

размножение, распространение, онтогенез, состояние в растительных сообществах северного полушария, влияние характеристик сообществ, субстратная приуроченность и влияние характеристик деревьев, влияние микроусловий, взаимоотношения с эпифитными лишайниками и мхами.

Глава 2 посвящена подробной характеристике природных условий района исследования, исследованным фитоценозам и методам исследования. Автор описывает физико-географические условия Республики Карелия; природные условия заповедника «Кивач», Национального парка «Водлозерский», заказников «Кижский» и «Заозерский», Петрозаводска (средняя тайга), заповедника «Костомушский», Национального парка «Паанаярви» (северная тайга). Очень детально описаны изученные фитоценозы: осинники чернично-злаковые, смешанные елово-осиновые злаково-черничные леса, ельники черничные зеленомошные субклимаксовые, ельники черничные зеленомошные малонарушенные условно климаксовые (средняя тайга); смешанные елово-березовые злаково-черничные леса, ельники черничные зеленомошные субклимаксовые (северная тайга). Методы исследования включают разделы: геоботанические методы, метод изучения пространственной структуры, объем анализируемого материала (средняя тайга - 25 пробных площадей, 556 деревьев и кустарников, 2811 макроталломов, 539 микроталломов; северная тайга - 8 пробных площадей, 120 деревьев и кустарников, 898 макроталломов и 280 микроталломов), методы обработки материала (регрессионный анализ, однофакторный дисперсионный анализ, критерий Манна-Уитни).

Глава 3 посвящена описанию особенностей онтогенеза *L. pulmonaria*, выявленных автором в лесных сообществах Карелии. Помимо размерных характеристик талломов, описаны морфологические изменения талломов, онтогенетическая структура ценопопуляций. Автором подробно изучены ювенильные и имматурные онтогенетические состояния *L. pulmonaria*, на основе чего дополнено описание онтогенеза. При характеристике онтогенетической структуры ценопопуляций в разных сообществах и на разных субстратах исследованы виргинильные (v^b , v^{2a} , v^{2b} , v^{2c}), генеративные (g), субсенильные (ss) и сенильные (s) талломы, приведены их количественные оценки, что позволит в дальнейшем проводить мониторинг в исследованных сообществах и сравнения с другими регионами. Выявлен интересный факт, что в лесных сообществах северной тайги встречается в 3 раза меньше особей с апотециями (генеративных), чем в подзоне средней тайги. Автор делает вывод, что основными субстратами, для которых характерен стабильный уровень воспроизводства *L. pulmonaria* являются осина, ива козья, рябина

обыкновенная, при этом ветви елей вид использует в качестве временного субстрата.

В главе 4 рассматриваются характеристики условий местообитаний, которые влияют на показатели *L. pulmonaria*. Выявлено, что показатели ценопопуляций *L. pulmonaria* определяются давностью нарушения растительного сообщества. Автор делает заключение, что общая площадь талломов в лесах средней тайги восстанавливается спустя 200 лет после нарушения, но стабилизации характеристик ценопопуляций не происходит даже спустя 450 лет после нарушений. В условиях северной тайги число субстратных единиц, колонизированных *L. pulmonaria* уменьшается по сравнению с подзоной средней тайги. Показано, что при изменении таксационных характеристик осины (возраста, диаметра, радиуса кроны, площади ствола) изменяются характеристики ценопопуляций *L. pulmonaria*. Оптимальные условия для развития и воспроизводства особей зарегистрированы на деревьях, имеющих, возраст 130-200 лет, диаметр ствола 50-100 см. Для средней и северной тайги выявлена общая закономерность: число талломов возрастает с увеличением возраста и диаметра деревьев. Отмечено также, что с увеличением покрытия мохообразных до 60% увеличивается число талломов *L. pulmonaria*, при этом для развития молодых талломов складываются благоприятные условия при покрытии не более 30%. Интересен факт, что с увеличением давности нарушения увеличивается высота произрастания вида на стволах осины. Показаны разные закономерности по приуроченности талломов к экспозициям на разных форофитах в разных подзонах. Было бы интересно рассмотреть эти результаты отдельно по сообществам и по пробным площадям. Известный факт, что лишайники лучше развиваются на наклоненных стволах деревьев, автор исследовал подробно и выявил, что угол наклона ствола $+10^\circ$ является оптимальным для ценопопуляций *L. pulmonaria*.

Глава 5 посвящена анализу пространственной структуры ценопопуляций *L. pulmonaria*. В этой главе с помощью функции Рипли проанализированы данные о расположении талломов *L. pulmonaria*. Групповое размещение особей повышается в процессе сукцессионной динамики от 40 % в осинниках, имеющих возраст 80-100 лет до 80% в ельниках, возраст которых 210-450 лет. В разных фитоценозах отмечены изменения расстояний между агрегациями талломов *L. pulmonaria*. Разнообразие расстояний между агрегациями выявлено в сообществах средней тайги, увеличение типов агрегаций связано с увеличением давности нарушения.

Значимость для науки заключается в том, что получены новые экспериментальные и теоретические данные в области популяционной экологии лишайников. 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 оценка влияния комплекса характеристик условий местообитаний на показатели вида.

Практическое значение. Полученные данные могут быть использованы при разработке мероприятий по сохранению *L. pulmonaria* в регионе. Постоянные пробные площади могут быть использованы в мониторинге ценопопуляций вида. 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 и зарегистрирована база данных «Лишайник лобария легочная в лесных сообществах Карелии».

Рекомендации по использованию результатов и выводов диссертации

Результаты работы целесообразно использовать в Институте леса Коми НЦ УрО РАН, в Институте биологии Карельского центра РАН, в учебном процессе при подготовке биологов и экологов в Сыктывкарском и Санкт-Петербургском государственных университетах при разработке мероприятий по сохранению *Lobaria pulmonaria* на охраняемых природных территориях.

Замечания

1. Автор вольно обращается с терминологией. «Ранние этапы жизненного цикла» (С. 7) использует вместо ранние онтогенетические состояния, термины «жизненный цикл» и «онтогенез» - не синонимы.

Автор пишет: «онтогенетические возрастные состояния» (С. 7), «онтогенетическая структура ценопопуляций» (С. 70), «возрастные спектры ценопопуляций» (С. 71). В популяционной биологии растений вначале использовали термины возрастные состояния и возрастная структура ценопопуляций, позднее стали использовать онтогенетические состояния и онтогенетическая структура ценопопуляций.

В онтогенезе нет «прегенеративного состояния» и «постгенеративного состояния» (С. 155, вывод 3), есть онтогенетические состояния прегенеративного и постгенеративного периодов.

Р.В. Игнатенко использует термин субценопопуляция - совокупность всех талломов, произрастающих на одном стволе дерева, ссылаясь на И.Н. Михайлову. Однако И.Н. Михайлова (2005) дает такое определение для субпопуляции. Возникает вопрос: каким термином следует обозначать совокупность талломов на разных видах деревьев в пределах растительного сообщества?

Вместо подзона средней тайги и подзона северной тайги в работе используется «средняя подзона тайги» и «северная подзона тайги» (например, С. 47, 49).

Размеры талломов не могут быть «вертикальными и горизонтальными» (С. 66).

Неудачен термин «некротическое образование» (С. 67), при некрозе таллома ничего не образуется, а происходит распад.

2. Странно видеть в кратком обзоре популяционных исследований лишайников (С. 11) часть текста из статьи «Популяционно-онтогенетические исследования эпифитных лишайников» (Суетина, Глотов, 2015 - ссылка на статью приводится) с теми же самыми ссылками: «(Golm et al., 1993; Nestmark et al., 2005; Merinero et al., 2012)...(Goudie et al., 2011)... (Михайлова, 2005)». Неужели исследования исчерпываются только этими публикациями?

3. Таблица 2 неудачна. Из этой таблицы следует, что все сообщества были одноярусными, хотя это не так. Непонятно, что могут показать средние значения всех видов деревьев в древостое по возрасту, высоте и диаметру? Формулы состава древостоя приведены в процентах, а не как это принято в лесной таксации в долях, сумма которых составляет 10. Кроме того, ива и рябина входят в состав подлеска и не должны включаться в формулу состава древостоя.

4. В диссертации одна из групп сообществ называется «средневозрастные осинники чернично-злаковые» (С. 47), для 3-х других групп возраст в названиях групп не указан. Далее в тексте (С. 48) при характеристике этих осинников говорится о «среднеспелом» и «спелом» состоянии осины. Остается неясным, о какой группе возраста осины идет речь и что такое среднеспелое состояние осины?

5. На валеже происходит разложение и гибель талломов *L. pulmonaria*. В процессе выпадения деревьев из древостоя талломы могли механически оторваться. Некорректно рассматривать характеристики остатков популяции *L. pulmonaria* валежа наряду с популяциями на живых деревьях и сухостое.

6. Некорректно сравнивать плотность микроталломов *L. pulmonaria* в средней и северной тайге (С. 71-72), если в первом случае субстратом является осина, а во втором - ива. Описание макроталломов проводится без сравнения на разных форофитах (С. 66-69).

7. В работе показано, что доля некроза от общей площади талломов увеличивается в онтогенезе. Не указано, как этот признак изменяется на разных видах деревьев и в разных сообществах. Некроз - показатель жизнеспособности талломов, желательнее было рассмотреть шкалу жизнеспособности.

8. Онтогенетическая структура ценопопуляций *L. pulmonaria* в связи с давностью нарушения обсуждается и в главе 3, и в главе 4 (С. 70, С. 83). Не проведен анализ онтогенетической структуры ценопопуляций *L. pulmonaria* на разных видах деревьев из разных подзон, эти материалы проиллюстрированы таблицей 7 (С. 74); в этой таблице приводится показатель доли талломов (%), который непонятно как рассчитывался и что он означает?

9. В средней тайге ива не изучалась (табл. 2, 10), тогда как может сравниваться показатель доли талломов на живых стволах ивы в средней и северной тайге (табл. 9 С. 100)? Как проводилось сравнение и получена значимость ***, т.е. $P < 0,001$? Если нет субстрата, то талломов не 0, как в таблице 9, а должен стоять прочерк.

10. В работе использовались три вида уравнений регрессии (линейное, экспоненциальное, затухающей экспоненты). Выбор той или иной модели в анализе нигде не обоснован и, тем более, не приводится их сравнение. По-видимому, автор пользовался интуицией при выборе модели. Для выбора модели можно было, например, использовать информационный критерий Шварца.

11. Из работы не ясно, почему графики линейной регрессии преломляются (см. рис 9.1, 12.2, 15.1.4, 15.1.5, 15.1.6, 15.2.1, 15.2.2, 15.2.3 и др.). Возможно, данные анализировались не полностью, а по частям, для каждой из которых строилось свое уравнение регрессии, но в работе это не описано.

12. При анализе графиков линий регрессии зависимости различных характеристик от давности нарушения две точки из НП «Водлозерский» (с большой давностью нарушений) явно выглядят как резко выделяющиеся наблюдения, и при их удалении многие уравнения регрессии (например, на рис. 15.1.3, 17.1.6 и др.) были бы не значимы. Этот эффект был не раз описан в статистических исследованиях (см. Айвазян С.А., Енюков И.С., Мешалкин Л.Д. Прикладная статистика: исследование зависимостей. М.: Финансы и статистика, 1985. С. 64). Возможно, стоило применить в данном случае логарифмическую шкалу для признака давность нарушения.

13. Не понятно, каким статистическим критерием была выбрана точка изменения тренда на рис. 17.2.1. Возможно, в таком случае лучше было использовать нелинейный полином для поиска точки максимума, например параболу.

14. В диссертации приводятся многочисленные коэффициенты детерминации, при этом некоторые зависимости не имеют биологического смысла. Например: средняя площадь таллома в зависимости от давности нарушения (С. 82), от доли участия ели (С. 85) и осины (С. 89) в древостое, от возраста осины (С. 108), от разного диаметра стволов осины (С. 110, С. 112) и др. Автор сам объясняет причину таких связей: это связано с участием высокой доли молодых, некрупных особей (С. 83). Выявляется зависимость, заведомо заложенная методикой исследования: доля участия осины и ели в зависимости от давности нарушения (С. 84); эта закономерность описана автором ранее при рассмотрении особенностей восстановительной динамики ельников (С. 44-47).

Зависимости между таксационными параметрами деревьев (диаметр ствола, радиус кроны, высота) почему-то обсуждаются не в главе методика, а в разделе обсуждение результатов главы 4 и не сопоставляются с имеющимися данными в лесной таксации.

15. В работе содержится ряд опечаток и неточностей, например, «фитобионт» вместо фотобионт (С. 14), «научно» вместо научной (С. 31), «полученные спектр» вместо полученные спектры (С. 54), «талломов, произрастающие» вместо талломов, произрастающих (С. 57), «по краям и ребра талломов» вместо по краям и ребрам талломов (С. 67), «вклад или доля некроза в общую площадь талломов» вместо доля некроза от общей площади талломов (С. 67, 69), «в непосредственно близости» вместо в непосредственной близости (С. 76), «с ... до» вместо «от ... до» (например, С. 80), два рисунка 9 (С. 65 и С. 68) и др.

Заключение

Диссертация Р.В. Игнатенко является оригинальным законченным научно-квалификационным исследованием. В целом, работу отличает обилие собранного материала, использование разных методов исследования, в том числе методов статистического анализа.

Автореферат соответствует содержанию диссертации. Материалы диссертации отражены в публикациях автора и апробированы на научных конференциях. По теме диссертации автором опубликовано 18 работ, в том числе 2 статьи в изданиях, рекомендованных ВАК РФ, одна из которых включена в базу Scopus. Р.В. Игнатенко решил поставленные в работе задачи,

обосновал обширными фактическими материалами и анализом полученных данных выводы и положения, выносимые на защиту.

Диссертационная работа «Экология лишайника *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. в растительных сообществах Карелии» соответствует требованиям Положения о присуждении ученых степеней, предъявляемым к кандидатским диссертациям, а ее автор Роман Викторович Игнатенко, заслуживает присуждения ученой степени кандидата биологических наук по специальности 03.02.08 - Экология (в биологии).

Отзыв на диссертацию и автореферат Р.В. Игнатенко обсужден на расширенном заседании кафедры биологии «26» апреля 2018 г., протокол № 9 в присутствии 1 доктора, 1 доцента и 12 кандидатов наук.

Заведующий кафедрой биологии
Института естественных наук и фармации
Марийского государственного университета,
доктор сельскохозяйственных наук, доцент

В.А. Забиякин

Доцент кафедры биологии
Института естественных наук и фармации
Марийского государственного университета,
кандидат биологических наук, доцент

Ю.Г. Суетина

Доцент кафедры математического анализа
и теории функций
физико-математического факультета
Марийского государственного университета,
кандидат биологических наук

А.Б. Трубянов

424000, Республика Марий Эл, г. Йошкар-Ола,
пл. Ленина, д. 1, тел.: (8362) 68-80-02,
факс: 56-57-81, e-mail: rector@marsu.ru

26.04.2018 г.

