoller S., Büchler U., Scheidegger C.** Species-specific detection of *Lobaria pulmonaria* (lichenized ascomycete) diaspores in litter samples trapped in snow cover // *Molec.Ecol.* 2001. V. 10. P. 2129–2138.
- Yoshimura I.** The genus *Lobaria* of Eastern Asia // *J. Hattori Bot. Lab.* 1971. V. 34. P. 231–364.
- 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 // *Molec. Ecol.* 1999. V. 8. P. 2049–2059.