

*На правах рукописи*



**Тарасова Виктория Николаевна**

**СТРУКТУРА И ДИНАМИКА ЭПИФИТНОГО МОХОВО-  
ЛИШАЙНИКОВОГО ПОКРОВА В СРЕДНЕТАЕЖНЫХ ЛЕСАХ  
СЕВЕРО-ЗАПАДА ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ**

03.02.08 – «Экология (в биологии)»

Автореферат диссертации на соискание ученой степени  
доктора биологических наук

Санкт-Петербург  
2017

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном образовательном учреждении высшего образования «Петрозаводский государственный университет»

Научный консультант: доктор биологических наук, старший научный сотрудник, **Горшков Вадим Викторович**

Официальные оппоненты: **Мучник Евгения Эдуардовна**  
доктор биологических наук, доцент, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт лесоведения Российской академии наук, ведущий научный сотрудник

**Нотов Александр Александрович**  
доктор биологических наук, профессор, Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Тверской государственный университет», профессор

**Шустов Михаил Викторович**  
доктор биологических наук, профессор, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Главный ботанический сад им. Н. В. Цицина Российской академии наук, заведующий отделом

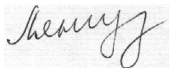
Ведущая организация: Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт географии Российской академии наук

Защита состоится «24» января 2018 г. на заседании диссертационного совета Д 002.211.02 при Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Ботаническом институте им. В. Л. Комарова Российской академии наук по адресу: 197376, г. Санкт-Петербург, ул. Профессора Попова, д. 2. Тел. (812) 372-54-42, факс (812) 372-54-43.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке и на сайте Федерального государственного бюджетного учреждения науки Ботанического института им. В. Л. Комарова Российской академии наук, [dissovnet.d00221102@binran.ru](mailto:dissovnet.d00221102@binran.ru).

Автореферат разослан « » октября 2017 г.

Ученый секретарь  
диссертационного совета,  
доктор биологических наук



Ирина Владимировна Лянгузова

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность исследования.** Леса являются самыми распространенными наземными экосистемами планеты, обеспечивающими местообитаниями более половины известных видов растений и животных. Российская Федерация является мировым лидером по площади лесов: по данным ООН (FAO, 2013) около 8,5 млн. км<sup>2</sup> (70%) страны покрыто лесами, что составляет 22% мировой лесопокрытой площади; из них 86% являются бореальными. Современные бореальные леса отличаются высокой степенью нарушенности в результате рубок, пожаров и загрязнения. В связи с интенсивным антропогенным воздействием мировая тенденция снижения биологического разнообразия затронула и тайгу (Butchart et al., 2010). Предполагается, что в результате глобального изменения климата в области произрастания бореальных лесов на протяжении XXI в. произойдет самое большое увеличение температуры среди всех лесных биомов, в результате чего частота, площадь и интенсивность пожаров значительно возрастут (Gauthier et al., 2015). Поэтому изучение потенциала лесных экосистем и их отдельных компонентов к восстановлению является важнейшей задачей современной экологии.

Эпифитная криптогамная растительность является неотъемлемой частью бореальных лесов. В определенных условиях среды эпифиты образуют высокое разнообразие (Coppins, Coppins, 2005, 2006; Пыстина, 2003), биомассу (Pike et al., 1977; Pike, 1978; McCune, 1993; Campbell, Fredeen, 2007) и играют существенную роль в биогеоценозах (Ellis, 2012), участвуя в азотном обмене (Sollins et al., 1980; Antoine, 2004;), водном балансе (Frahm, 1990; Knops et al., 1996), пищевых цепях (Edwards et al., 1960; Gerson, 1973; Gilbert, 1976; Siddiqi, Hawksworth, 1982; Søchting, Gjelstrup, 1985; Petterson et al., 1995; Mitchell, 2001; Young et al., 2002; Flaherty et al., 2010; Vatne et al., 2010; Boch et al., 2016) и др.

Мохообразные и лишайники – это чувствительный компонент сообществ; они могут быть показателем определенных условий, в том числе – степени нарушения экосистем. Эпифитный покров занимает особое положение в системе лесного сообщества: не все закономерности восстановительных сукцессий сообществ могут быть перенесены на эпифитный покров и наоборот. Эпифиты, по сравнению с эпигейными или эпилитными группами организмов, произрастают на довольно нестабильном субстрате – живых растениях, поэтому динамика эпифитного покрова существенно зависит от динамики сообществ, древостоя и отдельных деревьев. С одной стороны, эпифитный покров относительно автономен, с другой – для него, в отличие от сообщества в целом, может быть количественно охарактеризован большой комплекс условий местообитания. Изменения, вызванные ходом сукцессии, могут затрагивать различные аспекты

и уровни организации мохово-лишайникового покрова: общее видовое разнообразие, обилие и взаимоотношения между видами, структуру ценопопуляций.

Сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.) и осина (*Populus tremula* L.) – широко распространенные лесообразующие виды в среднетаежной подзоне на Северо-Западе России, представляют собой две породы деревьев – очень контрастных, как по условиям произрастания и типу динамики образуемых ими сообществ (Казимиров, 1971; Зябченко, 1984; Громцев, 2003, 2008; Волков, 2009), так и по характеристикам субстрата в качестве форофитов. Поэтому они хорошо подходят в качестве модельных объектов для изучения реакции эпифитных лишайников и мохообразных на условия среды и выяснения общих принципов формирования эпифитного покрова.

Изучению динамики сообществ и их отдельных компонентов посвящено большое число работ, однако вопросы восстановления общего видового разнообразия лишайников и эпифитного покрова в бореальных лесах после нарушений остаются слабо изученными (Горшков, 1986; McCune, 1993; Neitlich, 1993; Longan et al., 1999; Uliczka, Angelstam, 1999; Romagni, Gries, 2000; Sillett et al., 2000; Тарасова, 2000; Song, 2002; Степанова, 2004; Johansson, 2006; Boudreault et al., 2009; Hilmo et al., 2009; Kubiak et al., 2016). Несмотря на возрастающий интерес к экологии криптогамных организмов в мире, диктуемый современным состоянием лесов и неблагоприятными прогнозами, в российской науке это направление практически остается без внимания исследователей.

В связи с этим, изучение структуры и динамики эпифитного мохово-лишайникового покрова, его потенциала к восстановлению на Северо-Западе России, является актуальной современной проблемой.

**Цель исследования** – изучить закономерности восстановительной динамики эпифитного покрова после нарушений и связь характеристик эпифитного покрова с параметрами среды на примере среднетаежных лесов Северо-Запада европейской части России.

#### **Задачи:**

1. Изучить общее видовое разнообразие эпифитных лишайников в хвойных лесах с различной давностью нарушения.
2. Установить закономерности восстановительной динамики эпифитного мохово-лишайникового покрова на стволах *Pinus sylvestris* и *Populus tremula* в растительных сообществах после нарушений.
3. Проанализировать влияние характеристик местообитания различного масштаба (на уровне сообществ, деревьев, отдельных участков ствола) на формирование мохово-лишайникового покрова на стволах *Pinus sylvestris* и *Populus tremula*.

4. Изучить структуру мохово-лишайниковых группировок с участием макролишайника лобария легочная (*Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm.) на стволах осины.

5. Исследовать особенности экологии ценопопуляций охраняемых видов лишайников бриории Надворника (*Bryoria nadvornikiana* (Gyeln.) Brodo et D. Hawksw.), эвернии растопыренной (*Evernia divaricata* (L.) Ach.) и лобарии легочной (*Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm.) и дать оценку их состояния в лесных сообществах южной Карелии.

**Научная новизна и теоретическое значение работы.** Впервые на большом фактическом материале в двух основных коренных формациях лесов Европейского Севера – сосновых и еловых – на основе комплексного изучения характеристик местообитания и эпифитного покрова выявлены закономерности формирования криптогамной эпифитной растительности в сообществах с различной давностью нарушения и дана их сравнительная оценка. Среди изученных видов лишайников 11 являются новыми для Республики Карелия, 82 вида – новые для флористической провинции *Karelia transonegensis*, 39 – *Karelia onegensis*, 29 – *Karelia olonetsensis*. Настоящая работа выявила 107 новых видов для лишайнофлоры карельской части Национального парка «Водлозерский», 57 видов – новых для заповедника «Кивач», 35 видов – для Петрозаводского городского округа, 61 вид – для Заонежского полуострова.

На основе использования последовательного ряда сообществ с давностью последнего пожара от 4 до 206 лет впервые изучена динамика эпифитного покрова в зеленомошных сосновых лесах с учетом поколений древостоя (допозжарное, послепозжарное) и возраста дерева.

Впервые на Северо-Западе европейской части России количественно охарактеризован эпифитный покров стволов осины и дана оценка влияния комплекса условий местообитания на его формирование.

На основе анализа широкого спектра еловых сообществ с давностью нарушения (рубки, пожары, распахка) от 80 до 450 лет, принадлежащих к единому эколого-динамическому ряду, впервые показана динамика общего видового разнообразия лишайников.

Впервые для эпифитов, произрастающих на стволах сосны и осины, выделены и обоснованы этапы в формировании и развитии мохово-лишайникового покрова на деревьях разного возраста.

Впервые исследованы закономерности формирования эпифитного мохово-лишайникового покрова при разных значениях общего покрытия мохообразных на стволах осины.

В данной работе впервые для Севера Европейской части России установлены особенности строения эпифитного покрова с участием макролишайника

лобария легочная (*Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm.) и выделены виды мохообразных и лишайников, ассоциированные с данным видом.

Усовершенствована методика исследований экологии популяций видов эпифитных лишайников. Исследована экология трех охраняемых видов лишайников: *Bryoria nadvornikiana*, *Evernia divaricata* и *Lobaria pulmonaria*. Впервые изучена пространственная структура ценопопуляции *Evernia divaricata*.

Результаты и выводы, полученные в данной работе для лесных сообществ Северо-Запада европейской России, являются новыми для исследованной территории, а во многих аспектах – новыми для бореальной зоны в целом.

**Практическое значение работы.** Данные, полученные в результате исследований, могут быть использованы при мониторинге окружающей среды с использованием эпифитных лишайников и мохообразных, как на территории Карелии, так и в смежных с ней областях. Закономерности изменения видового разнообразия эпифитных лишайников и мохообразных после нарушений могут быть использованы для оценки восстановительного потенциала экосистем хвойных лесов и при планировании лесной политики региона. Проведена верификация более трети видов лишайников, рекомендованных для индикации малонарушенных лесных сообществ на Северо-Западе России (Конечная и др., 2009), уточнена их индикаторная роль и дана характеристика встречаемости в сообществах с разной давностью нарушения. Приведенные данные по состоянию ценопопуляций видов лишайников и их экологии, могут быть использованы при разработке мер по их охране.

Созданы коллекции лишайников, печеночников и мхов (>4 тыс. образцов), которые включены в гербарий ПетрГУ (PZV). На основе полевого материала созданы 4 базы данных (Свидетельства о государственной регистрации баз данных №№ 2014620396, 2015620461, 2016620538, 2017620407). Полученные в работе данные вошли в лекционные курсы и практикумы студентов Института биологии, экологии и агротехнологии ПетрГУ.

#### **Основные положения, выносимые на защиту:**

1. Формирование эпифитного мохово-лишайникового покрова в лесах средней подзоны тайги определяется комплексом факторов, действующих на уровне сообществ, отдельных деревьев и конкретных участков поверхности ствола.

2. Видовое разнообразие и видовая структура эпифитного мохово-лишайникового покрова определяются давностью нарушения (положением сообщества в сукцессионном ряду), видовой и возрастной структурой древостоя, соотношением деревьев до- и послепожарного поколений.

3. Характер возрастной динамики эпифитного мохово-лишайникового покрова стволов *Pinus sylvestris* и *Populus tremula* имеет существенные разли-

чия. В формировании эпифитного покрова на стволах сосны с течением жизни дерева можно выделить 4 этапа: 1) начальный (до 70 лет) – активная колонизация лишайниками; 2) средний (70–150 лет) – максимальное развитие эпифитного покрова при наличии устойчивого субстрата (корки); 3) поздний (150–220 лет) – снижение значений большинства характеристик (на высоте 1,3 м), вследствие увеличения скорости облетания корки; 4) заключительный (> 220 лет) – стабилизация. На стволах осины общее покрытие и среднее число видов лишайников и мохообразных на высоте 1,3 м стабилизируется на деревьях возрастом 30 лет, среднее число видов у основания ствола – в возрасте 100 лет, видовая структура – 150 лет.

4. Различия в формировании эпифитного покрова конкретных участков ствола обусловлены комплексом факторов, определяющих продолжительность нахождения мохообразных и лишайников в метаболически активном влажном состоянии, главными из которых являются угол наклона ствола, высота от поверхности земли, экспозиция.

**Апробация работы.** Основные положения и материалы диссертации были представлены на совместных заседаниях кафедры ботаники и физиологии растений ПетрГУ и Карельского филиала РБО (Петрозаводск, 1999, 2015–2017), лаборатории экологии растительных сообществ и лаборатории лишайников и бриологии БИН РАН (Санкт-Петербург, 1999, 2015–2017), а также на всероссийских и международных симпозиумах, съездах, конференциях, полевых школах и совещаниях, в том числе на международной конференции «Карелия и Норвегия: основные пути и перспективы научного сотрудничества» (Петрозаводск, 1997), VI молодежной конференции ботаников (Санкт-Петербург, 1997), II(X) съезде Русского ботанического общества (Санкт-Петербург, 1998), международном семинаре «Роль девственной наземной биоты в современных условиях глобальных изменений среды: биотическая регуляция» (Петрозаводск, 1998), V международной конференции студентов и аспирантов по фундаментальным наукам «Ломоносов-98» (Москва, 1998), международной конференции выездной сессии Русского ботанического общества «Биологические основы изучения, освоения и охраны животного и растительного мира и почвенного покрова Восточной Фенноскандии» (Петрозаводск, 1999), семинаре «Организация мониторинговой лишайнологической службы на территории Карелии» (Петрозаводск, 1999), международной конференции «Сохранение биологического разнообразия Фенноскандии» (Петрозаводск, 2000), международной конференции «Микология и криптагамная ботаника в России: традиции и современность», (Санкт-Петербург, 2000), молодежной школе-конференции «Актуальные проблемы геоботаники. Современные направления исследований в России: методологии и способы обработки материалов» (Петрозаводск, 2001), между-

народной конференции «Биоразнообразие европейского севера: теоретические основы изучения, социально-правовые аспекты использования и охраны» (Петрозаводск, 2001), I российской лихенологической школе и международном симпозиуме молодых лихенологов «Аркто-альпийская флора. Охрана лишайников» (Апатиты, 2000), VIII молодежной конференции ботаников в Санкт-Петербурге (Санкт-Петербург, 2004), международной конференции «Грибы в природных и антропогенных экосистемах», (Санкт-Петербург, 2005), конференции «Структурно-функциональные особенности биосистем севера (особи, популяции, сообщества)» (Петрозаводск, 2005), научно-практической конференции «Водлозерские чтения: естественнонаучные и гуманитарные основы природоохранной и просветительской деятельности на охраняемых природных территориях Русского Севера» (Петрозаводск, 2006), международной конференции «Северная Европа в XXI веке: природа, культура, экономика» (Петрозаводск, 2006), международном совещании «Флора лишайников России: состояние и перспективы исследований» (Санкт-Петербург, 2006), международном совещании «Conservation of lichen rich biotopes and endangered species» (Литва, 2006), школе-конференции «Актуальные проблемы геоботаники» (Петрозаводск, 2007), международном совещании «Лишайники бореальных лесов» и IV российской полевой лихенологической школе (Сыктывкар, 2008), V международной конференции «Изучение грибов в биогеоценозах» (Пермь, 2009), всероссийской научно-практической конференции с международным участием «Особо охраняемые природные территории в XXI веке: современное состояние и перспективы развития» (Петрозаводск, 2011), всероссийской конференции «Отечественная геоботаника: основные вехи и перспективы» (Санкт-Петербург, 2011), III съезде микологов России (Москва, 2012), IV геоботанической школе-конференции «Актуальные проблемы геоботаники» (Уфа, 2012), XIII съезде Русского ботанического общества и конференции «Научные основы охраны и рационального использования растительного покрова Волжского бассейна» (Тольятти, 2013), международной конференции «Лихенология в России: актуальные проблемы и перспективы исследований» (Санкт-Петербург, 2014), IX международном лихенологическом симпозиуме “Lichens in Deep Time” (Хельсинки, 2016), всероссийской научно-практической конференции с международным участием «Научные исследования в заповедниках и национальных парках России» (Петрозаводск, 2016), IV съезде микологов России (Москва, 2017), всероссийской научной конференции с международным участием «Бореальные леса: состояние, динамика, экосистемные услуги» (Петрозаводск, 2017).

**Личный вклад автора.** Диссертационная работа является результатом многолетних исследований (1996–2017 гг.), выполненных лично автором или под его руководством. Автором была сформулирована проблема, поставлены

цели и задачи, выбраны, разработаны и усовершенствованы методические подходы, выполнены полевые и камеральные работы, статистическая обработка и интерпретация полученных данных.

**Публикации.** По теме диссертации опубликовано 95 работ, из них 18 статей в журналах списка ВАК (из них 7 статей включены в базу Scopus), созданы 4 базы данных, имеющих свидетельства о государственной регистрации.

**Структура и объем диссертации.** Диссертация состоит из введения, 10 глав, заключения, выводов, списка литературы, содержащего 675 источников (320 – на русском языке и 355 – на иностранных), и приложения. Работа изложена на 467 страницах, содержит 112 рисунков и 107 таблиц (в том числе 10 рисунков и 37 таблиц в приложении).

**Благодарности.** Выражаю огромную благодарность д.б.н. В. В. Горшкову, научные идеи которого определили мое направление в лихенологии, позволили сформулировать теоретическую основу и методические подходы в исследованиях, за ценные советы, обсуждение результатов, действенную помощь на всех этапах работы. Я бесконечно благодарна проф., д.б.н. Е. Ф. Марковской за консультации, всестороннюю поддержку, веру и неугасаемый энтузиазм, вдохнувший в меня силы и желание двигаться вперед. Выражаю глубокую признательность своим первым учителям А. С. Лантратовой (†), Т. А. Дудоровой и М. А. Фадеевой за помощь в становлении моих научных интересов. Большое спасибо коллегам А. В. Сониной и В. И. Андросовой, а также всей кафедре ботаники и физиологии растений ПетрГУ за многолетнее сотрудничество, всестороннюю помощь и поддержку. Сердечно благодарю специалистов – лихенологов проф. Т. Ahti, Д. Е. Гимельбранта, J. Hermansson, Л. А. Конореву, А. Launis, L. Myllys, И. С. Степанчикову, О. Vitikainen, И. Н. Урбанавичене, Г. П. Урбанавичюса, а также бриологов Е. А. Боровичева и М. А. Бойчук – за консультации и помощь в определении видов. Выражаю глубокую благодарность коллегам – геоботаникам Н. И. Ставровой за консультации по структуре древесного яруса сообществ и способам обработки данных, а также И. Ю. Баккал за ценные советы, помощь при подготовке рукописи, теплоту и участие. Большое спасибо замечательным, умным, трудолюбивым студентам кафедры, особенно И. А. Жулай, Р. В. Игнатенко, Л. А. Калачёвой, Р. П. Обабо, М. А. Фаворской, А. А. Фенько, В. О. Швецовой, вдохновивших меня на исследования в области экологии лишайников и мохообразных, и разделивших со мной все тяготы экспедиционной жизни. Благодарю администрацию заповедника «Кивач», НП «Водлозерский», музея-заповедника «Кижский» и лично А. П. Кутенкова, О. Фомина, В. В. Мальберга, В. К. Антипина, Р. С. Мартянова за помощь в организации экспедиций. Выражаю глубокую признательность М. А. Шредерс и А. Ю. Зародову за помощь в обработке материала, а также В. В. Тимофеевой за

помощь в подготовке рукописи. Осуществление данной работы было бы невозможно без помощи и поддержки моих родных, которые на протяжении 20 лет принимали участие в экспедициях и помогли собрать необходимый объем полевых данных. Большое спасибо моему супругу В. Г. Юванену за помощь в техническом оформлении работы, всестороннюю поддержку и терпение.

### **Глава 1. Эпифитный покров бореальных лесных сообществ**

Представлен обзор научной литературы, в котором освещены вопросы о роли криптогамных организмов в бореальных лесах и влиянии характеристик местообитания на эпифитные лишайники и мохообразные. Дана краткая история экологических исследований эпифитного покрова и характеристика лесных сообществ как среды обитания криптогамных эпифитов. Приводится информация о значении эпифитных лишайников и мохообразных в качестве индикаторов малонарушенных лесов, оценивается их роль в сукцессионных сменах растительности. Дается история изучения лишайников в районах исследования.

Анализ имеющихся в литературе данных показал, что, в последние десятилетия интерес к изучению видового разнообразия и экологии эпифитных лишайников и мохообразных неуклонно возрастает. Однако, в вопросах, касающихся строения, формирования и динамики эпифитного покрова в различных условиях среды, существует ряд наименее изученных и пока ещё неразрешенных вопросов. Особенно слабо освещена сукцессионная динамика криптогамных эпифитов, произрастающих на различных породах в условиях тайги. В имеющихся работах часто отсутствуют четкие датировки нарушений (рубки, пожары, распашка) и непрерывные ряды сообществ, принадлежащих к единым лесорастительным условиям с широким диапазоном давности нарушения, что затрудняет выявление стадий и сроков восстановления эпифитного покрова. В работах последних лет особо подчеркивается связь эпифитного покрова со структурой древесного яруса сообществ, однако данная тема в литературе представлена слабо. Наряду с существованием большого числа публикаций, посвященных индикации среды малонарушенных лесов при помощи криптогамных организмов, в настоящее время отсутствуют данные по конкретным срокам нарушения в сообществах, соответствующим появлению в них определенных видов лишайников и мохообразных. Слабо изученными остаются вопросы, касающиеся структуры эпифитного покрова, взаимоотношений видов лишайников и мохообразных. Недавно появившееся в лихенологии и бриологии новое направление – популяционная экология – требует пополнения сведений об экологии и особенностях распространения отдельных видов лишайников и мохообразных. Видовое разнообразие и формирование эпифитного покрова на стволах различных деревьев в таежной зоне на территории Российской Федерации,

по сравнению со странами Северной Европы и Северной Америки, остаются наименее изученными.

Абсолютное большинство лихенологических и бриологических исследований, как в целом по России, так и на территории Республики Карелия, традиционно посвящено флористической тематике. Но, как показывают работы последних лет, лишенофлора Карелии, несмотря на длительную историю изучения, всё ещё представляет интерес для исследований видового разнообразия.

## **Глава 2. Объекты и методы исследования**

**2.1. Природные условия районов исследования.** Исследования выполнены в среднетаежной подзоне Республики Карелия на особо охраняемых природных территориях: в государственном природном заповеднике «Кивач» (ЗП «Кивач»), Национальном парке «Водлозерский» (НП «Водлозерский»), государственном природном заказнике «Кижский» (ЗК «Кижский»), а также в Петрозаводском городском округе (ПетрГО).

Подзона средней тайги на Северо-Западе России расположена между 64° и 60° параллелями; её протяженность в широтном направлении от ~ 400 км (на западе) до ~ 600 км (на востоке). Это территория древних тектонических структур – Балтийского щита (Фенноскандии) и Русской платформы (Русской равнины). Рельеф, в основном, равнинный, всхолмленный моренными грядами – следами деятельности ледника (Биске, 1959). Климат умеренно-континентальный; годовой радиационный баланс составляет всего 28–32 ккал/см<sup>2</sup> (Романов, 1961). Важным климатообразующим фактором является близость морей Северного Ледовитого и Атлантического океанов, благодаря чему климат территории отличается сравнительно теплой зимой и дождливым, прохладным летом. Ежегодно выпадает от 600 до 750 мм осадков. Поступление осадков превышает процесс испарения, поэтому территория отличается развитием гидрологической сети и высокой степенью заболоченности (Громцев, 2008). Общая площадь лесов в среднетаежной подзоне Республики Карелия составляет 4,1 млн. га, из которых на сосновые леса приходится 41,7%, еловые – 38,8%, березовые – 14,9%, осинники – 4,2%, ольшаники – 0,4%. В естественно-географических условиях региона коренными лесными формациями являются сосняки и ельники, производными – березняки, осинники и ольшаники (Волков, 2008). На современный облик растительности Карелии в значительной степени повлияла деятельность человека (Волков, 2008; Громцев, 2008). Основными типами нарушений лесных сообществ на территории современной Карелии являются рубки, пожары, ветровалы и загрязнение (Громцев, 2008). В разделе освещаются вопросы, касающиеся истории хозяйственного освоения лесов Республики Карелия, особенностям восстановительной динамики сосновых и еловых лесов и их отдельных

компонентов в условиях среднетаежной подзоны Европейской России, а также состояния лесного покрова в районах исследования. Приводится подробная характеристика изученных лесных сообществ.

**Объекты.** Исследования проводились на равнинных участках в лесах трех формаций – сосняках, ельниках и осинниках (табл. 1). В сосновых лесах объектами были сосняки лишайниково-зеленомошные, брусничные, черничные зеленомошные, произрастающие на маломощных подзолистых почвах на флювиогляциальных отложениях (песках), а также сосняки кустарничковые сфагновые, занимающие заболоченные местообитания. Давность последнего пожара в изученных зеленомошных лесах варьирует от 4 до 206 лет, в сфагновых – от 160 до 350 лет; возраст деревьев *Pinus sylvestris* составляет 5–350 лет.

Ельники черничные и осинники разнотравно-черничные рассматриваются в составе единого эколого-динамического ряда восстановления еловых лесов после нарушений. Они занимают равнинные участки на суглинистой морене без застойного увлажнения и имеют давность нарушения от 80 до 450 лет. Основываясь на литературных данных, касающихся сукцессионных смен в среднетаежных еловых лесах (Казимиров, 1971; Дыренков, 1984), все изученные сообщества были объединены в 4 группы, соответствующие разным стадиям эколого-динамического ряда: осинники злаково-черничные (80–110 лет), смешанные елово-осиновые леса злаково-черничные и черничные зеленомошные (150–190 лет), ельники черничные зеленомошные субклимаксовые (210–260 лет) и климаксовые (410–450 лет). Возраст деревьев *Picea* spp. варьирует от 1–263 лет, *Populus tremula* – от 5 до 203 лет.

**2.2. Методы исследования.** Описание сообществ выполнено на постоянных пробных площадях (ПП) размером 0,06 га (сосняки) и 1 га (ельники). В сосняках на большей части ПП описания выполнены дважды: в 1996–1998 гг. и в 2014–2015 гг., на одной ПП – 4 раза. В пределах каждой ПП сделаны полные геоботанические описания; дана характеристика параметров лесных сообществ в целом (давность нарушения, относительная сумма площадей сечений стволов древостоя, сомкнутость крон, доля участия различных пород в древостое, общие характеристики живого напочвенного покрова) и отдельных деревьев (возраст, высота, диаметр ствола, параметры кроны).

**Определение давности нарушения.** В сосновых лесах датировку пожаров выполняли на основе анализа кернов и спилов, взятых с поврежденных пожаром живых деревьев сосны в радиусе 50–100 м от территории ПП. Давность пожара определяли как разность между текущим возрастом дерева и его возрастом в момент повреждения камбия (Методы изучения..., 2002). Давность пожара считали установленной, если она совпадала на 5–6 деревьях. Дополнительно оценивали состояние и возраст послепожарного поколения сосны

и (или) ели. В ельниках для определения давности нарушения использовался метод изучения популяционной структуры видов древесного яруса (в основном, *Picea* spp.) (Ставрова и др., 2016).

**Таблица 1. Объем анализируемого материала<sup>1</sup>**

Тип данных	Сосновые леса	Еловые леса
Число пробных площадей, в том числе – с повторным обследованием, шт.	42 26	24 0
Число учетных деревьев, шт.	945	195
Число описаний эпифитного покрова, шт.	9334	1535
Число образцов корки с определением рН, шт.	486	250
Число определений образцов мхов и печёночников, шт.	~ 20	~ 400
Число определений образцов лишайников, в том числе – методом НРТLC, TLC, шт.	~ 850 46	3447 188

<sup>1</sup> не включены исследования, касающиеся популяционной экологии лишайников.

**Выбор модельных деревьев.** В сосновых лесах описания эпифитного покрова выполняли на 10–28 деревьях сосны (обычно на 20), отобранных в регулярном порядке. В еловых лесах описания эпифитного покрова выполняли на деревьях осины, отобранных в случайно-регулярном порядке. Число обследованных деревьев варьирует от 4 до 20; на большинстве ПП оно составляет 8.

**Описания эпифитного покрова (ЭП)** проводили при помощи рамки у основания ствола (на высоте 0 м) и на высоте 1,3 м от земли с четырех сторон света (восток, запад, север, юг). В описаниях регистрировали видовое разнообразие, общее проективное покрытие и покрытия отдельных видов лишайников, мхов и печёночников, а также характеристики микроусловий (угол наклона поверхности ствола, сквозистость древесного яруса, величину рН водной вытяжки корки). Размеры рамки: для описаний на стволах сосны – 10×20 см с размером ячеек 1 см<sup>2</sup>, на стволах осины – 25×25 см с размером ячеек 6,25 см<sup>2</sup>. В сосновых лесах для детального изучения распределения лишайников с поднятием по стволу, на каждом пятом дереве с северной стороны ствола закладывали серию площадок (рамок) непрерывно от 0 до 2 м с шагом в 20 см (10 шт.). На молодых деревьях сосны возрастом <30 лет, размеры стволов которых меньше размеров стандартной рамки, подсчитывали встречаемость на основе обследования 50 деревьев одного возраста. На деревьях возрастом 30–50 лет применяли рамку размером 5×20 см только с северной и южной сторон дерева.

**Изучение видового разнообразия.** Для выявления таксономического состава лишайников в сообществе (в границах ПП) исследовали: участки ствола в пределах учетных площадок, поверхность стволов и ветвей деревьев разных пород и состояния (живое, сухостойное, валёж), гниющую древесину, почву. Определение видов выполнено с применением стандартных реактивов, опреде-

лителей и микроскопической техники на кафедре ботаники и физиологии растений ПетрГУ, в Гербарии университета г. Хельсинки (Н), в лаборатории лишенологии и бриологии БИН РАН, на кафедре ботаники СПбГУ, в лаборатории болотных экосистем КарНЦ РАН, в ИППЭС Кольского НЦ РАН. Определение накипных стерильных образцов и отдельных видов рода *Cladonia* выполнено при помощи метода тонкослойной хроматографии (НРТЛС, TLC), с использованием систем растворителей А, В, С, G в лабораториях экспериментальной ботаники кафедры ботаники и физиологии растений ПетрГУ, лишенологии и бриологии БИН РАН и гербария университета г. Хельсинки. Сложные в таксономическом отношении образцы были верифицированы специалистами систематиками – монографами отдельных групп, а также крупными флористами: виды рода *Cladonia* – проф. Т. Ahti (University of Helsinki), *Bryoria* – L. Myllys (University of Helsinki), *Peltigera* – O. Vitikainen (University of Helsinki), *Micarea* – A. Launis (University of Helsinki), накипные стерильные образцы лишайников – И. С. Степанчиковой (СПГУ, БИН РАН, Санкт-Петербург), накипные фертильные лишайники – Д. Е. Гимельбрантом (СПГУ, БИН РАН, Санкт-Петербург), к.б.н. Г. П. Урбанавичюсом (ИППЭС КНЦ РАН, Апатиты), мхов – к.б.н. М. А. Бойчук (Институт Биологии КарНЦ РАН, Петрозаводск), печёночников – к. б. н. Е. А. Боровичевым (ИППЭС КНЦ РАН, Апатиты, Институт леса КНЦ РАН, Петрозаводск). Образцы (~ 4 тыс.) хранятся в Гербарии кафедры ботаники и физиологии растений ПетрГУ (PZV).

**Исследования популяций** макролишайников выполнены на примере трех охраняемых в Республике Карелия (2007) видов – *Bryoria nadvornikiana*, *Evernia divaricata* и *Lobaria pulmonaria* методом сплошного учета талломов на маршрутах и (или) на ПП на территориях ПетрГО и (или) ЗП «Кивач». В местах обитания регистрировали характеристики сообщества, деревьев и микроусловий. Для каждого образца видов кустистой жизненной формы измеряли длину, ширину таллома, для талломов *Lobaria pulmonaria* – площадь и онтогенетическое состояние. В локальном местообитании вида *Evernia divaricata* в ельнике заболоченном (ЗП «Кивач») на участке размером 50×60 м выполнено картографирование всех деревьев высотой >1 м.

**Методы обработки данных.** В анализе используются следующие показатели ЭП: общее и среднее общее проективное покрытие, среднее покрытие и встречаемость отдельных видов, общее и среднее число видов в описаниях, индекс выравненности Пиелу. Обработку данных выполняли на основе методов вариационной статистики (Ивантер, Коросов, 2003, 2011). Выборки средних сравнивали методом однофакторного дисперсионного анализа, а также методом непараметрического сравнения выборок критериями Колмогорова – Смирнова, Манна – Уитни и Краскела – Уоллиса (Прикладная..., 2012; Ивантер, Коросов,

2013). Анализ зависимостей характеристик эпифитного покрова от характеристик местообитания осуществляли на основе однофакторного регрессионного анализа. Для проверки гипотезы о наличии и форме связи между зависимой переменной ( $y$ ) и независимым фактором ( $X$ ) использовали уравнения прямой и криволинейной регрессии, общепринятые в экологических исследованиях (Методы изучения..., 2002). Данные о пространственной структуре ценопопуляции *E. divaricata* обрабатывались при помощи программы *MapInfo* и с применением функции  $K(r)$  Рипли (Ripley, 1976), реализованной в пакете *Spatstat* (Baddeley, Turner, 2005) среды статистического программирования *R* (R Development Core Team, 2006). Функция  $K(r)$  показывает среднее число счетных единиц вида (особей), находящихся на расстоянии  $r$  от любой случайно выбранной счетной единицы (особи) (Фардеева, 2013; Савельев и др., 2014).

### **Глава 3. Общая характеристика эпифитного покрова сосны обыкновенной в среднетаежных сосновых лесах**

**3.1. Видовое разнообразие.** В формировании ЭП сосны в среднетаежных сосновых лесах Республики Карелия на ~ 1000 деревьях возрастом от 5 до 350 лет (общая суммарная площадь обследования поверхности ствола и ветвей 1,6 тыс. м<sup>2</sup>) принимают участие 110 видов лишайников и близких к ним грибов. Из них к собственно лишайникам относятся 106 видов, 2 вида – к лишайникообразным и 2 – к лихенофильным грибам. Из числа обнаруженных видов новыми являются: для республики Карелия – 4; для флористической провинции *Karelia transonegensis* – 15, для провинции *Karelia onegensis* – 12; для территорий ЗП «Кивач» – 18, НП «Водлозерский» – 18. Шесть видов занесены в Красную книгу Карелии (2007). Среди выявленных лишайников 82 (75%) являются собственно эпифитными, 27 (25%) – факультативными эпифитами. Половина всех видов (54, 49%) относится к накипной жизненной форме, 42 (37%) – к кустистой и 14 (13%) – к листоватой. Из числа обнаруженных лишайников 10 видов являются индикаторами малонарушенных сообществ, предложенных для выявления биологически ценных лесов на Северо-Западе Европейской части России (Конечная и др., 2009). Подавляющее большинство их (8) произрастает в сообществах с давностью последнего пожара >80 лет. Наиболее строгими индикаторами малонарушенных сосновых лесов (>160 лет) являются следующие виды: *Alectoria sarmentosa*, *Bryoria fremontii*, *Cladonia norvegica*, *Microcalicium disseminatum*, *Tuckneraria laureri*. В отдельных сообществах на деревьях сосны реализуется от 3 до 45% разнообразия лишайников, произрастающих на данном виде форофита в сосновых лесах в среднетаежной подзоне Карелии.

**3.2. Основные характеристики покрова.** Общее проективное покрытие лишайников на стволах сосны варьирует от 0 до 70% и в среднем составляет у основания дерева 20,3%, на высоте 1,3 м от земли – 13,8%. Среднее количество

видов в описаниях у основания ствола и на высоте 1,3 м от земли достигает 5,1 и 4,3, соответственно. На стволах сосны доминируют (с долей участия >1%) 15 видов лишайников: у основания ствола *Parmeliopsis hyperopta*, *P. ambigua*, *Hypocenomyce scalaris*, *Hypogymnia physodes*, виды рода *Cladonia* (*C. cenotea*, *C. deformis*, *C. fimbriata*, *C. digitata*, *C. crispata* и др.), на высоте 1,3 м – *Hypogymnia physodes*, *Parmeliopsis ambigua*, *Imshaugia aleurites*, виды рода *Bryoria* (*B. capillaris*, *B. implexa*, *B. furcellata*, *B. fuscescens*). Их суммарная доля составляет 86 % от общего покрытия у основания ствола и 94 % – на высоте 1,3 м от земли. Мохообразные не играют существенной роли в формировании ЭП стволов сосны. Общее число описаний, в которых встретились мхи и печёночники, у основания дерева составляет 11%, на высоте 1,3 м – 0%; среднее покрытие мхов в отдельных описаниях у основания ствола составляет  $0,62 \pm 0,04\%$ .

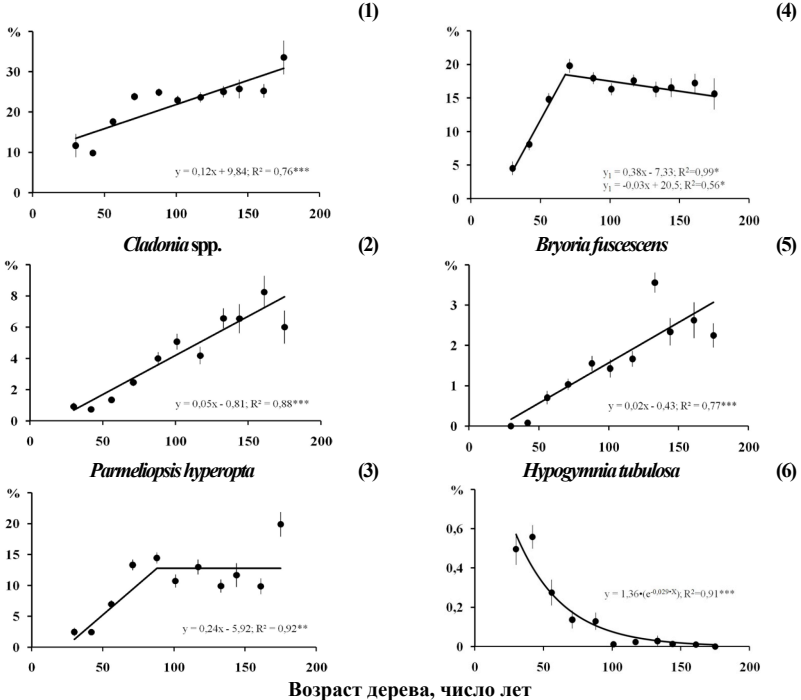
#### **Глава 4. Формирование эпифитного лишайникового покрова в сосновых лесах в зависимости от характеристик условий местообитания**

Наибольшее влияние на формирование ЭП изученных сосновых лесов оказывают индивидуальные характеристики местообитания (микроусловий) – угол наклона поверхности ствола, высота расположения анализируемого участка, рН субстрата, а также характеристик деревьев – возраст, диаметр дерева и сбежистость ствола. Влажность является ведущим экологическим фактором, оказывающим влияние на формирование ЭП стволов сосны в хорошо освещенных сосновых лесах в условиях средней подзоны тайги.

**4.1. Характеристики сообществ.** ЭП в основных типах сосновых лесов южной Карелии характеризуется большим сходством: видовой состав и покрытие большинства доминантных видов различается незначительно (в пределах 30%). Наиболее универсальной характеристикой среды обитания эпифитных лишайников на уровне сообществ является соотношение покрытий лишайников, зеленых и сфагновых мхов в составе напочвенного мохово-лишайникового яруса, которое четко отражает особенности условий экотопа (уровень увлажнения и минеральное богатство почвообразующих пород) и обусловленные ими характеристики компонентов сообществ.

**4.2. Характеристики деревьев.** Возраст форофита является интегральным показателем, определяющим значения остальных характеристик деревьев. Возраст означает временной интервал существования субстрата, пригодного для заселения и роста лишайников. В формировании ЭП на стволах сосны можно выделить 4 этапа (рис. 1, 2): 1) начальный (1–70 лет), соответствующий активной колонизации лишайниками молодых деревьев в процессе увеличения поверхности ствола и ветвей, а также формирования прочной субстратной ос-

## Общее покрытие, %

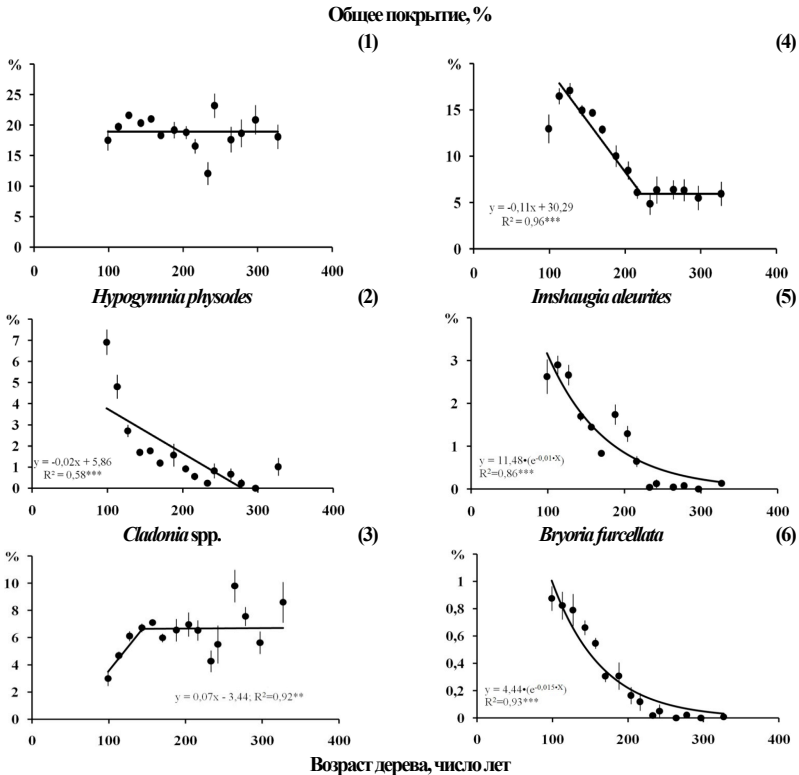


Возраст дерева, число лет

**Рис. 1.** Средние значения общего проективного покрытия и отдельных видов лишайников на стволах сосны обыкновенной у основания дерева (1–3) и на высоте 1,3 м от земли (4–6) на деревьях *последпожарного* поколения разного возраста в сосняках зеленомошных с давностью последнего пожара > 35 лет на территории южной Карелии.

новы – многолетней толстой корки; 2) средний (70–150 лет), на протяжении которого наблюдается относительная стабилизация в значениях большинства показателей; 3) поздний (150–220 лет), при котором у основания ствола наблюдается стабилизация, а на высоте 1,3 м – снижение значений большинства характеристик, вследствие ухудшения условий увлажнения из-за увеличения радиуса кроны и скорости обновления субстрата (облетания корки); 4) заключительный (> 220 лет), соответствующий полной стабилизации. В условиях светлых, но сравнительно более сомкнутых среднетаежных сосняков, характеристики кроны оказывают меньшее влияние на развитие ЭП, чем в среднетаежных ельниках (Степанова, 2004) или в северотаежных сосняках (Горшков, 1987).

**4.3. Индивидуальные характеристики.** С увеличением рН водной вытяжки корки сосны от 3,5 до 4,5 наблюдается значимое увеличение общего покрытия лишайников, среднего количества видов в описании и покрытий боль-



**Рис. 2.** Средние значения общего проективного покрытия и отдельных таксонов лишайников на стволах сосны обыкновенной у основания дерева (1–3) и на высоте 1,3 м от земли (4–6) на деревьях *допозарного* поколения разного возраста в сосняках зеленомошных с давностью последнего пожара > 35 лет на территории южной Карелии.

шинства видов. Величина рН корки сосны в условиях отсутствия прямого атмосферного загрязнения в сосновых лесах южной Карелии отражает степень увлажнения субстрата: значения рН на наиболее увлажненных участках ствола выше, чем в более сухих местообитаниях, что обусловлено явлением выщелачивания химических веществ из корки атмосферными осадками. Так, величина рН имеет отрицательную зависимость с высотой дерева, диаметром ствола и радиусом кроны, определяющие количество осадков, попадающих на ствол. Значения рН выше на северной стороне деревьев, чем на южной; у основания ствола, чем на высоте 1,3 м.

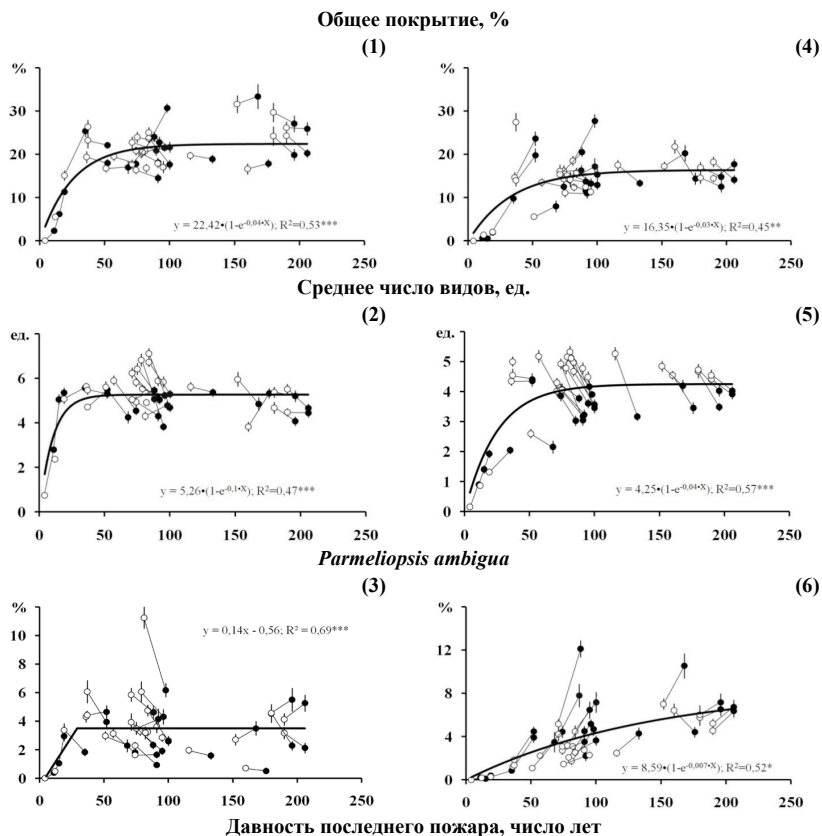
## Глава 5. Динамика формирования эпифитного покрова в зеленомошных сосновых лесах после пожаров

Формирование ЭП на стволах сосны в зеленомошных лесах в ходе послепожарной сукцессии определяется: степенью повреждения древесного яруса в результате последнего пожара, соотношением в древостое деревьев до- и послепожарного поколений, средним возрастом древостоя, высотой расположения анализируемого участка над землей. ЭП на стволах сосны в зеленомошных сосновых лесах отличается быстрым восстановлением после пожара: основное заселение лишайниками происходит в первые 15–35 лет после пожара; стабилизация среднего числа видов происходит на 15–20 лет раньше, чем общего покрытия; у основания ствола скорость заселения выше и время стабилизации характеристик ЭП наступает раньше, чем на высоте 1,3 м, в виду более благоприятных условий увлажнения и стабилизации параметров субстрата; относительная стабилизация ЭП отмечается в 80–100 лет; полной стабилизации видовой структуры за 200 лет не наблюдается, что вызвано отсутствием полного восстановления характеристик древесного яруса в результате пожара (рис. 3).

Формирование ЭП на стволах деревьев до- и послепожарного поколений существенно различается (рис. 4), что обусловлено разной скоростью образования стабильного субстрата. Послепожарная динамика числа видов и общего покрытия лишайников на стволах *допожарного* поколения имеет разнонаправленный характер с максимальными значениями в интервале от 40 до 100 лет после пожара. Стабилизации большинства характеристик ЭП на деревьях допожарного поколения не наблюдается: через 50–150 лет после пожара происходит уменьшение общего и среднего числа видов, покрытий большинства видов лишайников, что объясняется снижением числа ниш, пригодных для обитания, в результате ухудшения условий увлажнения (с увеличением перехвата атмосферных осадков крупными кронами старых деревьев), усилением конкуренции с видами рода *Cladonia* (у основания ствола), увеличением скорости облетания субстрата (корки) с возрастом дерева (на высоте 1,3 м).

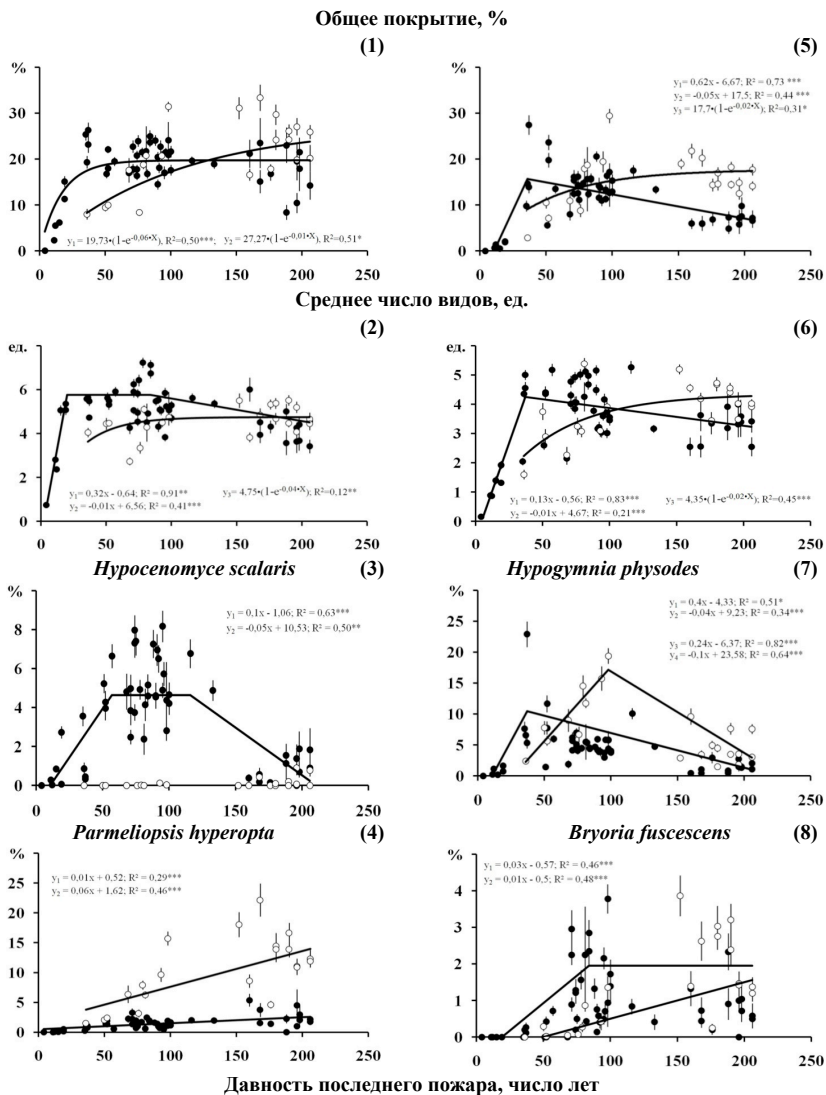
На стволах *послепожарного* поколения число видов и покрытие лишайников последовательно возрастает до 150–200 лет после пожара. Наличие стабилизации основных характеристик ЭП (общего и среднего числа видов, общего покрытия) и покрытий отдельных видов лишайников на деревьях послепожарного поколения объясняется стабилизацией характеристик местообитания, связанной с выходом деревьев сосны на малоизменяющуюся стадию жизненного цикла – средневозрастное прегенеративное состояние. Наличие стабилизации в объединенной выборке без деления на допожарный и послепожарный компонент вызвано различной динамикой ЭП на деревьях до- и послепожарного поколений в ходе сукцессии: снижение значений большинства характери-

стик ЭП на допожарном компоненте уравнивается повышением значений на послепожарном.



**Рис. 3.** Средние значения общего проективного покрытия, числа видов лишайников и покрытия *Parmeliopsis ambigua* на стволах сосны обыкновенной у основания дерева (1–3) и на высоте 1,3 м от земли (5–6) в сосняках зеленомошных с различной давностью последнего пожара в начальный момент времени (незалитые кружки) и последующие сроки учёта (залитые кружки) на территории южной Карелии. *Примечание: средние значения характеристик, соответствующие одному сообществу (III), соединены линиями.*

Видами – индикаторами ранних стадий послепожарного восстановления на стволах сосны являются *Cladonia botrytes*, *Hypogymnia physodes*, *Placynthiella icmalea*, *Trapeliopsis flexuosa*, *Vulpicida pinastri*, а также *Parmeliopsis ambigua* и *Hypogymnia physodes* (у основания ствола); к промежуточным – *Hypocenomyce scalaris* и *Imshaugia aleurites*; к позднесукцессионным – *Bryoria* spp., *Lepraria*



**Рис. 4.** Средние значения общего проективного покрытия, числа видов и отдельных видов лишайников на стволах сосны обыкновенной у основания дерева (1–4) и на высоте 1,3 м от земли (5–8) на деревьях допожарного (залитые кружки) и послепожарного (незалитые кружки) поколений в сосняках зеленомошных с различной давностью последнего пожара на территории южной Карелии.

spp., *Loxospora elatina*, *Micarea melaena*, *Ochrolechia* spp., *Parmeliopsis hyperopta*, *Platismatia glauca*, *Usnea* spp. Покрытие некоторых видов лишайников на деревьях до- и послепожарного компонентов существенно отличается, вплоть до полного отсутствия на одном из них: на допожарном компоненте произрастает *Hypocenomyce scalaris* (с максимумом покрытия в 40–120 лет после пожара) и *Micarea melaena* (в сообществах с давностью пожара >130 лет), на послепожарном компоненте покрытие *Platismatia glauca* в 3 раза, а *Parmeliopsis hyperopta* в – 7 раз больше, чем на допожарном.

Спустя 17 лет (с 1997–98 по 2014–15 гг.) в среднетаежных зеленомошных сосновых лесах дренированных местообитаний с давностью пожара 35–206 лет на территории южной Карелии произошло значимое снижение среднего числа видов (на 20%) у основания ствола и на высоте 1,3 м (рис. 3.2., 3.5.); уменьшение среднего покрытия *Imshaugia aleurites* (на 60%), видов рода *Bryoria* (на 35%) и увеличение покрытия *Parmeliopsis ambigua* (на 55%) (рис. 3.6.) (на высоте 1,3 м). Это изменение является реакцией лишайникового покрова на ухудшение условий увлажнения, обусловленное увеличением средней температуры воздуха в вегетационный период на 2°C при сохранении общего количества осадков на территории южной Карелии за последние 20 лет наблюдений.

## **Глава 6. Разнообразие лишайников в ельниках зеленомошных: общая характеристика и особенности восстановительной динамики после катастрофических нарушений**

**6.1. Общее видовое разнообразие.** Еловые зеленомошные леса в дренированных местообитаниях на Северо-Западе России, восстанавливающиеся через стадию осинового леса, обладают большим потенциалом формирования высокого разнообразия лишайников, включая редкие, охраняемые виды, а при условии длительной истории развития, могут служить резерватами для сохранения не менее 50% локальных лихенофлор и источниками для распространения лишайников на ландшафтном уровне. В них произрастает четверть лихенофлоры Карелии, 19% охраняемых в республике лишайников, 33% видов – индикаторов малонарушенных лесов Северо-Запада России; 9 видов являются новыми для Карелии (табл. 2). Всего в изученных ельниках на площади 24 га выявлено 269 таксонов лишайников и близких к ним грибов, из них: 254 (253 вида и 1 подвид) лишайников, 7 лихенофильных грибов; 8 нелихенизированных грибов. Среди выявленных видов лишайников: обнаружены впервые во флористических районах *Karelia transonensis* – 75, *Karelia onegensis* – 34, *Karelia olonetsensis* – 29; являются новыми для НП «Водлозерский» – 95 видов, ЗП «Кивач» – 46, Заонежского полуострова – 61, ПетрГО – 35. На площади 8 га в ельниках на разных стадиях сукцессии встречается 53% лихенофлоры ЗП «Ки-

вач», на 7 га – 73% лишенофлоры НП «Водлозерский», на 6 га – 48% лишенофлоры Заонежского полуострова, на 3 га – 36% лишенофлоры ПетрГО (табл. 2).

**Таблица 2. Видовое разнообразие лишайников в еловых лесах в районах исследования**

Показатель	НП «Водлозерский»	ЗП «Кивач»	ЗК «Кижский»	ПетрГО
Площадь обследования (га)	7	8	6	3
Общая площадь района, тыс. га	130,6 <sup>1</sup> /468,3 <sup>2</sup>	10,5	50 <sup>3</sup> /200 <sup>4</sup>	13,5
Общее число обнаруженных видов	196	203	174	138
Новых видов для Карелии	4	8	3	4
Новых видов для территории	95 <sup>1</sup> /66 <sup>2</sup>	46	61 <sup>3</sup>	35
Текущий чек-лист лишенофлоры территории	267 <sup>1</sup> /326 <sup>2</sup>	386	365 <sup>3</sup>	380
Число видов из Красной книги РК	12	16	8	6

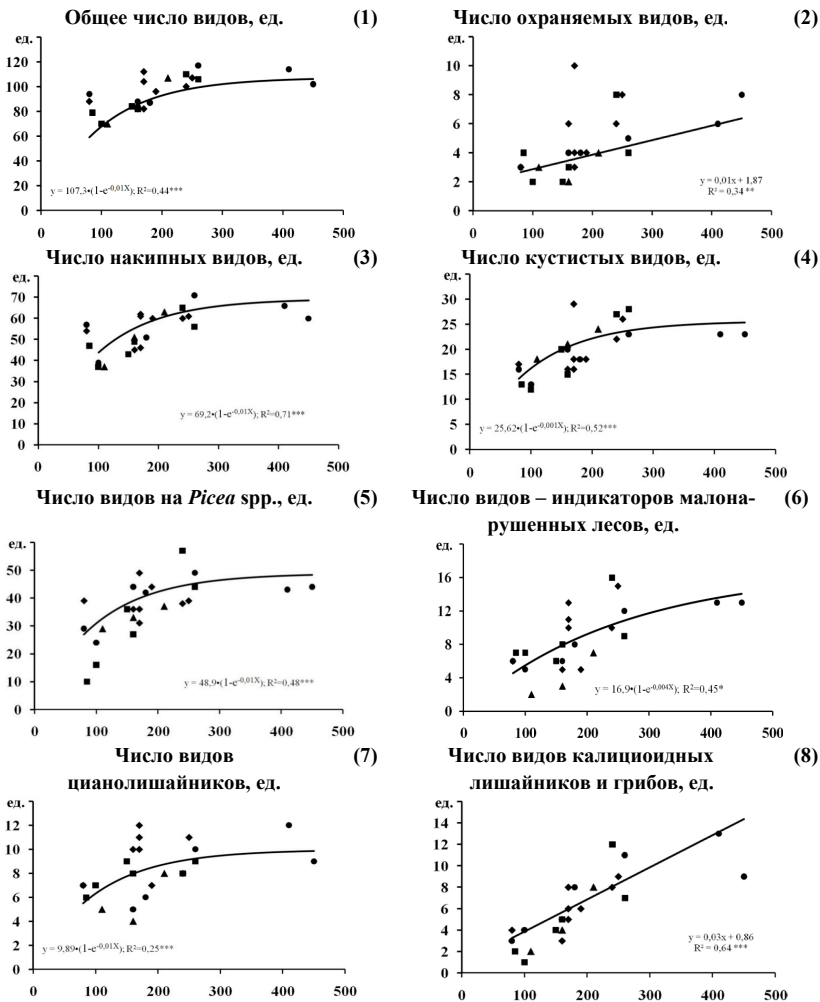
Примечание: <sup>1</sup> для Карельской части НП «Водлозерский», <sup>2</sup> для всей территории НП «Водлозерский» (включая Архангельскую область), <sup>3</sup> для территории заказника, <sup>4</sup> для территории Заонежского полуострова.

**6.2. Субстратная приуроченность.** На 208 деревьях *Populus tremula* с общей суммарной площадью обследования 650 м<sup>2</sup> и 133 деревьях *Picea* spp. на площади 210 м<sup>2</sup> произрастает 178 и 129 видов лишайников, соответственно, что составляет 85% выявленного в ельниках разнообразия этих организмов, 90% охраняемых видов и 96% видов-индикаторов малонарушенных лесов.

**6.3. Видовое разнообразие лишайников в ельниках с разной давностью нарушения.** Число видов лишайников в восстанавливающихся ельниках варьирует от 70 до 117 на 1 га<sup>-1</sup>; в отдельных сообществах реализуется от 26% до 44% видового состава лишайников, выявленных для лесорастительных условий ельников в среднетаежной подзоне Карелии (рис. 5). Общее число видов лишайников при увеличении давности нарушения возрастает и стабилизируется на уровне 110 видов на 1 га площади елового сообщества спустя 250 лет после нарушения. Увеличение разнообразия лишайников в ходе сукцессии происходит, в основном, за счет увеличения числа видов, обитающих на осине, ели и гниющей древесине, а также за счет накипных, кустистых лишайников, цианобионтных и калиционидных видов (рис. 5). Это связано с увеличением числа микронш обитания в пределах отдельных деревьев ели и осины, образованием субстрата в виде гниющей древесины на разных стадиях разложения, а также формированием микроклимата, особенностями которого является повышенная освещенность с преобладанием рассеянного света при повышенной относительной влажности воздуха.

Среди видов лишайников, предложенных в качестве индикаторов для выявления биологически ценных лесов на Северо-Западе Европейской части России (Конечная и др., 2009), в еловых лесах среднетаежной подзоны Карелии

обнаружено 27 видов (33%). Ни один из данных видов не может быть индикатором лесов с давностью нарушения  $>260$  лет. В 200–250 лет общее число ин-



Давность нарушения, число лет

**Рис. 5.** Значения показателей общего видового разнообразия лишайников в еловых лесах южной Карелии с различной давностью последнего нарушения. *Примечание:* здесь и на рис. 6 районы исследования показаны следующими обозначениями:  $\blacktriangle$  – ПетрГО,  $\blacksquare$  – ЗК "Кижский",  $\bullet$  – НП "Водлозерский",  $\blacklozenge$  – ЗП "Кивач".

икаторов стабилизируется на уровне 9–17 (в среднем, 12–14) видов на 1 га. Наиболее строгими индикаторами малонарушенных еловых лесов ( $\geq 200$  лет) являются *Chaenotheca chlorella*, *C. subroscida*, *Cladonia parasitica*, *Evernia divaricata*, *Hypogymnia vittata*, *Nephroma laevigatum*, *Ramalina thrausta*. Виды *Gyalecta truncigena*, *Leptogium saturninum*, *Nephroma parile* в условиях среднетаежных еловых лесов на западе европейской России не являются показателями сообществ с большой давностью нарушения. Число калициоидных видов при увеличении давности нарушения с 80 до 450 лет возрастает в 7 раз; при этом момента стабилизации в разнообразии видов данной группы не отмечается.

## **Глава 7. Общая характеристика эпифитного покрова осины обыкновенной в среднетаежных лесных сообществах**

**7.1. Видовое разнообразие.** В формировании ЭП *Populus tremula* в лесах южной Карелии принимают участие 178 видов лишайников и близким к ним грибов, 32 вида мхов и 12 видов печёночников, представляющих 14, 6 и 6% от общего видового разнообразия этих организмов в Карелии, соответственно. Из них 18 видов занесены в Красную книгу Карелии (2007), 26 являются индикаторами малонарушенных лесов; 7 видов лишайников в республике отмечены впервые. В лишайниковом покрове осины доминируют настоящие эпифиты (83%) и эпибриофиты (10%). Большая часть разнообразия представлена накипными жизненными формами (59%), листоватых и кустистых – 25% и 16%, соответственно. Почти половина (40%) видового разнообразия лишайников обитает на ветвях в кроне, из них не встречаются на стволах 9% от общего числа видов.

В моховом покрове стволов осины преобладают виды с жизненной формой сплетения (50%) и дерновины (22%), представлены все субстратные группы мхов: эвритопные (44%), эпигейные (19%), эпифитные (16%), эпилитные (12%), эпиксильные (9%). Среди печеночников встречаются виды с жизненными формами интербриофитная (83%) и ковры (50%); к эвритопным относится 75% видов, к эпифитным – 25%. В условиях южной Карелии осина отличается высоким разнообразием лишайников и играет существенную роль в поддержании общего биоразнообразия и сохранении редких видов лишайников.

**7.2. Основные характеристики.** Среднее общее покрытие эпифитов на стволах осины у основания ствола составляет 71%, на высоте 1,3 м – 38%. Доля мохообразных и лишайников в общем покрытии у основания ствола составляет 87% и 13%, на высоте 1,3 м – 39% и 61%, соответственно. В ЭП стволов осины доминируют: мхи – *Brachytheciastrum velutinum*, *Brachythecium salebrosum*, *Hylacomium splendens*, *Mnium stellare*, *Orthotrichum speciosum*, *Plagiomnium cuspidatum*, *Pylaisia polyantha*, *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Sanionia uncinata* и *Serpoleskea subtilis*, печеночники – *Ptilidium pulcherrimum* и *Radula complanata*, лишайники – *Bacidia subincompta*, *Biatora efflorescens*, *Cladonia* spp., *Hypogym-*

*nia physodes*, *Lecanora* spp., *Lecidea* spp., *Lepraria* spp., *Leptogium saturninum*, *Lobaria pulmonaria*, *Mycobilimbia* spp., *Nephroma* spp., *Ochrolechia* spp., *Parmelia sulcata*, *Peltigera* spp., *Pertusaria* spp., *Phlyctis argena*, на долю этих видов приходится 94% покрытия у основания ствола и 88% – на высоте 1,3 м от земли.

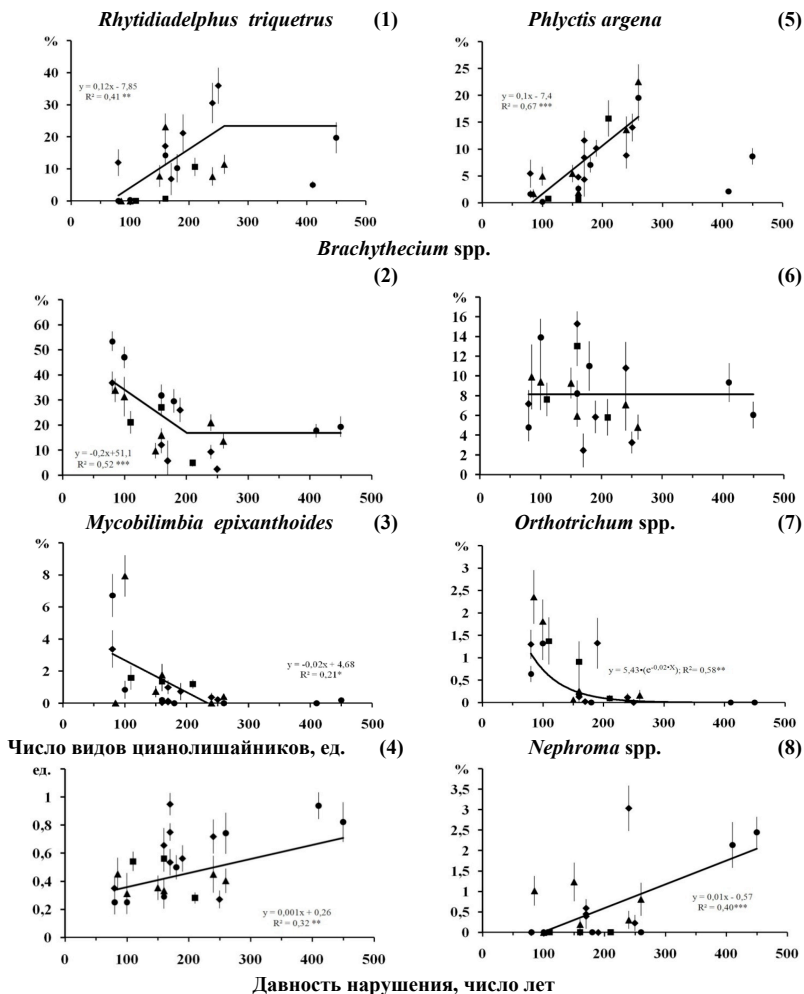
## **Глава 8. Формирование эпифитного покрова осины обыкновенной в сообществах с разными характеристиками**

Наибольшее влияние на формирование ЭП на стволах *Populus tremula* среди характеристик сообществ оказывают доля участия ели в древостое и давность нарушения, среди характеристик деревьев – возраст, протяженность кроны и сбежистость ствола, среди микроусловий – высота по стволу и угол наклона поверхности ствола.

**8.1. Характеристики сообществ. Давность нарушения.** Основное заселение стволов осины эпифитами и стабилизация покрытия мохообразных и лишайников происходит в сообществах с давностью нарушения <80 лет; у основания ствола среднее число видов мохообразных стабилизируется в 150 лет, лишайников – в 250 лет после нарушения. При увеличении давности нарушения **у основания ствола** осины происходит замещение эвритопных (*Brachythecium salebrosum*, *Brachytheciastrum velutinum*, *Sanionia uncinata*), эпифитных мхов (*Pylaisia polyantha*) и лишайников рода *Mycobilimbia* крупными напочвенными мхами (*Rhytidiadelphus triquetrus*, *Hylocomium splendens*) и цианобионтными лишайниками рода *Nephroma* (Рис. 6). На стволах **на высоте 1,3 м** от земли с давностью нарушения возрастают покрытия *Phlyctis argena*, *Radula complanata* и *Nephroma* spp. и уменьшаются покрытия *Parmelia sulcata*, *Leptogium saturninum*, *Ochrolechia* spp., *Lecanora* spp., *Physciaceae* spp., *Orthotrichum* spp. Стабилизация значений покрытия большинства доминантных видов ЭП наблюдается в 250 лет после нарушения, для покрытия видов рода *Nephroma* и числа цианобионтных лишайников стабилизации в период наблюдения (80–450 лет) не отмечается. Доля участия ели наиболее полно характеризует условия местообитания эпифитов осины в еловых лесах, оказывая существенное влияние на микроклимат внутри сообщества и закономерно увеличиваясь с давностью нарушения.

**8.2. Характеристики деревьев. Возраст дерева. У основания ствола** осины с увеличением возраста дерева от 40 до 200 лет, при высоком (70–55%) покрытии мохообразных и незначительном (10–15%) покрытии лишайников, формируются олигодоминантные сообщества (индекс выравненности Пиелу равен 0,6) с участием 1–5 видов, в которых происходит постепенное увеличение числа цианолишайников, доли участия *Rhytidiadelphus triquetrus* и снижение доли *Brachythecium salebrosum*, видов рода *Mycobilimbia*. Вид *Rhytidiadelphus triquetrus* среди других напочвенных мхов, лучше приспособлен к произ-

растанию у основания ствола осины в качестве факультативного эпифита, и по особенностям динамики изменения покрытия, как с возрастом дерева, так и с давностью нарушения, может быть отнесен к позднесукцессионным (климаксовым) видам эпифитного покрова. **На высоте 1,3 м** максимальные значения по-

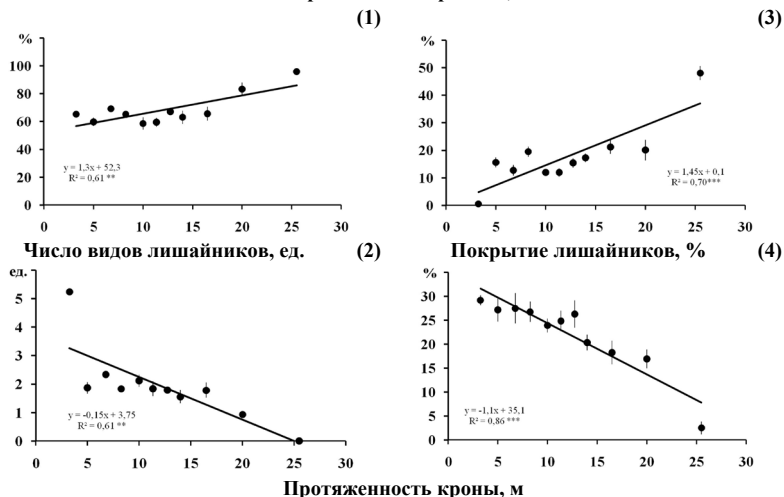


**Рис. 6.** Среднее проективное покрытие отдельных таксонов мхов и лишайников и число видов цианолишайников на стволах осины у основания дерева (1–4) и на высоте 1,3 м от земли (5–8) в еловых лесах южной Карелии с различной давностью последнего нарушения.

крытия видов *Orthotrichum* spp. отмечаются на деревьях возрастом 40 лет, *Physciaceae* spp., *Leptogium saturninum*, *Lecanora* spp. – 60 лет, *Hypogymnia physodes*, *Parmelia sulcata*, *Mycobilimbia* spp. – 80 лет, *Ochrolechia* spp., *Biatora efflorescens* – 100 лет; после указанного возраста покрытие данных видов снижается, и они почти полностью отсутствуют в ЭП на деревьях возрастом >150 лет. На деревьях возрастом 150–200 лет на стволах осины на высоте 1,3 м ЭП стабилизируется; его отличительными признаками являются: высокие покрытия *Phlyctis argena* (10%), *Radula complanata* (9%), видов рода *Nephroma* (3%).

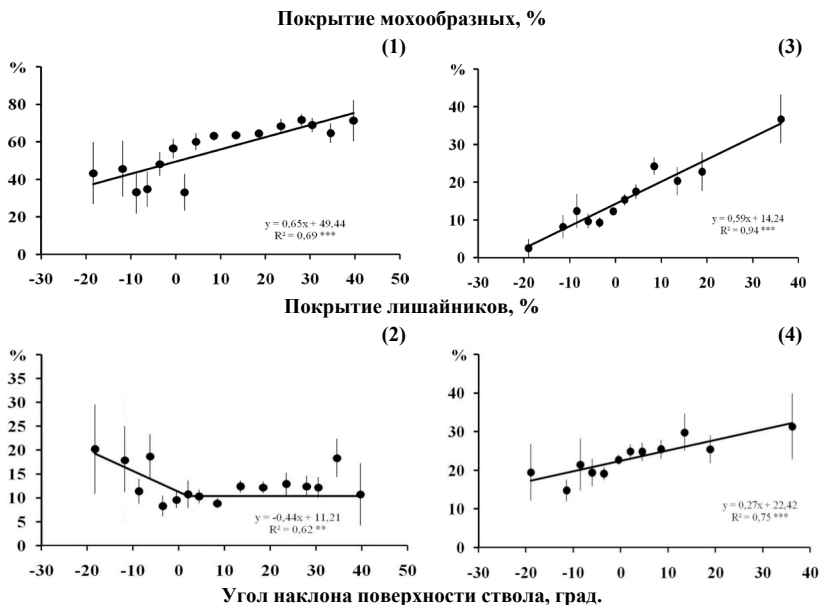
**Параметры кроны.** Благодаря особенностям строения кроны осины (крупные ветви, отходящие от ствола под острыми углами), таксационные параметры – высота дерева, высота нижней границы, протяженность и радиус кроны, определяющие перехват атмосферных осадков и их стволовой сток, оказывают значительное влияние на развитие ЭП. Так, с увеличением протяженности кроны с 5 до 25 м общее покрытие мохообразных у основания ствола и на высоте 1,3 м увеличивается с 55 до 90% и с 5 до 40%, соответственно (рис. 7). Среднее число видов мохообразных в описаниях на высоте 1,3 м от земли также возрастает, в среднем, с 1 до 2. В то же время общее покрытие и среднее число видов лишайников пропорционально характеристикам мохообразных снижается с увеличением протяженности кроны (рис. 7).

#### Покрытие мохообразных, %



**Рис. 7.** Средние значения общего проективного покрытия мохообразных, лишайников и числа видов лишайников на стволах осины у основания дерева (1–2) и на высоте 1,3 м от земли (3–4) на деревьях с различной протяженностью кроны в еловых лесах южной Карелии.

**8.3. Индивидуальные характеристики. Угол наклона поверхности ствола.** С изменением угла наклона с  $-20^\circ$  до  $+40^\circ$  у основания ствола в 2 раза увеличивается общее покрытие мохообразных (с 40 до 80%), и в 2 раза снижается общее покрытие (с 20 до 10%) и среднее число видов (с 2 до 1) лишайников (рис. 8). На высоте 1,3 м увеличивается общее покрытие мохообразных – в 12 раз (с 3 до 35%), общее покрытие лишайников – в 1,7 раза (с 18 до 32%), среднее число видов мохообразных – в 5 раз (с 0,5 до 2,8). К отрицательно наклоненным поверхностям ( $-20-0^\circ$ ) у основания ствола осины приурочены виды *Lepraria* spp., *Mycobilimbia* spp., *M. carneoalbida*, на высоте 1,3 м – *Arthonia* spp., *Bacidia subimcompta*, *Phlyctis argena*, *Orthotrichum* spp., *Leptogium saturninum*, к вертикальным и слабо положительно наклоненным ( $0-20^\circ$ ) – виды *Cladonia* spp., *Nephroma* spp., *Mycobilimbia epixanthoides* (у основания ствола) и *Pertusaria* spp., *Hypogymnia physodes*, *Mycobilimbia* spp., *M. carneoalbida* (на высоте 1,3 м), к сильно положительно наклоненным поверхностям ( $>20^\circ$ ) – *Rhytidadelphus triquetrus*, *Hylocomium splendens*, *Plagiomnium cuspidatum*, *Peltigera* spp. (у основания ствола) и *Radula complanata*, *Brachythecium* spp., *Lobaria pulmonaria*, *Nephroma* spp., *Ochrolechia* spp., *Parmelia sulcata* (на высоте 1,3 м).



**Рис. 8.** Средние значения общего проективного покрытия, числа видов мохообразных и лишайников на стволах осины у основания дерева (1–2) и на высоте 1,3 м от земли (3–4) при различных значениях угла наклона поверхности ствола в еловых лесах южной Карелии.

Высокое покрытие видов *Orthotrichum* spp., *Leptogium saturninum* на отрицательно наклоненных поверхностях ствола обусловлено наличием двойного стока осадков (по положительной и отрицательной сторонам) на стволах осины. Для данных влаголюбивых видов произрастание на отрицательных поверхностях ствола является важным приспособлением в условиях повышенной освещенности в молодых лиственных лесах. Химические и физические свойства субстрата, наличие доступной влаги и взаимоотношения между видами – важнейшие факторы, определяющие состояние ЭП на стволах осины. При увеличении степени увлажнения местообитания в ЭП возрастает доля участия мхов и цианолишайников и снижается доля участия нецианобионтных лишайников, обладающих меньшей конкурентной способностью, и наоборот.

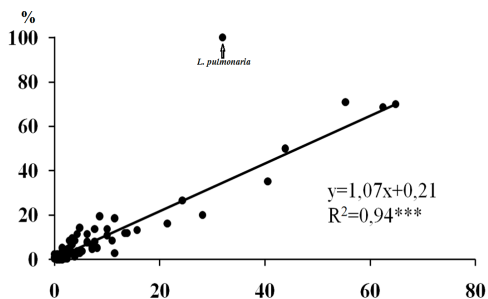
## Глава 9. Структура эпифитного покрова стволов *Populus tremula*

**9.1. Взаимосвязь между характеристиками лишайникового и мохового покрова.** Общее покрытие мохообразных на стволах осины служит комплексным показателем, отражающим продолжительность времени, в течение которого организмы находятся во влажном, метаболически активном состоянии. При увеличении общего покрытия мохообразных происходит последовательная смена видов, согласно степени их конкурентной силы и адаптивной стратегии, у основания ствола: *Cladonia* spp., *Mycobilimbia* spp. и *Radula complanata* < *Brachythecium salebrosum* < *Hylocomium splendens*, *Rhytidiadelphus triquetrus*; на высоте 1,3 м от земли: накипные виды родов *Arthonia*, *Biatora*, *Lecanora*, *Lepraria*, *Lecidea*, *Ochrolechia*, *Pertusaria*, *Phlyctis argena* и листоватые виды семейств *Parmeliaceae* и *Physciaceae* < мохообразные (*Brachythecium salebrosum*, *Radula complanata*) и цианолишайники (*Lobaria pulmonaria*, *Nephroma* spp.).

Основными видами взаимоотношений между мохообразными и лишайниками в эпифитном покрове стволов осины являются: а) приспособительные, развивающиеся по типу благоприятствования или нейтрализма, характерные для цианолишайников; б) ограничение, наблюдающееся при вытеснении лишайников мхами и в) недопущение, характерное для участков ствола с развитым моховым покровом.

Виды родов *Nephroma* и *Peltigera* у основания ствола осины произрастают в широком диапазоне значений общего покрытия мохообразных (5–80%); на высоте 1,3 м от земли максимальное покрытие видов рода *Nephroma* spp. наблюдается при максимальном общем покрытии мохообразных, достигающим 50–60%, вида *Lobaria pulmonaria* – при покрытии мохообразных, равным 15–50%, максимальное покрытие большинства видов лишайников отмечается при покрытии мохообразных не более 30%.

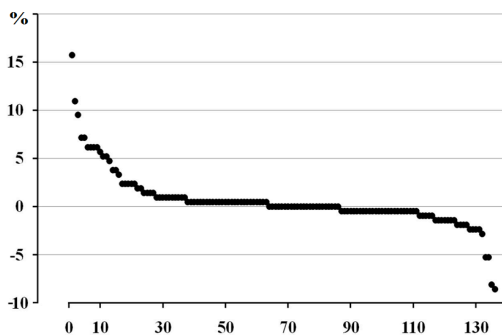
**9.2. Изучение видов лишайников и мохообразных, ассоциированных с *Lobaria pulmonaria*.** Видовое разнообразие и показатели обилия видов ЭП на деревьях осины, заселенных *L. pulmonaria*, и деревьях, на которых *L. pulmonaria* не встречается, в отдельно взятых сообществах не различаются. В местах обитания *L. pulmonaria* на стволах осины, по сравнению с участками без *L. pulmonaria* отмечены следующие закономерности: угол наклона поверхности ствола на 2–4 градуса выше; в 1,2–2,2 раза больше среднее число видов лишайников, мохообразных и общее покрытие лишайников; выравненность покрытий видов выше, что указывает на отсутствие явного доминирования отдельных таксонов, а, при сочетании с повышенным разнообразием – на высокую мозаичность покрова; в 3–6 раз больше покрытие видов рода *Nephroma* (в лесах с давностью нарушения >200 лет). Эпифитные группировки с *L. pulmonaria*, большей частью, образованы случайным сочетанием видов: для подавляющего большинства изученных видов мохообразных и лишайников, произрастающих на стволах осины на высоте 1,3 м, наблюдается четкая закономерность: чем чаще вид встречается в ЭП, тем чаще он попадает в описания с *L. pulmonaria* (рис. 9). Величина отклонения встречаемости 88% изученных 136 видов в описаниях с *L. pulmonaria* от описаний в обобщенной выборке составляет <5%, для остальных 12% видов – <15%; в описаниях с *L. pulmonaria* в 2–3 раза выше встречаемость видов *Dicranum* spp., *Cladonia chlorophaea*, *Pertusaria* spp., *P. amara*, *Nephroma* spp., *Nephroma parile* и *Ptilidium pulcherrimum*, а у *Lecanora allophana* – в 3,6 раза меньше, чем в обобщенной выборке описаний (рис. 10).



**Встречаемость отдельных таксонов в случайной выборке описаний, %**

**Рис. 9.** Взаимосвязь между встречаемостью 136 отдельных видов (таксонов) мохообразных и лишайников в описаниях с *L. pulmonaria* (ось Y) и в случайной выборке из общего числа описаний (ось X) на стволах осины на высоте 1,3 м от земли. *Примечание:* отдельные таксоны помечены точками, местоположение встречаемости *L. pulmonaria* помечено стрелкой (при регрессионном анализе не учитывалась), объемы выборки одинаковы и составляют по 266 описаний.

В описаниях с покрытием *L. pulmonaria* равным 10–25% регистрируются максимальные значения следующих показателей: общего покрытия мохообразных (20%), среднего числа видов лишайников (4–6 видов), индекса выравненности Пиелу (0,8), покрытия (4%) и встречаемости (23%) видов рода *Nephroma* spp., встречаемости *Dicranum* spp. (40%); при покрытии *L. pulmonaria* >30% значения этих показателей снижаются до нулевых значений, что объясняется доминированием в ЭП крупных талломов лобарии >180 см<sup>2</sup>. Многовидовые, высоко мозаичные, выровненные по покрытию, группировки с участием лобарии легочной являются не устойчивой формой существования видов в ЭП осины, а временным явлением, связанным с небольшим возрастом молодых талломов *L. pulmonaria* площадью <125 см<sup>2</sup>; при увеличении площади таллома >180 см<sup>2</sup> сопутствующие лобарии виды из покрова ею вытесняются, и снижение водонакопительного потенциала из-за уменьшения покрытия мхов рода *Dicranum*, по-видимому, компенсируется возрастанием собственной вододерживающей способности талломов *L. pulmonaria*.



Порядковый номер вида (или таксона) мохообразных и лишайников

**Рис. 10.** Величина отклонения ( $\Delta = F_1 - F_2$ , по оси Y) встречаемости (%) 136 отдельных видов (таксонов) мохообразных и лишайников в описаниях с *L. pulmonaria* ( $F_1$ ) от встречаемости в случайной выборке из общего числа описаний ( $F_2$ ) на стволах осины на высоте 1,3 м от земли. *Примечание:* отдельные таксоны помечены точками, порядковые номера видам присваивались на основе сортировки по величине отклонения, объемы выборок одинаковы и составляют по 266 описаний.

Мхи рода *Dicranum*, играют важную роль в формировании покрова с участием цианолишайников *Nephroma* spp. и молодых талломов *L. pulmonaria* площадью от 60 до 125 см<sup>2</sup> на стволах осины на высоте >1 м от земли, благодаря водопоглощающей и вододерживающей способности плотных моховых куртин. Высокие значения покрытия и встречаемости видов *Nephroma* spp. в описаниях с лобарией легочной, с одной стороны, объясняются сходными эко-

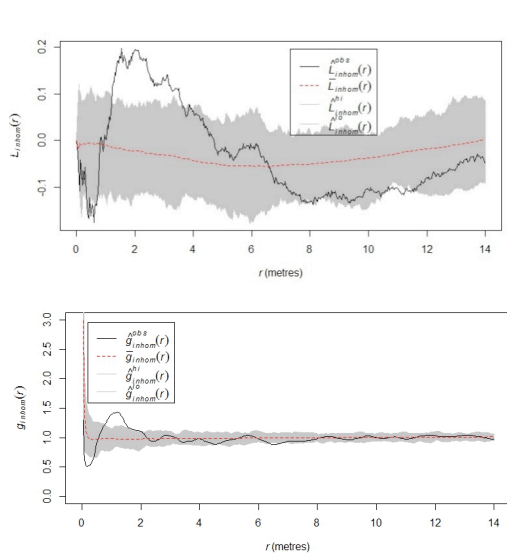
логическими требованиями этих видов, а с другой – это может быть связано с биологией цианолишайников и особенностями их жизненного цикла, обусловленными одинаковым выбором симбионтов (свободноживущих цианобактерий) в процессе лишенизации (*Nephroma* spp., *Lobaria pulmonaria*) или долихенизации (*Lobaria pulmonaria*) прототаллуса и первичного таллома, образующегося при прорастании агентов расселения (спор, соредий, изидий) (Rikkinen et al., 2002; Fedrowitz et al., 2012).

### Глава 10. Динамика популяций некоторых охраняемых видов макролишайников

Вид *Bryoria nadvornikiana* в лесных сообществах ПетрГО обладает следующими характеристиками: длина талломов варьирует от 9 до 175 мм, в среднем составляет  $45 \pm 0,90$  мм; преобладают талломы длиной 27–44 мм (41 %). Вид обитает на единственном типе субстрата – на нижних (0,4–3 м) ветвях живых (86% талломов) и сухостойных (14%) деревьях *Picea* spp. преимущественно молодого возраста (40–70 лет). *B. nadvornikiana* заселяет ель возрастом ~ 20 лет; максимальное число талломов (43%) отмечается на молодых деревьях возрастом 40–54 лет, высотой 4–6 м, с диаметром ствола (на 1,3 м) 6–10 см. При дальнейшем увеличении значений таксационных параметров деревьев число талломов снижается, что связано с увеличением высоты расположения ветвей над землей и уменьшением количества субстрата, пригодного для заселения. Плотность талломов *Bryoria nadvornikiana* в ельниках зеленомошных, не примыкающих к жилой застройке, составляет, в среднем, 132 шт. га<sup>-1</sup>, в осинниках с молодым поколением ели – 78 шт. га<sup>-1</sup>. Максимальное число талломов (58%) было обнаружено на высоте 1 – 1,6 м от земли; с увеличением высоты произрастания над землей число талломов увеличивается, за счет большей вероятности наличия субстрата, а затем – снижается. Анализ реакции *B. nadvornikiana* на естественные и антропогенные факторы позволяет отнести её к группе чувствительных; на территории западного Прионежья в Республике Карелия вид не является строгим индикатором малонарушенных сообществ.

Вид *Evernia divaricata* в заповеднике «Кивач» в границах ельника травяно-кустарничкового сфагнового с давностью нарушения >300 лет образует локальное пятно распространения размером в 0,4 га, с максимумом обилия (плотность 0,3 шт./м<sup>2</sup>) в центральной части (0,3 га). Длина таллома вида варьирует от 0,5 до 39 см, средняя длина составляет  $7,4 \pm 0,14$  см. *Evernia divaricata* заселяет большой спектр вертикальных субстратов (стволы крупных берез и сосен, ветви елей, сухостойный можжевельник, стволы старой ивы, ветви рябины и ольхи), но основными форофитами являются *Picea* spp. (53% всех талломов) и *Betula* spp. (34%), при этом максимальное число талломов отмечается на ветвях

деревьев ели (47%) разного возраста и стволах крупных берез (33%). Вследствие преимущественного размножения при помощи крупных фрагментов таллома, у вида *E. divaricata* обнаруживаются следующие особенности: на деревьях с различными характеристиками (включая молодые и относительно молодые деревья возрастом 30–50 лет) размеры талломов одинаковы; наиболее информативной характеристикой является число талломов вида; выраженное contagiousное (в радиусе  $\sim 1\text{--}3,5$  м) размещение особей вида в горизонтальном пространстве сообщества (рис. 11); отсутствие строгой избирательности к определенному типу субстрата. Важнейшим условием для распространения вида является близость к источнику расселения, наличие подходящих условий для закрепления фрагментов талломов и длительность его существования.



**Рис. 11.** Оценка функции Рипли  $L(r)$  (А) и  $g(r)$  (Б) для особей деревьев, с разным числом талломов *Evernia divaricata*: по горизонтали – радиус  $r$ , м; серая заливка – «конверты» принятия нулевой гипотезы при уровне значимости 0,01, полученные по 199 реализациям неоднородного пуассоновского процесса с интенсивностью  $\lambda(x)$ ; пунктирная линия – среднее поведение функций для этих реализаций.

При изучении ценопопуляций *Lobaria pulmonaria* было установлено, что с увеличением антропогенной нагрузки (ЗП «Кивач»  $\rightarrow$  ЗК «Заозерский»  $\rightarrow$  ПетрГО) снижается плотность талломов (98, 42 и 1,8 шт./на 1 км маршрута, соответственно), число типов субстрата (7, 4 и 2), доля фертильных талломов (10, 0, 0%), и повышается средняя площадь таллома (65, 68 и 123  $\text{cm}^2$ ), площадь

некротических образований (5, 8 и 26 см<sup>2</sup>), доля субсенильных (8, 13 и 36%) и сенильных (2, 4, 19%) особей в популяционном спектре ценопопуляции.

### Заключение

За исключением сфагновых сосняков, исследованные сообщества представляют собой леса дренированных местообитаний, резко отличающиеся по условиям произрастания и типу динамики. Это сказывается и на особенностях разнообразия лишайников: видовое богатство этих организмов в еловых лесах в 2 раза выше, чем в сосновых. Сухие, светлые, хорошо проветриваемые сосновые леса, произрастающие на песчаных, бедных почвах, обладают высокой периодичностью нарушений (пожаров), поэтому данные типы леса не отличаются большим разнообразием видов лишайников. Большинство обнаруженных охраняемых видов и индикаторов малонарушенных сосновых лесов произрастают в более сырых лесах (сфагновых), или в сообществах дренированных местообитаний, но переходных к еловым. С елью, как позднесукцессионным видом дерева, создающим климаксовые леса, связано большое количество видов лишайников. Осина является типичным ремонтным видом дерева, но, благодаря высокой трофности корки, собирающей кроне, более стабильному субстрату и возможности возобновления в окнах древостоя климаксового сообществ, она отличается высоким разнообразием лишайников.

Число видов лишайников тесно связано с общим числом и площадью обследованных ПП в районе изучения, числом деревьев, суммарной площадью обследования стволов и общей площадью обследованной коры в лаборатории. Наличие данных связей необходимо учитывать при сравнении видовых списков в различных местообитаниях (на разных видах форофитов, сообществах, географических районах). На примере сравнения видового состава лишайников, произрастающих на основных видах форофитов (ели, сосне и осине) в разных районах Европы, показано, что исследованная площадь (число деревьев, суммарная площадь стволов) является основополагающим показателем полноты выявления видового состава.

Изучение зависимости число видов/суммарная площадь исследования показало, что основной видовой состав лишайников в более выровненном, гомогенном и относительно небогатом видами ЭП стволов сосны, выявляется на небольшой суммарной площади (2–5 м<sup>2</sup>, в зависимости от поколения древостоя и высоты над землей). Дальнейшее увеличение числа видов с увеличением площади происходит крайне медленно. В местообитаниях у основания ствола – возрастание количества видов на 20%, 50%, 100% отмечается на площади в 6, 15 и 29 раз, больше той, на которой выявляется основной видовой состав лишайников; на высоте 1,3 м увеличение числа видов на 20%, 50%, 100% соответ-

ствует 4-, 9-, 16-ти кратному увеличению суммарной площади описаний, соответственно (в объединенной выборке без деления на поколения).

На стволах осины минимальная площадь, на которой выявляются основные виды лишайников, создающих облик ЭП, зависит от типа леса (стадии сукцессии) и составляет 3,5 – 8 м<sup>2</sup> у основания ствола и 2,4–6,7 м<sup>2</sup> на высоте 1,3 м от земли. Дальнейшее увеличение числа видов на 20, 50 и 100% регистрируется при 1,5–2-х кратном, 2–4-х кратном и 3–7 кратном увеличении суммарной площади, соответственно. При увеличении гетерогенности выборки, вследствие включения разных типов леса, относящихся к разным стадиям сукцессии ельников, площадь выявления 80 основных видов лишайников существенно увеличивается и составляет 16 м<sup>2</sup>, как у основания ствола, так и на высоте 1,3 м от земли. Для выявления ~300 видов лишайников (приблизительный пул видов на осине в регионе) в данных условиях местообитания требуется минимальная площадь ~350 м<sup>2</sup>, что соответствует, например, выполнению ~5700 описаний при помощи рамки 25×25 см на ~700 деревьях осины.

Давность нарушения – фундаментальная характеристика местообитания эпифитных лишайников и мохообразных, от которой напрямую зависит наличие и качество субстрата, условия местообитания, время, необходимое для развития организмов. Основное заселение стволов сосны и осины эпифитами заканчивается к 80 годам после катастрофического нарушения (рубки, пожары), после чего наблюдается относительная стабилизация общих характеристик ЭП (среднего числа видов и общего покрытия). Однако полной стабилизации в ЭП за весь изученный период времени (4–206 лет – сосняки, 80–450 лет – ельники) на изученных породах форофитов не наблюдается, что объясняется отсутствием стабильности в постоянно изменяющихся условиях обитания (покровные ткани живых деревьев).

В группе характеристик деревьев наиболее значимыми для эпифитов, как сосны, так и осины, являются возраст, высота дерева и сбежистость ствола. Первоначальный момент заселения деревьев эпифитами отличаются высокой степенью динамичности. Основное заселение заканчивается к 30 годам жизни дерева, после чего ЭП претерпевает значительные изменения и относительная стабилизация большинства его характеристик отмечается: для осины на деревьях возрастом 150–200 лет, а на сосне, как долгоживущей породе – на деревьях возрастом > 200 лет. В сообществах с большой давностью нарушения, в которых уже произошел основной процесс заселения эпифитами и наблюдается относительная стабилизация ЭП на уровне сообщества в целом, на вновь появляющихся особях молодых деревьев форофитов продолжают протекать варианты микросукцессий, связанные с образованием нового субстрата и его преобразо-

ванием. Благодаря этому видовое разнообразие эпифитов поддерживается на высоком, стабильном уровне.

Среди характеристик микроусловий наибольшее число зависимостей характеристик ЭП выявлено с высотой расположения участка по стволу и углом наклона поверхности ствола. В случае с ЭП сосны, к перечисленным характеристикам добавляется экспозиция ствола и величина pH. Показано, что нижняя часть ствола на высоте от 0 до 2 м представляет собой разнообразный субстрат для эпифитов, в пределах которого действуют довольно выраженные градиенты среды, в первую очередь – уровень освещенности и увлажнения.

Наибольшее влияние на ЭП оказывают индивидуальные характеристики местообитания, действующие на уровне отдельных участков ствола. Это может объясняться несколькими причинами:

- основное участие в формировании ЭП принимают виды с широкой экологической амплитудой, широко распространенные в разных типах леса; виды, жестко привязанные к определенным условиям среды и типам сообществ, в эпифитном покрове осины и сосны играют небольшую роль;

- у большинства изученных видов нет значимых барьеров в распространении и переносе агентов расселения, они широко представлены во всех изученных районах, поэтому ЭП в разных районах исследования имеет одни и те же доминантные виды и сходные черты строения;

- одинаковые лесорастительные условия и относительно высокий возраст осины (выборка более гомогенна по характеристикам сообществ и деревьев);

- для эпифитов, получающих основное питание из атмосферы, листьев и коры, большое значение имеет доступность жидкой воды, поступающей с осадками, поэтому наибольшее влияние на ЭП оказывают микроусловия – т.е. индивидуальные характеристики условий среды, действующие на небольших конкретных участках ствола, от которых во многом зависит состояние ЭП;

- высокая степень гетерогенности микроусловий в пределах действия характеристик более высокого ранга, в результате чего увеличивается случайная и снижается факториальная дисперсия, поэтому ответ ЭП на действие микроусловий, т.е. градиентов, действующих в небольших пространственных масштабах, более четкий и сильный.

Анализ изученных параметров местообитания на эпифитный покров позволяет сделать заключение, что среди экологических факторов ведущее влияние на эпифиты, как сосны, так и осины, оказывает влажность.

### Выводы

1. В результате проведенных исследований впервые для Карелии выявлено 11 видов лишайников, для флористической провинции *Karelia*

*transonegensis* – 82 вида, *Karelia onegensis* – 39, *Karelia olonetsensis* – 29, для Национального парка «Водлозерский» – 107, заповедника «Кивач» – 57, Петро-заводского городского округа – 35, Заонежского полуострова – 61 вид.

2. В среднетаежных сосновых лесах Республики Карелия представлено около 10% лишенофлоры Карелии, 30–35% видов локальных лишенофлор. В формировании эпифитного покрова стволов и ветвей *Pinus sylvestris* принимают участие 110 видов лишайников и близких к ним грибов, из них к собственно лишайникам относятся 106 видов, 2 вида – к лишенизированным и 2 вида – к лишенофильным грибам, 6 видов занесены в Красную книгу Карелии, 10 видов являются индикаторами малонарушенных лесов Северо-Запада России. Восстановление и стабилизация общего числа видов эпифитных лишайников после пожаров в сосновых лесах регистрируется при давности пожара 50 лет на уровне 30–40 видов/га.

3. В сообществах восстановительного ряда ельников зеленомошных (осиновые, осиново – еловые, еловые леса) произрастает почти четверть лишенофлоры Карелии, около 50% видов локальных лишенофлор, 19% охраняемых в республике лишайников, 33% видов – индикаторов малонарушенных сообществ. Общее число видов лишайников, в процессе послепожарного восстановления еловых лесов возрастает и спустя 250 лет после нарушения стабилизируется, на среднем уровне 110 видов/га. В это же время стабилизируется число видов накипных, кустистых и цианобактериальных листоватых лишайников. Число калициоидных видов возрастает на протяжении всего изученного интервала давности нарушения (с 80 до 450 лет) в 7 раз.

4. В условиях южной Карелии вид *Populus tremula* отличается высоким разнообразием криптогамных эпифитов и играет существенную роль в поддержании общего разнообразия лишенофлоры и сохранении редких видов лишайников. В формировании эпифитного покрова стволов и ветвей осины принимает участие 178 видов лишайников и близких к ним грибов, 32 вида мхов и 12 видов печеночников, из них 18 видов занесены в Красную книгу Карелии, 26 видов являются индикаторами малонарушенных лесов; 7 видов лишайников в республике отмечены впервые.

5. В условиях средней тайги наиболее надежными индикаторами малонарушенных сосновых лесов с давностью пожара более 160 лет являются: *Alectoria sarmentosa*, *Bryoria fremontii*, *Cladonia norvegica*, *Microcalicium disseminatum*, *Tuckneraria laureri*; для малонарушенных еловых лесов с давностью нарушения свыше 200 лет надежными индикаторами являются: *Chaenotheca chlorella*, *Ch. subroscida*, *Cladonia parasitica*, *Evernia divaricata*, *Hypogymnia vitata*, *Nephroma laevigatum*, *Ramalina thrausta*. Виды лишайников *Gyalecta truncigena*, *Leptogium saturninum*, *Nephroma parile* в условиях средней тайги на се-

веро-западе Европейской части России не являются индикаторами малонарушенных еловых лесов.

6. Наибольшее влияние на формирование эпифитного покрова на стволах *Pinus sylvestris* в изученных среднетаежных сосновых лесах оказывают давность пожара; соотношение деревьев до- и послепожарного поколений в древесном ярусе; характеристики деревьев – возраст, диаметр, сбежистость ствола и структура корки; характеристики местообитания (микроусловий) — экспозиция и угол наклона поверхности ствола, высота расположения анализируемого участка, pH субстрата.

7. В формировании эпифитного покрова на стволах *Pinus sylvestris* с увеличением возраста дерева можно выделить 4 этапа: 1) начальный (1–70 лет), соответствующий активной колонизации лишайниками молодых деревьев и формирования прочной субстратной основы – многолетней толстой корки; 2) средний (70–150 лет), который характеризуется формированием слабо облетающей грубой корки и отсутствием существенных изменений параметров эпифитного покрова; 3) поздний (150–220 лет) на котором у основания ствола наблюдается стабилизация характеристик эпифитного покрова, а на участках ствола, выше комлевой части – снижение значений большинства параметров, вследствие увеличения скорости обновления субстрата (облетания корки); 4) заключительный (> 220 лет), соответствующий полной стабилизации эпифитного покрова.

8. Основные параметры эпифитного лишайникового покрова в среднетаежных сосновых лесах характеризуются быстрым восстановлением после пожара: стабилизация среднего числа видов в описании у основания ствола (5 видов) происходит в первые 15 лет, на высоте 1,3 м (4 вида) – через 35 лет; стабилизация общего покрытия у основания ствола (21%) регистрируется через 35 лет, на высоте 1,3 м (14%) – через 50 лет. Стабилизации видовой структуры эпифитного покрова в исследованном интервале давности пожара (200 лет) не наблюдается.

9. Характерными видами ранних стадий послепожарного восстановления эпифитного покрова сосновых лесов (до 50 лет) являются *Placynthiella icmalea*, *Trapeliopsis flexuosa*, *Vulpicida pinastri*, *Cladonia botrytes*, *Hypogymnia physodes* и *Parmeliopsis ambigua* (у основания ствола); промежуточных стадий (70–100 лет) – *Hypocnomyce scalaris* и *Imshaugia aleurites*; поздних (150–200 лет) – *Bryoria* spp., *Lepraria* spp., *Loxospora elatina*, *Micarea melaena*, *Ochrolechia* spp., *Parmeliopsis hyperopta*, *Platismatia glauca*, *Usnea* spp.

10. Формирование эпифитного покрова на стволах *Pinus sylvestris* до- и послепожарного поколений существенно различается:

– послепожарная динамика числа видов и общего покрытия лишайников на стволах допожарного поколения имеет разнонаправленный характер с максимальными значениями в интервале от 40 до 100 лет после пожара. При давности пожара >100 лет и возрасте деревьев допожарных поколений >150 лет происходит снижение значений параметров эпифитного покрова, что вызвано уменьшением разнообразия микронид обитания лишайников;

– на стволах послепожарного поколения число видов и покрытие лишайников последовательно возрастает до 150–200 лет после пожара;

– для деревьев допожарного поколения характерны *Hypocenomyce scalaris* (с максимумом покрытия в 40–120 лет после пожара) и *Micarea melaena* (в сообществах с давностью пожара >130 лет), на деревьях послепожарного поколения значительно большее покрытие имеют *Parmeliopsis hyperopta* и *Platismatia glauca*.

11. Мониторинг эпифитного лишайникового покрова в зеленомошных сосновых лесах с давностью пожара от 35 до 206 лет на территории южной Карелии в период с 1997–98 гг. по 2014–15 гг. выявил значимое снижение среднего числа видов лишайников в описаниях у основания ствола и на высоте 1,3 м (на 20%); уменьшение среднего покрытия *Imshaugia aleurites* (на 60%), видов рода *Bryoria* (на 35%) и увеличение покрытия *Parmeliopsis ambigua* (на 55%) (на высоте 1,3 м). Это изменение является реакцией лишайникового покрова на ухудшение условий увлажнения, обусловленное увеличением средней температуры воздуха в вегетационный период на 2°C при сохранении общего количества осадков.

12. Наибольшее влияние на формирование эпифитного покрова на стволах *Populus tremula* среди характеристик сообществ оказывают: давность нарушения и доля участия ели в древостое, среди характеристик деревьев – возраст, протяженность кроны и сбежистость ствола, среди микроусловий – высота по стволу и угол наклона поверхности ствола.

13. В восстановительном ряду ельников зеленомошных в интервале давности нарушения 80–400 лет общее покрытие и соотношение мхов и лишайников на стволах осины не меняется. Покрытие составляет, в среднем, у основания 73%, на высоте 1,3 м – 38%, доля мхов, соответственно, 84% и 40%. Среднее число видов мохообразных у основания ствола после нарушения стабилизируется в 150 лет (3 вида), лишайников – в 250 лет (2 вида); на высоте 1,3 м среднее число видов мохообразных (1–2 вида) и лишайников (2–5 видов) в изученном интервале давности нарушения не изменяется.

14. У основания ствола *Populus tremula* в процессе сукцессии происходит замещение эвритопных (*Brachythecium salebrosum*, *Brachytheciastrum velutinum*, *Sanionia uncinata*), эпифитных (*Pylaisia polyantha*) мхов и лишайников ро-

да *Mycobilimbia* крупными эпигейными мхами (*Rhytidiadelphus triquetrus*, *Hylocomium splendens*) и цианобионтными лишайниками рода *Nephroma*. При давности нарушения >200 лет существенных изменений видовой структуры не наблюдается. На высоте 1,3 м с давностью нарушения возрастает покрытие *Phlyctis argena*, *Radula complanata* и *Nephroma* spp. и уменьшается покрытие *Parmelia sulcata*, *Leptogium saturninum*, *Ochrolechia* spp., *Lecanora* spp., *Physciaceae* spp., *Orthotrichum* spp. Стабилизация видовой структуры эпифитного покрова наблюдается через 250 лет после нарушения.

15. Последовательная смена видов мхов, печёночников и лишайников при увеличении общего покрытия мохообразных на стволах *Populus tremula* происходит согласно степени их конкурентной силы и адаптивной стратегии: у основания ствола: *Cladonia* spp., *Mycobilimbia* spp. и *Radula complanata* < *Brachythecium salebrosum* < *Hylocomium splendens*, *Rhytidiadelphus triquetrus*; на высоте 1,3 м – накипные виды родов *Arthonia*, *Biatora*, *Lecanora*, *Lepraria*, *Lecidea*, *Ochrolechia*, *Pertusaria*, а также *Phlyctis argena* и листоватые виды семейств *Parmeliaceae* и *Physciaceae* < мохообразные (*Brachythecium salebrosum*, *Radula complanata*) и цианолишайники (*Lobaria pulmonaria*, *Nephroma* spp.). Максимальное покрытие большинства видов лишайников отмечается при покрытии мохообразных не >30%, за исключением цианобионтных видов, максимальное покрытие которых наблюдается при покрытии мохообразных 40–60%.

16. Видовое разнообразие и показатели обилия видов эпифитного покрова на стволах *Populus tremula*, на которых встречается и отсутствует *L. pulmonaria*, не различаются. В местах обитания *L. pulmonaria*, по сравнению с участками без неё:

- угол наклона поверхности ствола на 2–4 градуса больше;
- видовое разнообразие эпифитных лишайников и мохообразных, а также мозаичность покрова выше;
- покрытие видов рода *Nephroma* (в лесах с давностью нарушения >200 лет) в 3–6 раз больше.

17. Изучение ценопопуляций трех видов эпифитных лишайников (*Lobaria pulmonaria*, *Bryoria nadvornikiana*, *Evernia divaricata*) показало, что строгим индикатором малонарушенных еловых сообществ на территории Карелии является *Evernia divaricata*; *Lobaria pulmonaria* и *Bryoria nadvornikiana* являются чувствительными к антропогенному воздействию; вид *Bryoria nadvornikiana* не может быть отнесен к строгим индикаторам малонарушенных еловых лесов.

18. Сравнение видовой разнообразия эпифитных лишайников как в различных регионах, так и на разных видах форофитов, возможно только при одинаковом размере обследованной территории, числе и площади анализируемых стволов деревьев, суммарной площади описаний, в связи с высокой чув-

ствительностью этого показателя к размеру обследованной площади. Выполненные исследования позволяют рекомендовать в качестве характерной площади описаний для выявления основного видового состава лишайников сосны обыкновенной – 5 м<sup>2</sup>, осины – 8 м<sup>2</sup>.

### Список основных работ, опубликованных по теме диссертации

#### Интеллектуальная собственность

1. База данных «Скальные сообщества» (Свидетельство о государственной регистрации базы данных № 2014620396 от 06.03.2014) / **В. Н. Тарасова**, А. В. Сони́на, В. И. Андросова.
2. База данных «Сосновые сообщества Южной Карелии с различной давностью последнего пожара» (Свидетельство о государственной регистрации базы данных № 2015620461 от 10.03.2015) / **В. Н. Тарасова**, В. О. Швецова, Л. А. Калачёва.
3. База данных «Лишайники г. Петрозаводска» (Свидетельство о государственной регистрации базы данных № 2016620538 от 02.03.2016) / **В. Н. Тарасова**, А. В. Сони́на, В. И. Андросова.
4. База данных «Лишайник лобария легочная в лесных сообществах Карелии» (Свидетельство о государственной регистрации базы данных № 2017620407 от 20.02.2017) / **В. Н. Тарасова**, Р. В. Игнатенко, Р. П. Обабко.

#### Статьи, опубликованные в журналах, рекомендованных ВАК РФ

5. Горшков В. В. Влияние лесных пожаров на эпифитный лишайниковый покров сосновых лесов южной Карелии / В. В. Горшков, **В. Н. Тарасова** // Растительные ресурсы. – 2000. – Т. 36. – № 1. – С. 18–29.
6. Горшков В. В. Эпифитный лишайниковый покров ветвей *Picea abies* (L.) Karst. (Южная Карелия). / В. В. Горшков, В. И. Степанова, **В. Н. Тарасова** // Растительные ресурсы – 2002. – Т. 38. – № 4. – С. 1–14.
7. Горшков В. В. Повреждение деревьев сосны обыкновенной и древесного яруса сосновых лесов Европейского севера в результате пожаров. / В. В. Горшков, Н. И. Ставрова, **В. Н. Тарасова** // Лесоведение – 2004. – № 5. – С. 10–19.
8. **Тарасова В. Н.** Формирование напочвенного покрова в зависимости от глубины залегания кристаллических пород в скальных лесных сообществах Водлозерского национального парка (Архангельская обл.) / В. Н. Тарасова, А. В. Сони́на // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. – 2012. – Т. 14. – № 1 (5). – С. 1379–1382.
9. Гайдыш И. С. Лихеноиндикация состояния воздушной среды г. Костомукши (Республика Карелия) / И. С. Гайдыш, **В. Н. Тарасова**, Е. Ф. Марковская // Фундаментальные исследования. Биологические науки. – 2013. – № 10. – С. 2212–2218.
10. Игнатенко Р. В. Состояние популяции охраняемого лишайника лобария легочная (*Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm.) в растительных сообществах Петрозаводского городского округа / Р. В. Игнатенко, **В. Н. Тарасова** // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. Сер.: Естественные и технические науки. – 2014. – № 8 (145). – Т. 2. – С. 26–30.

11. Игнатенко Р. В. Состояние популяций охраняемого лишайника *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. в лесных сообществах южной Карелии при разном уровне антропогенной нагрузки / Р. В. Игнатенко, **В. Н. Тарасова** // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. Сер.: Естественные и технические науки. – 2015. – № 8 (153). – С. 57–64.
12. Фенько А. А. Распространение и состояние охраняемого лишайника бриория Надворника (*Bryoria nadvornikiana* (Gyeln.) Brodo et D. Hawksw.) в лесных сообществах Петрозаводского городского округа / А. А. Фенько, **В. Н. Тарасова** // Труды Карельского научного центра РАН. Серия: экологические исследования. – 2016. – № 4. – С. 83–91.
13. **Тарасова В. Н.** Новые виды лишайников для Республики Карелия / В. Н. Тарасова, И. С. Степанчикова // Ученые записки Петрозаводского государственного университета, Сер.: Биологические науки. – 2016. – № 4 (157). – С. 78–82.
14. **Тарасова В. Н.** Начальный этап восстановления эпифитного лишайникового покрова на стволах сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) после низового пожара в сосняке зеленомошном в условиях средней тайги (заповедник «Кивач», Республика Карелия) / В. Н. Тарасова, В. В. Горшков, Л. А. Калачёва, В. О. Швецова, И. А. Жулай // Успехи современного естествознания. – 2016. – № 10. – С. 105–109.
15. **Тарасова В. Н.** Дополнения к лишенофлоре Петрозаводского городского округа [электронный ресурс] / В. Н. Тарасова, В. И. Андросова, И. С. Степанчикова, А. В. Сониная // Современные проблемы науки и образования. – 2016. – № 5. – Режим доступа: <http://www.science-education.ru/article/view?id=25411>

#### Публикации в изданиях, индексируемых в Scopus

16. **Tarasova V. N.** The present lichen flora of the city of Petrozavodsk / V. N. Tarasova, A. V. Sonina, V. I. Androsova, T. Ahti // Folia Cryptogamica Estonica. – 2013. – Vol. 50. – P. 57–66.
17. **Tarasova V. N.** *Platismatia norvegica* – new record from European Russia // Folia Cryptogamica Estonica. – 2014. – Vol. 51. – P. 131–134.
18. **Tarasova V. N.** The lichens of forest rocky communities of Olovgora mountain (Arkhangelsk Region, North-Western Russia) / V. N. Tarasova, A. V. Sonina, V. I. Androsova, I. S. Stepanchikova // Folia Cryptogamica Estonica. – 2015. – Vol. 52. – P. 51–62.
19. **Tarasova V. N.** The lichens from the City of Petrozavodsk in the Herbarium of the Botanical Museum, University of Helsinki (H) / V. N. Tarasova, A. V. Sonina, V. I. Androsova, T. Ahti // Folia Cryptogamica Estonica. – 2015. – Vol. 52. – P. 41–50.
20. **Tarasova V. N.** The lichens of forest rocky communities of the hill Muroigora (Arkhangelsk Region, Northwest Russia) / V. N. Tarasova, A. V. Sonina, V. I. Androsova, I. S. Stepanchikova // Folia Cryptogamica Estonica. – 2016. – Vol. 53. – P. 111–121.
21. Ignatenko R. V. The population structure of the lichen *Lobaria pulmonaria* in middle boreal forests depends on the age after disturbance / R. V. Ignatenko, **V. N. Tarasova** // Folia Cryptogamica Estonica. – 2017. – Vol. 54. – P. 83–94.
22. **Tarasova V. N.** Diversity and distribution of epiphytic lichens and bryophytes on aspen (*Populus tremula*) in the middle boreal forests of Republic of Karelia (Russia) / V. N. Tarasova, R. P. Obabko, D. E. Himelbrant, M. A. Boychuk, I. S. Stepanchikova, E. A. Borovichev // Folia Cryptogamica Estonica. – 2017. – Vol. 54 – P. 125–141.

## Статьи в других изданиях

23. **Тарасова В. Н.** Эпифитные лишайники сосновых лесов охраняемых территорий южной Карелии // Нов. сист. низших раст. – СПб.: Наука, 2001. – Т. 34. – С. 188–194.
24. **Тарасова В. Н.** Предварительный список лишайников Национального парка «Водлозерский». / В. Н. Тарасова, В. И. Степанова // Национальный парк «Водлозерский»: природное и культурное наследие. – Петрозаводск, 2001. – С. 183 – 192.
25. Баккал И. Ю. Исследование лесных сообществ / И. Ю. Баккал, В. В. Горшков, И. Т. Кищенко, Н. И. Ставрова, **В. Н. Тарасова** // Методы полевых и лабораторных исследований растений и растительного покрова: Сб. ст. / Отв. ред. Е. Ф. Марковская – Петрозаводск: ПетрГУ, 2001. – С. 231–242.
26. Лишайники заповедника «Кивач» / Я. Херманссон, **В. Н. Тарасова**, В. И. Степанова, А. В. Сониная // Флора и фауна заповедников. М., 2002. Вып. 101. 35 с.
27. Сониная А. В. Лишайники / А. В. Сониная, В. И. Степанова, **В. Н. Тарасова** // Учеб. пособие. Ч.1: Морфология, анатомия, систематика. – Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2006. – 216 с.
28. **Тарасова В. Н.** Лихенологические исследования на территории Ботанического сада Петрозаводского государственного университета [Электронный ресурс] / В. Н. Тарасова, А. В. Сониная // Hortus bot. – 2006. т. 4 – Режим доступа: <http://hortus.karelia.ru/bgm/hb.htm>.
29. **Tarasova V. N.** State of *Evernia divaricata* (L.) Nyl. populations in forest communities of “Kivach” strict nature reserve (South Karelia) / V. N. Tarasova, M. A. Favorskaja, M. A. Shreders // Field Meeting “Lichen of Boreal Forests” and the Fourth Russian Lichenological Workshop: Proceedings – Syktyvkar, 2008. – P. 183–196.
30. **Тарасова В. Н.** Лишайники / В. Н. Тарасова, А. В. Сониная, В. И. Андросова // Растения и лишайники города Петрозаводска (аннотированные списки видов); под ред. Г.С. Антипиной. – Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2010. – С. 158–174.
31. Гайдьш И. С. Влияние фрагментации местообитаний на эпифитный лишайниковый покров сосны на примере таежного города / И. С. Гайдьш, **Тарасова В. Н.**, Е. Ф. Марковская // Принципы экологии. – 2012. – № 2. – С. 64–70.
32. **Тарасова В. Н.** Лишайники: физиология, экология, лихеноиндикация. Часть 2. Учебное пособие / В. Н. Тарасова, А. В. Сониная, В. И. Андросова – Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2012. – 296 с.
33. Подгорная М. Н. Ценные лесные территории Петрозаводского городского округа / М. Н. Подгорная, **В. Н. Тарасова**, Н. В. Марковская, Е. Ф. Марковская // Принципы экологии. – 2013. – № 1. – С. 51–60.
34. **Тарасова В. Н.** Особенности произрастания и оценка состояния популяции охраняемого лишайника Лобария легочная (*Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm.) в растительных сообществах заповедника «Кивач» / В. Н. Тарасова, Р. В. Игнатенко // Труды Государственного природного заповедника «Кивач». Выпуск 6. – Петрозаводск, 2013. – С. 24–28.
35. **Тарасова В. Н.** Лишайники: физиология, экология, лихеноиндикация (учебник) / В. Н. Тарасова, А. В. Сониная, В. И. Андросова // Международный журнал прикладных и фундаментальных исследований. – 2013. – № 11–1. – С. 76.
36. **Тарасова В. Н.** Лишайники сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris*) в зеленомошных сосновых лесах заповедника Кивач / В. Н. Тарасова, Л. А. Калачёва, В. О. Швецова,

- И. С. Степанчикова, Т. Ахти // Труды Государственного природного заповедника «Кивач». – 2016. – Выпуск 7. – С. 3–12.
37. **Тарасова В. Н.** Характеристика эпифитного покрова осины обыкновенной в среднетаежных лесах Северо-запада России / Р. В. Игнатенко, П. П. Обабо, В. Н. Тарасова // Современная микология в России. – М.: Нац. акад. микол., 2017. – Т. 6. – С. 274–278.

#### **Некоторые публикации в сборниках и материалах международных и всероссийских конференций**

38. **Тарасова В. Н.** Режим увлажнения субстрата как ведущий фактор распространения эпифитных лишайников в сосновых лесах южной Карелии / В. Н. Тарасова, В. В. Горшков // Микология и криптагамная ботаника в России: традиции и современность: труды междунар. конф., посвященной 100-летию организации исследований по микологии и криптагамной ботанике в Ботаническом институте им. В.Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург, 24–28 апреля 2000г. – Санкт-Петербург, 2000. – С. 379–380.
39. **Тарасова В. Н.** Роль видов порядка *Caliciales* в формировании эпифитного лишайникового покрова хвойных лесов южной Карелии / В. Н. Тарасова, В. И. Степанова, В. В. Горшков // Грибы в природных и антропогенных экосистемах. Труды международной конференции, посвященной 100-летию начала работы профессора А.С. Бондарцева в Ботаническом институте им. В.Л. Комарова в Санкт-Петербурге 24–29 апреля 2005 г. – Санкт-Петербург, 2005 – Т. 2. – С.222–228.
40. Горшков В. В. Эпифитные лишайники лесных сообществ Национального парка «Водлозерский» как эталон в мониторинге окружающей среды Карелии / В. В. Горшков, **В. Н. Тарасова**, В. И. Андросова // Водлозерские чтения: естественнонаучные и гуманитарные основы природоохранной и просветительской деятельности на охраняемых природных территориях Русского Севера. Материалы научно-практической конференции, посвященной 15-летию Национального парка «Водлозерский». – Петрозаводск: Карельский научный центр, 2006. – С. 128–133.
41. **Тарасова В. Н.** Лихенобиота сухостойных деревьев сосны в сфагновых сосновых лесах южной Карелии: видовое разнообразие и особенности формирования / В. Н. Тарасова, О. В. Капитонихина // Флора лишайников России: состояние и перспективы исследований. Труды международного совещания, посвященного 120-летию со дня рождения В.П. Савича. – СПб., 2006. – С. 245–250.
42. **Tarasova V. N.** Main ecological characteristics of epiphytic lichen distribution in coniferous forests of Southern Karelia (middle boreal subzone) / V. N. Tarasova, V. I. Androsova, V. V. Gorshkov // Materials of workshop «Conservation of lichen rich biotopes and endangered species», May 11–16 – Lithuania, 2006. – P. 24–25.
43. Androsova V. I. Lichens as indicators of recovery after forest fires in Southern Karelia (middle boreal subzone) / V. I. Androsova, **V. N. Tarasova**, V. V. Gorshkov // Materials of workshop «Conservation of lichen rich biotopes and endangered species», May 11–16, – Lithuania, 2006. – P. 25–26.
44. **Тарасова В. Н.** Состояние популяций *Evernia divaricata* (L.) Nyl. в составе лесных сообществ заповедника «Кивач» (южная Карелия) / В. Н. Тарасова, М. А. Фаворская, М. А. Шредер // Программа и резюме докладов Международного совещания «Лишайники бореальных лесов» и IV Российская полевая лихенологическая школа, Сыктывкар 26 мая – 1 июня 2007 г – Сыктывкар, 2007. – С. 32–33.

45. **Тарасова В. Н.** Динамика развития лишайникового покрова на сосновом субстрате в сфагновых сосновых лесах Южной Карелии / В. Н. Тарасова, О. В. Капитоникина // Изучение грибов в биогеоценозах: сборник материалов V Междунар. Конференции (г. Пермь, 7-13 сентября 2009 г.), Перм. Гос. пед. ун-т. – Пермь, 2009. – С. 343–346.
46. **Тарасова В. Н.** Динамика восстановления видового разнообразия лишайников в сосняке зеленомошном после низового пожара 1994 г. в заповеднике «Кивач» (Южная Карелия) / В. Н. Тарасова, В. В. Горшков, И. А. Жулай // Отечественная геоботаника: основные вехи и перспективы: Материалы Всероссийской конференции. Том 2: Структура и динамика растительных сообществ. – Санкт-Петербург, 2011. – С. 237–240.
47. **Тарасова В. Н.** Изучение послепожарной динамики эпифитного лишайникового покрова сосновых лесов Южной Карелии методом многолетних наблюдений на стационарных пробных площадях / В. Н. Тарасова, В. В. Горшков, В. О. Швецова, И. А. Жулай, Л. А. Калачёва // Лихенология в России: актуальные проблемы и перспективы исследований. Программа и труды Второй Международной конференции, посвященной 300-летию Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН и 100-летию Института споровых растений (Санкт-Петербург, 5–8 ноября 2014 г.). – СПб., 2014. – С. 190–197.
48. **Tarasova V. N.** Post-fire recovering of epiphytic lichen cover in the pine forests of Southern Karelia (Karelia Republic, Russia) / V. N. Tarasova, V. V. Gorshkov, L. A. Kalacheva, V. O. Shvetzova, I. A. Zhulai // Abstract book of the 8<sup>th</sup> IAL Symposium “Lichens in Deep Time” – Helsinki, 2016. – P. 146.
49. **Тарасова В. Н.** Формирование эпифитного лишайникового покрова после пожаров в зеленомошных сосновых лесах Южной Карелии / В. Н. Тарасова, В. В. Горшков, Л. А. Калачёва, В. О. Швецова, И. А. Жулай // Научные исследования в заповедниках и национальных парках России: Тезисы Всероссийской научно-практической конференции с международным участием, посвященной 25-летию юбилею биосферного резервата ЮНЕСКО "Национальный парк "Водлозерский" (Петрозаводск, 29 августа – 4 сентября 2016 г.). – Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2016. – С. 227.
50. **Тарасова В. Н.** Лишайники и мохообразные, ассоциированные с лобарией легочной (*Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm.) в лесных сообществах среднетаежной подзоны Республики Карелия / В. Н. Тарасова, Р. П. Обако, Р. В. Игнатенко, // Бореальные леса: состояние, динамика, экосистемные услуги: тезисы докладов Всероссийской научной конференции с международным участием, посвященной 60-летию Института леса Карельского научного центра РАН (Петрозаводск, 11-15 сентября 2017 года) – Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2017. – С. 288–290.
51. Обако Р. П. Особенности эпифитного мохового покрова стволов осины обыкновенной (*Populus tremula* L.) в условиях среднетаежных лесных сообществ / Р. П. Обако, **В. Н. Тарасова**, М. А. Бойчук, Е. А. Боровичев // Бореальные леса: состояние, динамика, экосистемные услуги: тезисы докладов Всероссийской научной конференции с международным участием, посвященной 60-летию Института леса Карельского научного центра РАН (Петрозаводск, 11–15 сентября 2017 года) – Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2017. – С. 204–206.