

*На правах рукописи*



**Обабко Роман Павлович**

**СОСТАВ И СТРУКТУРА ЭПИФИТНЫХ СООБЩЕСТВ  
С ДОМИНИРОВАНИЕМ МХОВ В УСЛОВИЯХ  
СРЕДНЕТАЁЖНЫХ ЕЛЬНИКОВ ЧЕРНИЧНЫХ**

1.5.15. Экология

**АВТОРЕФЕРАТ**

диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Санкт-Петербург

2023

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Федеральном исследовательском центре «Карельский научный центр Российской академии наук»

Научный руководитель

доктор биологических наук

**КРЫШЕНЬ Александр Михайлович**

Официальные оппоненты:

**ДЕГТЕВА Светлана Владимировна,**

доктор биологических наук, член-корреспондент РАН, Федеральное государственное бюджетное научное учреждение Федеральный исследовательский центр «Коми научный центр Уральского отделения Российской академии наук», директор

**БАИШЕВА Эльвира Закирьяновна,**

доктор биологических наук, Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Уфимский федеральный исследовательский центр Российской академии наук», главный научный сотрудник

Ведущая организация: Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Федеральный исследовательский центр «Кольский научный центр Российской академии наук»

Защита состоится 2 ноября 2023 года в 14:00 на заседании диссертационного совета 24.1.002.02, созданного на базе Федерального государственного бюджетного учреждения науки Ботанического института им. В.Л. Комарова Российской академии наук по адресу: 197022, г. Санкт-Петербург, вн.тер.г. муниципальный округ Аптекарский остров, ул. Профессора Попова, д. 2, литера В. Тел. (812)372-54-06, факс (812)372-54-43, адрес электронной почты: dissovet.24100202@binran.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке и на сайте Федерального государственного бюджетного учреждения науки Ботанического института им. В.Л. Комарова Российской академии наук,  
<https://www.binran.ru/dissertatsionnyye-sovety/dissovet-02/>

Автореферат разослан «   » \_\_\_\_\_ 2023 г.

Ученый секретарь

диссертационного совета

доктор биологических наук

Лянгузова Ирина Владимировна

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность.** Мохообразные являются важной частью экосистем, участвуя в круговороте биогенных элементов и внося значительный вклад в биоразнообразие. Разнообразие эпифитных мохообразных в различных регионах в бореальной зоне колеблется от 30–60 видов, достигая 140 – в зоне широколиственных лесов (Mežaka et al., 2008; Tarasova et al., 2017; Рыковский и др., 2020; Обабко, Тарасова, 2021). В бореальных лесах на стволах и в кронах деревьев сухая биомасса мохообразных может достигать 9 кг (Ellyson, Sillett, 2003; Nembre et al. 2021).

Являясь пойкилогидрическими организмами, влажность тела которых зависит от окружающих их условий, мхи и печёночники, с одной стороны, выступают как чуткие индикаторы условий среды, а с другой – демонстрируют разнообразие адаптационных приспособлений, позволяющих им занимать различные экологические ниши, включающие как оптимальные, так и экстремальные условия обитания (Glime, 2007). Все это делает эпифитные сообщества мохообразных индикаторами изменений среды (Mežaka et al., 2012; Ezer et al. 2017, Тарасова, 2017, Обабко и др., 2017; Обабко, Тарасова, 2018; и др.), что особенно актуально в условиях меняющегося климата и усиливающегося антропогенного влияния, а также может использоваться при классифицировании растительных сообществ (Баишева, Соломещ, 1994; Barkman, 1958; Mucina, et al., 2016; Баишева и др., 2015 и др.). При этом вопросы структуры эпифитных моховых сообществ остаются относительно мало изученными (Billings, Drew 1938; Cain, Sharp, 1938; Barkman, 1958; Ashton, 1986; Исакова, 2009; Sagar, Wilson, 2009; Ezer et al. 2019 и др.). Значимость изучения распределения видов мохообразных вдоль градиентов экологических факторов не раз поднималась в литературе (Slack, Glime 1985; Slack 1990) и зафиксирована в обзоре, посвящённом фундаментальным вопросам бриологии (Patiño et al., 2022), где данная проблема включена в список 50 вопросов, ответы на которые предстоит найти в будущем. Следует также отметить, что динамичные и небольшие по размерам эпифитные обрастания могут рассматриваться как модельный объект для исследования механизмов развития и устойчивости растительных сообществ (Billings Drew 1938; Cain, Sharp, 1938; Ashton, 1986; Isakova, 2009; Putna, Mežaka, 2012; Mežaka 2014; Tarasova et al., 2017; Rykovskij et al., 2020; Obabko, Tarasova, 2021 и др.).

**С целью** исследовать состав и структуру моховых эпифитных сообществ в среднетаёжных ельниках решались следующие **задачи**:

- 1) Выявить видовой состав эпифитных мхов среднетаёжных лесов.
- 2) Исследовать факторы, определяющие пространственную структуру эпифитных моховых синузий на уровне фитоценоза.

3) Исследовать структуру и динамику эпифитных моховых обрастаний основных лесообразующих пород в условиях ельников черничных.

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

1) Внешняя и внутренняя структура эпифитных сообществ (обрастаний) на стволах определяются, главным образом, влажностью поверхности ствола и окружающего воздуха, которые в свою очередь зависят от параметров древостоя (состав, полнота, средний возраст), форофита (вид, положение в лесном сообществе, возраст, диаметр ствола, размер кроны) и условий конкретного местообитания (экспозиция, угол наклона, сквозистость).

2) Влажность местообитания эпифитного сообщества в сочетании с другими факторами (освещённость, рН коры) создают набор экологических условий, определяющих сочетание видов и их положение на стволе.

3) Структура эпифитных обрастаний закономерно изменяется при одновременном влиянии внешних (возрастные изменения параметров форофита) и внутренних (изменение условий местообитания эпифитами) факторов.

#### **Научная новизна.**

Обобщены данные по видовому составу эпифитов для подзоны средней тайги на территории Карелии. Предложены методы описания эпифитного покрова, позволяющие более подробно исследовать эпифитный покров на уровне лесного фитоценоза и на стволах отдельных деревьев. Для среднетаёжных ельников исследованы закономерности формирования эпифитных обрастаний на стволах осины (*Populus tremula* L.) и ели (*Picea abies* (L) H.Karst.), и впервые, получены данные о строение эпифитного покрова данных пород.

#### **Практическая значимость.**

Результаты исследований могут быть использованы в природоохранной деятельности – обосновании организации особо охраняемых территорий, ведении красных книг, выделении особо ценных лесных участков при отводах леса в рубку. Полученные результаты важны для обоснования экологически ориентированного лесопользования.

#### **Участие в темах и проектах.**

Для подготовки диссертации был получен грант РФФИ «Закономерности формирования эпифитного покрова на стволах основных лесообразующих пород среднетаёжных ельников» (2020–2022 гг., рук. Крышень А.М., №20-34-9003120). Кроме этого, при подготовке диссертации проводились исследования эпифитного покрова по темам «Комплексное исследование факторов продуктивности таёжных лесов» (2021–2025 гг., рук. Крышень А.М., Минобрнауки России, FMEN-2021-0018), RETROFOR – «Лесоводство, ориентированное на сохранение лесной среды, как инструмент устойчивого лесопользования в регионе» (2020–2025 гг., рук. Шорохова Е.В., грант KONE FOUNDATION,

Финляндия); ECODIVE – «Разнообразные и чистые леса – успешная биоэкономика» (2019–2023 гг., рук. Геникова Н.В., грант Karelia CBC Programme); грант РФФИ (20-34-9003120 Аспиранты).

#### **Апробация.**

Основные результаты диссертационной работы представлены на: Всероссийских научных конференциях с международным участием, обучающихся и молодых учёных (Петрозаводск, 2015, 2016, 2017); IV съезде микологов России (Москва, 2017); Всероссийской научной конференции с международным участием «Старовозрастные леса: состояние, динамика, экосистемные услуги» (г. Петрозаводск, 11–15 сентября 2017 г.); Всероссийской научной конференции с международным участием «Актуальные вопросы изучения и сохранения растительного мира Арктики и горных районов» (г. Апатиты, 23–27 августа 2021 г.); Всероссийской научной конференции с международным участием «Российская геоботаника: итоги и перспективы» (к 100-летию Отдела геоботаники БИН) (г. Санкт-Петербург 26–30 сентября 2022).

#### **Личный вклад автора.**

Автор лично принимал участие в экспедиционных исследованиях и сборе полевого материала, выполнил камеральную, статистическую обработку данных, интерпретацию и обобщение результатов, сформулировал выводы.

**Публикации.** По теме диссертации опубликовано 12 научных работ, в том числе 6 в журналах, включенных в список ВАК РФ, из них 4 индексируются в базах Web of Science, Scopus.

#### **Объем и структура работы.**

Диссертация состоит из введения, семи глав, заключения, списка цитируемой литературы, включающего 294 публикаций, в том числе 211 на иностранных языках. Текст изложен на 142 страницах, содержит 74 рисунка и 9 таблиц, одного приложения на 66 страницах.

#### **Благодарности.**

Автор выражает благодарность д.б.н. В.Н. Тарасовой, вдохновителю и организатору исследований эпифитного покрова, руководителю проектов и экспедиций, в рамках которых была собрана часть материала диссертации. Выражаю глубокую признательность к.б.н. М.А. Бойчук, к.б.н. Е.А. Боровичёву и к.б.н. А.И. Максимову за консультации и помощь в определении видов мхов. Выражаю благодарности сотрудникам ИЛ КарНЦ к.б.н. Н.В. Гениковой, к.с.-х.н. С.А. Мошникову, к.с.-х.н. А.Н. Пеккоеву, к.б.н. И.В. Ромашкину, А.В. Кикеевой, а также к.б.н. Р.В. Игнатенко, к.б.н. А.А. Игнатенко, Л.А. Михайловой, О.Д. Рудометовой, принимавшим непосредственное участие в организа-

ции и проведении совместных полевых работ, а также за их ценные комментарии и советы. Автор выражает благодарность научному руководителю д.б.н. А.М. Крышеню за всестороннюю помощь в проведении исследований и подготовке диссертации.

## СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

### ГЛАВА 1. ЭПИФИТНЫЙ ПОКРОВ БОРЕАЛЬНЫХ ЛЕСОВ (обзор литературы)

В научной литературе нет однозначного трактования некоторых ключевых понятий и терминов, используемых в диссертации, поэтому мы посчитали необходимым обозначить своё их понимание. Эпифиты – растения, которые произрастают на других растениях, не паразитируя на них (Мирбел, 1815).

Эпифиты разделяются на три группы: облигатные эпифиты, >95 % всех особей в определённом регионе, произрастают эпифитно; случайные эпифиты, >95 % всех особей в регионе, произрастают наземно; факультативные эпифиты, занимают промежуточное положение между двумя другими группами (Ibisch, 1996). При выделении видов облигатных эпифитов мы учитывали их местообитания в исследуемом регионе – подзона средней тайги на территории Карелии, понимая, что в других климатических условиях виды могут осваивать другие местообитания.

В фитоценологии нет единого подхода к понятию «**растительное сообщество**». При исследовании эпифитных обрастаний отдельных деревьев мы принимаем его более широкое понимание (Уиттекер, 1980; Ипатов, Кирикова, 1997 и др.): сообщество – это система организмов, живущих совместно и объединённых взаимными отношениями друг с другом и со средой обитания. Термин «эпифитное сообщество» (epiphyte community) широко представлен в научной литературе (Johansson, 1974; Wolf, 1993; Hietz and Hietz-Seifert, 1995; Журавлева, 2004; Рябинцева, 2006; Еськов, 2013; Яцына, 2013; Еськов и др., 2015, 2020 и многие др.).

В главе кратко изложена история изучения эпифитного покрова бореальных лесов и обсуждены факторы окружающей среды, влияющие на эпифитные сообщества и динамику эпифитных сообществ.

### ГЛАВА 2. ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Работы проводились на территории Республики Карелия, в Пужоском, Прионежском, Кондпожском и Медвежегорском районах Карелии в 2013-2022 годах.

Для решения поставленных задач исследования проводились на разных уровнях организации лесного фитоценоз. Для исследования влияния характеристик сообщества и дерева на эпифитный покров осины были заложены 19

пробных площадей размером 100x100 м в сообществах, относящихся к эколого-динамическому ряду восстановления ельников черничных, с возрастом от 80 до 450 лет.

Для исследования пространственного размещения эпифитов применено два подхода. Первый – это исследование вдоль трансект изменения состава и строения эпифитных обрастаний на краю леса (внутри экотонного комплекса от границы 90-летнего ельника и 35-летнего осинового насаждения) в окрестностях деревни Падозеро. На первой пробной площади с породным составом 67E17B16Oc+C было исследовано 8 деревьев осины (*Populus tremula* L.), и на второй пробной площади с породным составом 77E12B6Oc5C – 40 деревьев ели (*Picea abies* (L.) H.Karst.)

Второй подход – это исследование пространственного расположения деревьев с конкретными видами эпифитов на пробной площади. Исследования проводились на постоянной пробной площади размером 25 x 55 м, расположенной на территории заповедника «Кивач» в ельнике черничном с давностью нарушения 170 лет. Было исследовано 50 деревьев, из которых 8 берёз (*Betula* sp.), 1 осина (*Populus tremula*) и 41 ель (*Picea abies*). Исследования структуры моховых обрастаний на отдельных деревьях осины (*Populus tremula*) проводились на указанных выше постоянных пробных площадях (кроме 1 дерева, которое было описано вне пробных площадей). На двух деревьях осины (*Populus tremula*) диаметром больше 60 см были установлены датчики (логгеры) влажности и температуры TR-2V (по 6 шт. на дерево).

Для исследования эпифитного покрова стволов деревьев выбирались живые свободностоящие деревья, с ненарушенной корой.

Нами было использовано три метода исследования эпифитного покрова.

**Первый метод** – это классический метод описания эпифитных обрастаний при помощи рамки, размером 25 x 25 см. При данном методе описание эпифитного покрова проводят на стволах деревьев, выбранных в случайном порядке. В описаниях регистрируются общее проективное покрытие, число видов, покрытие и встречаемость отдельных видов.

**Второй метод** – детальное описание обрастания ствола дерева с 0 см до 150 см. При данном методе мы регистрировали эпифитный покров на дереве методом сплошного учёта (с фотографированием каждого квадратного дециметра), от основания ствола и до высоты 1.5 м. Для повышения точности описания у ствола каждого дерева определялась самая низкая точка комля, которая служила точкой отсчёта (как 0 см от поверхности земли), от неё с помощью лазерного нивелира и мерной ленты отмерялись 50, 100 и 150 см. Вдоль каждой горизонтально закреплённой ленты с шагом 10 см от северной экспозиции против часовой стрелке закладывались тонкие металлические линейки по 50 см каждая, и внутри получившегося прямоугольника (10 x 50 см) делались

пять измерений угла наклона и фотография эпифитного покрова с помощью зафиксированного фотоаппарата (встроенного в смартфон). Фотография делалась таким образом, чтобы в кадр попала вся площадка по ширине. Таким образом, весь описываемый участок дерева разбивался на равные квадраты 10x10 см (у основания из-за большой сбежистости комля, ширина площадок может увеличиваться, а на молодых деревьях в нескольких случаях в размер квадрата сокращался до 8x10 см в связи с малым диаметром дерева), количество которых зависело от диаметра дерева и варьировало от 45 на молодых деревьях до  $\geq 400$  шт. (на старых деревьях с большой окружностью ствола).

**Третий метод** заключался в фиксации линейных размеров куртин в вертикальной проекции с четырёх сторон света, с регистрированием угла наклона прямой части ствола, и таксационными характеристиками дерева. (Szcawinski, 1953; Degtyareva, 2012). Измерение линейного размера куртины мха происходило путём фиксации высоты над землей, где вид начинает встречаться (нижняя граница куртины), и где заканчивает встречаться (верхняя граница куртины). Учитывались только сплошные обрастания, единичные растения (талломы), которые могут быть встречены на большей высоте ствола не учитывались.

Объем проанализированного материала. В ходе работы были созданы базы данных для каждого метода описания, которые включали в себя проективное покрытие конкретного вида, угол наклона, таксационные характеристики дерева, а для полного описания эпифитного покрова (второй метод) ещё и координаты описания на стволе дерева. Объем данных, проанализированных в работе, представлен в таблице 1.

Таблица 1. Объем исследованного материала.

Тип данных	Метод описания эпифитного покрова		
	Метод учётных площадок	Полное описание эпифитного покрова	Метод трансект на стволе
Число пробных площадей	19	5	4
Число исследованных деревьев	169	15	108
Число описаний (площадок) эпифитного покрова	1348	2500	432

При исследовании влияния внешних факторов на характеристики эпифитного покрова применялся метод средних. При данном методе наблюдаемый диапазон фактора разбивался на интервалы, внутри которого для каждой характеристики эпифитного покрова рассчитывались средняя арифметическая



и стандартная ошибка средней. Количество групп определялось по правилу Герберта Стёрджеса (1926):

$$k=1+3.32*\log (n),$$

где  $k$  – число групп;  $n$  – объем выборки.

Сравнение групп, данных между собой проводилось с помощью дисперсионного анализа (непараметрический критерий Краскела-Уолиса). Кроме того, для выявления связи изменения обилия эпифитных видов с удалением от границы двух лесных сообществ вглубь ельника применялся корреляционный анализ (непараметрический критерий Спирмена).

Для проверки гипотезы о наличии и форме связи между зависимой переменной ( $Y$ ) и независимым фактором ( $X$ ) использовали следующие уравнения, общепринятые в экологических исследованиях (Методы изучения..., 2002):

1. линейное  $y= a \cdot X+b$ ;

2. затухающей экспоненты  $y = C \cdot (1-e^{-\lambda \cdot X})$

Для исследования пространственного распределения деревьев на пробной площади были закартированы все деревья при помощи буссоли и ультразвукового дальномера DME Haglof. Для каждого дерева фиксировались: вид, высота, диаметр, угол наклона ствола с четырёх сторон света. Угол наклона регистрировался при помощи угломера в телефоне Samsung galaxy a52. Для статистического анализа пространственного распределения деревьев, мы применили функцию  $J(r)$  (Van Lieshout and Baddeley, 1996), реализованную в пакете Spatstat (Baddeley et al., 2015) в среде R. Данная функция была выбрана, так как она лучше работает на локальном масштабе, что позволяет выявить агрегацию (Савельев и др., 2014). Функция  $J(r)$  стационарного точечного процесса определяется, как  $J(r) = (1-G(r)) / (1-F(r))$ , где  $G(r)$  — функция распределения расстояний до ближайших соседей точечного процесса, а  $F(r)$  — функция пустого пространства, т.е. вероятность встречи точки от случайного пустого пространства.

Для метода ординации был применён метод неметрического многомерного шкалирования (NMDS), реализованного в пакете Vegan в среде R. Для презентации данных и создания графиков применялись пакеты в среде R: ggplot2 (Wickham, 2016), ggpubr (Kassambara, 2020), spatstat, ggriodes, GGally, Vegan и др.

В автореферате названия видов приводятся, согласно списку мхов Европы, Мадронезии и Кипра (Hodgetts et al., 2020). Полные названия видов с авторами – в тексте диссертации.

### ГЛАВА 3. ВИДОВОЙ СОСТАВ ЭПИФИТНЫХ МХОВ В ПРЕДЕЛАХ СРЕДНЕЙ ТАЙГИ НА ТЕРРИТОРИИ ВОСТОЧНОЙ ФЕННОСКАНДИИ

В диссертации приводится аннотированный список мхов Восточной Финноскандии, созданный на основании личных сборов автора и литературных данных, представленных в основном работами карельских исследователей М.А. Бойчук и А.И. Максимова.

На территории Республики Карелия стволы живых деревьев выступают местообитанием для 11.6 % всех видов мхов региона (60 видов из 513). Наибольшее видовое разнообразие отмечено на стволах *Populus tremula* (56 видов), *Betula* spp. – 20 видов, и на *Picea abies* – 18 видов. Среди всех обнаруженных видов мхов 3 включены в Красную книгу Карелии (*Eurhynchium angustirete* 3 (VU), *Neckera pennata* – 3 (NT) и *Nyholmiella gymnostoma* – 3 (NT)); 10 видов считаются индикаторами биологически ценных лесов (*Eurhynchiastrum pulchellum*, *Eurhynchium angustirete*, *Homalia trichomanoides*, *Isothecium alopecuroides*, *Mnium stellare*, *Neckera pennata*, *Nyholmiella gymnostoma*, *N. obtusifolia*, *Plagiomnium drummondii*, *Pylaisia selwynii*), облигатными эпифитами являются 7 видов (*Lewinskya elegans*, *Neckera pennata*, *Nyholmiella obtusifolia*, *N. gymnostoma*, *Pylaisia polyantha*, *P. selwynii*, *Ulota intermedia*).

### ГЛАВА 4. СТРУКТУРА ЭПИФИТНОГО МОХОВОГО ПОКРОВА ЕЛЬНИКА ЧЕРНИЧНОГО

Исследования структуры эпифитного покрова ельника черничного проведены двумя способами: на границе 90–летнего ельника черничного и 35–летнего осинника разнотравного, а также на постоянной пробной площади, где были закартированы все деревья и на каждом из них проведено описание эпифитного покрова.

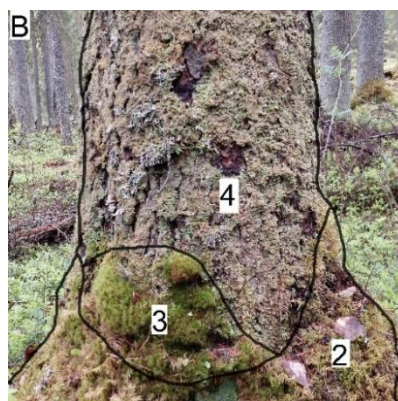
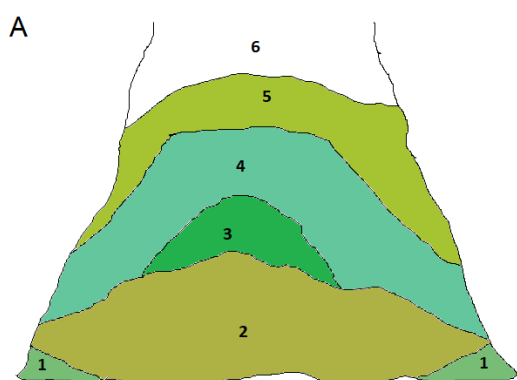
Среди всех изученных видов только *Dicranum fuscescens* показал групповое размещение в ельнике черничном, распределение других изученных видов значимо не отличается от случайного. Групповое размещение *D. fuscescens* схоже с размещением облигатных эпифитов, для которых деревья являются «островами» в понятии Макарттура (Тарасова, 2017; Patino et al., 2018 и др.). Распределение видов на пробной площади, которое не отличается от случайного, обусловлено тем, что это факультативные эпифиты и их экологическая амплитуда достаточно широка, что позволяет расти им на большом количестве субстратов, в том числе на почве и валеже.

Выявлена взаимосвязь протяжённости куртин эпифитных мхов и лишайников на стволах *Picea abies* вдоль градиента с удалённостью от границы двух лесных сообществ вглубь ельника. При удалении от края леса линейные размеры куртин *Cladonia* spp. снижалась с 13,5 (+/- 0,816 SD) см на краю леса до

6,5 (+/- 1.271 SD) см в глубине леса ( $p < 0,001$ ), линейные размеры куртин *Lepraria* sp., напротив, с продвижением в глубь леса увеличивались с 0 до 6,2 (1.145 SD) см ( $p < 0,001$ ). Линейные размеры куртин всех мохообразных также увеличивались при продвижении в глубь леса, с 0,5 (+/- 0.284 SD) до 1,8 (0.376 SD) см ( $p < 0,003$ ), при этом общее покрытие эпифитов практически не менялось. Лесная опушка по сравнению с лесом характеризуется как более светлое и, как следствие, сухое местообитание (Gignac Dale, 2005). Таким образом, наши исследования подтвердили закономерность, что на опушке леса преобладают более засухоустойчивые виды, такие как *Cladonia* spp. (Lesica et al., 1991), в то время как более влаголюбивые виды (мохообразные) достигают большей протяжённости по стволу в глубине леса (Caners et al., 2010).

## ГЛАВА 5. СТРУКТУРА И ДИНАМИКА ЭПИФИТНОГО ПОКРОВА *PICEA ABIES*

В главе рассмотрены зависимости линейных размеров куртин эпифитных мохообразных и лишайников от угла наклона ствола и от друг друга, а также приводится описание теоретического («идеального») эпифитного покрова ели в среднетаёжном ельнике черничном. На елях большого диаметра (>50 см) в достаточно увлажнённых условиях эпифитный покров имеет схожие между собой черты, его структура схематично представлена на рис. 1А, пример реального дерева на рис. 1 В. В нижней части отрицательно наклонённой части ствола произрастает *Plagiothecium* sp. (1), в самом основании на положительно наклонённых участках разрастаются крупные виды, такие как *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens* и др. (2). Над ними, как правило, растут представители рода *Dicranum* (3), выше – лишайники рода *Cladonia* (4), над которыми может расти печёночный мох *Ptilidium pulcherrimum* (5). Как правило, на этом структура мохового покрова заканчивается, и выше *Ptilidium pulcherrimum* мохообразные не встречаются, а в зоне (6) в зависимости от условий местообитания могут произрастать лишайники, такие как *Coniocybaceae*, *Hypogymnia physodes* и другие, либо данная зона может быть



свободна от эпифитов. Протяжённость сплошного эпифитного покрова в зависимости от условий местообитания варьирует от 0 до  $\geq 200$  см, но, как правило, не превышает 50 см.

Рис. 1. Схема структуры эпифитного покрова ствола ели обыкновенной (*Picea abies*) (А) и реальное дерево ели (*Picea abies*) (В). Обозначения в тексте.

## ГЛАВА 6. СТРУКТУРА ЭПИФИТНОГО ПОКРОВА *POPULUS TREMULA*

Исследования эпифитного покрова на стволах осины (*Populus tremula*) выполнялись двумя методами, направленными на решение разных задач. Одной из задач было сравнение методических подходов. **Первый метод (метод учётных площадок)**, благодаря возможности выполнить с его помощью описание на большом количестве деревьев, на большом количестве пробных площадей, подходит для изучения влияния макро- и мезофакторов (давность нарушения, доля ели, параметры дерева) внешней среды на эпифитный покров, но не так точен при изучении микрофакторов (угол наклона, радиус кроны и т.д.). **Второй метод (метод полного описания)** направлен на исследование структуры эпифитного сообщества, подходит для изучения факторов, связанных с форофитом. Объем полученных данных представлен в табл. 1.

На рис. 2 представлены карты распределения числа видов мохообразных на шести деревьях разного диаметра. Отчётливо видны полосы повышенного видового разнообразия на больших деревьях (рис. 2 С), расположенные в средней (по высоте) части эпифитного покрова (той его части, в которой доминируют мхи). На деревьях среднего диаметра (рис. 2 В) полосы повышенного видового разнообразия менее заметны и расположены ниже по стволу. На деревьях малого диаметра (рис. 2 А), где эпифитный покров находится на начальных этапах формирования, описания с наибольшим числом видов расположены у самого основания ствола.

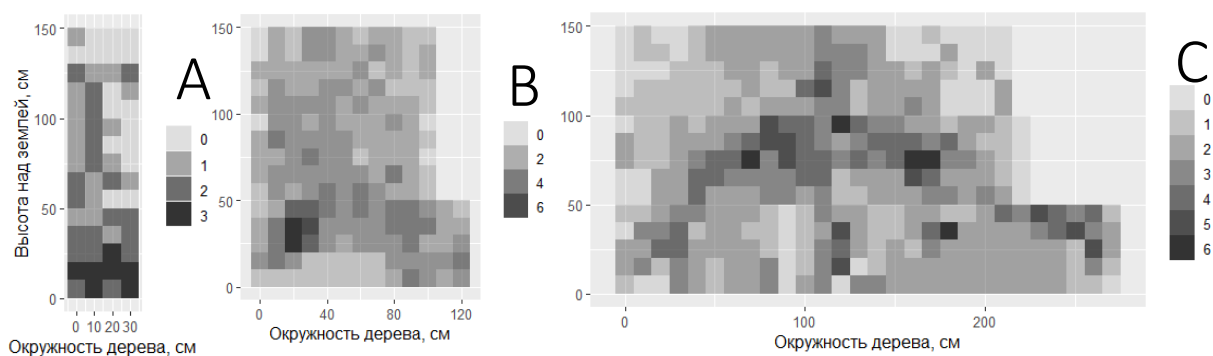


Рис. 2. Число видов мхов на стволах осин разного диаметра: А – малый, В – средний, С – большой диаметр ствола осины (*Populus tremula*).

Таким образом, с увеличением диаметра ствола, т.е. с увеличением возраста *Populus tremula*, происходит формирование особой структуры мохового

обрастания с зоной максимального видового разнообразия в средней – переходной от наиболее влажной (приземной) зоны к наиболее сухой зоне, где обитают накипные лишайники родов *Phlyctis*, *Ochrolechia* и многие другие. На высоте 1.5–2 м ствола осины (*Populus tremula*) наблюдается смена доминирования видов и изменение структуры сообщества на градиенте влажности, а также повышенное видовое разнообразие, свойственное экотонным зонам.

### Распределение факторов вдоль ствола

Метеоданные по большому дереву *Populus tremula* из ельника черничного с давностью нарушения 170 лет в заповеднике «Кивач» представлены в табл. 2. Представленные данные отчётливо демонстрируют основной тренд изменения влажности на стволе дерева, а именно северная сторона влажнее и холоднее южной, и чем выше от уровня земли, тем суше и теплее становятся местообитания эпифитов. Таким образом наиболее прохладные и влажные условия складываются у основания ствола с северной стороны, а наиболее тёплые и сухие на высоте 100-150см с южной стороны.

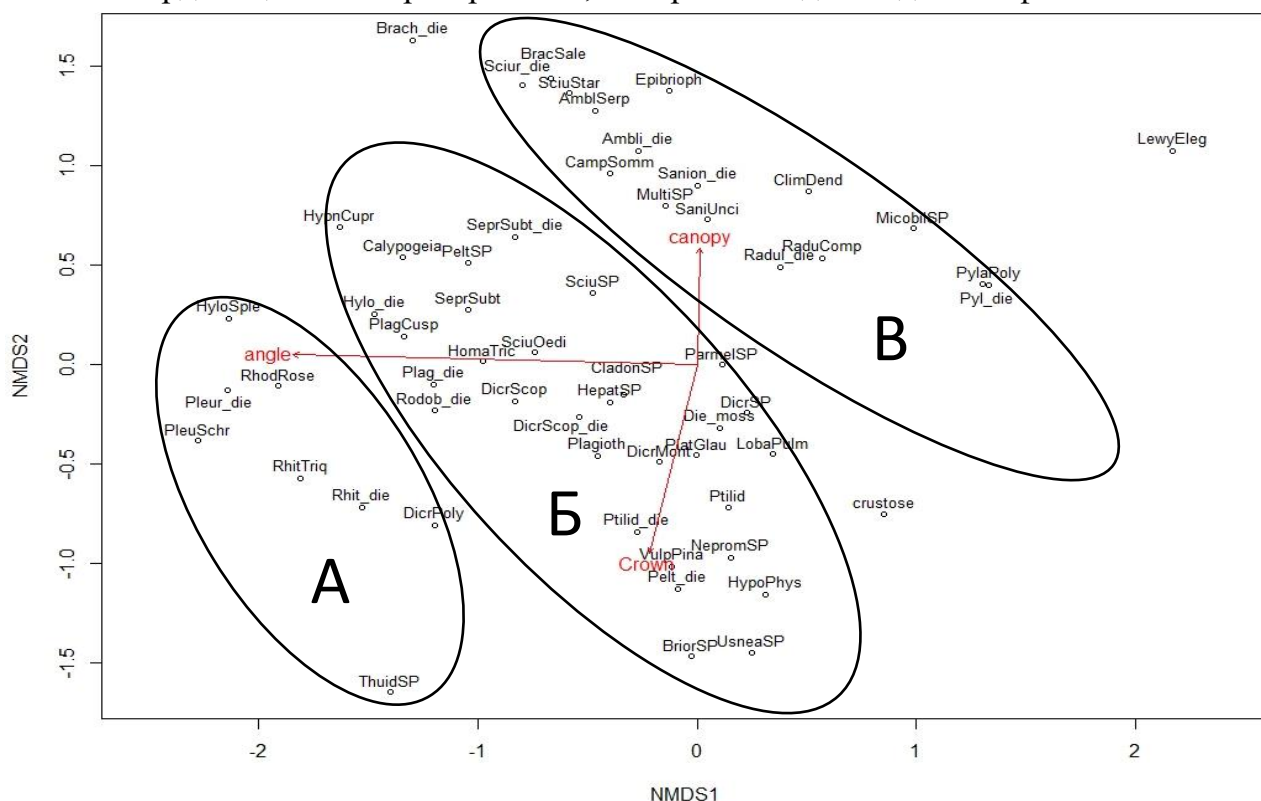
Таблица 2. Показатели температуры и влажности на большом дереве осины (*Populus tremula*) в ельнике черничном с 26 июня по 26 июля 2022 года.

Показатели		Северная сторона			Южная сторона		
		высота регистрации, см					
		10	75	150	10	75	150
Влажность, %	мин	34.00	31.85	30.61	23.39	14.51	17.34
	макс	100.00	100.00	100.00	100.00	93.63	100.00
	сред- нее	74.21	72.96	70.32	72.78	69.49	68.24
Температура, °C	мин	6.22	6.87	6.10	7.43	6.34	6.45
	макс	35.31	36.96	35.24	39.18	42.29	41.90
	сред- нее	19.64	19.62	19.85	19.64	20.34	20.45

По данным ординации по всем (15) деревьям осины (*Populus tremula*) (рис. 3) на которых проведено полное описание эпифитного покрова, выделено 3 группы эпифитного покрова, которые разделены вдоль градиента предположительно влажности. Каждая группа, при этом, вытянута вдоль предположительно градиента освещённости. Первая группа (рис. 3 А) представлена крупными эпигейными видами, данная группа появляется на деревьях не сразу, а только после создания на стволе дерева необходимого уровня увлажнения. Вторая группа (рис. 3 Б) видов растёт в средней части эпифитного сообщества на больших деревьях или у самой границы почвы на молодых деревьях. Она вносит основной вклад в биоразнообразии, занимая при этом сравнительно не-

большую площадь. Представители третьей группы видов (рис. 3 В), как правило, растут в верхней части эпифитного сообщества и/или заполняют собой прорывы эпифитного покрова.

Рис. 3. Ординационное пространство, построенное для видов эпифитов на стволах



15 деревьев осины (*Populus tremula*).

Обозначения: angle – угол наклона дерева в описании, Crown – радиус кроны над описанием, canopy – сквозистость. А – эпигейные виды, слагающие покров у самого основания ствола; Б – виды, занимающие промежуточное положение на стволе, и вносящие основной вклад в биоразнообразие; В – виды, произрастающие на верхней границе эпифитного сообщества, и/или произрастающие в прорывах эпифитного покрова. Сокращенные названия видов приведены на рис. 6.

Наибольшие значения покрытия в эпифитном покрове имеют крупные эпигейные виды, такие как *Hylocomiadelphus triquetrus* и *Hylocomium splendens*, и накипные лишайники, среди которых доминирует *Phlyctis argena* (рис. 4).

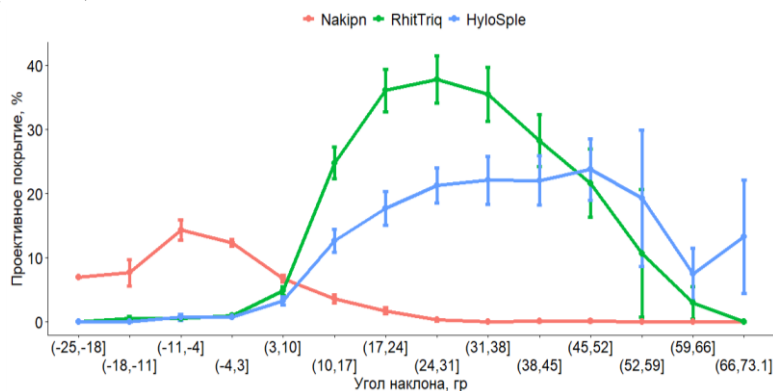


Рис. 4. Изменение эпифитного покрова вдоль градиента угла наклона ствола осины (*Populus tremula*) Сокращения: Nakipn – накипные лишайники, RhitTriq – *Hylocomiadelphus triquetrus*, HyloSple – *Hylocomium splendens*.

Группа средних по размеру мхов, *Plagiomnium cuspidatum*, *Sanionia uncinata*, *Pylaisia polyantha*, *Radula complanata*, *Pseudoamblystegium subtile* (рис. 5), достаточно ярко демонстрирует разделение видов по экологическим нишам. Не являясь видами с наибольшим покрытием в эпифитном покрове и занимая в некотором роде подчинённое положение, они «делят» свободное от доминантов пространство.

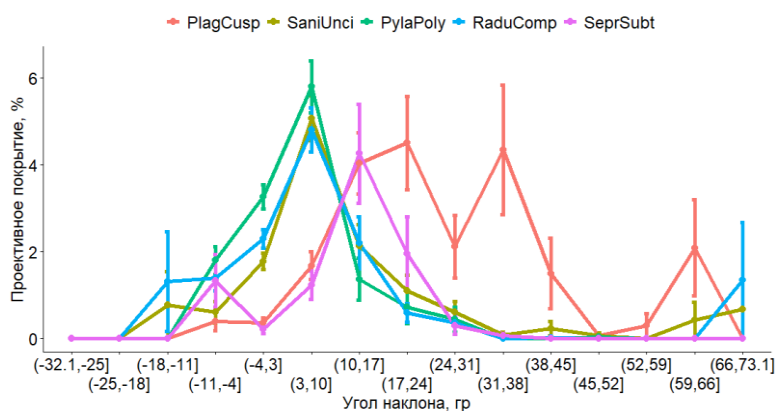


Рис. 5. Изменение эпифитного покрова на градиенте угла наклона ствола. Сокращения: PlagCusp – *Plagiomnium cuspidatum*, SaniUnci – *Sanionia uncinata*, PylaPoly – *Pylaisia polyantha*, RaduComp – *Radula complanata*, SeprSubt – *Pseudoamblystegium subtile*.

Распределение оптимумов всех исследованных видов эпифитного покрова относительно угла наклона ствола дерева осины (*Populus tremula*) демонстрирует расхождение экологических ниш видов вдоль градиента фактора (рис. 6).

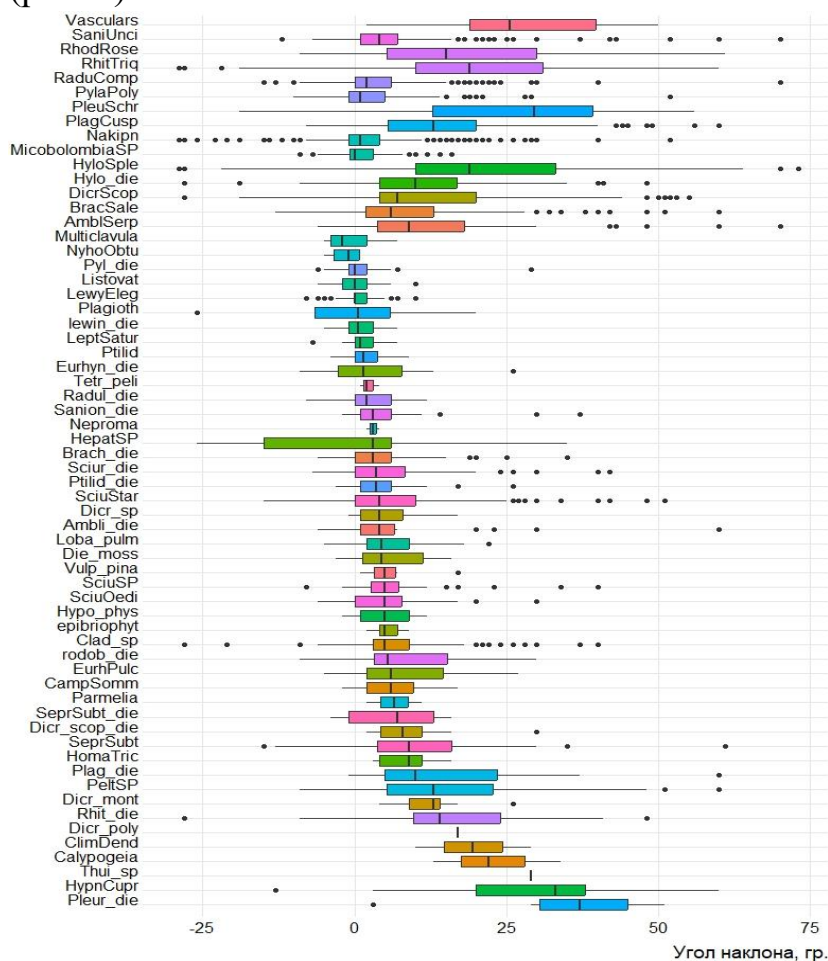


Рис. 6. Встречаемость видов эпифитного покрова в зависимости от угла наклона ствола. Сокращения: Vasculars – сосудистые растения, Nakipn – накипные лишайники, HepatSP – печёночники, кроме *Radula complanata* и *Ptilidium pulcherrimum*, RhitTriq – *Hylocomiadelphus triquetrus*, Rhit\_die – мёртвый *Hylocomiadelphus triquetrus*, HyloSple – *Hylocomium splendens*, Hylo\_die – мёртвый *Hylocomium splendens*, PlagCusp – *Plagiomnium cuspidatum*, Plag\_die – мёртвый *Plagiomnium cuspidatum*, Thui\_sp – *Thuidium* sp., Plagioth – *Plagiothecium rossicum*, HomaTric – *Homalia trichomanoides*, SaniUnci –

*Sanionia uncinata*, Sanion\_die – мёртвая *Sanionia uncinata*, HynpCupr – *Hypnum cupressiforme*, BracSale – *Brachyathecium salebrosum*, Brach\_die – мёртвый *Brachyathecium salebrosum*, Amb1Serp – *Amblystegium serpens*, Ambli\_die – мёртвый *Amblystegium serpens*, SeprSubt – *Pseudoamblystegium subtile*, SeprSubt\_die – мёртвый *Pseudoamblystegium subtile*, EurhPulc – *Eurhynchiastrum pulchellum*, Eurhyn\_die – мёртвый *Eurhynchiastrum pulchellum*, SciuSP – *Sciurohypnum* sp, SciuStar – *Sciurohypnum starkei*, Sciu\_die – мёртвый *Sciurohypnum* sp, SciuOedi – *Sciurohypnum oedipodium*, CampSomm – *Campylium sommerfeltii*, RaduComp – *Radula complanata*, Radul\_die – мёртвая *Radula complanata*, Ptilid – *Ptilidium pulcherrimum*, Ptilid\_die – *Ptilidium pulcherrimum*, PleuSchr – *Pleurozium schreberi*, Pleur\_die – мёртвый *Pleurozium schreberi*, PylaPoly – *Pylasia polyantha*, Pyl\_die – мёртвая *Pylasia polyantha*, RhodRose – *Rhodobryum roseum*, rodob\_die – мёртвый *Rhodobryum roseum*, Dicr\_sp – *Dicranum* sp, DicrScop – *Dicranum scoparium*, Dicr\_scop\_die – мёртвый *Dicranum scoparium*, Dicr\_mont – *Dicranum montanum*, Dicr\_poly – *Dicranum polysetum*, MicobolombiaSP – *Micobilimbia* sp, epibriophyt – эпибриофитные лишайники кроме *Micobilimbia* sp, Multiclavula – *Multiclavula* sp, PeltSP – *Peltigera* sp, ClimDend – *Climacium dendroides*, LewyEleg – *Lewinskya elegans*, NyhoObtu – *Nyholmiella obtusifolia*, Tetr\_peli – *Tetraphis pellucida*, lewin\_die – мёртвая *Lewinskya elegans*, LeptSatur – *Leptogium saturninum*, Loba\_pulm – *Lobaria pulmonaria*, Clad\_sp – *Cladonia* sp., Vulp\_pina – *Vulpicida pinastri*, Hupo\_phys – *Hypogymnia physodes*, Calypogeia – *Calypogeia* sp, Die\_moss – мёртвый неопределенный мох, Neproma – *Neproma* sp., Parmelia – *Parmelia* sp., Listovat – листоватые лишайники.

## ГЛАВА 7. ДИНАМИКА ЭПИФИТНЫХ СООБЩЕСТВ.

В широком смысле изменения в эпифитном покрове происходят в рамках сукцессии лесного сообщества. С увеличением давности нарушения изменяется структура сообщества и, как следствие, микроклимат. Для среднетаежной подзоны Карелии, где были проведены исследования, характерен экологодинамический ряд восстановления ельника черничного через смену пород. Молодые сообщества данного ряда представлены лиственными лесами, которые отличаются высокой инсоляцией под пологом, особенно в весенние и осенние периоды, когда погодные условия пригодны для роста эпифитов, многие из которых могут фотосинтезировать даже при отрицательных температурах (Atanasiu, 1971). В то время как старые ельники характеризуются более влажным воздухом с пониженной инсоляцией (Молчанов, 1961), что приводит к различию в составе и структуре (обилии) эпифитов (McCune, 1993; Bartels, 2014; Тарасова 2017; Tarasova et al., 2017).

Второй уровень связан с жизнью конкретного дерева. Молодое и старое дерево кардинально отличаются по структуре и химическому составу корки, а также по форме и размеру кроны, что оказывает большое влияние на состав и структуру эпифитного покрова (Billings, Drew, 1938). Чем старше становится дерево, тем большая площадь предоставляется для заселения, и встречается большее количество видов эпифитов.



Третий уровень – это сукцессии эпифитного покрова, вызванные внутренними причинами. Не вся поверхность дерева одинаково подходит для произрастания эпифитов, при этом с возрастом дерева площадь коры, пригодной для заселения, увеличивается. Из этого следует, что мхи живут в условиях постоянно увеличивающегося пространства пригодного для жизни (до определённой высоты над уровнем земли, где начинают доминировать факторы лесного сообщества). Это приводит к формированию растительного покрова в виде последовательно сменяющихся полос видов со сходными экологическими свойствами.

Вторая причина – внутренние изменения сообщества, вызванные обновлением коры (отшелушивание) и постоянным нарастанием мхов с постепенным отмиранием старой части таллома. Это приводит к формированию микросукцессий, схожих с микросукцессиями, описанными А. Ваттом (Watt, 1947) для развития куртин папоротника *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn в коренном лесу.

Таким образом, можно заключить, что эпифитный моховой покров динамичен: с увеличением возраста дерева расширяется площадь покрытая мхами; меняются свойства поверхности ствола; формируется сообщество, находящееся в состоянии периодических частичных экзогенных нарушений (падающие ветки, дикие животные, сползание снежных шапок и т.п.) и эндогенных изменений (отмирание части растений, изменение структуры сообщества, взаимодействие видов).

### **Заключение**

1. В условиях среднетаёжных ельников черничных произрастают 60 видов эпифитных мхов, 7 из которых являются облигатными (*Lewinskya elegans*, *Neckera pennata*, *Nyholmiella obtusifolia*, *N. gymnostoma*, *Pylaisia polyantha*, *P. selwynii*, *Ulota intermedia*), 3 – занесены в Красную книгу Карелии (*Eurhynchium angustirete* 3 (VU), *Neckera pennata* – 3 (NT) и *Nyholmiella gymnostoma* – 3 (NT)).

2. Из 60 эпифитных видов мхов 56 отмечены на осине (*Populus tremula*), 20 на берёзе (*Betula* sp.) и 18 на ели (*Picea abies*). На сосне эпифитный моховый покров практически не выражен. Такое распределение связано с характеристиками дерева, у осины (*Populus tremula*) собирающая крона и рН коры близкий к нейтральному, что позволяет многим видам мохообразных произрастать на ней. И напротив сбрасывающая крона ели, низкий рН и легко отшелушивающаяся кора приводят к низкому видовому разнообразию.

3. Основным фактором развития эпифитного покрова является влажность местообитания, которая, в свою очередь, определяется:

а. положением форофита в лесном сообществе (удаление от края леса или положение относительно окна в пологе, которые влияют на влажность субстрата опосредованно – через уровень освещённости и движение воздуха);

б. видовой принадлежностью форофита;

с. параметрами ствола дерева: угол наклона определяет распределение стекающих осадков по периметру, ориентация по сторонам света – интенсивность испарения влаги, структура коры (трещиноватость и скорость отшелушивания) – распределение влаги по микроместообитаниям.

Закономерности распределения видов вдоль градиента фактора проявляются на всех уровнях: виды, встречающиеся в более засушливых лесных сообществах (уровень фитоценоза), также будут чаще встречаться на деревьях с меньшим увлажнением (уровень дерева), а на уровне одного дерева – на менее увлажнённых участках ствола (уровень микроместообитания).

4. В пределах фитоценоза с равномерным распределением деревьев распространение видов эпифитных мохообразных на стволах отличается от случайного только для видов, отсутствующих в напочвенном покрове данного фитоценоза.

5. Площадь сплошного эпифитного покрова на стволах деревьев в условиях средней тайги варьирует от нескольких сантиметров до двух и более метров и определяется влажностью местообитания и возрастом дерева.

6. Экологические оптимумы видов, расходящиеся на градиенте фактора, определяют расположение видов на стволе дерева и приводят к формированию структуры эпифитного покрова, состоящего из полос и пятен различных видов и комплексов видов.

7. На стволе дерева выделяется несколько зон эпифитного покрова. На деревьях *Populus tremula* старше 40–60 лет первая зона чётко обозначается во влажных условиях, она сложена крупными эпигейными видами такими, как *Hylocomiadelphus triquetrus*, *Hylocomium splendens*, *Thuidium recognitum* и др. Вторая зона отличается относительно высоким видовым разнообразием, однако в большинстве случаев не занимает большой площади ствола, являясь переходной между влажным основанием ствола и верхней частью эпифитного обрастания дерева, она сложена средними по размеру видами, такими как *Sanionia uncinata* и *Sciuro-hypnum reflexum*, *Brachythecium salebrosum*, *Dicranum scoparium* и др. Третья зона формируется менее влаголюбивыми видами мхов *Pylaisia polyantha*, *Radula complanata*, *Lewinskya elegans* и накипными лишайниками.

8. Структура эпифитного покрова формируется постепенно. С увеличением возраста дерева увеличивается площадь местообитания, изменяется структура коры и кроны, что влечёт за собой дифференциацию поверхности

ствола по увлажнению и освещённости, увеличивается высота поднятия эпифитного покрова, что приводит к увеличению числа видов мохообразных и лишайников. Структура эпифитного сообщества с увеличением возраста дерева усложняется (увеличивается мозаичность), но при этом полосы и пятна различных видов и комплексов видов со сходными эколого-ценотическими свойствами становятся более контрастными.

### Список основных работ, опубликованных по теме диссертации

*Статьи в рецензируемых изданиях, рекомендованных ВАК РФ:*

1. Tarasova V.N., **Obabko R.P.**, Himelbrant D.E., Boychuk M.A., Stepanchikova I.S., Borovichev E.A. Diversity and distribution of epiphytic lichens and bryophytes on aspen (*Populus tremula*) in the middle boreal forests of Republic of Karelia (Russia) // *Folia Cryptog. Estonica. Fasc. 54.* 2017. P. 125–141 DOI: 10.12697/fce.2017.54.16 (WoS Q2)
2. Sofronova E. V., A. G. Bezgodov, R. Yu. Biryukov, ... **R.P. Obabko**, ... D.V. Zolotov. New bryophyte records. 12 // *Arctoa.* № 28. 2019. С. 116-142 DOI: 10.15298/arctoa.28.10 (Scopus)
3. Геникова Н.В., Харитонов В.А., Пеккоев А.Н., Карпечко А.Ю., Кикеева А.В., Крышень А.М., **Обабко Р.П.** Особенности структуры сообществ экотонного комплекса ельник черничный - осинник злаково-разнотравный в условиях Республики Карелия // *Растительные ресурсы.* Т. 56, № 2. 2020. С. 151-164 DOI: 10.31857/S0033994620020053
4. **Обабко Р.П.**, Тарасова В.Н. Эпифитная бриофлора Южной Карелии // *Труды КарНЦ РАН.* No 8. Сер. Биogeография. 2021. С. 41-49 DOI: 10.17076/bg1464
5. Genikova, N.V.; Kryshen, A.M.; **Obabko, R.P.**; Karpechko, A.Y.; Pekkoiev, A.N. Structural Features of a Post-Clear-Cutting Ecotone between 90-Year-Old Bilberry Spruce Forest and 35-Year-Old Herbs-Forbs Deciduous Stand // *Forests.* 13, 1468. 2022. Pp. 1-16 DOI: 10.3390/ f13091468 (WoS Q1)
6. **Обабко Р.П.**, Крышень А.М. Структура мохового эпифитного покрова деревьев среднетаежного ельника черничного // *Ботанический журнал.* Т. 108, №2. 2023. С. 97-110 DOI: 10.31857/S0006813623020084 (Scopus)

### *Другие публикации*

1. Обабко Р.П. Характеристика эпифитного мохового покрова осины обыкновенной в растительных сообществах заповедника «Кивач». Научно-исследовательская работа обучающихся и молодых ученых: материалы 69-й Всероссийской (с международным участием) научной конференции обучающихся и молодых ученых. – Электрон. текст. дан. – Петрозаводск: Издательство ПетрГУ, 2017. С. 274-276, 2015.

2. Обабко Р.П. Формирование эпифитного покрова осины обыкновенной в растительных сообществах Южной Карелии. Научно-исследовательская работа обучающихся и молодых ученых: материалы 68-й Всероссийской (с международным участием) научной конференции обучающихся и молодых ученых. – Электрон. текст. дан. – Петрозаводск: Издательство ПетрГУ, 2016. 474-476 с.
3. Обабко Р.П., Тарасова В.Н., Бойчук М.А., Боровичев Е.А. Особенности эпифитного мохового покрова стволов осины обыкновенной (*Populus tremula* L.) в условиях среднетаежных лесных сообществ // Бореальные леса: состояние, динамика, экосистемные услуги: Тезисы докладов Всероссийской научной конференции с международным участием, посвященной 60-летию Института леса Карельского научного центра РАН (Петрозаводск, 11–15 сентября 2017 года). Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2017. С. 204-206
4. Обабко Р.П. Мохообразные и лишайники в эпифитном покрове осины обыкновенной (*Populus tremula* L.) в среднетаежных сообществах южной Карелии // Научно-исследовательская работа обучающихся и молодых ученых: материалы 69-й Всероссийской (с международным участием) научной конференции обучающихся и молодых ученых. – Электрон. текст. дан. Петрозаводск: Издательство ПетрГУ, 2017. С. 50-53
5. Обабко Р. П., Тарасова В. Н. Влияние условий местообитания на формирование эпифитного мохового покрова осины (*Populus tremula* L.) в среднетаежных еловых лесах Республики Карелия // Труды XIV Съезда Русского ботанического общества и конференции «Ботаника в современном мире» (г. Махачкала, 18–23 июня 2018 г.). Т.3: Споровые растения. Микология. Структурная ботаника. Физиология и биохимия растений. Эмбриология растений. Махачкала: АЛЕФ, 2018. С. 51-54
6. Геникова Н. В., Карпечко А. Ю., Обабко Р. П., Пеккоев А. Н. Особенности структуры экотонного комплекса «92-летний ельник черничный – 37-летний березняк» в подзоне средней тайги (Республика Карелия) // Материалы конференции «Российская геоботаника: итоги и перспективы» (к 100-летию Отдела геоботаники БИН). СПб. 2022. С. 134-136

*Интеллектуальная собственность*

1. База данных «Лишайник лобария легочная в лесных сообществах Карелии» (Свидетельство о государственной регистрации базы данных № 2017620407 от 20.02.2017) / В. Н. Тарасова, Р. В. Игнатенко, **Р. П. Обабко.**