

*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)**

**АВТОРЕФЕРАТ**

диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Пушино – 2018 г.

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном образовательном учреждении высшего образования «Пушинский государственный естественно-научный институт»

Научный руководитель: кандидат биологических наук, доцент  
**Ханина Лариса Геннадьевна**

Официальные оппоненты: **Нешатаев Василий Юрьевич**  
доктор биологических наук, доцент, Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет имени С.М. Кирова», доцент кафедры ботаники и дендрологии

**Тихонова Елена Владимировна**  
кандидат биологических наук, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов Российской академии наук, ведущий научный сотрудник

Ведущая организация: Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук

Защита состоится «12» октября 2018 г. в 11.00 ч. на заседании диссертационного совета Д 212.025.07 при ФГБОУ ВО «Владимирский государственный университет имени Александра Григорьевича и Николая Григорьевича Столетовых» по адресу: 600000, г. Владимир, ул. Горького, д. 87, ВлГУ, корп.1, ауд.335.

С диссертацией можно ознакомиться в научной библиотеке ВлГУ и на сайте <http://diss.vlsu.ru>.

Отзывы на автореферат в двух экземплярах, заверенные печатью, можно присылать по адресу: 600000, г. Владимир, ул. Горького, д. 87, ВлГУ, кафедра биологии и экологии.

Автореферат разослан « \_\_\_\_\_ » \_\_\_\_\_ 2018 г.

Ученый секретарь  
диссертационного совета,  
кандидат биологических наук



Кулагина Екатерина Юрьевна

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**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 *L. pulmonaria* все еще широко распространена, поэтому многие исследователи полагают, что состояние вида не вызывает опасений (Пыстина, Семенова, 2004; Кравченко, Фадеева, 2008). Между тем известно, что *L. 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 *L. 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 *L. 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 *L. 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 *L. pulmonaria* в России на основе стандартов Глобальной информационной системы по биоразнообразию GBIF.
2. Проанализировать ценотическую приуроченность *L. pulmonaria* в южнотаежных лесах Костромской области.
3. Оценить состав форофитов и онтогенетическую структуру популяций *L. pulmonaria* в южнотаежных лесах Костромской области с разной давностью антропогенных нарушений.
4. Выявить экологические и ценотические факторы, лимитирующие распространение *L. pulmonaria* в южнотаежных лесах.
5. На основе модельного подхода дать прогноз динамики популяций *L. pulmonaria* при разных режимах лесопользования в южнотаежных лесах.

**Научная новизна исследования.** Впервые обобщены и проанализированы данные о ценотической приуроченности и составе форофитов *L. pulmonaria* на Европейской территории России с начала XX века по настоящее время. Определены факторы, лимитирующие распространение *L. pulmonaria* в южнотаежных лесах Костромской области, впервые показано, что *L. pulmonaria* может заселять виргинильные деревья с гладкой корой. Впервые средствами имитационного моделирования выполнена оценка эффективности методов сохранения *L. 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 *L. 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 *L. pulmonaria* и использованием общепринятых методов полевых исследований. Собран большой объем полевого материала для анализа которого применялись современные статистические методы. Для прогнозирования динамики популяций *L. pulmonaria* использована система моделей лесных экосистем EFIMOD (Komarov et al., 2003), широко применяемая в России и в мире (Palosuo et 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» (Пушино, 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 (Пушино, 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» (Пушино, 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 определении цели и задач исследования. Автором выполнена основная часть полевых работ: в 2011–2013 гг. проведены описания популяций *L. 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 *L. pulmonaria*. Сбор, стандартизация и ввод данных в базу осуществлялся непосредственно автором. По результатам анализа автором сделаны выводы, написан текст диссертации, подготовлены и опубликованы статьи, сделаны доклады на научных конференциях.

**Структура 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).

## **КРАТКОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ**

### **Глава 1. Обзор литературы**

В главе обобщены литературные данные о биологических и экологических особенностях *L. pulmonaria*. Описаны основные стадии ее онтогенеза, выполнено сравнение периодизаций онтогенеза, предложенных разными авторами. Обзор факторов, лимитирующих распространение исследуемого вида в лесных экосистемах, показал, что дальнейшего исследования требует выяснение характеристик деревьев, от которых зависят возможности успешного закрепления зачатков *L. pulmonaria*. Обзор сводок о находках *L. pulmonaria* в отдельных регионах России свидетельствует о необходимости обобщения этих данных. Выяснено, что в литературе практически отсутствуют сведения о составе форофитов и ценотической приуроченности лобарии легочной в южнотаежных лесах. Обзор методов сохранения *L. pulmonaria* при рубках леса показал необходимость оценки их эффективности.

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

**Методы разработки информационной системы (ИС).** Использована открытая среда для разработки баз данных PostgreSQL. Для обобщения сведений о находках *L. pulmonaria* применялся стандарт Darwin Core (Wieczorek et al., 2012), который является основным в глобальной базе по биоразнообразию GBIF.

**Характеристика районов и объектов исследования.** Объекты исследования расположены на территории Костромской области, которая почти целиком относится к подзоне южной тайги (Растительность..., 1980). В регионе преобладают мелколиственные (березовые и осиновые) и сосновые насаждения, но в северо-восточной части, где расположены объекты исследования, сохранились крупные малонарушенные массивы темнохвойно-широколиственных лесов. Исследования проводили на территории трех административных районов: Кологривского, Межевского и Шарьинского. В Кологривском районе исследованы два участка ГПЗ «Кологривский лес» – разновозрастные хвойно-широколиственные леса «ядра» заповедника и одновозрастные хвойно-мелколиственные леса в районе кордона Сеха. В Межевском районе объектами исследования послужили смешанные хвойно-мелколиственные леса в бассейне р. Мичуг. В Шарьинском районе исследованы одновозрастные смешанные леса с участием широколиственных видов деревьев на территории проектируемого заказника «Ветлужские старицы».

**Методы полевых исследований.** Ценотическую приуроченность, состав форофитов и особенности популяций *L. pulmonaria* изучали маршрутным методом. За счетную единицу принимали субпопуляцию *L. 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 (Fahsel, 1996). Всего описано 166 субпопуляций в «ядре» заповедника, 218 в районе кордона Сеха, 30 в бассейне р. Мичуг и 34 в заказнике «Ветлужские старицы». Также использованы описания 227 субпопуляций, выполненные Е.В. Терентьевой в «ядре» заповедника 2010 г. (Терентьева, Нестерова, 2011). Для каждой находки *L. pulmonaria* указывали тип леса, который определяли по доминанту древостоя и преобладающей эколого-ценотической группе (ЭЦГ) напочвенного покрова на основе принципов, изложенных Л.Б. Заугольной и О.Н. Морозовой (2004). Использовали ЭЦГ (Заугольнова, 2001) по Смирнов и др. (2006, 2008). У форофита *L. pulmonaria* определяли вид и онтогенетическое состояние (Диагнозы..., 1989). Для мертвой древесины отмечали тип субстрата (валеж или сухостой) и его видовую принадлежность. При описании

онтогенетической структуры субпопуляций *L. pulmonaria* фиксировали факт присутствия или отсутствия в них вегетативного и/или полового размножения. Различали три типа субпопуляций: стерильные (без репродуктивных структур), фертильные (в которых встречались талломы с апотециями) и «прочие» (продуцирующие только вегетативные диаспоры).

Факторы, лимитирующие распространение *L. pulmonaria*, изучали на пробных площадях (ПП) на двух участках, исследованных в заповеднике. ПП (400 м<sup>2</sup>) закладывали попарно: первую – в месте обнаружения лобарии легочной, а вторую рядом в аналогичном типе леса, но с отсутствием *L. pulmonaria*. На площадях с помощью полнотомера Биттерлиха, мерной вилки и высотомера определяли таксационные характеристики древостоя, проводили демографические описания популяций деревьев, выполняли геоботанические описания (на площадках 100 м<sup>2</sup>) по стандартной методике. Всего заложено 38 ПП (19 пар).

**Анализ полевых данных.** По данным маршрутных проходов анализировали ценоотическую приуроченность и состав форофитов *L. pulmonaria*. Для двух участков, исследованных в заповеднике, оценивали связи между встречаемостью разных типов субпопуляций и (1) участком, (2) доминантом древостоя, (3) онтогенетическим состоянием форофита (отдельно по видам и участкам) с помощью таблиц сопряженности и критерия хи-квадрат.

Для анализа вариации растительности на ПП выполняли ординацию геоботанических описаний методом неметрического многомерного шкалирования (NMS). Различия между ПП с присутствием и отсутствием *L. pulmonaria* оценивали с помощью пермутационного t-критерия Стьюдента для парных сравнений. В анализ включены данные по состоянию древостоя и популяций древесных видов, а также характеристики, рассчитанные по геоботаническим описаниям, в т. ч. баллы, вычисленные по экологическим шкалам Элленберга (Ellenberg et al., 1991), доли участия видов разных ЭЦГ в напочвенном покрове (всего 103 переменных). Для сравнения особенностей форофитов *L. pulmonaria* и незаселенных ею деревьев тех же видов использовали t-критерий Стьюдента для независимых выборок и индекс избирательности Ивлева-Джекобса (Ивлев, 1955; Jacobs, 1974).

Для оценки возможностей самоподдержания *L. pulmonaria* прогнозировали динамику популяций деревьев с помощью системы моделей EFIMOD. Разработано три имитационных сценария, которые описывают существующие или предлагаемые методы сохранения *L. pulmonaria* при рубках леса в Костромской области. Исходными данными для моделирования стали описания 6-ти ПП по изучению факторов, лимитирующих распространение *L. pulmonaria*, заложенных в районе кордона Сеха в наиболее распространенных местах обитания вида – осиновых и еловых лесах. Период моделирования составил 100 лет. По результатам экспериментов выполнена оценка динамики численности потенциальных форофитов *L. pulmonaria* и возможностей ее расселения внутри имитируемого участка с учетом литературных данных о дальности распространения диаспор.

### **Глава 3. Информационная система о распространении *Lobaria pulmonaria* на территории России**

Информационная система (ИС) состоит из реляционной базы данных о находках *L. pulmonaria* в России и интерактивной карты, доступной на ресурсе Lobaria.ru. Для наполнения базы использованы авторские полевые данные, литературные источники (53 публикации), материалы гербарных коллекций БИН РАН и Томского ГУ, сведения из тематических открытых баз данных и устные сообщения исследователей. База данных содержит 2576 записей, охватывающих период с 1863 по 2015 гг., большинство сведений относится к Европейской части России (2414 записей). Данные опубликованы через GBIF.org (DOI:10.15468/uennht).

Благодаря организации данных из различных источников в единую ИС удалось впервые обобщить сведения о ценотической приуроченности и составе форофитов *L. pulmonaria* в Европейской России, как в историческое, так и в настоящее время. Из 198 записей, относящихся к концу XIX – началу XX вв. для 66 указан тип местообитания. Согласно этим данным, *L. pulmonaria* чаще встречалась в еловых лесах (50% находок), почти четверть находок приурочена к смешанным хвойно-мелколиственным сообществам. *L. pulmonaria* встречалась на деревьях 11-ти видов, как хвойных, так и лиственных (61 запись). 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 *L. pulmonaria* встречалась на каменистых россыпях. В настоящее время, по данным ИС (545 записей), лобария легочная 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 распространенный форофит в них – осина (72,1%). Наши результаты подтвердили и количественно дополнили имеющиеся литературные данные (Пыстина, Семенова, 2004; Кравченко, Фадеева, 2008). Вероятно, 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. На настоящий момент наиболее полно изучено распространение *L. pulmonaria* в Костромской области: в ИС имеется 739 записей о ее находках, и 422 – о районах, где она не обнаружена (рис. 1).

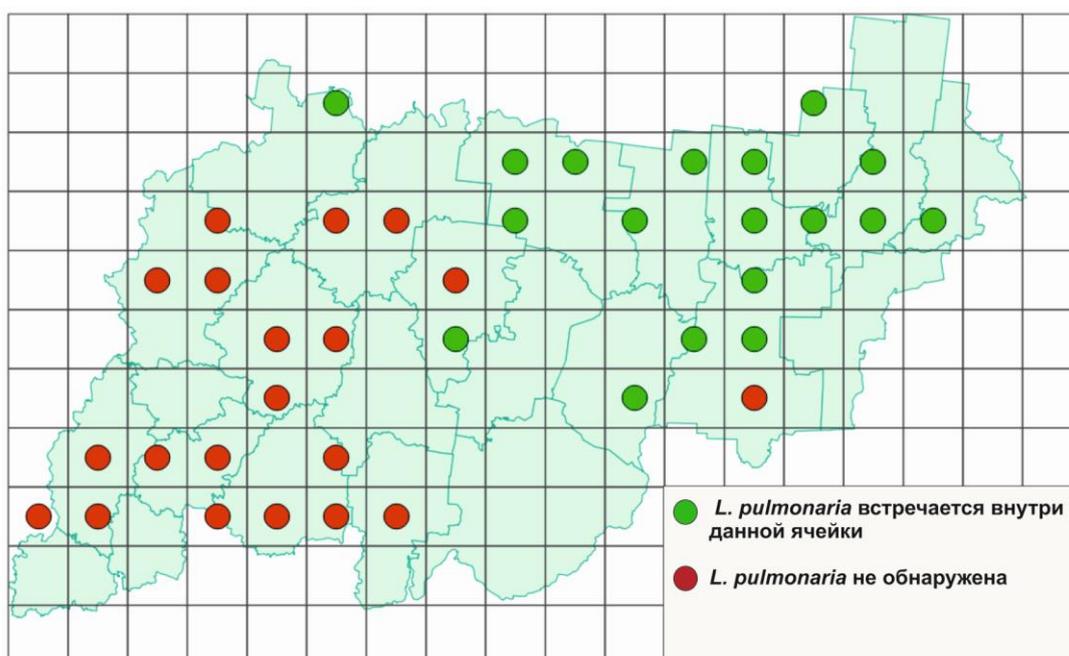


Рисунок 1 – Распространение *L. pulmonaria* в Костромской области по данным ИС. Размер ячейки 25×25 км.

Практически все известные местонахождения приурочены к северо-восточной части области, находки на юго-западе региона единичны. Известно, что широкомасштабное лесопользование на северо-востоке области началось только в 1900-х гг. (Дюбюк, 1917; Дудин, 2000), западная часть была освоена значительно раньше (Русанов, 2001). Поэтому приуроченность *L. pulmonaria* к северо-востоку области мы связываем с большей сохранностью лесов на этой территории.

#### **Глава 4. Состояние популяций *Lobaria pulmonaria* на исследованных участках северо-востока Костромской области**

##### **4.1. Ценотическая приуроченность и разнообразие форофитов *L. pulmonaria***

Ценотическая приуроченность и состав форофитов *L. pulmonaria* различались между исследованными участками. В «ядре» заповедника лобария легочная широко распространена в преобладающих там еловых и липовых крупнопапоротниковых лесах (всего 69,9% находок). В районе кордона Сеха *L. pulmonaria* чаще встречалась в одновозрастных осиновых (60,1%) и еловых сообществах (34,9%). В березняках, преобладающих на этом участке, отмечено только 5% находок. Подобные закономерности выявлены и на участке, исследованном в бассейне р. Мичуг, в лесном покрове которого доминировали сосняки и березняки: 50% находок *L. pulmonaria* были сделаны в осиновых лесах, 30% – в еловых; находки в березняках немногочисленны (13,3%). В заказнике «Ветлужские старицы» *L. pulmonaria* в основном приурочена к липнякам неморально-бореальным (71,8%).

На исследованных участках *L. pulmonaria* встречалась на деревьях 10 видов (табл. 2), наибольшее разнообразие форофитов (7 видов) отмечено в «ядре» заповедника. Среди лесов разных типов высокое разнообразие форофитов (5 видов) зарегистрировано в ельниках и липняках крупнопапоротниковых «ядра» заповедника. В сосняках бореально-кустарничковых, ивняках высокотравных и сероольшаниках неморальных в бассейне р. Мичуг разнообразие форофитов низкое (1 вид). *L. pulmonaria* встречалась на стволах деревьев виргинильного, генеративного и сенильного онтогенетических состояний, а также на сухостое и валеже с корой; находок на оголенной мертвой древесине не отмечено.

Таблица 1 – Ценотическая приуроченность *L. pulmonaria*

на исследованных участках

Формация	Типы леса	Исследованные участки			
		1	2	3	4
Ельники	Ельники высокотравные	–	12	3	–
	Ельники крупнопоротниковые	73	27	–	–
	Ельники вейниковые	–	–	1	–
	Ельники неморально-бореальные	–	2	–	1
	Ельники боровые	–	1	–	–
	Ельники бореально-кустарничковые	4	6	2	–
	Ельники бореально-мелкотравные	19	20	2	2
	Ельники зеленомошные	–	2	–	–
	Ельники сфагновые	2	6	1	–
Сосн.	Сосняки бореально-кустарничковые	–	–	1	–
Липняки	Липняки крупнопоротниковые	43	–	–	–
	Липняки неморально-бореальные	–	–	–	24
	Липняки бореально-мелкотравные	6	–	–	1
Березняки	Березняки высокотравные	–	4	1	–
	Березняки крупнопоротниковые	14	–	–	–
	Березняки вейниковые	–	–	1	–
	Березняки неморально-бореальные	–	5	1	3
	Березняки бореально-мелкотравные	–	–	1	–
	Березняки боровые	–	2	–	–
Осинники	Осинники высокотравные	–	54	1	–
	Осинники крупнопоротниковые	1	–	–	–
	Осинники неморально-бореальные	–	21	3	2
	Осинники боровые	–	13	–	–
	Осинники бореально-мелкотравные	–	7	9	–
	Осинники бореально-кустарничковые	–	36	2	–
Ивн.	Ивняки высокотравные	–	–	1	–
Олс.	Сероольшаники неморальные	–	–	–	1
Окна в пологе древостоя		4	–	–	–
Всего:		166	218	30	34

Примечание. Исследованные участки 1 – «ядро» заповедника «Кологривский лес», 2 – окрестности кордона Сеха, 3 – бассейн р. Мичуг, 4 – «Ветлужские старицы». Сосн. – сосняки, Ивн. – ивняки (из *Salix caprea*), Олс. – сероольшаники.

На виргинильных деревьях с гладкой корой *L. pulmonaria* обнаружена в «ядре» заповедника (встречаемость 13,3%) и в районе кордона Сеха (2,7%). В «ядре» заповедника находки сделаны на виргинильных *T. cordata*, *U. glabra*, *A. platanoides*,

*S. aucuparia*, в районе кордона Сеха – на *P. tremula* и *S. aucuparia*. Также в «ядре» заповедника *L. pulmonaria* трижды отмечена на ветвях имматурных *P. abies*.

Таблица 2 – Число находок *L. pulmonaria* на деревьях разных видов на исследованных участках

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

Примечание. Названия участков см. в табл. 1

#### 4.2. Онтогенетическая структура популяций *L. pulmonaria*

В популяциях на всех исследованных участках преобладало вегетативное размножение, о чем свидетельствует высокая доля субпопуляций группы «прочие», участие фертильных и стерильных субпопуляций невелико, но значительно различалось между исследованными участками (рис. 2).

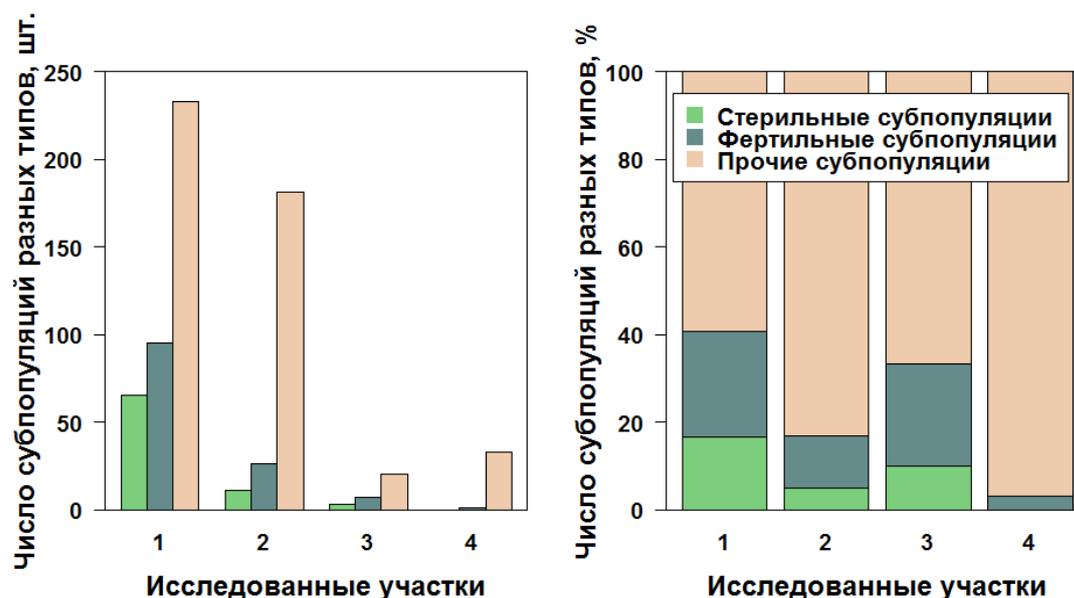


Рисунок 2 – Типы субпопуляций *L. pulmonaria* на исследованных участках. Номера участков см. табл. 1.

Результаты анализа таблиц сопряженности, выполненного для субпопуляций, исследованных на двух участках заповедника, выявили значимую связь между типом субпопуляции и участком, а также доминантом древостоя (Иванова, Терентьева, 2017). Показано, что фертильные субпопуляции значимо чаще встречались в «ядре» заповедника, в липняках, а в районе кордона Сеха, в осиновых лесах – значимо реже. Полученный результат показывает, что в малонарушенных сообществах выше вероятность размножения *L. pulmonaria* половым путем, что подтверждает имеющиеся литературные данные (Sillett et al., 2000). Стерильные субпопуляции значимо чаще встречались в ельниках «ядра» заповедника (где основной форофит *S. aucuparia*) и значимо реже – в осиновых лесах у кордона Сеха. Этот результат показывает, что малонарушенных лесах колонизация новых деревьев более успешна, чем в лесах с небольшой давностью антропогенных воздействий.

В целом результаты показывают, что наиболее устойчивой среди исследованных является популяция *L. pulmonaria* в «ядре» заповедника, что соответствует существующим представлениям о приуроченности этого вида к наименее нарушенным лесам.

## **Глава 5. Факторы, лимитирующие распространение *L. pulmonaria***

Ординационный анализ геоботанических описаний, выполненных на парных ПП, показал, что площадки с *L. pulmonaria* расположены равномерно по всему диапазону варьирования растительности и не образуют отдельной группы (рис. 3), что свидетельствует об отсутствии ярких ценотических и экологических особенностей у сообществ, в которых лишайник присутствовал (Иванова, 2015).

Попарные сравнения характеристик ПП, показали, что из 103-х анализируемых переменных только 4 значимо отличались на площадях с участием и с отсутствием лобарии легочной (Иванова, 2015). Так, в местах обитания *L. pulmonaria* в напочвенном покрове больше участие видов высокотравной ЭЦГ; ниже проективное покрытие древесного яруса и его абсолютная полнота; в составе древостоев меньше деревьев *Betula* spp. (рис. 4). 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

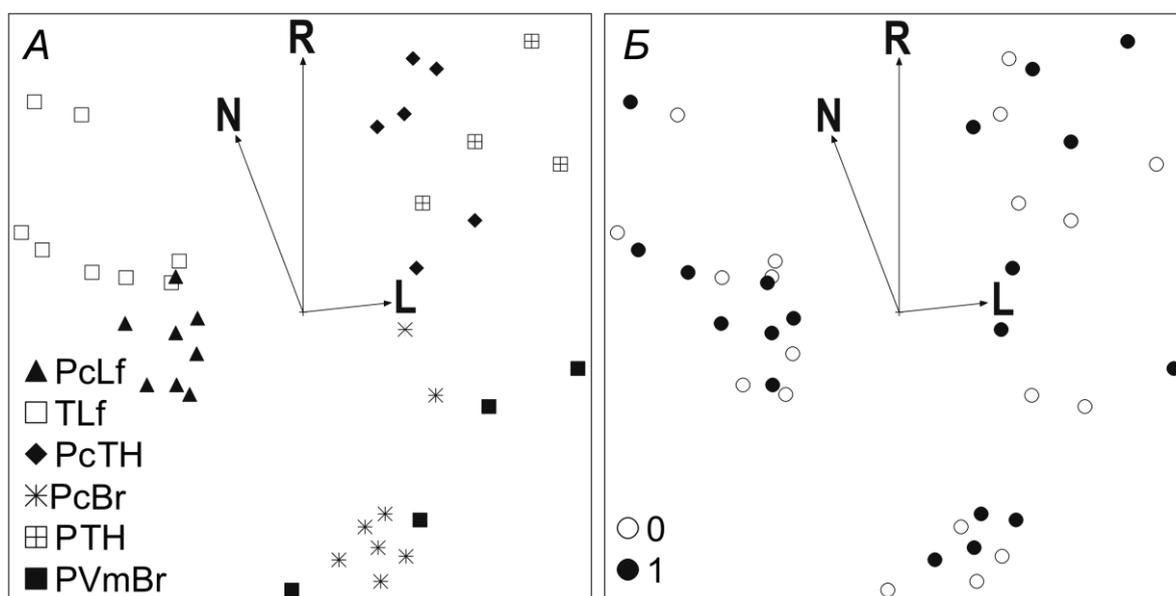


Рисунок 3 – Результаты неметрического многомерного шкалирования геоботанических описаний, выполненных в разных типах леса (А) на парных пробных площадях с присутствием и отсутствием *L. pulmonaria* (Б) На диаграммах приведены векторы экологических факторов, рассчитанные по шкалам Эллиенберга:

N – богатство почвы минеральным азотом, R – кислотность почвы,  
 L – освещенность. Типы леса: PcLf – ельники крупнопоротниковые,  
 TLf – липняки крупнопоротниковые, PcTH – ельники высокотравные,  
 PcBr – ельники бореально-мелкотравные, PTH – осинники высокотравные,  
 PVMBr – осинники кустарничково-бореально-мелкотравные.  
 Площадки с отсутствием (0) и присутствием (1) *L. pulmonaria*.

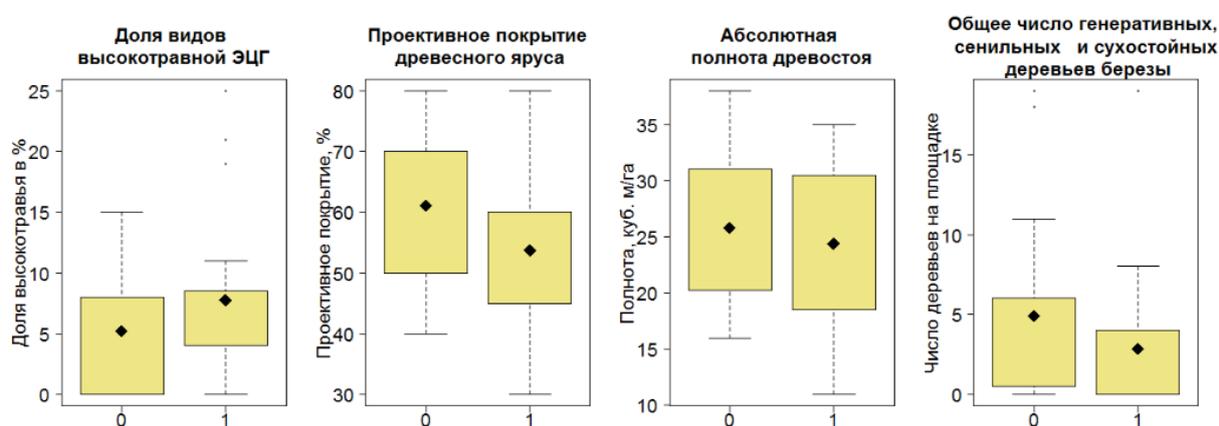


Рисунок 4 – Характеристики парных площадей, по которым значимо отличались места обитания *L. pulmonaria*. Площадки с отсутствием (0) и присутствием (1) *L. pulmonaria*.

старовозрастных лесов (Смирнова и др., 2004, 2006). Таким образом в исследованных сообществах с *L. pulmonaria* по сравнению с аналогичными сообществами, где этот вид отсутствовал, более ярко были выражены признаки, характерные для наименее антропогенно нарушенных таежных сообществ. Кроме того, низкая полнота и небольшое проективное покрытие древесного яруса косвенно свидетельствуют о более высокой освещенности в этих сообществах.

По данным описаний парных ПП проанализированы особенности форофитов *L. pulmonaria* (Иванова, 2015). Хотя лобария легочная способна заселять деревья разных онтогенетических состояний, начиная с виргинильного, результаты расчетов индекса избирательности Ивлева – Джекобса показали, что *L. pulmonaria* чаще встречается на более старых деревьях. Не обнаружено значимых различий между диаметрами форофитов *L. pulmonaria* и деревьев тех же видов, не заселенных ею. Однако, индекс избирательности, посчитанный в целом для всех видов деревьев, свидетельствует, что для этого вида лишайника особи деревьев большего диаметра более предпочтительны для заселения по сравнению с тонкоствольными особями. Таким образом, старые деревья большего диаметра более предпочтительны для заселения *L. pulmonaria*, чем молодые деревья меньшего диаметра.

## **Глава 6. Модельный прогноз динамики популяций *L. pulmonaria* в южнотаежных лесах с разным режимом лесопользования**

В имитационных экспериментах рассматривалось три сценария. Сценарий 1 имитировал естественную динамику лесных экосистем и возможен в случае заповедания территории или сохранения на лесосеках особо защитных участков (ОЗУ). Сценарий 2 имитировал сплошные рубки с сохранением всех деревьев, заселенных лобарией легочной (наиболее распространенный метод в Костромской области). Сценарий 3 имитировал добровольно-выборочные рубки с сохранением всех форофитов *L. pulmonaria*: в каждый прием рубки равномерно по площади изымались перестойные, ослабленные и отставшие в росте деревья. Единственным форофитом лобарии легочной в одновозрастных осиновых и еловых лесах, описания которых использованы в экспериментах, была осина. В условиях региона исследования *L. pulmonaria* заселяет осины, достигшие возраста 40 лет и старше

(Иванова, Терентьева, 2017). Результаты имитационных экспериментов показали, что во всех сценариях на всех ПП число пригодных для заселения деревьев – потенциальных форофитов (осин старше 40 лет), значительно уменьшается (рис. 5). Меньше всего потенциальных форофитов сохраняется в сценарии без рубок (вплоть до полного исчезновения пригодных для заселения осин). В сценариях с рубками потенциальные форофиты сохранялись в составе всех древостоев на всех ПП. Наибольшее число пригодных для заселения деревьев отмечено в осиновых лесах в сценарии с выборочными рубками (Иванова и др., в печати).

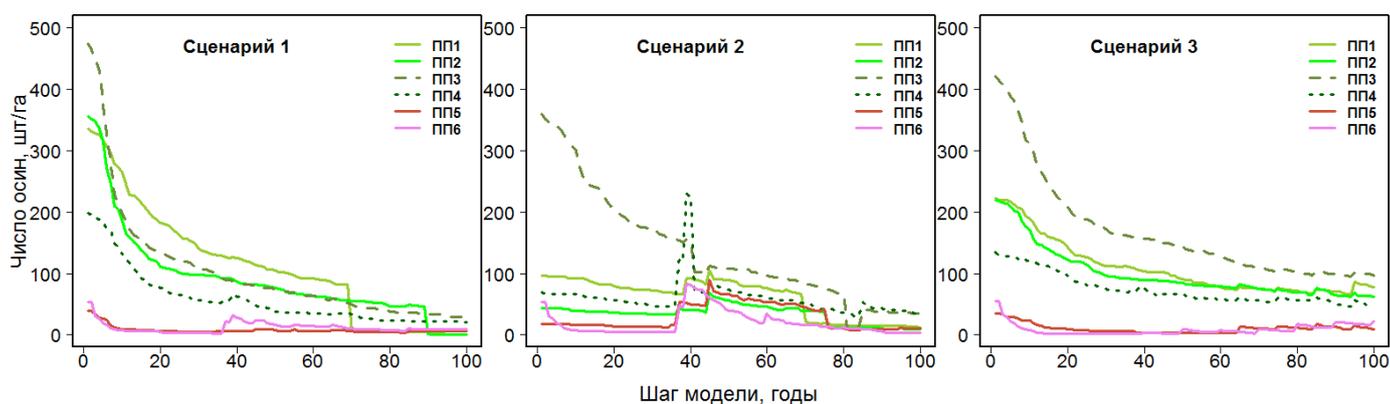


Рисунок 5 – Динамика численности потенциальных форофитов на пробных площадях (ПП) в имитационных экспериментах. ПП 1–4 – осинники, 5–6 – ельники.

Популяции деревьев в системе моделей EFIMOD рассматриваются как совокупности отдельных особей, имеющих точное положение в пространстве. Поэтому полученные данные позволяют оценить изменения расстояний между соседними потенциальными форофитами в ходе моделирования. Этот показатель определяет возможности успешного расселения *L. pulmonaria* на соседние деревья. На момент описания ПП подавляющее большинство талломов в исследованных субпопуляциях размножались вегетативно, талломы, размножавшиеся половым путем, обнаружены только на одном дереве. С учетом данных о низкой встречаемости фертильных субпопуляций в одновозрастных осиновых и еловых лесах (раздел 4.2), принято допущение, что все талломы в ближайшие 100 лет будут размножаться только вегетативно, максимальное расстояние распространения вегетативных диаспор принято за 35 м (Ockinger et al., 2005; Juriado et al., 2011). Анализ изменения расстояний между потенциальными форофитами в имитационных экспериментах

показал, что, несмотря на значительное снижение их численности с течением времени, расселение лобарии легочной теоретически возможно во всех исследованных осиновых лесах. В ельниках расстояния между соседними потенциальными форофитами во всех имитационных сценариях были выше по сравнению с осиновыми лесами, поэтому при заданных условиях эксперимента (без смены форофита) длительное самоподдержание *L. pulmonaria* в монодоминантных еловых насаждениях маловероятно.

## ВЫВОДЫ

1. Сопоставление разновременных данных информационной системы о находках *L. pulmonaria* показывает, что в начале XX века *L. 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 *L. pulmonaria* распространена неравномерно и приурочена к менее хозяйственно освоенной северо-восточной части региона.
3. В малонарушенных лесах «ядра» заповедника «Кологривский лес» *L. 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, *L. 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; *L. pulmonaria* встречается на деревьях разных онтогенетических состояний, в т. ч. на стволах виргинильных деревьев пяти видов и на ветвях имматурных особей *P. 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 *L. pulmonaria* размножается преимущественно вегетативно, но в малонарушенных сообществах высока вероятность полового размножения и чаще происходит заселение новых деревьев.

6. *L. 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 *L. pulmonaria* в результате уменьшения числа особей потенциальных форофитов при разных лесохозяйственных сценариях. Для прогнозирования динамики популяций *L. 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. Пушчинская шк.-конф. молодых ученых (Пушино, 21–26 апреля 2013 г.). – Пушино : 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 ценоотические 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. (Пушино, 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 (Пушино, 16–20 октября 2017 г.). – Пушино : ИФХиБПП РАН, 2017. – С. 95–97.