МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ И НАУКИ РФ
ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ
«Пущинский государственный естественно-научный институт»

На правах рукописи

Иванова Наталья Владимировна

СИНЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ И СОСТОЯНИЕ ПОПУЛЯЦИЙ ОХРАНЯЕМОГО ЛИШАЙНИКА *Lobaria pulmonaria* ПРИ РАЗНЫХ РЕЖИМАХ ЛЕСОПОЛЬЗОВАНИЯ В ЮЖНОТАЕЖНЫХ ЛЕСАХ КОСТРОМСКОЙ ОБЛАСТИ

03.02.08 – Экология (биология)

ДИССЕРТАЦИЯ
на соискание ученой степени кандидата биологических наук

Научный руководитель:
кандидат биологических наук,
доцент Ханина Л.Г.

Пущино – 2018 г.

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ 4

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ 9

1.1. Особенности биологии *Lobaria pulmonaria* 9

1.2. Распространение *Lobaria pulmonaria* в мире и в России 20

1.3. Факторы, лимитирующие распространение *Lobaria pulmonaria* 25

1.4. Методы сохранения *Lobaria pulmonaria* при рубках леса и возможности оценки их эффективности 30

Заключение к главе 1 33

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ 35

2.1. Разработка информационной системы 35

2.1. Физико-географические условия и характеристика лесов Костромской области 39

2.2. Объекты исследований 42

2.2. Методы сбора полевого материала 47

2.3. Методы анализа полевых данных 50

2.4. Методы моделирования динамики древостоя 53

ГЛАВА 3. ИНФОРМАЦИОННАЯ СИСТЕМА О РАСПРОСТРАНЕНИИ *Lobaria pulmonaria* НА ТЕРРИТОРИИ РОССИИ 56

3.1. Общая характеристика данных информационной системы 56

3.2. Ценотическая приуроченность и разнообразие форофитов *Lobaria pulmonaria* в Европейской части России 58

3.3. Распространение *Lobaria pulmonaria* в Костромской области 60

Заключение к главе 3 63

ГЛАВА 4. СОСТОЯНИЕ ПОПУЛЯЦИЙ *Lobaria pulmonaria* НА ИССЛЕДОВАННЫХ УЧАСТКАХ СЕВЕРО-ВОСТОКА КОСТРОМСКОЙ ОБЛАСТИ 65

4.1. Ценотическая приуроченность и разнообразие форофитов *Lobaria pulmonaria* 65

4.2. Онтогенетическая структура популяций *Lobaria pulmonaria* 71

Заключение к главе 4 76

ГЛАВА 5. ФАКТОРЫ, ЛИМИТИРУЮЩИЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ *Lobaria pulmonaria* 78

Заключение к главе 5 84

ГЛАВА 6. МОДЕЛЬНЫЙ ПРОГНОЗ ДИНАМИКИ ПОПУЛЯЦИЙ *Lobaria pulmonaria* В ЮЖНОТАЕЖНЫХ ЛЕСАХ С РАЗНЫМ РЕЖИМОМ ЛЕСОПОЛЬЗОВАНИЯ..... 86

6.1. Описание имитационных сценариев 86

6.2. Динамика таксационных показателей древостоев 88

6.3 Динамика численности потенциальных форофитов 90

6.4. Пространственное расположение потенциальных форофитов 92

Заключение к главе 6 95

ВЫВОДЫ 98

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ 100

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ..... 104

Приложение 1. Фотографии *Lobaria pulmonaria* на форофитах разных видов 127

Приложение 2. Фотографии лесных сообществ на исследованных участках 128

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность работы. Сохранение и поддержание биологического разнообразия является важным критерием устойчивого управления лесами, принятым на национальном (Пятый национальный…, 2015) и международном уровнях (Aichi…, 2011). Данная работа посвящена изучению охраняемого эпифитного лишайника лобарии легочной (*Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm., Ascomycota, Peltigerales). Численность этого вида в Европе за последние 100 лет значительно сократилась в результате рубок леса и промышленного загрязнения воздуха, сохранившиеся популяции в основном приурочены к небольшим участкам наиболее старовозрастных лесов (Scheidegger et al., 1998; Scheidegger, Werth, 2009). При этом в таежной зоне европейской России *Lobaria pulmonaria* все еще широко распространена, поэтому многие исследователи полагают, что состояние вида не вызывает опасений (Пыстина, Семенова, 2004б; Кравченко, Фадеева, 2008). Между тем известно, что *Lobaria pulmonaria* обладает низкой скоростью колонизации новых местообитаний из-за малой дальности распространения диаспор и их низкой выживаемости (Ockinger et al., 2005; Scheidegger, Werth, 2009; Juriado et al., 2011), требовательна к абиотическим условиям (высокой влажности субстрата и умеренной освещенности) (Gauslaa, Solhaug, 1996) и проявляет избирательность в отношении заселяемых деревьев (Ockinger et al., 2005; Пыстина, Семенова, 2009; Rubio-Salcedo, 2015). Имеющиеся в литературе данные о структуре популяций *Lobaria pulmonaria* (Михайлова, 2005; Горшков, Семенова, 2008; Игнатенко, Тарасова, 2014) не оценивают фитоценотическую ситуацию в местах присутствия этого вида и в результате не позволяют оценить возможности его длительного самоподдержания в лесных сообществах. Таким образом, оценка состояния популяций *Lobaria pulmonaria* в лесах, разных по составу и возрасту древостоя и характеру предшествующих антропогенных воздействий, и прогнозирование возможностей самоподдержания вида при разных лесохозяйственных сценариях является актуальной задачей, важной в т. ч. для выделения участков, наиболее приоритетных для сохранения биоразнообразия.

Объекты исследования. Разновозрастные хвойно-широколиственные и одновозрастные хвойно-мелколиственные и хвойно-широколиственные леса северо-востока Костромской области.

Цель исследования – оценка состояния популяций охраняемого лишайника *Lobaria pulmonaria* в южнотаежных лесах и прогноз возможности их сохранения при разных режимах лесопользования на примере Костромской области.

Для достижения поставленной цели решались следующие **задачи**:

1. Обобщить и представить современную и историческую информацию о распространении, ценотической приуроченности и составе форофитов *Lobaria pulmonaria* в России на основе стандартов Глобальной информационной системы по биоразнообразию GBIF.
2. Проанализировать ценотическую приуроченность *Lobaria pulmonaria* в южнотаежных лесах Костромской области.
3. Оценить состав форофитов и онтогенетическую структуру популяций *Lobaria pulmonaria* в южнотаежных лесах Костромской области с разной давностью антропогенных нарушений.
4. Выявить экологические и ценотические факторы, лимитирующие распространение *Lobaria pulmonaria* в южнотаежных лесах.
5. На основе модельного подхода дать прогноз динамики популяций *Lobaria pulmonaria* при разных режимах лесопользования в южнотаежных лесах.

Научная новизна исследования. Впервые обобщены и проанализированы данные о ценотической приуроченности и составе форофитов *Lobaria pulmonaria* на Европейской территории России с начала XX века по настоящее время. Определены факторы, лимитирующие распространение *Lobaria pulmonaria* в южнотаежных лесах Костромской области, впервые показано, что *Lobaria pulmonaria* может заселять виргинильные деревья с гладкой корой. Впервые средствами имитационного моделирования выполнена оценка эффективности методов сохранения *Lobaria pulmonaria* при разных сценариях ведения лесного хозяйства.

Теоретическая и практическая значимость работы. Результаты исследований уточняют и расширяют представления о распространении, ценотической и субстратной приуроченности лобарии легочной. Они дополняют уже имеющиеся сведения о состоянии популяций этого охраняемого вида при разных антропогенных воздействиях. Оригинальный подход для прогнозирования долговременной динамики популяций *Lobaria pulmonaria*, учитывающий динамику ее форофитов, может быть использован для разработки методов сохранения этого редкого вида при различных видах природопользования и реинтродукции утраченных популяций в естественную среду обитания. Стандартизированные данные о находках лобарии легочной, доступные через открытую базу GBIF, могут использоваться специалистами для моделирования потенциального и существующего ареала вида на локальном и глобальном уровне. Сведения о находках лобарии легочной в Костромской области будут использованы при подготовке второго издания региональной Красной книги.

Обоснованность и достоверность научных результатов обеспечивается анализом значительного объема литературных данных, применением единого международного стандарта для обобщения сведений о находках *Lobaria pulmonaria* и использованием общепринятых методов полевых исследований. Собран большой объем полевого материала для анализа которого применялись современные статистические методы. Для прогнозирования динамики популяций *Lobaria pulmonaria* использована система моделей лесных экосистем EFIMOD (Komarov et al., 2003), широко применяемая в России и в мире (Palosuoet al., 2008; Shanin et al., 2016 и др.).

Апробация работы. Основные положения диссертации представлены на: 17й Международной Пущинской школе-конференции молодых ученых «Биология – наука XXI века» (Пущино, 2013); V и VI Международных научных конференциях «Принципы и способы сохранения биоразнообразия» (Йошкар-Ола, 2013, 2015); VIII ежегодной молодежной экологической школе-конференции «Современные проблемы сохранения биоразнообразия естественных и трансформированных экосистем» (Санкт-Петербург, 2013); Международном рабочем совещании

«Методы оценки угрозы исчезновения видов и определение статуса уязвимости, основанные на IUCN-критериях, для красных книг Баренцева региона» (Сыктывкар, 2014); I и II Всероссийских научных конференциях «Научные основы устойчивого управления лесами» (Москва, 2014, 2016); V и VI международных конференциях «Математическая биология и биоинформатика» (Пущино, 2014, 2016); XXI Всероссийской молодежной научной конференции «Актуальные проблемы биологии и экологии» (Сыктывкар, 2014); Всероссийской (с международным участием) научной школе-конференции «Современные концепции экологии биосистем и их роль в решении проблем сохранения природы и природопользования» (Пенза, 2016); научных чтениях по экологическому моделированию памяти проф. А.С. Комарова (Пущино, 2016); Международной научно-практической конференции «Использование современных информационных технологий в ботанических исследованиях» (Апатиты, 2017); межрегиональной научно-практической конференции «Природа Костромского края: современное состояние и экомониторинг» (Кострома, 2017); Пятой национальной научной конференции с международным участием «Математическое моделирование в экологии» (Пущино, 2017).

Публикации. По теме диссертации опубликована 21 научная работа, в том числе 5 статей в изданиях, рекомендованных ВАК РФ, 1 набор данных в глобальной информационной системе по биоразнообразию GBIF.org.

Личный вклад автора. Автор принимала непосредственное участие в постановке проблемы, определении цели и задач исследования. Автором выполнена основная часть полевых работ: в 2011–2013 гг. проведены описания популяций *Lobaria pulmonaria* и ее местообитаний на северо-востоке Костромской области. Автор принимала непосредственное участие в анализе собранного материала и разработке имитационных сценариев для моделирования, в разработке структуры и реализации базы данных о находках *Lobaria pulmonaria*. Сбор, стандартизация и ввод данных в базу осуществлялся непосредственно автором. По результатам анализа автором сделаны выводы, написан текст диссертации. По теме

исследования подготовлены и опубликованы статьи, сделаны доклады на научных конференциях.

Структура и объем диссертационной работы. Диссертация состоит из введения, 6 глав, выводов и приложений. В списке литературы 198 источников, в том числе 66 на иностранных языках. Общий объем диссертации 132 страницы, из них 126 страниц основного текста, 12 таблиц и 22 рисунка.

Благодарности. Автор выражает благодарность и признательность своему научному руководителю к.б.н. Ларисе Геннадьевне Ханиной. За предложение темы автор благодарит дипломного руководителя к.б.н. Анну Викторовну Немчинову. Автор благодарен к.б.н. В.Э. Смирнову за консультации по статистической обработке данных; к.б.н. И.С. Грозовской, С.А. Грозовскому, к.б.н. И.Н. Петухову, Л.К. Рочевой, Е.В. Терентьевой, к.б.н. В.Н. Шанину, М.П. Шашкову за помощь в выполнении полевых работ и техническое сопровождение исследований. Работа поддержана РФФИ (грант №16-34-00866 мол а).

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1. Особенности биологии *Lobaria pulmonaria*

Лобария легочная (*Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm., Ascomycota, Peltigerales) – листоватый (фолиозный) эпифитный лишайник с полифильным крупнолопастным талломом, диаметром 10–50 см (приложение 1). Верхняя поверхность слоевища серовато-зеленая или зеленовато-оливковая, сетчато-жилковатая, имеет ямчатые углубления, которым на нижней стороне соответствуют вздутия. Нижняя поверхность таллома имеет окраску от желтовато- до темно-коричневой, в желобках между вздутиями покрыта коротким пушком и темно-коричневым волосками (Голубкова, 1966; Красная…, 2009).

Таллом *Lobaria pulmonaria* образован симбиотической ассоциацией гриба (микобионта) и водорослей (фотобионта и цианобионта). Микобионт *Lobaria pulmonaria* относится к классу аскомицетов (Lichen…, 2008). В качестве фотобионта, как правило, указывается зеленая водоросль *Dictyochloropsis reticulate*, ранее относившаяся к роду *Myrmecia* (Gauslaa, 2001). В свободноживущем состоянии виды рода *Dictyochloropsis* встречаются в почве и на коре деревьев (Lichen…, 2008). До настоящего времени неизвестно, сколько разных видов фотобионтов может присутствовать в талломе лобарии легочной; так, например, в определителе Н.С. Голубковой (1966) в качестве фотобионтов *Lobaria pulmonaria* указаны водоросли родов *Cystococcus* spp. и *Plerococcus* spp. Внутри таллома водоросли располагаются одним слоем в полостях, образованных рыхло сплетенными гифами гриба. Также грибные гифы образуют два плотно сплетенных коровых слоя, которые образуют верхнюю и нижнюю поверхности таллома лишайника (Голубкова, 1966; Lichen…, 2008). Таллом такого строения называется гетеромерным и считается «эволюционно продвинутым» (Ботаника…, 2007). Помимо зеленой водоросли и гриба в слоевищах *Lobaria pulmonaria* присутствует цианобактерия *Nostoc musorum* (Lichen…, 2008). Этот цианобионтный компонент лишайника в симбиозе с грибом и водорослью способен при наличии источников

углерода фиксировать азот атмосферы и снабжать их связанным азотом, получая взамен безазотистые органические вещества, водные растворы минеральных солей и других соединений (Билай, 1980). Цианобактерии локализуются в теле лишайника в особых структурах, называемых цефалодиями (Домбровская, Шляков, 1967). Цефалодии расположены на нижней стороне таллома *Lobaria pulmonaria* и представляют собой выросты на поверхности слоевища. Образование цефалодиев происходит путем обрастания свободноживущих на субстрате цианобактериальных колоний грибными гифами (Ботаника…, 2007).

В последние годы также показано, что внутри лишайникового организма формируются бактериальная мини-экосистема с высоким таксономическим разнообразием (Bates et al., 2011). С помощью методов электронной микроскопии выяснено, что мико- и фитобионт *Lobaria pulmonaria* характеризуются богатым микробным сообществом с преобладанием *Proteobacteria* и *Archaea* (Schneider et al., 2011).

Размножение *Lobaria pulmonaria* имеет ряд особенностей, благодаря которым этот лишайник принято считать видом с ограниченным распространением (Zoller et al., 1999). В процессах бесполого и полового размножения принимает участие только микобионтный компонент, процессы размножения у фотобионта и цианобионта подавляются (Практикум…, 2004; Lichen…, 2008). В жизненном цикле *Lobaria pulmonaria* преобладает вегетативное размножение (Scheidegger, 1995), которое осуществляется двумя путями: с помощью фрагментации таллома или посредством образования и отчленения специфических структур – соредий (Лиштва, 2007; Werth, 2005). Фрагментация талломов происходит механически. Части слоевищ, попав в благоприятные условия, способны закрепляться на подходящем субстрате и образовывать новые слоевища. Тем не менее, эта стратегия мало способствует расселению *Lobaria pulmonaria*, т. к. отделившиеся фрагменты, как правило, закрепляются на коре того же дерева, на котором уже произрастают «материнские» талломы (Ботаника…, 2007). Более продуктивной стратегией для колонизации новых деревьев является размножение с помощью соредиев (в некоторых источниках эти диаспоры называются изидиозными

соредиями). Эти вегетативные зачатки представляют собой мелкие шаровидные тельца, несущие в себе несколько клеток гриба, оплетенных клетками водоросли (Лиштва, 2007), которые образуются внутри слоевища лишайника. После отделения от родительского таллома соредия закрепляется на стволе дерева за счет разрастающихся гиф микобионта, после чего образуется новый таллом (Ботаника…, 2007). Размножение с помощью соредиев очень продуктивно в силу того, что их число весьма велико, а образование возможно в течение практически всей жизни талллома *Lobaria pulmonaria*, на старых сенильных талломах, как правило, также присутствуют вегетативные зачатки (Scheidegger et al., 1998). Часть образовавшихся зачатков прорастает на том же дереве, а часть разносится при помощи ветра и воды, а также с участием насекомых (Ботаника…, 2007). Количественные оценки продуктивности соредий нам неизвестны.

Прямые измерения расстояний, на которые могут распространяться соредии, технически сложно осуществимы и требуют большого объема выборки (Nathan et al., 2003). По данным E. Ockinger (Ockinger et al., 2005), полученным в ходе многократных полевых наблюдений за расселением *Lobaria pulmonaria* на пробных площадях, максимальная дальность распространения вегетативных пропагул составляет 75 м. С помощью методов анализа генетических маркеров показано, что успешное распространение вегетативных пропагул, как правило, происходит на расстояние 15–30 м от «материнского» форофита, очень редко – в пределах 100 м (Werth et al., 2006; Juriado et al., 2011).

Наиболее важным для расселения *Lobaria pulmonaria* на большие расстояния является половое размножение, которое осуществляется с помощью аскоспор. Эти зачатки образуются в плодовых телах гриба – апотециях, которые расположены по жилкам или по краю лопастей таллома и имеют вид красно-коричневых дисков (Lichen biology, 2008). Исследование дальности разноса аскоспор в горных лесах Швейцарии, проведенное с применением молекулярно-генетических методов показало, что расстояние разноса этих зачатков составляет от нескольких десятков до нескольких сотен метров (Werth, 2005), т. е. больше, чем при других способах размножения. Не смотря на важность этого процесса, особенности полового

размножения *Lobaria pulmonaria* практически не изучены. До настоящего времени неизвестными остаются условия, при которых происходит образование апотециев. Согласно литературным данным, плодовые тела образуются редко и только на старых талломах, в лесах, длительное время не подвергавшихся антропогенным нарушениям (Lichen…, 2008).

По-видимому, для образования апотециев необходимы особые микроклиматические условия с высокой влажностью воздуха и субстрата, определенный уровень освещенности, которые характерны для старовозрастных малонарушенных лесов. Так, например, Т.Н. Пыстиной и Н.А. Семеновой (2004а) показано, что в хвойных лесах республики Коми апотеции образуются на талломах *Lobaria pulmonaria*, растущих при умеренном уровне освещенности, а при ярком свете плодовые тела не формируются. Определенные экологические условия также необходимы для образования симбиотической связи при контакте грибной споры и водоросли на субстрате (Гарибова, Лекомцева, 2005).

В ряде работ высказано предположение о гетероталличности *Lobaria pulmonaria*, т. е. о формировании апотециев только в генетически гетерогенных популяциях (Zoller et al., 1999). Эту гипотезу подтверждают результаты исследований В.С. Микрюкова (2008), проведенные в разных частях Урала, которые показали, что с увеличением числа генотипов в популяции возрастает вероятность образования плодовых тел. По заключению автора, в одногенотипных популяциях вероятность появления апотециев крайне низкая. Кроме того, В.С. Микрюковым было показано, что апотеции чаще образуются на талломах, имеющих большое проективное покрытие на стволе, и что частота фертильных (с апотециями) субпопуляций, растущих на лиственных деревьях, в 3 раза выше по сравнению с хвойными (Микрюков и др., 2010). Возможно, эти результаты носят частный характер и должны быть проверены на других объектах.

Таким образом, особенности размножения *Lobaria pulmonaria* обуславливают ее слабую способность к заселению новых территорий. Зачатки для расселения на большие расстояния (аскоспоры) образуются редко и в основном в старовозрастных малонарушенных лесах. Расселение *Lobaria pulmonaria* на

небольшие расстояния (внутри лесного сообщества), потенциально должно быть успешным за счет большого количества образующихся соредий и возможности «расползания» талломов по стволу уже заселенного дерева в результате фрагментации слоевищ. Следствием таких особенностей размножения является низкая скорость расселения *Lobaria pulmonaria* на соседние участки и уязвимость вида к разрушению мест обитания.

Онтогенез *Lobaria pulmonaria* к настоящему времени изучен не полностью. В связи с проблематичностью определения абсолютного возраста талломов листоватых лишайников существуют только косвенные оценки продолжительности онтогенеза лобарии легочной, основанные на возрасте форофитов или характеристиках талломов, таких как их линейные размеры, площадь поверхности или масса (Истомина, 1996; Михайлова, Воробейчик, 1999; Суетина, 2001). Кроме того, выделение индивидуальных талломов часто бывает весьма затруднительно. Соседние слоевища *Lobaria pulmonaria* не сливаются в процессе роста, как это происходит с талломами других видов лишайников (например, *Hypogymnia physodes*), однако используют нижерасположенные талломы в качестве точки опоры, в результате чего образуются весьма сложные комплексы (Михайлова, 2005).

По всей видимости, потенциально таллом может существовать на стволе дерева до его смерти, а затем еще какое-то время на мертвой древесине (сухостое, пне или валеже). C. Sheidegger (Sheidegger et al., 1998) оценивает длительность жизни лобарии легочной на стволах *Fraxinus excelsior* в лесах Швейцарии в 200 лет. Однако, продолжительность онтогенеза *Lobaria pulmonaria* по всей видимости разная на форофитах разных видов.

О ранних стадиях онтогенеза лобарии легочной при развитии талломов из аскоспор практически ничего не известно. Это связано с трудностью постановки полевого эксперимента и сложным подбором сред для проращивания аскоспор в лабораторных условиях (Denison, 2003). Известно, что проталлом гриба, развивающийся из аскоспоры, образует лишайник только при встрече и контакте

его гиф с клетками соответствующего вида фотобионта и цианобионта. Спора, не вступившая в контакт с водорослью, погибает (Ботаника..., 2007; Werth et al., 2006).

В случае развития таллома из вегетативных зачатков также необходимо включение в состав лишайникового организма цианобионта (Werth et al., 2006). Ранние стадии онтогенеза *Lobaria pulmonaria* при развитии талломов из соредий подробно изучены в полевых экспериментах C. Sheidegger (Sheidegger et al., 1998), проведенных в ясеневых лесах в Швейцарии. Результаты показали, что прорастание диаспор начинается через 2 месяца, через 4 месяца образуется контактная зона с субстратом, а через 15 месяцев – ювенильный таллом площадью около 1 мм^2. Смертность прорастающих диаспор в первый год жизни составляет не менее 50% (Sheidegger, 1995).

Морфологические особенности более поздних стадий развития *Lobaria pulmonaria* описаны довольно подробно, однако данных об их продолжительности мало. Так, по экспертным оценкам C. Sheidegger (1995) образование соредиев начинается с возраста 14 лет. P. Larsson и Y. Gauslaa (Larsson, Gauslaa, 2011) для бореальных лесов Норвегии оценивают возраст начала этой стадии в 17 лет; S. Eaton и C. J. Elis (Eaton, Elis, 2014) для лещиновых лесов Западной Шотландии – в 12 лет.

Возраст таллома, в котором возможно образование апотециев, в условиях умеренных лесов Европы составляет 20–35 лет, а максимальная продуктивность наступает после 35 лет (Scheidegger, Goward, 2002; Juriado, Liira, 2009; Eaton et al., 2015). В то же время известны данные из Норвегии о присутствии апотециев на талломах *Lobaria pulmonaria* возрастом 15 лет, растущих на *Corylus avellana* (Høistad, Gjerde, 2011). Практически нет сведений о том, сколько раз за время жизни таллома *Lobaria pulmonaria* на нем могут образовываться плодовые тела и как долго они существуют. По данным W.S. Denison (Denison, 2003), полученным для популяций, обитающих в районе Каскадных гор США (между 43° и 45° с.ш.), аскоспоры появляются ранней весной и функционируют в течение года. По мнению проф. C. Scheidegger (устное сообщение) в европейских бореальных лесах плодовые тела могут существовать в течение 2–3 лет.

Для описания онтогенеза лобарии легочной существует несколько классификаций. В зарубежных популяционных исследованиях (Sheidegger et al., 1998; Jüridao et al., 2011; Larson, Gauslaa, 2011; Eaton, Ellis, 2014; Rubio-Salcedo et al., 2015), как правило, рассматривается 3–5 стадий развития: (1) ювенильные талломы (иногда выделяют 2–3 группы ювенильных талломов в зависимости от их размера), (2) талломы, продуцирующие вегетативные зачатки, и (3) талломы с апотециями. Российскими исследователями обычно используется более подробная система функционально-возрастных групп, предложенная И.Н. Михайловой (Михайлова, 2005). По степени развития репродуктивных и регенеративных структур выделяется 7 функционально-возрастных групп талломов, которые характеризуют репродуктивный статус, биологический возраст таллома и перспективы его дальнейшего развития. Такой подход, в частности, позволяет оценить характер влияния различных факторов на популяции лишайников. Например, с его использованием выполнена оценка состояния популяций лобарии легочной при разных уровнях антропогенной нагрузки в Республике Карелия (Игнатенко, Тарасова, 2014, 2015). В.В. Горшковым и Н.А. Семеновой (Горшков, Семнова, 2008) разработана система онтогенетических состояний *Lobaria pulmonaria* в традициях классификации А.А. Уранова, применяемой для описания онтогенеза сосудистых растений. Критериями для выделения онтогенетических состояний послужили качественные морфологические признаки (наличие и степень развития лопастей, присутствие репродуктивных структур и др.). Данная классификация позволяет подробно описать молодые, не способные к размножению, талломы, что, важно для оценки перспектив существования той или иной популяции. Соотношение стадий развития согласно разным классификациям представлено в Таблице 1.

Таблица 1 – Соотношение стадий развития талломов *Lobaria pulmonaria* согласно разным классификациям

Стадии развития по Sheidegger et al., 1998	Морфо-экологические группы (Михайлова, 2005)	Онтогенетические состояния (Горшков, Семенова, 2008)
Ювенильный таллом в виде чешуйки	Стерильные талломы *st* (без репродуктивных структур)	Ювенильное *j* (таллом в виде одной лопасти (чешуйки) полностью или не полностью покрытой коровым слоем, отсутствует характерная «легочная» складчатость)
Начало дифференциации лопастей		Имматурное 1 *im1* (появление первых складок и/или первых зачаточных лопастей)
Формирование характерных углублений и лопастей		Имматурное 2 *im2* (таллом имеет несколько лопастей, но облик еще не соответствует взрослому состоянию, углубления и ребра недостаточно отчетливо выражены)
Таллом без репродуктивных структур с хорошо сформированными лопастями и «легочной» складчатостью		Виргинильное 1 *v1* (таллом имеет характерный взрослый облик, сформированы лопасти и доли, отчетливо выражены ямчатые углубления и ребра)
Взрослый таллом. Вегетативное размножение	Гипосоредиозные талломы *s1* (с маргинальными соралями) Мезосоредиозные талломы *s2* (с обильными маргинальными и единичными ламинальными соралями) Гиперсоредиозные талломы *s3* (с обильными ламинальными соралями)	Виргинильное 2а *v2a* (наличие соредиев) Виргинилное 2в *v2b* (наличие (формирование) изидиев) Виргинильное 2с *v2c* (наличие лобулей)

Продолжение таблицы 1

Стадии развития по Sheidegger et al., 1998	Морфо-экологические группы (Михайлова, 2005)	Онтогенетические состояния (Горшков, Семенова, 2008)
Таллом с апотециями. Половое размножение	Фертильные талломы *fert* (с апотециями)	Генеративное *g* (наличие апотециев)
	Субсенильные талломы *s/sen* (частично разрушенные в центре с регенеративными структурами на старых лопастях)	Субсенильное *ss* (наличие некрозов, появление процессов отмирания, почернение центральной части таллома, лопасти во влажном состоянии темно зеленого цвета)
	Сенильные талломы *sen* (единичные отмирающие лопасти (площадью менее 10 см^2), с регенеративными структурами, образовавшиеся в результате распада крупного таллома)	Сенильное s (выпадение центральной части таллома, но связь между лопастями сохраняется)

Оценка продолжительности некоторых стадий развития *Lobaria pulmonaria*, выделенных В.В. Горшковым и Н.А. Семеновой (Горшков, Семенова, 2008) приводится в Таблице 2. Она выполнена нами на основе имеющихся в литературе данных (Sheidegger et al., 1998; Larson, Gauslaa, 2011; Eaton, Ellis, 2014), полученных на разных объектах, в разных климатических условиях и с использованием разных методов. Возможности использования этих оценок для изучения популяций *Lobaria pulmonaria* в лесах Европейской России требуют дополнительных исследований.

Таблица 2 – Продолжительность некоторых стадий развития *Lobaria pulmonaria* (по Горшков, Семенова, 2008), оцененная по литературным данным

Стадия	Возраст, годы
Ювенильный чешуевидный таллом (*j*)	1–2
Стерильный таллом с несколькими лопастями, углубления и ребра еще недостаточно выражены (*im*)	2–8 (16)
Стерильный таллом, имеющий характерный взрослый облик (*v1*)	(3) 8–15
Таллом, продуцирующий вегетативные зачатки (*v2a–2c*)	> 12
Таллом, продуцирующий апотеции (*g*)	>(15) 20–35

Особенности роста талломов лобарии легочной в разных климатических зонах и на разных стадиях онтогенеза изучены довольно подробно. Чаще всего скорость роста оценивают по изменению массы талломов за определенный временной период, реже – по изменению площади. Результаты исследований, выполненных в разных регионах мира (Denison, 1988; McCune et al., 1996; Shirazi et al., 1996; Muir et al., 1997; Renhorn et al., 1997; Sundberg et al., 1997; Palmqvist, Sundberg, 2000; Sillett et al., 2000; Antoine, McCune, 2004; Gaio-Oliveira et al., 2004; Gauslaa et al., 2006b; Coxon, Stevenson, 2007), показывают, что приросты могут значительно варьировать. D.S. Coxon и S.K. Stevenson (Coxon, Stevenson, 2007) связывают эти различия с региональными климатическими особенностями. Наибольшие приросты отмечены в районах с мягким морским климатом, в условиях сезонного климата скорость роста

значительно ниже. Так, в лесах Португалии масса талломов увеличилась на 68% за 10.5 месяцев, в то время как в Швеции только на 1,9–9,5% за 15 месяцев (Gaio-Oliveira et al., 2004). В исследованиях P.S. Muir (Muir et al., 1997), выполненных в условиях сезонного климата в Западном Орегоне (США), показано, что талломы не растут в засушливый период. По данным P. Larsson и Y. Gauslaa (Larsson, Gauslaa, 2011), в лесах Норвегии в теплое время года (с мая по сентябрь) талломы *Lobaria pulmonaria* растут в 2 раза быстрее, чем с сентября по май.

В течение онтогенеза лобарии легочной скорость роста ее талломов также изменяется. Известны данные о том, что на ранних стадиях развития слоевища быстро увеличиваются в размерах, а затем рост замедляется. Так, согласно C. Sheidegger (Sheidegger et al., 1998) талломы 4-х лет имеют ширину около 2 мм, 5 лет – около 5 см, 8 лет – около 7 см, 14 лет – около 8 см. P. Larsson и Y. Gauslaa (Larsson, Gauslaa, 2011) показано, что за 2 года площадь ювенильных талломов увеличивается на 101±5%, а скорость их роста за этот период составляет 0,52±0,02 $мм^2мм^{-2}год^{-1}$. Сходные результаты получены Н.А. Семеновой (2014) при изучении размерной структуры популяций *Lobaria pulmonaria* в таежных лесах Печоро-Илычского заповедника (Республика Коми). Было показано, что площадь имматурных талломов в два раза превышает площадь ювенильных, что, с учетом данных о продолжительности этих стадий (Таблица 2), также свидетельствует о быстром росте ювенильных талломов.

Оценка состояния популяций *Lobaria pulmonaria* в лесах с разным уровнем антропогенных нарушений остается актуальной задачей. Согласно имеющимся данным (Горшков, Семенова, 2008; Игнатенко, Тарасова, 2014, 2015) для популяций, обитающих в лесах с высоким уровнем антропогенной нагрузки, характерен неполночленный онтогенетический спектр с отсутствием фертильных талломов.

1.2. Распространение *Lobaria pulmonaria* в мире и в России

Согласно данным Глобальной информационной системы по биоразнообразию GBIF.org, *Lobaria pulmonaria* широко распространена в мире и встречается в Европе, Азии, Северной Америке, Африке и Австралии (Рисунок 1) (GBIF…, 2018). Между тем, известно, что за последние 100 лет ареал *Lobaria pulmonaria* в Европе был сильно фрагментирован, вследствие сведения старовозрастных лесов и техногенного загрязнение воздуха (Gauslaa, 1995; Scheidegger, 1995). Наибольшие изменения произошли в густонаселеннных и промышленных районах, где многие популяции были безвозвратно потеряны. В настоящее время в Европе *Lobaria pulmonaria* широко распространена только в странах Фенноскандии и в Великобритании, где чаще всего встречается в небольших фрагментах наиболее старовозрастных лесов (Juriado, Liira, 2009).

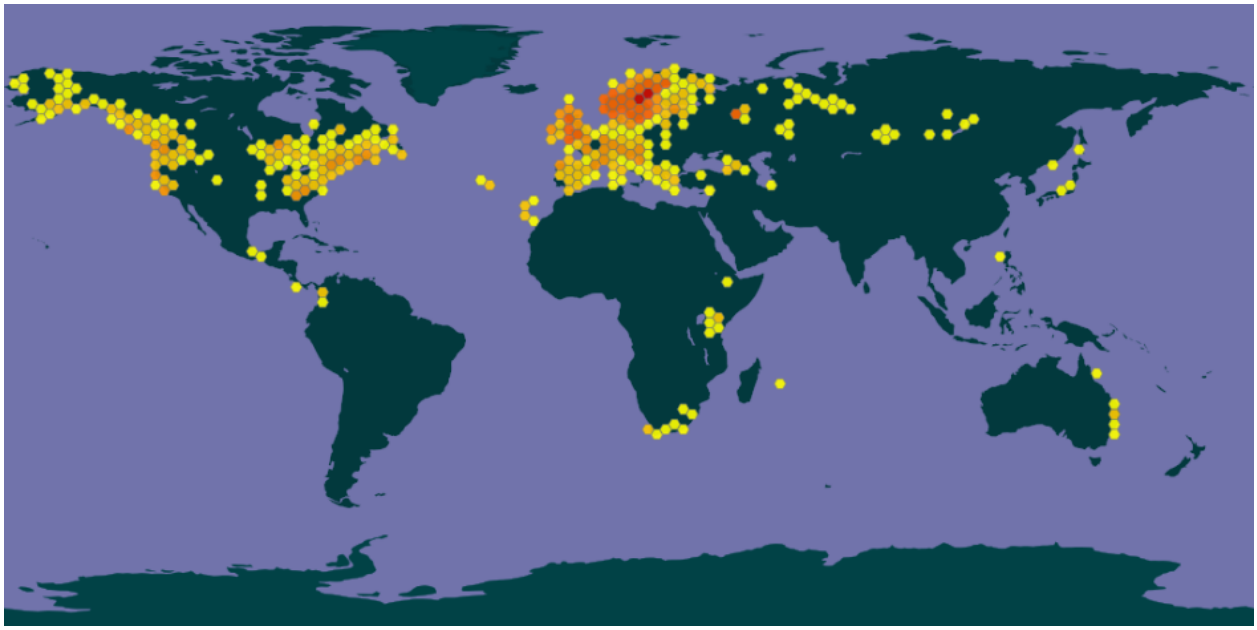

Рисунок 1 – Распространение *Lobaria pulmonaria* в мире по данным Глобальной информационной системы по биоразнообразию GBIF.org (75 672 находки). Более насыщенный цвет означает большую плотность находок.

Подробной сводки о распространении *Lobaria pulmonaria* на территории России, ее ценотической приуроченности и составе форофитов (заселяемых

деревьев) в разных типах местообитаний в настоящее время не существует. В Списке лихенофлоры России (2010) Г.П. Урбанавичюс указывает, что лобария легочная встречается в Европейской России (за исключением южной ее части), на Кавказе, Урале, в Сибири и на Дальнем Востоке, т. е. практически по всей лесной зоне нашей страны. Карта находок *Lobaria pulmonaria* также приводится в Красной книге РФ (2008). Она составлена Н.Б. Истоминой на основе анализа 34 литературных источников и материалов гербарных коллекций БИН РАН (LE) и МГУ им. М.В. Ломоносова (MW). Собранные данные в целом соответствуют приведенным Г.П. Урбанавичюсом, но атрибутивная информация об этих находках, по всей видимости, отсутствует.

Некоторые данные о динамике ареала *Lobaria pulmonaria* в России и странах бывшего СССР за последние 100 лет были обобщены Т.Н. Пыстиной и Н.А. Семеновой (2004б). Согласно полученным ими результатам в конце XIX – начале XX веков лобария легочная была распространена по всей лесной зоне европейской части Российской Империи, как на равнине, так и в горах. В настоящее время встречаемость *Lobaria pulmonaria* значительно снизилась. Для многих регионов, где вид был массово распространен, в настоящее время встречаются только единичные находки. В то же время имеются данные о том, что на севере Европейской части России лобария легочная все еще остается довольно «обычным» видом. Так, в работе А.В. Кравченко и М.А. Фадеевой (Кравченко, Фадеева, 2008) показано, что *Lobaria pulmonaria* широко распространена в среднетаежных лесах республики Карелия, западной части Архангельской и на севере Вологодской области. Авторы считают, что, несмотря на продолжающиеся в этом регионе рубки, реальная угроза существованию исследуемого вида отсутствует. В Республике Коми *Lobaria pulmonaria* широко распространена по всей таежной зоне, а в горах поднимается до подгольцового пояса (Красная…, 2009). По мнению работающих в регионе исследователей, состояние ее популяций также не вызывает опасений (Пыстина, Семенова, 2009).

К настоящему времени в различных источниках накоплен значительный объем данных о находках лобарии легочной в России, но эта информация остается разрозненной и часто недоступна исследователям. Имеются обширные данные о находках *Lobaria pulmonaria* в Европейской части России. Для Центрального Федерального округа известны находки лобарии легочной в Костромской (Немчинова, Иванова, 2009; Криницын и др., 2010, 2011; Немчинова и др., 2010а, б; Грозовская и др., 2011), Московской (Красная…, 1998) и Тверской (Нотов, Волкова, 2008; Нотов и др., 2011, 2016) областях. В Северо-Западном Федеральном округе – в Архангельской (Кравченко, Фадеева, 2008), Вологодской (Чхобадзе, 2005; Кравченко, Фадеева, 2008), Мурманской (Урбанавичюс и др., 2007; Жданов, Дудорева, 2008) и Псковской (Истомина, 2008; Лихачева, Истомина, 2008) областях, Республиках Коми (Пыстина, Семенова, 2004б) и Карелия (Кравченко, Фадеева, 2008). В Приволжском Федеральном округе известно о местах обитания лобарии легочной в Кировской (Красная…, 2001), Нижегородской (Красная книга, 2005) и Самарской (Гончарова и др., 1978) областях, в Республиках Башкортостан (Журавлева и др., 2004; Фролов, 2007), Мордовия (Красная…, 2003; Урбанавичюс, Урбанавичене, 2014), Татарстан (Евстигнеева, 2007) и Чувашия (Синичкин и др., 2012), а также в Пермском крае (Селиванов, 2005; Шаяхметова, 2009). В Северо-Кавказском Федеральном округе *Lobaria pulmonaria* встречается в лесах Тебердинского заповедника (Блинникова, 2004), в Южном федеральном округе – в Краснодарском крае (Красная…, 2007).

Данных о находках лобарии легочной в Азиатской части России значительно меньше. Известно, что *Lobaria pulmonaria* встречается на территории Уральского Федерального округа в Челябинской (Урбанавичене, 2011) и Тюменской (Пауков, Михайлова, 2011) областях, а также в Ханты-Мансийском автономном округе – Югре (Казанцева, Казанцев, 2010). В Сибирском Федеральном округе лобария легочная отмечена в Томской области (Ковалева, 2004), Красноярском крае (Жданов, 2010; Красная…, 2012)

и в Республике Бурятия (Урбанавичене, Урбанавичюс, 2009). Публикации о находках *Lobaria pulmonaria* в Дальневосточном Федеральном округе нам неизвестны, но согласно Н.Б. Истоминой (Красная…, 2008) и Г.П. Урбанавичюсу (Список…, 2010), исследуемый вид встречается на данной территории.

Помимо литературных источников, сведения о находках *Lobaria pulmonaria* существуют в гербарных коллекциях, а также доступны через открытые тематические электронные порталы. Крупнейшей в мире базой данных о находках видов является Глобальная информационная система по биоразнообразию GBIF.org (https://www.gbif.org/). Также существуют национальные информационные системы, содержащие сведения о распространении лобарии легочной. Открытая база данных по биоразнообразию цианопрокариот и лишайников CRIS (Мелехин и др., 2013) содержит данные о находках *Lobaria pulmonaria* в основном на территории Мурманской области. Информацию о распространении лобарии легочной на территории российских ООПТ предоставляет Информационная система о флоре и фауне заповедников России (2006), разработанная в ИПЭЭ им. Н.А. Северцова РАН. Данные об охранном статусе лобарии легочной в субъектах РФ доступны через информационно-аналитическую систему «Особо охраняемые природные территории России» (http://oopt.aari.ru/). Очевидно, что для анализа современного распространения *Lobaria pulmonaria* и оценки динамики его изменения необходимо обобщение всех этих данных. Создание единого ресурса о находках лобарии легочной также позволяет описать особенности ценотической приуроченности этого вида в разных частях ареала и состав форофитов в разных лесных формациях.

Известно, что в бореальной и умеренной зонах Европы *Lobaria pulmonaria* встречается в хвойных, широколиственных, смешанных и мелколиственных лесах (Пыстина, Семенова, 2004б; Кравченко, Фадеева, 2008; Kuusinen, 1994; Gauslaa, 1995; Scheidegger, 1995; Juriado, Liira, 2009; Eaton, Ellis, 2015; Rubio-Salcedo et al., 2015). А.В. Кравченко и М.А. Фадеева

(Кравченко, Фадеева, 2008) указывают, что на территории России в северо-таежной подзоне *Lobaria pulmonaria* чаще встречается в еловых и сосновых лесах, а в среднетаежной – в основном в смешанных хвойно-мелколиственных сообществах. В южнотаежных лесах Костромской области известны находки в осиновых и еловых лесах (Немчинова, Иванова, 2009).

Lobaria pulmonaria встречается как на живых деревьях, так и на сухостое, пнях и валеже (Кравченко, Фадеева, 2008), а на северной границе ареала (республика Коми, Мурманская обл.) отмечены находки на камнях, покрытых мхом (Пыстина, Семенова, 2004б; Лавриенко и др., 2005). Согласно литературным данным, в лесах Европейской части России *Lobaria pulmonaria* встречается на стволах ели (*Picea* spp.), пихты сибирской (*Abies sibirica*), можжевельника обыкновенного (*Juniperus communis*), липы сердцелистной (*Tilia cordata*), дуба черешчатого (*Quercus robur*), клена остролистного (*Acer platanoides*), вяза шершавого (*Ulmus glabra*), ясеня обыкновенного (*Fraxinus excelior*), осины (*Populus tremula*), березы (*Betula* spp.), ольхи (*Alnus* spp.), рябины обыкновенной (*Sorbus aucuparia*), ивы козьей (*Salix caprea*), черемухи птичьей (*Padus avium*) и жимолости (*Lonicera* spp.) (Истомина, 2008; Кравченко, Фадеева, 2008; Нотов, Волкова, 2008; Немчинова, Иванова, 2009; Пыстина, Семенова, 2009; Криницын и др., 2010, 2011; Игнатенко, Тарасова, 2014, 2015). Также известно, что в начале XX в. в лесах Европейской части России лобария легочная часто встречалась на стволах ели, в то время как в настоящее время основным форофитом *Lobaria pulmonaria* в них является осина (Пыстина, Семенова, 2004б). Причины такой смены до настоящего времени окончательно неясны и, возможно, связаны с массовым сведением еловых лесов и последующим увеличением площадей осинников. Т.Н. Пыстина и Н.А Семенова (Пыстина, Семенова, 2004б) указывают, что смена субстрата свидетельствует о генетически высоком адаптационном потенциале *Lobaria pulmonaria*.

В разных лесных формациях видовой состав и разнообразие форофитов *Lobaria pulmonaria*, по всей видимости, различаются. Так, в еловых лесах

заказника «Заозерский» (Республика Карелия) лобария легочная встречается на *Populus tremula*, *Sorbus aucuparia* и *Salix caprea* (Игнатенко, Тарасова, 2015); в среднетаежных ельниках республики Коми основной форофит – *Sorbus aucuparia* (Пыстина, Семенова, 2004б). В осиновых лесах таежной зоны основным (а часто – единственным) форофитом лобарии легочной является *Populus tremula* (Пыстина, Семенова, 2004б; Истомина, 2008; Немчинова, Иванова, 2009).

Таким образом, широкое распространение, разнообразная ценотическая приуроченность и способность заселять деревья разных видов свидетельствуют о высокой экологической пластичности лобарии легочной. Актуальной задачей является обобщение имеющихся данных о распространении *Lobaria pulmonaria* в России и выявление особенностей распространения этого вида в отдельных регионах. Необходимо подробное описание ценотической приуроченности *Lobaria pulmonaria*, а также состава ее форофитов в разных лесных формациях.

1.3. Факторы, лимитирующие распространение *Lobaria pulmonaria*

Традиционно лобария легочная считается видом, крайне требовательным к высокой влажности субстрата и воздуха и умеренному уровню освещенности (Gauslaa, Solhaug, 1999). Поскольку лишайники являются пойкилогидрическими организмами, то возможности к фотосинтезу сильно зависят от увлажненности таллома. Фотосинтез происходит во влажных условиях, когда оболочки грибных клеток становятся прозрачными и легко пропускают свет в водорослевый слой (Lichen…, 2008). Под воздействием прямых солнечных лучей талломы иссушаются, и фотосинтез становится невозможен. Тем не менее, в ряде исследований показано, что *Lobaria pulmonaria* не столь чувствительна к воздействию света. Так в полевых экспериментах, проведенных в Швейцарии, выяснено, что *Lobaria pulmonaria* предпочитает затененные места обитания, но способна выживать и на

открытых участках (Pannewitz et al., 2003). Периоды, когда возможен фотосинтез в таких местах обитания, ограничены, но это не исключает возможности существования в них *Lobaria pulmonaria*. Эти результаты подтверждаются данными А.В. Кравченко и М.А. Фадеевой (Кравченко, Фадеева, 2008), согласно которым в бореальных лесах европейской России лобария легочная может выживать на деревьях, оставляемых при сплошных рубках в случае сохранения хвойного подроста вокруг них. Для таежных лесов республики Коми Т.Н. Пыстина и Н.А. Семенова (Пыстина, Семенова, 2004а) выделили две морфологические формы талломов *Lobaria pulmonaria* – световую и теневую. Теневая форма встречается в основном во внутрилесных местообитаниях, талломы имеют вид сильно рассеченной кожистой пластинки с узкими лопастями зеленоватого или оливкового цвета. Световая форма приурочена к деревьям, растущим на открытых участках; талломы имеют глянцевую или кожистую поверхность, окрашены в темный цвет; сами слоевища более компактные, лопасти рассечены слабо, доли более или менее округлые и имеют меньшие размеры по сравнению с теневыми. На таких талломах практически не развиваются органы вегетативного размножения и всегда отсутствуют апотеции.

Важными факторами, лимитирующими распространение лобарии легочной, также являются характеристики потенциального форофита. По литературным данным, успешное закрепление зачатков *Lobaria pulmonaria* на стволе дерева, кустарника или валежа возможно только при наличии коры с грубой трещиноватой или чешуйчатой структурой (Пыстина, 2003; Sillett, 2000; Werth, 2005). Такую кору могут иметь деревья, достигшие, как минимум, генеративного возрастного состояния и имеющие абсолютный возраст в несколько десятков лет. Предпочтение *Lobaria pulmonaria* наиболее старых и крупных (с большим диаметром ствола) деревьев подтверждено в ряде работ (Кравченко, Фадеева, 2008; Игнатенко, Тарасова, 2014). Помимо морфологических особенностей коры потенциального форофита, ее кислотность также является важным фактором, определяющим возможности

успешного приживания зачатков для большинства видов лишайников (Lichen biology, 2008). Известно, что *Lobaria pulmonaria* относится к субнейтрофилам–ацидофиллам (Wirth, 1995). В исследованиях Т.Н. Пыстиной и Н.А. Семеновой (Пыстина, Семенова, 2004а) показано, что она чаще всего приурочена к коре с узким диапазоном кислотности. В результате проведенных исследований коры 9-ти видов форофитов *Lobaria pulmonaria* (*Populus tremula, Salix* sp., *Abies sibirica, Picea obovata, Betula* spp., *Padus avium, Sorbus aucuparia, Juniperus communis, Lonicera pallasii*), было выяснено, что чаще всего они имели pH коры диапазоне от 4 до 6. Минимальное значение pH (3.8) было отмечено для *Populus tremula* и *Picea obovata,* максимальное (7.3) – для *Sorbus aucuparia*. Вместе с тем, исследования, проведенные на Урале C. Scheidegger с коллегами (Genetic…, 2004), показали отсутствие корреляции между pH коры деревьев *Populus tremula* и присутствием на них *Lobaria pulmonaria*. В силу противоречивости этих данных, вопрос о кислотности коры деревьев как факторе, лимитирующем распространение лобарии легочной, требует дальнейшего исследования.

Также малоизученным фактором остается влияние эпифитного сообщества на приживание зачатков *Lobaria pulmonaria*. С одной стороны, эпифитные мхи и лишайники поддерживают высокую влажность субстрата, с другой – вступают с *Lobaria pulmonaria* в конкурентные взаимоотношения (Scheidegger, Werth, 2009). Известно, что лобария легочная обладает высокой конкурентоспособностью по сравнению с другими эпифитными видами только во взрослом состоянии (Михайлова, 2005). Тем не менее, известны случаи массового прорастания зачатков этого вида на стеблях эпифитного мха рода *Neccera* spp. в старовозрастных южнотаежных лесах (устное сообщение Е.В. Терентьевой). Работы по изучению взаимоотношений между членами эпифитных сообществ с участием *Lobaria pulmonaria* единичны (Тарасова и др., 2017).

Одним из факторов, лимитирующих разрастание талломов *Lobaria pulmonaria* по стволу, является поедание их беспозвоночными животными

(Asplund et al., 2010). В экспериментах по трансплантации диаспор, проведенных в Швейцарии (Gauslaa et al., 2006a), около 50% молодых талломов было потеряно из-за погрызов слизнями и членистоногими. Процент же повреждения слизнями взрослых талломов был невелик, а поврежденная поверхность не превышала 10% от общей площади талломов. A. Asplund (Asplund et al., 2010) выяснено, что во взрослых талломах *Lobaria pulmonaria* содержится 6 видов кислот в высокой концентрации, что делает этот лишайник малопригодным для поедания. Следовательно, влияние фитофагов может лимитировать распространение *Lobaria pulmonaria* только на ранних стадиях ее развития.

Наиболее сильными факторами, лимитирующими распространение *Lobaria pulmonaria* в настоящее время, являются антропогенные воздействия: вырубка лесов и техногенное загрязнение воздуха. Считается, что рубки – основная причина сокращения ареала лобарии легочной в течение XX в. (Rose, 1992; Zoller et al, 1999; Пыстина, Семенова, 2004б). Помимо прямого уничтожения форофитов *Lobaria pulmonaria,* в процессе рубки резко изменяются микроклиматические условия: возрастает освещенность и уменьшается влажность воздуха (Основы…, 2009), что увеличивает смертность этого вида. Помимо этого, вырубки больших площадей являются преградой для расселения *Lobaria pulmonaria*, т. к. даже дальность распространения аскоспор (несколько сотен метров) значительно меньше вырубаемых площадей.

Лобария легочная относится к группе чувствительных к загрязнению воздуха лишайников, поэтому часто применяется в исследованиях методом лихеноиндикации. Согласно результатам Y. Gauslaa (Gauslaa, 1995) *Lobaria pulmonaria* уязвима к загрязнению воздуха оксидом серы (IV): критическая для жизни концентрация SO_2 составляет 30 мг/м^3. Такое значение соответствует практически незагрязненным районам, сильно удаленным от промышленных предприятий (Лихеноиндикация, 2006).

Таким образом, приживание зачатков *Lobaria pulmonaria* на стволе лимитируется особенностями структуры коры потенциальных форофитов и, видимо, деятельностью фитофагов. Дальнейшего исследования требует определение оптимальных и пороговых значений освещенности для существования *Lobaria pulmonaria*. Возможность расселения лобарии в настоящее время, видимо, определяется интенсивностью антропогенных воздействий на места ее обитания.

Благодаря особенностям биологии и уязвимости к антропогенным воздействиям *Lobaria pulmonaria* часто рассматривается как индикатор малонарушенных лесов, длительное время не подвергавшихся антропогенным нарушениям; ее присутствие в сообществах является важным критерием для выявления наиболее экологически ценных лесных участков (Карпачевский, 2007; Gauslaa, 1995; Scheidegger, 1995; Zoller et al., 1999; Juriado, Liira, 2009). Также считается, что, в местах обитания лобарии легочной присутствуют другие редкие виды (эпифитные мхи, грибы и лишайники, беспозвоночные животные, сосудистые растения и др.), что позволяет рассматривать ее как *umbrella-species* при решении вопросов сохранения и поддержания лесного биоразнообразия. Так, J. Nascimbene (Nascimbene et al., 2010) показано наличие статистически значимой связи между присутствием лобарии легочной и встречаемостью других эпифитных охраняемых видов в хвойно-широколиственных и широколиственных лесах Италии. Было установлено, что богатые редкими видами эпифитные сообщества приурочены к лесным участкам, в которых имеются крупные фертильные популяции *Lobaria pulmonaria*. Схожие результаты получены в хвойных лесах Британской Колумбии (Канада) (Campbell, Fredeen, 2004). Отечественные работы, оценивающие индикаторную роль лобарии легочной в сообществах, нам неизвестны.

1.4. Методы сохранения *Lobaria pulmonaria* при рубках леса и возможности оценки их эффективности

Лобария легочная включена в Красную книгу РФ (2008) как уязвимый вид, сокращающийся в численности в результате изменения условий существования, разрушения местообитаний и сбора. С правовой точки зрения это означает, что в процессе хозяйственной деятельности необходимо принимать меры по ее сохранению (Карпачевский, 2007), между тем к настоящему времени стратегия сохранения этого вида не разработана, существующие рекомендации носят общий характер. Так, в Красной книге России (2008) для сохранения *Lobaria pulmonaria* рекомендуется проведение исследований по поиску новых местонахождений вида и мониторинг уже известных популяций; создание искусственных популяций на особо охраняемых природных территориях и запрет на сбор вида в лекарственных целях.

В целом, реинтродукция, как способ восстановления популяций лобарии легочной, является перспективной мерой, особенно, для территорий, где численность вида значительно сократилась или он полностью исчез. Методика создания искусственных популяций *Lobaria pulmonaria* методом трансплантации фрагментов талломов подробно описана в литературе и широко используется (Истомина, 2008; Denison, 1988; McCune et al., 1996; Shirazi et al., 1996; Muir, Shirazi, 1997; Renhorn et al., 1997; Sundberg et al., 1997; Palmqvist, Sundberg, 2000; Sillett et al., 2000; Walser, Scheidegger, 2002; Antoine, McCune, 2004; Gaio-Oliveira et al., 2004; Scheidegger et al., 2004; Gauslaa et al., 2006b; Coxon, Stevenson, 2007). В России искусственные популяции лобарии легочной созданы в Псковской области (Истомина, 2008), в Республике Коми, Свердловской области и на острове Сахалин (Scheidegger et al., 2004). Между тем, очевидно, что применение этой методики эффективно только на охраняемых территориях, где не ведутся рубки, разработка методов

сохранения естественных популяций, обитающих в эксплуатационных лесах, остается актуальной задачей.

В связи с развитием в России системы добровольной лесной сертификации и проектов «модельных» лесов были предложены методики для сохранения *Lobaria pulmonaria* при рубках (Баталов и др., 2005; Рай и др., 2008, 2013; Алейников и др., 2011; Марковский, Ильина, 2014). Рекомендуется создавать в местах обитания лобарии легочной особо защитные участки (ОЗУ) с полным запретом рубок в них и выделение буферной зоны вокруг с разрешенными выборочными рубками. Размер ОЗУ предлагается определять по границам произрастания заселенных лобарией легочной деревьев или по границам лесного выдела. Эффективность применения этого метода неизвестна. С одной стороны, выделение ОЗУ позволяет сохранить благоприятные для *Lobaria pulmonaria* микроклиматические условия, с другой – площадь такого участка может быть недостаточной для поддержания необходимого числа пригодных для заселения деревьев. Кроме того, в случае высокой встречаемости лобарии легочной, практически вся арендная территория может быть отведена в ОЗУ.

Перспективной для сохранения *Lobaria pulmonaria* при лесопользовании представляется методика проведения рубок с имитацией естественной динамики древостоя. В рамках этой системы лесохозяйственные мероприятия назначаются, исходя из типа леса, состава и структуры древостоя (Основы…, 2009). Например, в разновозрастных темнохвойных и хвойно-широколиственных лесах рекомендуется проводить выборочные рубки или сплошные рубки на небольших площадях. Применение выборочных рубок позволяет сохранить пригодные для *Lobaria pulmonaria* микроклиматические условия, небольшие площади сплошных рубок обеспечивают возможности для заселения соседних территорий. К сожалению, в России опыт проведения рубок, имитирующих естественную динамику древостоя, крайне незначителен. Известны только теоретические рекомендации по использованию этой системы в Республике Коми (Кутепов и др., 2006).

По всей видимости, самым распространенным методом, реально применяющимся в практике лесопользования, является сохранение в процессе рубки только заселенных *Lobaria pulmonaria* деревьев. Однако, с учетом данных о факторах, лимитирующих распространение лобарии легочной, можно предположить, что такой подход мало способствует сохранению этого вида. Возможные последствия резкого изменения абиотических условий (влажности и освещенности) описаны в разделе 1.3. Кроме того, деревья на открытых пространствах в высокой степени подвержены ветролому и часто выпадают в первые годы после рубки. Также важно учитывать, что вырубки больших площадей делают невозможным расселение *Lobaria pulmonaria* на соседние (невырубленные) участки вследствие малой дальности распространения ее диаспор.

Таким образом, методы сохранения лобарии легочной в эксплуатационных лесах предполагают сохранение в процессе рубок мест ее обитания или только заселенных ею деревьев. Создание искусственных популяций *Lobaria pulmonaria* является перспективным направлением для восстановления численности вида на ООПТ. Эффективность использования существующих и предлагаемых методов сохранения *Lobaria pulmonaria* нуждается в дополнительных исследованиях. На наш взгляд, перспективным методом для таких оценок является математическое моделирование, которое широко применяется для изучения и прогнозирования динамики популяций разных видов, в т.ч. лишайников (Goudie et al., 2011). Известно несколько моделей, описывающих динамику популяций *Lobaria pulmonaria* на разных пространственных уровнях.

T. Snall (Snall et al., 2005) выполнена модельная оценка динамики популяций *Lobaria pulmonaria* на уровне лесного ландшафта за 2000 лет с шагом в 10 лет для территории заповедника Teerisuo-Lososuo (Финляндия). С помощью модели FIN-LANDIS имитировалась динамика наиболее распространенных на этой территории форофитов лобарии легочной – осины и ивы козьей. Динамика популяций *Lobaria pulmonaria* зависела от возраста

потенциального форофита, в котором он становится пригодным для заселения, минимального возраста репродукции лобарии легочной и параметров, описывающих заселение форофитов разных видов. Результаты моделирования показали наличие связи между динамикой популяций форофитов и популяции *Lobaria pulmonaria*. Также было выяснено, что с увеличением возраста деревьев увеличивается вероятность их заселения лобарией легочной.

Оценка минимального размера жизнеспособной популяции лобарии легочной при помощи стохастических моделей выполнена C. Scheidegger (Scheidegger et al., 1998). В качестве счетной единицы использована субпопуляция – совокупность талломов *Lobaria pulmonaria*, заселяющих одно дерево. Субпопуляции описывались такими параметрами, как скорость роста и количество продуцируемых диаспор, смертность талломов в разном возрасте, доступное для талломов пространство на стволе одного дерева. Все деревья в этой модели имели одинаковые параметры, взаимное расположение деревьев не учитывалось. Результаты этого исследования показали, что для 50-летнего существования популяции необходимо, чтобы лобарией легочной было заселено не менее половины всех деревьев.

По всей видимости, более точные прогнозы динамики популяций деревьев можно получить, используя индивидуально-ориентированные модели, воспроизводящие рост и развитие каждого отдельного дерева с учетом их положения в пространстве (Chumachenko et al., 2003; Komarov et al., 2003; Seidl et al., 2005; Courbaud et al., 2015). Использование таких моделей позволяет описать как естественное развитие древостоев, так и их динамику при разных лесохозяйственных сценариях и катастрофических природных воздействиях.

Заключение к главе 1

Проведенный обзор литературы показал, что, не смотря на значительный объем данных о биологических и экологических особенностях

Lobaria pulmonaria, факторы, лимитирующие ее распространение в лесных экосистемах, выявлены не полностью. Многие исследователи отмечают тяготение лобарии легочной к наименее антропогенно нарушенным лесам, но количественные данные, подтверждающие эту точку зрения, отсутствуют. Актуальными задачами также являются выяснение характеристик потенциальных форофитов, от которых зависят возможности успешного закрепления зачатков лобарии легочной и оценка состояния популяций исследуемого вида в лесах с разной давностью антропогенных воздействий.

Анализ литературы о распространении *Lobaria pulmonaria* в России показал, что подробной сводки, описывающей ареал этого вида, к настоящему времени не существует. Между тем, в различных источниках (публикациях, гербарных коллекциях, региональных базах данных) накоплен значительный объем сведений о находках лобарии легочной, однако эта информация остается разрозненной и часто недоступна исследователям. Для анализа распространения *Lobaria pulmonaria* и оценки динамики ее ареала необходимо обобщение этих данных в единую информационную систему. Создание такого ресурса также позволит обобщить сведения о ценотической приуроченности и составе форофитов *Lobaria pulmonaria* в разных типах леса.

Существующие рекомендации по сохранению *Lobaria pulmonaria* при рубках леса предполагают необходимость сохранения ее местообитаний (участков леса или только заселенных этим видом деревьев), но эффективность их использования неизвестна и нуждается в дополнительных исследованиях. Перспективным методом для составления таких оценок является имитационное моделирование.

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

2.1. Разработка информационной системы

Информационная система состоит из реляционной базы данных о находках *Lobaria pulmonaria* в России и интерактивной карты, доступной на ресурсе Lobaria.ru. Ядром системы является серверная база данных о находках *Lobaria pulmonaria*, разработанная в системе управления базами данных PostgreSQL, и состоящая из 55 таблиц и 9 представлений (views). Для описания атрибутивных данных находок использован стандарт Darwin Core, DwC (Wieczorek et al., 2012). В настоящее время он является основным стандартом для объединения данных и обмена ими в Глобальной информационной системе по биоразнообразию GBIF.org. DwC это – набор полей (терминов), с помощью которых представляется атрибутивная информация о находках видов, и правила заполнения этих полей. Иными словами, данные в DwC – это электронная таблица, заголовки столбцов которой соответствуют терминам, а строки – находкам видов. Актуальная версия DwC содержит 169 терминов, для удобства использования они сгруппированы в несколько тематических разделов.

Использование единого стандарта позволяет объединять данные, полученные из разных источников: биологических коллекций, научных публикаций, первичных полевых записей, тематических баз данных и др. DwC позволяет сохранять исходную информацию о находках, хранить формализованную информацию и сведения о методах, с помощью которых формализация была выполнена. Такой способ описания данных позволяет сохранять максимальное количество информации, что расширяет возможности ее повторного использования, в т. ч. в составе объединенных массивов. Кроме того, стандарт DwC позволяет хранить данные о районах исследований, где целевые виды не были обнаружены, что дает возможность использовать его для решения задач мониторинга популяций редких видов.

Для разработки базы данных о распространении *Lobaria pulmonaria* нами использовано 65 терминов DwC, а также 8 дополнительных терминов, не предусмотренных стандартом. Все они были структурированы в справочные и рабочие таблицы (Рисунок 2). Рабочие таблицы организованы в три логических блока: (1) описание района находки (содержание соответствует разделу Location стандарта DwC); (2) описание местообитания (используются термины раздела Event стандарта DwC и дополнительные термины, не предусмотренных стандартом); (3) собственно описание находки (содержание соответствует разделу Occurrence стандарта DwC). Очевидно, что из-за разной полноты и качества данных, полученных из разных источников, заполнение всех полей для каждой находки невозможно, поэтому для каждого логического блока была составлена одна таблица с обязательными полями и несколько – с дополнительными. Подобный подход способствует сохранению реляционных принципов организации базы данных (Codd, 1972) и соблюдению правил нормализации (Дейт, 2016).

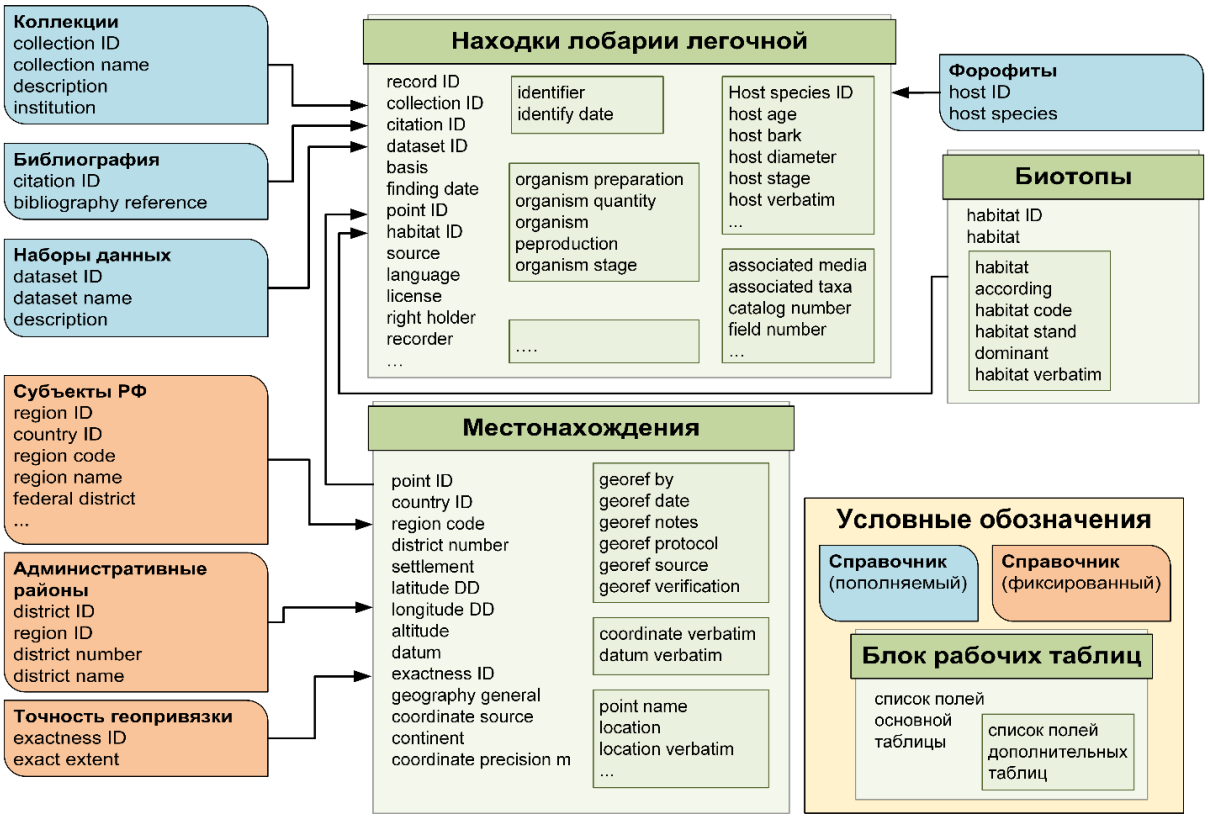

Рисунок 2 – Схема базы данных о распространении *Lobaria pulmonaria*.

Собранные в базе данные опубликованы через глобальный портал GBIF.org (Shashkov, Ivanova, 2016). Соответствующий набор данных (dataset), сформированный в IPT-инсталляции Института математических проблем биологии РАН – филиала ИПМ им. М.В. Келдыша (Ivanova, Shashkov, 2017), динамически связан с локальной базой данных SQL-запросом. Выполнение этого запроса создает в IPT таблицу находок с DwC-заголовками полей (в формате CSV-файла), которая, в свою очередь, публикуется через глобальный портал. При такой процедуре публикации данные в GBIF обновляются после внесения новых записей в локальную базу и запуска запроса. Опубликованные данные доступны для загрузки всем зарегистрированным пользователям портала GBIF.org и распространяются по открытой лицензии Creative Commons «С указанием авторства 4.0 Всемирная» (Attribution 4.0 International, CC-BY 4.0), цитирование и использование данных осуществляется в соответствии с правилами глобального портала.

В режиме просмотра (без возможности загрузки на локальный компьютер) данные базы и метаданные на русском языке доступны на ресурсе Lobaria.ru. Сайт работает под управлением web-сервера Apache и построен на основе системы управления содержимым (CMS) Drupal 7. Пользователям доступна интерактивная карта (Рисунок 3) распространения лобарии легочной в России и имеющаяся атрибутивная информация о находках. Для визуализации используется картографический сервис Google Maps и векторные слои, представленные в формате KML. В качестве локального средства визуализации пространственной информации использован ГИС-пакет Quantum GIS 2.14.1 (QGIS, 2017). Векторные слои административного деления Российской Федерации, населенных пунктов, дорог и гидросети взяты из открытого сервиса OpenStreetMap через сервер проекта ГИС-Лаб (Границы…, 2011).

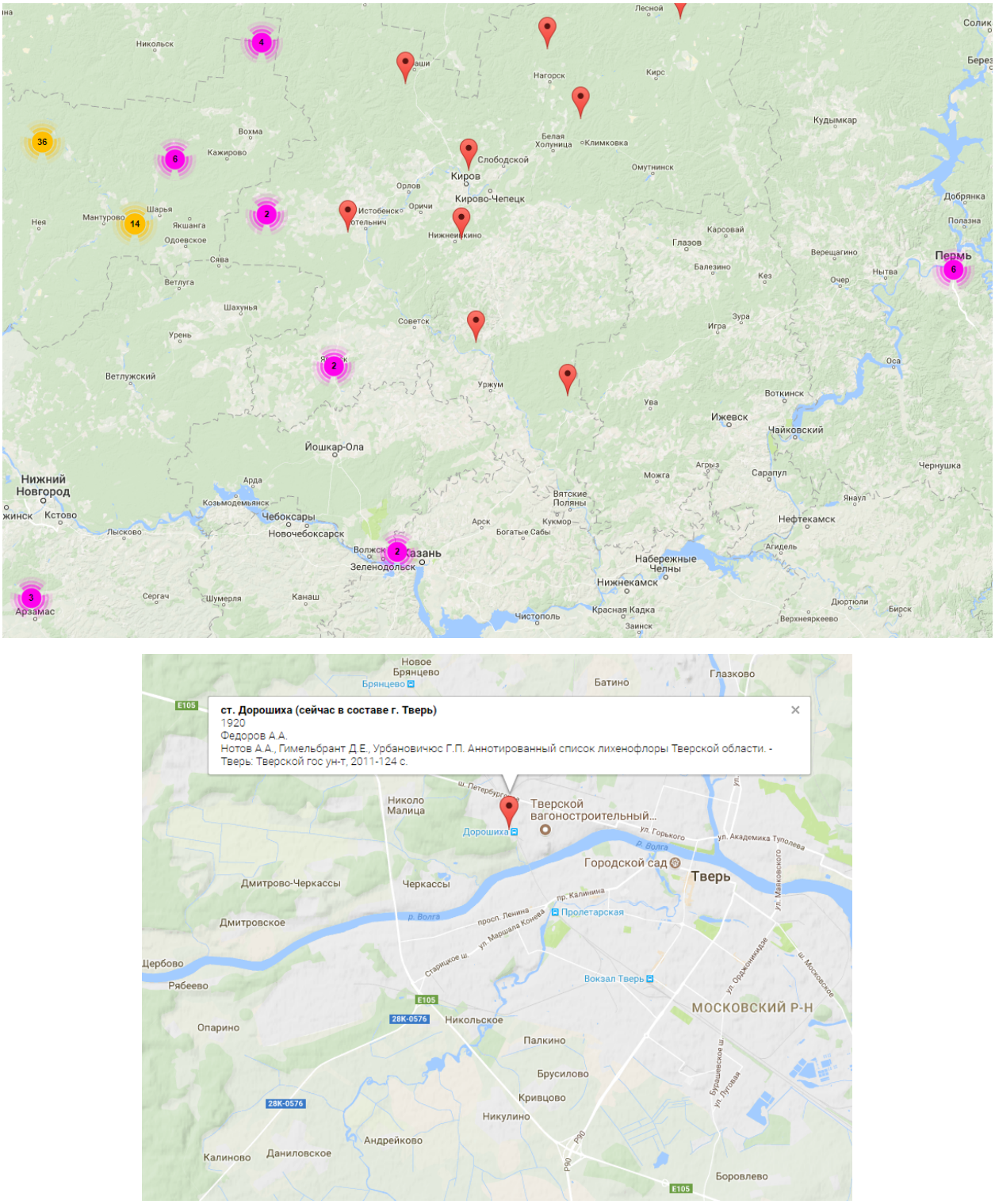

Рисунок 3 – Фрагменты интерактивной карты находок лобарии легочной разного масштаба. Числа в кругах разного цвета соответствуют числу находок в кластерах разного уровня.

2.1. Физико-географические условия и характеристика лесов Костромской области

Костромская область расположена в северо-восточной части Центрального Федерального округа, в пределах Восточно-Европейской равнины. Площадь ее составляет 60 211 км^2, максимальная протяженность по параллели – 420 км, по меридиану – 250 км. Территория области граничит с Ивановской, Ярославской, Вологодской, Кировской и Нижегородской областями.

Климат Костромской области умеренно континентальный, с коротким, сравнительно теплым летом и продолжительной, относительно холодной и многоснежной зимой. Область находится под преимущественным воздействием воздушных масс умеренных широт, преобладает западный перенос воздушных масс. Характерна холодная снежная зима, средняя температура января по данным метеостанции в г. Кострома за 1961–2000 гг. составляет −10,9°С. Лето сравнительно теплое, средняя температура июля +15,9°С (Научно-прикладной…, 2014). Летний период продолжается 60–70 дней, вегетационный период – 160–170 дней (Зайцев, 2006). Осадки в течение года распределяются более или менее равномерно, среднегодовое количество осадков за 1961–2000 гг. по данным метеостанции в г. Кострома (с поправками на смачивание) 614 мм в год (Научно-прикладной…, 2014). Максимум осадков приходится на лето, минимум на весну. Первый снег выпадает в октябре, с ноября, как правило, устанавливается прочный снеговой покров, зима является самым длительным временем года. Средняя толщина снегового покрова на юго-западе области составляет 54 см, на северо-востоке – 65 см. Наибольшая толщина снегового покрова наблюдается в середине марта. Таяние снега начинается в середине апреля и продолжается до начала мая (География…, 1995; Научно-прикладной…, 2014), в этот период характерны возвратные весенние похолодания.

Территорию Костромской области обычно почти целиком относят к подзоне южной тайги, за исключением ее юго-западной части в правобережье Волги, относящейся к зоне хвойно-широколиственных лесов (Растительность…, 1980; Исаченко, 1985; Русанов, 2001). Некоторые авторы считают, что крайний северо-восток области (север Вохомского района) имеет черты средней тайги (Васильевская, 2001). Особый аспект своеобразия растительного и животного мира Костромской области обусловлен прохождением здесь западной границы ареалов целого ряда сибирских видов флоры и фауны, в т. ч. пихты сибирской (*Abies sibirica*) и лиственницы сибирской (*Larix sibirica*), а также северной границы ареала неморальных видов деревьев – дуба черешчатого (*Quercus robur*), клена остролистного (*Acer platanoides*) и вяза шершавого (*Ulmus glabra*).

Анализ материалов по истории природопользования показывает, что леса на территории Костромской области не подвергались сильным антропогенным воздействиям вплоть до начала прошлого века. «Коренные елово-пихтовые» леса в начале двадцатого столетия покрывали более половины территории тогдашней Костромской губернии, а общая площадь лесов в губернии достигала 90% (Дюбюк, 1912; Борисова и др., 1996; Дудин, 2000, 2001). Широкомасштабное лесопользование началось только в XX в. после строительства участка трансибирской магистрали (1906 г.). Вдоль железной дороги было построено 15 лесопильных заводов, продукция которых в основном шла на экспорт, в частности в Англию и Бельгию. Заготовка древесины велась вручную ее вывоз осуществлялся на лошадях. Лесозаготовительная деятельность с применением сплошнолесосечных концентрированных вырубок, иногда с последующим искусственным лесовосстановлением, началась в 30–40-х гг. XX в. (Русанов, 2001). Наиболее интенсивные сплошные рубки происходили в период с 60–80 гг., при этом вырубались как водораздельные массивы, так и леса вдоль рек, что привело к нарушению гидрологического режима и впоследствии – заболачиванию многих территорий (Луговая, 2008; Хорошев и др., 2013).

В настоящее время Костромская область остается одной из наиболее лесных областей Европейской России, согласно данным департамента лесного хозяйства лесистость составляет 74,3%, а общая площадь лесного фонда – 4632,4 тыс. га (Лесной…, 2018). Наиболее залесенные территории, где показатель лесопокрытой площади составляет от 50 до 90% находятся в северо-восточной части области (Зайцев, 2006). В целом в лесном фонде преобладают мелколиственные (березовые и осиновые) и сосновые насаждения (Рисунок 4). Среди лесообразующих пород доминируют сосна (28%), ель (24%), береза (38%), осина (9%) и ольха серая (0.5%). По возрастной структуре леса области имеют следующую характеристику молодняки – 26,7%, средневозрастные – 34,8% приспевающие – 19,2%, спелые и перестойные – 19,3% (Борисова и др., 1996; Дудин, 2000, 2001).

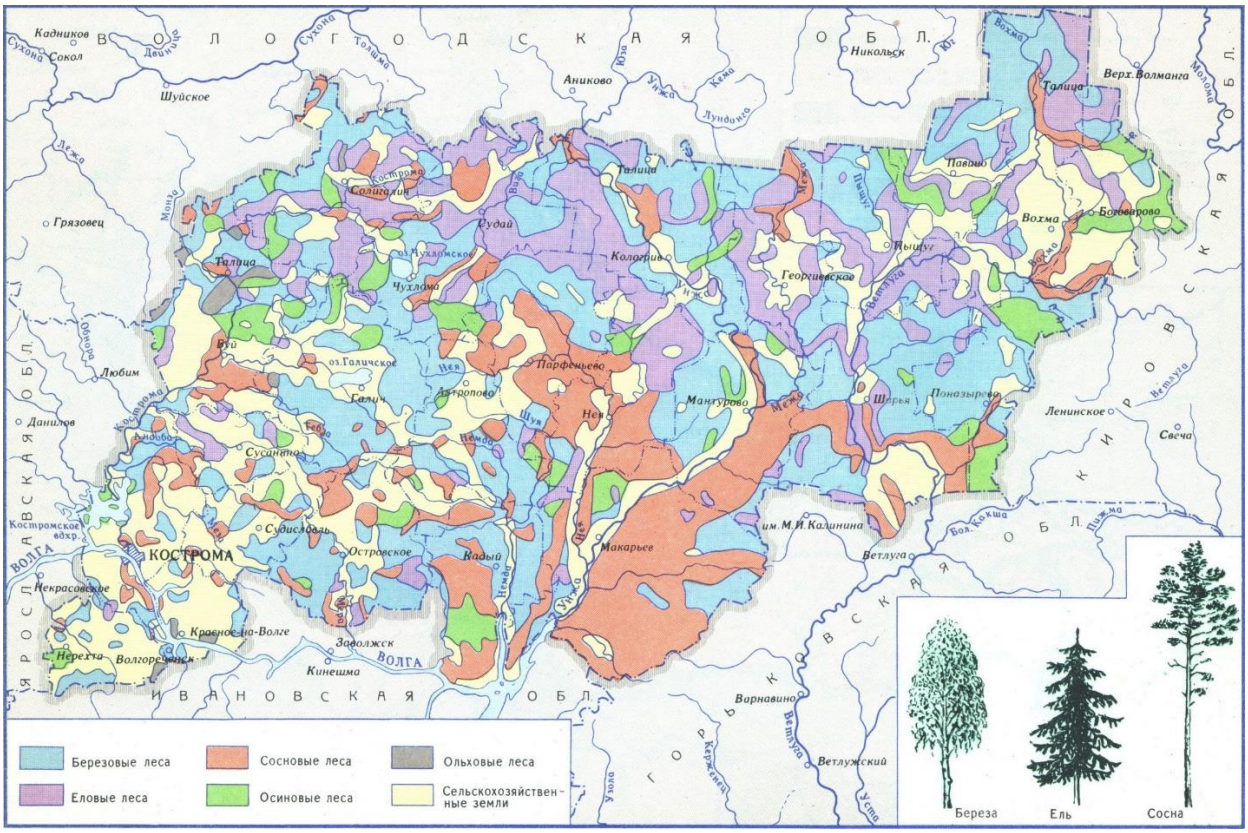

Рисунок 4 – Карта-схема распределения основных формаций лесов Костромской области (из Атлас…, 1975).

Старовозрастные темнохвойные (еловые и елово-пихтовые) и темнохвойно-широколиственные леса в Костромской области сохранились преимущественно на северо-востоке региона, в наиболее труднодоступных местах. Они имеют относительно небольшую площадь (как правило, до 100 га) и расположены как в долинах малых рек и ручьев, так и в междуречьях (Браславская, Тихонова, 2006; Хорошев, 2007; Луговая, 2008, 2010). Самый крупный малонарушенный лесной массив находится на территории заповедника «Кологривский лес» им. М.Г. Синицына (т. н. «ядро» заповедника).

2.2. Объекты исследований

Объекты исследований расположены на территории трех административных районов северо-востока Костромской области: Кологривского, Межевского и Шарьинского (Рисунок 5). В Кологривском районе исследованы два участка государственного природного заповедника «Кологривский лес» им. М.Г. Синицына – разновозрастные хвойно-широколиственные леса «ядра» заповедника (участок 1) и одновозрастные хвойно-мелколиственные леса в районе кордона Сеха (участок 2). В Межевском районе объектами исследования послужили смешанные хвойно-мелколиственные леса в бассейне р. Мичуг (участок 3). В Шарьинском районе исследованы одновозрастные хвойно-широколиственные леса на территории государственного природного заказника «Ветлужские старицы» (участок 4). Фотографии сообществ на исследованных участках представлены в приложении 2.

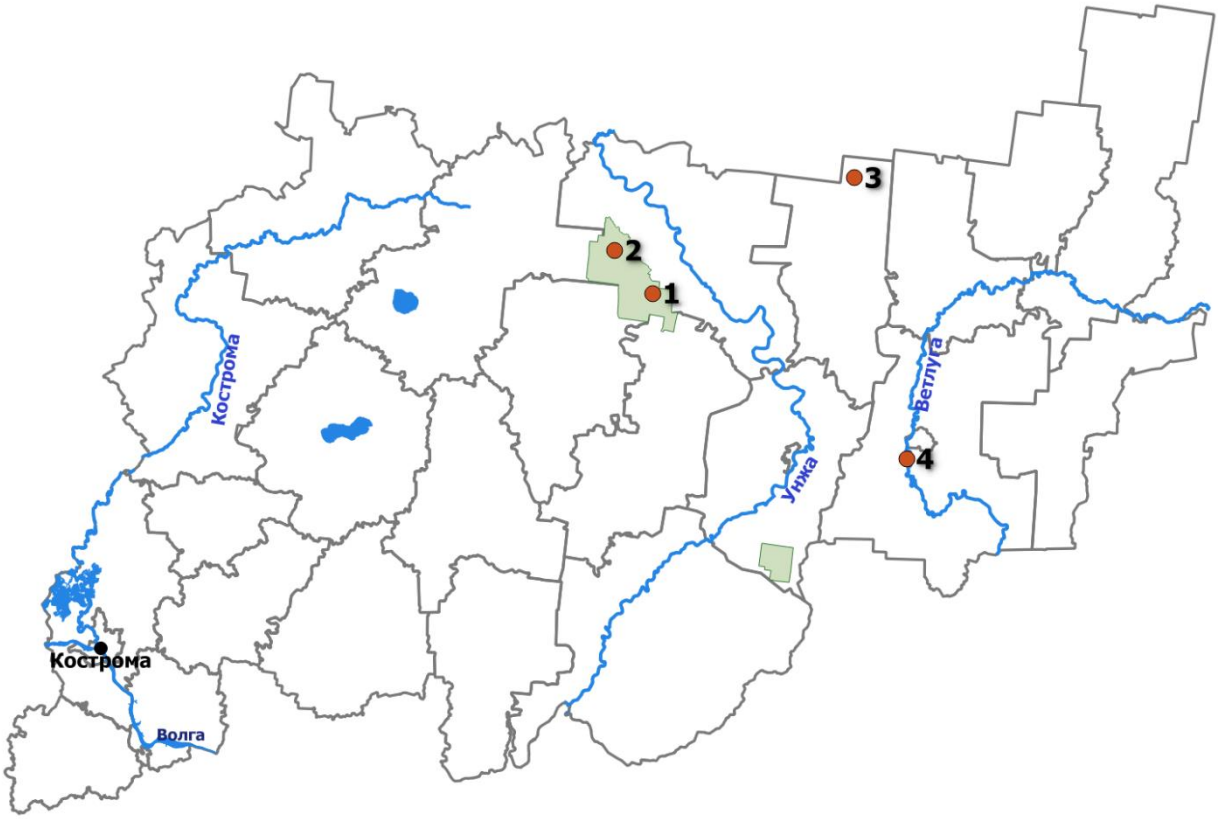

Рисунок 5 – Расположение исследованных участков на территории Костромской области. Зеленые полигоны – территория заповедника «Кологривский лес». 1–4 – исследованные участки.

Участок 1 – «Ядро» заповедника «Кологривский лес». Массив «ядра» заповедника, по всей видимости, является наиболее длительно лесной территорией в Костромской области (Хорошев и др., 2013). Необходимость его сохранения обсуждалась еще в 50-х гг. XX в, но тогда заповедник для сохранения «коренных» южнотаежных лесов не был создан, и к середине 70-х гг. основная часть массива была вырублена (Письмеров, 1987). В 1986 г. благодаря усилиям ученого-лесовода А.В. Письмерова сохранившийся участок темнохвойной тайги площадью 918 га и прилегающие к нему мелколиственные леса были признаны памятником природы и лесным резерватом (Рисунок 6); на его территории была запрещена заготовка древесины и второстепенных лесных материалов, а также все виды побочного пользовании, включая охоту и неорганизованное посещение лесного массива.

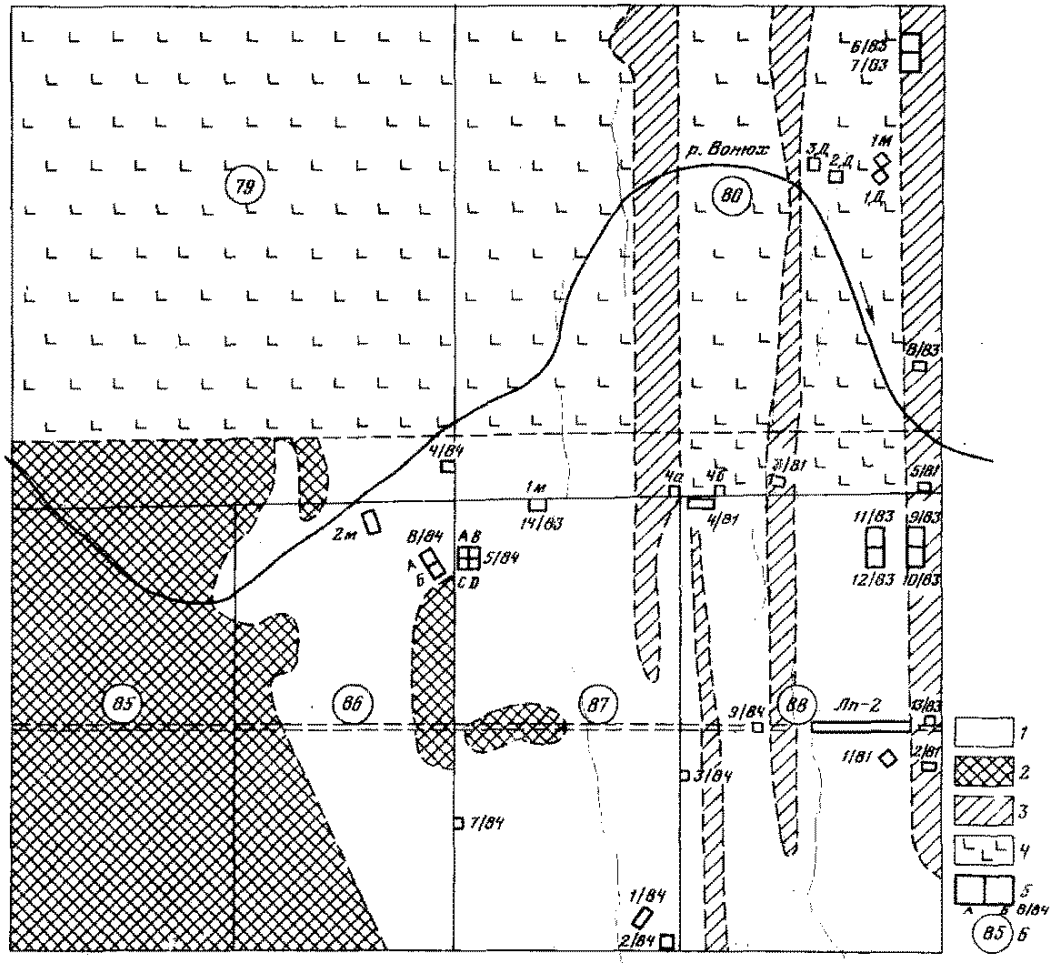

Рисунок 6 – План-схема памятника природы «Кологривский лес» (из Письмеров и др., 1986, легенда приводится по первоисточнику). 1 – еловые девственные древостои; 2 – березняки на гарях 1938 г.; 3 – березняки на узких лесосеках 1928 г.; 4 – вырубка 1980–1983 гг.; 5 – постоянные пробные площади; 6 – номера кварталов.

В настоящее время территория лесного резервата является «ядром» заповедника «Кологривский лес», созданного в 2006 г. Результаты недавних исследований этих старовозрастных лесов свидетельствуют об интенсивном распаде еловых древостоев и смене их липняками (Немчинова, Ситников, 2008). В результате выпадения старых деревьев ели в пологе леса образуются «окна», ширина которых составляет несколько десятков (50 и более) метров. В окнах вывалов присутствуют *Tilia cordata*, *Salix caprea*, *Sorbus aucuparia*, *Picea abies*, *Abies sibirica*, *Betula pubescens* (Хорошев и др., 2013).

Участок 2 – заповедник «Кологривский лес», леса в районе кордона Сеха. Не смотря на расположение внутри охраняемой природной территории,

для этого участка характерна небольшая давность антропогенных нарушений. Леса в бассейне р. Сеха интенсивно вырубались с середины XX в. и вплоть до создания заповедника (Жирин и др., 2012). По данным таксационных описаний в настоящее время лесной покров этой территории представляет собой мозаику зарастающих вырубок, лесных культур разного возраста и гарей различной давности. Доминируют средневозрастные и молодые березняки, массивы которых имеют площадь не менее 100 га. Участки старых осиновых лесов расположены в местах лесных пожаров (Хорошев и др., 2013), приурочены в основном к водоразделам, площадь их составляет порядка 10–15 га. Ельники сохранились вдоль водоохранной зоны р. Сеха, а также в виде отдельных фрагментов на водораздельных участках. Площади еловых лесов варьируют от 10 до 80 га, наиболее крупные и старовозрастные массивы приурочены к труднодоступным участкам на водоразделах.

Участок 3 – бассейн р. Мичуг. Исследования проводились в районе бывшего поселка Троицкий (около 15-ти км к северу от пос. Центральный Межевского района). Согласно данным лесной таксации, на этом участке преобладают сосновые и березовые леса. Сосняки представлены относительно единым массивом общей площадью около 3000 га. Небольшие фрагменты ельников сохранились вдоль водоохранных зон рек Мичуга, Черной и их притоков, а также на водоразделах в виде так называемых «недорубов». Площади пойменных ельников составляют несколько десятков га, водораздельных – не более 10–15 га. В древостоях исследованных нами еловых лесов значительную долю составляла *Betula* spp. (до пяти единиц), единично участвовали *Populus tremula*, *Pinus sylvestris*, *Salix caprea* и *Alnus incana*. Единичное участие пихты в древостое отмечено только в наименее нарушенных высокотравных ельниках. Возраст еловых лесов 50–60 лет, наиболее старых – 130 лет. Осинники в бассейне р. Мичуг также представлены небольшими фрагментами (около 10 га), единственный крупный массив (около 700 га) расположен в левобережной части р. Мичуг. В составе

древостоев исследованных нами осинников участвовала береза (до 4-х единиц). Возраст этих лесов 50–60 лет, высота древостоя 25–27 м.

Участок 4 – проектируемый заказник «Ветлужские старицы». Территория заказника расположена в 10 км к югу от г. Шарья, на левом берегу р. Ветлуга. Растительный покров исследованного участка характеризуется высоким ценотическим разнообразием, которое связано с особенностями рельефа в долине р. Ветлуга. Лесные сообщества приурочены к гривам (шириной от 10 до 500 м), в межгривных понижениях располагаются луга и болота. Леса разнообразны по составу, на территории заказника произрастают различные типы сосняков (зеленомошные, лишайниковые, неморально-бореальные), широколиственные леса представлены в основном липняками, также сохранились небольшие фрагменты дубрав; участки мелколиственных лесов (березовых, осиновых и сероольховых) относительно невелики (Хорошев и др., 2013).

Места обитания лобарии легочной, обнаруженные на этом участке, в основном были приурочены к хвойно-широколиственным лесам, растущим вокруг старичных озер. В составе древостоев преобладала *Tilia cordata*, существенно участие *Picea abies* (до 3-х единиц), *Abies sibirica* (1–2 единицы), *Betula pendula* и *Populus tremula*, единично встречаются *Quercus robur* и *Pinus sylvestris*. Высота древесного яруса 22–25 м, отдельные крупные деревья достигали высоты 30 м. Возраст древостоев 60–90 лет, отдельные старые деревья ели имели возраст 130 лет, дуба – 150 лет, сосны – 180 лет. В подросте *Picea abies*, *Abies sibirica*, *Tilia cordata*, *Quercus robur*. В напочвенном покрове преобладали неморальные и бореальные виды: *Oxalis acetosella*, *Maianthemum bifolium*, *Rubus saxatilis*, *Glechoma hederacea*. По всей видимости, леса данного участка не подвергались сплошным рубкам в силу своего расположения в водоохранной зоне, однако нами отмечены пни разных стадий разложения, которые свидетельствуют о периодических выборочных рубках.

В рамках данного участка также рассматривали смешанные мелколиственные леса с участием широколиственных видов деревьев,

расположенные в нижней части водораздельного склона на правом берегу р. Ветлуга. В древостоях этих сообществ доминировали *Populus tremula* и *Betula pendula*, реже – *Alnus incana*, существенно участие липы (до 3-х единиц), ели – до 1–2 единиц, единично присутствовали *Abies sibirica* и *Quercus robur*. Высота древостоев до 25 м, возраст – 50–60 лет. В подросте представлены *Picea abies, Abies sibirica, Acer platanoides, Tilia cordata*. Травяно-кустарничковый ярус разнообразен, велико участие неморальных и бореальных видов (*Pulmonaria obscura, Stellaria holostea, Oxalis acetosella, Maianthemum bifolium*). По материалам таксационных описаний, здесь неоднократно проводились выборочные рубки.

2.2. Методы сбора полевого материала

Ценотическую приуроченность, состав форофитов и особенности популяций *Lobaria pulmonaria* изучали маршрутным методом. Маршруты планировались таким образом, чтобы максимально охватить разнообразие лесных сообществ на исследованных участках. Протяженность маршрутов составила ~20 км в «ядре» заповедника, ~30 км в районе кордона Сеха, ~25 км в бассейне р. Мичуг, ~10 км в заказнике «Ветлужские старицы». Географические координаты каждой находки фиксировали при помощи GPS-навигатора Garmin 62.

За счетную единицу принимали субпопуляцию *Lobaria pulmonaria* – совокупность талломов, растущих на стволе одного дерева (Михайлова, 2005; Scheidegger et al., 1998). Под популяцией понимали совокупность субпопуляций на исследованном участке или в определенном типе леса (Fahselt, 1996). Всего описано 166 субпопуляций в «ядре» заповедника, 218 в районе кордона Сеха, 30 в бассейне р. Мичуг и 34 в заказнике «Ветлужские старицы» (Рисунок 7).

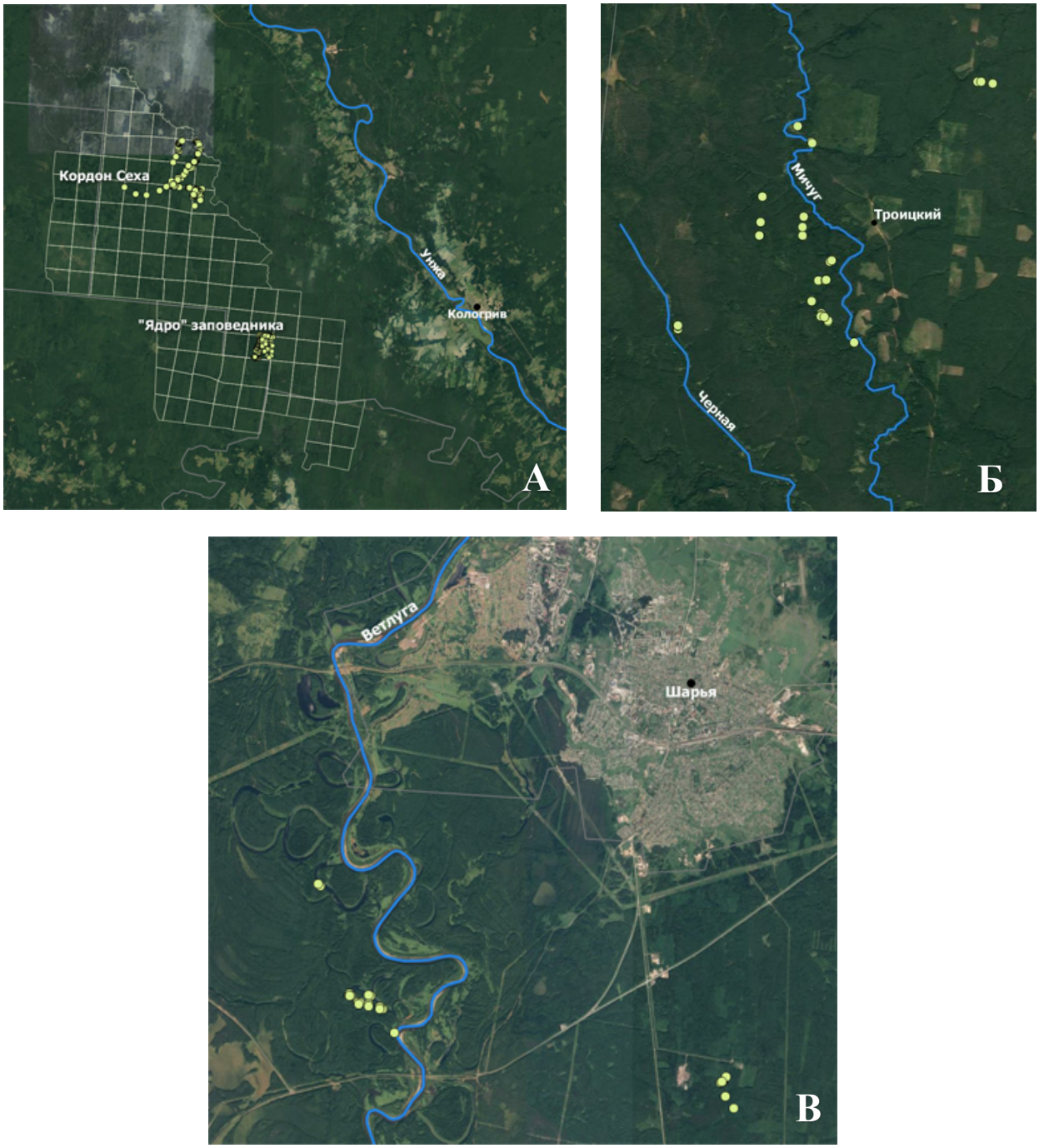

Рисунок 7 – Находки *Lobaria pulmonaria* (показаны желтыми точками) на исследованных участках. А – участки, исследованные в заповеднике «Кологривский лес», Б – леса в бассейне р. Мичуг, В – леса заказника «Ветлужские старицы».

Для каждой находки *Lobaria pulmonaria* указывали тип леса, который определяли по доминанту древостоя и преобладающей эколого-ценотической группе (ЭЦГ) напочвенного покрова на основе принципов, изложенных Л.Б. Заугольновой и О.Н. Морозовой (2006). Использовали ЭЦГ (Оценка…, 2000) по Смирнов и др. (2006, 2008). У форофита *Lobaria pulmonaria*

определяли вид и онтогенетическое состояние: виргинильное (*v*), генеративное (*g*) или сенильное (*s*) (Диагнозы…, 1989). Для мертвой древесины отмечали тип субстрата (валеж или сухостой) и его видовую принадлежность. У некоторых деревьев определяли абсолютный возраст с помощью возрастного бурава. Определение абсолютного возраста всех исследованных форофитов не представлялось возможным вследствие высокой пораженности деревьев *Populus tremula* и *Sorbus aucuparia* (наиболее распространенных форофитов лобарии легочной) стволовой гнилью.

При описании онтогенетической структуры субпопуляций *Lobaria pulmonaria* фиксировали факт присутствия или отсутствия в них вегетативного и/или полового размножения. Различали три типа субпопуляций. Субпопуляции, в которых встречались только талломы без репродуктивных структур, относили к *стерильным;* такие субпопуляции не продуцируют никаких зачатков. Субпопуляции, в которых встречались талломы с апотециями, называли *фертильными*. В таких субпопуляциях, помимо фертильных талломов, всегда присутствуют талломы, размножающиеся вегетативно, т.е. субпопуляции этого типа продуцируют как половые, так и вегетативные зачатки. Все остальные субпопуляции, т. е. те, которые продуцируют только вегетативные зачатки, относили к группе «*прочие*». Поскольку количественный учет талломов изучаемого вида лишайника часто затруднен, их число не учитывали; фиксировали только принадлежность субпопуляции к тому или иному типу.

В анализе также были использованы описания 227 субпопуляций, выполненные Е.В. Терентьевой в «ядре» заповедника в 2010 г. (Терентьева, Нестерова, 2011). Эти данные содержали сведения о числе фертильных, стерильных и «прочих» субпопуляций на форофитах разных видов. Для каждого форофита указывался вид, для некоторых было определено онтогенетическое состояние. Эти данные использованы при анализе разнообразия форофитов *Lobaria pulmonaria* и онтогенетической структуры ее субпопуляций на исследованных участках (см. главу 4).

Факторы, лимитирующие распространение *Lobaria pulmonaria*, изучали на пробных площадях (400 м^2) на двух участках, исследованных в заповеднике. Площади закладывали попарно: первую – в месте скопления форофитов лобарии легочной, а вторую – рядом в аналогичном типе леса, но без *Lobaria pulmonaria*. На каждой площади с помощью полнотомера Биттерлиха, мерной вилки и возрастного бура определяли таксационные характеристики древостоя. Демографические описания популяций деревьев выполняли по методике О.В. Смирновой с соавт. (Смирнова и др., 2002), с указанием онтогенетического состояния для каждой особи (Диагнозы…, 1989), также учитывали число сухостойных деревьев. Внутри каждой площади выделяли квадратную площадку в 100 кв. м, на которой выполняли геоботаническое описание с указанием обилий видов по шкале Браун-Бланке в основных ярусах растительности и проективного покрытия ярусов (Смирнова и др., 2002). Всего заложено 38 пробных площадей (19 пар), выполнено 38 геоботанических описаний.

2.3. Методы анализа полевых данных

Данные маршрутных исследований. По данным маршрутных исследований проанализированы ценотическая приуроченность лишайника и состав форофитов лобарии легочной на исследованных участках и в разных лесных формациях. Для двух участков, исследованных в заповеднике, оценена связь между встречаемостью разных типов субпопуляций и (1) участком, (2) доминантом древостоя и (3) онтогенетическим состоянием форофита (отдельно по видам и участкам). Поскольку анализируемые переменные являются качественными, анализ проводили с помощью таблиц сопряженности и критерия хи-квадрат. Если нулевая гипотеза об отсутствии связи между двумя качественными переменными отклонялась, то оценивали значимость отклонений наблюдаемых частот от ожидаемых для каждой ячейки таблицы сопряженности. Для этого рассчитывали девиаты Фримана-

Тьюки и критические значения для них по методу, изложенному в (Legendre, Legendre, 1998). Если полученное абсолютное значение девиата имело статистическую значимость, связь между переменными интерпретировали как тяготение или избегание. Положительные значения соответствовали тяготению; в этом случае наблюдаемые частоты превышали ожидаемые в соответствии со статистической моделью. Отрицательные значения интерпретировали как избегание (наблюдаемые частоты были значимо ниже ожидаемых). В анализ включали только те переменные, для которых наблюдаемые частоты для каждой ячейки таблицы сопряженности больше пяти. Расчеты выполняли в среде статистического программирования R (R Core…, 2016).

Данные исследований на пробных площадях. Типизацию геоботанических описаний, выполненных на парных пробных площадях, проводили при помощи эколого-ценотического подхода по методике, предложенной Л.Г. Ханиной с соавт. (Ханина и др., 2002). Экологическую характеристику сообществам давали по таблицам Элленберга (Ellenberg et al., 1991) с использованием программы Ecoscale (Ханина и др., 2014). Для анализа вариации растительности на пробных площадях выполняли непрямую ординацию описаний по составу травяно-кустарничкового яруса с учетом обилия видов методом неметрического многомерного шкалирования в программе PC-ORD (McCune, Mefford, 1999). Использовали меру расстояния Брея-Кертиса.

Для определения факторов, лимитирующих распространение лобарии легочной, площади разбивали на две группы по признаку присутствия/отсутствия изучаемого вида. Затем проводили попарные сравнения характеристик пробных площадей с помощью пермутационного t-критерия Стъюдента для парных сравнений. В анализ были включены таксационные характеристики древостоев, данные описаний популяций древесных видов, а также характеристики, рассчитанные по геоботаническим описаниям, в т. ч. баллы, вычисленные по экологическим шкалам Элленберга

и доли участия видов разных ЭЦГ в напочвенном покрове. Всего в анализ было включено 103 переменных.

Также анализировали особенности форофитов *Lobaria pulmonaria*. Диаметры форофитов лобарии легочной и деревьев тех же видов, не заселенных этим видом, сравнивали с использованием t-критерия Стъюдента для независимых выборок. Предпочтение лобарией легочной форофитов разных онтогенетических состояний с различными диаметрами стволов определяли, используя индекс избирательности Ивлева-Джекобса D (Ивлев, 1955; Jacobs, 1974). Как правило, этот индекс применяется в зоологических исследованиях и первоначально был предложен для количественной оценки избирательности в питании рыб (Ивлев, 1955). D = 0 означает отсутствие избирательности, D = 1 – максимальную степень предпочтения, D = −1 отражает строгое избегание ресурса. Промежуточные значения свидетельствуют о соответствующей степени предпочтения/избегания. В данной работе с помощью индекса D оценивали избирательность лобарией легочной деревьев разных онтогенетических состояний (отдельно для форофитов разных видов) и разного диаметра.

Индекс рассчитывался по формуле:

$$D = \frac{r - p}{r + p - 2rp}$$

При анализе предпочтений форофитов разных онтогенетических состояний переменная r соответствовала доле форофитов i-го онтогенетического состояния среди всех заселенных *Lobaria pulmonaria* деревьев этого вида, а p – доле этих же форофитов среди всех деревьев данного вида на пробной площади. При расчете D для форофитов определенного диаметра под r понимали долю деревьев i-го класса диаметра среди заселенных *Lobaria pulmonaria,* а под p – долю деревьев i-го класса диаметра среди всех учтенных. Классы диаметров выделяли для каждого вида на основе анализа гистограмм распределения частот. Расчеты вели для форофитов различного диаметра отдельно по видам, а также вместе для форофитов всех

видов. В первом случае классы диаметров стволов определяли по исходным полевым данным, во втором данные были нормированы на максимальный диаметр соответствующего вида и объединены.

2.4. Методы моделирования динамики древостоя

Для оценки возможностей самоподдержания *Lobaria pulmonaria* выполнен прогноз динамики популяций деревьев с помощью индивидуально-ориентированной имитационной модели EFIMOD (Komarov et al., 2003), которая состоит из модели роста отдельного дерева, модели роста популяций деревьев с дискретным описанием пространства и модели динамики органического вещества почвы ROMUL (Chertov et al., 2001), дополненной статистическим генератором почвенного климата SCLISS (Bykhovets, Komarov, 2002). Популяции деревьев в EFIMOD рассматриваются как совокупности отдельных особей, имеющих точное положение в пространстве. Рост древостоя имитируется на участке, разделенном на ячейки 0.5×0.5 м, исходя из допущения, что в одной ячейке не может находиться более одного дерева. Координаты деревьев позволяют вести дискретный учет конкуренции между соседними деревьями за ресурсы (свет и доступный азот почвы).

Для модельных экспериментов разработано три сценария, имитирующих существующие или предлагаемые методы сохранения *Lobaria pulmonaria* при рубках леса в Костромской области. Подробное описание сценариев приводится в главе 6. Длительность имитационных экспериментов определялась исходя из рекомендаций Международного союза охраны природы (МСОП) использовать для прогнозных оценок период, равный продолжительности жизни трех поколений вида (IUCN…, 2013). Продолжительность одного поколения у *Lobaria pulmonaria* составляет 25–35 лет (Høistad, Gjerde, 2011; Juriado et al., 2011), поэтому период моделирования в данной работе составил 100 лет. Шаг модели – 1 год, площадь имитируемого участка – 1 га. Исходными данными для моделирования стали описания шести

пробных площадей по изучению факторов, лимитирующих распространение *Lobaria pulmonaria*, заложенных в районе кордона Сеха в наиболее распространенных местах обитания вида – осиновых и еловых лесах. Их характеристика приводится в Таблице 3.

Таблица 3 – Характеристики древостоев
на исследованных пробных площадях

ПП	Тип леса	Порода	Ярус	Возраст, годы	Число деревьев на ПП	Диаметр ствола на высоте груди, см	Высота, м	Число деревьев с *Lobaria pulmonaria* на ПП
1	Осинник высокотравный	Ель	А	90	2	29,5	28	4
		Осина	А	110	13	35,1	34	
		Ель	В	75	4	19,5	20	
		Осина	В	40	1	20,0	22	
2	Осинник высокотравный	Ель	А	95	3	28,7	33	3
		Осина	А	90	15	37,3	36	
		Ель	В	60	7	19,4	23	
3	Осинник бореально-кустарничковый	Береза	А	55	1	16,0	23	17
		Ель	А	75	5	24,2	26	
		Осина	А	70	22	28,9	32	
		Ель	В	50	7	14,6	18	
4	Осинник бореально-мелкотравный	Береза	А	60	11	20,7	30	3
		Ель	А	60	3	23,3	28	
		Осина	А	60	8	32,8	28	
		Сосна	А	90	1	45,0	31	
		Береза	В	60	2	15,5	23	
		Ель	В	50	22	14,0	17	
5	Ельник высокотравный	Ель	А	90	22	24,5	28	1
		Осина	А	60	2	49,5	33	
		Ель	В	40	3	15,0	17	
6	Ельник бореально-мелкотравный	Ель	А	65	26	22,2	26	2
		Осина	А	75	3	28,3	30	
		Ель	В	40	5	15,8	23	

Примечание – ПП – пробные площади.

Перед экспериментами модель была верифицирована по материалам лесоустройства 1997 г. для Мантуровского лесничества Костромской области (географически наиболее близкого к изучаемой территории из доступных данных) и региональным таблицам хода роста (Усольцев, 2002; Швиденко и др., 2008), также доступным литературным данным о таксационных характеристиках осиновых древостоев разных возрастов, полученным для близлежащих регионов (Михайлов, 1968; Основные…, 1974; Рождественский, 1982). Методика верификации подробно описана в работе (Иванова и др., в печати).

По данным, полученным в имитационных экспериментах, выполнена оценка динамики численности потенциальных форофитов лобарии легочной. Для оценки возможностей расселения *Lobaria pulmonaria* в исследуемых древостоях в течение 100 лет на каждом шаге моделирования для каждого потенциального форофита рассчитывалось расстояние до ближайшего соседнего потенциального форофита, а далее для древостоя в целом – среднее расстояние для всех пар потенциальных форофитов и его стандартное отклонение. Затем полученные результаты соотносили с литературными оценками дальности распространения диаспор.

ГЛАВА 3. ИНФОРМАЦИОННАЯ СИСТЕМА О РАСПРОСТРАНЕНИИ *Lobaria pulmonaria* НА ТЕРРИТОРИИ РОССИИ

3.1. Общая характеристика данных информационной системы

Для наполнения базы данных о распространении *Lobaria pulmonaria* использованы следующие источники:

- Авторские данные, собранные в ходе полевых исследований по теме диссертации и работ по проектам РФФИ №№15-04-05400 и 12-04-31635 на территории Костромской и Новгородской областей.
- Литературные данные о находках *Lobaria pulmonaria* (53 источника, приведены на сайте lobaria.ru, доступны по ссылке http://lobaria.ru/?q=sources).
- Материалы гербарных коллекций Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (LE) и Томского государственного университета имени профессора П.Н. Крылова (TK).
- Сведения из открытых тематических баз данных – Глобальной информационной системы по биоразнообразию GBIF.org, Криптогамной российской информационной системы CRIS (Мелехин и др., 2013), портала ООПТ России (http://oopt.aari.ru/), Информационной системы о флоре и фауне заповедников России (2006).
- Устные сообщения исследователей.

База данных содержит 1965 записей о находках лобарии легочной и 611 записей о точках, где этот вид не был обнаружен. Собранные данные охватывают период с 1863 по 2015 гг. Сведения о точках отсутствия *Lobaria pulmonaria* были собраны в ходе полевых работ с участием автора (Немчинова, Иванова, 2009; Петухов и др., 2011; Шанин и др., 2016) и флористических исследований в Костромской области (Леострин и др., 2016). Они представляют собой GPS-координаты пробных площадей или мест обнаружения охраняемых видов сосудистых растений в хвойно-

мелколиственных и темнохвойных средне- и старовозрастных лесах, в которых *Lobaria pulmonaria* отсутствовала.

Атрибутивная информация о находках в разных источниках представлена с разной полнотой. Данные о географической привязке мест обитания лобарии легочной приводятся практически для всех находок. Большинство записей относится к Европейской части России, больше всего данных собрано для территории Центрального и Северо-Западного Федеральных округов, для 38 находок их место установить не удалось (Таблица 4). Значительно реже указываются сведения о местах обитания и форофитах *Lobaria pulmonaria* (см. раздел 3.2). Данные о присутствии апотециев и других особенностях субпопуляций лобарии легочной единичны.

Таблица 4 – Географический охват базы данных о распространении *Lobaria pulmonaria*

Федеральный округ (ФО)	Число записей о находках *Lobaria pulmonaria*	Число записей об отсутствии *Lobaria pulmonaria*
Центральный ФО	1111	422
Северо-Западный ФО	551	189
Южный ФО	14	0
Северо-Кавказский ФО	27	0
Приволжский ФО	100	0
Уральский ФО	16	0
Сибирский ФО	97	0
Дальневосточный ФО	11	0
Не определено	38	0
Всего:	1965	611

По данным о географической привязке мест находок составлена карта-схема, отражающая распространение *Lobaria pulmonaria* на территории России (Рисунок 8). Отметим, что точные координаты мест находок (т.е. полученные с помощью GPS-навигатора) указаны только для 62% записей. Географическая привязка остальных местонахождений осуществлялась по словесному описанию и является менее точной.

Рисунок 8 – Распространение *Lobaria pulmonaria* на территории России по данным информационной системы.

Обобщенные нами данные подтверждают сведения о широком распространении *Lobaria pulmonaria* в таежных лесах северо-запада Европейской России (Пыстина, Семенова, 2004б; Кравченко, Фадеева, 2008). В центре Европейской России, согласно данным информационной системы, лобария легочная встречается реже (рис. 8). Наиболее крупные популяции в этом регионе находятся в Тверской области в Центрально-лесном государственном природном биосферном заповеднике – 345 записей (Нотов и др., 2016) и в Костромской области в «ядре» Государственного природного заповедника «Кологривский лес» им. М.Г. Синицына – 393 записи (Иванова, 2015; Иванова, Терентьева, 2017).

3.2. Ценотическая приуроченность и разнообразие форофитов *Lobaria pulmonaria* в Европейской части России

Обобщение данных из разных источников в единую ИС позволило нам проанализировать сведения о ценотической приуроченности и составе

форофитов *Lobaria pulmonaria* в Европейской России, как в историческое, так и в настоящее время.

В базе данных содержится 198 записей о находках лобарии легочной, относящихся к концу XIX – началу XX вв.; для 66 из них указан тип местообитания. Анализ этих сведений показал, что в рассматриваемый период, *Lobaria pulmonaria* чаще встречалась в еловых лесах (50% находок), почти четверть исторических находок была приурочена к смешанным хвойно-мелколиственным сообществам (Рисунок 9). Анализ разнообразия форофитов *Lobaria pulmonaria* показал, что она встречалась на деревьях 11-ти видов, как хвойных, так и лиственных. Наиболее распространенным форофитом была ель (36,1%). Среди форофитов также отмечены *Pinus sylvestris*, *Quercus robur*, *Tilia cordata*, *Acer platanoides*, *Fagus sylvatica*, *Populus tremula*, *Betula* spp., *Sorbus aucuparia*, *Salix caprea*, *Padus avium*. На северной границе своего распространения *Lobaria pulmonaria* встречалась на каменистых россыпях.

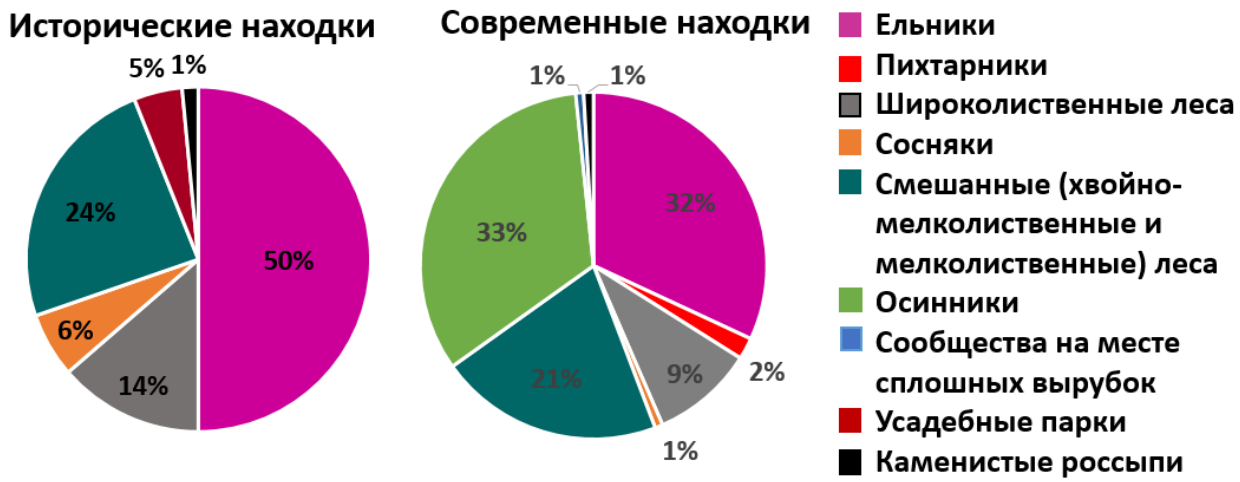

Рисунок 9 – Места обитания *Lobaria pulmonaria* в Европейской части России по данным информационной системы.

Для современных находок лобарии легочной сведения о типе местообитания указаны для 938 записей. Тем не менее, в анализ ценотической приуроченности и состава форофитов не включались сведения о находках *Lobaria pulmonaria* в старовозрастных хвойно-широколиственных лесах

«ядра» заповедника «Кологривский лес» (393 записи) в силу высокой специфичности сообществ и небольшой площади этого участка. Результаты исследований популяций *Lobaria pulmonaria* на территории «ядра» заповедника представлены в главах 4 и 5.

Анализ данных о типах мест обитания лобарии легочной, проведенный на основе 545 записей, показал, что в настоящее время вид встречается в широком спектре лесных сообществ, но наиболее распространенными местами ее обитания являются мелколиственные (в основном осиновые) и смешанные хвойно-мелколиственные (всего 54,1%), а также еловые леса (31,9%). Наиболее распространенным форофитом в этих сообщетвах является осина (72,1% находок).

Результаты проведенного анализа ценотической приуроченности и состава форофитов лобарии легочной подтвердили и количественно дополнили имеющиеся литературные данные (Пыстина, Семенова, 2004б; Кравченко, Фадеева, 2008). Мы предполагаем, что увеличение доли мелколиственных лесов в спектре местообитаний и смена наиболее распространенного форофита с ели на осину связаны с изменением породного состава древостоя на больших площадях и сопутствующим изменением экологических характеристик лесов в результате рубок, произошедших в XX в. практически по всей Европейской России. Для выявления конкретных причин смены субстратной приуроченности необходимо проведение дополнительных исследований.

3.3. Распространение *Lobaria pulmonaria* в Костромской области

Для территории Костромской области в базе данных имеются сведения о 739 находках *Lobaria pulmonaria* и 422 точках, где этот вид не был обнаружен. Согласно собранным нами данным, лобария легочная встречается в соседних с Костромской Вологодской (Красная…, 2004; Чхобадзе, 2005), Кировской (Красная…, 2001), Нижегородской (Красная…, 2005) и

Ярославской (Завьялов, 1996) областях (Рисунок 10). Информация о встречаемости лобарии легочной на территории Ивановской области отсутствует.

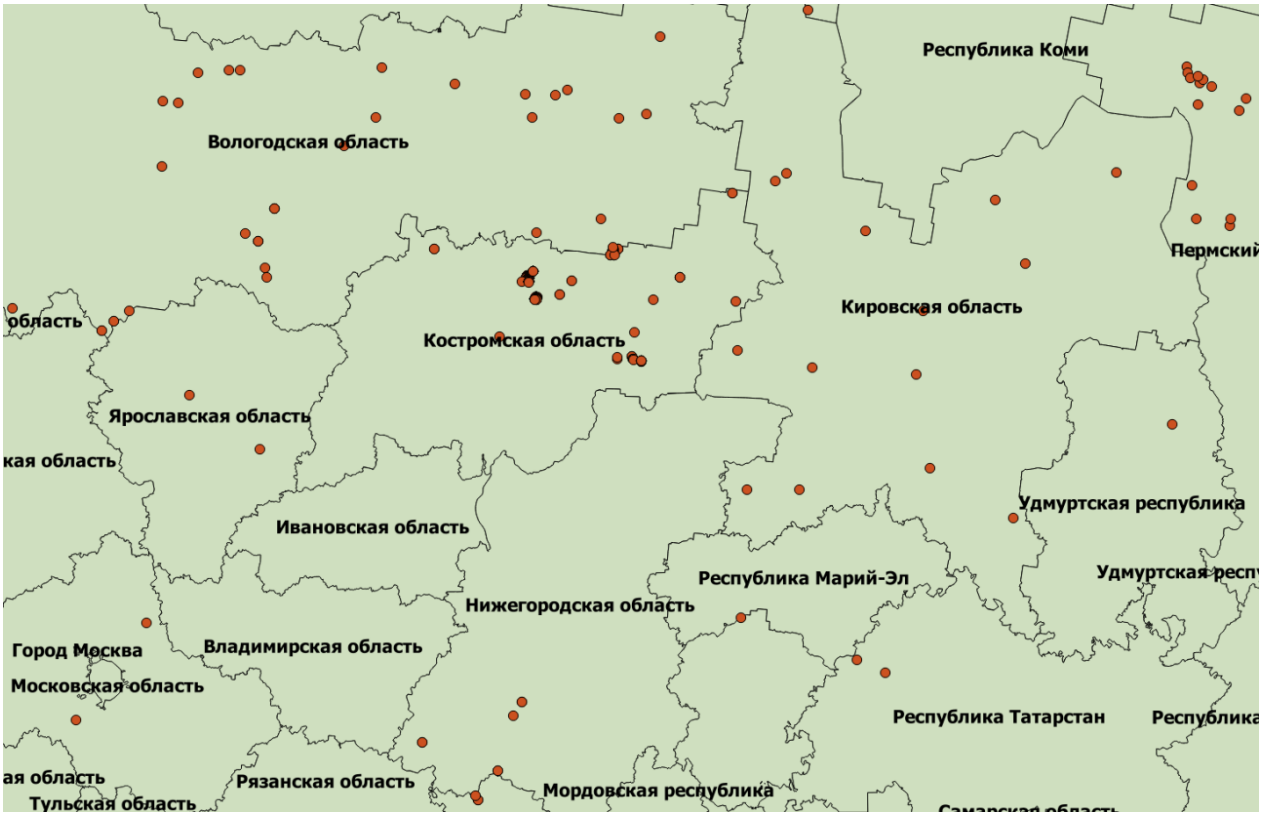

Рисунок 10 – Распространение *Lobaria pulmonaria* в соседних с Костромской областях регионах.

Для визуализации данных и последующего анализа распространения лобарии легочной в исследуемом регионе территория области была разделена на ячейки 25×25 км. Размер ячеек подбирался экспертно с учетом плотности точек. Для каждой ячейки указывали сведения о присутствии или отсутствии в ней *Lobaria pulmonaria*. Было выяснено, что лобария легочная встречается в 18 ячейках, в 20 ячейках мест обитания не обнаружено, для 84 данные отсутствуют (Рисунок 11).

Практически все известные современные находки этого вида приурочены к северо-восточной части области (Немчинова, Иванова, 2009; Немчинова и др., 2010а; Криницын и др., 2010, 2011; Грозовская и др., 2011; Иванова, Ханина, 2012; Иванова и др., 2013; гербарий БИН РАН LE). *Lobaria*

pulmonaria встречается на территории Вохомского, Кологривского, Межевского, Октябрьского, Павинского, Пыщугского, Шарьинского и Чухломского районов. Многочисленные исследования в юго-западной части Костромской области (Немчинова, Иванова, 2009; Немчинова и др., 2010б; Петухов и др., 2011; Леострин и др., 2016) выявили только единичные места обитания *Lobaria pulmonaria* на территории Галичского района (Леострин А.В., устное сообщение).

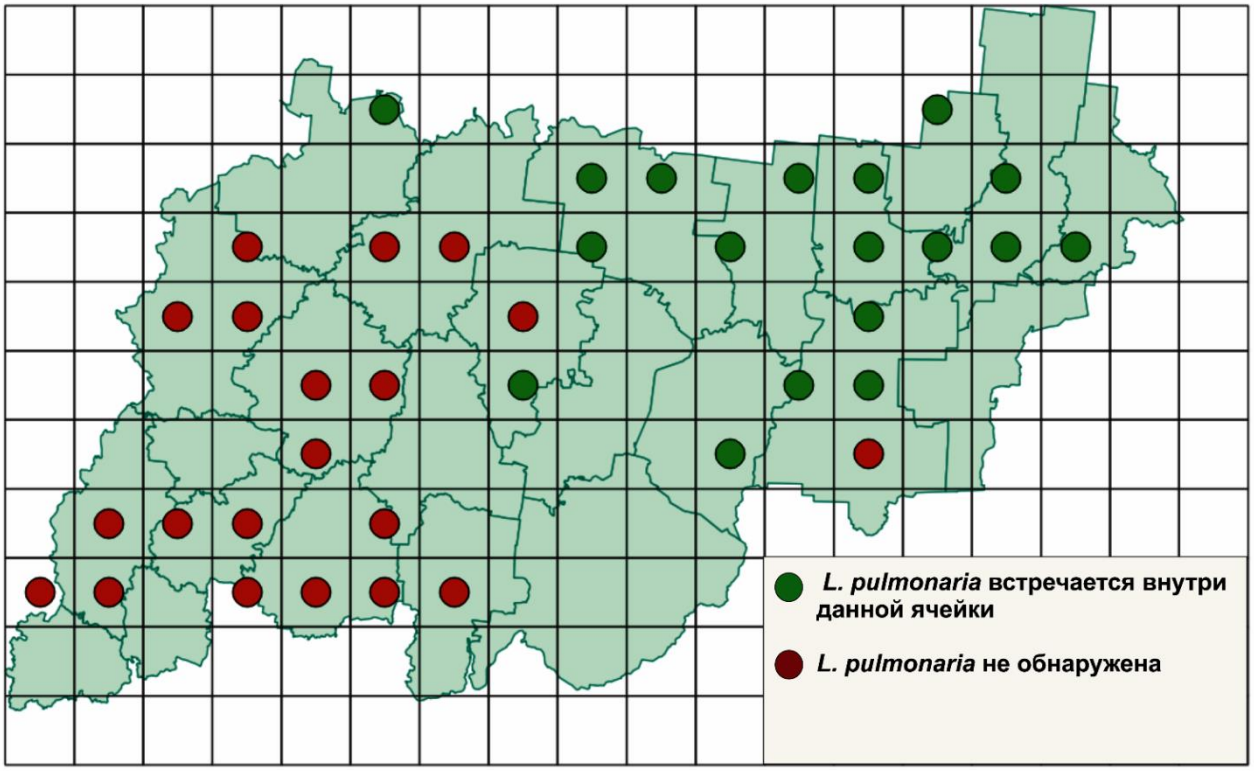

Рисунок 11 – Распространение *Lobaria pulmonaria* в Костромской области.

Известно, что широкомасштабное лесопользование на северо-востоке области началось только в 1900-х гг. (Дюбюк, 1912; Дудин, 2000), западная часть была освоена значительно раньше (Русанов, 2001). Поэтому приуроченность *Lobaria pulmonaria* к северо-востоку области мы связываем с большей сохранностью лесов на этой территории. Собранные нами данные значительно расширяют сведения о современном распространении лобарии легочной, приведенные в Красной книге Костромской области (2009); они

переданы в музей природы Костромской области и будут использованы при подготовке второго издания региональной Красной книги.

На основе собранных нами данных невозможно реконструировать распространение лобарии легочной на территории Костромской области (тогда губернии) в начале XX века. В гербарии БИН РАН хранится лишь несколько образцов, собранных в Кологривском уезде, а также есть данные о находках *Lobaria pulmonaria* в Варнавинском уезде (Еленкин, 1906), который сейчас относится к Нижегородской области. Между тем, А.В. Русанов (Русанов, 2001) указывает, что в начале XX в. лобария легочная была обычным и широко распространенным в области видом.

Заключение к главе 3

Разработанная нами информационная система представляет собой удобный инструмент для объединения, хранения и визуализации данных о распространении лобарии легочной. Для объединения данных, полученных из разных источников, использован международный обменный стандарт Darwin Core, который широко применяется в мире для работы с данными о находках биологических видов.

Объединение данных в единую ИС впервые позволило провести количественный анализ сведений о ценотической приуроченности и составе форофитов *Lobaria pulmonaria* в Европейской России в историческое и в настоящее время. Нами выяснено, что в начале XX века лобария легочная встречалась в основном в еловых лесах, к настоящему времени в спектре ее местообитаний на треть увеличилась доля мелколиственных (в основном осиновых) лесов. Анализ данных ИС численно подтверждает ранее известный в литературе факт смены субстратной приуроченности лобарии легочной с ели на осину, произошедший в течение XX века.

Анализ данных о распространении *Lobaria pulmonaria* на территории Костромской области показал приуроченность вида к северо-восточной части региона, где в большей степени сохранились крупные лесные массивы.

ГЛАВА 4. СОСТОЯНИЕ ПОПУЛЯЦИЙ *Lobaria pulmonaria* НА ИССЛЕДОВАННЫХ УЧАСТКАХ СЕВЕРО-ВОСТОКА КОСТРОМСКОЙ ОБЛАСТИ

4.1. Ценотическая приуроченность и разнообразие форофитов *Lobaria pulmonaria*

Ценотическая приуроченность и разнообразие форофитов *Lobaria pulmonaria* различались между исследованными участками (Таблица 5). В «ядре» заповедника «Кологривский лес» лобария легочная широко распространена в преобладающих там еловых и липовых крупнопапоротниковых лесах. На долю ельников крупнопапоротниковых, бореально-мелкотравных, бореально-кустраничковых и сфагновых приходится 59% находок. *Lobaria pulmonaria* встречалась на форофитах пяти видов, чаще всего – на *Sorbus aucuparia*. В липняках крупнопапоротниковых и бореально-мелкотравных лобария легочная была встречена 49 раз (29,5% находок); здесь *Lobaria pulmonaria* также была отмечена на форофитах пяти видов, но чаще всего встречалась на *Tilia cordata*. Лобария легочная была найдена в «окнах» в пологе липовых и еловых лесов; здесь вид отмечен 4 раза (2,4% находок) на стволах *Sorbus aucuparia* и *Ulmus glabra*. В березовых и осиновых сообществах «ядра» заповедника *Lobaria pulmonaria* встречалась редко – в 9% случаев. В березовых крупнопапоротниковых лесах лобария легочная отмечена 14 раз, чаще всего на стволах *Sorbus aucuparia, Acer platanoides* и *Tilia cordata*. В лесах осиновой формации *Lobaria pulmonaria* встречена 1 раз в осиннике крупнопапоротниковом на стволе *Tilia cordata*.

В лесах в районе кордона Сеха (участок 2) *Lobaria pulmonaria* распространена неравномерно, чаще всего в небольших по площади фрагментах еловых и осиновых лесов. Высокая плотность популяций лобарии легочной отмечена в высокотравных и бореально-кустарничковых осинниках. Единичная встречаемость *Lobaria pulmonaria* зафиксирована в

Таблица 5 – Находки *Lobaria pulmonaria* по результатам маршрутных проходов

Формация	Типы леса	«Ядро» заповедника		Окрестности кордона Сеха		Бассейн р. Мичуг		Заказник «Ветлужские старицы»	
		Число находок	Форофиты *L. p.*	Число находок	Форофиты *L. p.*	Число находок	Форофиты *L. p.*	Число находок	Форофиты *L. p.*
Ельники	Ельники высокотравные	–		12	*P.t., A.i.*	3	*S.c.*	–	
	Ельники крупнопапоротниковые	73	*S.a., T.c., U.g., B.*	27	*P.t., S.a.*	–		–	
	Ельники вейниковые	–		–		1	*S.c.*	–	
	Ельники неморально-бореальные	–		2	*P.t.*	–		1	*T.c.*
	Ельники боровые	–		1	*P.t.*	–		–	
	Ельники бореально-кустарничковые	4	*S.a., S.c.*	6	*P.t.*	2	*S.c., B.*	–	
	Ельники бореально-мелко-травные	19	*T.c., S.a, A.p..*	21	*P.t., S.a.*	2	*P.t., B.*	2	*T.c.*
	Ельники зеленомошные	–		2	*P.t.*	–		–	
	Ельники сфагновые	2	*S.a.*	6	*P.t.*	1	*P.t.*	–	
Сосняки	Сосняки бореально-кустарничковые	–		–		1	*S.c.*	–	
Липняки	Липняки крупнопапоротниковые	43	*T.c., S.a., U.g., A.p., P.a.*	–		–		–	
	Липняки неморально-бореальные	–		–		–		24	*T.c., P.t., B., Q.r.*
	Липняки бореально-мелко-травные	6	*S.a., T.c.*	–		–		1	*T.c.*

Продолжение таблицы 5

Формация	Типы леса	«Ядро» заповедника		Окрестности кордона Сеха		Бассейн р. Мичуг		Заказник «Ветлужские старицы»	
		Число находок	Форофиты *L. p.*	Число находок	Форофиты *L. p.*	Число находок	Форофиты *L. p.*	Число находок	Форофиты *L. p.*
Березняки	Березняки высокотравные	–		4	*P.t.*	1	*S.a.*	–	
	Березняки крупнопапоротниковые	14	*S.a., T.c., A.p.*	–				–	
	Березняки вейниковые	–		–		1	*P.t.*	–	
	Березняки неморально-бореальные	–		5	*S.a.*	1	*S.c.*	3	*T.c.*
	Березняки бореально-мелкотравные	–		–		1	*S.c.*	–	
	Березняки боровые	–		2	*S.a.*			–	
Осинники	Осинники высокотравные	–		54	*P.t.*	1	*P.t.*	–	
	Осинники крупнопапоротниковые	1	*T.c.*					–	
	Осинники неморально-бореальные	–		21	*P.t.*	3	*P.t.*	2	*T.c., P.t.*
	Осинники боровые	–		13	*P.t.*			–	
	Осинники бореально-мелко-травные	–		6	*P.t.*	9	*P.t.*	–	
	Осинники бореально-кустарничковые	–		36	*P.t.*	2	*P.t.*	–	

Продолжение таблицы 5

Формация	Типы леса	«Ядро» заповедника		Окрестности кордона Сеха		Бассейн р. Мичуг		Заказник «Ветлужские старицы»	
		Число находок	Форофиты *L. p.*	Число находок	Форофиты *L. p.*	Число находок	Форофиты *L. p.*	Число находок	Форофиты *L. p.*
Ивн.	Ивняки высокотравные	–		–		1	*S.c.*	–	
Олс.	Сероольшаники неморальные	–		–		–		1	*T.c.*
Окна в пологе древостоя		4	*S.a., U.g.*	–		–		–	
	Всего:	166		218		30		34	

Примечание – *P.t. – Populus. tremula, S.a. – Sorbus. aucuparia, A.i. – Alnus incana, T.c. – Tilia cordata, U.g. – Ulmus glabra, A.p. – Acer platanoides, B. – Betula* spp., *S.c. – Salix caprea, P. a. – Picea abies, Q.r. – Quercus robur*. Ивн. – ивняки (из *Salix caprea*), Олс. – сероольшаники. *L. p. – Lobaria pulmonaria*

осинниках боровых, неморально-бореальных, бореально-кустарничковых и бореально-мелкотравных. В целом к осиновым лесам приурочено 59,6% находок лобарии легочной на этом участке. Единственным форофитом *Lobaria pulmonaria* в них были деревья *Populus tremula*. К лесам еловой формации относились 35,3% обнаруженных мест обитания лобарии легочной в районе кордона Сеха (в ельниках высокотравных, крупнопапоротниковых, неморально-бореальных, бореально-мелкотравных, зеленомошных, сфагновых, боровых и бореально-кустарничковых). В этих лесах *Lobaria pulmonaria* встречалась единично, форофитами были *Populus tremula, Sorbus aucuparia* и *Alnus incana.* В березовых лесах, которые согласно данным лесной таксации преобладают в бассейне р. Сеха, *Lobaria pulmonaria* встречалась редко (5% встреч) и была отмечена в березняках высокотравных, неморально-бореальных и боровых. Форофиты лобарии легочной – *Populus tremula* и *Sorbus aucuparia.*

В лесном покрове участка 3, исследованном в бассейне р. Мичуг, доминировали сосняки и березняки. Тем не менее, 50% находок *Lobaria pulmonaria* на этом участке были приурочены к осиновым лесам (высокотравным, неморально-бореальным, бореально-мелкотравным и бореально-кустарничковым), единственным форофитом лобарии легочной в них были деревья *Populus tremula*. В еловых лесах (30% находок на участке), лобария легочная встречалась в ельниках высокотравных, вейниковых, бореально-кустарничковых, бореально-мелкотравных и сфагновых на форофитах трех видов (*Populus tremula, Salix caprea* и *Betula* spp.). Находки в березняках были редки и составляли 13,3%, *Lobaria pulmonaria* обнаружена в березняках высокотравных, вейниковых, неморально-бореальных и бореально-мелкотравных на стволах *Salix caprea, Populus tremula* и *Sorbus aucuparia.* На этом участке однократно *Lobaria pulmonaria* обнаружена в сосняке черничном, а также в молодом (около 30 лет) ивовом лесу, образовавшемся на месте лесосеки. Эти места обитания составляют 6,7% находок, форофитами лобарии легочной в них были деревья *Salix caprea*.

В хвойно-широколиственных лесах заказника «Ветлужские старицы» (участок 4) *Lobaria pulmonaria* приурочена в основном к липнякам (неморально-

бореальным и бореально-мелкотравным) – 73,5% находок. Основным форофитом лобарии легочной была *Tilia cordata*, также исследуемый вид встречен на стволах *Betula* spp., *Populus tremula* и *Quercus robur*. Также на этом участке *Lobaria pulmonaria* дважды отмечена в ельниках неморально-бореальных и бореально-мелкотравных; однократно – в осинниках неморально-бореальных и сероольшаниках неморальных. Основным форофитом в этих лесах также была *Tilia cordata*.

В целом, на исследованных участках *Lobaria pulmonaria* встречалась на деревьях 10 видов. Наибольшее разнообразие форофитов (7 видов) отмечено в малонарушенных лесах «ядра» заповедника, наименьшее (3 вида) – в лесах в районе кордона Сеха (Таблица 6). Среди лесов разных формаций наиболее богатыми по числу форофитов были ельники и липняки (по 8 видов). В осинниках разнообразие форофитов было низким (2 вида), из 148 находок *Lobaria pulmonaria* в осиновых лесах, 98,6% приходилось на *Populus tremula*.

Таблица 6 – Число находок *Lobaria pulmonaria* на деревьях разных видов на исследованных участках

Виды форофитов	Исследованные участки			
	1	2	3	4
Tilia cordata	135	–	–	25
Ulmus glabra	44	–	–	–
Acer platanoides	13	–	–	–
Quercus robur	–	–	–	1
Populus tremula	–	189	18	7
Betula spp.	2	–	2	1
Alnus incana	–	2	–	–
Sorbus aucuparia	195	27	1	–
Salix caprea	1	–	9	–
Picea abies	3	–	–	–
Всего находок	393	218	30	34

Примечание – Исследованные участки: 1 – «ядро» заповедника, 2 – район кордона Сеха, 3 – бассейн р. Мичуг, 4 – заказник «Ветлужские старицы». Здесь и далее данные по «ядру» заповедника представлены с учетом описаний Е.В. Терентьевой.

Талломы *Lobaria pulmonaria* произрастали на стволах деревьев различных онтогенетических состояний, а также на мертвой древесине: сухостое и валеже с корой, находок на оголенной мертвой древесине не отмечено (Таблица 7).

Таблица 7 – Число находок *Lobaria pulmonaria* на форофитах разных онтогенетических состояний на исследованных участках

Онтогенетические состояния	Виды форофитов									
	T.c.	*U.g.*	*A.p.*	*Q.r.*	*P.t.*	*B.*	*A.i.*	*S.a.*	*S.c.*	*P.a.*
Имматурное	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3
Виргинильное	2	4	10	0	5	0	0	7	0	0
Генеративное	60	30	3	1	182	2	1	46	3	0
Сенильное	5	8	0	0	2	0	0	16	2	0
Мертвая древесина	2	4	0	0	25	3	1	40	5	0

Примечание – виды форофитов см. в табл. 5.

Большинство (76,5%) форофитов находились в генеративном и сенильном онтогенетических состояниях. Все эти деревья имели трещиноватую кору. Однако часть находок *Lobaria pulmonaria* сделана на стволах молодых деревьев, что не было отмечено в литературе до настоящего времени. На виргинильных деревьях с гладкой корой *Lobaria pulmonaria* обнаружена на двух исследованных участках – в «ядре» заповедника (встречаемость 13,3%) и в районе кордона Сеха (2,7%). В «ядре» заповедника находки сделаны на виргинильных *Tilia cordata*, *Ulmus glabra*, *Acer platanoides*, *Sorbus aucuparia*, в районе кордона Сеха – на *Populus tremula* и *Sorbus aucuparia*. Также в «ядре» заповедника *Lobaria pulmonaria* трижды отмечена на ветвях имматурных *Picea abies*.

4.2. Онтогенетическая структура популяций *Lobaria pulmonaria*

В популяциях лишайника на всех исследованных участках преобладало вегетативное размножение, о чем свидетельствует высокая доля субпопуляций группы «прочие», участие стерильных и фертильных субпопуляций невелико, но значительно различалось между исследованными участками (Рисунок 12). Так в

«ядре» заповедника стерильными были 16,5, фертильными – 24,2% субпопуляций. В лесах в районе кордона Сеха субпопуляции этих типов встречались реже, стерильными были 5,0%, а фертильными – 11,9% субпопуляций. На участке в бассейне р. Мичуг стерильными были 10,0% субпопуляций, фертильными – 23,3%. В заказнике «Ветлужские старицы» стерильных субпопуляций не обнаружено, доля фертильных субпопуляций составила 2.9%.

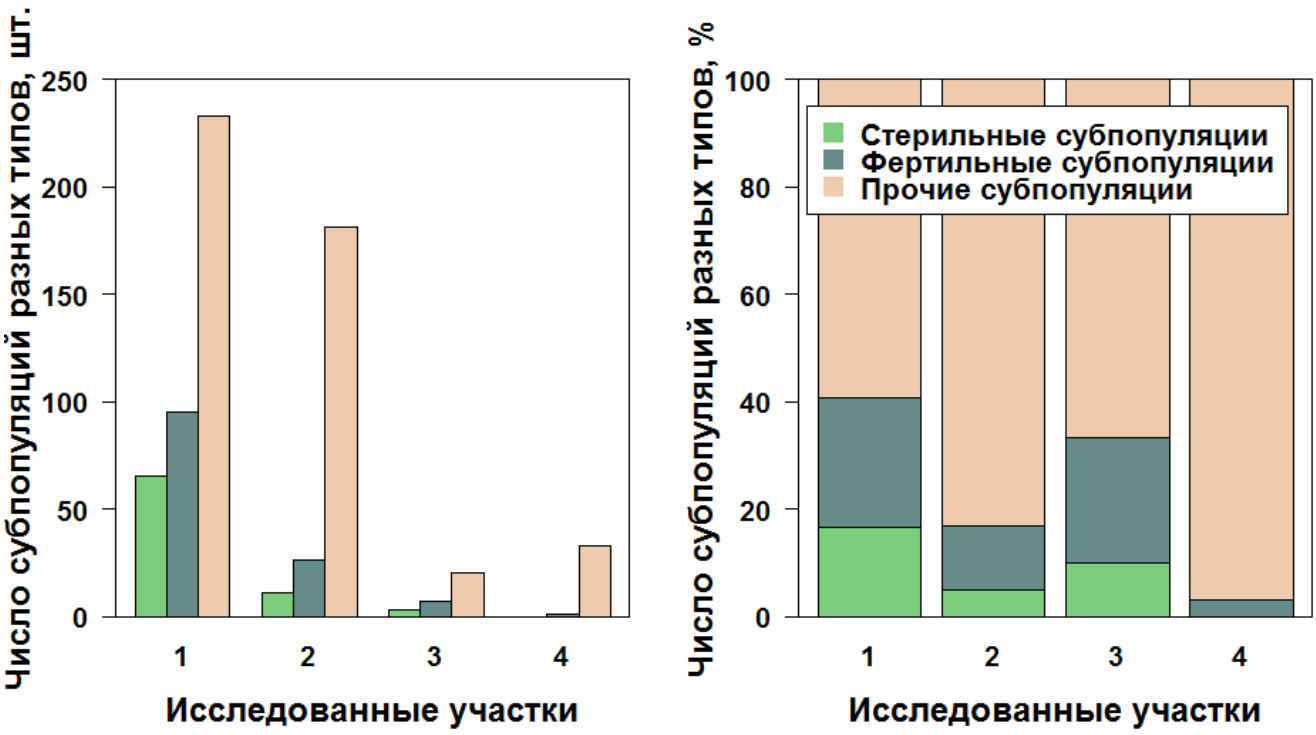

Рисунок 12 – Типы субпопуляций *Lobaria pulmonaria* на исследованных участках. 1 – «ядро» заповедника, 2 – район кордона Сеха, 3 – бассейн р. Мичуг, 4 – заказник «Ветлужские старицы».

Сведения о незначительном вкладе числа фертильных талломов в популяционный спектр у *Lobaria pulmonaria* ранее были получены в исследованиях, проводившихся в таежных лесах республик Коми (Горшков, Семенова, 2008), Карелия (Игнатенко, Тарасова, 2014), а также в Свердловской области (Михайлова, 2005). Такая особенность объясняется низкой вероятностью образования плодовых тел и характерна для этого вида лишайника (Zoller et al., 1999). Небольшое число стерильных субпопуляций, видимо, также обычно для *Lobaria pulmonaria* и объясняется ограниченной способностью этого вида к

колонизации новых субстратов вследствие низкой приживаемости зачатков (Zoller et al., 1999; Михайлова, 2005; Høistad, Gjerde, 2011).

Результаты анализа таблиц сопряженности, выполненного для двух участков, исследованных в заповеднике «Кологривский лес», выявили значимую связь между участком и типом субпопуляции, а также между доминантом древостоя и типом субпопуляции *Lobaria pulmonaria* (Иванова, Терентьева, 2017) (Таблица 8, 9).

Таблица 8 – Число анализируемых типов субпопуляций *Lobaria pulmonaria* на исследованных участках в сообществах с доминированием разных древесных видов

	Стерильные субпопуляции	Фертильные субпопуляции	Прочие субпопуляции
«Ядро» заповедника			
Ельники	49	61	169
Липняки	11	30	55
Березняки	5	2	7
Окна в пологе леса	0	2	2
Окрестности кордона Сеха			
Осинники	5	11	115
Ельники	3	13	60
Березняки	3	2	6

Таблица 9 – Девиаты Фримана-Тьюки для таблиц сопряженности

	Стерильные	Фертильные субпопуляции	Прочие субпопуляции
Исследованные участки			
«Ядро» заповедника	**2,17**	**1,87**	**−2,09**
Кордон Сеха	**−3,68**	**−2,88**	**2,62**
Типы леса			
Ельники («ядро» заповедника)	**2,61**	0,80	**−1,64**
Липняки («ядро» заповедника)	0,01	**2,28**	−1,36
Осинники (кордон Сеха)	**−3,20**	**−3,44**	**2,51**
Ельники (кордон Сеха)	−2,31	−0,47	**1,09**

Примечание – статистически значимые отклонения выделены жирным шрифтом

Статистический анализ показал, что фертильные субпопуляции значимо чаще встречались в липняках в «ядре» заповедника, а в осинниках кордона Сеха, в осинниках – значимо реже. «Прочие» субпопуляции, которые размножаются только вегетативным путем, значимо чаще встречались в лесах у кордона Сеха (в осинниках и в ельниках), значимо реже – в малонарушенных ельниках «ядра» заповедника. Полученный результат количественно подтверждает, что половое размножение у лобарии легочной наиболее вероятно в лесах, длительное время не подвергавшихся антропогенным нарушениям (Scheidegger, 1995; Zoller et al., 1999; Sillett et al., 2000). Отметим, что низкая встречаемость фертильных субпопуляций в осинниках может быть связана с тем, что талломы лобарии легочной, обитающие на стволах *Populus tremula*, еще не достигли возраста, в котором возможно наступление фертильной стадии. Основываясь на собранных нами данных о возрастах осин, можно предположить, что они становятся пригодными для заселения лобарией легочной в возрасте около 40 лет. Согласно литературным данным, образование апотециев возможно на талломах, достигших возраста около 30 лет (Scheidegger, Werth, 2009). Следовательно, присутсвие плодовых тел возможно в субпопуляциях, обитающих на деревьях, имеющих возраст не менее 70-ти лет. Среди исследованных нами осин только единичные деревья имели возраст 90–110 лет, возраст большинства составлял 60–75 лет. Кроме того, по нашим наблюдениям осины редко достигают старших классов возраста вследствие их пораженности стволовой гнилью. Вероятно, что за время жизни *Populus tremula* во многих субпопуляциях лобарии легочной талломы не успеют достигнуть возраста, в котором возможно образование плодовых тел. Для подтверждения этих предположений необходимы дополнительные исследования структуры субпопуляций *Lobaria pulmonaria* на осинах разного возраста.

В результате статистического анализа также установлено, что стерильные субпопуляции значимо чаще встречались в еловых лесах «ядра» заповедника и значимо реже – в осиновых лесах в районе кордона Сеха. В ельниках у кордона Сеха стерильные субпопуляции также были очень редки, но недостаточный объем выборки (всего 3 находки) не позволил статистически подтвердить это

наблюдение. Полученный результат показывает, что в малонарушенных лесах колонизация новых деревьев более успешна, чем в лесах с небольшой давностью антропогенных воздействий. Относительно высокое число стерильных субпопуляций в «ядре» заповедника свидетельствует о высокой инвазии лишайника на новые деревья, что объясняется высокой численностью *Lobaria pulmonaria* на этом участке (Терентьева, Нестерова, 2011) и высоким разнообразием ее форофитов. В лесах у кордона Сеха, где *Lobaria pulmonaria* встречалась чаще всего единично, число стерильных субпопуляций было невелико, а разнообразие ее форофитов было низким.

Статистический анализ не выявил значимой связи между онтогенетическим состоянием форофита (рассчитывали отдельно для разных видов форофитов) и типом субпопуляции лобарии легочной. Такой результат, по всей видимости, связан с недостаточным объемом выборок даже для самых часто встречающихся видов форофитов (Таблица 10) – *Sorbus aucuparia*, *Populus tremula* и *Tilia cordata*.

Таблица 10 – Число субпопуляций *Lobaria pulmonaria* разных типов на форофитах разных онтогенетических состояний

Участок	Онтогенетические состояния форофитов	Стерильные субпопуляции	Фертильные субпопуляции	Прочие субпопуляции	Всего
«Ядро» заповедника	*Sorbus aucuparia*				
	Виргинильное	1	0	5	6
	Генеративное	9	11	21	41
	Сенильное	0	3	8	11
	Мертвая древесина	4	9	10	23
	Tilia cordata				
	Виргинильное	1	0	1	2
	Генеративное	3	12	24	39
	Сенильное	1	0	2	3
	Ulmus glabra				
	Виргинильное	4	0	0	4
	Генеративное	1	12	17	30
	Сенильное	3	2	3	8
	Мертвая древесина	0	2	2	4

Продолжение таблицы 10

Участок	Онтогенетические состояния форофитов	Стерильные субпопуляции	Фертильные субпопуляции	Прочие субпопуляции	Всего
«Ядро» заповедника	*Acer platanoides*				
	Виргинильное	9	1	0	10
	Генеративное	1	1	1	3
	Picea abies				
	Имматурное	1	0	2	3
	Betula spp.				
	Генеративное	0	0	1	1
	Мертвая древесина	0	1	0	1
	Salix caprea				
	Мертвая древесина	0	0	1	1
Окрестности кордона Сеха	*Populus tremula*				
	Виргинильное	0	0	5	5
	Генеративное	4	16	132	167
	Мертвая древесина	1	2	14	17
	Sorbus aucuparia				
	Виргинильное	0	0	1	1
	Генеративное	1	0	4	5
	Сенильное	1	3	0	4
	Мертвая древесина	4	5	8	17
	Alnus incana				
	Генеративное	0	0	1	1
	Мертвая древесина	0	0	1	1

Заключение к главе 4

Результаты маршрутных исследований показали, что в южнотаежных лесах Костромской области лобария легочная встречается в сообществах, различных по составу и давности предшествующих антропогенных воздействий. *Lobaria pulmonaria* отмечена нами на деревьях 10-ти видов, при этом видовой состав и разнообразие форофитов различались между исследованными участками. Наибольшее разнообразие форофитов (7 видов) отмечено в малонарушенных лесах «ядра» заповедника, где *Lobaria pulmonaria* чаще всего встречалась на *Sorbus aucuparia* и *Tilia cordata*. В сообществах с небольшой давностью антропогенных воздействий (леса в районе кордона Сеха, бассейн р. Мичуг и заказник «Ветлужские старицы») разнообразие форофитов ниже (3–4 вида), в отсутствии широколиственных видов деревьев основным форофитом являлась *Populus tremula*. Эти данные свидетельствуют о широкой экологической амплитуде

Lobaria pulmonaria, что подтверждает результаты других исследователей, полученные для северотаежной подзоны европейской части России (Кравченко, Фадеева, 2008; Пыстина, Семенова, 2009). Кроме того, полученные нами данные подтвердили уже имеющиеся в литературе сведения (Ockinger, Niklasson, 2005) о том, что в лесах, длительное время не подвергавшихся антропогенным воздействиям, разнообразие форофитов лобарии легочной выше по сравнению с недавно нарушенными сообществами.

Исследование возрастных особенностей форофитов *Lobaria pulmonaria* показало, что этот вид лишайника может успешно колонизировать деревья разных онтогенетических состояний, а также мертвую древесину. Считается, что успешное закрепление зачатков лобарии легочной на стволе дерева или на валеже возможно только при наличии коры с грубой трещиноватой или чешуйчатой структурой (Sillett et. al., 2000, Пыстина, 2003, Werth, 2005). Такую кору могут иметь деревья, достигшие, как минимум, генеративного возрастного состояния. Нами показано, что *Lobaria pulmonaria* может поселяться на деревьях виргинильного онтогенетического состояния, которые имеют гладкую кору, а также на ветвях имматурных особей ели. Такие результаты ранее не описаны в литературе и существенно расширяют представления о субстратной приуроченности лобарии легочной.

Результаты изучения структуры популяций *Lobaria pulmonaria* на исследованных участках количественно подтвердили, что как в малонарушенных лесах «ядра» заповедника, так и в сообществах с небольшой давностью антропогенных воздействий (у кордона Сеха), исследуемый вид размножается преимущественно вегетативно, но в малонарушенных сообществах высока вероятность размножения половым путем. Также показано, что в малонарушенных лесах колонизация новых деревьев более успешна, чем в лесах с небольшой давностью антропогенных воздействий. Согласно полученным результатам, длительное самоподдержание популяций лобарии легочной и ее успешное расселение на соседние участки наиболее вероятно в малонарушенных лесах «ядра» заповедника «Кологривский лес».

ГЛАВА 5. ФАКТОРЫ, ЛИМИТИРУЮЩИЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ *Lobaria pulmonaria*

Пробные площади для изучения факторов, лимитирующих распространение *Lobaria pulmonaria,* были заложены в «ядре» заповедника и в районе кордона Сеха. В «ядре» заповедника описано по 8 пробных площадей в липняках и ельниках крупнопапоротниковых; в районе кордона Сеха – по 6 пробных площадей в ельниках высокотравных, по 8 пробных площадей – в ельниках бореально-мелкотравных, по 4 пробных площади – в осинниках высокотравных и осинниках кустарничково-бореально-мелкотравных (всего 38 пар).

В древостоях площадок, заложенных в липняках крупнопапоротниковых, помимо липы, участвовали *Picea abies* и *Abies sibirica,* редко *Betula* spp. и *Salix caprea.* Древостои на площадках были разновозрастными, возраст липы в ярусе А варьировал от 75 до 140 лет (среднее 102 года). В подросте высокое обилие отмечено для *Acer platanoides* (от 2 до 4 баллов по шкале Браун-Бланке), с меньшим обилием встречались *Picea abies, Abies sibirica* и *Tilia cordata.* В ярусе В встречались также *Sorbus aucuparia, Padus avium* и *Lonicera xylosteum.* В напочвенном покрове доминировал папоротник *Dryopteris dilatata.* На площадках было отмечено наличие разноразмерного валежа всех стадий разложения.

В составе древостоев еловых крупнопапоротниковых лесов помимо *Picea abies* (покрытие 2–3 балла по Браун-Бланке) присутствовали *Tilia cordata, Abies sibirica* и *Acer platanoides.* Древостои разновозрастные, средний возраст ели 127 лет (минимальный – 70 лет, максимальный – 215). В ярусе В присутствовали *Sorbus aucuparia, Padus avium* и *Lonicera xylosteum.*

В составе древесного яруса еловых высокотравных лесов наряду с *Picea abies* присутствовали *Populus tremula* и *Betula* spp., редко *Abies sibirica, Salix caprea* и *Alnus incana.* Древостои одновозрастные. Средний возраст ели в древостое этих сообществ составил 90 лет, деревья *Picea abies* возрастом более 100 лет встречены только на одной пробной площади. Подрост в еловых высокотравных лесах был представлен в основном *Picea abies* (обилие 2–3 балла), редко присутствовали

единичные деревья *Betula* spp. В ярусе В высокое обилие имела *Sorbus aucuparia*. В напочвенном покрове доминировали *Aconitum septentrionale, Cirsium oleraceum, Dryopteris dilatata* и *Matteuccia struthiopteris.*

На пробных площадях в осиновых высокотравных лесах в древостое имелось два подъяруса – первый из *Populus tremula* с единичным участием *Betula* spp. и *Pinus sylvestris* и второй – из *Picea abies*. Возраст деревьев осины составил 90–110 лет, возраст ели – около 80 лет. В подросте присутствовали *Picea abies,* редко – *Abies sibirica* и *Betula* spp. Среди видов яруса В наибольшее обилие имела *Sorbus aucuparia.*

Древостои на площадях в еловых бореально-мелкотравных лесах были одновозрастными монодоминантными, в них единично присутствовали *Betula* spp., *Salix caprea, Alnus incana, Pinus sylvestris, Populus tremula, Abies sibirica.* Возраст ели составлял от 60 до 90 лет. Подрост был редким, из *Picea abies, Populus tremula, Abies sibirica.* Ярус В образован в основном *Sorbus aucuparia* с обилием 1–2 балла. В напочвенном покрове преобладали виды бореального мелкотравья – *Maianthemum bifolium, Oxalis acetosella, Linnaea borealis.*

В осиновых кустарничково-бореально-мелкотравных лесах древесный ярус был одновозрастным и имел первый подъярус из *Populus tremula* с примесью *Betula* spp. и второй – из *Picea abies.* При этом, осина и ель имели одинаковый возраст – 60–70 лет. Покрытие яруса В было выше, чем в предыдущем типе леса. В подросте доминировала *Picea abies, Abies sibirica* в подросте была встречена только на одной площадке. Ярус В образован исключительно *Sorbus aucuparia.* В напочвенном покрове, помимо видов бореального мелкотравья, высокое обилие имела *Vaccinium myrtillus.*

Результаты анализа вариации растительности методом неметрического многомерного шкалирования показали, что оптимальная размерность ординации всего массива геоботанических описаний, согласно алгоритму McCune, Mefford (1999), равна двум (Рисунок 13) (Иванова, 2015).

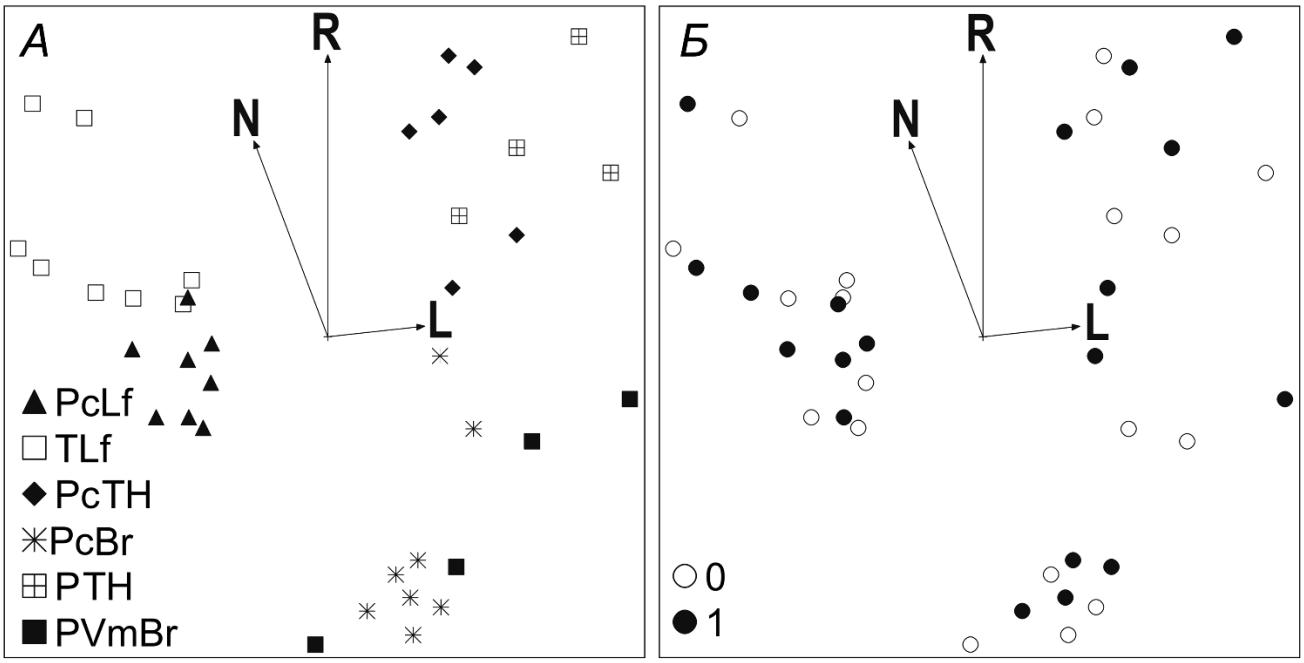

Рисунок 13 – Результаты неметрического многомерного шкалирования геоботанических описаний, выполненных в разных типах леса (А) на парных пробных площадях с присутствием и отсутствием *Lobaria pulmonaria* (Б).
На диаграммах приведены векторы экологических факторов, рассчитанные по шкалам Элленберга: N – богатство почвы минеральным азотом (высокое значение N соответствует богатым азотом местообитаниям), R – кислотность почвы (высокое значение R означает низкую кислотность), L – освещенность (высокое значение L означает высокую освещенность).
На диаграмме А приведены типы леса: PcLf – ельники крупнопапоротниковые, TLf – липняки крупнопапоротниковые, PcTH – ельники высокотравные, PcBr – ельники бореально-мелкотравные, PTH – осинники высокотравные, PVmBr – осинники чернично-бореально-мелкотравные.
Площадки с отсутствием (0) и присутствием (1) *Lobaria pulmonaria.*

Среди факторов, рассчитанных по экологическим шкалам Элленберга, наибольшую корреляцию с первой осью имела освещенность (r = −0,6), со второй осью – богатство почвы минеральным азотом (r = 0,92) и кислотность почвы (r = 0,84). В верхней части ординационной диаграммы (Рисунок 13А) расположены площадки, заложенные в ельниках и липняках крупнопапоротниковых. Для этих сообществ характерны относительно низкая освещенность и богатые минеральным азотом почвы с низкой кислотностью. Осиновые и еловые высокотравные леса находятся в области более высокой освещенности. Площадки, заложенные в еловых бореально-мелкотравных и осиновых кустарничково-бореально-

мелкотравных сообществах, располагаются в нижней части диаграммы. Для этих лесов характерны более бедные минеральным азотом почвы с более высокой кислотностью и средний уровень освещенности. Ординационная диаграмма (Рисунок 13Б) показывает, что площадки с участием *Lobaria pulmonaria* расположены равномерно по всей диаграмме и не образуют отдельной группы, что свидетельствует об отсутствии ярких ценотических и экологических особенностей у сообществ, в которых исследуемый лишайник присутствовал.

Проведение попарных сравнений 103-х характеристик пробных площадей позволило выявить переменные, которые значимо отличались в сообществах с участием *Lobaria pulmonaria* и без нее (Рисунок 14) (Иванова, 2015).

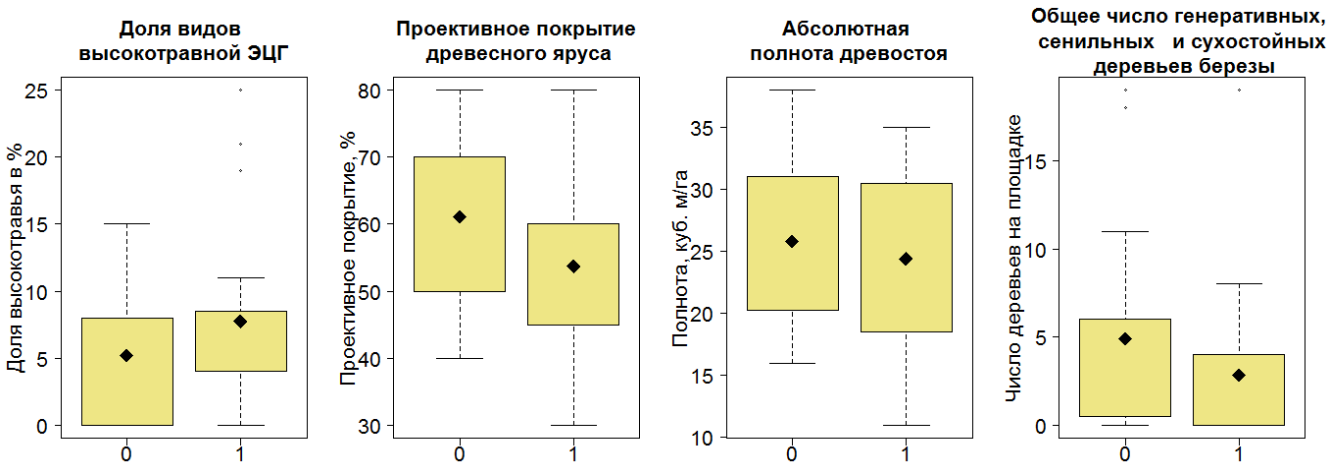

Рисунок 14 – Характеристики парных площадей, по которым значимо отличались места обитания *Lobaria pulmonaria*. Площадки с отсутствием (0) и присутствием (1) *Lobaria pulmonaria*.

Нижняя и верхняя границы прямоугольников соответствуют первому и третьему квартилям, точки внутри прямоугольников – средние; точки вне прямоугольников – выбросы; длина вертикальных отрезков определяется расстоянием от границы прямоугольника до наименьшего/наибольшего значения, попадающего в полуторный межквартильный размах от нижней/верхней границы.

Сравнительный анализ эколого-ценотической структуры исследованных сообществ показал, что доля видов высокотравной группы в напочвенном покрове на площадях с участием *Lobaria pulmonaria* значимо выше, чем на площадях, где лобария легочная отсутствовала (в среднем 7,7% против 5,2%). Проективное покрытие древесного яруса также значимо отличалось между двумя группами

пробных площадей: на площадях с лобарией легочной среднее проективное покрытие яруса А составило 54%, а в группе площадей, где она отсутствовала, – 61%. Попарный анализ таксационных характеристик показал, что на площадях с участием *Lobaria pulmonaria* абсолютная полнота древостоя ниже, чем на площадях без нее (в среднем 24,4 м^3/га против 25,8 м^3/га). Результаты обработки данных демографических описаний популяций деревьев показали, что общее число генеративных, сенильных и сухостойных деревьев *Betula* spp. значимо выше на площадях с отсутствием лобарии легочной. На них в среднем присутствовало 4,9 таких деревьев (122,5 шт./га), в то время как на пробных площадях, заложенных в местах обитания *Lobaria pulmonaria* их отмечено 2,8 (т.е. 70 шт./га). Результаты попарных сравнений остальных анализируемых характеристик пробных площадей не показали статистически значимых различий между площадями с присутствием и отсутствием лобарии легочной.

По данным описаний парных пробных площадей проанализированы особенности форофитов *Lobaria pulmonaria;* при этом анализировали данные, собранные только на 19-ти пробных площадях с ее участием (Иванова, 2015). На пробных площадях лобария легочная встречалась на деревьях 3-х видов: *Populus tremula, Sorbus aucuparia* и *Tilia cordata*. Сравнение диаметров форофитов *Lobaria pulmonaria* с диаметрами деревьев тех же видов, не заселенных ею, не выявило значимых различий. Средний диаметр деревьев *Populus tremula* с талломами лобарии легочной был несколько ниже, чем средний диаметр деревьев без *Lobaria pulmonaria*. Деревья *Sorbus aucuparia* и *Tilia cordata,* заселенные лобарией легочной, в среднем имели больший диаметр по сравнению с деревьями этих видов, не заселенными *Lobaria pulmonaria.* Оценка избирательности форофитов определенного диаметра, проведенная для каждого вида дерева отдельно, не показала связи между величиной диаметра потенциального форофита и присутствием на нем лобарии легочной. Однако, индекс избирательности D, рассчитанный для всех форофитов вместе, показал, что по мере увеличения диаметра форофита степень предпочтения его лобарией легочной возрастает. Так, значение D для наиболее тонкоствольных деревьев составило −0,33, что

свидетельствует об избегании их в качестве субстрата. Для деревьев с диаметрами, относящимися к максимальному размерному классу, значение D составило 0.5, что свидетельствует о предпочтении их лобарией легочной. Деревья с диаметрами промежуточных классов характеризовались величиной D, близкой к нулю, тем не менее, значение индекса возрастало по мере увеличения диаметра форофитов.

Индекс избирательности D, рассчитанный для форофитов разных онтогенетических состояний (Таблица 11) показал, что особи *Tilia cordata*, наиболее предпочтительные для колонизации лобарией легочной, находились в старом генеративном состоянии, а особей виргинильного и молодого генеративного состояния *Lobaria pulmonaria* избегала.

Таблица 11 – Индексы избирательности Ивлева-Джекобса для форофитов разных онтогенетических состояний

Возрастные состояния форофитов	*Tilia cordata*	*Populus tremula*	*Sorbus aucuparia*
Виргинильное	−0,17	−0,02	–
Молодое генеративное	−0,59	−0,07	−0,43
Зрелое генеративное	0,18	0,12	−0,56
Старое генеративное	0,78	0,09	0,13
Сенильное	–	–	0,43
Мертвая древесина (сухостой и валеж)	–	−0,12	0,17

Прочерк означает, что на пробных площадях форофитов лобарии легочной в данном онтогенетическом состоянии не обнаружено.

Значения индекса D для форофитов *Populus tremula* были близки к нулю, что показывает отсутствие избирательности форофитов определенного онтогенетического состояния. Для *Sorbus aucuparia* отмечено предпочтение сенильных деревьев и в меньшей степени мертвой древесины, а также избегание форофитов молодого и зрелого генеративного состояний.

Заключение к главе 5

Результаты попарных сравнений характеристик пробных площадей с присутствием и отсутствием *Lobaria pulmonaria* показали, что (1) в местах обитания лобарии легочной в напочвенном покрове больше участие видов высокотравной эколого-ценотической группы; (2) древесный ярус на площадях с участием *Lobaria pulmonaria* имеет меньшее проективное покрытие и более низкую абсолютную полноту по сравнению с сообществами, где она отсутствовала; (3) в сообществах с присутствием *Lobaria pulmonaria* доля *Betula* spp. в составе древостоев ниже. По результатам исследований лесов северо-востока Костромской области (Луговая, 2008, 2010), такие особенности, как заметное участие видов высокотравной ЭЦГ в напочвенном покрове и малая доля раннесукцессионных видов в древесном ярусе, характерны для наименее нарушенных лесных участков. Показатели более низкой полноты древостоя и меньшего проективного покрытия древесного яруса также характерны для таежных старовозрастных лесов (Оценка…, 2000; Восточноевропейские…, 2004; Смирнова и др., 2006). Следовательно, в исследованных сообществах с *Lobaria pulmonaria* по сравнению с аналогичными сообществами, где этот вид отсутствовал, более ярко были выражены признаки, характерные для наименее антропогенно нарушенных таежных сообществ. Таким образом, наши результаты численно подтверждают литературные данные о приуроченности *Lobaria pulmonaria* к участкам относительно малонарушенных лесов (Scheidegger et al., 1998; Scheidegger, Werth, 2009). Низкая полнота и небольшое проективное покрытие древесного яруса косвенно свидетельствуют о более высокой освещенности в местах обитания *Lobaria pulmonaria*. Это также было показано в наших предыдущих исследованиях (Иванова, Немчинова, 2008) и подтверждается литературными данными (Coxson, Stevenson, 2007).

Хотя лобария легочная способна заселять деревья разных онтогенетических состояний, начиная с виргинильного (см. главу 4), результаты расчетов индекса избирательности Ивлева − Джекобса подтвердили факты приуроченности

Lobaria pulmonaria к наиболее крупным деревьям (Scheidegger, 1998, Lichen biology, 2008).

Таким образом, результаты исследований на парных пробных площадях позволили количественно уточнить данные, полученные на предыдущем этапе. Несмотря на то, что *Lobaria pulmonaria* обладает широкой экологической амплитудой, она тяготеет к наименее антропогенно нарушенным лесным участкам и предпочитает для заселения крупные и относительно старые деревья. Ценотическими факторами, лимитирующими распространение изучаемого вида лишайника, являются высокие значения проективного покрытия древесного яруса и абсолютной полноты древостоя.

ГЛАВА 6. МОДЕЛЬНЫЙ ПРОГНОЗ ДИНАМИКИ ПОПУЛЯЦИЙ *Lobaria pulmonaria* В ЮЖНОТАЕЖНЫХ ЛЕСАХ С РАЗНЫМ РЕЖИМОМ ЛЕСОПОЛЬЗОВАНИЯ

6.1. Описание имитационных сценариев

В имитационных экспериментах рассматривалось три сценария, которые описывают существующие в регионе исследования или предлагаемые к использованию методы сохранения популяций лобарии легочной при рубках леса (Иванова и др., в печати). Сценарии разработаны на основе нормативных документов о ведении лесного хозяйства с учетом особенностей лесозаготовок в Костромской области (Приказ…, 2012; Лесной…, 2014; Приказ…, 2015; Приказ…, 2016).

Сценарий 1 имитировал развитие древостоя без внешних воздействий. Он возможен в случае заповедания территории или при выделении и сохранении на лесосеках особо защитных участков (ОЗУ) с полным запретом лесопользования. Возобновление имитировалось из расчета 200 шт./га 1 раз в 10 лет, состав возобновления (9Е1Ос для ельников и 7Е3Ос – для осинников) определен по данным демографических описаний популяций деревьев на пробных площадях, высота и возраст подроста определены на основе полевых данных и экспертных оценок.

Сценарии 2 и 3 описывали методику, которая используется при лесозаготовках в Костромской области и заключается в сохранении при рубке всех деревьев, заселенных лобарией легочной.

Сценарий 2 имитировал сплошные рубки, с сохранением всех заселенных *Lobaria pulmonaria* деревьев. Рубки производились при достижении насаждением возраста рубки (для еловых насаждений – более 81 года, для осиновых – более 41 года) (Приказ…, 2015). При этом в рубку назначались все деревья с диаметром выше отпускного (для Костромской области – более 8 см). В ходе рубки сохранялось 30% подроста и 10% лучших деревьев ели. Искусственное лесовосстановление осуществлялось на следующий год после рубки (Приказ…,

2016). Густота посадки сеянцев ели определялась в соответствии с принятыми нормативами и составляла 3000 шт./га (междурядья 3 м, расстояние между особями в ряду – 1 м, средняя высота 0,5 м (стандартное отклонение – 0,2 м), средний диаметр ствола у корневой шейки – 0,6 см (стандартное отклонение – 0,3 см) Наряду с искусственным, в сценарии имитировалось естественное возобновление, аналогично предыдущему сценарию, но с увеличенной долей осины на свежих вырубках (5Е5Ос в первые 10 лет после сплошной рубки).

Первая рубка ухода (осветление) проводилась при возрасте древостоя 5 лет, при этом удалялось 50% деревьев нецелевых пород верховым методом (в рубку назначались наиболее крупные деревья). Рубка не производилась, если запас древостоя составлял менее 7 м^3 га$^{-1}$. Прочистка осуществлялась при возрасте древостоя 10 лет, при этом удалялись 30% деревьев целевой породы низовым методом (в рубку назначались отстающие в росте деревья) и 30% деревьев нецелевых пород верховым методом. Рубка не производилась, если запас древостоя составлял менее 7 м^3 га$^{-1}$. Первое прореживание производилось при возрасте древостоя 25 лет. Если сумма площадей сечений достигала 15 м^2 га$^{-1}$, вырубалось 30% деревьев целевой породы низовым методом. Также вырубалось верховым методом 60% деревьев нецелевых пород. Рубка не проводилась, если запас древостоя составлял менее 35 м^3 га$^{-1}$. Второе прореживание осуществлялось при возрасте древостоя 50 лет, при этом целевая порода вырубалась до достижения суммы площадей сечений 20 м^2 га$^{-1}$. Нецелевые породы рубились низовым методом с интенсивностью 50% от суммы площадей сечений. Рубка не производилась, если запас древостоя составлял менее 115 м^3 га$^{-1}$.

Сценарий 3 имитировал добровольно-выборочные рубки с сохранением всех деревьев, заселенных лобарией легочной. В каждый прием рубки равномерно по площади изымались в первую очередь перестойные, ослабленные и отставшие в росте деревья, а также некоторое количество спелых деревьев ели, березы и осины, не заселенных *Lobaria pulmonaria*. Интенсивность и оборот рубки определялись, исходя из нижних пороговых значений относительной полноты насаждения после рубки. Для всех пробных площадей принято единое значение (0.6), ниже которого

относительная полнота древостоя в ходе рубки не снижалась. Объем вырубаемой древесины определялся путем сравнения фактических значений абсолютной и относительной полнот с модельными из таблиц хода роста (Швиденко и др., 2008). Состав возобновления аналогичен сценарию 1, но в первые 10 лет после рубки доля осины увеличена (5Е5Ос).

6.2. Динамика таксационных показателей древостоев

Результаты имитационных экспериментов показали, что во всех сценариях на всех пробных площадях число пригодных для заселения деревьев – потенциальных форофитов (осин старше 40 лет), значительно уменьшается, увеличивается доля участия ели (Рисунок 15) (Иванова и др., в печати). В наиболее старовозрастных (на момент проведения полевых исследований) осинниках на пробных площадях 1 и 2 в сценарии без рубок к концу имитационного эксперимента осина практически полностью вытесняется елью. Такие изменения закономерны и объясняются особенностями сукцессионной динамики древостоев. Наибольшее участие осины в древостое наблюдалось на пробной площади 3 во всех сценариях. По всей видимости, этот результат объясняется тем, что на момент проведения полевых исследований число стволов осины на ней было наибольшим среди имитируемых древостоев. Также отметим, что в осиновых лесах (за исключением осинника на пробной площади 3) в сценариях со сплошными и выборочными рубками участие осины было выше, по сравнению со сценарием естественного развития древостоя. Это связано с появлением в результате рубок открытых участков, на которых успешно возобновляется светолюбивая осина.

В ельниках число осин в древостое было низким на момент проведения полевых исследований (см. Таблицу 3 на с. 54), но во всех сценариях осина сохранялась в древостое до конца имитационного эксперимента. Наибольшее участие осины в ельниках отмечено в сценарии со сплошными рубками, что связано с ее интенсивным возобновлением на свежих вырубках. В сценарии с выборочными рубками сумма площадей сечений осины снижалась через 10–15 лет

после начала моделирования и оставалась стабильно низкой до окончания имитационного эксперимента.

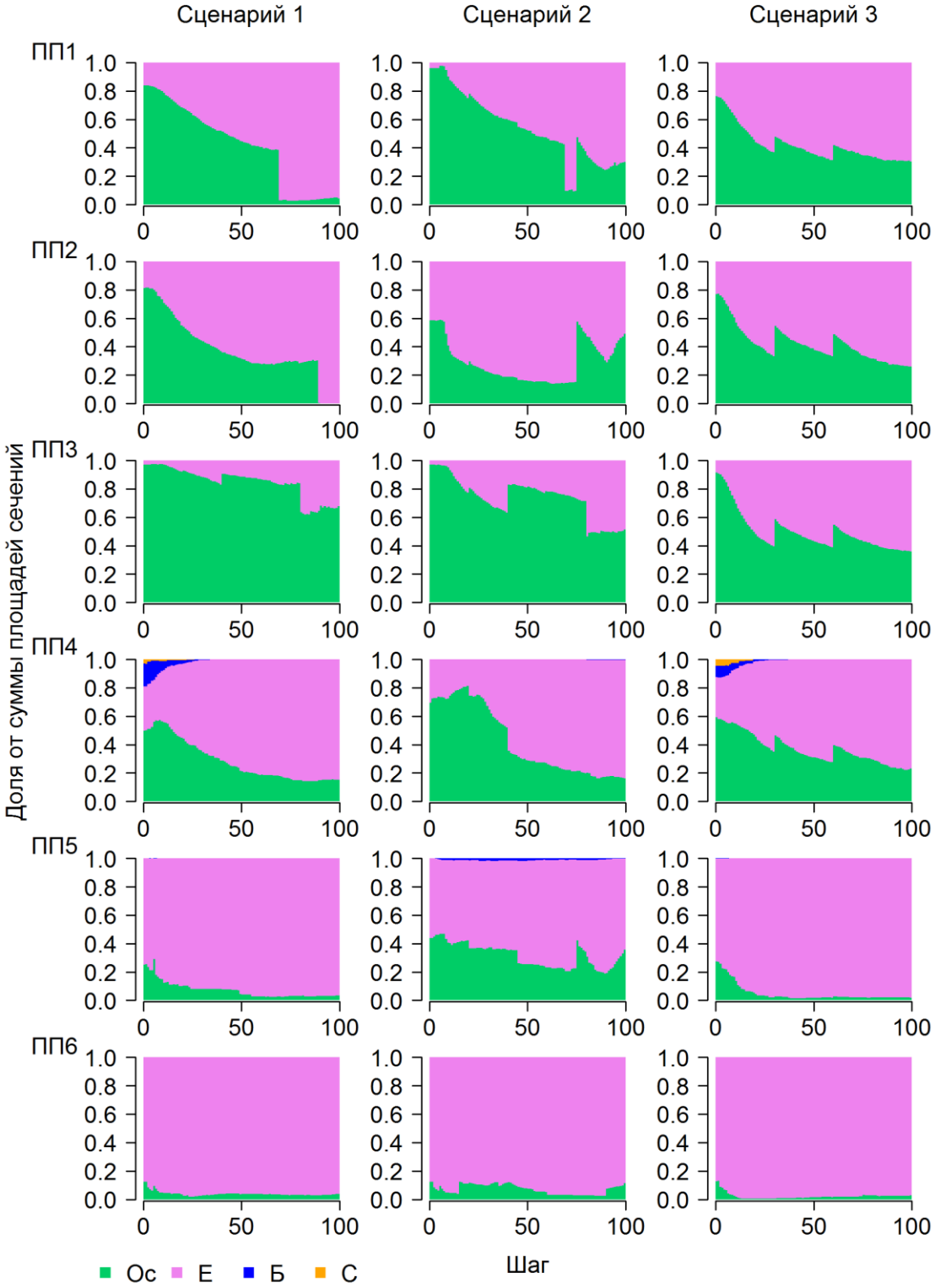

Рисунок 15 – Динамика суммы площадей сечений в имитационных экспериментах. Данные представлены для деревьев с диаметром ствола более 8 см. Ос – осина, Е – ель, Б –береза, С – сосна, ПП – пробные площади.

В целом результаты моделирования показывают, что длительное существование осиновых лесов невозможно как при их естественном развитии, так и при рубках с последующими посадками ели.

Для оценки возможностей длительного поддержания *Lobaria pulmonaria* в имитируемых древостоях была также проанализирована динамика численности единственного потенциального форофита лобарии легочной в рассматриваемых лесах – осины, и выполнена оценка изменения среднего расстояния между соседними форофитами в ходе моделирования.

6.3 Динамика численности потенциальных форофитов

Как было описано выше, в условиях региона исследования *Lobaria pulmonaria* заселяет осины (потенциальные форофиты), достигшие возраста 40 лет и старше (Иванова, Терентьева, 2017). Анализ динамики численности потенциальных форофитов (Иванова и др., в печати) показал, что во всех имитационных сценариях их число значительно уменьшается (Таблица 12, Рисунок 16). При этом наиболее существенные изменения (вплоть до полного исчезновения пригодных для заселения осин) происходят в наиболее старовозрастных осинниках (пробные площади 1 и 2) в сценарии без рубок. В более молодых осиновых лесах (пробные площади 3 и 4) при этом сценарии сохраняется значительно больше пригодных для заселения деревьев. Наибольшее число пригодных для заселения деревьев в осиновых лесах отмечено в сценарии с выборочными рубками. Число потенциальных форофитов в сценарии со сплошными рубками во всех осиновых лесах лишь немного превышало значения, полученные в сценарии без рубок.

В ельниках численность потенциальных форофитов изменялась не так существенно, по сравнению с осиновыми лесами, при том, что число осин в этих лесах изначально было невелико. Численность осин оставалась стабильно низкой в течение всего имитационного эксперимента в сценариях без рубок и с выборочными рубками; небольшой пик численности в сценарии со сплошными рубками вызван достижением возраста сорока лет осинами, массово

Таблица 12 – Число потенциальных форофитов *Lobaria pulmonaria* на начало и окончание имитационных экспериментов при разных сценариях моделирования

ПП	Число потенциальных форофитов при инициализации модели, шт.га$^{-1}$	Число потенциальных форофитов на 100-м шаге модели, шт. га$^{-1}$		
		Сценарий 1 (без рубок)	Сценарий 2 (со сплошными рубками)	Сценарий 3 (с выборочными рубками)
1	336	7 (−97,9%)	12 (−96,4%)	78 (−76,8%)
2	355	0 (−100%)	10 (−96,6%)	62 (−82,5%)
3	474	29 (−93,9%)	35 (−92,6%)	96 (−79,7%)
4	198	21 (−89,4%)	34 (−89,4%)	48 (−75,8%)
5	39	6 (−84,6%)	11 (−71,8%)	10 (−74,4%)
6	54	9 (−83,3%)	3 (−94,4%)	22 (−59,3%)

Примечание – В скобках указан процент изменения числа осин по сравнению с исходными данными. ПП – пробная площадь.

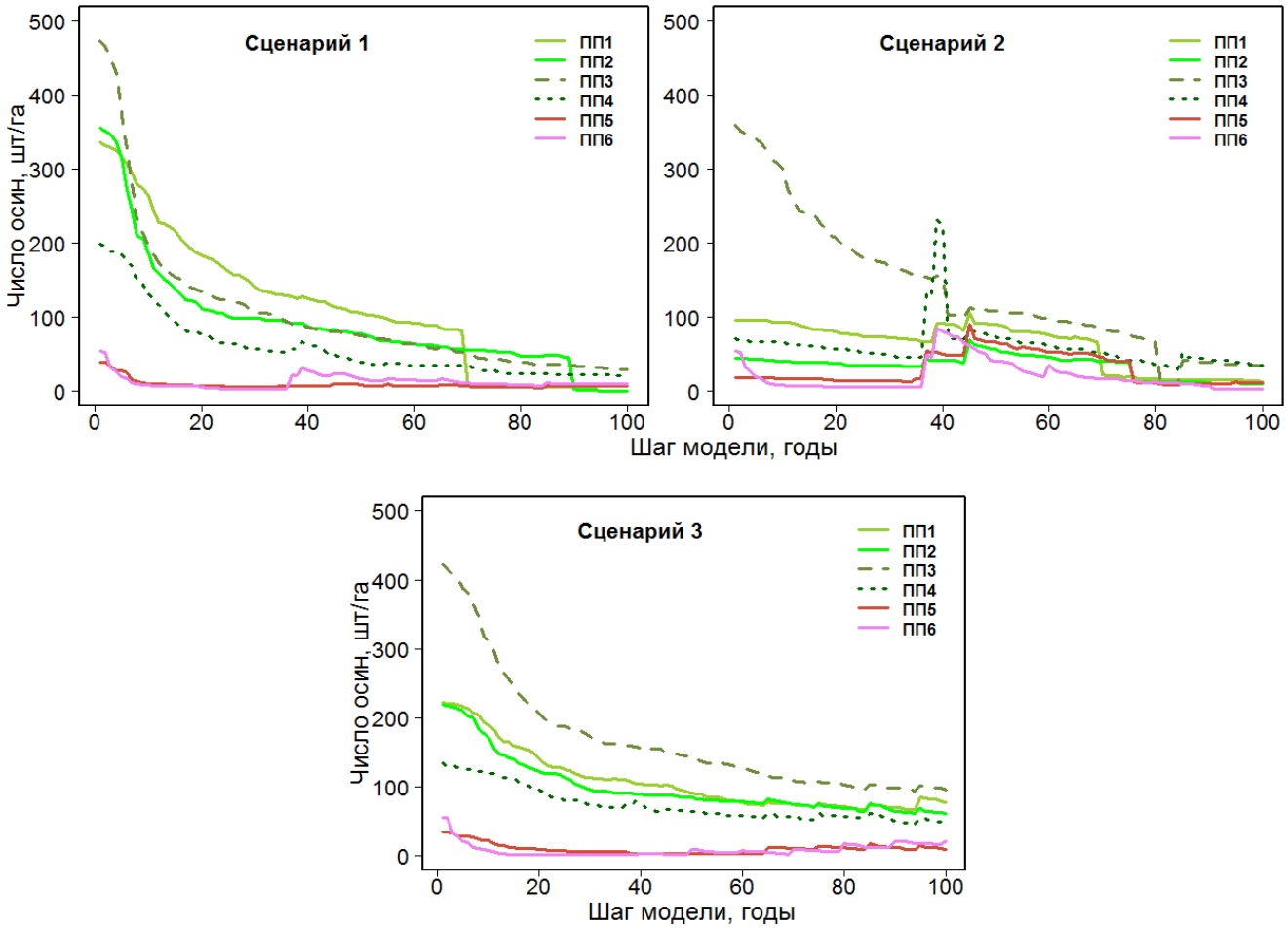

Рисунок 16 – Динамика численности потенциальных форофитов *Lobaria pulmonaria* на пробных площадях (ПП) в ходе имитационных экспериментов.

возобновившимися после сплошной рубки.

По всей видимости, наблюдаемое при данных сценариях уменьшение числа пригодных для заселения особей осины приведет к уменьшению численности *Lobaria pulmonaria*. Очевидно, что в этом случае наиболее перспективными для сохранения являются лесные участки с большим числом заселенных лобарией легочной деревьев. Также важно отметить, что, хотя в исследованных лесах в районе кордона Сеха *Lobaria pulmonaria* чаще всего встречалась в основном на стволах осины, но спорадически была отмечена также на *Sorbus aucuparia* и *Alnus incana* (см. раздел 4.1). Рябина присутствовала на всех исследованных площадях, но динамика ее популяций в настоящее время не учитывается в модели EFIMOD. В то же время, в старовозрастных хвойно-широколиственных лесах «ядра» заповедника рябина является наиболее распространенным форофитом лобарии легочной, т.е. потенциально может быть важным субстратом для этого вида лишайника и в рассматриваемых лесах.

6.4. Пространственное расположение потенциальных форофитов

Популяции деревьев в системе моделей EFIMOD рассматриваются как совокупности отдельных особей, имеющих точное положение в пространстве. Поэтому полученные в имитационных экспериментах данные позволяют оценить изменения расстояний между соседними потенциальными форофитами в ходе моделирования. Этот показатель определяет возможности успешного расселения *Lobaria pulmonaria* на соседние деревья и позволяет уточнить результаты, полученные на предыдущем этапе. На момент полевых исследований талломы с плодовыми телами, т.е. размножающиеся половым путем, были обнаружены только на одном дереве на одной пробной площади. С учетом ранее полученных нами данных о крайне низкой встречаемости фертильных талломов в оддновозрастных осиновых и еловых лесах (см. раздел 4.2), было принято допущение, что все талломы в ближайшие 100 лет будут размножаться

исключительно вегетативно, максимальное расстояние распространения вегетативных зачатков принято за 35 м (Ockinger et al., 2005; Juriado et al., 2011).

Результаты этого анализа (Рисунок 17) показали, что несмотря на уменьшение числа пригодных для заселения деревьев практически во всех исследованных осинниках, расстояние между соседними потенциальными форофитами не превышало критических значений, т.е. расселение лобарии легочной потенциально возможно в течение всего периода моделирования (Иванова и др., в печати). Важно, что в сценарии без рубок в старом осиннике на пробной площади 1 после 76 шага эксперимента расстояния между соседними потенциальными форофитами были близки к критическим, а в старом осиннике на пробной пощади 2 осина полностью выпала из состава древостоя в конце имитационного эксперимента. В более молодых осиновых лесах (пробные площади 3 и 4) расстояния между соседними потенциальными форофитами не превышали критических значений.

В сценарии со сплошными рубками расстояния между соседними потенциальными форофитами также не превышали критических значений во всех осиновых лесах. Между тем, на основе только этих данных сложно сделать вывод о возможностях длительного самоподдержания *Lobaria pulmonaria*. Очевидно, что на сплошных вырубках по сравнению с лесом резко изменяются микроклиматические условия: увеличивается освещенность и уменьшается влажность воздуха, но имеющиеся данные о степени уязвимости лобарии легочной к влиянию этих факторов носят противоречивый характер (см. раздел 1.3). Поэтому для оценки возможностей длительного существования популяций *Lobaria pulmonaria* при таком сценарии лесопользования необходимы дополнительные экспериментальные данные о смертности талломов в условиях открытых участков.

Наименьшие расстояния между соседними потенциальными форофитами в осиновых лесах были отмечены в сценарии с выборочными рубками. Учитывая, что именно в этом сценарии сохраняется наибольшее число пригодных для заселения деревьев, а микроклиматические условия, по всей видимости, изменяются не столь значительно, как при сплошных рубках, можно

предположить, что такой сценарий наиболее целесообразен среди рассматриваемых для длительного поддержания лобарии легочной в рассматриваемых осиновых лесах.

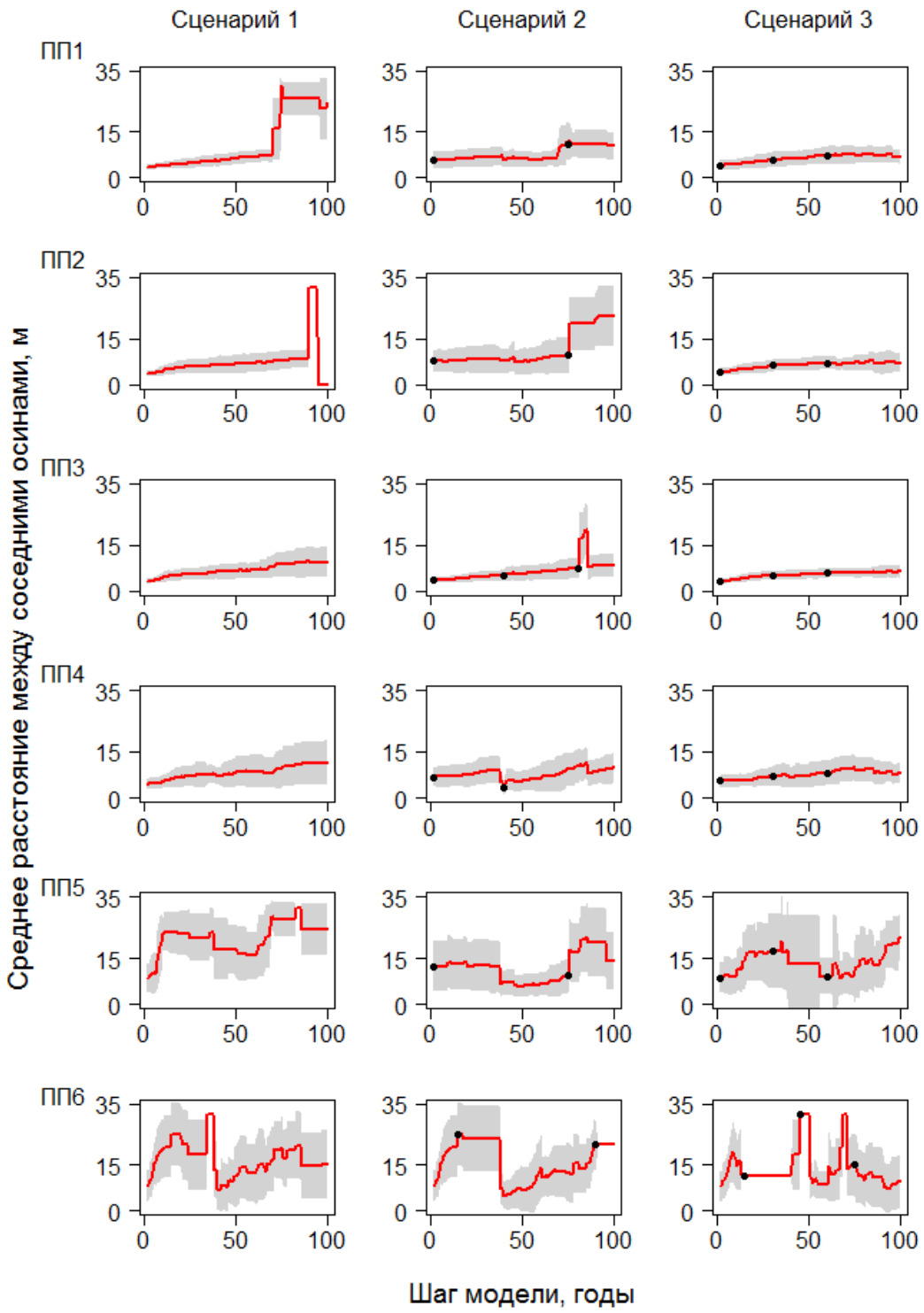

Рисунок 17 – Изменение расстояний между соседними потенциальными форофитами в имитационном эксперименте. Красные линии – средние, серые полигоны – стандартные отклонения, точками показаны рубки.

В ельниках расстояния между соседними потенциальными форофитами во всех имитационных сценариях были выше, по сравнению с осиновыми лесами. В сценарии без рубок эти расстояния достигали критических значений в последней трети (на пробной площади 5) и первой трети (на пробной площади 6) моделируемого периода, а в сценарии с выборочными рубками (на площади 6) – в середине имитационного эксперимента. Учитывая, что на момент проведения полевых исследований число заселенных деревьев было низким, мы предполагаем, что при условиях, принятых в имитационном эксперименте, длительное существование *Lobaria pulmonaria* в монодоминантных еловых насаждениях маловероятно.

Заключение к главе 6

В проведенных нами эксперимeтах имитировалась динамика популяций деревьев в олигодоминантных осиновых и еловых лесах. Ранее C. Scheidegger (1995) с помощью стохастических моделей показал, что для 50-летнего существования популяции лобарии легочной в одновидовом древостое необходимо, чтобы ею было заселено не менее половины всех деревьев (см. раздел 1.4). В имитируемых нами осиновых древостоях заселенность потенциальных форофитов на первом шаге экспериментов была значительно меньше и составляла от 4,2 до 17,9%, но пригодные для заселения деревья сохранялись практически во всех рассматриваемых сценариях за 100 лет имитационного эксперимента, а расстояния между ними были достаточными для расселения *Lobaria pulmonaria*. В ельниках лобарией легочной было заселено 12,8 и 18,5% потенциальных форофитов (т.е. больше, чем в осинниках), но рассстояния между пригодными для заселения осинами превышали максимальную дальность рассеивания зачатков исследуемого вида лишайника. Таким образом, наши результаты показывают, что при составлении прогнозных оценок важно учитывать не только число заселенных лобарией легочной деревьев, но и пространственную доступность потенциальных форофитов.

Результаты проведенных имитационных экспериментов по моделированию динамики популяций деревьев в исходно одновозрастных осиновых и еловых лесах при разных сценариях лесопользования показывают сокращение числа особей потенциальных форофитов и увеличение расстояний между ними, что приводит к прогнозному сокращению численности *Lobaria pulmonaria*. Эти результаты свидетельствуют о низкой эффективности существующих методик сохранения лобарии легочной при рубках леса. Среди рассматриваемых исходно одновозрастных лесов наибольшее возможное число потенциальных форофитов сохранялось при режиме лесопользования с выборочными рубками. Кроме того, расстояния между соседними потенциальными форофитами в этом сценарии были наименьшими во всех осиновых древостоях. Режим естественного развития древостоев в старых (возрастом около 100 лет) монодоминантных осиновых лесах напротив приводил к значительному (вплоть до полного исчезновения) сокращению числа пригодных для заселения деревьев. Таким образом, результаты моделирования показывают, что среди рассматриваемых лесов наиболее приоритетными для сохранения являются осинники с большим числом заселенных *Lobaria pulmonaria* деревьев, предпочтительно с присутствием апотециев. Такие участки также являются источниками диаспор для заселения соседних территорий.

В целом, полученные в имитационных экспериментах данные о динамике потенциальных форофитов лобарии легочной в одновозрастных лесах, а также результаты исследований состояния ее популяций в лесах с разной давностью антропогенных воздействий (см. главу 4) позволяют предположить, что важную роль в самоподдержании этого вида лишайника играет gap-динамика (Восточноевропейские…, 2004). При наличии возможностей для возобновления разных видов деревьев формируется пространственная мозаика, состоящая из разновозрастных и разновидовых древесных парцелл и ветровально-почвенных комплексов. В результате в древостое постоянно могут присутствовать потенциальные форофиты, доступные для заселения *Lobaria pulmonaria*. Среди исследованных нами участков подобная структура древостоя характерна для лесов «ядра» заповедника. Однако текущая версия системы моделей EFIMOD не может

учесть подобную неоднородность лесного покрова, поэтому модельная оценка динамики потенциальных форофитов лобарии легочной в этих лесах является предметом будущих исследований.

ВЫВОДЫ

1. Сопоставление разновременных данных информационной системы о находках *Lobaria pulmonaria* показывает, что в начале XX века *Lobaria pulmonaria* чаще встречалась в еловых лесах (50% находок), к настоящему времени в спектре ее местообитаний на 30% увеличилась доля мелколиственных (в основном осиновых) лесов. Анализ данных ИС количественно подтверждает ранее известный в литературе факт смены субстратной приуроченности лобарии легочной с ели на осину, произошедший в течение XX века.
2. Согласно данным ИС, на территории Костромской области *Lobaria pulmonaria* распространена неравномерно и приурочена к менее хозяйственно освоенной северо-восточной части региона.
3. В малонарушенных лесах «ядра» заповедника «Кологривский лес» *Lobaria pulmonaria* в основном приурочена к липнякам и ельникам крупнопапоротниковым; в лесах с небольшой давностью антропогенных воздействий, исследованных в районе кордона Сеха и в бассейне р. Мичуг, *Lobaria pulmonaria* чаще всего встречалась в одновозрастных осиновых и еловых лесах, относящихся к сообществам разных типов, в заказнике «Ветлужские старицы» – в липняках неморально-бореальных.
4. Форофитами лобарии легочной на исследованных участках являются деревья 10-ти видов; *Lobaria pulmonaria* встречается на деревьях разных онтогенетических состояний, в т. ч. на стволах виргинильных деревьев пяти видов и на ветвях имматурных особей *Picea abies*. Наибольшее разнообразие форофитов (7 видов) отмечено в малонарушенных лесах «ядра» заповедника, в сообществах с небольшой давностью антропогенных воздействий разнообразие форофитов ниже (3–4 вида).
5. Как в малонарушенных лесах, так и в сообществах с небольшой давностью антропогенных воздействий *Lobaria pulmonaria* размножается преимущественно вегетативно, но в малонарушенных сообществах высока вероятность полового размножения и чаще происходит заселение новых деревьев.

6. *Lobaria pulmonaria* тяготеет к наименее антропогенно нарушенным лесным участкам и предпочитает для заселения крупные и относительно старые деревья. Факторами, лимитирующими распространение изучаемого вида лишайника, являются высокие значения проективного покрытия древесного яруса и абсолютной полноты древостоя.

7. Имитационные эксперименты по моделированию динамики популяций деревьев в исходно одновозрастных осиновых и еловых лесах показывают сокращение численности *Lobaria pulmonaria* в результате уменьшения числа особей потенциальных форофитов при разных лесохозяйственных сценариях. Для прогнозирования динамики популяций *Lobaria pulmonaria,* помимо числа заселенных ею деревьев, необходимо учитывать пространственную доступность потенциальных форофитов.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи в научных журналах, включенных в перечень ВАК РФ

1. Шашков, М. П. Web-ориентированная информационная система по изучению ареала редкого лишайника лобарии легочной (*Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm.) / М. П. Шашков, **Н. В. Иванова** // Математическая биология и биоинформатика. – 2012. – Т. 7. – Вып. 1. – С. 334–344. – DOI: 10.17537/2012.7.334.

2. **Иванова, Н. В.** Прогнозирование мест присутствия редкого лишайника *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. на северо-востоке Костромской области по геоботаническим данным / **Н. В. Иванова**, Л. Г. Ханина // Известия Самарского научного центра РАН. – 2012. – Т. 14. – № 1 (5). – С. 1239–1243.

3. **Иванова, Н. В.** Лимитирующие факторы распространения редкого лишайника *Lobaria pulmonaria* (на примере лесов заповедника «Кологривский лес») / **Н. В. Иванова** // Известия РАН. Серия биологическая. – 2015. – № 2. – С. 187–196. – DOI: 10.1134/S1062359015020041.

4. **Иванова, Н. В.** Состояние популяций охраняемого лишайника *Lobaria pulmonaria* в лесах северо-востока Костромской области / **Н. В. Иванова**, Е. В. Терентьева // Вестник Томского государственного университета. Биология. – 2017. – № 38. – С. 149–166. – DOI: 10.17223/19988591/38/9.

5. **Иванова, Н. В.** Модельная оценка эффективности методов сохранения популяций редкого лишайника *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. (Ascomycota, Peltigerales) при рубках леса (на примере южнотаежных лесов Костромской области) / **Н. В. Иванова**, В. Н. Шанин, М. П. Шашков, И. Н. Петухов // Лесоведение. – 2018. – В печати.

Публикации в других научных изданиях

6. **Ivanova, N. V.** Biodiversity Databases in Russia: Towards a National Portal / **N. V. Ivanova**, M. P. Shashkov // Arctic Science. – 2017. – Vol. 3 (3). – P. 560–576. – https://doi.org/10.1139/as-2016-0050.

7. Shashkov, M. P. Database of finds of rare lichen species *Lobaria pulmonaria* in Russia: occurrence dataset [Electronic source] / M. P. Shashkov, **N. V. Ivanova** // Global biodiversity information facility. – 2016. – Accessed: https://doi.org/10.15468/uennht.

8. **Иванова, Н. В.** Характеристика форофитов редкого лишайника лобария легочная в старовозрастном ельнике ядра ГПЗ «Кологривский лес» / **Н. В. Иванова**, Е. В. Терентьева // Биология – наука XXI века : 17-я Междунар. Пущинская шк.-конф. молодых ученых (Пущино, 21–26 апреля 2013 г.). – Пущино : 11-й ФОРМАТ, 2013. – С. 528.

9. **Иванова, Н. В.** Онтогенетическая структура субпопуляций лишайника *Lobaria pulmonaria* в лесах северо-востока Костромской области / **Н. В. Иванова** // Принципы и способы сохранения биоразнообразия : мат-лы V Междунар. научн. конф.: в 2 ч., ч. 1. – Йошкар-Ола : Мар. гос. ун-т, 2013. – С. 262–266.

10. **Иванова, Н. В.** Синэкологические взаимодействия лишайника лобария легочная в лесах ГПЗ «Кологривский лес» / **Н. В. Иванова** // Современные проблемы сохранения биоразнообразия естественных и трансформированных экосистем. Материалы VIII ежегодной молодежной экологической школы-конференции в усадьбе «Сергиевка» – памятнике природного и культурного наследия (Санкт-Петербург, Старый Петергоф, 28–29 ноября 2013 г.). – СПб. : Изд-во ВВМ, 2013. – С. 35–40.

11. **Иванова, Н. В.** Экологические и ценотические особенности мест обитания *Lobaria pulmonaria* на северо-востоке Костромской области / **Н. В. Иванова** // Научные основы устойчивого управления лесами. Материалы Всероссийской научной конференции. – М. : ЦЭПЛ РАН, 2014. – С. 63–64.

12. **Иванова, Н. В.** Модель популяционной динамики редкого лишайника *Lobaria pulmonaria* в лесных экосистемах / **Н. В. Иванова**, В. Н. Шанин // Математическая биология и биоинформатика : V Междунар. конф. – М. : Макс Пресс, 2014. – С. 198–199.

13. **Иванова, Н. В.** Специфика лесных сообществ – мест обитания лишайника *Lobaria pulmonaria* и биологические особенности его форофитов в заповеднике «Кологривский лес» / **Н. В. Иванова** // XXI Всероссийская молодежная научн.

конф. «Актуальные проблемы биологии и экологии» (посв. 70-летию А. И. Таскаева). Материалы докладов. – Сыктывкар : ИБ Коми, 2014. – С. 29–34.

14. **Иванова, Н. В.** Прогнозирование присутствия апотециев в субпопуляциях редкого лишайника *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm на северо-востоке Костромской области / **Н. В. Иванова** // Принципы и способы сохранения биоразнообразия. Материалы VI Всероссийской конф. с междунар. участием (Йошкар-Ола, 11-14 марта 2015). – Йошкар-Ола : Мар. гос. ун-т. – С. 71–73.

15. **Иванова, Н. В.** Анализ базы данных о распространении редкого лишайника *Lobaria pulmonaria* в Европейской части России / **Н. В. Иванова**, М. П. Шашков // Современные концепции экологии биосистем и их роль в решении проблем сохранения природы и природопользования : материалы Всерос. (с междунар. участием) науч. шк.-конф., посвящ. 115-летию со дня рождения А.А. Уранова (Пенза, 10–14 мая 2016 г.). – Пенза : Изд-во ПГУ, 2016. – С. 86–88.

16. **Иванова, Н. В.** Концептуальная схема модели расселения редкого лишайника *Lobaria pulmonaria* в лесных экосистемах / **Н. В. Иванова**, В. Н. Шанин, М. П. Шашков // Математическая биология и биоинформатика. VI Междунар. конф. (Пущино, 16–21 октября 2016 г.). – М. : МАКС Пресс, 2016. – С. 179–180.

17. **Иванова, Н. В.** Использование стандарта Darwin Core для обобщения данных о распространении охраняемых видов (на примере лишайника *Lobaria pulmonaria*) / **Н. В. Иванова**, М. П. Шашков, В. Н. Шанин // Научные основы устойчивого управления лесами. Материалы II Всероссийской научной конференции (с международным участием). – М. : ЦЭПЛ РАН, 2016. – С. 98–99.

18. **Иванова, Н. В.** Прогнозная оценка популяционной динамики потенциальных форофитов охраняемого лишайника *Lobaria pulmonaria* с помощью системы моделей EFIMOD / **Н. В. Иванова**, В. Н. Шанин, М. П. Шашков // Научные основы устойчивого управления лесами. Материалы II Всероссийской научной конференции (с международным участием). – М. : ЦЭПЛ РАН, 2016. – С. 32–33.

19. **Иванова, Н. В.** Информационная система о распространении охраняемого лишайника *Lobaria pulmonaria* на основе стандартов GBIF / **Н. В. Иванова**, М. П. Шашков // Международная научно-практическая конференция

«Использование современных информационных технологий в ботанических исследованиях» : тезисы докладов. – Апатиты : ООО «КАэМ», 2017. – С. 48–50.

20. **Иванова, Н. В.** Оценка эффективности методов сохранения популяций лишайника *Lobaria pulmonaria* при рубках леса в Костромской области средствами имитационного моделирования / **Н. В. Иванова**, В. Н. Шанин, М. П. Шашков, И. Н. Петухов // Природа Костромского края: современное состояние и экомониторинг. Материалы межрегиональной научно-практической конференции. – Кострома : Костромской печатный дом, 2017. – С. 110–113.

21. **Иванова, Н. В.** Оценка эффективности методов сохранения редкого лишайника *Lobaria pulmonaria* при рубках леса с помощью системы моделей EFIMOD (на примере Костромской области) / **Н. В. Иванова**, В. Н. Шанин, М. П. Шашков // Математическое моделирование в экологии. Материалы Пятой национальной конференции с международным участием (Пущино, 16–20 октября 2017 г.). – Пущино : ИФХиБПП РАН, 2017. – С. 95–97.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Алейников, А. А., Полевой определитель ключевых биотопов и объектов, сохраняемых при освоении лесосек на территории Иркутской области / А. А. Алейников, М. В. Семенцова, Т. О. Яницкая. – М. : Всемирный фонд дикой природы, 2011. – 86 с.

2. Атлас Костромской области / отв. ред. К. В. Донцов. – М. : Главное управление геодезии и картографии при Совете министров СССР, 1975. – 32 с.

3. Баталов, А. Е. Редкие виды растений, животных и грибов лесных экосистем Архангельской области и рекомендации по их охране / А. Е. Баталов, В. И. Корепанов, Е. В. Кочерина, Л. В. Пучнина, Е. А. Рай, А. М. Рыков, С. Ю. Рыкова, С. В. Торхов, Е. Ю Чуракова. – М. : Всемирный фонд дикой природы (WWF), 2005. – 96 с.

4. Билай, В. И. Основы общей микологии : учебное пособие для ВУЗов / В. И. Билай. – 2-е изд. – Киев: Вища школа : Головное изд-во, 1980. – 360 с.

5. Блинникова, О. В. Материалы к лихенофлоре Тебердинского государственного биосферного заповедника / О. В. Блинникова // Новости систематики низших растений. – 2004. – Т. 37. – С. 192–199.

6. Ботаника. Курс альгологии и микологии: учебник / под ред. Ю. Т. Дьяковой. – М. : Изд-во МГУ, 2007. С. 494–528.

7. Браславская, Т. Ю. Оценка биоразнообразия южнотаежных лесов на северо-востоке Костромской области / Т. Ю. Браславская, Е. В. Тихонова // Лесоведение. – 2006. – № 2. – С. 34–50.

8. Васильевская, В. Д. Почвенный покров / В. Д. Васильевская // Костромское Заволжье: природа и человек: эколого-социальный очерк. – М. : Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН, 2001. – С. 75–87.

9. Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность: в 2 кн. / отв. ред. О. В. Смирнова. – М. : Наука, 2004. – Кн. 1. – 479 с.

10. Гарибова, Л. В. Основы микологии: Морфология и систематика грибов и грибоподобных организмов. Учебное пособие. / Л. В. Гарибова, С. Н. Лекомцева. – М. : КМК, 2005. – 220 с.

11. Голубкова, Н. С. Определитель лишайников Средней полосы Европейской части СССР / Н. С. Голубкова. – М.-Л. : Наука, 1966. – 256 с.

12. Гончарова, А. Н. Лишайники Жигулевского государственного заповедника / А. Н. Гончарова, М. В. Золотовский, Т. И. Плаксина // Интродукция, акклиматизация растений и окружающая среда: меж-вуз. сб. науч. тр. – Куйбышев : Изд-во Куйбышевского ун-та, 1978. – Вып. 2. – С. 75–85.

13. Горшков, В. В. Структура популяций *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. в лесах разной давности последнего нарушения в средней тайге Республики Коми / В. В. Горшков, Н. А. Семенова // Современное состояние и пути развития популяционной биологии : материалы X Всероссийского популяционного семинара (г. Ижевск, 17–22 ноября 2008 г.). – Ижевск : КнигоГрад, 2008. – С. 113–116.

14. Границы административно-территориального деления РФ из OpenStreetMap [Электронный ресурс]. – 2011. – Режим доступа: http://gis-lab.info/qa/osm-adm.html.

15. Грозовская, И. С. К флоре редких видов Поветлужья (Костромская область) / И. С. Грозовская, Н. В. Иванова, С. А. Грозовский, М. П. Шашков // Вестник Костромского государственного университета им. Н.А. Некрасова. – 2011. – Т. 17. – № 5–6. – С. 32–36.

16. Дейт, К. Дж. Введение в системы баз данных / К. Дж. Дейт. – 8-е изд. – М. : Вильямс, 2016. – 1328 с.

17. Диагнозы и ключи возрастных состояний лесных растений. Деревья и кустарники. – М. : Прометей, 1989. – 109 с.

18. Домбровская, А. В. Лишайники и мхи севера европейской части СССР (краткий определитель) / А. В. Домбровская, Р. Н. Шляков. – Л. : Наука, 1967. – 182 с.

19. Дудин, В. А. История костромских лесов / В. А. Дудин. – Кострома : ДиАр, 2000. – 256 с.

20. Дудин, В. А. (Интервью с Дудиным) / В. А. Дудин // Губернский Дом. – 2001. – №1.

21. Дюбюк, Е. Ф. Материалы для оценки земель Костромской губернии. Т. 13. Леса и лесное хозяйство Костромской губернии / Е. Ф. Дюбюк. – Кострома : Типография Х. А. Гелина, 1912. – Вып. 1. – Ч. 1. – С. 52–98.

22. Евстигнеева, А. С. Аннотированный список лишайников Республики Татарстан / А. С. Евстигнеева // Новости систематики низших растений. – 2007. – Т. 41. – С. 196–229.

23. Еленкин, А. А. Флора лишайников Средней России / А. А. Еленкин. – Юрьев : Типография К. Маттисена, 1906. – Ч. 1. – 682 с.

24. Еремин, Г. Г. Природа Костромской области : географический очерк Костромской области / Г. Г. Еремин. – Кострома : Костромское областное государственное издательство, 1947. – 76 с.

25. Жданов, И. С. Лихенофлора государственного Кандалашского заповедника (Мурманская обл.): история изучения, первые итоги / И. С. Жданов, Т. А. Дудорева // Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века: материалы Всероссийской конференции. Ч. 2. Альгология. Микология. Лихенология. Бриология. (г. Петрозаводск, 22–27 сентября 2008 г.). – Петрозаводск : КарНЦ РАН, 2008. – С. 189–192.

26. Жданов, И. С. Первые сведения о лихенофлоре Центральносибирского биосферного заповедника (Красноярский край) / И. С. Жданов // Новости систематики низших растений. – 2010. – Т. 44. – С. 153–170.

27. Жирин, В. М. Особенности восстановления нарушенного лесного покрова в таежных лесах Русской равнины / В. М. Жирин, С. В. Князева, С. П. Эйдлина // Разнообразие и динамика лесных экосистем России. – М. : КМК, 2012. – Кн. 1. – С. 287–315.

28. Журавлева, С. Е. Сообщества эпифитных лишайников с *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. в старовозрастных лесах на Южном Урале / С. Е. Журавлева, А. И. Соломещ, Э. З. Баишева // Растительность России. – 2004. – № 6. – С. 15–22.

29. Завьялов, Н. А. *Lobaria pulmonaria* в Дарвинском заповеднике / Н. А. Завьялов // Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. биол. – 1996. – Т. 101. – Вып. 3. – С. 97.

30. Зайцев, В. А. Позвоночные животные северо-востока Центрального региона России (виды фауны, численность и ее изменения) / В. А. Зайцев. – М. : КМК, 2006. – 513 с.

31. Заугольнова, Л. Б. Типология и классификация лесов Европейской России: методические подходы и возможности их реализации / Л. Б. Заугольнова, О. В. Морозова // Лесоведение. – 2006. – № 1. – С. 34−48.

32. Иванова, Н. В. Условия произрастания лобарии легочной (*Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm.) на территории Кологривского района Костромской области и рекомендации по ее охране / Н. В. Иванова, А. В. Немчинова // Принципы и способы сохранения биоразнообразия : материалы III Всероссийской научной конференции (г. Пущино, 27 января – 1 февраля 2008 г.). – Йошкар-Ола : Изд-во Марийского государственного университета, 2008. – С. 533–534.

33. Иванова, Н. В. Прогнозирование мест присутствия редкого лишайника *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. на северо-востоке Костромской области по геоботаническим данным / Н. В. Иванова, Л. Г. Ханина // Известия Самарского научного центра РАН. – 2012. – Т 14. – №1 (5). – С. 1239–1243.

34. Иванова, Н. В. Находки редких видов травянистых растений на территории Родинского лесничества (Межевской район, Костромская область) / Н. В. Иванова, М. П. Шашков, И. С. Грозовская, С. А. Грозовский // Вестник Костромского государственного университета им. Н. А. Некрасова. – 2013. – Т. 19. – № 1. – С. 9–12.

35. Иванова, Н. В. Лимитирующие факторы распространения редкого лишайника *Lobaria pulmonaria* (на примере лесов заповедника «Кологривский лес») / Н. В. Иванова // Известия РАН. Серия биологическая. – 2015. – № 2. – С. 187–196. – DOI: 10.1134/S1062359015020041.

36. Иванова, Н. В. Состояние популяций охраняемого лишайника *Lobaria pulmonaria* в лесах северо-востока Костромской области / Н. В. Иванова,

Е. В. Терентьева // Вестник Томского государственного университета. Биология. – 2017. – № 38. – С. 149–166. – DOI: 10.17223/19988591/38/9.

37. Иванова, Н. В. Модельная оценка эффективности методов сохранения популяций редкого лишайника *Lobaria pulmonaria* при рубках леса (на примере южнотаежных лесов Костромской области) / Н. В. Иванова, В. Н. Шанин, М. П. Шашков, И. Н. Петухов // Лесоведение. – 2018. – В печати.

38. Ивлев, В. С. Экспериментальная экология питания рыб / В. С. Ивлев. – М. : Пищепромиздат, 1955. – 253 с.

39. 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. Биологические науки. – 2014. – № 8 (145). – Т. 2. – С. 26–30.

40. Игнатенко, Р. В. Состояние популяций охраняемого лишайника *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. при разном уровне антропогенной нагрузки / Р. В. Игнатенко, В. Н. Тарасова // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. Общая биология. – 2015. – № 8 (153). – С. 57–64.

41. Информационная система по фауне и флоре заповедников России. [Электронный ресурс]. – 2006. – Режим доступа: http://www.sevin.ru/natreserves/.

42. Исаченко, А. Г. Ландшафты СССР / А. Г. Исаченко. – Л. : Изд-во ЛГУ, 1985. – 320 с.

43. Истомина, Н. Б. Биология *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. и *Menegazzia terebrata* (Hoffm.) Massal. в Южной тайге Европейской части России: автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.00.24 / Истомина Нина Борисовна. – М., 1996. – 27 с.

44. Истомина, Н. Б. Места нахождения *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. на территории Псковской области / Н. Б. Истомина // Современная микология в России : материалы 2-го съезда микологов России. – М. : Национальная академия микологиии, 2008. – Т. 2. – С. 537.

45. Казанцева, М. Н. Материалы к изучению растительного покрова Уральских гор в пределах ХМАО / М. Н. Казанцева, Ю. В. Казанцев // Вестник экологии, лесоведения и ландшафтоведения. – 2010. – № 10. – С. 37–48.

46. Карпачевский, М. Л. Законодательные инструменты для сохранения биологического разнообразия при рубках леса / М. Л. Карпачевский // Устойчивое лесопользование. – 2007. – № 1. – Вып. 13. – С. 18–23.

47. Ковалева, Н. М. Флора лишайников согровых лесов Томской области / Н. М. Ковалева // Новости систематики низших растений. – 2004. – Т. 37. – С. 228–233.

48. Коренные темнохвойные леса южной тайги (резерват «Кологривский лес»). – М. : Наука, 1988. – 218 с.

49. Кравченко, А. В. Распространение и состояние лобарии легочной (*Lobaria pulmonaria*) на юго-востоке Фенноскандии / А. В. Кравченко, М. А. Фадеева // Междунар. совещ. «Лишайники бореальных лесов» и 4-я российская полевая лихенологическая школа : материалы (Сыктывкар, 26 мая – 1 июня 2008 г.). – Сыктывкар: Parus, 2008. – С. 60–73.

50. Красная книга Вологодской области. Том 2. Растения и грибы. – Вологда : Русь, 2004. – 360 с.

51. Красная книга Кировской области: Животные, растения, грибы. / отв. ред. Л. Н. Добринский, Н. С. Корытин. – Екатеринбург : Изд-во Уральского университета, 2001. – 288 с.

52. Красная книга Костромской области. – Кострома : ДПРиООС Костромской области, Костромской государственный университет им. Н.А. Некрасова, 2009. – 387 с.

53. Красная книга Краснодарского края: растения и грибы. / отв. ред. С. А. Литвинская. – 2-е изд. – Краснодар : Дизайн Бюро, 2007. – 639 с.

54. Красная Книга Красноярского края: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды дикорастущих растений и грибов/ гл. ред. Н. В Степанов. – Красноярск : Изд-во Сибирского федерального ун-та, 2012. – 572 с.

55. Красная книга Московской области / отв. ред. В. А. Зубакин, В. Н. Тихомиров. – М. : Аргус, Русский университет, 1998. – 559 с.

56. Красная книга Нижегородской области. Т. 2. Сосудистые растения, водоросли, лишайники, грибы / отв. ред. А. Г. Охапкин. – Н. Новгород, 2005. – 328 с.

57. Красная книга Республики Коми / под ред. А. И. Таскаева. – Сыктывкар : Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, 2009. – 791 с.

58. Красная книга республики Мордовия. В 2 т. Т. 1: Редкие виды растений, лишайников и грибов / сост. Т. Б. Силаева. – Саранск : Мордов кн изд-во, 2003. – 288 с.

59. Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). – М. : КМК, 2008. – 885 с.

60. Криницын, И. Г. Редкие и охраняемые растения Кологривского района Костромской области на территории на территории заповедника «Кологривский лес» им. М. Г. Синицына / И. Г. Криницын, А. С. Дюкова, К. С. Ситников, П. В. Чернявин, Е. Н. Подобина, О. М. Бумажкина, О. Н. Голубкова, Г. А. Колесова, О. А. Веселов, С. А. Журов // Принципы и способы сохранения биоразнообразия : материалы IV Всероссийской научной конференции с международным участием (г. Йошкар-Ола, 22–26 сентября 2010 г.). – Йошкар-Ола : МарГУ, 2010. – С. 126−127.

61. Криницын, И. Г. Новые находки растений Красной книги Костромской области и РФ на территории ФГУ ГПЗ «Кологривский лес им. М.Г. Синицына» и Кологривского района Костромской области / И. Г. Криницын, Е. Н. Подобина, К. С. Ситников, О. Н. Ситникова // Современные проблемы популяционной экологии, геоботаники, систематики и флористики : материалы междунар. науч. конф., посвященной 110-летию А.А. Уранова (г. Кострома, 31 октября – 3 ноября 2011 г.). – Кострома : КГУ им. Н. А. Некрасова, 2011. – Т. 2. – С. 151–155.

62. Кутепов, Д. Ж. Рекомендации по проведению рубок главного пользования с сохранением экологических свойств леса в участках малонарушенных (девственных) лесов на территории Республики Коми [Электронный ресурс] / Д. Ж. Кутепов, А. Н. Мариев, Р. В. Михеев, Е. А.Порошин. – 2006. – Режим доступа:

http://hcvf.wwf.ru/ru/publications/rekomendatsii-po-provedeniyu-rubok-glavnogo-polzovaniya-s-sohraneniem-ekologicheskih.

63. Лавренко, Е. М. Перпективный план географической сети заповедников СССР / Е. М. Лавренко // Охрана природы и заповедное дело в СССР. – 1958. – № 3. – С. 3–95.

64. Лавриненко, О. В. Лишайники горно-тундрового пояса Печоро-Илычского заповедника / О. В. Лавриненко, С. Н. Плюснин, Г. П. Урбанавичюс, И. Н. Урбанавичене // Новости систематики низших растений. – 2005. – Т. 38. – С. 213–225.

65. Леострин, А. В. Новые находки охраняемых видов сосудистых растений в Костромской области / А. В. Леострин, Г. Ю. Конечная, П. Г. Ефимов // Труды Карельского научного центра РАН. – 2016. – № 7. – С. 24–39.

66. Лесной план Костромской области (утвержден постановлением Губернатора Костромской области № 101 от 4.06.2014 г.) [Электронный ресурс]. – 2014. – Режим доступа: http://dlh44.ru/Zakonodatelstvo/lesplan/index.aspx.

67. Лесной фонд. Департамент лесного хозяйства Костромской области [Электронный ресурс]. – 2018. – Режим доступа: http://dlh44.ru/lesfond/index.aspx.

68. Лихачева, О. В. Лишайники некоторых усадебных парков Псковской области / О. В. Лихачева, Н. Б. Истомина // Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в нач. XX в: Материалы всероссийской конференции. Ч. 2 : Альгология. Микология. Лихенология. Бриология. – Петрозаводск : Карельский научный центр РАН, 2008. – С. 196–199.

69. Лихеноиндикация (учебник) / под ред. С. Я. Кондратюк, В. Г. Мартиненко. – Кировоград : ТОВ «КОД», 2006. – 260 с.

70. Лиштва, А. В. Лихенология: учеб-методич пособие. / А. В. Лиштва. – Иркутск : Изд-во Иркутского гос. университета, 2007. – 121 с.

71. Луговая, Д. Л. Разнообразие растительных сообществ после пожаров и рубок в лесах Костромской области / Д. Л. Луговая // Лесоведение. – 2008. – № 4. – С. 34–43.

72. Луговая, Д. Л. Влияние экотопических факторов и природопользования на разнообразие лесных сообществ севера Костромской области / Д. Л. Луговая // Экология. – 2010. – № 1. – С. 9–16.

73. Марковский, А. В. Методические рекомендации по сохранению биологического разнообразия при заготовке древесины в Вологодской области. / А. В. Марковский, О. В. Ильина. – М. : Всемирный фонд дикой природы (WWF), 2014. – 52 с.

74. Мелехин, А. В. Общедоступная информационная система по Биоразнообразию цианопрокариот и лишайников CRIS (Cryptogamic Russian Information System) / А. В. Мелехин, Д. А. Давыдов, С. С. Шалыгин, Е. А. Боровичев // Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. Биол. – 2013. – Т. 118. – Вып. 6. – С. 51–56.

75. Микрюков, В. С. Популяционная структура эпифитного лишайника *Lobaria pulmonaria* на Урале / В. С. Микрюков // Биосфера Земли: прошлое, настоящее и будущее: материалы конф. мол. ученых (г. Екатеринбург, 21–25 апреля 2008 г.). – Екатеринбург : ИЭРиЖУрО РАН, 2008. – С. 129–138.

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

77. Михайлов, Л. Е. Осинники Московской области и пути их улучшения: Автореф. дис. ... канд. с-х наук : 562 / Михайлов Леонид Емельянович. – М., 1968. – 16 с.

78. Михайлова, И. Н. Размерная и возрастная структура популяций эпифитного лишайника *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl. в условиях атмосферного загрязнения / И. Н. Михайлова, Е. Л. Воробейчик // Экология. – 1999. – № 2. – С. 130–137.

79. Михайлова, И. Н. Анализ субпопуляционных структур эпифитных лишайников (на примере *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. / И. Н. Михайлова // Вестник Нижегородского университета им. Н. И. Лобачевского. Серия Биология. – 2005. – № 1 (9). – С. 124–134.

80. Научно-прикладной справочник «Климат России» [Электронный ресурс]. – 2014. – Режим доступа: http://aisori.meteo.ru/ClspR.

81. Немчинова, А. В. Разнообразие фитохор в массиве коренного леса заповедника «Кологривский лес» / А. В. Немчинова, К. С. Ситников // Биоразнообразие: проблемы и перспективы сохранения : материалы междунар. научной конференции к 135-летию со дня рождения И.И. Спрыгина (г. Пенза, 13–16 мая 2008 г.). – Пенза : Издательство ПГПУ им. Г. В. Белинского, 2008. – С. 282–284.

82. Немчинова, А. В. Тенденции распространения *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. в лесах Костромской области / А. В. Немчинова, Н. В. Иванова // Изучение грибов в биогеоценозах: сборник материалов V Международной конференции (г. Пермь, 7–13 сентября 2009 г.). – Пермь : Перм. гос. ун-т, 2009. – С. 317–321.

83. Немчинова, А. В. К флоре Кологривского района и территории заповедника «Кологривский лес» (2000–2009) / А. В. Немчинова, Е. Ю. Замесова, Н. В. Иванова, И. С. Грозовская // Регионы в условиях неустойчивого развития: материалы международной научно-практической конференции. Т. 2. – Кострома : КГУ им. Н. А. Некрасова, 2010. – С. 205–209. (а)

84. Немчинова, А. В. Результаты флористических изысканий лаборатории устойчивости лесных экосистем в 2007–2009 гг. / А. В. Немчинова, Н. В. Иванова, Г. Ю. Макеева, М. А. Голубева, И. Г. Криницын // Регионы в условиях неустойчивого развития: материалы межд. научно-практической конф. «Регионы в условиях неустойчивого развития». Т. 2. – Кострома : КГУ им. Н. А. Некрасова, 2010. – С. 203–205. (б)

85. Нотов, А. А. Лишайники усадеб и старинных сел Тверской области / А. В. Нотов, О. М. Волкова // Вестник Тверского государственного книверситета. Серия «Биология и экология». – 2008. – Вып 7. – С. 135–154.

86. Нотов, А. А. Аннотированный список лихенофлоры Тверской области / А. А. Нотов, Д. Е. Гимельбрант, Г. П. Урбановичюс. – Тверь : Тверской гос. ун-т, 2011. – 124 с.

87. Нотов, А. А. Лишайники Центрально-Лесного государственного природного биосферного заповедника. / А. А. Нотов, Д. Е. Гимельбрант, И. С. Степанчикова, В. П. Волков. – Тверь : Твер. гос. ун-т, 2016. – 332 с.

88. Основные положения организации и развития лесного хозяйства Вологодской области. – Вологда : Леспроект, 1974. – 227 с.

89. Основы устойчивого лесоуправления: учебное пособие для вузов. – М. : Всемирный фонд дикой природы (WWF), 2009. – 143 с.

90. Оценка и сохранение биоразнообразия лесного покрова в заповениках Европейской России / отв. ред. Л. Б. Заугольнова. – М. : Научный мир, 2000. – 196 с.

91. Пауков, А. Г. Лишайники природного парка «Самаровский Чугас» (Тюменская область) / А. Г. Пауков, И. Н. Михайлова // Новости систематики низших растений. – 2011. – Т. 45. – С. 204–214.

92. Петухов, И. Н. Характер и степень повреждения лесных фитохор на участке массового ветровала Костромской области / И. Н. Петухов, А. В. Немчинова, С. А. Грозовский, Н. В. Иванова // Вестник Костромского государственного университета им. Н.А. Некрасова. – 2011. – Т. 17. – № 5–6. – С. 23–32.

93. Письмеров, А. В. Лесоводственные особенности древостоев основных групп типов леса / А. В. Письмеров, Р. С. Письмерова, П. М. Воробей, А. В. Тяк; отв. ред. В. Е. Соколов // Кологривский лес (экологические исследования). – М. : Наука, 1986. – С. 22–33.

94. Письмеров, А. В. Лесной резерват «Кологривский лес» / А. В. Письмеров // Природа Костромской области и ее охрана. – Ярославль : Верх.-Волж. кн. изд-во, 1987. – С. 7–10.

95. Практикум по систематике растений и грибов: учеб. пособ. для студентов высших уч. заведений / под ред. А. Г. Еленевского. – 2-е изд. – М. : Издательский центр «Академия», 2004. – 160 с.

96. Приказ Министерства природных ресурсов и экологии Российской Федерации от 29.06.2016 № 375 «Об утверждении Правил лесовосстановления» // Российская газета. – 2016. – 17 ноября. – № 7129.

97. Приказ Рослесхоза от 01.08.2011 № 337 «Об утверждении Правил заготовки древесины» // Российская газета. – 2012. – 20 января. – № 5676.

98. Приказ Рослесхоза от 09.04.2015 № 105 «Об установлении возрастов рубок» [Электронный ресурс]. – 2015. – Режим доступа: http://www.rosleshoz.gov.ru/docs/leshoz/333.

99. Пыстина, Т. Н. Лишайники таежных лесов европейского Северо-Востока (подзоны южной и средней тайги) / Т. Н. Пыстина. – Екатеринбург : УрО РАН, 2003. – 238 с.

100. Пыстина, Т. Н. Анатомо-морфологическая изменчивость талломов лишайника *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. на европейском Северо-Востоке России / Т. Н. Пыстина, Н. А. Семенова // Методы популяционной биологии : Сб. материалов докл. VII Всерос. популяц. семинара (г. Сыктывкар, 16–21 февраля 2004 г.). Ч.1. – Сыктывкар, 2004. – С.175–177. (а)

101. Пыстина, Т. Н. Некоторые аспекты изучения экологических особенностей лишайника *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. на европейском северо-востоке России / Т. Н. Пыстина, Н. А. Семенова // Вестник Инстиута биологии Коми НЦ УрО РАН. – 2004. – № 9 (83). – С. 4–9. (б)

102. Пыстина, Т. Н. Экологические особенности лишайника *Lobaria pulmonaria* (Lobariaceae) в Республике Коми / Т. Н. Пыстина, Н. А. Семенова // Ботанический журнал. – 2009. – Т. 94. – № 1. – С. 48−58.

103. Рай, Е. А. Ключевые биотопы лесных экосистем Архангельской области и рекомендации по их охране / Е. А. Рай, С. В. Торхов, Н. В. Бурова, С. Ю. Рыкова, П. Н. Амосов, В. И. Корепанов, А. М. Рыков, Л. В. Пучнина, Е. Ю. Чуракова. – Архангельск : Всемирный фонд дикой природы (WWF), 2008. – 30 с.

104. Рай, Е. А. Методические рекомендации по сохранению биоразнообразия при заготовке древесины в Архангельской области / Е. А. Рай, Н. В. Бурова, С. Ю. Рыкова, С. И. Сластников, С. В. Торхов, А. М. Рыков, Л. В. Пучнина, Е. Ю. Чуракова, В. И.Корепанов. – Архангельск : Всемирный фонд дикой природы (WWF), 2013. – 63 с.

105. Растительность Европейской части СССР. – Л. : Наука, 1980. – 426 с.

106. Рождественский, С. Г. Масса и годичная продукция надземной части осиновых фитоценозов Большесельского района Ярославской области / С. Г. Рождественский // Биологическая продуктивность лесов Поволжья. – М. : Наука, 1982. – С. 99–109.
107. Русанов, А. В. Природопользование в Костромском Заволжье / А. В. Русанов // Костромское Заволжье: природа и человек. Эколого-социальный очерк. – М. : Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН, 2001. – С. 143–171.
108. Селиванов, А. Е. Лишайники заповедников «Басеги» и «Вишерский» (Пермская область) / А. Е. Селиванов // Новости систматики низших растений. – 2005. – Т. 38. – С. 285–302.
109. Семенова, Н. А. Морфологические особенности лишайника *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. в популяциях в разных элементах ландшафта в Печоро-Илычском заповеднике / Н. А. Семенова // Материалы XXI Всероссийской молодежной научной конференции «Актуальные проблемы биологии и экологии» (г. Сыктывкар, 7–11 апреля, 2014 г.). – Сыктывкар : Коми республиканская типография, 2014. – С. 71–75.
110. Синичкин, Е. А. Редкие и исчезающие лишайники Чувашской Республики, нуждающиеся в охране / Е. А. Синичкин, Г. А. Богданов, П. Н. Омельченко // Раритеты флоры Волжского бассейна: доклады участников II Российской научной конференции (г. Тольятти, 11–13 сентября 2012 г.). – Тольятти : Кассандра, 2012. – С. 230–232.
111. Смирнов, В. Э. Обоснование системы эколого-ценотических групп растений лесной зоны европейской России на основе экологических шкал, геоботанических описаний и статистического анализа / В. Э. Смирнов, Л. Г. Ханина, М. В. Бобровский // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 2006. – Т. 111. – № 2. – С. 36–47.
112. Смирнов, В. Э. Расширенная система эколого-ценотических групп видов сосудистых растений для бореальной, гемибореальной и умеренной лесных зон Европейской России. [Электронный ресурс] / В. Э. Смирнов, Л. Г. Ханина, М. В. Бобровский. – 2008 – Режим доступа: http://www.impb.ru/index.php?id=div/lce/ecg.

113. Смирнова, О. В. Популяционные и фитоценотические методы анализа биоразнообразия растительного покрова: уч.-метод. изд. / О. В. Смирнова, Л. Б. Заугольнова, Л. Г. Ханина, и др. // Сохранение и восстановление биоразнообразия. – М. : Изд-во НУМЦ, 2002. С. 145–194.

114. Список лихенофлоры России. – СПб : Наука, 2010. – 194 с.

115. Суетина, Ю. Г. Онтогенез и популяционная структура *Xanthoria parietina* (L.) Th. Fr. в различных экологических условиях / Ю. Г. Суетина // Экология. – 2001. – № 3. – С. 203–208.

116. 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. Обабко, Р. В. Игнатенко // Бореальные леса : состояние, динамика, экосистемные услуги. Тезисы докладов Всерос. научн. конф. с межд. уч. (г. Петрозаводск, 11–15 сентября 2017 г.). – Петрозаводск : Карельский научный центр РАН, 2017. – С. 288–290.

117. Терентьева, Е. В. Некоторые особенности распространения лобарии легочной (*Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm.) на Кологривском участке заповедника «Кологривский лес» им. М.Г. Синицына / Е. В. Терентьева, С. А. Нестерова // Совр. проблемы популяционной экологии, геоботаники, систематики и флористики: матер. междунар. науч. конф., посвященной 110-летию А.А. Уранова. – Кострома : КГУ им. Н. А. Некрасова, 2011. – Т. 1. – С. 222–224.

118. Урбанавичене, И. Н. К флоре лишайников Окинского плоскогорья (Восточный Саян, республика Бурятия) / И. Н. Урбанавичене, Г. П. Урбанавичюс // Новости систематики низших растений. – 2009. – Т. 43. – С. 229–245.

119. Урбанавичене, И. Н. Первые сведения о лишайниках национального парка «Зюраткуль» (Челябинская область) / И. Н. Урбанавичене // Новости систематики низших растений. – 2011. – Т. 45. – С. 223–236.

120. Урбанавичюс, Г. П. Дополнение к лихенофлоре Лапландского заповедника (Мурманская область) / Г. П. Урбанавичюс, И. Н. Урбанавичене, А. В. Мелехин // Новости систематики низкших растений. – 2007. – Т. 41. – С. 261–272.

121. Урбанавичюс, Г. П. Фитогеографические наблюдения за *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm.в Мордовском заповеднике / Г. П. Урбанавичюс, И. Н. Урбанавичене // Труды Мордовского государственного природного заповедника им. П. Г. Смидовича. – Вып. 12. – Саранск : Пушта, 2014. – С. 372–382.

122. Усольцев, В. А. Фитомасса лесов Северной Евразии: нормативы и элементы географии / В. А. Усольцев. – Екатеринбург: УрО РАН, 2002. – 762 с.

123. Фролов, И. В. Эпифитные лишайники Башкирского государственного заповедника / И. В. Фролов // Новости систематики низших растений. – 2007. – Т. 41. – С. 272–280.

124. Ханина, Л. Г. Новые возможности программы Ecoscale для обработки геоботанических описаний по экологическим шкалам / Л. Г. Ханина, Т. И. Грохлина, Е. М. Глухова // Математическая биология и биоинформатика : V Международная конф. Доклады. – М. : МаксПресс, 2014. – С. 192–193.

125. Хорошев, А. В. Ландшафтная структура Костромской области / А. В. Хорошев // Известия Русского географического общества. – 2007. – Т. 139. – № 5. – С. 58–65.

126. Хорошев, А. В. Ландшафты и экологическая сеть Костромской области. Ландшафтно-географические основы проектирования экологической сети Костромской области / А. В. Хорошев, А. В. Немчинова, В. О. Авданин. – Кострома : КГУ им. Н.А. Некрасова, 2013. – 428 с.

127. Чхобадзе, А. Б. Состояние популяций охраняемого лишайника *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. на территории Вологодской области / А. Б. Чхобадзе // Физиологические и молекулярно-генетические аспекты сохранения биоразнообразия: тезисы докладов Международной конференции (г. Вологда, 19−23 сентября, 2005 г.). – Вологда, 2005. – С. 185.

128. Шанин, В. Н. Влияние конкуренции в пологе леса на пространственную структуру древостоев и форму крон доминантов древесного яруса на примере лесов Европейской части России / В. Н. Шанин, М. П. Шашков, Н. В. Иванова, П. Я. Грабарник // Russian Journal of Ecosystem Ecology. – 2016. – №1 (4). – DOI: 10.21685/2500-0578-2016-4-5.

129. Шашков, М. П. Web-ориентированная информационная система по изучению ареала редкого лишайника лобарии легочной (*Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm.) / М. П. Шашков, Н. В. Иванова // Математическая биология и биоинформатика. – 2012. – Т. 7. – Вып. 1. – С. 334–344. – DOI: 10.17537/2012.7.334.

130. Шаяхметова, З. М. Эпифитные лишайники средне- и южнотаежных лесов Предуралья в пределах Пермского края / З. М. Шаяхметова // Новости систематики низших растений. – 2009. – Т. 43. – С. 276–291.

131. Швиденко, А. З. Таблицы и модели роста и продуктивности основных лесообразующих пород Северной Евразии (нормативно-справочные материалы) / А. З. Швиденко, Д. Г. Щепащенко, С. Нильссон, Ю. И. Булуй. – М. : Федеральное агентство лесного хозяйства, 2008. – 886 с.

132. Antoine, M. E. Contrasting fundamental and realized ecological niches with epiphytic lichen transplants in an old-growth Psuedotsuga forest / M. E. Antoine, B. McCune // Bryologist. – 2004. – Vol. 107. – P. 163–172.

133. Asplund, A. Gastropod grazing shapes the vertical distribution of epiphytic lichens in forest canopies / A. Asplund, P. Larsson, St. Vatne, Y. Gauslaa // Journal of ecology. – 2010. – Vol. 98. – P 218–225.

134. Bates, S. T. Bacterial communities associated with the lichen symbiosis / S. T. Bates, G. W. G. Cropsey, J. G. Caporaso, R. Knight, N. Fierer // Applied and Environmental Microbiology. – 2011. – Vol. 77. – P. 1309–1314.

135. Bykhovets, S. S. A simple statistical model of soil climate with a monthly step / S. S. Bykhovets, A. S. Komarov // Eurasian Soil Science. – 2002. – Vol. 35. – N. 4. – P. 392–400.

136. Campbell, J. *Lobaria pulmonaria* abundance as an indicator of macrolichen diversity in Interior Cedar-Hemlock forests of east-central British Columbia / J. Campbell, A. L. Fredeen // Canadian Journal of Botany. – 2004. – Vol. 82. – P. 970–982.

137. Chertov, O. G. ROMUL – a model of forest soil organic matter dynamics as a substantial tool for forest ecosystem modeling / O. G. Chertov, A. S. Komarov, M. A. Nadporozhskaya, S. S. Bykhovets, S. L. Zudin // Ecological Modelling. – 2001. – Vol. 138. – P. 289–308. – DOI: 10.1016/S0304-3800(00)00409-9.

138. Chumachenko, S. I. Simulation modelling of long-term stand dynamics at different scenarios of forest management for coniferous–broad-leaved forests / S. I. Chumachenko, V. N. Korotkov, M. M. Palenova, D. V. Politov // Ecological Modelling. – 2003. – Vol. 170. – P. 345–361. – DOI: 10.1016/S0304-3800(03)00238-2.

139. Codd, E. F. Relational completeness of data base sublanguages / E. F. Codd // Database Systems. – San Jose: Prentice-Hall, 1972. – P. 65–98.

140. Courbaud, B. Applying ecological model evaludation: Lessons learned with the forest dynamics model Samsara2 / B. Courbaud, V. Lafond, G. Lagarrigues, G. Vieilledent, T. Cordonnier, F. Jabot, F. de Coligny // Ecological Modelling. – 2015. – Vol. 314. – P. 1–14. – https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2015.06.039.

141. Coxson, D. S. Growth rate responses of *Lobaria pulmonaria* to canopy structure in even-aged and old-growth forests of central-interior British Columbia, Canada / D. S. Coxson, S. K. Stevenson // Forest ecology and management. – 2007. – N. 242. – P. 5–16.

142. Denison, W. C. Culturing the lichens *Lobaria oregana* and *L. pulmonaria* on nylon monofilament / W. C. Denison // Mycologia. – 1988. – Vol. 80. – P. 811–814.

143. Denison, W. S. Apothecia and ascospores of *Lobaria oregana* and *Lobaria pulmonaria* investigated / W. S. Denison // Mycologia. – 2003. – Vol. 95 (3). – P. 513–518.

144. Eaton, S. High demographic rates of the model epiphyte *Lobaria pulmonaria* in an oceanic hazelwood (western Scotland) / S. Eaton, Ch. J. Ellis // Fungal ecology. – 2015. – Vol 11. – P. 60–70.

145. Ellenberg, H. Pflanzen in Mitteleuropa. Indicator values of plants in Central Europe / H. Ellenberg, H. E. Weber, R. Dull, et al. // Scripta Geobotanics. – Gottingen : Verlag Erich Goltze KG. – 1991. – Vol. 18. – 248 p.

146. Fahselt, D. Individuals, populations and population ecology / D. Fahselt; T. H. Nash (ed) // Lichen biology. – Cambridge : Cambridge University Press, 1996. – P. 191–198.

147. Gaio-Oliveira, G. Growth in relation to microclimatic conditions and physiological characteristics of four *Lobaria pulmonaria* populations in two contrasting habitats /

G. Gaio-Oliveira, L. Dahlman, C. Maguas, K. Palmqvist // Ecography. – 2004. – Vol. 27. – P. 13–28.

148. Gauslaa, Y. The Lobarion epiphytic community of ancient forests threatended by acid rain / Y. Gauslaa // Lichenologist. – 1995. – Vol. 27 (1). – P 59–76.

149. Gauslaa, Y. Differences in the susceptibility to light stress between epiphytic lichens of ancient and boreal forest stands / Y. Gauslaa, K. A. Solhaug // Functional Ecology. – 1996. – Vol. 10. – P. 344–354.

150. Gauslaa, Y. High-light-intensity damage to the foliose lichen *Lobaria pulmonaria* within a natural forest: the applicability of chlorophyll fluorescence methods / Y. Gauslaa, K. A. Solhaug // Lichenologist. – 1999. – Vol. 32. – P. 271–289.

151. Gauslaa, Y. Fungal melanins as a sun screen for symbiotic green algae in the lichen *Lobaria pulmonaria* / Y. Gauslaa, K. A. Solhaug // Oecologia. – 2001. – Vol. 126. – P. 462–471.

152. Gauslaa, Y. Does snail grazing affect growth of the old forest lichen *Lobaria pulmonaria*? / Y. Gauslaa, H. Holien, M. Ohlson, T. Solhoy // The Lichenologist. – 2006. – Vol. 38 (6). – P. 587–593. (a)

153. Gauslaa, Y. Growth and ecophysiological acclimation of the foliose lichen *Lobaria pulmonaria* in forests with contrasting light climates / Y. Gauslaa, M. Lie, K. Solhaug, M. Ohlson // Ecophysiology. – 2006. – Vol. 147. – P. 406–416. (b)

154. Genetic diversity, Population biology and conservation status of an endangered primeval-forest lichen, *Lobaria pulmonaria*, in an East-West transect through Eurasia : Final Report. Scopes 7SUPJ62353 / C. Scheidegger, I. Mikhailova, S. Chabanenko, T Pystina, C. Cornejo, D. Csencsics. — Syktyvkar, 2004. – 27 p.

155. Goudie, R. I. New population models help explain declines in the globally rare boreal felt lichen Erioderma pedicellatum in Newfoundland / R. I. Goudie, C. Scheidegger, Cl. Hanel, A. Munier, C. Conway // Endangered species research. – 2011. – Vol. 13. – P. 181–189.

156. Global biodiversity information facility. *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. [Electronic source]. – 2018. – Accessed: https://www.gbif.org/species/5260693

157. Høistad, F. *Lobaria pulmonaria* can produce mature ascospores at an age of less than 15 years / F. Høistad, I. Gjerde // The Lichenologist. – 2011. – Vol. 43 (5). – P. 495–497. – DOI:10.1017/S0024282911000429.

158. IUCN Standards and Petitions Subcommittee. Guidelines for Using the IUCN Red List Categories and Criteria. Version 10.1 [Electronic source]. – 2013. – Accessed: http://www.iucnredlist.org/documents/RedListGuidelines.pdf.

159. Ivanova, N. V. Biodiversity Databases in Russia: Towards a National Portal / N. V. Ivanova, M. P. Shashkov // Arctic Science. – 2017. – Vol. 3 (3). – P. 560–576. – https://doi.org/10.1139/as-2016-0050.

160. Jacobs, J. Quantitative measurement of food selection / J. Jacobs // Oecologia (Berl). – 1974. – Vol. 14. – P. 413–417.

161. Juriado, I. Distribution and habitat ecology of the threated forest lichen *Lobaria pulmonaria in Estonia* / I. Juriado, J. Liira // Folia Cryptog. Estonica. – 2009. – Vol. 46. – P. 55–65.

162. Juriado, I. Dispersal ecology of the endangered woodland lichen *Lobaria pulmonaria* in managed hemiboreal forest / I. Juriado, J. Liira, D. Csencsics, I. Vidmer, C. Adolf, K. Kohv, C. Scheidegger // Biodivers Conserv. – 2011. – Vol. 20. – P. 1803–1819.

163. Komarov, A. S., EFIMOD 2 – a model of growth and elements cycling of boreal forest ecosystems / A. S. Komarov, O. G. Chertov, S. L. Zudin, M. A. Nadporozhskaya, A. V. Mikhailov, S. S. Bykhovets, E. V. Zudina, E. V. Zoubkova // Ecological Modelling. – 2003. – Vol. 170. – P. 373–392. – DOI: 10.1016/S0304-3800(03)00240-0.

164. Kuusinen, M. Epiphytic lichen flora and diversity on *Salix caprea* in old-growth southern and middle boreal forests in Finland / M. Kuusinen // Ibid. – 1994. – N 31. – P. 77–92.

165. Larsson, P. Rapid juvenile development in old forest lichens / P. Larsson, Y. Gauslaa // Botany. – 2011. – Vol. 89. – P. 65–72. – DOI:10.1139/B10-086.

166. Legendre, P. Numerical ecology / P. Legendre, L. Legendre. – Amsterdam : Elsevier, 1998. – 853 p.

167. Lichen biology. – Cambridge : Cambr. U. Press, 2008. – 477 p.

168. McCune, B. Lichen pendants for transplant and growth experiments / B. McCune, C. C. Derr, P. S. Muir, A. Shirazi, S. C. Sillett, W. J. Daly // Lichenologist. – 1996. – Vol. 28. – P. 161–169.

169. McCune, B. PC-ORD. Multivariate analysis of ecological data. / B. McCune, M. J. Mefford. – MjM Soft-ware, Gleneden Beach, Oregon, 1999.

170. Muir, P. S. Seasonal growth dynamics in the lichen *Lobaria pulmonaria* / P. S. Muir, A. B. Shirazi, J. Patrie // Bryologist. – 1997. – Vol. 100. – P. 458–464.

171. Nascimbene, J. Testing *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. as an indicator of lichen conservation importance of Italian forest / J. Nascimbene, G. Brunialti, S. Ravera, L. Frati, G. Caniglia // Ecological Indicators. – 2010. – Vol. 10. – P. 353–360.

172. Nathan, R. Methods for estimating long-distance dispersal / R. Nathan, G. Perry, J. T. Cronin, A. E. Strand, M. L. Cain // Oikos. – 2003. – Vol. 103. – P. 261–273.

173. Ockinger, E. Is local distribution of the epiphytic lichen *Lobaria pulmonaria* limited by dispersal capacity or habitat quality / E. Ockinger, M. Niklasson, S. G. Nilsson // Biodiversity and conservation. – 2005. – Vol. 14. – P. 759–773.

174. Palmqvist, K. Light use efficiency of dry matter gain in five macrolichens: relative impact of microclimate conditions and species specific traits / K. Palmqvist, B. Sundberg // Plant Cell Environ. – 2000. – Vol. 23. – P. 1–14.

175. Pannewitz, S. Habitat selection and light conditions: a field study with *Lobaria pulmonaria* / S. Pannewitz, B. Schroeter, C. Scheidegger, L. Kappen; M. Jensen (ed.) // Bibliotheca Lichenologica 86. Lichenological Contributions in Honour of G.B. Feige. – J. Cramer in der Gebrüder Borntraeger Verlagsbuchhandlung, Berlin Stuttgart, 2003. – P. 281–297.

176. QGIS Development Team. QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation [Electronic source]. – 2017. – Accessed: http://qgis.osgeo.org.

177. R Core Team. R: A language and environment for statistical computing [Electronic source]. – R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, 2016. – Accessed: http://www.R-project.org/.

178. Renhorn, K. E. Growth and vitality of epiphytic lichens. I. Responses to microclimate along a forest edge-interior gradient / K. E. Renhorn, P. A. Esseen, K. Palmqvist, B. Sundberg // Oecologia. – 1997. – Vol. 109. – P. 1–9.

179. Rose, F. Temperate forest management: its effects on bryophyte and lichen floras and habitats / F. Rose, editors: J. W. Bates, A. Farmer // Bryophytes and Lichens in a Changing Environment. – Oxford : Clarendon Press, 1992. – P. 211–233.

180. Rubio-Salcedo, M. Tree species and microhabitat influence the population structure of the epiphytic lichen *Lobaria pulmonaria* / M. Rubio-Salcedo, S. Merinero, I. Martínez // Fungal Ecology. – 2015. – Vol. 18. – P. 1–9.

181. Scheidegger, C. Early development of transplanted isidiod soredia of *Lobaria pulmonaria* in endangered population / C. Scheidegger // The lichenologist. – 1995. – N. 27 (5). – P. 361–374.

182. Scheidegger, C. Reintroduction and augmentation of populations of the endangered *Lobaria pulmonaria*: methods and concepts / C. Scheidegger, B. Frey, J-Cl. Walser // Lobarion lichens as indicators of the primeval forests of the Eastern Carpathians (Darwin International Workshop, 25–30 May 1998, Kostrino, Ukraine). – Kiev : M. H. Kholodny Institute of botany, 1998. – P. 33–52.

183. Scheidegger, C. Monitoring lichens for conservation: red lists and conservation action plans. / C. Scheidegger, T. Goward; editors: P. L. Nimis, C. Scheidegger, P. A. Wolseley // Monitoring with Lichens Monitoring Lichens. – Kluwer Academic Publisher, 2002. – P. 163e181.

184. Scheidegger, C. Conservation strategies for lichens: insights from population biology / C. Scheidegger, S. Werth // Fungal biology reviews. – 2009. – Vol. 23. – P. 55–66.

185. Schneider, T. Structure and function of the symbiosis partners of the lung lichen (*Lobaria pulmonaria* L. Hoffm.) analyzed by metaproteomics / T. Schneider, E. Schmid, J. V. Jr. de Castro, M. Cardinale, L. Eberl, M. Grube, G. Berg, K. Riedel // Proteomics. – 2011. – Vo1. 1 (13). – P. 2752–2756. – DOI: 10.1002/pmic.201000679.

186. Seidl, R. Evaluating the accuracy and generality of a hybrid forest patch model / R. Seidl, M. J. Lexer, D. Jäger, K. Hönninger // Tree Physiology. – 2005. – Vol. 25. – P. 939–951.

187. Shanin, V. N. Modelling carbon and nitrogen dynamics in forest ecosystems of Central Russia under different climate change scenarios and forest management regimes / V. N. Shanin, A. S. Komarov, A. V. Mikhailov, S. S. Bykhovets // Ecological Modeling. – 2011. – Vol. 222. – P. 2262–2275.

188. Shashkov, M. P. Database of finds of rare lichen species *Lobaria pulmonaria* in Russia: occurrence dataset [Electronic source] / M. P. Shashkov, N. V. Ivanova // Global biodiversity information facility. – 2016. – Accessed: https://doi.org/10.15468/uennht.

189. Shirazi, A. M. Environmental factors influencing the distribution of the lichens *Lobaria oregana* and *L. pulmonaria* / A. M. Shirazi, P. S. Muir, B. McCune // Bryologist. – 1996. – Vol. 99. – P. 12–18.

190. Sillett, S. C. Dispersal limitations of epiphytic lichens result in species dependent on old-growth forests / S. C. Sillett, B. McCune, J. E. Peck, T. R. Rambo, A. Ruchity // Ecol. Appl. – 2000. – Vol. 10 (3). – P. 789–799.

191. Snall, T. Modelling epiphyte metapopulation dynamics in a dynamic forest landscape / T. Snall, J. Pennanen, L. Kivisto, I. Hanski // Oikos. – 2005. – Vol. 109. – P. 209–222.

192. Sundberg, B. Growth and vitality of epiphytic lichens. II. Modelling of carbon gain using field and laboratory data / B. Sundberg, K. Palmqvist, P. A. Esseen, K. E. Renhorn // Oecologia. – 1997. – Vol. 109. – P. 10–18.

193. Walser, J-C. Transplanting lichen fragments for provenance-clone tests / J-C. Walser, C. Scheidegger; eds. P. L. Nimis, C. Scheidegger, P. A. Wolseley // Monitoring with Lichens - Monitoring Lichens. – Kluver Academic Publisher, Netherlands, 2002. – pp. 385–390.

194. Werth S. Dispersal and persistence of an epiphytic lichen in a dynamic pasture – woodland landscape. Ph.D. Thesis / Silke Werth. – Bern, 2005. 121 p.

195. Werth, S. Quantifying dispersal and establishment limitation in a population of an epiphytic lichen / S. Werth, H. H. Wagner, F. Gugerli, R. Holderegger, D. Csencsics, J. M. Kalwij, C. Scheidegger // Ecology. – 2006. – Vol. 87 (8). – P. 2037–2046.

196. Wieczorek, J. Darwin Core: an evolving community-devepoped biodiversity data standard / J. Wieczorek, D. Bloom, R. Guralnick, S. Blum, M. Dorring, R. Gilovanni, T. Robertson, D. Vieglais // PLoS ONE. – 2012. – Vol. 7. – N. 1. – P. 1–8. – DOI.org/10.1371/journal.pone.0029715.

197. Wirth, V. Die Flechten Baden-Wurttembergs. Teil 1–2 / V. Wirth. – Stuttgart, 1995. – 1006 p.

198. Zoller, S. Genetic variation within and among populations of the threatened lichen *Lobaria pulmonaria* in Switzerland and implications for its conservation / S. Zoller, F. Lutzoni, C. Scheidegger // Molec. Ecol. – 1999. – Vol. 8. – P. 2049–2059.

Приложение 1. Фотографии *Lobaria pulmonaria* на форофитах разных видов

Рисунок 1 – Фотографии *Lobaria pulmonaria* на форофитах разных видов: А – *Populus tremula*, Б – *Sorbus aucuparia*, В – *Tilia cordata*. Здесь и далее фото автора.

Приложение 2. Фотографии лесных сообществ на исследованных участках

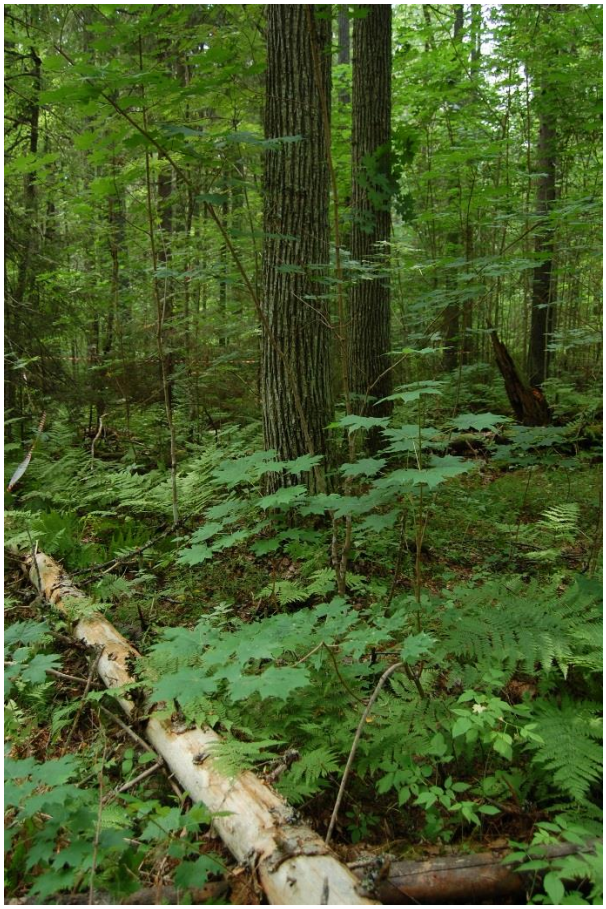

Рисунок 1 – Малонарушенные сообщества «ядра» заповедника «Кологривский лес».

Рисунок 1 – Малонарушенные сообщества «ядра» заповедника «Кологривский лес» (продолжение).

Рисунок 2 – Сообщества с небольшой давностью антропогенных нарушений в районе кордона Сеха (заповедник «Кологривский лес»).

Рисунок 3 – Сообщества с небольшой давностью антропогенных нарушений в бассейне р. Мичуг (Межевской район).

Рисунок 4 – Сообщества с небольшой давностью антропогенных нарушений в заказнике «Ветлужские старицы» (Шарьинский район).