

УДК 581.93

*На правах рукописи*

*Обабко*

**Обабко Роман Павлович**

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

1.5.9. – Ботаника

**АВТОРЕФЕРАТ**

диссертации на соискание учёной степени  
кандидата биологических наук

Москва – 2026

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

Научный руководитель **КРЫШЕНЬ Александр Михайлович**  
доктор биологических наук, главный научный сотрудник лаборатории динамики и продуктивности таёжных лесов Института леса Федерального государственного бюджетного учреждения науки Федерального исследовательского центра «Карельский научный центр Российской академии наук»

Официальные оппоненты: **ДЕГТЕВА Светлана Владимировна**,  
доктор биологических наук, член-корреспондент РАН, директор Федерального государственного бюджетного учреждения науки Федерального исследовательского центра «Коми научный центр Уральского отделения Российской академии наук»

**БАИШЕВА Эльвира Закирьяновна**,  
доктор биологических наук, главный научный сотрудник Федерального государственного бюджетного учреждения науки «Уфимский федеральный исследовательский центр Российской академии наук»

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

Защита состоится «\_\_» \_\_\_\_\_ 2026 г. в \_\_\_\_\_ часов на заседании диссертационного совета 24.1.022.01 при федеральном государственном бюджетном учреждении науки «Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина Российской академии наук» (ГБС РАН) по адресу: 127279, г. Москва, ул. Ботаническая, д. 4, конференц-зал. Факс: 8-499-977-91-72.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке ГБС РАН и на сайте [www.gbsad.ru](http://www.gbsad.ru).

Автореферат разослан «\_\_» \_\_\_\_\_ 2026 г.

Учёный секретарь  
диссертационного совета  
кандидат биологических наук



Рябченко Андрей Сергеевич

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность.** Мохообразные – важная часть экосистем, они участвуют в круговороте биогенных элементов и вносят значительный вклад в биоразнообразии. Число эпифитных мохообразных колеблется от 30–60 видов в бореальной зоне и до 140 видов в зоне широколиственных лесов (Mežaka et al., 2008; Tarasova et al., 2017; Рыковский и др., 2020; Обабко, Тарасова, 2021). На стволах и в кронах деревьев сухая биомасса мохообразных может достигать от 9 кг/га в бореальных лесах (Ellyson, Sillett, 2003; Nembre et al. 2021), до 900 кг/га в старовозрастных псевдотсуговых лесах (Pike et al. 1977; Nembre et al. 2021) и 14000 кг/га в горных туманных лесах (Росс, 1980).

Мхи и печёночники являются пойкилогидрическими организмами, влажность тела которых зависит от окружающих условий. С одной стороны, они выступают как чуткие индикаторы параметров среды, а с другой – демонстрируют разнообразие адаптационных приспособлений, занимая различные экологические ниши, осваивая, как оптимальные, так и экстремальные условия обитания (Glime, 2007). Многие виды мохообразных тесно связаны с определёнными экологическими условиями и имеют свои особенности сукцессионной динамики, они особенно уязвимы в условиях меняющегося климата и усиливающегося антропогенного влияния и исследование их свойств особенно актуально в настоящее время. Чувствительность эпифитных мохообразных к внешнему воздействию определяет интерес научного сообщества к ним в связи с индикацией экологических условий (Mežaka et al., 2012; Ezer et al. 2017, Тарасова, 2017, Обабко и др., 2017; Обабко, Тарасова, 2018; и др.) и классификацией растительных сообществ (Байшева, Соломещ, 1994; Barkman, 1958; Mucina, et al., 2016; Байшева и др., 2015 и др.). При этом вопросы строения самих эпифитных моховых сообществ остаются относительно мало изученными (Billings, Drew 1938; Cain, Sharp, 1938; Barkman, 1958; Ashton, 1986; Писаренко, 2001; Исакова, 2009; Sagar, Wilson, 2009; Ezer et al. 2019 и др.) несмотря на то, что значимость исследования распределения видов мохообразных вдоль градиентов экологических факторов подчеркивается в литературе (Slack, Glime 1985; Slack 1990), и данная проблема включена в список 50 фундаментальных вопросов бриологии (Patiño et al., 2022). Динамичные и небольшие по размерам эпифитные обрастания могут рассматриваться как модельный объект для исследования механизмов динамики и устойчивости растительных сообществ (Billings Drew 1938; Cain, Sharp, 1938; Ashton, 1986; Isakova, 2009; Putna, Mežaka, 2012; Mežaka 2014; Tarasova et al., 2017; Rykovskij и et al., 2020; Obabko, Tarasova, 2021 и др.).

**Цель:** изучить состав и структуру моховых эпифитных сообществ в среднетаёжных ельниках черничных на территории Карелии.

**Задачи:**

- 1) Выявить видовой состав эпифитных мхов среднетаёжных ельников черничных
- 2) Выявить факторы, определяющие пространственную структуру эпифитных моховых сообществ на уровне фитоценоза.
- 3) Охарактеризовать структуру и динамику эпифитных моховых обрастаний на стволах основных лесообразующих пород в условиях ельников черничных.

**Основные положения, выносимые на защиту**

1) Эпифитные сообщества основания стволов осины в условиях средней тайги на территории Карелии, формируются устойчивым комплексом видов: *Hylocomium splendens*, *Hylocomiadelphus triquetrus*, *Plagiomnium cuspidatum*, *Sanionia uncinata*, *Pylaisia polyantha*.

2) Виды, участвующие в формировании эпифитных сообществ основания стволов осины в условиях средней тайги на территории Карелии, формируют пространственно-упорядоченную структуру из куртин видов, обусловленную вертикальным (высотным) и горизонтальным (экспозиционным) градиентами увлажнения и освещённости, а также различиями в экологических оптимумах доминирующих видов.

**Научная новизна.**

Обобщены данные по видовому составу эпифитов для подзоны средней тайги на территории Карелии. Предложены методы описания, позволяющие более подробно исследовать эпифитные сообщества на уровне лесного фитоценоза и на стволах отдельных деревьев. Для среднетаёжных ельников исследованы закономерности формирования и строение эпифитных сообществ на стволах осины (*Populus tremula* L.) и ели (*Picea abies* (L.) H.Karst.).

**Теоретическая и практическая значимость.**

Проведённые исследования могут использоваться при оценке биологического разнообразия таёжных экосистем, вносят вклад в понимание закономерностей формирования, наиболее распространённых в среднетаёжной подзоне европейской части России ельников черничных, могут представлять интерес для исследования теории ниш среди эпифитных мохообразных.

В прикладном аспекте материалы могут быть использованы при планировании природоохранной деятельности: создания сети ООПТ, ведения Красных книг регионов Северо-Запада РФ, выделения особо ценных лесных участков.

В рамках диссертации разработаны два оригинальных метода описания растительных сообществ, расширяющих возможности геоботанических исследований.

#### **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 материалы диссертации были составной частью в исследованиях 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).

#### **Апробация.**

Основные результаты диссертационной работы представлены на: 67-й, 68-й и 69-й всероссийской научной конференции с международным участием, обучающихся и молодых учёных (Обабко, 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 г.), Международная бриологическая конференция и полевая школа для молодых учёных «Мохообразные Субарктики» (г. Апатиты, 23–28 августа 2024 г.).

#### **Личный вклад автора.**

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

#### **Объем и структура работы.**

Диссертация состоит из введения, семи глав, выводов, списка цитируемой литературы, включающего 304 работ. Текст изложен на 147 страницах с приложением на 32 страницах. Текст содержит 74 рисунка и 10 таблиц.

### **Благодарности.**

Автор выражает благодарность д.б.н. В.Н. Тарасовой, вдохновителю и организатору исследований эпифитных сообществ в Карелии, 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; 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 организации 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. Значительная часть исследований обеспечивалась грантом РФФИ (20-34-9003120).

## **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 считаю необходимым обозначить 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; Nietz

and Nietz-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 Пудожском, Прионежском, Кондопожском и Медвежьегорском 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 67Е17Б16Ос+С исследовано 8 деревьев осины (*Populus tremula* L.), и на второй пробной площади с породным составом 77Е12Б6Ос5С – 40 деревьев ели (*Picea abies* (L.) Н.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. 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 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 эпифитных сообществ стволов деревьев выбирались живые свободностоящие деревья, с ненарушенной корой.

Использовано три метода исследования эпифитных сообществ.

**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 эпифитный покров регистрировался 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 сообщества 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 ~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 поверхности ствола, таксационные характеристики дерева, а для полного описания эпифитного сообщества (второй метод) ещё и координаты описания на стволе дерева. Объем данных, проанализированных в работе, представлен в таблице 1.

Таблица 1. Объем исследованного материала.

	Метод описания эпифитного сообщества		
	Метод учётных площадок (1 метод)	Полное описание эпифитного сообщества (2 метод)	Метод «линейный» (3 метод)
Число пробных площадей, шт.	19	5	4
Число исследованных деревьев, шт.	169	15	108
Число описаний (площадок) эпифитного сообщества, шт.	1348	2500	432

При исследовании влияния внешних факторов на характеристики эпифитного сообщества применялся метод средних. При данном методе наблюдаемый диапазон фактора разбивался на интервалы, внутри которого для каждой характеристики эпифитного сообщества 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 поверхности ствола с четырёх сторон света. Угол наклона поверхности ствола регистрировался при помощи угломера в смартфоне. 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 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 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*, *ggribes*, *GGally*, *Vegan* и др.

В автореферате названия видов приводятся, согласно списку мхов Европы, Макронезии 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 средней подзоны тайги на территории Карелии, созданный на основании личных сборов автора и литературных данных, представленных в основном работами карельских исследователей М.А. Бойчук и А.И. Максимова.

На территории Карелии 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 СООБЩЕСТВА 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 Макартура (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 СООБЩЕСТВА *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 сообщества ели в среднетаёжном ельнике черничном. На елях большого диаметра (>50 см) в достаточно увлажнённых условиях эпифитные сообщества имеют схожие между собой черты, его структура схематично представлена на рис. 1 А, 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 растёт печёночный мох *Ptilidium pulcherrimum* (5). Как правило, на этом структура сообщества заканчивается, и выше *Ptilidium pulcherrimum* мохообразные не встречаются, а в зоне (6) в зависимости от условий местообитания могут произрастать лишайники, такие как *Coniocybaeae*, *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.

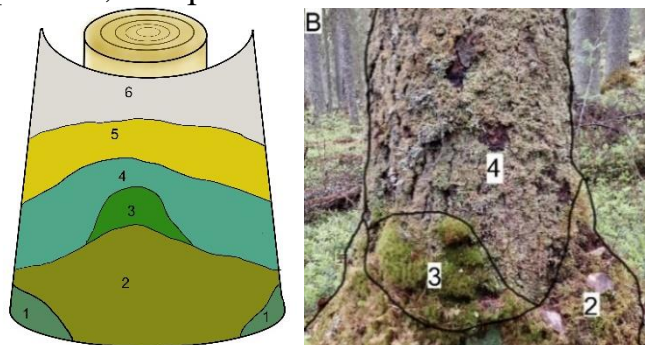


Рис. 1. Схема структуры эпифитного сообщества ствола ели обыкновенной (*Picea abies*) (А) и реальное дерево ели (*Picea abies*) (В). Обозначения в тексте.

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

Исследования эпифитного сообщества 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 внешней среды (давность нарушения, доля ели, параметры дерева) на эпифитное сообщество. Однако, этот метод не так точен при изучении локальных факторов (угол наклона поверхности ствола, радиус кроны над описанием 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) сообщества (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 сообщество находится на начальных этапах

формирования, описания с наибольшим числом видов расположены у самого основания ствола.

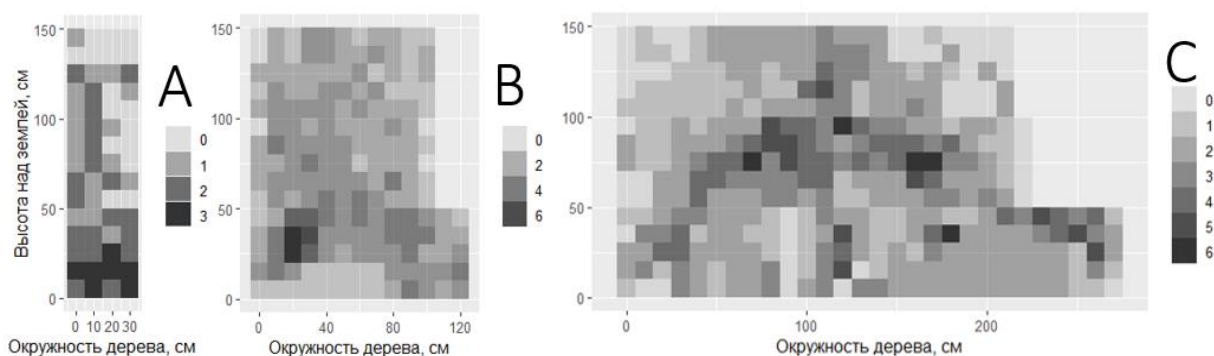


Рис. 2. Число видов мхов на стволах осин разного диаметра: А – малый, В – средний, С – большой диаметр ствола осины (*Populus tremula*).

Таким образом, с увеличением диаметра ствола, т.е. с увеличением возраста *Populus tremula*, происходит формирование структуры мохового сообщества, с зоной максимального видового разнообразия в средней – переходной зоне. Которая располагается между влажной, занятой крупными эпигейными видами мхов и наиболее сухой зоны, где обитают мелкие устойчивые к засухе виды мохообразных (*Pylaisia polyantha*, *Radula complanata*) и накипные лишайники родов *Phlyctis*, *Ochrolechia* и многие другие.

#### Распределение факторов вдоль ствола

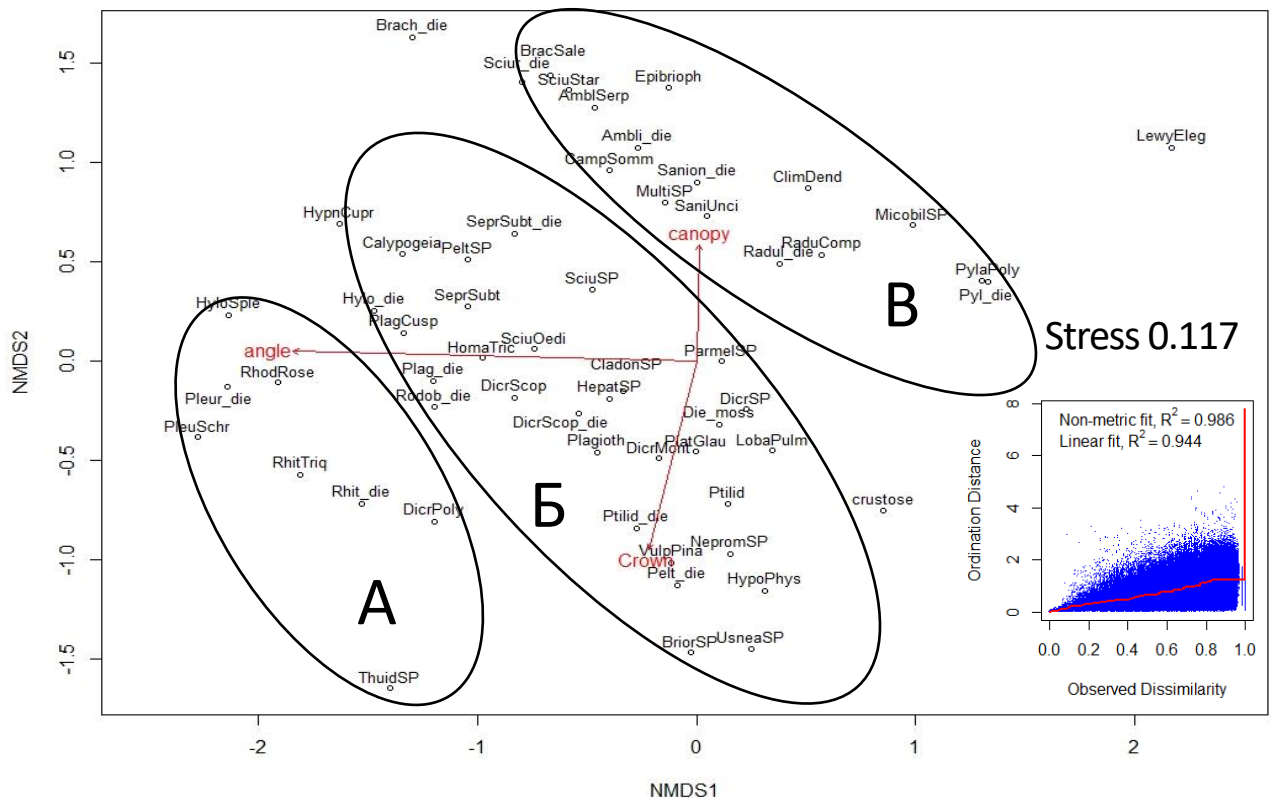
Данные температуры и влажности по большому дереву *Populus tremula* из ельника черничного с давностью нарушения 170 лет в заповеднике «Кивач» представлены в табл. 2. Представленные данные демонстрируют основной тренд изменения влажности на стволе дерева, а именно северная сторона влажнее и холоднее южной, и чем выше от уровня земли, тем суше и теплее становятся местообитания эпифитов. 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
	среднее	74.21	72.96	70.32	72.78	69.49	68.24
	мин	6.22	6.87	6.10	7.43	6.34	6.45

Температура, °C	макс	35.31	36.96	35.24	39.18	42.29	41.90
	среднее	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 сообщества, выделено 3 группы видов, 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 сообщества на больших деревьях или у самой границы почвы на молодых деревьях. Она вносит основной вклад в биоразнообразии, занимая при этом



сравнительно небольшую 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 поверхности ствола в описании, Crown – радиус кроны над описанием, сапору – сквозистость. А – эпигейные виды, слагающие покров у самого основания ствола; Б – виды, занимающие промежуточное положение на стволе, и вносящие основной вклад в биоразнообразии; В – виды, произрастающие на верхней границе эпифитного сообщества, и/или

произрастающие в прорывах эпифитного покрова. Сокращённые названия видов приведены на рис. 6.

Наибольшие значения покрытия в эпифитном сообществе имеют крупные эпигейные виды мхов, такие как *Hylocomiadelphus triquetrus*, *Hylocomium splendens*, и накипные лишайники (рис. 4).

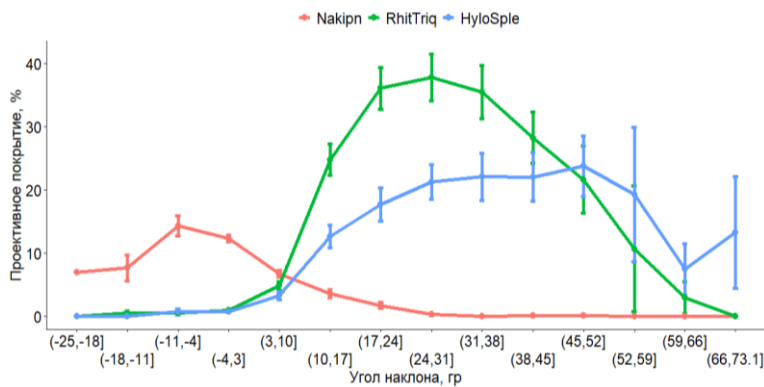


Рис. 4. Изменение эпифитного сообщества вдоль градиента угла наклона ствола осины (*Populus tremula*) Сокращения: Nakipn – накипные лишайники, RhitTriq – *Hylocomiadelphus triquetrus*, HyloSple – *Hylocomium splendens*. На графике SE.

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

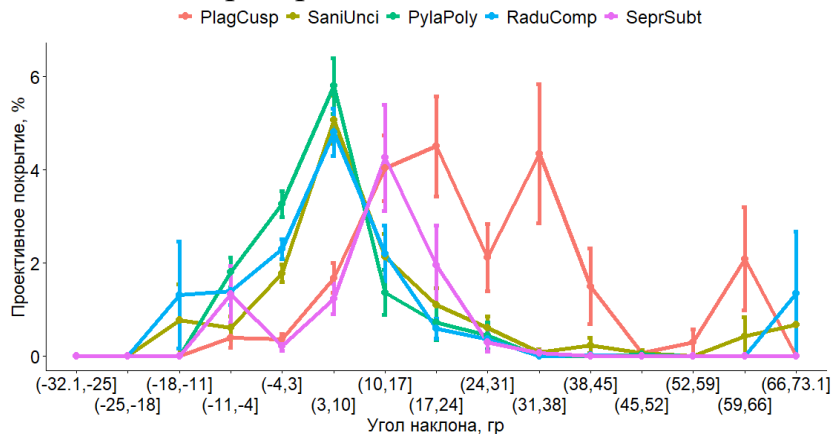


Рис. 5. Изменение эпифитного сообщества на градиенте угла наклона ствола. Сокращения: PlagCusp – *Plagiomnium cuspidatum*, SaniUnci – *Sanionia uncinata*, PylaPoly – *Pylaisia polyantha*, RaduComp – *Radula complanata*, SeprSubt – *Pseudoamblystegium subtile*. На графике SE.

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

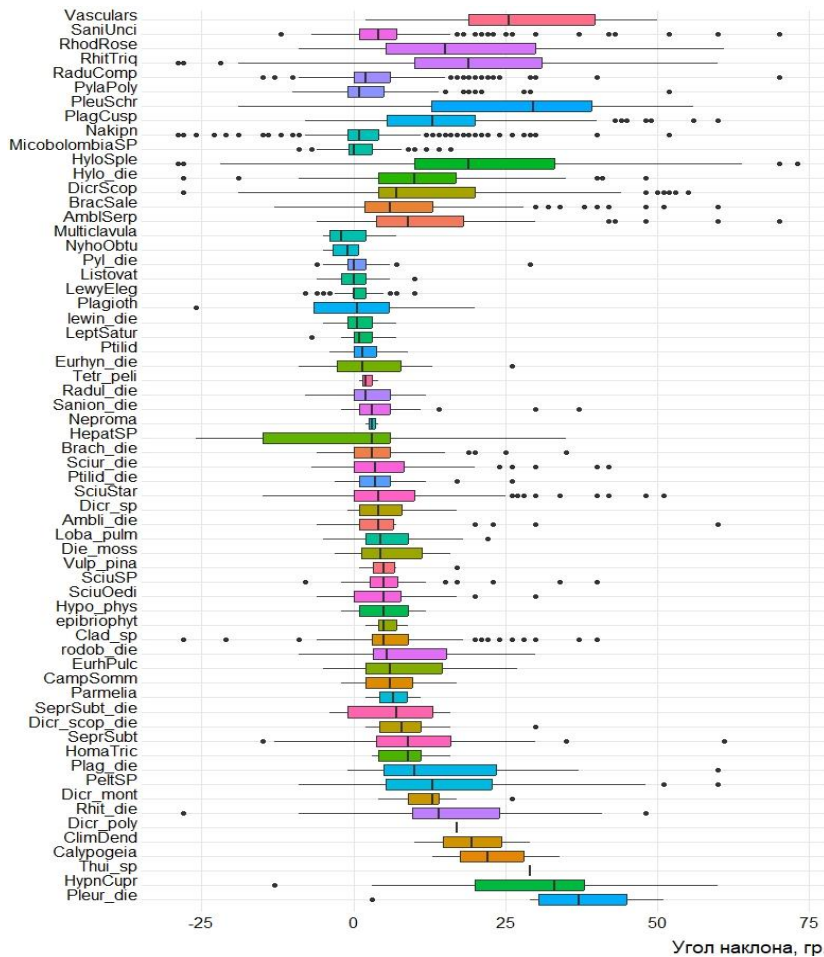


Рис. 6. Встречаемость видов эпифитного сообщества в зависимости от угла наклона ствола. Сокращения: Vasculars – сосудистые растения, Nakipn – накипные лишайники, HepatSP – печёночники, кроме *Radula complanata* и *Ptilidium pulcherrimum*, RhitTriq –

*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*, HupnCupr – *Hypnum cupressiforme*, BracSale – *Brachyathecium salebrosum*, Brach\_die – мёртвый *Brachyathecium salebrosum*, AmbliSerp – *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 неопределённый мох, Nephroma – *Nephroma* sp., Parmelia – *Parmelia* sp., Listovat – листоватые лишайники.

## ГЛАВА 7. ДИНАМИКА ЭПИФИТНЫХ СООБЩЕСТВ.

В широком смысле изменения в эпифитном сообществе 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 эколого-динамический 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 эпифитное сообщество (Billings, Drew, 1938).

Третий уровень – это сукцессии эпифитного сообщества, 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 сообщества 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 эпифитные сообщества динамичны: 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).

## Выводы

1. В условиях среднетаёжных ельников черничных на территории Карелии выявлено 60 видов эпифитных мхов, 7 из которых являются облигатными эпифитами (*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)). Из 60 эпифитных видов мхов 56 отмечены на осине, 20 на берёзе и 18 на ели. На сосне эпифитный моховой покров выражен только у основания больших деревьев, или в особо влажных местообитаниях.

2. Высота сплошного эпифитного покрова на стволах деревьев в условиях среднетаёжных ельников черничных варьирует от нескольких сантиметров до двух и более метров от поверхности почвы.

3. Обнаружено что, в условиях среднетаёжных ельников черничных на территории Карелии эпифитный покров представляет собой упорядоченную структуру, состоящую из куртин видов, сменяющих друг друга вдоль градиентов факторов. На стволах осины старше 40–60 лет данную структуру, условно, можно разделить на 3 группы. Нижняя, сложена крупными эпигейными видами (*Hylocomiadelphus triquetrus*, *Hylocomium splendens*, *Thuidium recognitum* и др.), средняя с высоким видовым разнообразием (*Plagiomnium cuspidatum*, *Serpoleskea subtilis*, *Sciurohypnum reflexum*, *Brachythecium salebrosum*, *Dicranum scoparium* и др.) и верхняя с засухоустойчивыми видами (*Pylaisia polyantha*, *Radula complanata*, *Ptilidium pulcherrimum*, *Sanionia uncinata* и др.) и накипными лишайниками.

4. Выявлено, что с возрастом дерева усложняется структура эпифитного покрова, растёт видовое богатство. Эпифитный покров дифференцируется на зоны, занимаемые видами с различающимися экологическими оптимумами.

5. Структура эпифитного мохового обрастания на старых деревьях находится в состоянии периодических частичных и эндогенных нарушений.

## 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; Белый список K1)

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; Белый список К2)
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 (RSCI)
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 (BAK)
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; Белый список К1)
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; Белый список К3)

#### *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.**