

На правах рукописи



Игнатенко Роман Викторович

**ЭКОЛОГИЯ ЛИШАЙНИКА *LOBARIA PULMONARIA* (L.) HOFFM.
В РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВАХ КАРЕЛИИ**

03.02.08 – «Экология (в биологии)»

Автореферат диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Санкт-Петербург
2018

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

Научный руководитель: **Тарасова Виктория Николаевна**,
кандидат биологических наук, доцент

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

Михайлова Ирина Николаевна,
кандидат биологических наук, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт экологии растений и животных Уральского отделения Российской академии наук, старший научный сотрудник

Ведущая организация: Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Марийский государственный университет»

Защита состоится «30» мая 2018 г. в 14.00 на заседании диссертационного совета Д 002.211.02 при Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Ботаническом институте им. В. Л. Комарова Российской академии наук по адресу: 197376, г. Санкт-Петербург, ул. Профессора Попова, д. 2. Тел. (812) 372-54-42, факс (812) 372-54-43.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке и на сайте Федерального государственного бюджетного учреждения науки Ботанического института им. В. Л. Комарова Российской академии наук, disssovnet.d00221102@binran.ru.

Автореферат разослан «__» апреля 2018 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
доктор биологических наук



Лянгузова Ирина Владимировна

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. Эпифитному цианолишайнику лобария легочная (*Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm., *Lobariaceae*, *Ascomycotina*), широко распространенному в бореальных, умеренных, горных и океанических районах мира (Yoshimura, 1971, 1998), традиционно уделяется большое внимание в научной литературе. Вероятно, столь пристальный интерес к этому виду лишайника связан с его индикаторными особенностями. Считается, что вид *L. pulmonaria* крайне чувствителен к любому типу антропогенного воздействия и в умеренном климате приурочен к старовозрастным лесам (Andersson, Appelqvist, 1987; Rose, 1992; Gauslaa, 1994; Andersson et al., 2003; Liira, Sepp, 2009). Кроме того, имеются сведения, что этот крупный, хорошо известный многим лишайник, ассоциирован с другими редкими и исчезающими видами организмов, и его можно рассматривать в качестве показателя (*umbrella species*) их присутствия в сообществе (Campbell, Fredeen, 2004; Pykälä, 2004; Radies, Coxson, 2004; Ravera et al., 2006; Scheidegger, Werth, 2009; Nascimbene et al., 2010). В настоящее время *L. pulmonaria* – это популярный, общепризнанный модельный объект, широко используемый в популяционных, экологических, физиологических и генетических исследованиях (Scheidegger, 1995; Gauslaa, Solhaug, 1999, 2001; Михайлова, 2005; Werth et al., 2006a, b; Пыстина, Семенова, 2009; Микрюков, 2011; Hilmo et al., 2012; Jüriado et al., 2012; Cornejo, Scheidegger, 2013; Головки и др., 2014a, b; Gauslaa et al., 2016 и др.).

Вместе с тем, за последние 60 лет численность популяций *L. pulmonaria* в мире значительно снизилась, и в настоящее время вид находится под угрозой исчезновения во многих странах Западной Европы, что связано с разрушением местобитаний вида и атмосферным загрязнением (Clerc et al., 1992; Gauslaa, 1995; Scheidegger et al., 1998; Zoller et al., 1999; Goward, Arsenault, 2000; Gu et al., 2001; Richardson, Cameron, 2004; Jüriado, Liira, 2009; Scheidegger et al., 2012). В России лишайник занесен в Красную книгу РФ (2008) со статусом уязвимого вида с сокращающейся численностью (2б). Вид включен в региональные Красные книги, в том числе – Республики Карелия (2007). Однако в литературе существует мнение о том, что в лесных сообществах Северо-запада России, даже при современных темпах развития лесной и промышленных отраслей региона, угрозы виду *L. pulmonaria* в ближайшее время не ожидается (Кравченко, Фадеева, 2008; Пыстина, Семенова, 2009).

Несмотря на то, что к настоящему времени об экологии и биологии *L. pulmonaria* в научной литературе накоплено большое количество информации, динамика ценопопуляций данного вида лишайника в лесных сообществах, находящихся на разных стадиях сукцессии и относящихся к единому эколого-динамическому ряду, его потенциал к восстановлению после катастрофических

нарушений практически не изучены (Sillett et al., 2000; Gu et al., 2001). В имеющихся работах авторы чаще всего ограничиваются рассмотрением характеристик вида лишь в двух категориях сообществ – нарушенных (управляемых лесах) и малонарушенных, без четкой датировки давности нарушения и привязки к исходным лесорастительным условиям (Gu et al., 2001; Scheidegger et al., 2012). И лишь некоторые исследователи рассматривают динамику популяций *L. pulmonaria* в больших временных промежутках на уровне обширных пространственных единиц (ландшафтов) (Snäll et al., 2005).

При этом необходимо отметить, что лишь констатация факта присутствия-отсутствия вида, а также число талломов являются недостаточными показателями для оценки состояния популяций *L. pulmonaria* (Kalwij et al., 2005). Изучение популяционной структуры позволяет получить наиболее полную информацию о состоянии вида и перспективах его существования в фитоценозах (Rhoades, 1983; Gauslaa, 1997; Михайлова, Воробейчик, 1999; Суетина, 2001).

Поэтому изучение экологии лишайника *L. pulmonaria* в лесных сообществах Карелии с разной давностью нарушения является актуальной современной проблемой.

Цель исследования – изучение онтоморфогенеза, структуры ценопопуляций и экологии лишайника *Lobaria pulmonaria* в лесных сообществах Карелии с разной давностью нарушения.

Задачи:

1. Изучить морфологию талломов *Lobaria pulmonaria* на ранних этапах онтогенеза.
2. Проанализировать субстратную приуроченность вида *Lobaria pulmonaria*, размерную и онтогенетическую структуру его субценопопуляций (исключая особи ювенильного и имматурного состояний) на разных видах форофитов.
3. Исследовать особенности восстановительной динамики размерной, онтогенетической и пространственной структуры ценопопуляций *Lobaria pulmonaria* в лесных сообществах после катастрофических нарушений.
4. Изучить влияние условий местообитания (на уровне сообществ, деревьев и микроусловий) на качественные и количественные характеристики вида *Lobaria pulmonaria*.
5. Выявить особенности ценопопуляций лишайника *Lobaria pulmonaria* в сообществах северной подзоны тайги.

Научная новизна и теоретическое значение работы. Впервые для Европейского Севера России в среднетаежных еловых сообществах, принадлежащих к единому эколого-динамическому ряду, с давностью нарушения от 80 до 450 лет изучена динамика количественных и качественных характеристик ценопопуляций лишайника *L. pulmonaria* и проведена количественная оценка

влияния комплекса характеристик условий местообитания (включая параметры сообществ, деревьев и микроусловий) на показатели вида. Впервые на основе использования статистических методов (функции Рипли) проанализирована пространственная структура ценопопуляций *L. pulmonaria* в лесных сообществах с разной давностью нарушения. Впервые в лесных сообществах Карелии изучены морфологические и количественные параметры талломов *L. pulmonaria* на ранних этапах жизненного цикла и классифицированы их онтогенетические возрастные состояния; дана онтогенетическая структура субценопопуляций вида на разных видах форофитов и влияние на неё условий местообитания. Дана сравнительная оценка характеристик вида на краю ареала: в подзонах северной и средней тайги.

Практическая значимость работы. Полученные данные могут быть использованы при разработке мероприятий по сохранению *L. pulmonaria* в регионе. Постоянные пробные площади могут быть использованы в мониторинге ценопопуляций вида в долгосрочной перспективе. Разработанные в ходе исследования методы могут быть применены при изучении популяционной структуры и экологии других видов лишайников. На основе собранного полевого материала и камеральной обработки создана база данных «Лишайник лобария легочная в лесных сообществах Карелии» (Свидетельство о государственной регистрации базы данных № 2017620207 от 20.02.2017).

Основные положения, выносимые на защиту:

1. На начальных стадиях онтогенеза талломов *Lobaria pulmonaria* наблюдается последовательная смена морфологических фаз (состояний): 1) накипное слоевище округлой, выпуклой, каплевидной формы (ювенильное), 2) листоватое слоевище в форме плоской пластинки овальной формы (имматурное 1), 3) листоватое слоевище продолговатой формы, без выемок или с одной выемкой (имматурное 2), 4) сильнорассеченное слоевище с 2-мя и более выемками, с ямчатой бугристостью («легочной» складчатостью) и/или с первыми зачаточными лопастями, с формирующимися цефалодиями (имматурное 3).

2. Размерная, онтогенетическая и пространственная структура ценопопуляций *Lobaria pulmonaria* в лесных фитоценозах средней подзоны тайги Республики Карелия определяются давностью нарушения (положением сообщества в сукцессионном ряду).

3. Стволы *Populus tremula* с высокими значениями таксационных параметров и с хорошо развитым моховым покровом обеспечивают оптимальные условия для воспроизводства новых особей и развития талломов *Lobaria pulmonaria*.

Личный вклад автора. Автор лично принимал участие во всех экспедиционных исследованиях, собрал основную часть полевого материала, выполнил

камеральную, статистическую обработку данных, интерпретацию и обобщение результатов.

Апробация работы. Результаты исследований были представлены в форме устных докладов на XIII съезде Русского ботанического общества и конференции «Научные основы охраны и рационального использования растительного покрова Волжского бассейна» (Тольятти, 2013); XXI Международной научной конференции студентов, аспирантов и молодых ученых «Ломоносов-2014» (Москва, 2014); Международной научно-практической конференции «Актуальные проблемы экологии и природопользования» (Москва, 2014); II международной конференции «Лиخنология в России: актуальные проблемы и перспективы исследований» (Санкт-Петербург, 2014); 19-ой Международной Пущинской школе-конференции молодых ученых «Биология – наука XXI века» (Пушино, 2015); Всероссийской научной конференции с международным участием и школы для молодых ученых «Растения в условиях глобальных и локальных природно-климатических и антропогенных воздействий» (Петрозаводск, 2015); III (XI) международной Ботанической конференции молодых ученых в Санкт-Петербурге (Санкт-Петербург, 2015); Всероссийской научно-практической конференции с международным участием, посвященной 25-летию биосферного резервата ЮНЕСКО «Национальный парк «Водлозерский» (Петрозаводск, 2016); 68 и 69 всероссийской (с международным участием) научной конференции обучающихся и молодых ученых (Петрозаводск, 2016, 2017); IV съезде микологов России (Москва, 2017), Всероссийской научной конференции с международным участием «Бореальные леса: состояние, динамика, экосистемные услуги» (Петрозаводск, 2017), на расширенном заседании Лаборатории экологии растительных сообществ и Лаборатории лихенологии и бриологии БИН РАН (Санкт-Петербург, 2018).

Публикации. По материалам исследований опубликовано 18 работ, из них 2 статьи в изданиях, рекомендованных ВАК РФ, 1 статья включена в базу SCOPUS. Создана база данных «Лишайник лобария легочная в лесных сообществах Карелии», имеющая свидетельство о государственной регистрации.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, 5 глав, заключения, выводов, списка литературы и приложения. Работа изложена на 220 страницах, содержит 32 таблицы, 120 рисунков, в том числе 18 таблиц и 54 рисунка в приложении. Список литературы содержит 319 источников, в том числе – 166 зарубежных.

Благодарности. Выражаю глубокую и искреннюю благодарность научному руководителю к. б. н. В. Н. Тарасовой за всестороннюю помощь, ценные советы, консультации и обсуждение результатов. Я благодарю д. б. н. Е. Ф. Марковскую за консультации по онтогенезу и поддержку на всех

этапах работы. Выражаю глубокую признательность д. б. н. В. В. Горшкову и д. б. н. Н. И. Ставровой за консультации, касающиеся методической части работы. Большое спасибо Р. П. Обабо за помощь в сборе полевого материала и обработке данных по пространственной структуре, М. А. Шредерс за помощь в подготовке картографического материала, Л. А. Калачёвой за участие в сборе полевого материала. Благодарю администрацию и сотрудников заповедника «Кивач», НП «Водлозерский», музея-заповедника «Кижиги», заповедника «Костомукшский», НП «Паанаярви» за помощь в организации и проведении полевых исследований. Выражаю глубокую признательность преподавателям и студентам кафедры ботаники и физиологии растений Петрозаводского государственного университета за помощь в сборе полевого материала, поддержку на всех этапах работы. Я благодарен своим родным и друзьям за поддержку и участие в экспедициях. Особые слова признательности выражаю своей супруге А. А. Игнатенко за помощь в сборе полевого материала, оформление работы, терпение и всестороннюю поддержку.

Глава 1. Популяционные исследования в лихенологии. Биология и экология вида *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm.

Представлен обзор популяционных исследований лишайников. Дана информация о систематическом положении, анатомическом и морфологическом строении, особенностях физиологии вида. Рассматривается онтогенез лишайника, способы размножения и распространения *L. pulmonaria*. Подробно обсуждаются исследования, посвященные экологии вида, современному состоянию популяций *L. pulmonaria* в растительных сообществах северного полушария. Приведена информация о взаимоотношении *L. pulmonaria* с эпифитными лишайниками и мохообразными.

Как показали исследования, за последние 70 лет в научной литературе было накоплено большое количество данных о биологии и экологии вида *L. pulmonaria*. Однако, в имеющихся работах, в основном, оценивается факт присутствия-отсутствия вида, а также число и размер талломов. Данные показатели не всегда достоверно характеризуют состояние популяций в пространственных и временных масштабах сообществ. Сведения о популяционной структуре вида и его потенциале к восстановлению в фитоценозах с разной давностью нарушения в научной литературе встречаются очень редко. В онтогенезе вида не исследованы ранние стадии (ювенильные и иматурные особи), а имеющиеся данные вызывают ряд вопросов; слабо изучено влияние условий местообитания на ход онтогенеза. В научной литературе мало внимания уделяется пространственной структуре популяций *L. pulmonaria* в растительных сообществах.

В большинстве работ, посвященных изучению данного вида, отсутствует комплексный подход, позволяющий оценить взаимное влияние различных характеристик местообитания на количественные и качественные параметры *L. pulmonaria*. Для Северо-запада Европейской части России и, в частности, для Республики Карелия, данные по особенностям онтогенеза, динамики и пространственной структуры ценопопуляций данного вида отсутствуют.

Глава 2. Объекты и методы исследования

2.1. Природные условия района исследования. Исследования выполнены в фитоценозах Республики Карелия: в средней подзоне тайги – в заповеднике «Кивач», национальном парке «Водлозерский», заказнике «Кижский», Петрозаводском городском округе; в северной подзоне тайги – в заповеднике «Костомукшский», национальном парке «Паанаярви».

Рельеф территории холмисто-равнинный с преобладающим колебанием высот от 5 до 250 м над у. м. (Бискэ, 1959). Климат умеренный, переходный от морского к континентальному. Среднегодовая температура воздуха изменяется от +3° (на юге) до 0° (на севере). Территория республики относится к зоне с высокой степенью увлажнения, в среднем за год выпадает 550–750 мм осадков (Романов, 1961). Большая часть Карелии (54 % территории) покрыта лесами. Преобладают сосновые фитоценозы, на их долю приходится 64 % покрытой лесом площади, ельники занимают 24 %, березняки – 11 %, осинники ~ 1 %. При этом на севере преобладают сосновые леса, а на юге региона – еловые и лиственные (Волков, 2008). Основными типами нарушения лесного покрова Карелии являются рубки, пожары и ветровалы (Громцев, 2008). Большая часть территории лесного фонда республики за последние 100 лет подвергалась сплошным рубкам. Современная периодичность лесных пожаров в условиях Северо-запада России составляет 1–2 раза в столетие (~ 60 лет) для дренированных местообитаний и 1–2 раза в тысячелетие для переувлажненных (Горшков, 1998, 2001; Громцев, 2007). Однако в Карелии сохранились самые западные в таежной зоне Евразии и последние в Фенноскандии сравнительно крупные фрагменты коренных лесов на долю которых приходится ~ 9 % от общей площади региона (Громцев, 2003).

Объекты. Исследования проведены в лесных сообществах 2 формаций – осинниках и ельниках. В **среднетаежной** подзоне все изученные фитоценозы принадлежат к единому эколого-динамическому ряду, представляющему собой восстановительную динамику ельника черничного зеленомошного. Они занимают равнинные участки на суглинистой морене без застойного увлажнения. Все сообщества, находящиеся на разных стадиях сукцессии, имеют давность

нарушения от 80 до 450 лет. Их внешний облик, состав, строение и значения основных характеристик существенно различаются. Основываясь на литературных данных, касающихся сукцессионных смен в среднетаежных еловых лесах (Казимиров, 1971; Дыренок, 1984), все изученные сообщества были объединены в 4 группы, соответствующие разным стадиям эколого-динамического ряда: 1) средневозрастные осинники чернично-злаковые (80–110 лет), 2) смешанные елово-осиновые сообщества злаково-черничные (150–190 лет); 3) ельники черничные зеленомошные субклимаксовые (210–260 лет) и 4) условно климаксовые (410–450 лет). Средневозрастные осинники в **северной** подзоне тайги в результате рекогносцировочных маршрутов (~ 110 км) не были зарегистрированы. На данной территории еловые сообщества, как правило, возобновляются через березовые леса (Ярмишко и др., 2009). Поэтому исследования здесь проводились только в двух типах лесных фитоценозов: 1) смешанных елово-березовых сообществах злаково-черничных (180–200 лет) и 2) ельниках черничных зеленомошных субклимаксовых (210–270 лет).

2.2. Методы исследования. Сбор данных проводился на сети постоянных пробных площадей (ПП) размером 1 га (табл. 1). На каждой ПП выполняли геоботанические описания, включающие в себя определение характеристик лесных сообществ (давность нарушения, доля участия различных видов деревьев в древостое, относительная сумма площадей поперечных сечений стволов древостоя, сомкнутость крон, характеристики напочвенного покрова) и отдельных деревьев (возраст, высота, диаметр ствола, площадь субстрата от 0 до 2 м над поверхностью почвы, параметры кроны) (Методы изучения..., 2002). Для оценки давности нарушения в сообществах использовался метод изучения популяционной структуры видов древесного яруса (прежде всего, *Picea* spp.) (Ставрова и др., 2016).

Таблица 1. Объем анализируемого материала

Тип данных	Средняя подзона тайги	Северная подзона тайги
Число пробных площадей, шт.	25	8
Число учетных деревьев и кустарников, шт.	556	120
Число описаний макроталломов <i>L. pulmonaria</i> , шт.	2811	898
Число описаний микроталломов <i>L. pulmonaria</i> , шт.	539	280
Число образцов корки с определением pH, шт.	486	50

Описание талломов лишайника *L. pulmonaria* и регистрация условий произрастания в месте описания. Изучение показателей талломов лишайника *L. pulmonaria* выполняли методом сплошного учёта на всех субстратах на высоте 0–2 м над поверхностью почвы. В месте произрастания вида отмечали характеристики микроусловий: экспозиция ствола, высота над поверхностью почвы,

угол наклона поверхности ствола. Для каждого таллома *L. pulmonaria* при помощи рамки 25×25 см отмечали общую площадь и площадь некрозов (см^2), а также принадлежность к функционально-возрастной группе по методике И. Н. Михайловой (2005): стерильные, гипосоредиозные, мезосоредиозные, гиперсоредиозные, фертильные, субсенильные, сенильные. Исходя из спектра данных групп были выделены следующие типы субценопопуляций: колонизирующая, растущая, стабильная, ложнорастущая, регрессивная. К одной субценопопуляции мы относим совокупность всех талломов, произрастающих на одном дереве.

Талломы площадью $< 1 \text{ см}^2$ изучались в лабораторных условиях при помощи микроскопической техники на образцах корки, отобранных со стволов 5 деревьев с каждой ПП в местах произрастания крупных талломов (на расстоянии от 2 до 10 см) и с участков, где особи площадью $> 1 \text{ см}^2$ не визуализировались (как правило, на противоположной стороне ствола, на участках корки без мхов)¹.

Методы изучения пространственной структуры. Для каждого субстрата, на котором были обнаружены талломы *L. pulmonaria*, отмечены GPS-координаты. Визуализация данных осуществлена при помощи картосхем, выполненных в программе *MapInfo*. Данные о пространственной структуре ценопопуляций *L. pulmonaria* обрабатывали с применением функции Рипли (Ripley, 1976). В качестве статистического инструмента для оценки пространственных взаимодействий в точечных процессах была использована парная корреляционная функция $g(r)$ и функция $J(r)$ (Грабарник, 2010; Савельев и др., 2014; Манов, 2017 и др.). Анализ точечных процессов был проведен с помощью пакета *Spatstat* (Baddeley, Turner, 2005) из среды статистического программирования *R* (R Development Core Team, 2006).

Методы обработки материала. В работе анализируются следующие характеристики вида: число талломов, средняя и общая площадь талломов, площадь и доля некротических образований на талломе, вертикальные и горизонтальные размеры талломов, число и доля талломов разных онтогенетических состояний, плотность ювенильных и имматурных особей на 1 см^2 корки дерева, число и доля различных типов субценопопуляций, число и доля талломов на разных типах субстрата, средняя площадь талломов на разных типах субстрата. Статистическая обработка результатов выполнена на основе регрессионного анализа. Средние значения характеристик *L. pulmonaria* сравнивали друг

¹ На основании Разрешения № 18 на добывание объектов животного и растительного мира, принадлежащих к видам, занесенным в Красную книгу РФ от 28.03.2016 Росприроднадзора.

с другом, используя однофакторный дисперсионный анализ, а также непараметрический критерий Манна – Уитни (Методы изучения..., 2002; Ивантер, Коросов, 2003, 2011).

Глава 3. Особенности онтогенеза *Lobaria pulmonaria* в условиях лесных сообществ Карелии

Начальные этапы онтогенеза (латентный период, состояния прототаллус и протероталлус прегенеративного периода) не были изучены; их описание дано с учетом литературных данных, общих для лишайников в целом (Суетина, 2001; Суетина, 2006; Суетина, Глотов, 2015). В рамках исследования в имеющуюся в литературе схему онтогенеза *L. pulmonaria* (Горшков, Семенова, 2008) были внесены изменения: дана новая, детализированная характеристика ювенильных и имматурных состояний прегенеративного периода для особей с площадью таллома < 1 см². На основе изучения талломов с горизонтальными размерами 0,01–0,86 см, было установлено, что на начальных стадиях онтогенеза слоевища *L. pulmonaria* претерпевают ряд последовательных морфологических фаз: 1) накипное слоевище округлой, выпуклой, каплевидной формы, 2) листоватое слоевище в форме плоской пластинки овальной формы, 3) листоватое слоевище продолговатой формы, без выемок или с одной выемкой, 4) сильноорассеченное слоевище с 2-мя и более выемками, с ямчатой бугристостью («легочной» складчатостью) и/или с первыми зачаточными лопастями, с формирующимися цефалодиями. Основываясь на полученных данных и имеющихся в литературе сведениях об онтогенезе растений и лишайников (Работнов, 1950; Уранов, 1975; Горшков, Семенова, 2008; Суетина, Глотов, 2010), изученные талломы были отнесены к двум состояниям прегенеративного периода онтогенеза: округлые выпуклые талломы – к **ювенильному (j)** состоянию, а остальные 3 морфологические фазы, развивающиеся последовательно друг за другом, – к **имматурному (im1, im2, im3, соответственно)**.

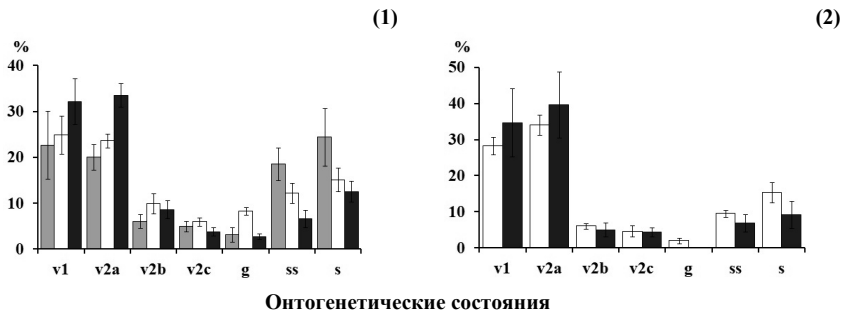
Формирование типичной жизненной формы лишайников, сохраняющейся на последующих этапах онтогенеза, происходит в виргинильном (v) онтогенетическом состоянии (Суетина, Ямбердова, 2010). В состоянии **виргинильное 1 (v1)** талломы *L. pulmonaria* имеют характерный взрослый облик – хорошо сформированные лопасти и ямчатую бугристость, но являются стерильными, без репродуктивных структур. Большая часть талломов в данном состоянии (75 %) имеет площадь ≤ 10 см². При дальнейшем развитии особей, в состоянии **виргинильное 2a (v2a)**, площадь таллома у 74 % варьирует от 1,3 до 30 см² и в среднем составляет 14 см². На талломах этого состояния по краям лопастей появляются вегетативные пропагулы, которые занимают до 10 % площади

слоевища, ребра становятся более выпуклыми. В онтогенетическом состоянии **виргинильное 2b (v2b)** значительная часть талломов (71 %) имеет площадь от 10 до 70 см²; средняя площадь составляет 31 см². Большое количество вегетативных пропагул формируется по краям слоевища, появляются единичные ламинальные соралии. Доля площади с формирующими на ней вегетативными диаспорами от общей площади таллома составляет от 10 до 30 %. В состоянии **виргинильное 2c (v2c)** у 78 % особей площадь таллома превышает 40 см² и в среднем составляет 360 см². Вегетативные пропагулы обильно распространены по краям и ребрам слоевища, площадь их поверхности составляет > 30 %. У **генеративных (g)** талломов на поверхности формируются апотеции. Особи имеют достаточно крупные слоевища: у 59 % площадь талломов составляет ≥ 100 см². Апотеции формируются на богатых соредиями талломах. В постгенеративном периоде у **субсенильных (ss)** особей *L. pulmonaria* талломы начинают разрушаться; на старых, отмирающих участках формируется регенеративные структуры, не способные к распространению. Площадь таллома у 50 % особей, принадлежащих к субсенильному состоянию, составляет ≥ 100 см². У данных особей площадь поверхности таллома с вегетативными пропагулами составляет > 30 %. Завершает жизненный цикл **сенильное (s)** состояние, при котором большая часть таллома разрушается, а на оставшихся лопастях образуются крупные некротические участки. Большая часть особей (61 %) этого состояния имеет площадь от 20 до 50 см².

В лесных сообществах среднетаежной подзоны средняя плотность ювенильных и иматурных особей на стволах основного форофита – *Populus tremula* – с увеличением давности нарушения с 80 до 450 лет возрастает с 0,05 до 0,25 шт./см². В онтогенетических состояниях ювенильное – иматурное 3 число талломов на стволе *Populus tremula*, в среднем, в 150 раз выше, чем в состоянии виргинильное 1, что вызвано массовым отмиранием особей вида на начальных стадиях жизненного цикла.

В онтогенетических спектрах ценопопуляций *L. pulmonaria* (исключая талломы ювенильного и иматурного состояния) в большинстве случаев (85 %) преобладают особи, относящиеся к прегенеративному состоянию. В фитоценозах с давностью нарушения 80–110 лет, в среднем, 43 % особей относится к постгенеративному периоду (субсенильные и сенильных особи) (рис. 1.1), тогда как в малонарушенных фитоценозах (210–450 лет) на их долю приходится всего 19 %. Максимальная доля участия генеративных особей в онтогенетических спектрах ценопопуляций (8,2 %) была зарегистрирована в смешанных елово-осиновых лесах с давностью нарушения 140–190 лет (рис. 1.1). Особи с плодовыми телами появляются в фитоценозах, в которых общая площадь талломов вида достигает 0,25 м²/га, а численность ценопопуляции – 30 шт./га. При

увеличении площади до $1,8 \text{ м}^2/\text{га}$ и плотности 126 шт./га число генеративных особей возрастает с 2 до 16 шт./га (рис. 2.1; рис. 2.2).



Онтогенетические состояния

Рис. 1. Возрастные спектры ценопопуляций *Lobaria pulmonaria* в фитоценозах средней (1) и северной (2) подзон тайги Карелии. *Примечание:* обозначения онтогенетических состояний приводятся в тексте (С. 12–13); серые столбики – средневозрастные осинники, белые – смешанные елово-осиновые и елово-березовые леса, черные – малонарушенные ельники

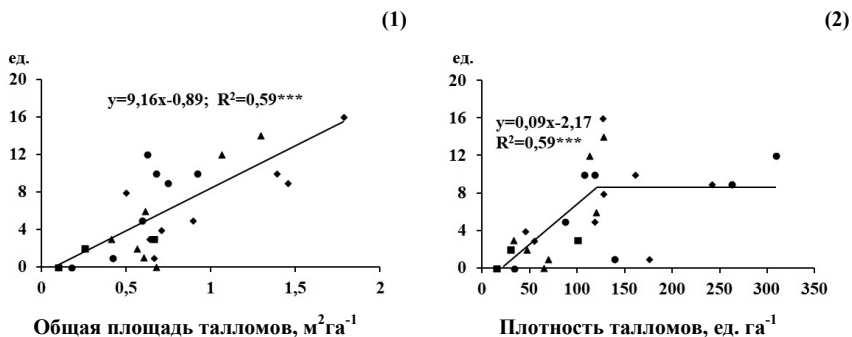


Рис. 2. Зависимость числа генеративных особей от общей площади (1) и плотности (2) талломов *Lobaria pulmonaria* в фитоценозах средней подзоны тайги. *Примечание:* здесь и на рис. 3 районы исследования показаны следующими обозначениями: ■ – Петрозаводский городской округ, ▲ – заказник «Кижский», ● – НПП «Водлозерский», ◆ – заповедник «Кивач»

В еловых сообществах северотаежной подзоны, в среднем, более 70 % талломов относится к прегенеративному состоянию, на долю субсенильных и сенильных особей в среднем приходится 9 и 13 %, соответственно (рис. 1.2).

На большинстве колонизированных субстратов вид *L. pulmonaria* проходит полный жизненный цикл. Стабильный уровень воспроизводства и существование вида *L. pulmonaria* в условиях северной и средней подзоны тайги в Республике Карелия могут обеспечить только субценопопуляции лишайника, произрастающие на живых и сухостойных деревьях *Populus tremula*, *Salix caprea*, *Sorbus aucuparia*.

Глава 4. Влияние характеристик условий местообитания на параметры ценопопуляций *Lobaria pulmonaria*

4.1. Характеристики сообществ. В условиях среднетаежной подзоны в ельниках, восстанавливающихся через стадию осиновых лесов, *L. pulmonaria* встречается в сообществах, спустя лишь 80 лет после нарушения. Установлено, что с увеличением давности нарушения с 80 до 450 лет число талломов *L. pulmonaria* в сообществах возрастает с 40 до 280 (рис. 3.1), а количество субстратных единиц (отдельно стоящие или лежащие деревья) – с 7 до 38 (рис. 3.2). Важно, что стабилизации в значениях данных характеристик в исследованном диапазоне давности нарушения не наблюдается.

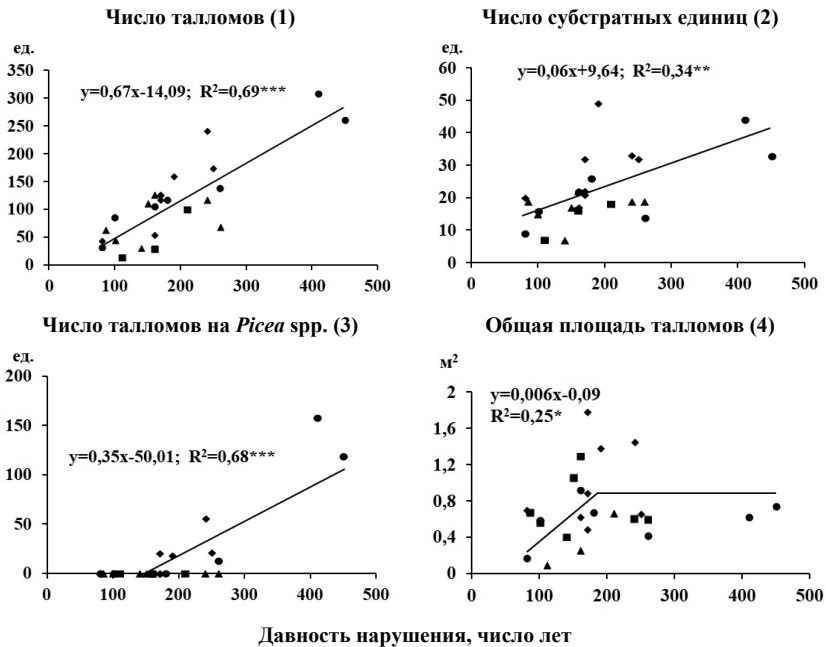


Рис. 3. Количественные показатели *Lobaria pulmonaria* в сообществах с разной давностью нарушения в средней подзоне тайги

Число типов субстрата, которые колонизирует *L. pulmonaria*, с давностью нарушения увеличивается. Так, в средневозрастных осинниках этот показатель в среднем составляет 4, в смешанных елово-осиновых лесах – 5, а в малонарушенных ельниках достигает 6. Одним из таких субстратов, который *L. pulmonaria* начинает активно заселять с увеличением времени после нарушения, являются нижние ветви молодых елей. Число талломов на ели в ходе

восстановительной сукцессии увеличивается (рис. 3.3), и максимальные значения этого показателя наблюдаются в малонарушенных ельниках с давностью нарушения 410–450 лет, где доля талломов, обнаруженных на ели, составляет 45–51 % от общего числа. Средняя площадь таллома в период с 80 до 170 лет после нарушения не изменяется, а с увеличением давности от 180 до 450 лет – снижается с 86,6 см² до 28,3 см². Это связано с изменением доли участия молодых, некрупных особей в общей совокупности талломов в сообществах. Косвенный показатель общей биомассы *L. pulmonaria* – общая площадь всех талломов в пределах сообщества – при увеличении давности нарушения с 80 до 190 лет возрастает в 2 раза – с 0,47 м²/га до 0,89 м²/га, и при дальнейшем увеличении времени без нарушений не изменяется (стабилизируется) (рис. 3.4). С увеличением давности нарушения возрастает доля молодых особей (с 43 до 77 %) и колонизирующих субценопопуляций (с 20 до 60 %); снижается доля старых талломов (с 40 до 15 %) и регрессивных субценопопуляций (с 48 до 15 %). Это свидетельствует об относительной биологической молодости ценопопуляций *L. pulmonaria* и успешном воспроизводстве вида в малонарушенных фитоценозах.

4.2. Размерные характеристики субстратов *Lobaria pulmonaria*.

Субстратная приуроченность. В изученных лесных фитоценозах Карелии *L. pulmonaria* чаще всего колонизирует лиственные породы деревьев – *Populus tremula* (64 %), *Sorbus aucuparia* (12 %), *Salix caprea* (9 %), *Betula* spp. (3,5 %), *Alnus incana* (0,3 %), *Padus avium* (0,1 %). Также талломы были обнаружены на хвойных деревьях и кустарниках – *Picea* spp. (9 %) и *Juniperus communis* (1 %). При этом 70 % субстратных единиц с талломами *L. pulmonaria* являются живыми деревьями, 21 % приходится на сухостой, а 9 % – на валеж. В среднетаежной подзоне вид чаще всего произрастает на стволах *Populus tremula* и *Sorbus aucuparia*, а в северотаежной – на *Populus tremula* и *Salix caprea*.

Характеристики деревьев. С ростом дерева изменяются физические и химические свойства субстрата, режим увлажнения и освещенности, а также увеличивается время, необходимое для колонизации, роста и развития лишайников. При увеличении таксационных параметров основного форофита – *Populus tremula* (возраста, диаметра, радиуса кроны и площади ствола) число талломов (рис. 4.1), число растущих субценопопуляций *L. pulmonaria* (рис. 4.3) возрастают, а средняя площадь таллома (рис. 4.2) и число регрессивных субценопопуляций (рис. 4.4) – снижаются; в онтогенетическом спектре увеличивается доля виргинильных (v1, v2a, v2b, v2c) особей (рис. 4.5) и уменьшается доля талломов постгенеративного периода (ss, s) (рис. 4.6), что свидетельствует о появлении на крупных старых деревьях осины новых поколений особей, возникающих от материнских талломов. Наиболее оптимальные условия для

развития и успешного воспроизводства особей вида складываются на деревьях осины, имеющих следующие характеристики: возраст 130–200 лет, диаметр ствола (на высоте 1,3 м) – 50–100 см, радиус кроны 4–6 м, площадь субстрата (на высоте от 0 до 2 м) – 3–5,5 м². В условиях северной подзоны тайги наблюдаются похожие закономерности изменения характеристик *L. pulmonaria* в зависимости от параметров деревьев осины.

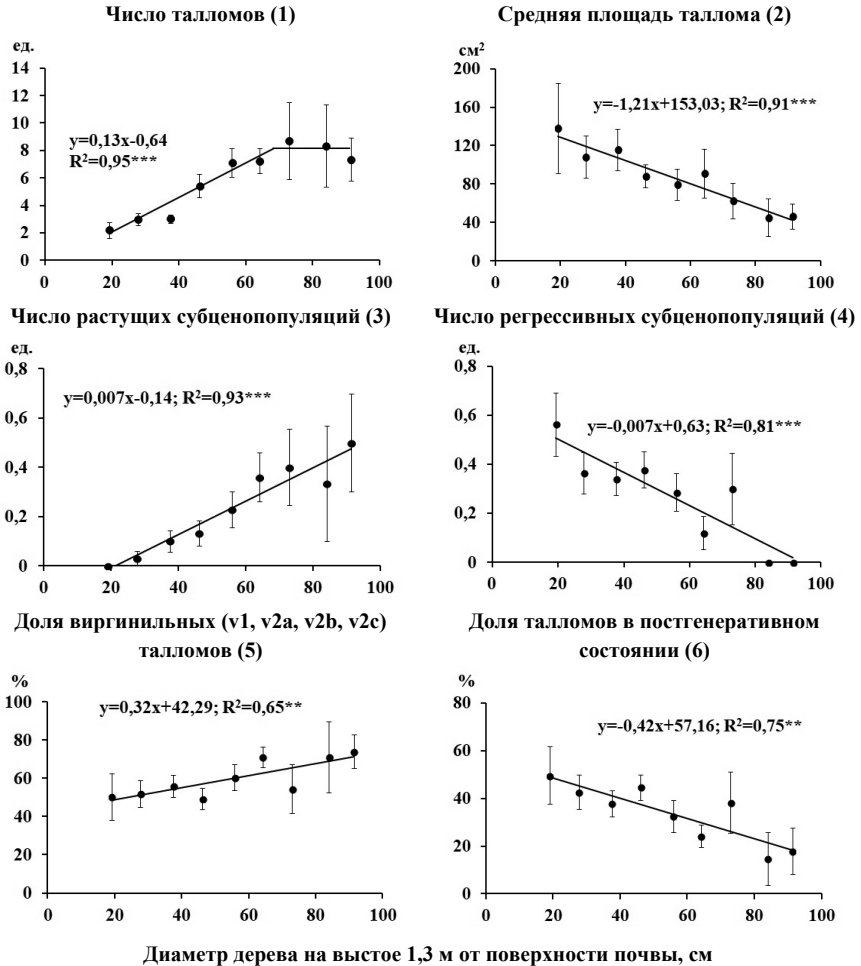


Рис. 4. Количественные показатели *Lobaria pulmonaria* на деревьях *Populus tremula* разного диаметра на высоте 1,3 м от поверхности почвы в еловых фитоценозах средней подзоны тайги

4.3. Индивидуальные характеристики. В фитоценозах средней подзоны тайги вид *L. pulmonaria* в большинстве случаев произрастает на положительно наклоненных поверхностях ствола осины, со средним значением угла наклона $+10^\circ$; с увеличением угла наклона поверхности ствола средняя площадь таллома снижается в 5 раз (с 70 до 15 cm^2) (рис. 5.1), что вызвано увеличением числа молодых (v1) (рис. 5.2) и снижением числа старых (s, ss) талломов (рис. 5.3; рис. 5.4). С увеличением давности нарушения в среднетаежных сообществах высота произрастания вида на стволах осины повышается: в средневозрастных осинниках, смешанных елово-осиновых лесах и ельниках зеленомошных 70 % талломов встречается на высоте 40–120 см, 60–140 см, 80–160 см, соответственно. В исследованных фитоценозах Карелии *L. pulmonaria* преимущественно произрастает на северных и западных экспозициях ствола различных видов форофитов. Вероятно, это связано с тем, что для успешного произрастания вида *L. pulmonaria* требуется длительное нахождение таллома во влажном состоянии, а также отсутствие действия прямого солнечного света.

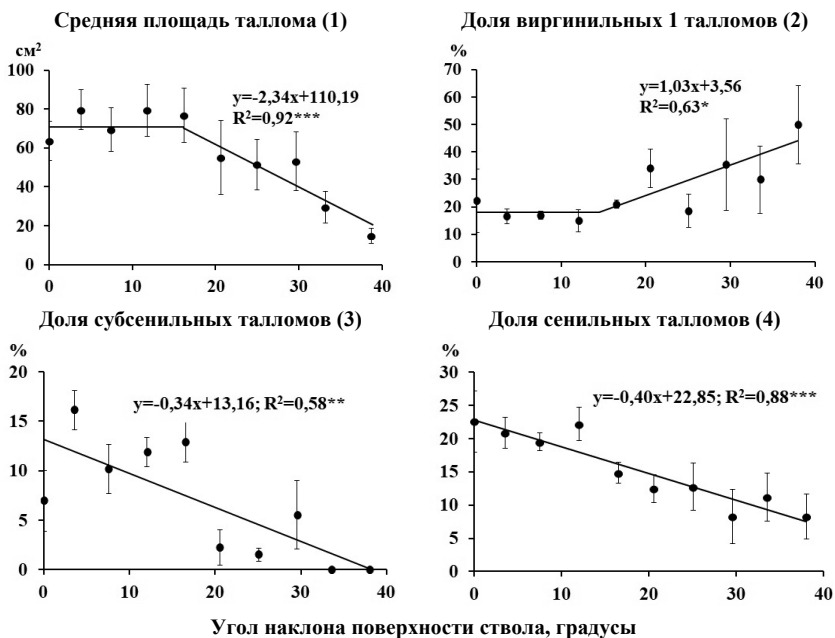


Рис. 5. Количественные показатели *Lobaria pulmonaria* на участках ствола живых деревьев *Populus tremula* с разным углом наклона в еловых фитоценозах средней подзоны тайги

Мохообразные оказывают положительный эффект на рост и воспроизводство молодых особей *L. pulmonaria*, в виду способности этих организмов

поглощать и удерживать большое количество влаги. С увеличением общего покрытия мохообразных с 3 до 60 % число талломов на стволах осины возрастает в 3 раза (с 3 до 9 шт.) (рис. 6.1) и в 2 раза снижается средняя площадь таллома (с 115 до 65 см²) (рис. 6.2); наиболее благоприятные условия для развития молодых особей вида размером > 1 см² складываются на участках ствола с проективным покрытием мохообразных не более 30 %.

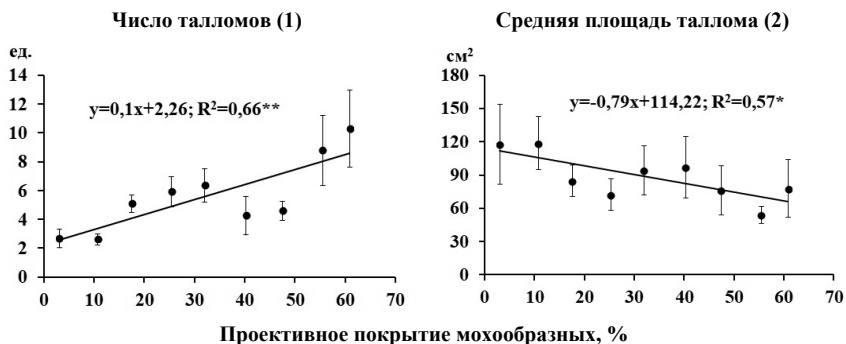


Рис. 6. Количественные показатели *Lobaria pulmonaria* на деревьях *Populus tremula* с разным проективным покрытием мохообразных в еловых фитоценозах средней подзоны тайги

Глава 5. Пространственная структура ценопопуляций *Lobaria pulmonaria*

В результате исследования пространственной структуры *L. pulmonaria* было установлено, что на 9 ПП (30 %) субстраты с талломами размещены случайно, а на 21 ПП (70 %) – агрегировано. В **средневозрастных осинниках** размещение субстратных единиц с талломами лишайника носит случайный характер на 60 % ПП (рис. 7.1). При групповом размещении особей в данных фитоценозах радиус агрегации не превышает 3 м. В **смешанных елово-осиновых (слово-березовых) сообществах** в 73 % случаев наблюдается групповое размещение субстратов, на которых произрастает вид. При этом талломы лишайника часто (45 %) группируются на двух расстояниях, величина которых составляет 2–9 м (R_1) и 10–20 м (R_2) (рис. 7.2). Вероятно, это связано с тем, что вегетативные пропагулы, при помощи которых преимущественно размножается *L. pulmonaria*, могут распространяться, как правило, на небольшие расстояния, не превышающие 15–30 м (Jüriado et al., 2011). Поэтому вид с большей вероятностью заселяет стволы, находящиеся недалеко от центра распространения, в результате чего образуются агрегации, соответствующие радиусу первого порядка. Появившиеся в пределах этого радиуса новые особи, формируют вегетативные пропагулы, при распространении которых образуются агрегации

на более крупных радиусах (второго порядка). В **малонарушенных ельниках** групповое распространение особей наблюдается в 80 % случаев, при этом вид в данных фитоценозах агрегируется на расстоянии от 1 до 15 м (рис. 7.3). Таким образом, вероятность группового размещения субстратов с талломами вида в ходе сукцессии леса повышается. Это свидетельствует о том, что вид *L. pulmonaria* в оптимальных условиях продуцирует большое количество вегетативных пропагул, из которых образуется новые талломы на разнообразных типах субстрата, расположенных вблизи деревьев с произрастающими на них материнскими особями.

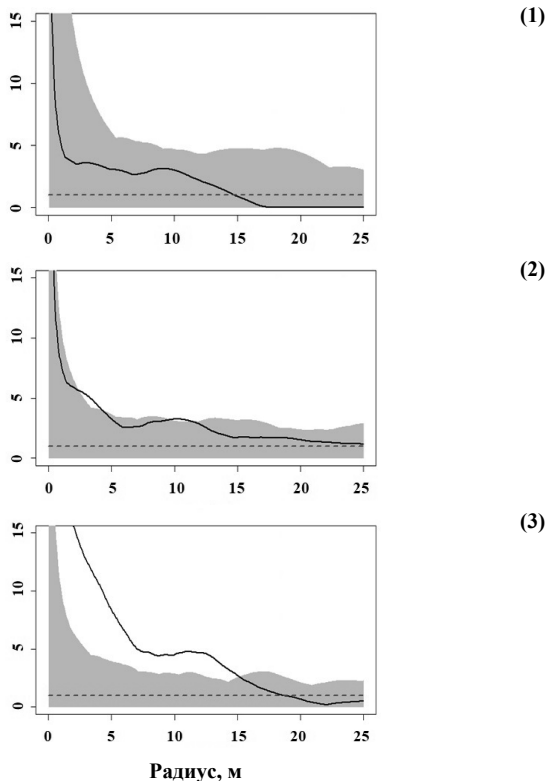


Рис. 7. Оценка функции Рипли $g(r)$ для особей деревьев с разным числом талломов *L. pulmonaria* в средневозрастном осиннике (НП «Водлозерский», ПП № 2) (1), елово-осиновом сообществе (заказник «Кижский», ПП № 2) (2), малонарушенном ельнике (НП «Водлозерский», ПП № 7) (3). Примечание: серая заливка – «конверты» принятия нулевой гипотезы при уровне значимости 0,001, полученные по 999 реализациям неоднородного пуассоновского процесса с интенсивностью $\lambda(x)$; сплошная линия – значение функции, пунктирная линия – среднее поведение функций для этих реализаций

Анализ пространственной структуры *L. pulmonaria* в лесных сообществах средней и северной подзон тайги показал, что в еловых фитоценозах на юге республики 83 % ценопопуляций лишайника формируют групповое распространение, тогда как в северотаежной подзоне на данный тип размещения особей приходится всего 57 %.

Заключение

В лесных сообществах среднетаежной подзоны на Северо-западе России основным субстратом для лишайника *L. pulmonaria* являются стволы *Populus tremula*. Осина на данной территории образует как вторичные леса после разрушения еловых сообществ, так и входит в качестве примеси в древостой малонарушенных ельников (Волков, 2008). Известно, что для полного восстановления условно климаксовых еловых сообществ в средней подзоне тайги на Северо-западе России требуется не менее 400–450 лет (Громцев, 2008). *L. pulmonaria* является одним из компонентов лесных сообществ, и поэтому динамика её количественных и качественных характеристик связана с общей сукцессионной динамикой еловых фитоценозов. Максимальные значения большинства характеристик вида были зарегистрированы в условно климаксовых ельниках, спустя 400 лет после нарушения. Важно отметить, что с увеличением давности нарушения значительные изменения происходят на уровне индивидуальных древесных растений – субстратов *L. pulmonaria*. При этом наиболее значимыми характеристиками деревьев для вида являются диаметр, высота и площадь субстрата. В свою очередь, изменения структуры фитоценозов и параметров деревьев оказывает существенное влияние на микроусловия отдельных участков стволов деревьев, на которых произрастает *L. pulmonaria*. Так, было установлено, что при увеличении возраста деревьев осины повышается рН корки, на стволах возрастает проективное покрытие мохообразных и среднее значение угла наклона поверхности ствола. В результате этого на старых осинах возрастом > 150 лет на покровных тканях образуется большое количество микротрещин и положительно наклоненных участков, что способствует лучшему закреплению вегетативных диаспор лишайника, а также обеспечивает более длительное нахождение талломов во влажном состоянии. Важную роль в поддержании стабильной численности ценопопуляций вида выполняют живые и сухостойные стволы лиственных деревьев: *Populus tremula*, *Salix caprea*, *Sorbus aucuparia*.

Сохранение *L. pulmonaria* в лесных сообществах Карелии на уровне современного распространения и обилия возможно только при условии сохранения широкой сети еловых фитоценозов возрастом > 200 лет. Также должны

быть сохранены участки смешанных елово-осиновых сообществ, которые могут выполнять роль связующих коридоров для расселения вида.

Выводы

1. В лесных фитоценозах Карелии *Lobaria pulmonaria* колонизирует преимущественно следующие виды деревьев: *Populus tremula* (64 %), *Sorbus aucuparia* (12 %), *Salix caprea* (9 %), *Picea* spp. (9 %), *Betula* spp. (3,5 %). Большая часть талломов (70 %) произрастает на живых деревьях, 21 % – на сухостое, 9 % – на валеже. Существование вида в условиях северной подзоны тайги обеспечивают субценопопуляции, произрастающие на стволах *Populus tremula* и *Salix caprea*, в условиях средней тайги – *Populus tremula* и *Sorbus aucuparia*.

2. На начальных стадиях онтогенеза талломов *Lobaria pulmonaria* наблюдается последовательная смена морфологических фаз (состояний): 1) накипное слоевище округлой, выпуклой, каплевидной формы (ювенильное), 2) листоватое слоевище в форме плоской пластинки овальной формы (имматурное 1), 3) листоватое слоевище продолговатой формы, без выемок или с одной выемкой (имматурное 2), 4) сильнорассеченное слоевище с 2-мя и более выемками, с ямчатой бугристостью («легочной» складчатостью) и/или с первыми зачаточными лопастями, с формирующимися цефалодиями (имматурное 3). На стволах основного форофита (*Populus tremula*) число талломов, относящихся к данным состояниям (площадью < 1 см²), в среднем, в 150 раз выше, чем виргинильных талломов, что вызвано массовым отмиранием особей вида на начальных стадиях жизненного цикла.

3. В онтогенетических спектрах большинства (85 %) изученных ценопопуляций *Lobaria pulmonaria* (исключая особи ювенильного и имматурного состояния) преобладают особи, относящиеся к прегенеративному состоянию: из них на долю виргинильных 1 (стерильных) приходится 15–50 %, на долю виргинильных 2 (соредиозных) – 30–60 % от общего числа талломов. На долю генеративных особей приходится 0–13 %, на особи постгенеративного состояния 10–40 %, в том числе на субсенильные – 1–25 % и сенильные – 3–25 %. Число генеративных особей в среднетаежных лесах тесно связано с общей площадью и плотностью талломов в сообществах: особи с плодовыми телами появляются в фитоценозах, в которых общая площадь талломов вида достигает 0,25 м²/га, а численность ценопопуляции – 30 шт./га. При увеличении площади до 1,8 м²/га и плотности 126 шт./га число генеративных особей возрастает с 2 до 16 шт./га.

4. В еловых сообществах средней подзоны тайги с увеличением давности нарушения от 80 до 450 лет в ценопопуляциях вида *Lobaria pulmonaria* возрастает число талломов (с 40 до 280 шт./га) и число колонизированных субстратных единиц (с 7 до 38 шт./га). Средняя площадь таллома в лесах в интервале

80–200 лет после нарушения составляет 87 см^2 , а в последующие 200 лет – снижается до 28 см^2 . Общая площадь талломов в сообществе восстанавливается спустя ~ 200 лет после нарушения и составляет, в среднем, $0,8 \text{ м}^2/\text{га}$.

5. Число типов колонизированных лишайником субстратов с давностью нарушения увеличивается и составляет, в среднем: в средневозрастных осинниках – 4, в смешанных елово-осиновых лесах – 5, в ельниках – 6. Число талломов на стволах живой и сухостойной *Populus tremula* в интервале от 80 до 200 лет увеличивается и стабилизируется в 200–250 лет после нарушения, составляя соответственно 60 и 34 шт./га. Число талломов вида на ветвях *Picea* spp. в ходе сукцессии леса увеличивается от 1 шт./га при давности нарушения 80–150 лет до 100 шт./га при давности нарушения 450 лет. В ельниках с давностью нарушения 410–450 лет на долю этого субстрата приходится половина всех особей, площадью $> 1 \text{ см}^2$.

6. В онтогенетическом спектре субценопопуляций *Lobaria pulmonaria* с увеличением давности нарушения от 80 до 450 возрастает доля виргинильных талломов и снижается доля постгенеративных (субсенильных и сенильных). В процессе сукцессии доля стволов, на которых вид представлен только особями прегенеративного состояния, возрастает с 20 % до 60 %, только особями постгенеративного состояния – снижается с 48 % до 15 %. В фитоценозах с давностью нарушения более 250 лет доля виргинильных талломов составляет 72 %, то есть формируются биологически молодые ценопопуляции *Lobaria pulmonaria*, в которых воспроизводство вида протекает успешно.

7. Оптимальные условия для развития и успешного воспроизводства особей вида *Lobaria pulmonaria* складываются на стволах *Populus tremula*, имеющих следующие характеристики: возраст 130–200 лет, диаметр ствола (на высоте 1,3 м) – 50–100 см, радиус кроны 4–6 м, площадь субстрата (на высоте от 0 до 2 м) – 3–5,5 м^2 . Лишайник произрастает преимущественно на участках стволов деревьев северных и западных экспозиций, с положительным углом наклона (в среднем, $+10^\circ$), на высоте 40–160 см над поверхностью почвы, с проективным покрытием мохообразных 10–35 %, с величиной pH корки 4,8–6.

8. В средневозрастных осинниках (80–100 лет) групповой характер распространения субстратов с субценопопуляциями *Lobaria pulmonaria* наблюдается только в 40 % сообществ, при этом радиус агрегаций не превышает 3 м. В смешанных лесах (150–200 лет) групповой тип пространственной структуры колонизированных видом форофитов проявляется в 73 % сообществ, при этом в 45 % случаев субценопопуляции группируются на двух расстояниях: 2–9 и 10–20 м. В ельниках (210–450 лет) групповое распространение субценопопуляций наблюдается в 80 % случаев, 30 % из них имеют радиус агрегаций 1–15 м.

9. В условиях северной подзоны тайги, по сравнению со среднетаежной подзоной, параметры ценопопуляций вида имеют ряд существенных отличий: среднее число колонизированных видом субстратных единиц снижается (с 26 до 15 га⁻¹); в спектре субстратов, наряду с *Populus tremula* (45 %), важная роль принадлежит деревьям *Salix caprea* (43 %); в онтогенетическом спектре доля генеративных особей уменьшается в 3 раза; в фитоценозах с давностью нарушения 180–270 лет доля группового распространения особей в пространстве сообщества снижается до 60 %.

Список основных работ, опубликованных по теме диссертации

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.

Статьи, опубликованные в журналах, рекомендованных ВАК РФ

2. **Игнатенко Р. В.** Состояние популяции охраняемого лишайника лобария легочная (*Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm.) в растительных сообществах Петрозаводского городского округа / Р. В. Игнатенко, В. Н. Тарасова // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. Сер.: Естественные и технические науки. – 2014. – № 8 (145). – Т. 2. – С. 26–30.

3. **Игнатенко Р. В.** Состояние популяций охраняемого лишайника *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. в лесных сообществах южной Карелии при разном уровне антропогенной нагрузки / Р. В. Игнатенко, В. Н. Тарасова // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. Сер.: Биологические науки. – 2015. – № 8 (153). – С. 57–64.

Публикации в изданиях, индексируемых в Scopus

4. **Ignatenko R. V.** The population structure of the lichen *Lobaria pulmonaria* in middle boreal forests depends on the age after disturbance / R. V. Ignatenko, V. N. Tarasova // Folia Cryptogamica Estonica. – 2017. – Vol. 54. – P. 83–94.

Статьи в других изданиях

5. Тарасова В. Н. Особенности произрастания и оценка состояния популяции охраняемого лишайника лобария легочная (*Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm.) в растительных сообществах заповедника «Кивач» / В. Н. Тарасова, **Р. В. Игнатенко** // Труды Государственного природного заповедника «Кивач». Выпуск 6. – Петрозаводск, 2013. – С. 24–28.

6. **Игнатенко Р. В.** Популяционная структура охраняемого лишайника лобария легочная (*Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm.) как показатель уровня антропогенной нагрузки растительных сообщество южной Карелии / Р. В. Игнатенко, В. Н. Тарасова // Актуальные проблемы экологии и природопользования: сборник научных трудов. Секция «Экологический мониторинг» (Москва, 10–12 апреля 2014 г.). – М.: РУДН, 2014. – С. 248–251.

7. Тарасова В. Н. Экология лишайника *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. в растительных сообществах НП «Водлозерский» (Республика Карелия) / В. Н. Тарасова, **Р. В. Игнатенко** // Научные исследования редких видов растений и животных в заповедниках и национальных парках Российской Федерации за 2005–2014 гг. / Отв. ред. Д. М. Очагов. – Выпуск. 4. – М.: ВНИИ Экология, 2015. – С. 405–408.

8. **Игнатенко Р. В.** Характеристика ювенильного и иматурного состояний прегенеративного периода онтогенеза охраняемого лишайника лобария легочная (*Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm.) / Р. В. Игнатенко, В. Н. Тарасова // Современная микология в России. – М.: Нац. акад. микол., 2017. – Т. 6. – С. 324–327.

Публикации в сборниках и материалах международных и всероссийских конференций

9. Тарасова В. Н. Состояние популяций редкого лишайника лобария легочная (*Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm.) в растительных сообществах Петрозаводского городского округа (Республика Карелия) / В. Н. Тарасова, **Р. В. Игнатенко** // Современная ботаника в России. Труды XIII съезда русского ботанического общества и конференции «Научные основы охраны и рационального использования растительного покрова Волжского бассейна» (Тольятти, 16–22 сентября 2013 г.). Т. 1: Эмбриология. Структурная ботаника. Альгология. Микология. Лихенология. Бриология. Палеоботаника. Биосистематика. – Тольятти: Касандра, 2013. – С. 214–216.

10. **Игнатенко Р. В.** Анализ субпопуляций охраняемого лишайника лобария легочная (*Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm.) в растительных сообществах Южной Карелии / Р. В. Игнатенко // Ломоносов-2014: тезисы докладов XXI Международной конференции студентов, аспирантов и молодых ученых; секция «Биология» (Москва, 7–11 апреля 2014 г.). – М.: Изд-во Московского университета, 2014. – С. 176–177.

11. **Игнатенко Р. В.** Количественные показатели популяционной структуры охраняемого лишайника лобария легочная (*Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm.) в растительных сообществах Южной Карелии / Р. В. Игнатенко, В. Н. Тарасова // Лихенология в России: актуальные проблемы и перспективы исследований. Программа и труды Второй Международной конференции, посвященной

300-летию Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН и 100-летию Института споровых растений (Санкт-Петербург, 5–8 ноября 2014 г.). – СПб., 2014. – С. 85–91.

12. **Игнатенко Р. В.** Анализ популяционной структуры охраняемого лишайника *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. в лесных сообществах музея-заповедника «Кижы» и заказника «Кижский» (Республика Карелия) / Р. В. Игнатенко, Р. С. Мартыанов, В. Н. Тарасова // Биология – наука XXI века: сборник тезисов 19-й Международной Пущинской школы-конференции молодых ученых (Пущино, 20–24 апреля 2015 г.). – Пущино, 2015. – С. 424.

13. **Игнатенко Р. В.** Состояние и распространение эпифитного лишайника *Lobaria pulmonaria* в лесных сообществах заповедника «Кивач» (Южная Карелия) / Р. В. Игнатенко, В. Н. Тарасова // III (XI) Международная ботаническая конференция молодых ученых в Санкт-Петербурге: Тезисы докладов (Санкт-Петербург, 4–9 октября 2015 г.). – СПб.: БИН РАН, 2015. – С. 31.

14. **Игнатенко Р. В.** Состояние охраняемого лишайника *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. в лесных сообществах южной Карелии при разном уровне антропогенной нагрузки / Р. В. Игнатенко, В. Н. Тарасова // Растения в условиях глобальных и локальных природно-климатических и антропогенных воздействий: Тезисы докладов Всероссийской научной конференции с международным участием и школы для молодых ученых (Петрозаводск, 21–26 сентября 2015 г.). – Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2015. – С. 223.

15. **Игнатенко Р. В.** Характеристика начальных стадий онтогенеза охраняемого лишайника лобария легочная (*Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm.) / Р. В. Игнатенко, В. Н. Тарасова // Научно-исследовательская работа обучающихся и молодых ученых: Материалы 68-й Всероссийской (с международным участием) научной конференции обучающихся и молодых ученых (Петрозаводск, 11–29 апреля 2016 г.). – Электрон. текст. дан. – Петрозаводск: Издательство ПетрГУ, 2016. – С. 471–474.

16. **Игнатенко Р. В.** Характеристика ценопопуляций охраняемого лишайника *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. в лесных сообществах с разной давностью нарушения в национальном парке «Водлозерский» / Р. В. Игнатенко, В. Н. Тарасова // Научные исследования в заповедниках и национальных парках России: Тезисы Всероссийской научно-практической конференции с международным участием, посвященной 25-летию юбилею биосферного резервата ЮНЕСКО «Национальный парк «Водлозерский» (Петрозаводск, 29 августа – 4 сентября 2016 г.). – Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2016. – С. 87–88.

17. **Игнатенко Р. В.** Характеристики ценопопуляций лобарии легочной (*Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm.) в среднетаежных лесных сообществах Карелии

с различной давностью нарушения / Р. В. Игнатенко, В. Н. Тарасова // Проблемы популяционной биологии: Материалы XII Всероссийского популяционного семинара памяти Николая Васильевича Глотова (1939–2016) (Йошкар-Ола, 11–14 апреля 2017 г.). – Йошкар-Ола: ООО ИПФ «Стринг», 2017. – С. 108–110.

18. **Игнатенко Р. В.** Структура ценопопуляций охраняемого лишайника лобария легочная (*Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm.) в среднетаежных сообществах с разной давностью нарушения на северо-западе России / Р. В. Игнатенко, В. Н. Тарасова // 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 г.). – Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2017. – С. 124–126.

19. Тарасова В. Н. Лишайники и мохообразные, ассоциированные с лобарией легочной (*Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm.) в лесных сообществах средне-таежной подзоны Республики Карелия / В. Н. Тарасова, Р. П. Обабко, **Р. В. Игнатенко** // Бореальные леса: состояние, динамика, экосистемные услуги: Тезисы докладов Всероссийской научной конференции с международным участием, посвященной 60-летию Института леса Карельского научного центра РАН (Петрозаводск, 11–15 сентября 2017 г.). – Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2017. – С. 288–290.