

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ НАУКИ  
ФЕДЕРАЛЬНЫЙ ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ЦЕНТР  
«КАРЕЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК»

*На правах рукописи*

*Обабко*

**ОБАБКО РОМАН ПАВЛОВИЧ**

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

**1.5.9. Ботаника**

Диссертация на соискание учёной степени кандидата биологических наук

Научный руководитель  
доктор биологических наук  
Крышень Александр Михайлович

Петрозаводск

2026

## Оглавление

Введение.....	4
Основные положения, выносимые на защиту.....	5
Практическая значимость.....	5
Участие в темах и проектах.....	5
Апробация.....	6
Личный вклад автора.....	6
Объем и структура работы.....	6
Благодарности.....	6
ГЛАВА 1. ЭПИФИТНЫЙ ПОКРОВ БОРЕАЛЬНЫХ ЛЕСОВ (обзор литературы) .....	7
1.1. История исследований эпифитного покрова бореальных лесов.....	8
1.2 Факторы, определяющие структуру эпифитного сообщества бореальных лесных сообществ.....	10
1.3. Динамика эпифитного сообщества.....	17
ГЛАВА 2. ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ .....	19
2.1. Характеристика районов исследования.....	19
2.1. Объекты исследования.....	20
2.2. Методы исследования .....	25
2.2.1. Описание лесного сообщества.....	25
2.2.2. Методы исследования эпифитного сообщества.....	26
ГЛАВА 3. ВИДОВОЙ СОСТАВ ЭПИФИТНЫХ МХОВ В ПРЕДЕЛАХ СРЕДНЕЙ ТАЙГИ НА ТЕРРИТОРИИ ВОСТОЧНОЙ ФЕННОСКАНДИИ.....	32
Аннотированный список эпифитных мхов .....	32
ГЛАВА 4. СТРУКТУРА ЭПИФИТНОГО СООБЩЕСТВА ЕЛЬНИКА ЧЕРНИЧНОГО .....	38
4.1. Распределение эпифитов на пробной площади.....	38
4.2. Исследования структуры эпифитного сообщества в зависимости от удаления от границы леса .....	41
ГЛАВА 5. СТРУКТУРА И ДИНАМИКА ЭПИФИТНОГО СООБЩЕСТВА <i>PICEA ABIES</i> ... ..	44
ГЛАВА 6. СТРУКТУРА ЭПИФИТНОГО СООБЩЕСТВА <i>POPULUS TREMULA</i> .....	50
6.1. Влияние факторов лесного сообщества на эпифитные сообщества <i>Populus tremula</i> ....	50
6.1.1. Влияние давности нарушения лесного сообщества на эпифитные сообщества <i>Populus tremula</i> .....	52
6.1.2. Влияние характеристик дерева на состав и структуру эпифитного сообщества <i>Populus tremula</i> .....	56
6.2 Структура и строение эпифитного сообщества <i>Populus tremula</i> .....	65
6.2.1 Распределение факторов на стволе .....	65
6.3. Строение эпифитного сообщества на деревьях разного диаметра.....	92

6.3.1. Дерево большого диаметра .....	92
6.3.2. Дерево среднего диаметра.....	99
6.3.3. Дерево малого диаметра.....	106
6.3.4. Распределение числа видов в описаниях на стволе дерева <i>Populus tremula</i> .....	107
6.4. Особые случаи эпифитных сообществ.....	109
6.4.1. Сильно наклонённое дерево <i>Populus tremula</i> .....	111
ГЛАВА 7. ДИНАМИКА ЭПИФИТНЫХ СООБЩЕСТВ. ....	118
Заключение .....	123
Список литературы .....	124
ПРИЛОЖЕНИЕ .....	147

## **Введение**

**Актуальность.** Мохообразные – важная часть экосистем, они участвуют в круговороте биогенных элементов и вносят значительный вклад в биоразнообразие. 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; Hembre et al. 2021), до 900 кг/га в старовозрастных псевдотсуговых лесах (Pike et al. 1977; Hembre et al. 2021) и 14000 кг/га в горных туманных лесах (Pocs, 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. 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 (Баишева, Соломещ, 1994; Barkman, 1958; Mucina, et al., 2016; Баишева 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 подчёркивается в литературе (Slack, Glime 1985; Slack 1990), и эта 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) Исследовать структуру и динамику эпифитных моховых обрастаний на стволах основных лесобразующих пород в условиях ельников черничных.

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

1) Эпифитный мохово-лишайниковый покров основания стволов осины и ели в условиях средней тайги формируется устойчивым комплексом обычных видов: *Hylocomium splendens*, *Hylocomiadelphus triquetrus*, *Pleurozium schreberi*, *Plagiomnium cuspidatum*, *Sanionia uncinata*, *Pylaisia polyantha*.

2) Эпифитные мохово-лишайниковые сообщества на стволах осины и ели формируют пространственно упорядоченную структуру из полос и пятен, обусловленную вертикальным (высотным) и горизонтальным (экспозиционный) 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.) Н.Карст.). Показаны основные факторы, определяющие структуру и динамику эпифитных обрастаний на стволах лесобразующих пород.

#### **Практическая значимость.**

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

#### **Участие в темах и проектах.**

Для подготовки диссертации был получен грант РФФИ «Закономерности формирования эпифитного покрова на стволах основных лесобразующих 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: 67й, 68й и 69й 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 ученых «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 В.Н. Тарасовой, вдохновителю и организатору исследований эпифитного покрова, руководителю проектов и экспедиций, в рамках которых была собрана часть материала диссертации. Выражаю глубокую признательность М.А. Бойчук за консультации и помощь в определении видов мхов. Большое спасибо специалистам бриологам Е.А. Боровичёву и А.И. Максимову, за консультации и помощь в определении. Выражаю благодарности сотрудникам Института леса КарНЦ: Н.В. Гениковой, С.А. Мошникову, А.Н. Пеккоеву, И.В. Ромашкину, А.В. Кикеевой, С.М. Мошникову, а также Р.В. Игнатенко, 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 А.М. Крышено за всестороннюю помощь в проведении исследований и подготовке диссертации.

Значительная часть исследований обеспечивалась грантом РФФИ (20-34-9003120).

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

В научной литературе нет однозначного трактования некоторых ключевых понятий и терминов, используемых в диссертации, поэтому мы посчитали необходимым обозначить их понимание.

Эпифиты по Мирбел С.Ф. (1815) - это растения, которые произрастают на других растениях, не паразитируя на них. В ряде изданий подчёркивается отсутствие связи эпифитов с почвой (Большой энциклопедический словарь, 2000), поскольку я исследую обрастания стволов мхами и лишайниками, не имеющими корней, а значит не связанными с почвой даже у основания ствола, то в работе считаю эпифитным покровом обрастания стволов выше уровня поверхности почвы.

Эпифиты разделяются на три группы по Ибиш П.Л. (Ibisch, 1996)

**Облигатные эпифиты**, >95 % всех особей в определённом регионе, произрастают эпифитно.

**Случайные эпифиты**, >95 % всех особей в регионе, произрастают не эпифитно.

**Факультативные эпифиты**, занимают промежуточное положение между двумя другими группами.

Таким образом, при выделении видов **облигатных** эпифитов мы учитывали их местообитания в исследуемом регионе – в подзоне 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». Наиболее распространён подход, когда его считают синонимом фитоценоза (см., например, Миркин и др. 1989, Энциклопедический словарь, 2009). При исследовании эпифитного покрова отдельных деревьев мы принимаем более широкое понимание термина, не ограничивающее его пространственно. Такое понимание соответствует подходам Р. Уиттекера (1980), В.С. Ипатова и Л.А. Кириковой (1997) и ряда других экологов и фитоценологов: сообщество – *это система организмов, живущих совместно и объединённых взаимными отношениями друг с другом и со средой обитания*. Обсуждение подходов в применении термина «**сообщество**» для описания совокупности видов автотрофных организмов, произрастающих на стволе живого дерева приводит Грехард Зотс, в книге «Растения на растениях. Биология сосудистых эпифитов. 2016». Им анализируются различные варианты замены термина, например, «синюзия» (Barkman, 1958; Grubb et al., 1963; Richards, 1996), «ассамблея» (Mendieta-Leiva, Zotz, 2015), которые не признаются удачными из-за их неоднозначной трактовки. Кроме того, широко применяемый в англоязычной литературе термин «ассамблея», в русскоязычных источниках практически не

встречается. В то же время термин «эпифитное сообщество» (epiphyte community) хорошо известен в литературе (Johansson, 1974; Wolf, 1993; Nietz and Nietz-Seifert, 1995; Журавлева, 2004; Рябинцева, 2006; Еськов, 2013; Яцына, 2013; Еськов и др., 2015, 2020 и др.), его использование не вызывает путаницы и не противоречит широкому (экологическому) трактованию.

### **1.1. История исследований эпифитного покрова бореальных лесов**

Первые работы по изучению экологии криптогамных эпифитов относятся к началу XX века (Савич, 1909; Räsänen, 1927; Рассадина, 1930; Degelius, 1935). В последующие годы интерес к данной проблеме значительно возрос, в том числе и к вопросам структуры эпифитного покрова (Billings, Drew, 1938; Cain, Sharp, 1938). К середине XX в. появились крупные обобщающие работы, в которых ученые впервые попытались классифицировать факторы, влияющие на эпифитные лишайники и мохообразные (Hiliter, 1925; Degelius, 1935; Almborn, 1948; Koskinen, 1955; Barkman, 1958). В последние десятилетия XX в. в литературе стали появляться материалы, посвящённые изучению экологии эпифитных мохообразных с использованием количественных методов (Glime, 2007; Mežaka et al., 2008, 2010, 2012; Dittrich et al., 2013a, 2013b, 2016; Schei et al., 2013; Gözcü et al., 2013; Ezer et al., 2017; Alataş et al., 2021 и многие другие). В настоящее время в экологии лишайников и мохообразных обозначились отдельные направления: популяционная экология (Hazell et al., 1998; Heylen, Hermy, 2008; Johansson et al., 2009; Fedrowitz et al., 2012; Brunialti et al., 2015) и индикация среды (Баишева, Соломещ, 1994; Kuuluvainen, 2009; Brumelis et al., 2011; Баишева и др., 2015; Shi, et al., 2017; и др.). Всё чаще используются методы пространственной статистики для изучения метапопуляций (Affeld et al., 2008; Kleefeld et al., 2018; Snäll et al., 2004, 2004, 2005; Mežaka et al., 2022; Löbel et al., 2006 a, b, 2012; Johansson et al., 2013; и др.). Особо можно выделить работы, в которых обсуждаются состав и структура эпифитного покрова сообществ, возникших на месте рубок (Lesica et al., 1991; Kivistö, Kuusinen, 2000; Gignac, Dale, 2005; Esseene, 2006; Belinchón et al., 2007; Johansson, 2008; Boudreault et al., 2008a; Boudreault et al., 2008b; Caners et al., 2010; Aragón et al., 2015; Hofmeister et al., 2016; Klein et al., 2021).

Работы, посвящённые исследованию структуры эпифитного покрова, появились ещё в начале XX века, первые две работы опубликованы в 1938 году в одном выпуске журнала двумя группами авторов (Billings, Drew, 1938; Cain, Sharp, 1938). Исследователи картировали эпифитный покров (виды или унионы) методом контуров. Подобный метод повторяли в дальнейшем и другие авторы (Barkman, 1958; Sjögren, 1961; Ashton, 1986; Писаренко, 2001; Исакова, 2009). Полученные таким образом данные дают общее представление о строении эпифитного покрова, но, к сожалению, предоставляют мало информации о связях видов с

характеристиками среды. В последующие годы активно применялся подход с использованием количественных методов описания эпифитного сообщества (проективное покрытие и/или встречаемость), по-разному обходя проблему полного описания ствола. Хорикава и Наканиши (Horikawa, Nakanishi, 1956) описывали ствол дерева на однометровых участках (1 м<sup>2</sup>) с шагом в два метра от основания ствола и до высоты 12,5 м. Подобный метод, но с другим шагом, использован в работах других авторов (Hale, 1952; Harris, 1971; McCune, 1993, Peck et al., 1995; Rambo, 2010; и др.). Так же известен метод с закладыванием рамки через определённый шаг по всей длине ствола (Mota de Oliveira et al., 2009; Campos et al., 2019) Такой подход используется в тропических/субтропических регионах, где высота поднятия эпифитного мохового покрова значительна (сопоставима с размером дерева – десятки метров), и/или в тех случаях, когда в исследования включены лишайники и стоит задача изучить весь ствол целиком. В большинстве работ в бореальной зоне авторы ограничиваются обследованием меньшего участка ствола, как правило, не выше 1,5–2 м над землёй. Для этих целей используют учётную рамку, размер которой варьирует от 10 до 900 см<sup>2</sup>, а само описание проводят на двух высотах – у основания дерева и на высоте 1,3 м над землёй (Тарасова, 2017 и др.).

В мировой литературе есть много работ, посвящённых различию видового состава мохообразных на разных высотах ствола (Hoffman, Kazmierski, 1969; Hoffman, 1971; Pike et al., 1975). Большая часть из них посвящена изменению видового состава эпифитов на градиенте влажности. Адам Щавински (Adam Szczawinski, 1953) сформулировал гипотезу, что эпифиты во влажных условиях поднимаются выше по стволу, чем в более засушливых. Он продемонстрировал, как градиент влажности в лесу создаёт на стволе условия для разных групп эпифитов. Гипотеза о влажности, как главенствующем факторе распространения эпифитных видов, высказывалась и ранее (Billings, Drew, 1938), она нашла подтверждение и получила развитие и в последующих работах (Peck et al., 1995 и др.). В упомянутых выше трудах масштаб исследования был сопоставим с размером дерева.

Большая часть работ по структуре моховых обрастаний после работ 30-х годов не рассматривает «ультраструктуру» покрова, останавливаясь лишь на видовом составе, встречаемости и т.д., рассматривая как правило все с позиции описаний синузий, и последняя работа в данной области (Ezer et al., 2019) ограничивается лишь перечислением последовательности видов от основания и выше по стволу.

Информация об эпифитных мхах на территории Карелии содержится в ряде публикаций (Максимов и др., 1995, 2004; Бойчук и др., 2002; Бойчук, 2005; Бойчук, Марковская, 2005; Разнообразии почв ..., 2006; Материалы инвентаризации..., 2007; Растения и лишайники..., 2010; Максимов, Максимова, 2018), которые посвящены разнообразию и распространению мхов, но без подробного анализа их субстратной приуроченности. Целенаправленного изучения видов,

слагающих эпифитную бриофлору Карелии ранее не проводилось.

## 1.2 Факторы, определяющие структуру эпифитного сообщества бореальных лесных сообществ

Эпифитные сообщества бореальных лесов формируются лишайниками и мохообразными, в меньшей степени: сосудистыми растениями, водорослями и прокариотами. Их роль в устойчивости и динамике лесного сообщества не очевидна на первый взгляд, как правило на них обращают внимание только как на индикаторов состояния сообщества (Shi, et al., 2017; Simonova, Kalashnikova, 2018 и др.).

В лесном фитоценозе формируется особый микроклимат, оказывающий влияние на произрастающие там эпифиты. Имеются данные о зависимости структуры эпифитных сообществ от типа леса, давности нарушения, сомкнутости крон, полноты древостоя, доли участия разных пород в древостое (Koskinen, 1955; Barkman, 1958; Rose, 1992; Aude and Poulsen, 2000; Bardat and Aubert, 2007; McGee and Kimmerer, 2002; Vanderpoorten et al. 2004; Nascimbene et al., 2007; Király et al., 2013).

Древостой не только формирует внутреннюю среду, но и определяет биотические взаимосвязи сообщества. Обзор факторов, влияющих на эпифитные сообщества, наглядно представлен в работе английского исследователя Л. Эллиса (Ellis, 2012) на рисунке 1.1.

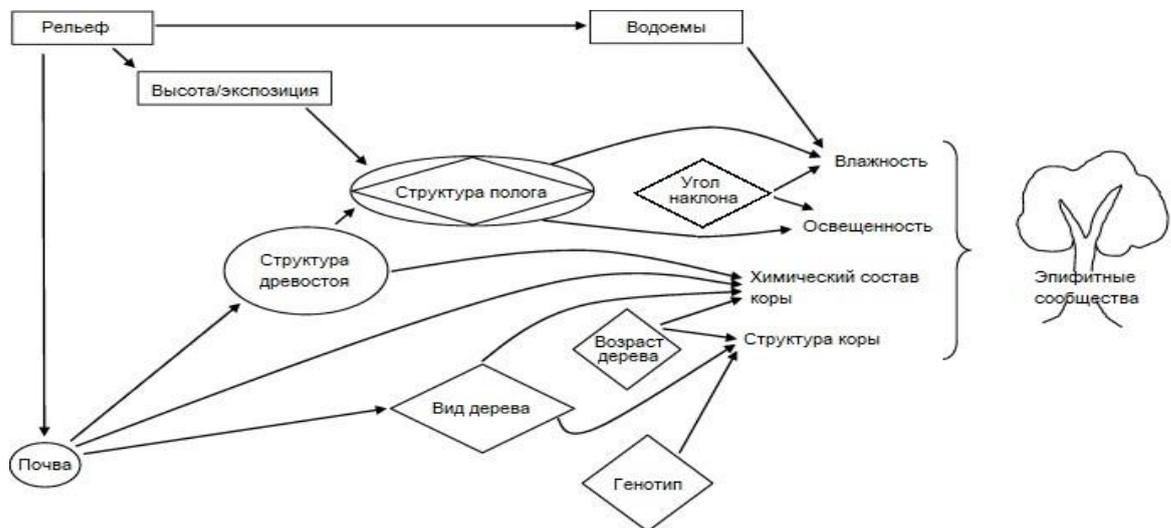


Рисунок 1.1. Экологические факторы, определяющие структуру эпифитных сообществ. Факторы ландшафтного уровня заключены в прямоугольники, биогеоценотические факторы – в эллипсы, факторы на уровне отдельного дерева – в ромбы (по Ellis, 2012).

Различия в строении и структуре эпифитного сообщества напрямую связаны с характеристиками фитоценоза, в котором они произрастают. Еловые леса отличаются пониженной инсоляцией и высокими значениями влажности воздуха, поэтому в таких лесах свет выступает в качестве лимитирующего фактора. В сосновых лесах, наоборот, при повышенной

инсоляции наблюдается снижение влажности воздуха. Лиственные леса, образованные листопадными деревьями, характеризуются непостоянными значениями инсоляции и, как следствие, влажности. В большом количестве работ, посвящённых переходным типам сообществ, показана важность типа фитоценоза для эпифитов (Kivistö Kuusinen, 2000; Gignac Dale, 2005; Esseen, 2006; Johansson, 2008; Boudreault et al., 2008; Hofmeister et al., 2016; Genikova et al., 2022). Однако внутри одной формации и на одном и том же виде форофита различия между эпифитными сообществами минимальны (Mežaka et al., 2012). При увеличении плотности древостоя, увеличение влажности воздуха происходит как из-за уменьшения солнечной радиации, так и уменьшения движения воздушных масс (Китредж, 1951; Молчанов, 1961; Выхристюк, 1980; Протопопов, 1965, 1975; Ипатов, Кирикова, 1997). В исследовании Е. Ойалас с соавторами (Ojala et al., 2000) показано, что наряду с размером и численностью форофитов – особей *Populus tremula*, плотность деревьев и сомкнутость кроны являются наиболее важными факторами поддержания жизнеспособных популяций мхов и лишайников. В лесах Венгрии разнообразие эпифитных мохообразных положительно коррелировало со значениями сумм сечений и сомкнутостью древостоя (Király et al., 2013). Таким образом, на формирование и развитие эпифитного сообщества оказывают влияние характеристики лесного сообщества, косвенно или напрямую определяющие важнейшие для эпифитных сообществ экологические факторы – влажность, освещённость и физико-химические свойства субстрата.

**Свет.** В лесах умеренной зоны под полог древостоя проникает от 2 до 40% солнечной радиации по сравнению с открытым местом (Китредж, 1951; Barkman, 1958; Молчанов, 1961; Алексеев, 1973, 1975; Горышина, 1979; Выхристюк, 1980; Спур, Барнес, 1984), в бореальных светлохвойных лесах – 20–40% (Алексеев, 1975). В еловых лесах эти значения составляют 12–40% со средним значением за период вегетации – 23,5% (Анохина и др., 1971; Алексеев, 1973, 1975; Галенко, 2010). Под полог деревьев свет проникает, по большей части, в виде рассеянной радиации (Протопопов, 1965; Алексеев, 1975), что в свою очередь оказывает влияние на температурный режим. Под лесным пологом колебания температур по сравнению с открытой местностью снижается в среднем на 1–8 °С (Китредж, 1951; Протопопов, 1975). Действие древесного полога на тепловой режим изменяется в зависимости от типов леса, а также зависит от сомкнутости и высоты древостоя. В пределах одного типа леса температура воздуха существенно меняется в зависимости от возраста древостоя. Степень изменения древостоем температуры воздуха неодинакова в разных частях растительного сообщества, в том числе на разной высоте от поверхности земли (Молчанов, 1961, Ипатов, Кирикова, 1997) и на разных экспозициях, ориентированных по сторонам света. Все эти факторы вместе изменяют главную характеристику местообитания эпифитных организмов, а именно влажность воздуха (Ellis, 2009).

**Влажность воздуха** в лесу достигает максимума у поверхности почвы. Выше она снижается, затем на уровне крон деревьев снова повышается, а выше крон влияние древесного яруса на влажность воздуха не обнаруживается (Китредж, 1951; Протопопов, 1975; Ипатов, Кирикова, 1997). Влияние древесного яруса на атмосферные осадки связано, в основном с их перераспределением и изменением химического состава. Задерживание осадков кронами в разных географических зонах за год составляет 10–25% годовой суммы осадков для лиственных лесов и 20–50% – для хвойных (Китредж, 1951; Протопопов, 1975; Костюкевич, Садовский, 1975, Шурыгин и др., 2020; Пристова, 2022).

В **осадках**, проходящих через кроны деревьев, увеличивается содержание минеральных веществ (С, К, Са, N, S, Cl, Na, Mg, Si, P, Mn, Fe (Пристова, 2005)) и изменяется pH (Carlisle et al., 1967; Parker, 1983; Hölscher et al., 2003; Пристова, 2005; Шильцова, Ласточкина, 2006; Робакидзе и др., 2009, Арчегова, Кузнецова, 2011). Основные лесобразующие породы по степени влияния на pH стоковых вод располагаются в следующем порядке по мере возрастания pH: *Pinus sylvestris* L. – *Picea abies* (L.) Н. Karst. – *Betula pendula* Roth – *Populus tremula* L. (Пристова, 2005). *B. pendula* и *P. tremula* близки по степени влияния, обе породы смещают pH в нейтральную сторону – с 5,5 до 6,4 (Шильцова, Ласточкина, 2006; Арчегова, Кузнецова, 2011). Хвойные виды оказывают меньшее воздействие: *Pinus sylvestris* подкисляет дождевую воду, меняя pH с 5,8 до 5,6 (Пристова, 2005), *P. abies* – незначительно подщелачивает, меняя pH с 5,8 до 5,9 (Пристова, 2005). И хотя большая часть осадков, так или иначе контактирующих с деревом, проходит через крону (от 90% до 99% для бореальных лесов (Mahendrappa, 1974, Levia, Frost, 2003)), осадки, стекающие по стволу, наиболее важны для эпифитов.

При стекании по стволу большинства видов деревьев дождевая вода снижает свой pH (Mahendrappa, 1974, 1983). В мировой литературе много данных о том, что pH коры является важным фактором для эпифитов (Nakanishi, 1966; Frahm, 1992; Kuusinen, 1994a, b, 1995, 1996b, 1996d; Gauslaa, 1995; Gustafsson, Eriksson, 1995; Weibull, 2001; Mills, Macdonald, 2005; Mikhailova et al., 2005; Ellis, Coppins, 2007; Mežaka, Znotiņa, 2006; Mežaka et al., 2008, 2010; Strazdina et al., 2010; Putna, Mežaka, 2014). Значение pH коры зависит как от абиотических, так и от биотических факторов (Augusto et al., 2002; André et al., 2008; Chrabaszcz, Mroz, 2017; Kovářová et al., 2021). Так, например, значение кислотности коры изменяется под действием осадков (Barkman, 1958; Нильсон, 1982; Нильсон Мартин, 1982; Горшков, 1986; Тарасова, 2000; Степанова и др., 2001; Marmor, Randlane, 2007) и от загрязнения пылью, из-за наличия рядом дорог, производств и т.д. (Marmor, Randlane, 2007). Но и сами мохообразные могут менять pH окружающей среды, это происходит благодаря большому количеству полиурановых кислот в клеточной стенке (в их числе – галактуронозная кислота), чьи карбоксильные группы выступают на наружную сторону клетки, позволяют мхам свободно обменивать ион водорода (H<sup>+</sup>) на ионы металлов, (Bates, 1982,

Glime, 2017). Так, например, содержание кальция во мхах может быть в 16 раз больше, чем в субстрате, на котором они произрастают (Wierzba et al., 2022).

**Значения pH.** Различные виды мохообразных и лишайников характеризуются определёнными оптимумами значений pH (Gauslaa, 1995; Manzke, 2008; Tyler T., Olsson, 2016). На основании этого факта, как правило, выделяют три группы видов мхов: ацидофиты (acidicoles) pH <4,5, нейтрофиты (subneutrals) pH = 4,6–7,1 и базифиты/ацидофобы (basicoles/acidifuges) pH > 7,2 (Tyler, Olsson, 2016). Для лишайников выделяют четыре группы: ацидофилы (pH <4,5), ацидофиты (pH = 4,5–5,5), нейтрофиты (pH = 5,5–7,0) и базифиты (pH >7,0) (Wirth, 1980). В первую очередь значение pH влияет на усвоение химических элементов. Усвоение некоторых элементов сильно снижается при значении pH меньше 4 (Чесноков, Базырина, 1960). При низких значениях pH повышается подвижность ионов алюминия, которые могут вызывать токсические действия. Кроме того, рассматривается возможность токсичности ионов железа на эпифиты при низких значениях pH (Tyler, Olsson, 2016).

**Снежный покров** оказывает большое влияние на эпифитные сообщества. Зимний иссушающий ветер негативно сказывается на росте эпифитов, угнетая те растения, которые произрастают выше уровня снежного покрова. С другой стороны, эпифитные мхи могут фотосинтезировать при отрицательных температурах, и снежный покров затеняет эпифиты, приводя к преобладанию катаболических процессов. Так, в работе Стефана Триноски и Джанис Глайм (Trynoski, Glime 1982), проведённой в лиственном лесу на полуострове Мичиган (США), распределение мхов по стволу было неравномерным. На участках северной и западной экспозиции максимум покрытия был у основания, а с южной – на высоте примерно 75 см. Авторы связывают данную закономерность с тем, что зимой на южной экспозиции склона снежный покров может пропускать солнечный свет, это позволяет эпифитам фотосинтезировать. В работе из Англии показано, что наибольший рост мхов видов *Hypnum cupressiforme* и *Platygyrium repens* наблюдался в осенне-зимний период (Pitkin, 1975).

Мохообразные (в том числе и эпифитные) не только зависят от осадков и перераспределения их деревьями, но и сами играют важную роль в водном балансе лесных экосистем. Они могут перехватывать в зоне умеренного климата до 35% осадков (Porada et al., 2018). В бореальных лесах Северной Америки бессосудистые эпифиты (включая мхи и лишайники) могут удерживать в себе от 30 до 3800 л/га воды (Nembre et al. 2021). В горных тропических лесах Малайзии эпифитные мхи в результате перехвата жидких осадков могут содержать в своих телах до 2760 л/га воды (Frahm, 1990). В субальпийском поясе тропических лесов Танзании (Африка) суммарная биомасса эпифитов, включая лишайники и мохообразные, перехватывает до 50 тыс. л/га осадков во время одного дождя (Pócs, 1980).

Непосредственное влияние на рост мхов, структуру и динамику эпифитного сообщества

оказывают параметры форофита. Кора дерева представляет собой неблагоприятную среду обитания, настолько, что некоторые авторы относят эпифиты к экстремофилам (Bates, 1982). Подобные заявления подкрепляются теорией ведущего специалиста по эпифитам Герхарда Зотса (Zotz, 2016), что часть приспособлений дерева направлены на избавление от эпифитов: постоянно отшелушивающаяся кора, наличие в ней ингибиторов роста различной природы и др.

Влиянию **возраста дерева** на структуру и состав эпифитных сообществ посвящено много работ (Abolin, 1968; Zotz, Vollrath, 2003; Löbel et al., 2006; Fritz et al., 2009; Fritz, 2009; Fritz, Brunet, 2010; Notov, Zhukova, 2015 и др.). При увеличении возраста дерева изменяется структура коры, которая становится трещиноватой и толстой, изменяется pH и влагоёмкость. В литературе встречаются данные о возрастных изменениях коры древесных растений. В работе, выполненной в США на *Populus deltoides*, было показано, что у более молодых деревьев кора более влагоёмка и pH ниже, чем на старых (Hoffman, Voe, 1977), в то время как исследования на *Liriodendron tulipifera* говорят об обратном (Billings, Drew, 1938; Barkman, 1958; Hyvärinen et al., 1992). Продолжительное воздействие дождевых осадков на кору дерева приводит к вымыванию из неё органических соединений, препятствующих произрастанию эпифитов (Pitkin, 1973). На старых деревьях выше шанс обнаружить гнилостные процессы и нарушения целостности коры, которые являются условием произрастания некоторых редких видов эпифитов (Fritz, Brunet, 2010). Старые деревья больше по размеру, что даёт большую площадь коры для произрастания, на которой в последствии может поселиться большее количество видов (Fritz et al., 2009).

Анатомически **кора** включает в себя все растительные ткани за пределами камбия (Corder, 1976; Лотова, 1981, 1999). Это очень сложный гетерогенный материал, состоящий в основном из тонкого физиологически активного внутреннего слоя (вторичная флоэма) и сложного относительно инертного внешнего слоя (пробка), который не участвует в активных физиологических процессах (Harkin, Rowe, 1971; Corder, 1976). Внутренняя и наружная ткани коры существенно различаются по структуре, химическому составу и физическим свойствам (Полубояринов, Сорокин, 1992; Дейнеко, Корбукова, 1996). Внутренняя кора имеет три типа клеток: элементы ситовидной трубки, образующие сосудистые ткани; клетки паренхимы, содержащие ткани для хранения; и клетки склеренхимы, которые обеспечивают механическую прочность. Наружная кора образована как живыми клетками перидермы, так и различными типами мёртвых клеток, включая клетки перидермы и флоэмы. Самый внутренний слой перидермы, образованный пробковым камбием, рассматривается как граница между внутренней и внешней корой (Corder, 1976). Однако иногда бывает трудно отделить внутреннюю и внешнюю ткани коры, особенно у молодых деревьев. Соотношение внутренней и внешней коры варьируется в зависимости от породы дерева, возраста и сечения дерева (Полубояринов и др., 2000). Структура коры – это одна из важнейших характеристик среды для эпифитов (Дегтярева, 2014; Zotz, 2016).

Кора влияет на мхи как за счёт своих физических (Barkman, 1958; Bates, 1992; Lobel et al., 2006), так и за счёт химических характеристик (Gustafsson, Eriksson, 1995). Физическое влияние, как правило, основано на том, что кора — это динамическая структура, её верхний слой постоянно отслаивается, не давая эпифитам на нем закрепиться (Gough, 1975). В таком случае уверенный рост возможен в основном только в трещинах коры, которые более стабильны в этом плане. Так же трещины обеспечивают защиту от света, ветра, дольше сохраняют влагу, создавая благоприятный микроклимат, накапливают пыль – основное минеральное питание эпифитов, а зимой удерживают снег, защищая растения от воздействия отрицательных температур. Более того в трещинах могут образовываться раны, которые производят вещества, повышающие значение pH (Vanderpoorten, Goffinet, 2009). Так же структура коры определяет влажность поверхности (Billings, Drew, 1938), что оказывает определяющее влияние на структуру эпифитного сообщества.

Эпифитные мохообразные получают **питательные вещества** как с атмосферными выпадениями: твёрдыми и жидкими осадками, туманом, росой, аэрозолями, пылью, газами (Brown, Bates, 1990; Zechmeister et al., 2007), так и из субстрата (Rasmussen, 1978; Van Tooren et al., 1990; Ayres, et al., 2006; Song et al., 2016). Мохообразные могут получать азот (N) также и от азотфиксирующих сине-зелёных водорослей, произрастающих на них (Bergstrom, Tweedie, 1995; Ackermann, et al., 2012; DeLuca, 2002; 2008; Lindo, Whiteley, 2011). Исследования в лесах Канады показали, что чистое производство азота сине-зелёными водорослями, которые живут в симбиозе со мхами, составляет 0,76 кг /га/год (Lindo, Whiteley, 2011). Кроме того, мхи являются важным депо минеральных элементов, прежде всего, фосфора (P). В исследованиях Стюарта Чэйпина с соавторами (Chapin et al., 1987) показано, что мохообразные (в основном *Hylocomium splendens* и *Pleurozium schreberi*), чья биомасса в бореальном сообществе составляла всего 6%, содержали 17% всего фосфора лесного сообщества.

Неоднородность среды, создаваемая сообществом и деревом, определяет неравномерность распределения лишайников и мохообразных на стволе (Савич, 1909; Hiltzer, 1925; Рассадина, 1930; Barkman, 1958; Kalgutkar, Bird, 1968; Домбровская, 1970; Сымермаа, 1970; Yarranton, 1972; Sõmermaa, 1972; Gough, 1975; Fremstad, 1977; Hoffman, Bøe, 1977; Clair et al., 1986; Горшков, 1986; Trynoski, Glime, 1992; John, Dale, 1995; Мое, Botnen, 1997; Mežaka, Znotiņa, 2006; Sales et al., 2016 и др.). **Влияние экспозиции** на эпифитную растительность в первую очередь связано с тем, что разные стороны ствола по-разному освещены – северная и восточная стороны, как правило получают меньшее количество солнечной радиации, чем южная и западная, что приводит к различиям в увлажнённости и локальному движению воздуха (Савич, 1909; Рассадина, 1930; Barkman, 1958; Peciar, 1965; Hale, 1967; 1983; Peard, 1983). По литературным данным амплитуда суточных температур южных сторон деревьев достигает 15 °С,

а северных – только 5 °С (Eversman, 1982). Но при этом необходимо учитывать, как общую топографию района (Matthews, 1994), так и строение фитоценоза т.к. наличие холмов, гор, или плотных куртин деревьев, с какой-либо стороны может сильно изменять режим освещённости конкретной экспозиции. Экспозиция может влиять опосредованно через угол наклона и радиус кроны, связанными с положительным фототропизмом у деревьев, что приводит к наклону ствола в сторону экватора у большинства деревьев (Johns, et al., 2017; Манов, Кутявин, 2018; 2019; 2022). Это, разумеется, в свою очередь ведёт к изменению угла наклона и радиуса кроны и, как следствие, рН коры (Barkman, 1958; Горшков, 1986). В северных широтах радиус кроны становится больше с южной стороны, ствол наклонен в северную сторону, что увеличивает сток воды по северной стороне, где значения рН становятся выше, чем на южных (Горшков, 1986; Тарасова, 2000; Степанова и др., 2001).

На стволе дерева в отношении эпифитного сообщества существует зональность – как вертикальная (Williams, Sillett, 2007; Vanderpoorten, Goffinet, 2009; Ezer et al., 2009; Garcia et al., 2020) (примечание, в цитируемых статьях речь идёт о зональности на уровне целого дерева), так и горизонтальная. Оба типа зональности связаны, как правило, с увлажнённостью субстрата. При увеличении высоты на стволе дерева влажность снижается, это связано с множеством факторов, в числе которых – инсоляция и удаление от почвы, где воздух более влажный (Молчанов, 1961; Ипатов, Кирикова, 1997). Горизонтальная зональность связана с инсоляцией в зависимости от экспозиции ствола и с расположением дерева в древостое: влияние оказывают затенение рядом стоящими деревьями или наличие окон в полого леса.

**Угол наклона** поверхности ствола рассматривается как одна из ведущих характеристик среды для эпифитов (Hiltzer, 1925; Barkman, 1958; Hale, 1967; Fremstad, 1977; Øvstedal, 1980; Горшков, 1986; Мое, Botnen, 1997; Mikhailova et al., 2005; Mežaka et al., 2010, 2012; Bidussi et al., 2013), так как он меняет направление стока осадков (Barkman, 1958; Горшков, 1986) – на положительно наклонённых сторонах ствола увеличивается проективное покрытие, увеличивается видовой состав.

Непосредственно на распределение осадков и температурный режим влияет **крона дерева**. От неё зависит количество и перераспределение осадков, стекающих по стволу. Крона, имеющая большой радиус и протяжённость, задерживает большее количество осадков. Осадки, задержанные кроной, падают под прямым углом, и лишь незначительная их часть стекает по стволам (Китредж, 1951; Молчанов, 1961; Протопопов, 1975; Спурр, Барнес, 1984). Форма кроны имеет значение. Например, у ели из-за низкой и густой кроны на ствол попадает значительно меньшее количество осадков, чем у сосны, поэтому в еловых лесах основная масса лишайников сосредоточена на ветвях, а не на стволах, как в сосновых лесах (Huvärinen et al., 1992). Влияние кроны на эпифитную растительность зависит от её формы, т.е. угла прикрепления

ветвей к стволу (Herwitz, 1987; Van Elewijck, 1989; Kellman and Roulet, 1990; Návar, 1993; Martinez-Meza and Whitford, 1996; Aboal et al., 1999; Crockford and Richardson, 1990b; Crockford and Richardson, 2000). Авторы приходят к выводу о том, что чем меньше угол относительно поверхности земли, тем больше осадков крона собирает на ствол дерева, т.е. работает в качестве воронки.

### 1.3. Динамика эпифитного сообщества.

В основных работах, посвящённых изменениям эпифитных сообществ при увеличении возраста дерева, есть несколько мнений, которые условно можно разделить на две группы: первые рассматривают изменения эпифитного сообщества как реакцию видов на изменения факторов среды (характеристик дерева и сообщества) в связи с увеличением возраста дерева (Kershaw, 1964; Sõmermaa, 1972; Yarranton, 1972; Горшков, 1986; Тарасова, 2017); вторые делают акцент на внутренние факторы изменения эпифитного сообщества (Barkman, 1958; Ashton, 1986).

Показано, что с увеличением возраста и высоты деревьев, кроны становятся более разобшёнными и в полог леса попадает больше света, что, разумеется, меняет влажность воздуха (McCune, 1992). Г.А. Кершоу (Kershaw, 1964) показал, что вертикальное распространение эпифитов на стволах молодых деревьев имеет такой же принцип зональности, что и на старых, только в более сжатой форме. Существует и другая точка зрения, согласно которой, эпифитное сообщество на молодых стволах более гомогенно по сравнению со старыми (Sõmermaa, 1972) и не дифференцировано по вертикали вследствие однородности экологических условий на стволах (Горшков, 1986). Влияние возраста дерева на эпифитное сообщество определяется не только изменением микроклимата местообитания, но и изменением физико-химических свойств субстрата (Kalgutkar, Bird, 1968; Sõmermaa, 1972; Hoffman, Voe, 1977; Eversman et al., 1987; Нувярinen et al., 1992; Holien, 1996). Реакции отдельных видов лишайников и мохообразных на изменение возраста деревьев существенно различаются благодаря различиям в эколого-биологических характеристиках видов, их конкурентной способности и экологической стратегии (Нувярinen et al., 1992). Наибольшее развитие этой точки зрения можно найти в работе Г. Ярронта (Yarranton, 1972) автор приходит к выводу, что изменения в эпифитном сообществе не эндогенные, а зависят от изменений абиотических факторов с возрастом дерева. Автор не обнаружил конкурентных отношений, хотя и указал на некоторое расхождение экологических оптимумов, и ссылаясь на классическую работу Ф.Е. Клементса (Clements, 1916) прямо указал на то, что последовательность изменений в эпифитном сообществе не может считаться сукцессией.

Еще одна точка зрения, это рассмотрение динамики эпифитного сообщества как эндогенной сукцессии (Barkman, 1958). При этом, по мнению некоторых исследователей (Yarranton, 1972) понятие сукцессии в этом контексте, часто не сходится с тем смыслом, который

был в него изначально вложен Ф.Е. Клементсом (Clements, 1916). Диссонанс в этом вопросе подкрепляется точкой зрения, что на стволах деревьев участники эпифитного сообщества находятся в суровых условиях, это, по мнению некоторых авторов (Hyyvärinen et al., 1992; Hyyvärinen, 1992), исключает наличие сильных конкурентных взаимодействий. При этом логично предположить, что в этом вопросе авторы (Hyyvärinen et al., 1992; Hyyvärinen, 1992) придерживаются точки зрения о конкурентных взаимодействиях в понимании Ф. Грайма, а не Тильмана (Grace, 1991), который не исключал наличие конкурентных взаимодействий в суровых условиях, коими являются местообитания эпифитов (Smith, 2012). В работе Аштон (Ashton, 1986) автор прямо указывает на наличие на стволе дерева флуктуаций растительности, по примеру тех, которые описаны ранее в классической работе Алексом Ваттом (Watt, 1947), где виды последовательно сменяют друг друга, создавая определённую структуру. И в этом контексте нужно отметить, что появились работы, связывающие явления, описанные Алексом Ваттом (Watt, 1947), отражение которых в эпифитных сообществах нашёл Аштон (Ashton, 1986), с гипотезой Янсена — Коннела (Janzen, 1970; Connell, 1970). Согласно гипотезе Янсена — Коннела высокое разнообразие древесных растений в тропических лесах поддерживается наличием видоспецифичных фитофагов и паразитов, что не позволяет прорасти семенам возле материнских растений. Синтезом стала модель отрицательной обратной связи в системе растение — почва (Plant–soil negative feedback) (Kulmatiski et al., 2008; Mangan et al., 2010; Van der Putten et al., 2013; Vincenot et al., 2017 и др.). Феномен самоингибирования (Plant–soil negative feedback) уже известен для 111 видов культивируемых растений из 41 семейства, и для 411 вида дикорастущих сосудистых растений из 71 семейства, произрастающих во всевозможных условиях, от пустынь до тундр (Cesarano et al., 2017). Данная модель подразумевает, что явления, описанные Янсенем- Коннелом (Janzen, 1970; Connell, 1970) могут быть следствием не только наличия видоспецифических паразитов, но и накоплением в почве собственной ДНК (selfDNA). Самоингибирующее действие (selfDNA) активно изучается, и высказывается мнение, что это явление является общим для всех (или, по крайней мере, для большинства) видов живых организмов (Mazzoleni et al., 2014; 2015). Всё выше сказанное, снижает остроту вопроса наличия/отсутствия конкуренции между видами как необходимой составляющей сукцессии, так как виды растений (в том числе и мохообразные) могут выступать «конкурентами» самих себя, делая среду непригодной для произрастания своих потомков/клонов.

## ГЛАВА 2. ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

### 2.1. Характеристика районов исследования

В книге «Основы ландшафтной экологии европейских таежных лесов России» Громцев А.Н. (Громцев, 2008) приводит следующую информацию о характеристике района исследования: «Подзона средней тайги в европейской части РФ расположена между 64° и 60° параллелями; её протяжённость в широтном направлении от ~ 400 км (на западе) до ~600 км (на востоке). Это территория древних тектонических структур – Балтийского щита (Фенноскандии) и Русской платформы (Русской равнины). Рельеф видоизменен деятельностью ледника, равнинный с моренными грядами. Климат умеренно холодный, переходный от морского к континентальному, характеризуется умеренно мягкой зимой и умеренно тёплым летом. Особенностью климата является малое количество солнечной радиации, годовой радиационный баланс составляет 28–32 ккал/см<sup>2</sup>. Количество осадков от 600 до 750 мм осадков».

Господствующими в течение всего года являются юго-западные и западные ветры, но в тёплую половину года увеличивается повторяемость ветров северных и северо-восточных направлений. Количество солнечных дней за год в среднем составляет 246. Минимальные температуры воздуха приходятся на январь — февраль (средняя температура -11 °С), максимальные — на июль (средняя температура +15.8 °С. Устойчивые морозы продолжаются около 114 дней. Безморозный период длится в среднем 126 дней, период с температурой выше 0 °С — 206 дней, выше +5 °С — 151 день, выше +10 °С — 42 дня. Период с температурой воздуха выше +5 °С является периодом активной вегетации растений, когда формируются оптимальные условия для их роста.

Вся территория Карелии находится в таежной зоне, на покрытые лесом земли приходится 9574,7 тыс. га. Лесистость составляет 53,0%. (Государственный доклад ...2023). Типологическая структура лесов среднетаежной зоны представлена в таблице 2.1.

Таблица 2.1 Типологическая структура среднетаежных лесов Карелии, за период 1977-1994 гг. по данным ландшафтных исследований. (по Волков, 2008)

Тип леса	Подзона средней тайги тыс. га	%
Сосняки		
С. лишайниковый	28,2	0,7
С. лишайниковый скальный	14,2	0,3
С. брусничный	309,3	7,6
С. брусничный скальный	42,6	1
С. черничный свежий	591,1	14,5
С. черничный скальный	94,9	2,3
С. кисличный	29,7	0,7

С. черничный влажный	216,6	5,3
С. кустарничково-сфагновый	275,4	6,8
С. осоково-сфагновый	100,1	2,5
итого	1702,1	41,7
Ельники		
Е. брусничный	1,5	0
Е. черничный свежий	773	19
Е. черничный скальный	44,8	1,1
Е. кисличный	167,2	4,1
Е. черничный влажный	352,3	8,6
Е. логовый (приручейный)	26,9	0,7
Е. болотно травяной	19,9	0,5
итого	1580,7	38,8
Березняки		
Б. злаково-брусничный	3,1	0,1
Б. злаково-черничный	233,6	5,7
Б. разнотравно-черничный	213,6	5,2
Б. логовый (приручейный)	82,3	2
Б. кустарничково-сфагновый	2,2	0,1
Б. осоково-сфагновый	74,2	1,8
Осинники		
Ос. злаково-черничный	52,9	1,3
Ос. разнотравно-черничный	117,9	2,9
Итого	170,8	4,2
Ольшаники		
Ол. злаково-разнотравный	2,7	0,1
Ол. травяно-таволжный	14,3	0,3
Итого	17	0,4
Всего		
	4097,6	100

## 2.1. Объекты исследования

Работы проводились на трёх особо охраняемых природных территориях: Заповедник «Кижский», Национальный парк «Водлозерский» и заповедник «Кивач», а также Петрозаводском городском округе, в Водлинском лесничестве, окрестностях деревни Падозеро (рис.2.1.)

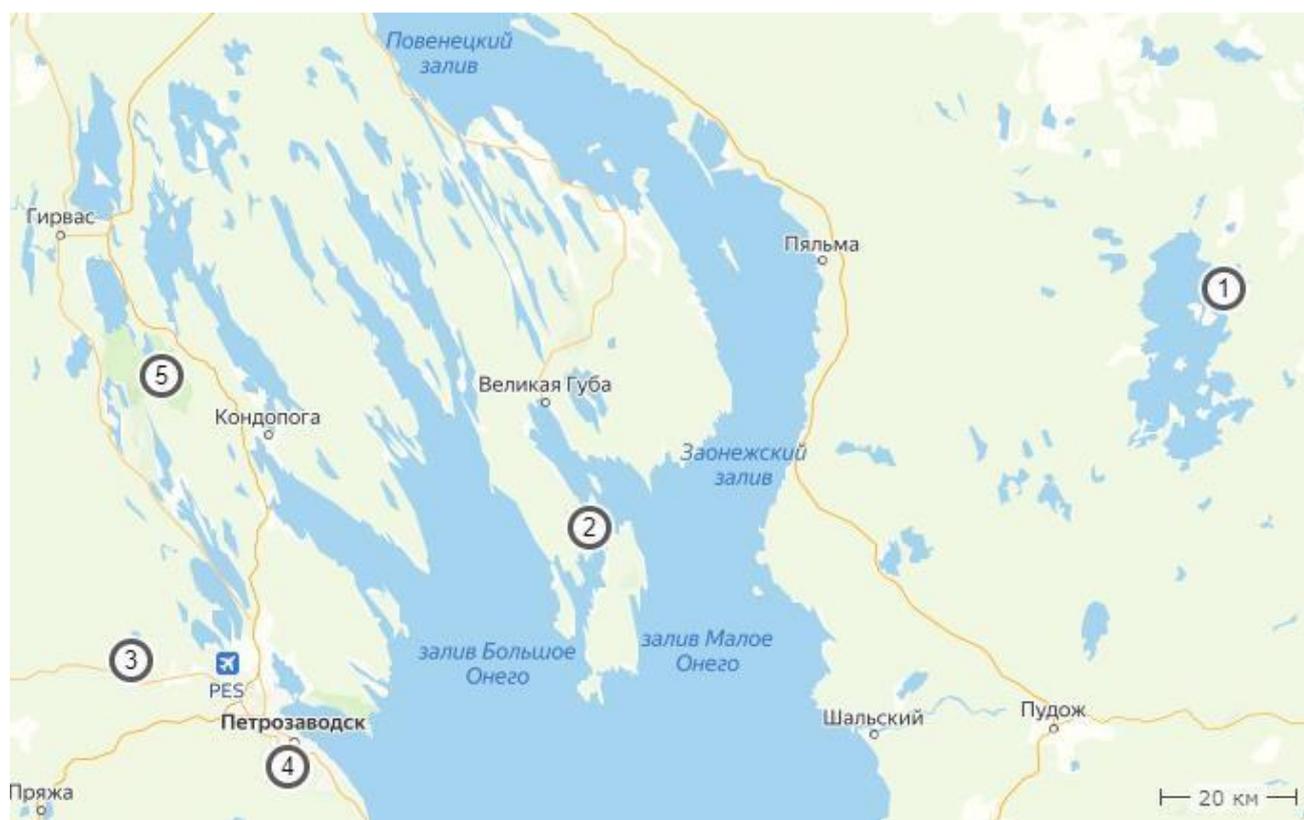


Рисунок 2.1. Месторасположение районов исследования. На карте приняты следующие обозначения: 1 – Национальный парк «Водлозерский» (карельская часть), 2 – заказник «Кижский», 3– окрестности дер. Падозеро, 4 – Петрозаводский городской округ, 5 – заповедник «Кивач».

Работы проводились в ельниках черничных. Казимиров Николай Иванович (Казимров, 1971) приводит следующее описание ельника черничного: «Ельник черничный распространён повсеместно и занимает 69% площади еловых лесов. Древостои его произрастают на равнинах и слабо всхолмленных участках местности (плакорах, средних и нижних частях склонов) с супесчаными и суглинистыми сильноподзолистыми иллювиально-железистыми почвами. В древостоях имеется (до 20%) примесь сосны, березы и осины. Подлесок редкий, представлен рябиной, ивой, можжевельником и иногда ольхой серой. Напочвенный покров густой, состоит из черники, мхов (преимущественно *Pleurozium schreberi*), седмичника, брусники, луговика извилистого, вейника тростниковидного и др. По производительности ельник черничный относится к III-IV классам бонитета» (Казимров, 1971, с. 17).

В этой работе поставлены задачи, для решения которых необходимо исследования на разных уровнях организации лесного фитоценоза. В связи с чем работы проводились на пробных площадях, организованных по разному принципу. Для исследования влияния характеристик сообщества и дерева на эпифитное сообщество осины, были заложены 23 пробные площади размером 100x100м, таксационные характеристики которых представлены в таблице 2.1.

Таблица 2.2. Характеристика пробных площадей, размером 100х100м на которых были проведены исследования эпифитных сообществ.

Район <sup>1</sup>	№ПП <sup>2</sup>	Давность нарушения, лет	Сомкнутость крон, %	Состав древостоя	Напочвенный покров	
					Покрытие ТКЯ <sup>3</sup> , %	покрытие МЛЯ <sup>4</sup> , %
Kivach	1	150	69	61Е 23ОС 15Б 1Р	40	25
Kivach	3	150	60	45Е 45ОС 9Б 1С	37	22
Kivach	4	70	58	38Е 59ОС 2Б 1С	73	10
Kivach	5	155	45	50Е33ОС10Б2С5ИВ	72	37
Kivach	6	130	56	55Е10ОС4Б31С	37	22
Kivach	7	190	49	71Е15ОС14Б2Р	79	39
Kivach	8	200	84	75Е13ОС12Б	63	87
Kizhi	1	115	77	43Е36ОС11Б9С	33	1,8
Kizhi	2	123	79	46Е26ОС2Б15С	41	49
Kizhi	4	200	85	68Е11ОС5Б1С	35	63
Kizhi	5	190	66	73Е1ОС11С4Б	56	39
Ptz	1	100	93	34Е39ОС16Б10С1Р	55	8
Ptz	2	120	68	45Е43ОС8Б2С1Р1ОЛ	57	4
VNP	2	80	90	48ОС33Б7Е6ОЛ3Р2Ч1ИВ	58	2
VNP	3	135	88	65Е18Б14ОС2С1Р	66	13
VNP	4	100	86	53Е22ОС21Б1С2Р1ОЛ	76	0,1
VNP	5	75	87	45ОС27Е26Б1С1Р	20	0,3
VNP	6	350	80	81Е12ОС4Б2С	50	38
VNP	7	380	85	89Е9ОС1Б1С	43	59

Примечания: 1) Районы исследований обозначены: Kivach – заповедник «Кивач», Kizhi – музей заповедник «Кижи» и заказник «Кижский», VNP – Водлозерский Национальный парк, Ptz – Петрозаводский городской округ, Vd – Водлинское лесничество; 2) номер пробной площади (ПП); 3) ТКЯ – травяно-кустарничковый ярус; 4) МЛЯ – мохово-лишайниковый ярус; древесные виды в формуле древостоя обозначены следующими символами: Е – *Picea abies*, ОС – *Populus tremula*, Б – *Betula spp.*, С – *Pinus sylvestris*, ОЛ – *Alnus incana*, Р – *Sorbus aucuparia*, Ч – *Prunus padus*, ИВ – *Salix caprea*.

Для исследования пространственного размещения эпифитов, применено два подхода.

**Первый подход** — это исследование изменения состава и строения эпифитных обрастаний на краю леса (внутри экотонного комплекса (рис.2.2.), в окрестностях деревни Падозеро. т.е. как изменяется эпифитный покров на границе двух сообществ.



Рисунок 2.2. Схема экотонного комплекса ельника черничного и возникшего после рубки лиственного насаждения (рисунок из Genikova et al., 2021)

Эпифитный покров изучался на двух пробных площадях, заложенных в 90-летних ельниках. Эпифиты исследовались на деревьях ели и осины на разном удалении от границы примыкания с лиственным насаждением. Таксационные характеристики древостоев представлены в таблице 2.2. Выбор деревьев для описания эпифитов на разных пробных площадях отличался в связи с различиями в составе древостоев. На пробной площади 1 было обследовано 8 стволов осины, на которых измерялась протяжённость куртин *Hylocomium splendens*. На пробной площади 2 было обследовано 40 деревьев ели, на которых измерялись размеры куртин видов р. *Cladonia*, *Lepraria* и мохообразных.

Таблица 2.3. Таксационные характеристики пробных площадей.

ПП *	Давность нарушения	Породный состав, %	Средний		Запас, м <sup>3</sup> /га	Площадь сечения, м <sup>2</sup> /га
			диаметр, см	высота, м		
1	90	67 Е	16.7	17.2	251	26.0
		17 Б	18.4	20.0	62	6.2
		16 Ос	30.4	23.7	61	7.2
		+ С	36.8	23.8	2	2.8
2	90	77 Е	16.6	16.8	285	31.1
		12 Б	16.0	19.0	46	5.0
		6 Ос	25.4	24.0	22	2.0
		5 С	34.0	24.5	20	1.8

\*Примечание ПП= Пробная площадь

**Второй подход** — это пространственное расположение деревьев с конкретными видами эпифитов на пробной площади. Исследования проводились на постоянной пробной площади (ПП) размером 25 x 55 м, расположенной на территории заповедника «Кивач» (62,284 °, с.ш. 33,959°, в.д.) (рис. 2.4 А). Возраст ели 140–180 лет, берёзы 40–60 лет. Было исследовано 50 деревьев, из которых 8 берёз, 1 осина и 41 ель (рис. 2.4 В).

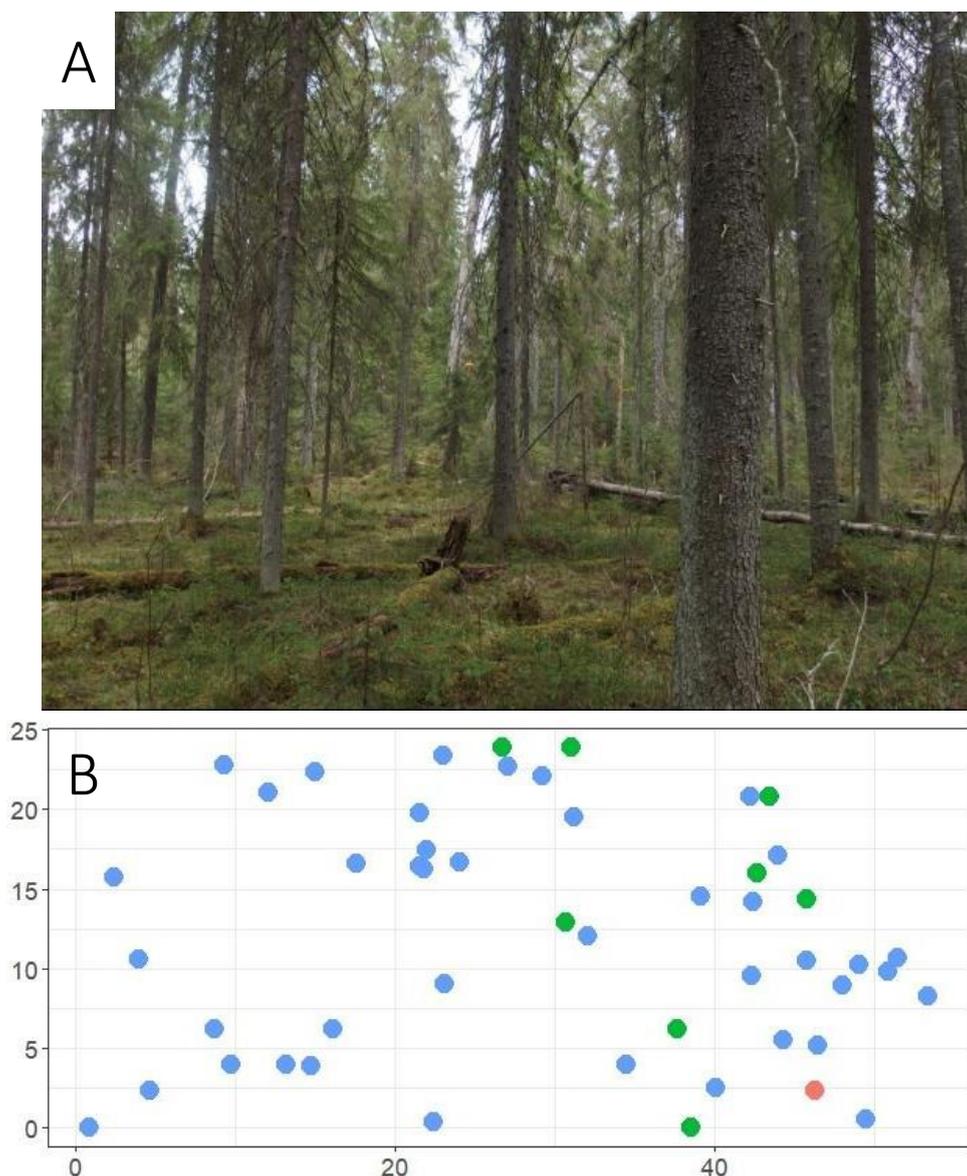


Рисунок 2.4. Ельник черничный, заповедник «Кивач». А – Общий вид фитоценоза. В – Схема расположения деревьев на ПП, цветом выделены породы: синим – ель, зеленым – береза, красным – осина.

Оба исследования выполнены при помощи описания эпифитных сообществ путём фиксации линейных размеров куртин (третий метод).

Исследования структуры моховых обрастаний на отдельных деревьях проводились на указанных выше постоянных пробных площадях (кроме 1 дерева). Характеристики деревьев, на которых проводились исследования структуры моховых обрастаний приведены в таблице 2.3. Для облегчения передачи информации, в работе деревья разбиты на три группы относительно их диаметра. Маленькие – диаметр дерева на высоте 1,3м равен от 6 до 29 см, средние деревья от 30 до 59 см, и большие деревья от 60 см. Данная категоризация в дальнейшем облегчит повествование.

Таблица 2.4 Характеристики деревьев на которых проходили **полные описания эпифитного сообщества**.

Регион	Номер ПП	Номер дерева	Высота	Диаметр 130 см	Характеристика размера дерева	Число описаний на дерево, 10x10см
Кивач	7	108	33	70	Большое	365
Кивач	8	109	35	75	Большое	396
Падозеро	2	67	27	35	Среднее	175
Падозеро	2	12	9	9	Маленькое	60
Падозеро	2	13	25	42	Среднее	205
Падозеро	2	1	28	35	Среднее	175
Падозеро	2	6	9	17	Маленькое	85
Падозеро	2	7	8	11	Маленькое	60
Падозеро	2	8	10	16	Маленькое	85
Падозеро	2	9	8	11	Маленькое	55
Падозеро	2	10	8	13	Маленькое	60
Падозеро	2	52	27	30	Среднее	135
Падозеро	2	89	27	34	Среднее	170
Падозеро	2	97	27	31	Среднее	150
Кивач	Вне пп	110	34	62	Большое	340

## 2.2. Методы исследования

### 2.2.1. Описание лесного сообщества

Определение давности нарушения. Выживание таких видов деревьев, как ель – *Picea abies* (L.) Н. Karst. осина – *Populus tremula* L., берёза – *Betula* spp., мало вероятна даже при низовых пожарах средней и малой интенсивности. Поэтому приблизительная минимальная давность последнего пожара здесь может быть определена по максимальному возрасту деревьев *P. abies*.

Сомкнутость крон деревьев (%) – площадь проекции крон на единицу площади – является одним из косвенных показателей освещённости пол пологом леса.

Сквозистость. Для измерения сквозистости в точке описания эпифитного сообщества используют сквозистометр В. С. Ипатова (Методы полевых..., 2001). Для этих же целей использовалась камера смартфона с программным обеспечением (HabitApp Scrufter).

Характеристики деревьев. Для каждого дерева, где проводилось описание эпифитного сообщества, регистрировались возраст, диаметр ствола, высота, параметры кроны (высота до первой живой ветви, радиус). Деревья отмечались металлическими бирками, которые закреплялись небольшими гвоздями. Для каждого дерева фиксировались его географические координаты. Возраст дерева определялся по кернам, взятым возрастным буровом на высоте 30–50 см от земли. Измерение высоты дерева проводилось высотомером Suunto. Радиус кроны измерялся с четырёх сторон света (север, юг, запад, восток) при помощи измерительной рулетки.

### 2.2.2. Методы исследования эпифитного сообщества

Для исследования выбирались живые свободностоящие деревья, с ненарушенной корой. Нами было использовано три метода описания эпифитного сообщества (рис. 2.5.).

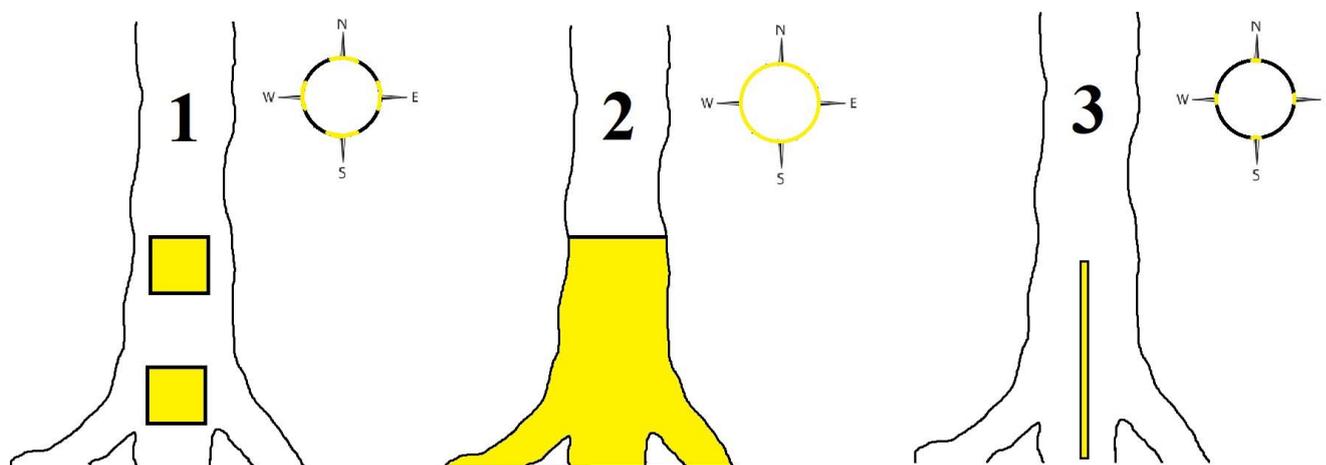


Рисунок 2.5. Схема методов описания эпифитного сообщества, жёлтым отмечена область учёта эпифитных обрастаний, пояснение в тексте, показана одна проекция дерева.

**Первый** – это классический метод описания эпифитных обрастаний при помощи рамки, размером 25 x 25 см, на двух высотах от поверхности почвы, 0 см и 130 см, с четырёх сторон света. При данном методе описание проводят на выбранных в случайном порядке стволах деревьев. В описаниях регистрируются общее проективное покрытие, число видов, покрытие отдельных видов.

**Второй метод** - детальное описание всего ствола дерева с 0 см до 150 см для осин и берёз, и с 0 до 50 (100) см для *P. abies*, так как её эпифитный моховой покров развит слабее и редко поднимается выше 50 см по стволу. При данном методе мы регистрировали эпифитный покров на дереве методом сплошного учёта (с фотографированием каждого квадратного дециметра), от основания ствола и до высоты 1,5 м. Описываемый участок ствола разбивался по высоте на три части по 50 см с помощью лазерного нивелира и мерной ленты. 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 отмерялись 50, 100 и 150 см (рис. 2.6.).



Рисунок 2.6. Эпифитное сообщество на стволе осины, горизонтальная лента на высоте 50 см.

Вдоль каждой горизонтально закреплённой ленты с шагом 10 см от северной экспозиции против часовой стрелке закладывались тонкие металлические линейки по 50 см каждая, и внутри получившегося прямоугольника (10 x 50 см) делались пять измерений угла наклона и фотография эпифитного покрова с помощью зафиксированного фотоаппарата (встроенного в смартфон) (рис. 2.7.)

Фотография делалась таким образом, чтобы в кадр попала вся площадка по ширине. Таким образом весь описываемый участок дерева разбивался на равные квадраты 10 x 10 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 зависела от диаметра дерева, и варьировала от 45 на молодых деревьях, до 400 и более – на старых деревьях с большой окружностью ствола.



Рисунок 2.7. Горизонтальные и вертикальные линейки на стволе дерева

**Третий метод**, заключается в фиксации линейных размеров куртин в вертикальной проекции с четырёх сторон света, с регистрированием угла наклона прямой части ствола, диаметром и другими таксационными характеристиками. При описании эпифитного сообщества каждого ствола фиксируется линейный размер куртин (ЛРК) каждого вида в вертикальной проекции с четырёх сторон света, и как следствие, высоту поднятия эпифитных обрастаний по стволу (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) (рис. 2.8.). Учитываются только сплошные обрастания, единичные растения, которые могут быть встречены на большей высоте ствола, не учитываются.

Каждый из методов имеет свои преимущества и недостатки; наиболее точный и подробный метод полного описания эпифитного сообщества крайне затратен по времени и его применение невозможно при описании большого количества деревьев на большом количестве пробных площадей. Третий метод является новым и разработан как синтез первого и второго. Первый метод был применён для описания большого количества пробных площадей и позволил исследовать влияние характеристик местообитаний лесного сообщества (макроэкологические факторы) и характеристик деревьев (мезоэкологические факторы). Для изучения влияния характеристик микроусловий (микроэкологических факторов) и строения эпифитного

сообщества был применён метод полного описания. В связи с этим при разборе влияния внешних факторов в тексте приводятся данные полученные двумя методами. Характеристики сообществ и отдельных деревьев установлены на основании метода учётных площадок. Для изучения микроусловий (угол наклона и радиус кроны над конкретным участком ствола) использовали метод полного описания эпифитного сообщества.



Рисунок 2.8. Линейные размеры эпифитных обрастаний стволов.

При проведении исследования проводились измерения влажности и температуры на стволе некоторых деревьев при помощи логгеров TR-2V. Всего было исследовано два больших дерева осины. Датчики устанавливались с двух сторон ствола по три штуки на каждую сторону («влажную» и «сухую» которые на исследованных деревьях, как и в большинстве случаев, находятся с северной и южной экспозиции) – у основания ствола и на высотах 75 и 150 см. На каждом дереве датчики стояли по месяцу. Полученные результаты показали, что температура и влажность на дереве снижается от основания вверх по стволу, и от южной экспозиции к северной. В связи с чем нами были экстраполированы данные с 6 точек, на каждое из 350 описаний.

Флористические методы. Исследования проведены в 2013–2022 гг. маршрутным методом и путём детального изучения эпифитного сообщества на постоянных пробных площадях на восьми территориях (рис. 1.1). При составлении аннотированного списка эпифитных видов учтены литературные источники для четырёх территорий – заказника «Кижский» (Бойчук, Марковская, 2005), карельской части национального парка «Водлозерский» (Бойчук и др., 2002), заповедника «Кивач» (Максимов и др., 1995, 2004), Петрозаводского городского округа

(Растения и лишайники ..., 2010). Только по литературным данным указываются сведения по эпифитным мхам лесоболотного стационара «Киндасово» (Бойчук, 2005) и окрестностей оз. Чукозеро (Материалы инвентаризации..., 2007).

Объем анализируемого материала. В ходе работы были созданы базы данных, для каждого метода описания. Базы данных включали в себя проективное покрытие конкретного вида, угол наклона, 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 2.4.

Таблица 2.5. Объем исследованного материала.

	Метод описания эпифитного сообщества		
	Метод учётных площадок (1 метод)	Полное описание эпифитного сообщества (2 метод)	Метод трансект на стволе (3 метод)
Число пробных площадей, шт.	24	5	4
Число исследованных деревьев, шт.	197	15	108
Число описаний эпифитного сообщества, шт.	1571	2500	432

Методы анализа и математической обработки материала. В ходе работы были созданы базы данных в среде Excel. Статистический анализ был проведён в среде R (R core team, 2023). Обработка данных выполнена на основе однофакторного дисперсионного анализа, регрессионного анализа (линейная и криволинейная регрессия) и непараметрического теста Крускала-Уолиса (Коросов, 2007), функции Рипли для исследования пространственных точечных процессов.

Основными показателями при описании эпифитного сообщества являются общее проективное покрытие, среднее общее проективное покрытие, среднее проективное покрытие отдельных видов, доля участия вида в общем покрытии, встречаемость видов, число видов в описании, среднее число видов в описаниях. При исследовании влияния внешних факторов 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 (SE). Количество групп определялось по правилу Герберта Стёрджеса (1926):

$$k=1+3.32*\log (n), \text{ где:}$$

k – Число групп;

n – Объем выборки.

Сравнение групп, данных между собой проводилось с помощью дисперсионного анализа (непараметрический критерий Крускала-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):

- линейное  $y = a \cdot X + b$ ;
- затухающей экспоненты  $y = C \cdot (1 - e^{-\lambda \cdot X})$

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

Для полностью случайного (равномерного пуассоновского) точечного процесса  $J$ -функция равна 1 (красная пунктирная линия на рисунке 4.1). Отклонения  $J(r) < 1$  или  $J(r) > 1$  обычно указывают на пространственную кластеризацию или пространственную регулярность соответственно. Статистическая значимость работы функции определяется при помощи генераций конвертов Монте-Карло (Abellanas Pérez-Moreno, 2018; Baddeley et al., 2015), и отображается на графике в виде серой области. (в нашем случае число генераций равно 999, что соответствует уровню значимости  $p < 0,001$ ). Выход функции (чёрная линия) из серой области, обозначает статистически значимые отличия наблюдаемого процесса от случайного.

Для метода ординации был применён метод неметрического многомерного шкалирования (NMDS) реализованного в пакете vegan в среде R.

При презентации данных и создания графиков применялись пакеты в среде R: ggplot2 (Wickham, 2016), ggpubr (Kassambara, 2020), spatstat, ggridges, GGally, Vegan и др.

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

На настоящий момент видовой список мхов на территории Республики Карелия насчитывает 513 видов (Государственный доклад..., 2020). Из всего списка мохообразных 60 отмечены на живых деревьях. Ниже представлен аннотированный список эпифитных мхов средней тайги на территории Карелии. Названия видов приводятся в алфавитном порядке и даются согласно списку мхов Европы, Макронезии и Кипра (Hodgetts et al., 2020). Для каждого вида указывается: район исследования, информация о местообитании, тип субстрата, частота встречаемости на деревьях (очень редко – 1–3 местонахождения, редко – 6–10, часто – >10, очень часто – вид, встречающийся повсеместно). Виды, занесённые в Красную книгу Республики Карелия (2020) помечены знаком «\*». Районы исследования отмечены цифрами: 1 – заказник «Кижский», 2 – окрестности оз. Чукозеро, 3 – Национальный парк «Водлозерский» (карельская часть), 4 – заповедник «Кивач», 5 – Прионежское центральное лесничество (Педасельгское участковое лесничество), 6 – Петрозаводский городской округ, 7 – окрестности дер. Падозеро, 8 – лесоболотный стационар «Киндасово». Исключительно по литературным данным приведены находки с 2 – окрестности оз. Чукозеро и 8 – лесоболотный стационар «Киндасово».

Данные по эколого-субстратным группам приведены по работе Кушневской (Кушневская, 2018).

#### Аннотированный список эпифитных мхов

1. *Abietinella abietina* (Hedw.) M.Fleisch. – 1; в ельнике черничном; на стволе осины; очень редко. Эпигейный, ксерофит.
2. *Amblystegium serpens* (Hedw.) Schimp – 1–8; в мелколиственных лесах, ельниках черничных; на основаниях стволов осины и липы, на коре вяза; редко. Мультисубстратный, эвритоппный.
3. *Atrichum tenellum* (Röhl.) Bruch & Schimp. – 1; на берегу озера; в основании ствола березы, очень редко. Эпигейный, мезофит.
4. *Brachytheciastrum velutinum* (Hedw.) Ignatov et Huttunen – 2–7; в осиннике травяном и в ельнике черничном; в основании осины; редко. Мультисубстратный, мезофитный.
5. *Brachythecium erythrorrhizon* Schimp – 2; в еловых лесах; в основании стволов осин; редко. Мультисубстратный, мезофитный.
6. *Brachythecium mildeanum* (Schimp.) Schimp. – 6; в основании стволов деревьев; редко. Мультисубстратный, гигрофитный.
7. *Brachythecium rutabulum* (Hedw.) Schimp. – 6; в основании осины; очень редко. Мультисубстратный, мезофитный.
8. *Brachythecium salebrosum* (Hoffm. ex F.Weber & D.Mohr) Schimp. – 1–8; в осиннике травяном и в ельнике черничном; в основании и на стволе берёзы, ели и осины; очень часто. Мультисубстратный, мезофитный.

9. *Stereodon pratensis* (W.D.J.Koch ex Spruce) Warnst. – 1, 4; в ельнике черничном свежем; в основании ствола осины; очень редко. Мультисубстратный, гигрофитный.
10. *Ptychostomum moravicum* (Podp.) Ros & Mazimpaка – 1; в ельнике черничном; в основании ствола осины; очень редко. Мультисубстратный, мезофитный.
11. *Callicladium haldanianum* (Grev.) H. A. Crum – 3, 6, 8; прибрежные сообщества; выступающие корни берёзы; редко. Эпиксильный, мезофитный.
12. *Campylophyllopsis sommerfeltii* (Myrin) Ochyra – 1, 6, 8; в осинниках и ельниках; в основании осины; очень редко. Эпиксильный, мезофитный.
13. *Campylium protensum* (Brid.) Kindb. – 4; в осиннике травяном; в основании ствола осины; редко. Эпигейный, гигрофитный.
14. *Climacium dendroides* (Hedw.) F. Weber & D. Mohr – 4, 6, 8; в осинниках; в основании осины; редко. Эпигейный, мезофитный.
15. *Dicranum fuscescens* Sm. – 1, 3, 4, 6, 7; в ельниках черничных и лиственных лесах; в основании ствола берёзы и осины; часто. Эпиксильный, мезофитный.
16. *Dicranum montanum* Hedw. – 1, 3, 4, 6–8. В ельниках черничных и лиственных лесах; в основании ствола берёзы и осины; часто. Эпиксильный, ксеромезофитный.
17. *Dicranum polysetum* Sw. – 4, 8; еловые, сосновые и смешанные леса; на корнях деревьев; редко. Эпигейный, мезофитный.
18. *Dicranum scoparium* Hedw. – 1–8; в ельниках и осинниках; в основании и на стволе берёзы, осины и ели; очень часто. Мультисубстратный, мезофитный.
19. *Eurhynchiastrum pulchellum* (Hedw.) Ignatov & Huttunen – 2–4; в осинниках; на стволе осины; часто; индикатор биологически ценных лесов. Мультисубстратный, мезофитный.
20. \**Eurhynchium angustirete* (Broth.) T. J. Кор. – 6; в ельнике кисличном; в основании осины; редко; индикатор биологически ценных лесов. Эпигейный, мезофитный.
21. *Fissidens adianthoides* Hedw. – 3, 4, 6; в осинниках травяных и в ельниках черничных; в основании ствола осины; редко. Мультисубстратный, мезофитный.
22. *Heterocla diella dimorphum* (Brid.) Ignatov & Fedosov – 1; в ельнике; на стволе осины; очень редко. Мультисубстратный, мезофитный.
23. *Homalia trichomanoides* (Hedw.) Brid. – 1, 3, 4, 6, 7; ельник черничный; на стволе осины; редко; индикатор биологически ценных лесов. Мультисубстратный, мезофитный.
24. *Hylocomium splendens* (Hedw.) Schimp. – 1–8; в различных типах леса; в основании и на стволе берёзы, ели и осины; очень часто. Эпигейный, мезофитный.
25. *Hypnum cupressiforme* Hedw. – 4; в осинниках травяных и в ельниках; в основании ствола осины; редко. Мультисубстратный, мезофитный.
26. *Isopterygiopsis pulchella* (Hedw.) Z. Iwats. – 3; в ельнике черничном; в основании ствола осины;

очень редко. Эпиксильный, мезофитный.

27. *Isothecium alopecuroides* (Lam. ex Dubois) Isov. – 5; в ельнике черничном; на стволе осины; очень редко; индикатор биологически ценных лесов. Мультисубстратный, мезофитный.

28. *Lewinskya elegans* (Schwägr. ex Hook. & Grev.) F. Lara, Garilleti & Goffinet – 1–8; в разных типах леса; на стволе осины, берёзы, липы, вяза, на ветках молодых елей; в осиннике травяном и в ельнике черничном; очень часто. Эпифитный, мезофитный.

29. *Mnium stellare* Hedw. – 1, 3, 4, 6, 8; в ельниках и в осинниках разнотравных; в основании и на стволе осины; часто; индикатор биологически ценных лесов.

30. \**Neckera pennata* Hedw. – 1–8; в осинниках травяных, ельниках черничных и зеленомошных; на стволе осины; редко; индикатор биологически ценных лесов. Эпифитный, мезофит.

31. *Nyholmiella obtusifolia* (Brid.) Holmen & E. Warncke – 1, 3, 4, 8; в разных типах леса; на стволе осины, берёзы, вяза, на ветках молодых елей; часто; индикатор биологически ценных лесов. Эпифитный, мезофитный.

32. \**Nyholmiella gymnostoma* (Bruch ex Brid.) Holmen & E. Warncke – 4; в старовозрастных ельниках; на стволе осины; редко; индикатор биологически ценных лесов. Эпифитный, мезофитный.

33. *Plagiomnium cuspidatum* (Hedw.) T.J. Кор – 1–8; в березняках, осинниках, липняках и в ельнике черничном; в основании ствола осины, берёзы и ели; очень часто. Мультисубстратный, мезофитный.

34. *Plagiomnium drummondii* (Bruch et Schimp.) T.J. Кор. – 3; в ельнике черничном; в основании ствола осины; очень редко; индикатор биологически ценных лесов. Мультисубстратный, мезофитный.

35. *Plagiomnium ellipticum* (Brid.) T. J. Кор. — 6; заболоченные лесные и луговые участки берега рек; в основании стволов; редко. Мультисубстратный, мезофитный.

36. *Plagiomnium rostratum* (Schrad.) T. J. Кор. – 4; в осиннике; в основании ствола осины; очень редко. Мультисубстратный, мезофитный.

37. *Plagiothecium cavifolium* (Brid.) Z. Iwats. – 6; лесные участки; на корнях деревьев; редко. Мультисубстратный, мезофитный.

38. *Plagiothecium curvifolium* Schlieph. ex Limpr. – 6; на выступающих корнях ели и осины; в ельнике; редко. Мультисубстратный, мезофитный.

39. *Plagiothecium denticulatum* (Hedw.) Schimp. — 3, 4, 6, 8; еловые, елово-сосновые, осиновые леса и сероольшаники; в основании стволов деревьев; редко. Мультисубстратный, мезофитный.

40. *Plagiothecium rossicum* Ignatov & Ignatova – 1–8; в ельниках и осинниках; в основании и на стволе берёзы, ели, липы и осины; очень часто. Мультисубстратный, мезофитный.

41. *Plagiothecium latebricola* Schimp. – 3; в заболоченном ельнике; на выступающих корнях ели;

очень редко. Эпиксильный, мезофитный.

42. *Pleurozium schreberi* (Willd. ex Brid.) Mitt. – 1–8; в разных типах леса; в основании и на стволе березы, ели и осины; очень часто. Эпигейный, мезофитный.

43. *Pohlia nutans* (Hedw.) Lindb. – 4, 6, 8; еловые и смешанные леса; на приствольных повышениях и корнях деревьев. Мульти субстратный, эвритоппный.

44. *Pseudoleskeela nervosa* (Brid.) Nyholm – 1, 3, 8; в осиннике травяном и в ельнике черничном; на стволе осины; редко. Мульти субстратный, мезофитный.

45. *Pylaisia polyantha* (Hedw.) Schimp. – 1–8; в ельниках и осинниках; в основании и на стволе березы, ели и осины; очень часто. Эпифитный, мезофитный.

46. *Pylaisia selwynii* Kindb. – 1, 4, 8; в ельнике; на стволе осины; редко; индикатор биологически ценных лесов. Эпифитный, мезофитный.

47. *Rhizomnium pseudopunctatum* (Bruch & Schimp.) T. J. Кор. – 8; в черноольшанике; на приствольном повышении ели; очень редко. Мульти субстратный, мезофитный.

48. *Rhizomnium punctatum* (Hedw.) T. J. Кор. – 6; молодой осинник; в основании ствола осины; очень редко. Мульти субстратный, мезофитный.

49. *Rhodobryum roseum* (Hedw.) Limpr. – 4, 6–8; в ельниках и осинниках; в основании ствола осины и ели; редко. Эпигейный, мезофитный.

50. *Hylocomiadelphus triquetrus* (Hedw.) Ochyra & Stebel – 1–8; в разных типах леса; в основании и на стволе березы, ели и осины; очень часто. Эпигейный, мезофитный.

51. *Sanionia uncinata* (Hedw.) Loeske – 1–8; в ельниках и осинниках; в основании и на стволе березы, ели и осины; очень часто. Мульти субстратный, эвритоппный.

52. *Sciuro-hypnum curtum* (Lindb.) Ignatov – 3, 5, 6, 8; в ельниках и осинниках; на стволе осины; редко. Мульти субстратный, мезофитный.

53. *Sciuro-hypnum reflexum* (Starke) Ignatov et Huttunen – 3, 5, 8; в ельнике черничном; на стволе осины и ели; часто. Мульти субстратный, мезофитный.

54. *Sciuro-hypnum starkei* (Brid.) Ignatov et Huttunen – 3, 8; в осиннике травяном и в ельнике черничном; на стволе осины и ели; часто. Мульти субстратный, мезофитный.

55. *Pseudoamblystegium subtile* (Hedw.) Loeske – 1–7; в осиннике и ельнике черничном; в основании ствола осины; редко. Мульти субстратный, мезофитный.

56. *Jochenia pallescens* (Hedw.) Hedenäs, Schlesak & D. Quand – 1, 3, 6, 8; в березняках, осинниках, липняках; в основании стволов деревьев; редко. Мульти субстратный, мезофитный.

57. *Tetraphis pellucida* Hedw. – 1, 3, 4, 6, 7; в ельниках и осинниках; в основании ствола и на выступающих корнях осины, березы и ели; часто. Эпиксильный, мезофитный.

58. *Thuidium assimile* (Mitt.) A. Jaeger – 1, 3; в осиннике разнотравном; в основании ствола осины; очень редко. Мульти субстратный, мезофитный.

59. *Thuidium recognitum* (Hedw.) Lindb. – 1, 3, 7, 8; в ельниках и осинниках; в основании ствола осины; редко. Мультисубстратный, мезофитный.

60. *Ulota intermedia* Schimp. – 5; в ельнике черничном; на стволе осины; очень редко; индикатор биологически ценных лесов. Эпифитный, мезофитный.

В Красную книгу Республики Карелия (2020) занесены три вида – *Eurhynchium angustirete* 3 (VU), *Neckera pennata* – 3 (NT) и *Nyholmiella gymnostoma* – 3 (NT).

Наибольшее видовое разнообразие эпифитных мхов отмечено на осине (56 видов). Деревья осины имеют, как правило, собирающую крону (с острыми углами прикрепления ветвей к стволу), поэтому большая часть дождевой воды, перехваченной короной, стекает по стволу дерева, обеспечивая более высокий уровень увлажнения местообитаний эпифитов (Молчанов, 1961). Кроме того, нижняя часть стволов взрослых осин покрыта долговечной многослойной корой, благодаря которой эпифитные организмы имеют больше времени для роста. Кора ствола богата питательными веществами, обладает рН, близкой к нейтральной (5–7) и высокой влагоёмкостью (Barkman, 1958; Gustafsson, Eriksson, 1995). Согласно литературным данным, осина является важным субстратом для многих эпифитов (Kuusinen, 1994; Gustafsson, Eriksson, 1995), включая лишайники, мхи и печёночники. Обычными видами мхов для эпифитного сообщества осины на территории средней тайги в республике Карелия являются *Brachythecium salebrosum*, *Dicranum scoparium*, *Hylocomium splendens*, *Lewinskya elegans*, *Plagiomnium cuspidatum*, *Pleurozium schreberi*, *Pylaisia polyantha*, *Hylocomiadelphus triquetrus*, *Sanionia uncinata* и *Sciuro-hypnum reflexum*.

Берёза отличается довольно бедным видовым составом эпифитов (20 видов), и повидимому, это связано с низким значением рН покровных тканей (3,2–5) (Coppins, 1984), и гладкой, легко отслаивающейся корой, которая становится пригодной для успешного произрастания эпифитных мхов только на старых деревьях у основания ствола, где она с возрастом покрывается глубокими трещинами. Основной облик эпифитного сообщества берёзы создают *Dicranum scoparium*, *D. fuscescens*, *D. montanum*, *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, *Plagiothecium rossicum*, *Sanionia uncinata*.

Ель имеет сбрасывающую крону, которая препятствует попаданию осадков на ствол (Молчанов, 1961). Её кора бедна питательными веществами, легко отслаивается, с низким значением рН (3,5–5) (Kermit, Gauslaa, 2001). Эти особенности формируют малоприспособленную среду для произрастания эпифитных мхов, вследствие чего сплошной покров из эпифитных мхов на стволах ели формируется редко. На ели обнаружено 18 видов, из них обычны *Dicranum scoparium*, *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, *Plagiothecium rossicum*.

Несмотря на небольшое число мхов, использующих ель и берёзу в качестве форофитов, для этих двух пород деревьев можно выделить характерные виды. Так, для ели это *Plagiothecium*

*rossicum*, для березы – *Dicranum montanum*, *D. fuscescens*.

На территории Карелии в условиях средней тайги облигатными эпифитными видами оказались *Lewinskya elegans*, *Neckera pennata*, *Nyholmiella obtusifolia*, *N. gymnostoma*, *Pylaisia polyantha*, *P. selwynii*, *Ulota intermedia*.

Среди обнаруженных видов, 18% 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* (Конечная и др., 2009). Форофитом для большинства видов выступает осина, произрастающая в ветровальных окнах в малонарушенных еловых сообществах.

Сравнение списка видов эпифитных мхов средней тайги на территории Карелии, с видовыми списками сопредельных территорий, показало, что эпифитная бриофлора южной Карелии выявлена достаточно полно. Так, в национальном парке «Русский север», расположенного в Вологодской области на 15 видах древесных растений произрастает 57 видов, из которых 45 – только на осине (Кармазина, Абрамова, 2009). Для Полеского региона (Беларусь) известно 90 видов эпифитных мхов, из которых на осине встречается 53, на берёзе – 36, на ели – 25 видов. (Рыковский и др., 2020). В исследовании эпифитной бриофлоры Латвии, которое было выполнено на территории пяти участков старовозрастных лесов, выявлено 48 видов мхов (Mežaka et al., 2005).

Таким образом, на территории Республики Карелия основание стволов деревьев выступают местообитанием для 11,6 % всех видов мхов региона (60 видов из 513). Наибольшее видовое разнообразие отмечено на стволах осины (56 видов), на берёзе обнаружено 20 видов, и на ели 18 видов. Среди всех обнаруженных видов 3 включены в Красную книгу Карелии (*Eurhynchium angustirete* 3 (VU), *Neckera pennata* – 3 (NT) и *Nyholmiella gymnostoma* – 3 (NT)), и 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*).

## ГЛАВА 4. СТРУКТУРА ЭПИФИТНОГО СООБЩЕСТВА ЕЛЬНИКА ЧЕРНИЧНОГО

Исследования структуры эпифитных сообществ ельника черничного проведены двумя способами: на границе 90–летнего ельника черничного и 20–летнего лиственного насаждения, а также на постоянной пробной площади, где были закартированы все деревья (см. рис. 4.2) и на каждом из них проведено описание эпифитных сообществ.

### 4.1. Распределение эпифитов на пробной площади.

В качестве характеристик эпифитного сообщества были выбраны линейные размеры куртин в вертикальной проекции наиболее часто встречающихся на стволах видов: *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Plagiothecium rossicum*, *Ptilidium pulcherrimum*, *Dicranum scoparium*, *D. fuscescens* и число видов в описании. Эпифитные виды лишайников рода *Cladonia* экологически близки и в данном исследовании рассматривались объединено в *Cladonia* spp.

В эпифитном сообществе основания деревьев исследованного ельника черничного было выявлено 16 видов мхов, четыре вида печёночников и лишайники, представленные родами *Cladonia* и *Peltigera*. Среди мохообразных только на *P. abies* встречено 8 видов. Видов, строго приуроченных к стволам берёзы и осины, в исследованном ельнике черничном не обнаружено (таблица 4.1).

При изучении видового разнообразия на разных видах деревьев рассматривались только мохообразные. Для ели число видов в описании варьировало от 0 до 5, со средним значением 1,6 ( $\pm 0.06$  SE), для берёзы – от 0 до 4, со средним значением 2,0 ( $\pm 0.24$  SE). На пробной площади произрастало всего одно взрослое растение осины, на котором отмечены 6 видов мохообразных. На первом этапе исследовано пространственное распределение деревьев на пробной площади – всего древостоя и только ели. Отдельно для берёзы расчёты не проводились в связи с малым количеством особей на пробной площади. Для древостоя в целом не было обнаружено статистических отличий от случайного распределения (рис. 4.1 А), ель в составе древостоя так же распространена случайно (рис. 4.1 В). Далее была проведена оценка распределения на пробной площади деревьев с наиболее распространёнными видами мохообразных, отдельно для каждого вида: *Plagiothecium rossicum*, *Dicranum fuscescens*, *Ptilidium pulcherrimum*, *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*. Значимые отличия от случайного распространения обнаружены только для *Dicranum fuscescens* ( $p < 0,001$ ). В случае *D. fuscescens* (рис. 4.1 С) значение функции  $J(r) < 1$ , что говорит о наличии агрегации деревьев, на которых произрастает *D. fuscescens*. Схема распределения деревьев с *D. fuscescens* представлена на рисунке 4.2.

Таблица 4.1. Видовой состав мохообразных на стволах живых деревьев.

	<i>Picea abies</i>		<i>Betula</i> sp.	
	Минимальное и максимальное значение ЛРК** на стволе дерева, см.	Встречаемость на стволе дерева ели, на ПП***, %	Среднее значение ЛРК на стволе дерева березы, см	Встречаемость на стволе дерева березы, на ПП***, %
<i>Chiloscyphus profundus</i>	0 — 5	4,88	0	0
<i>Dicranum fuscescens</i>	0 — 53	19,51	0 — 46	100
<i>Dicranum majus</i>	0 — 2	4,88	0	0
<i>Dicranum montanum</i>	0 — 15	14,63	0	0
<i>Dicranum scoparium</i>	0 — 26	39,02	0 — 12	25
<i>Hylocomium splendens</i>	0 — 56	36,59	0 — 46	75
<i>Plagiomnium cuspidatum</i>	0 — 6	2,44	0 — 1	12,50
<i>Plagiochila</i> sp	0 — 3	2,44	0	0
<i>Plagiothecium rossicum</i>	0 — 35	70,73	0 — 9	25
<i>Pleurozium schreberi</i>	0 — 90	82,93	0 — 74	87,50
<i>Pohlia nutans</i>	0 — 1	2,44	0	0
<i>Ptilidium pulcherrimum</i>	0 — 29	39,02	0 — 37	87,50
<i>Hylocomiadelphus triquetrus</i>	0 — 22	4,88	0	0
<i>Rhodobryum roseum</i>	0 — 4	7,32	0 — 1	12,50
<i>Sanionia uncinata</i>	0 — 1	4,88	0	0
<i>Sciuro-hypnum</i> spp. ( <i>S. oedipodium</i> , <i>S. starkei</i> , <i>S. reflexum</i> )*	0 — 24	63,41	0 — 9	25
<i>Tetraphis pellucida</i>	0 — 1	4,88	0	0

Примечания: \* Представители рода *Sciuro-hypnum*, нередко встречались на одном дереве, и в полевых условиях не всегда возможно уверенно различить эти виды, в связи с этим в таблице приводятся данные для рода в целом. \*\*ЛРК – Линейные размеры куртин; \*\*\*ПП – Пробная площадь.

Среди всех изученных видов групповое размещение в сообществе ельника черничного показал только *Dicranum fuscescens*, распределение других изученных видов, значимо не отличается от случайного. Групповое размещение *Dicranum fuscescens* сходно 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, можно описать тем фактом, что это факультативные эпифиты и их экологическая амплитуда достаточно широка, что позволяет расти им на большом количестве субстратов, в том числе на почве, гниющей древесине и т.д. Для таких видов пространство для расселения

ограничено только свободным местом и собственными конкурентными преимуществами, но не типом субстрата. Для облигатных видов ситуация иная – их расселение ограничено помимо стандартных для всех факторов свободным местом и конкурентными связями, а также ещё и наличием строго определённого субстрата. Пространственный паттерн таких видов имеет в большинстве случаев групповое размещение. Хотя *Dicranum fuscescens* не является облигатным эпифитом и может произрастать на почве, в изученном сообществе он был обнаружен только на стволах живых деревьев и при пространственном распространении проявлял свойства облигатного эпифита.

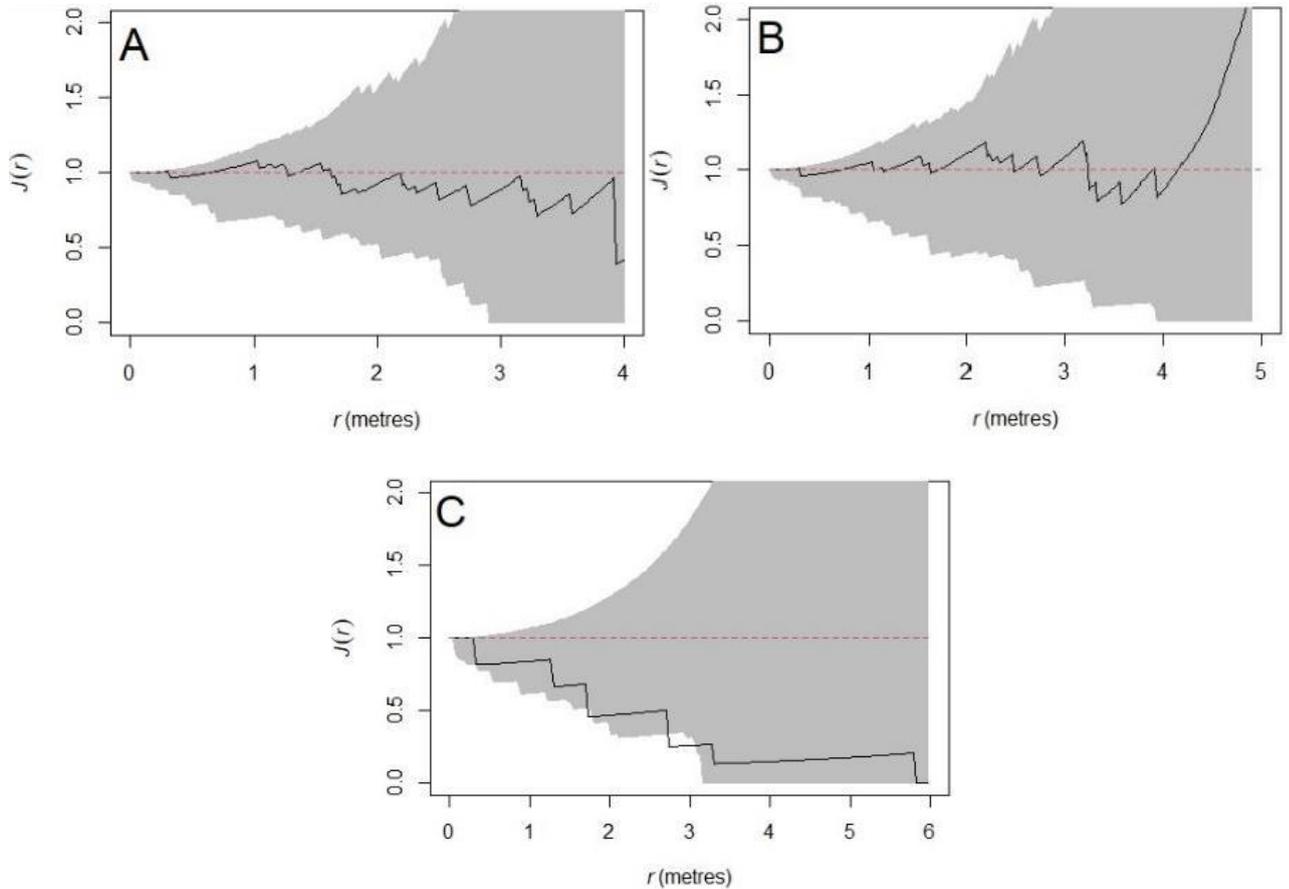


Рисунок 4.1.  $J(r)$  для всех пород (A), для ели (B), для *Dicranum fuscescens* (C). На рисунке черная линия значение функции  $J(r)$  полученное на реальных данных, пунктирная линия теоретическое значение  $J(r)$  соответствующее абсолютно случайному точечному процессу. Серая область, область принятия нулевой гипотезы о случайном распространении особей.

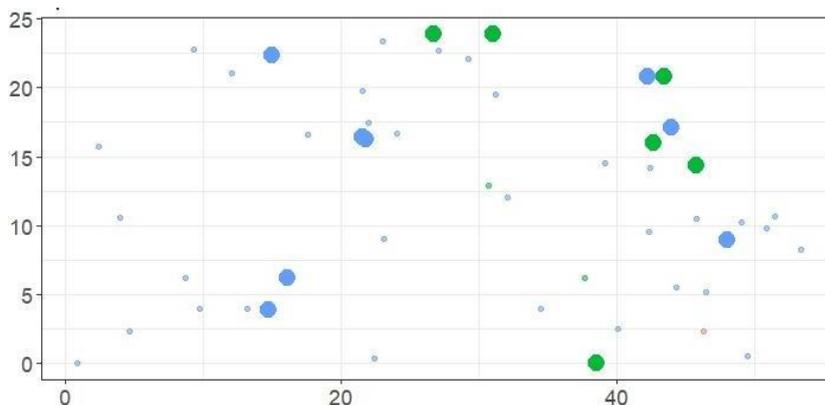


Рисунок 4.2. Схема расположения деревьев с *Dicranum fuscescens* в пределах пробной площади. На рисунке, кружками большего диаметра отмечены деревья, на которых произрастает *D. fuscescens*, точками – деревья без *D. fuscescens*. Цветом выделены породы: синим – *Picea abies*, зеленым – *Betula* sp., красным – *Populus tremula*. По оси X и Y координаты на пробной площади в метрах.

Таким образом, в условиях ельника черничного распределение большинства эпифитных видов мохообразных на уровне фитоценоза значимо не отличается от случайного. Только *Dicranum fuscescens*, имеет групповое распределение по пробной площади. Подобная пространственная закономерность характерна для облигатных эпифитов, расселяющихся с «материнского» дерева на ближайшие путём переноса диаспор. *Dicranum fuscescens* несмотря на то, что способен произрастать на почве, в исследуемом нами сообществе произрастал только на стволах живых деревьев и его распространение по площади происходило аналогично таковому у облигатных эпифитов (Тарасова 2017; Patino et al., 2018; и др.).

#### 4.2. Исследования структуры эпифитного сообщества в зависимости от удаления от границы леса

Исследование структуры эпифитного сообщества ельника черничного у границы с вырубкой проводилось на двух пробных площадях (ПП1 и ПП2). Всего на них было обнаружено 20 видов эпифитных мохообразных. Из них на ели на ПП2 встречено девять видов (*Brachythecium salebrosum*, *Dicranum fuscescens*, *Dicranum scoparium*, *Plagiomnium cuspidatum*, *Plagiothecium rossicum*, *Pleurozium schreberi*, *Ptilidium pulcherrimum* (Weber) Vain., *Sciuro-hypnum reflexum*, *Sciuro-hypnum starkei*; на осине на ПП1 – 17 видов (*Brachythecium salebrosum*, *Campylidium sommerfeltii*, *Chiloscyphus profundus* (Nees) J.J. Engel et R.M. Schust., *Dicranum scoparium*, *Hylocomium splendens*, *Hypnum cupressiforme*, *Lewinskya elegans*, *Nyholmiella obtusifolia*, *Plagiomnium cuspidatum*, *Ptilidium pulcherrimum*, *Pylaisia polyantha*, *Radula complanata* (L.) Dumort., *Rhodobryum roseum*, *Sanionia uncinata*, *Sciuro-hypnum reflexum*, *Sciuro-hypnum starkei*, *Pseudoamblystegium subtile*).

*Hylocomium splendens* доминирует как в напочвенном покрове, так и в основаниях стволов осины. На ППІ выявили положительную корреляцию встречаемости и протяжённости куртин *Hylocomium splendens* (рис. 4.3 А) на стволах осины в зависимости от удаления форофита от границы примыкания двух лесных сообществ ( $r=0,76$ ,  $p =0,045$ ). У самой границы ельника и лиственного молодняка *H. splendens* либо совсем отсутствует на стволах осины, либо протяжённость его куртин по высоте минимальная (1–2 см). Протяжённость куртин мха на стволе осины увеличивается с удалением от края леса и достигает максимума в 60 см на расстоянии 30 м от границы сообществ.

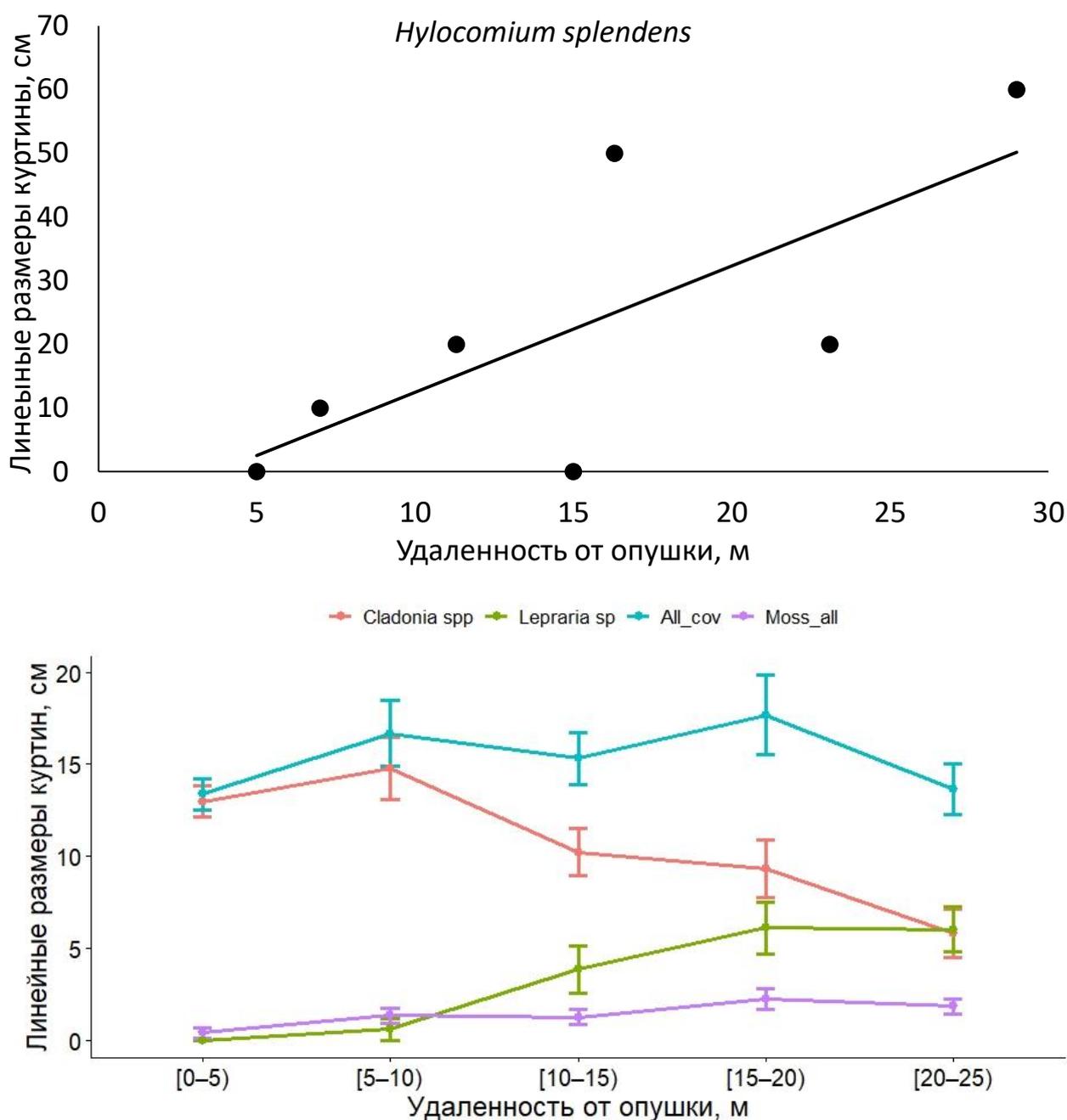


Рисунок 4.3. Линейные размеры куртин *Hylocomium splendens* при удалении от края опушки (А) и (В) изменение обилия эпифитных видов в зависимости от расстояния от края леса. Показаны средние значения и ошибка среднего.

На ПП2 общая протяжённость всех куртин эпифитных организмов практически не изменялась при продвижении от опушки вглубь леса ( $p > 0,5$ ) и удерживалась на уровне около 15 см по стволу (рис. 4.3 В). С увеличением расстояния от края леса высота произрастания эпифитных кладоний (*Cladonia* spp.) снижалась с 13,5 см на опушке до 6,5 см в глубине насаждения ( $p < 0,001$ ). Линейные размеры куртин накипных лишайников, напротив, возрастали по мере продвижения в лес и достигали максимума 6,2 см по стволу на расстоянии 15–20 м от опушки ( $p < 0,001$ ). Размеры куртин мохообразных также увеличивались и достигали наибольших значений в том же диапазоне 15–20 м ( $p < 0,003$ ). На опушке ельника черничного в эпифитном сообществе выше обилие лишайников рода *Cladonia*, тогда как в глубине леса доминируют зелёные мхи. Наиболее вероятная причина такой градиентной смены — более высокая освещённость и меньшая влажность стволов у края леса.

Выявлена положительная корреляция протяжённости куртин *Hylocomium splendens* на стволах осины с удалением от границы примыкания двух лесных сообществ вглубь спелого ельника. Отмечена также взаимосвязь протяжённости куртин эпифитных мхов и лишайников на стволах ели вдоль того же градиента. При удалении от опушки высота произрастания *Cladonia* spp. снижалась, тогда как линейные размеры мохообразных и *Lepraria* sp. увеличивались, при этом общее покрытие эпифитов оставалось практически неизменным. Лесная опушка по сравнению с глубиной леса характеризуется более высокой освещённостью и, как следствие, большей сухостью (Gignac & Dale, 2005). Наши исследования подтверждают известную закономерность: на опушке преобладают засухоустойчивые виды, такие как *Cladonia* spp. (Lesica et al., 1991), тогда как более влаголюбивые мохообразные достигают наибольшей протяжённости по стволу в глубине леса (Caners et al., 2010).

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

На елях большого диаметра (больше 50 см) в достаточно увлажнённых условиях эпифитные сообщества имеют сходные между собой черты, и его структура схематично представлена на рисунке 5.1А, пример реального дерева на рисунке 5.1 В. В нижней части отрицательно наклонённой части ствола произрастает *Plagiothecium* spp. (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 которой может расти печёночный мох *Ptilidium pulcherrimum* (5). Как правило, на этом структура мохового сообщества заканчивается и выше *Ptilidium pulcherrimum* мохообразные не встречаются, и в зоне (6) в зависимости от условий местообитания могут произрастать лишайники, такие как *Coniocybaeae*, *Hypogymnia physodes* и другие, либо эта зона может быть свободна от эпифитов. Протяжённость сплошного эпифитного покрова в зависимости от условий местообитания варьирует от 0 до 200 и более см, но как правило не превышает 50 см.

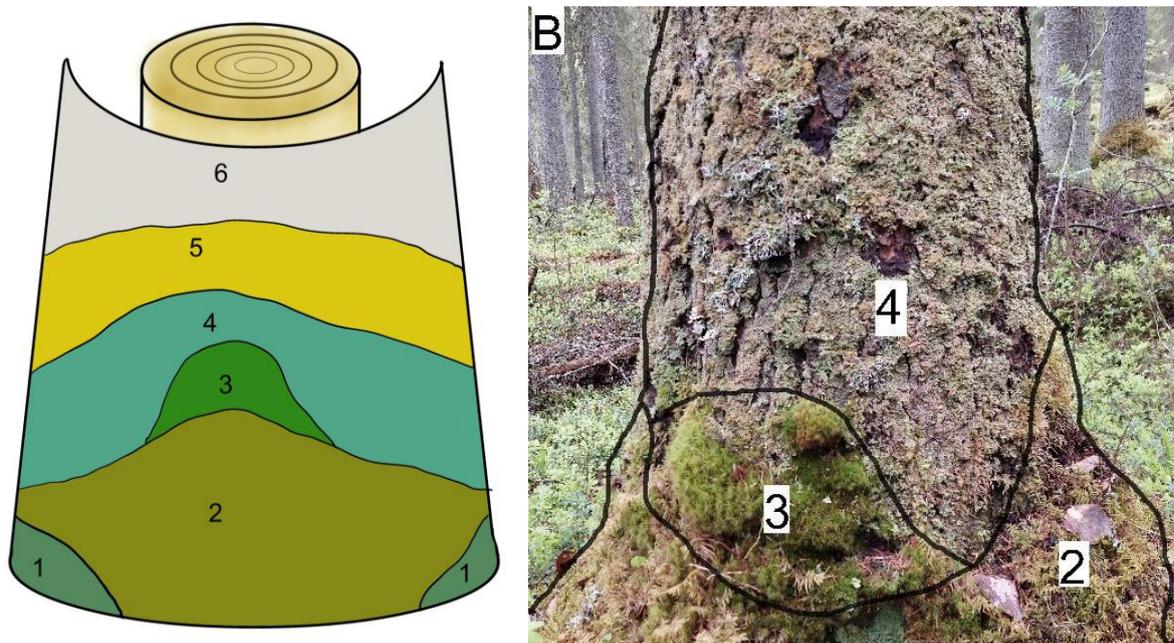


Рисунок 5.1. Схема структуры эпифитного сообщества ствола ели обыкновенной. Обозначения в тексте.

Угол наклона ствола в значительной степени определяет увлажнение участка и физически влияет на возможность мха закрепиться на поверхности коры. Статистические закономерности обнаружены для линейных размеров куртин *Pleurozium schreberi*, который имел минимальные значения при минимальном угле наклона ствола и по мере увеличения угла наклона ствола увеличивал свои показатели, достигая максимальных значениях при угле наклона равном 15°

(рис. 5.2. А). Для видов *Plagiothecium rossicum*, *Dicranum fuscescens*, *Ptilidium pulcherrimum*, *Cladonia* spp. прослеживается схожий тренд. Для разных видов оптимум отличается. Так, куртины *Cladonia* spp. достигают максимальных линейных размеров при средних значениях угла наклона около 9° (рис. 5.2 В.), *Dicranum fuscescens* и *D. scoparium* – при 15°, *Plagiothecium rossicum* – в диапазоне от 3 до 9°. В то же время линейные размеры куртин (ЛПК) *Hylocomium splendens* не показали значимой зависимости от угла наклона. Максимальное видовое разнообразие на стволах деревьев ели наблюдается при средних значениях угла наклона ствола – от 3 и до 9° (рис. 5.2 С).

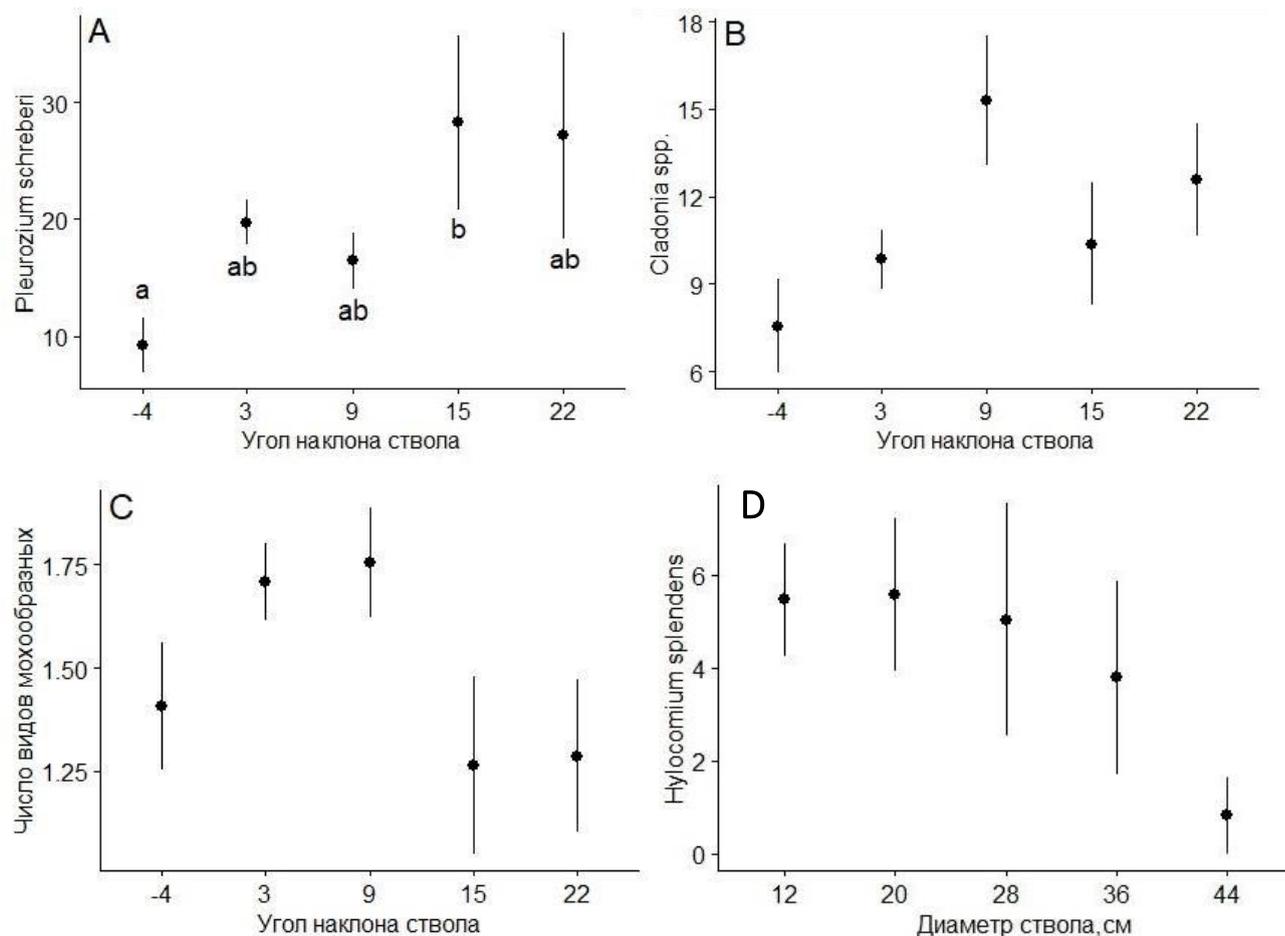


Рисунок 5.2. Зависимость линейных размеров куртин *Pleurozium schreberi* (А), *Cladonia* spp. (В) и видового разнообразия мохообразных (С) от угла наклона ствола ели. По оси абсцисс величина угла наклона, по оси ординат – время линейные размеры куртин (D) – изменение линейных размеров куртин *Hylocomium splendens* при увеличении диаметра ствола ели. По оси абсцисс диаметр ствола в см, по оси ординат – линейные размеры куртин.

Диаметр ствола обычно связан с возрастом дерева, но в случае *P. abies* эта связь непрямая. часто ель долгое время (до 100 лет) переживает неблагоприятные условия под материнским пологом. При этом его максимальное обилие наблюдалось на стволах с диаметром от 12 до 20 см, достаточно резко снижаясь с увеличением диаметра (рис. 5.2 D). Для исследования взаимоотношений видов эпифитного сообщества нами в качестве факторов были выбраны *Pleurozium schreberi* и *Cladonia* spp., которые с одной стороны имели максимальные линейные размеры куртин в вертикальной проекции, а с другой – занимали в сообществах эпифитов

крайние позиции по высоте ствола (рис. 5.1, таблица 1.).

Методом сравнения средних был выявлен тренд, при котором обилие *Dicranum fuscescens* (рис. 5.3.A) и *Plagiothecium rossicum* (рис. 5.3.B) сокращается при увеличении обилия *Pleurozium schreberi*. Другие виды не показали корреляции от покрытия *Pleurozium schreberi*.

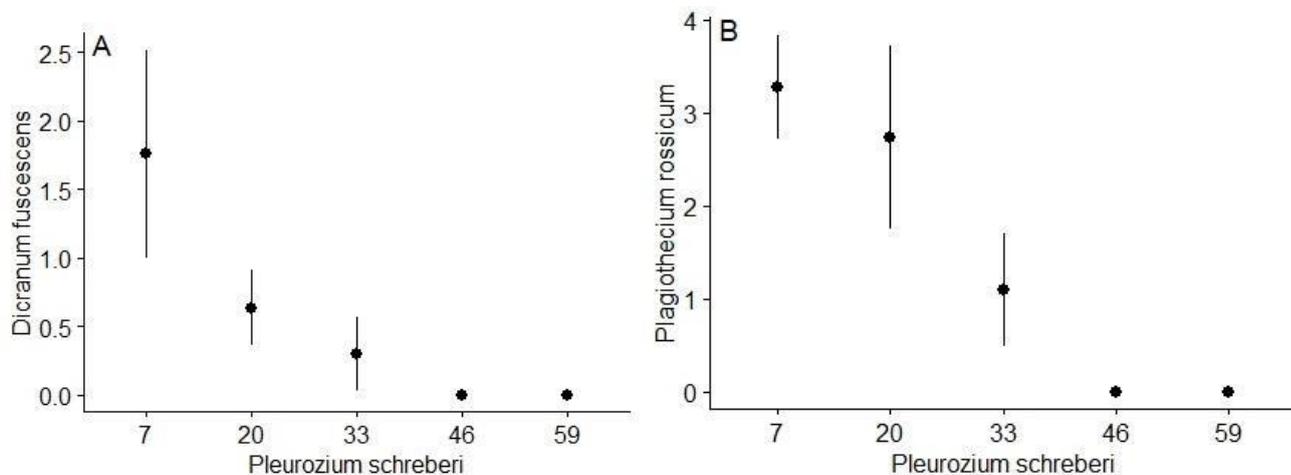


Рисунок 5.3. Изменения линейных размеров куртин *D. fuscescens* (A) и *P. rossicum* (B) при изменении линейных размеров куртин *P. schreberi*.

При изучении корреляций обилия видов эпифитного сообщества ели с покрытием ствола видами рода *Cladonia*, обнаружена положительная связь с *Dicranum fuscescens* (рис. 5.4.A) и *Ptilidium pulcherrimum* (рис. 5.4.B), оба эти виды достигали максимальных линейных размеров куртин при максимальных размерах куртин *Cladonia* spp., для остальных видов использованными методами взаимосвязи не обнаружены.

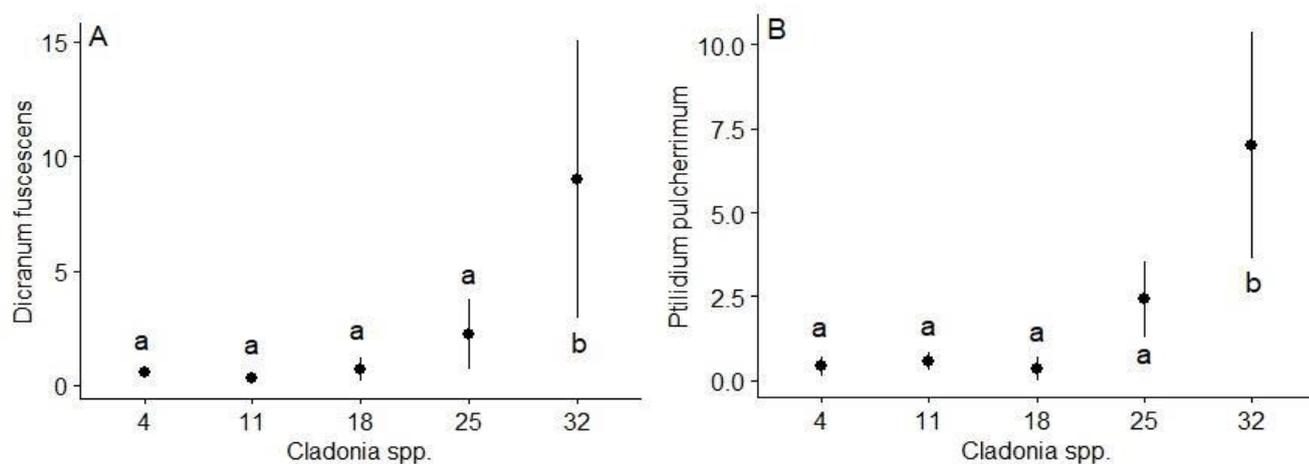


Рисунок 5.4. Изменения линейных размеров куртин *D. fuscescens* (A) и *P. pulcherrimum* (B) при изменении линейных размеров куртин *Cladonia* spp.

В нашем исследовании основной упор был сделан на мхи, лишайники рассматривались только на уровне рода, в связи с этим при изучении данных по числу видов приводятся только для мохообразных. На ели и берёзе примерно одинаковое число видов на отдельном дереве, для

ели это  $4,3 \pm 0,21$  SE, для берёзы  $4,5 \pm 0,42$  SE. По сравнению с другими лесообразующими видами из района исследования, берёза и ель бедны во флористическом плане (в том же районе исследования на одном дереве осины по нашим данным может произрастать до 20 видов мохообразных). Низкое количество видов на ели и берёзе рядом авторов связывается с низким pH коры, который у обоих видов варьирует в схожих пределах: для берёзы – 3,2–5 (Coppins, 1984), для ели – 3,5–5 (Kermit, Gauslaa, 2001).



Рисунок 5.5. Эпифитное сообщество на стволе ели (слева положительный наклон ствола, справа – отрицательный наклон ствола).

В литературе имеются описания того, что на стволе дерева может формироваться определённая структура эпифитного сообщества, состоящая из последовательных полос различных видов (Billings, Drew 1938; Cain, Sharp, 1938; Ashton, 1986). Вызвано это, по всей видимости, двумя причинами.

Во-первых, наличием градиента условий на стволе дерева и разные экологические оптимумы у разных видов. В общем виде градиент условий заключается в том, что увлажнение субстрата (коры) снижается с увеличением высоты над землёй.

Во-вторых, эпифитное сообщество имеет свою внутреннюю динамику, вызванную отмиранием нижней части таллома мха (лишайника), и отшелушивание коры дерева; оба эти

фактора разрушают контакт эпифита и коры дерева, что приводит к обвалу/выпадению части эпифитного покрова со ствола дерева (Ashton, 1986), обнажая участки коры, которые затем вновь заселяются мхами.

Общая схема строения эпифитного сообщества на крупных елях представлена на рис. 5.1. Это схема «идеального» дерева, в реальности эта структура подвержена многочисленным изменениям под влиянием внешних факторов.

Снижение влажности (которая может быть вызвана в том числе повышенной инсоляцией в разреженных древостоях и т.д.) приводит к снижению видового состава и мощности/высоты поднятия эпифитов, и линейных размеров в вертикальной проекции каждого вида, в порядке их расположения на стволе. Первыми реагируют крупные влаголюбивые виды, занимающие самую нижнюю зону (на рисунке 5.1 обозначено цифрой 2). При снижении влажности эти виды будут замещаться более мелким *Sciurohupnum* spp., который так же исчезнет при дальнейшем снижении влажности. За ними *Dicranum* spp. и *Ptilidium pulcherrimum* также снижают своё обилие. При этом *Plagiothecium* spp. и *Cladonia* spp., которые в наименее развитых вариантах эпифитного сообщества произрастают в непосредственном контакте на стволе, способны произрастать в условиях непригодных для других эпифитов.

На основе полученных данных мы предполагаем следующие функциональные связи в типичном эпифитном сообществе крупной ели в бореальном лесу в условиях Карелии.

*Pleurozium schreberi* растёт в основании ствола и окаймляет эпифитное сообщество снизу, заполняя собой максимально возможную область, достаточно увлажнённую для произрастания мохообразных, тем самым вытесняя другие виды. *Dicranum fuscescens* и *Plagiothecium rossicum* снижают линейные размеры своих куртин с увеличением линейных размеров куртин *Pleurozium schreberi* (рис. 5.3).

Для *Plagiothecium rossicum* наблюдается закономерность: он растёт тонкой полосой в самой нижней части ствола, где влажность максимальна, а освещённость минимальна. Пока *Pleurozium* имеет небольшие размеры, факторы, увеличивающие его обилие (влажность через угол наклона и т.д.), благоприятны и для *P. rossicum*, который растёт параллельно *P. schreberi* (до 5–17 см протяжённости куртин). При дальнейшем разрастании *Pleurozium*, *Plagiothecium* исчезает.

В свою очередь *Cladonia* spp. не оказывает такого воздействия на соседствующие виды, линейные размеры *Dicranum fuscescens* и *Plagiothecium rossicum* увеличиваются при увеличении *Cladonia* spp. Линейные размеры *Plagiothecium rossicum*, который сильно разведён с *Cladonia* spp. (т.е. растут в разных зонах) в эпифитном сообществе, никак не отреагировал на изменение линейного размера *Cladonia* spp.

Возможный механизм этих взаимосвязей описан Billings и Drew (1938). На стволе дерева

существует градиент влажности, зависящий от характеристик ствола. У ели таким фактором является угол наклона поверхности ствола. Вдоль этого градиента распределяются эпифиты, но на определённой высоте иссушающее действие воздуха нивелирует положительное влияние факторов, повышающих увлажнённость ствола.

Подобный набор внешних воздействий совместно с конкуренцией растений и приводит к видимой нами структуре, в которой крупный, наиболее влаголюбивый мох, растущий внизу, «наползает» на выше растущие так же влаголюбивые виды, «зажимая» их между собой и сухой зоной, непригодной для произрастания мхов. В то же время увеличение линейных размеров куртин засухоустойчивых, неспособных к конкуренции со мхами, видов *Cladonia*, позитивно сказывается на линейных размерах мхов, потому что фактор (влажность), увеличивающий линейные размеры *Cladonia*, так же оказывает положительное влияние и на мхи. Кроме того, лишайниковый покров в целом не является столь плотным и позволяет сосуществовать видам.

При исследовании влияния диаметра ствола ели, взаимосвязь обнаружена только для *Hylocomium splendens*, покрытие этого вида снижалось при увеличении диаметра дерева. Для других видов не обнаружено связи их обилия с диаметром ствола. Возможно, это объясняется тем, что у ели нет прямой зависимости диаметра ствола от возраста дерева. Угол наклона ствола оказывал значимое положительное влияние на всём диапазоне своего изменения на линейные размеры куртин *Pleurozium schreberi*, в то время как виды р. *Cladonia* увеличивали свои показатели до значений угла наклона в диапазоне от 4 до 8°. Дальнейшее увеличение угла наклона не влияло на линейные размеры куртины *Cladonia*, которые держались на уровне 12,5 см по высоте ствола. В целом, можно выделить группы видов, достигающие максимального развития при разных углах наклона. Так *Dicranum fuscescens*, *D. scoparium*, *Pleurozium schreberi*, *Ptilidium pulcherrimum* достигают максимальных линейных размеров при положительных углах наклона 15° и более, в то время как *Cladonia* spp., *Plagiothecium rossicum* при положительных углах менее 15°.

Наибольшее число значимых связей обнаружено у наиболее обильных *Pleurozium schreberi* и видов р. *Cladonia*, которые снизу и сверху «опоясывают» сообщество эпифитных организмов на стволе ели.

В целом структура эпифитного сообщества, отдельного живого дерева ели определяется одновременным влиянием субстрата (параметры ствола) и взаимоотношением видов, слагающих сообщество эпифитных мохообразных и лишайников.

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

Исследования эпифитного сообщества на стволах осины выполнялись двумя методами, направленными на решение разных задач. **Первый метод (метод учётных площадок)**, благодаря возможности выполнить с его помощью описание на большом количестве деревьев, на большом количестве пробных площадей, отлично подходит для изучения влияния макрофакторов и мезофакторов (давность нарушения, доля ели, параметры дерева) внешней среды, но не так точен в вопросе изучения микрофакторов (угол наклона, радиус кроны и т.д.). **Второй метод (метод полного описания)** направлен на исследование структуры эпифитного сообщества, подходит для изучения факторов, связанных с форофитом. Таким образом в первой части главы представлены результаты исследований 197 дерева (1500 описаний), а во второй лишь 15 деревьев (2500 описаний).

Деление факторов влияющих на эпифитные сообщества на три группы: макрофакторы (уровень фитоценоза), мезофакторы (уровень дерева) и микрофакторы (уровень микроместообитания, конкретного участка ствола) взято из работы Тарасовой В.Н. (Тарасова, 2017).

### 6.1. Влияние факторов лесного сообщества на эпифитные сообщества *Populus tremula*

В работе были проанализированы общие и частные характеристики эпифитного сообщества на деревьях осины у основания ствола и на высоте 1,3 м от земли. К общим характеристикам относятся: общее проективное покрытие эпифитов, проективное покрытие мохообразных, проективное покрытие лишайников, общее число видов, число видов мхов. К частным характеристикам относятся проективные покрытия отдельных таксонов: у основания ствола – *Brachythecium salebrosum* (+ схожих по морфологии видов *Pylaisia polyantha* и *Sanionia uncinata*), *Plagiomnium cuspidatum*, *Hylocomium splendens*, *Mnium stellare*, *Hylocomiadelphus triquetrus*, *Radula complanata*, *Lewinskya elegans*, *Cladonia* spp., *Lobaria pulmonaria*, *Pleurozium schreberi*, *Dicranum* spp., *Neckera pennata*, *Pseudoamblystegium subtile*. На высоте 1,3 м – *Brachythecium salebrosum* (+ схожих по морфологии видов *Pylaisia polyantha* и *Sanionia uncinata*), *Plagiomnium cuspidatum*, *Hylocomium splendens*, *Mnium stellare*, *Hylocomiadelphus triquetrus*, *Radula complanata*, *Lewinskya elegans*, *Cladonia* spp., *Lobaria pulmonaria*, *Pleurozium schreberi*, *Dicranum* spp., *Neckera pennata*. Список основных видов мхов эпифитного сообщества и их основные показатели приведены в таблице 6.1.

Таблица 6.1 Основные характеристики доминантных видов мохообразных эпифитных сообществ на стволах осины, данные получены методом учетных площадок (первый метод).

Таксоны:	Среднее проективное покрытие, %		Доля участия в общем покрытии, %		Встречаемость, %	
	высота над землёй, м					
	0-0,2	1,3-1,5	0-0,2	1,3-1,5	0-0,2	13-15
<i>Sanionia uncinata</i> (+ <i>Brachythecium salebrosum</i> , <i>Pylaisia polyantha</i> )	23,8	7,2	35,6	10,8	67,4	58,0
<i>Plagiomnium cuspidatum</i>	4,1	0	6,2	0	16,4	0,3
<i>Hylocomium splendens</i>	7,2	0,1	10,7	0,1	31,3	1,3
<i>Mnium stellare</i>	3,9	0,1	5,9	0,2	19,5	0,6
<i>Hylocomiadelphus triquetrus</i>	12,2	0,2	18,3	0,3	35,0	2,4
<i>Radula complanata</i>	2,4	3,5	3,7	5,2	34,3	36,6
<i>Lewinskya elegans</i>	0,4	0,7	0,5	1,1	0,9	18,9
<i>Thuidium recognitum</i>	0,1	0	1,4	0	3,4	0,3
<i>Pleurozium schreberi</i>	0,5	0,1	0,7	0,1	3,8	1,3
<i>Neckera pennata</i>	0,1	0,1	0,1	0,1	0,4	0,6
<i>Dicranum</i> sp.	1	0,2	1,5	0,3	14,6	5,9
<i>Pseudoamblystegium subtile</i>	1,4	0,1	2,2	0,1	0	0,5
<i>Fissidens adianthoides</i>	0	0	0	0	0,13	0
<i>Rhizomnium punctatum</i>	0	0	0	0	0,13	0

Из характеристик лесного сообщества нами были проанализированы: давность нарушения исследуемого сообщества, и доля участия ели в древостое. Эти характеристики являются взаимосвязанными, но связь их не линейна. При увеличении давности нарушения и увеличении доли ели в древостое, несомненно, происходят изменения среды в сообществе. В целом малонарушенный ельник характеризуется недостатком света и повышенной влажностью (Молчанов 1961; Тарасова и др., 2012)

### 6.1.1. Влияние давности нарушения лесного сообщества на эпифитные сообщества *Populus tremula*

С восстановлением ельников после нарушений увеличивается влажность воздуха и снижается инсоляция, что приводит к увеличению площади эпифитных сообществ. Отдельные виды эпифитного сообщества начинают занимать большую площадь и выше подниматься по стволу дерева. Увеличение влажности воздуха и уменьшение инсоляции в бореальных сообществах не носит строго линейный характер, это связано с тем, что на рубеже 85-100 лет с момента нарушения происходит выпадение старых осин и выход ели в первый ярус (Крышень, 2010). Это приводит к локальному осветлению и иссушению воздуха в данном промежутке времени, что сильно сказывается на покрытии отдельных видов эпифитов.

При изучении проективного покрытия и встречаемости отдельных таксонов мохообразных, нами были выделены группы видов, характеризующиеся разным типом динамики изменения встречаемости (рис. 6.1).

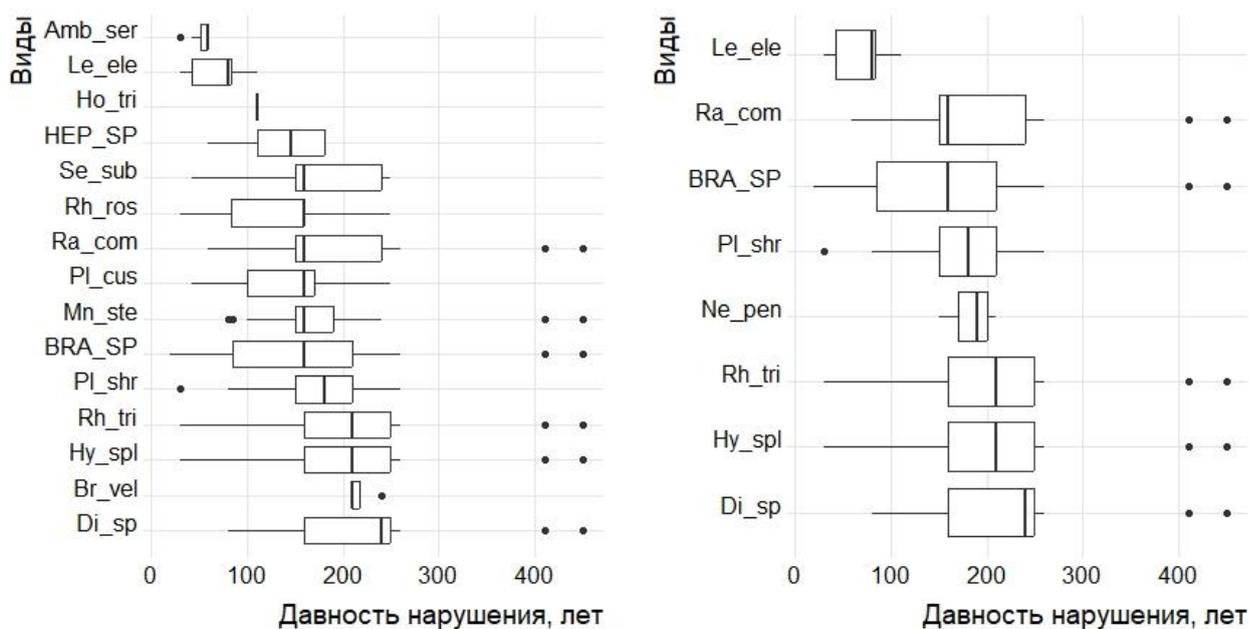


Рисунок 6.1. Распределение встречаемости видов мохообразных относительно давности нарушения лесного сообщества. А – у основания ствола, В – на высоте 1,3 м. На графиках приняты следующие сокращения: Amb\_ser – *Amblystegium serpens*, BRA\_SP – Группа средних по размеру бокоплодных мхов, Ra\_com – *Radula complanata*, Th\_rec – *Thuidium recognitum*, Or\_spe – *Lewinskya elegans*, Pl\_shr – *Pleurozium schreberi*, Hy\_spl – *Hylocomium splendens*, Rh\_tri – *Hylocomiadelphus triquetrus*, Mn\_ste – *Mnium stellare*, Pl\_cus – *Plagiomnium cuspidatum*, Ne\_pen – *Neckera pennata*, Di\_sp – *Dicranum* spp., Rh\_ros – *Rhodobryum roseum*, Se\_sub – *Pseudoamblystegium subtile*, HEP\_SP печёночные мхи, Ho\_tri – *Homalia trichomanoides*, Cl\_den – *Climacium dendroides*, Br\_vel – *Brachytheciastrum velutinum*, Rhiz\_pun – *Rhizomnium punctatum*.

К первой группе относятся виды, приуроченные к начальным этапам сукцессии. Такие

виды имеют максимальное покрытие в молодых сообществах и со временем либо снижают своё покрытие, либо вовсе пропадают из описаний. В нашем исследовании такими видами являются *Lewinskya elegans*, *Amblystegium serpens* (рис. 6.2.). Покрытие *Lewinskya elegans* (рис 6.2 А) снижается в сообществах больше 60 лет и полностью отсутствует в описаниях в сообществах с давностью нарушения более 260 лет. Отсутствие вида в описаниях ни в коем случае не говорит о его полном отсутствии в сообществе. *Lewinskya elegans* – типичный эпифит, приспособленный к засушливым и хорошо освещённым местообитаниям. В старовозрастных лесах такие местообитания сохраняются только в вершинах кроны и практически полностью отсутствуют в нижней части дерева. В группу средних по размеру бокоплодных мхов в основном входят виды *Pylasia polyantha*, *Brachythecium salebrosum*, *Sciuro-hypnum* spp. и *Sanionia uncinata*. Эти виды, за исключением *Pylasia polyantha*, характеризуются как эвритопы и произрастают на большом количестве субстратов, довольно быстро занимая новые пространства. В нашем случае данные виды первыми поселяются в основании стволов деревьев и затем вытесняются более конкурентоспособными видами – снизу это крупные эпигейные виды, сверху – виды, более приспособленные к эпифитным условиям. Таким образом, часть видов данной группы средних по размеру бокоплодных мхов находится между облигатными и факультативными эпифитами, в то же время выступая в качестве эксплерентов в прорывах эпифитного сообщества, что будет продемонстрировано ниже по тексту.

**Вторая группа** включает в себя большинство исследованных видов (*Plagiomnium cuspidatum*, *Brachythecium salebrosum* и др.) – это виды, приуроченные к средневозрастным сообществам. Отличительной характеристикой данной группы является тот факт, что в процессе сукцессии виды встречаются в сообществах не на первых этапах сукцессии и исчезают или сильно сокращают своё обилие (покрытие и/или встречаемость) в малонарушенных сообществах. Подобная градация, разумеется, до определённого уровня условна.

**Третья группа видов** приурочена к старовозрастным сообществам. Данная группа отличается тем, что даже несмотря на то, что они могут встречаться в сообществах с относительно небольшой давностью нарушения, сохраняются в малонарушенных лесных сообществах, пусть даже снижая своё покрытие (например, *Radula complanata*), либо, как в случае с *Mnium stellare*, именно в малонарушенных сообществах достигают пика проективного покрытия (рис. 6.3).

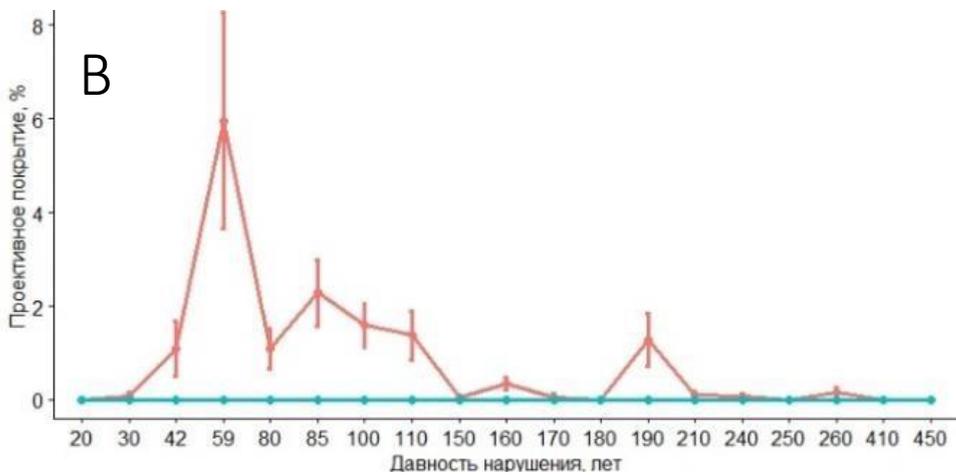
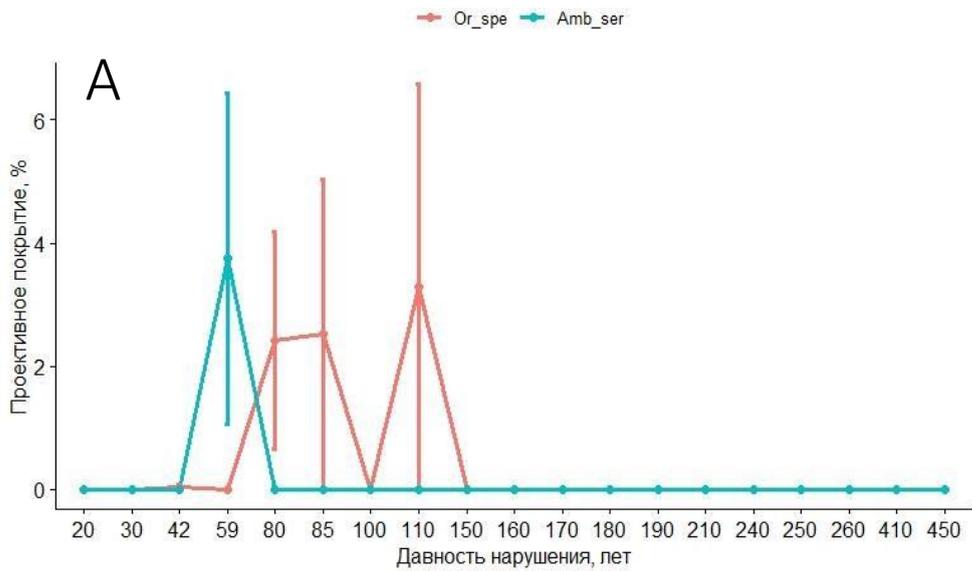


Рисунок 6.2. Изменение проективного покрытия мохообразных при разной давности нарушения сообщества. А – у основания ствола, В – на высоте 1,3м. На графике приняты следующие сокращения: Or\_spe – *Lewinskya elegans*, Amb\_ser – *Amblystegium serpens*.

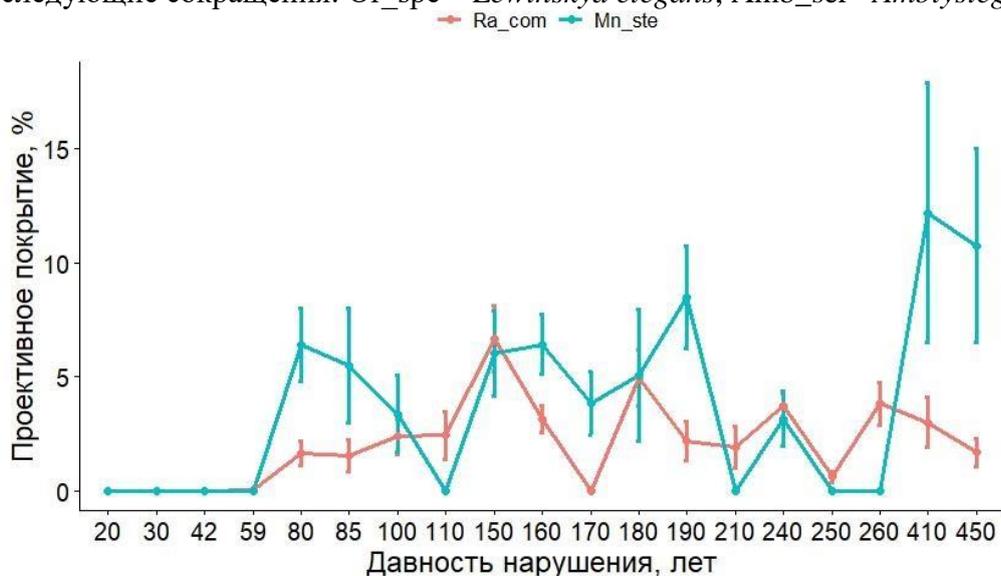


Рисунок 6.3. Изменение проективного покрытия мохообразных у основания ствола осины при разной давности нарушения сообщества. На графике приняты следующие сокращения: Ra\_com – *Radula complanata*, Mn\_ste – *Mnium stellare*.

Об изменениях, происходящих в эпифитном сообществе, относительно давности нарушения сообщества, можно судить по динамике крупных эпигейных мхов *Hylocomium splendens*, *Hylocomiadelphus triquetrus* (рис. 6.4.A), произрастающих у основания ствола и характеризующихся наибольшей влаголюбивостью среди всех видов. Эти виды появляются в описаниях на высоте 1,3 м в сообществах после 150 лет, и достигают пика лишь в сообществах старше 200 лет, что косвенно подтверждает гипотезы, высказанные исследователями лишенологами (Szczawinski, 1953), утверждающими, что с увеличением возраста леса (и как следствие влажности воздуха) эпифитные сообщества поднимаются по стволу вверх и площади распространения видов на стволе увеличиваются. В нашем исследовании подтверждается что, это положение так же справедливо и для мхов.

Выделяется ещё одна группа видов с примечательным распределением по отношению к давности нарушения. Среди мхов это виды: *Dicranum* spp. *Hylocomium splendens*, *Hylocomiadelphus triquetrus*, *Pleurozium schreberi*, которые имеют несколько пиков покрытия. *Hylocomium splendens*, *Hylocomiadelphus triquetrus*, и *Pleurozium schreberi* у основания ствола, а *Dicranum* spp. на обеих высотах. Среди лишайников – это *Lobaria pulmonaria*, и представители рода *Cladonia*.

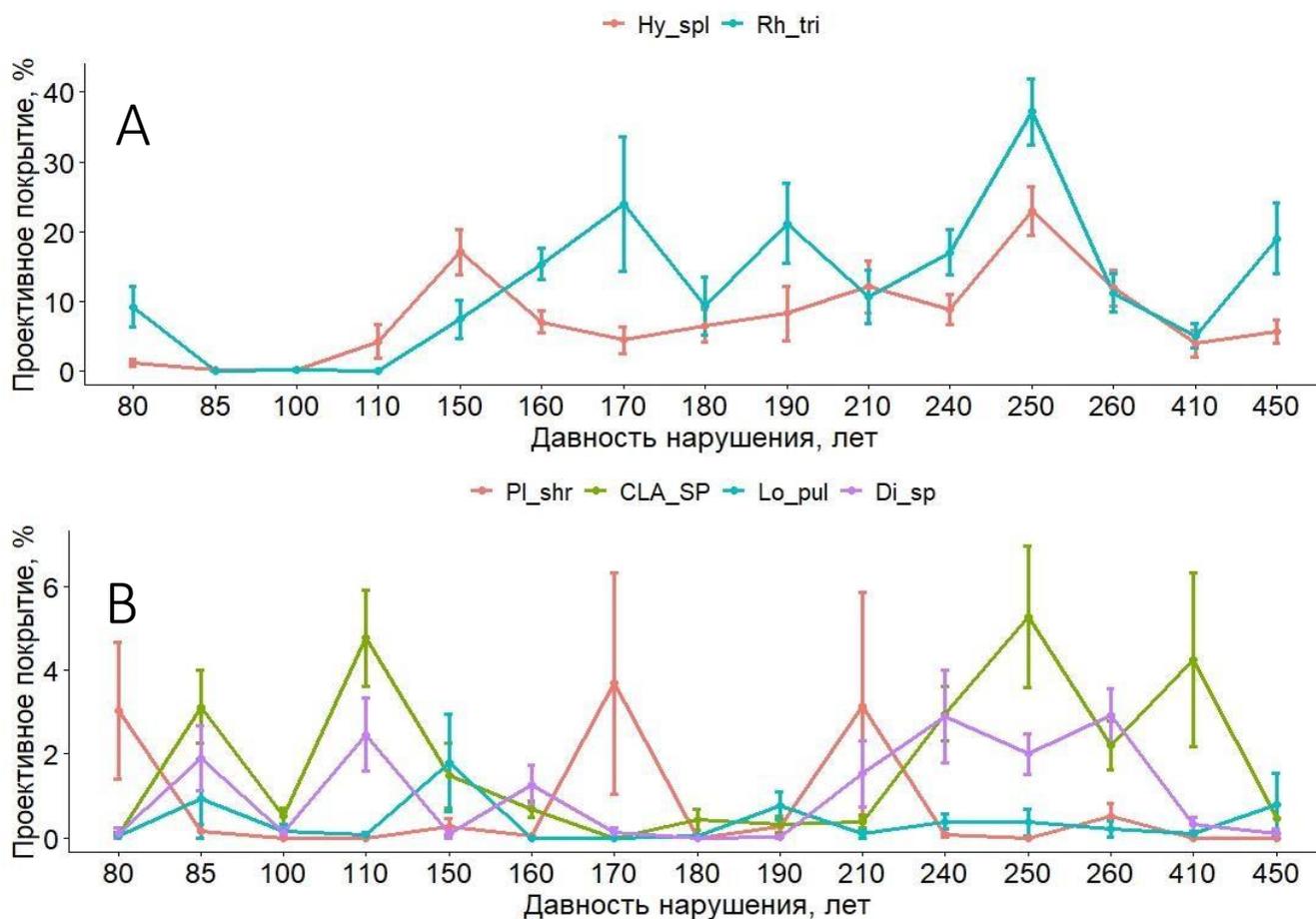


Рисунок 6.4. Изменение проективного покрытия эпифитов при разной давности нарушения сообщества у основания ствола (На рисунке приняты следующие обозначения: Hy\_spl –

*Hylocomium splendens*, Rh\_tri – *Hylocomiadelphus triquetrus*, Pl\_shr – *Pleurozium schreberi*, Di\_sp – *Dicranum* spp., CLA\_SP – *Cladonia* spp., Lo\_pul – *Lobaria pulmonaria*).

Динамика *Hylocomium splendens* и *Hylocomiadelphus triquetrus* (рис. 6.4.A) связана, скорее всего, с изменением микроклимата и характеристик деревьев. В период около 85–100 лет, когда наблюдается снижение покрытия обоих видов, происходит выпадение осины и берёзы (как отмечалось выше). Это затрудняет произрастание этих видов, и в эпифитном сообществе начинают доминировать более засухоустойчивые виды: *Dicranum* spp., *Lobaria pulmonaria* и *Cladonia* spp. (рис. 6.4.B).

Примечательно поведение *Pleurozium schreberi* (рис. 6.4.B). Этот вид появляется при каждом более или менее значительном изменении, будь то снижение проективного покрытия крупных эпигейных видов или, наоборот, их повышение, вследствие ухода более ксерофитных мхов и лишайников.

Предполагается, что это связано с тем фактом, что при подобных изменениях происходит частичное разрушение эпифитного сообщества вследствие отмирания той или иной группы эпифитов. *Pleurozium schreberi* в силу того, что является доминантом в напочвенном покрове бореальных лесов, представлен в сообществе большим количеством диаспор. Это приводит к тому, что при малейших возможностях его диаспоры прорастают в освободившемся жизненном пространстве.

Особо интересен тот факт, что *Hylocomiadelphus triquetrus* после исчезновения в сообществах старше 80 лет, вновь появляется только в сообществах с давностью нарушения более 150 лет, в то время как *Hylocomium splendens* появляется в сообществах старше 110 лет. Как уже упоминалось, с увеличением возраста сообщества повышается и влажность воздуха, и появление *Hylocomium splendens* после исчезновения обоих видов первым может указывать на его большую засухоустойчивость по сравнению с *Hylocomiadelphus triquetrus*.

### **6.1.2. Влияние характеристик дерева на состав и структуру эпифитного сообщества *Populus tremula***

Среди характеристик дерева в этой работе рассматриваются следующие: возраст, диаметр дерева на высоте 1,3 м, высота дерева и радиус кроны.

Диапазоны встречаемости видов эпифитов относительно *возраста дерева* (рис. 6.5) в целом сохраняют ту же тенденцию, что и относительно давности нарушения и доли участия ели в древостое. Разумеется, это связано с тем фактом, что возраст большинства осин, появившихся после нарушения, равен давности нарушения, при увеличении которого увеличивается доля ели в древостое.

С изменением возраста дерева, как и в случае с давностью нарушения сообщества, число видов мхов и общее покрытие мхов у основания ствола и на высоте 1,3 м сначала быстро

нарастает, а затем стабилизируется для числа видов и незначительно снижается для общего покрытия. (рис. 6.6).

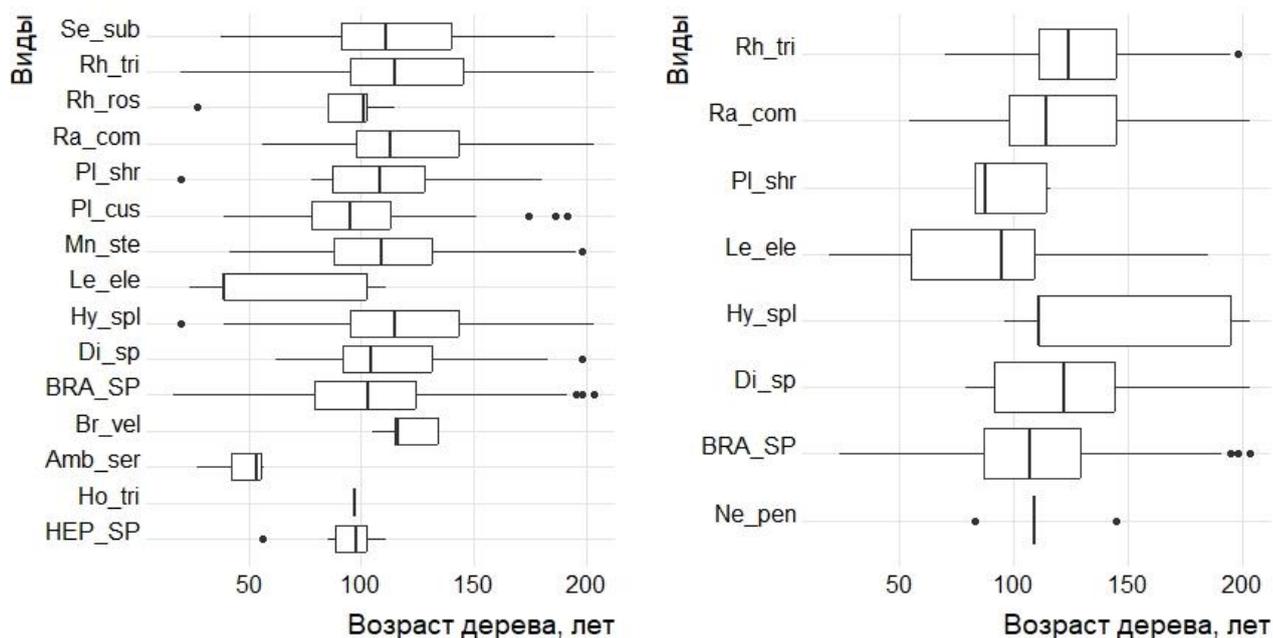


Рисунок 6.5. Распределение встречаемости видов мохообразных относительно возраста дерева осины. А – у основания ствола, В – на высоте 1,3 м. На графиках приняты следующие сокращения: Amb\_ser – *Amblystegium serpens*, BRA\_SP – Группа средних по размеру бокоплодных мхов, Ra\_com – *Radula complanata*, Th\_rec – *Thuidium recognition*, Or\_spe – *Lewinskya elegans*, Pl\_shr – *Pleurozium schreberi*, Hy\_spl – *Hylocomium splendens*, Rh\_tri – *Hylocomiadelphus triquetrus*, Mn\_ste – *Mnium stellare*, Pl\_cus – *Plagiomnium cuspidatum*, Ne\_pen – *Neckera pennata*, Di\_sp – *Dicranum spp.*, Rh\_ros – *Rhodobryum roseum*, Se\_sub – *Pseudoamblystegium subtile*, HEP\_SP печёночные мхи, Ho\_tri *Homalia trichomanoides*, Cl\_den – *Climacium dendroides*, Br\_vel – *Brachytheciastrum velutinum*, Rhiz\_pun – *Rhizomnium punctatum*.

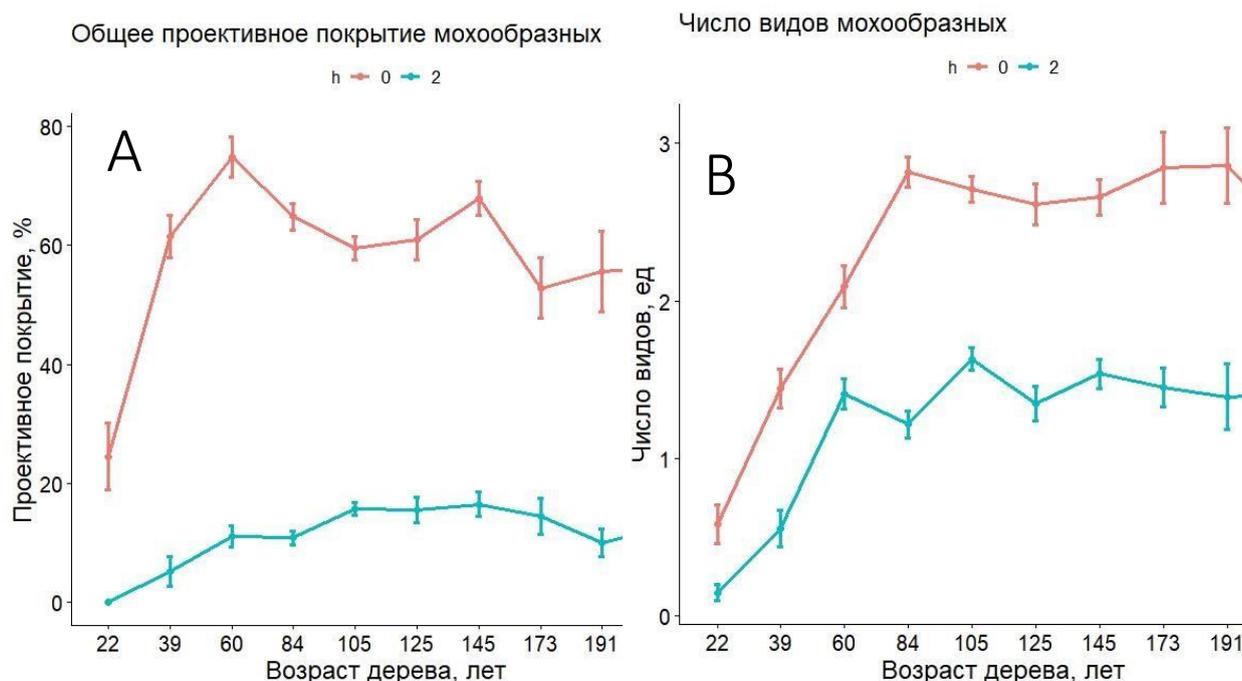


Рисунок 6.6. Общее проективное покрытие (А) и число видов мохообразных в описании (В) при разном возрасте дерева, на рисунке приняты следующие сокращения 0 – описания у основания ствола, 2 – описания на высоте 1,3м.

В случае *Plagiomnium cuspidatum* максимальное покрытие наблюдается при возрасте дерева 80 лет и далее снижается (рис. 6.7). Покрытие *Lewinskya elegans* на высоте 1,3 м максимально на деревьях с возрастом примерно 50 лет, а у основания ствола – примерно 110 лет. Этот момент очень примечателен, так как согласуется с графиками распределения видов по давности нарушения (рис. 6.7.А), где влаголюбивые доминанты *Hylocomium splendens* и *Hylocomiadelphus triquetrus* практически полностью отсутствуют в лесах с давностью нарушения в районе 100–110 лет. Наличие гелиофитного вида в описаниях у основания ствола в схожем временном промежутке отлично ложится в общую картину, в которой осина, являющаяся первым поколением древесных растений, выросших после нарушения на месте некогда существовавшего леса, в возрасте 80–100 лет начинает выпадать и замещаться елью. Процесс выпадения осины приводит к увеличению освещённости и, следовательно, общей влажности воздуха и, как следствие, к уменьшению покрытия крупных видов *Hylocomium splendens* и *Hylocomiadelphus triquetrus*, и увеличению *Lewinskya elegans* (рис. 6.7) в описаниях у основания ствола. В случае с *Hylocomiadelphus triquetrus* (рис. 6.7) изменение обилия также отмечается с изменением возраста дерева. Быстрый рост происходит примерно до 50 лет, затем наблюдается снижение и после 110 лет продолжается увеличение проективного покрытия. В случае *Hylocomium splendens* (рис. 6.7) сильного снижения не обнаружено, но наблюдается снижение темпов увеличения покрытия, максимум которого приходится на деревья с возрастом 150 лет. Именно в этот период наблюдается увеличение покрытия *Pleurozium schreberi* (рис. 6.7), который, судя по его частой встречаемости в эпифитном сообществе ели, является более засухоустойчивым/гелиофитным. Так

же в данном случае стоит отметить распределение проективных покрытий двух видов мхов, принадлежащих одному семейству *Mniaceae*, относительно возраста дерева, *Mnium stellare* и *Plagiomnium cuspidatum* (рис. 6.7) представляют собой яркий пример «стенобионта» и «эврибионта», разумеется, исключительно в сравнении между собой. *Plagiomnium cuspidatum* имеет явно выраженный пик покрытия на деревьях с возрастом 60–80 лет, в то время как *Mnium stellare* довольно равномерно распределён по всему градиенту возраста дерева.

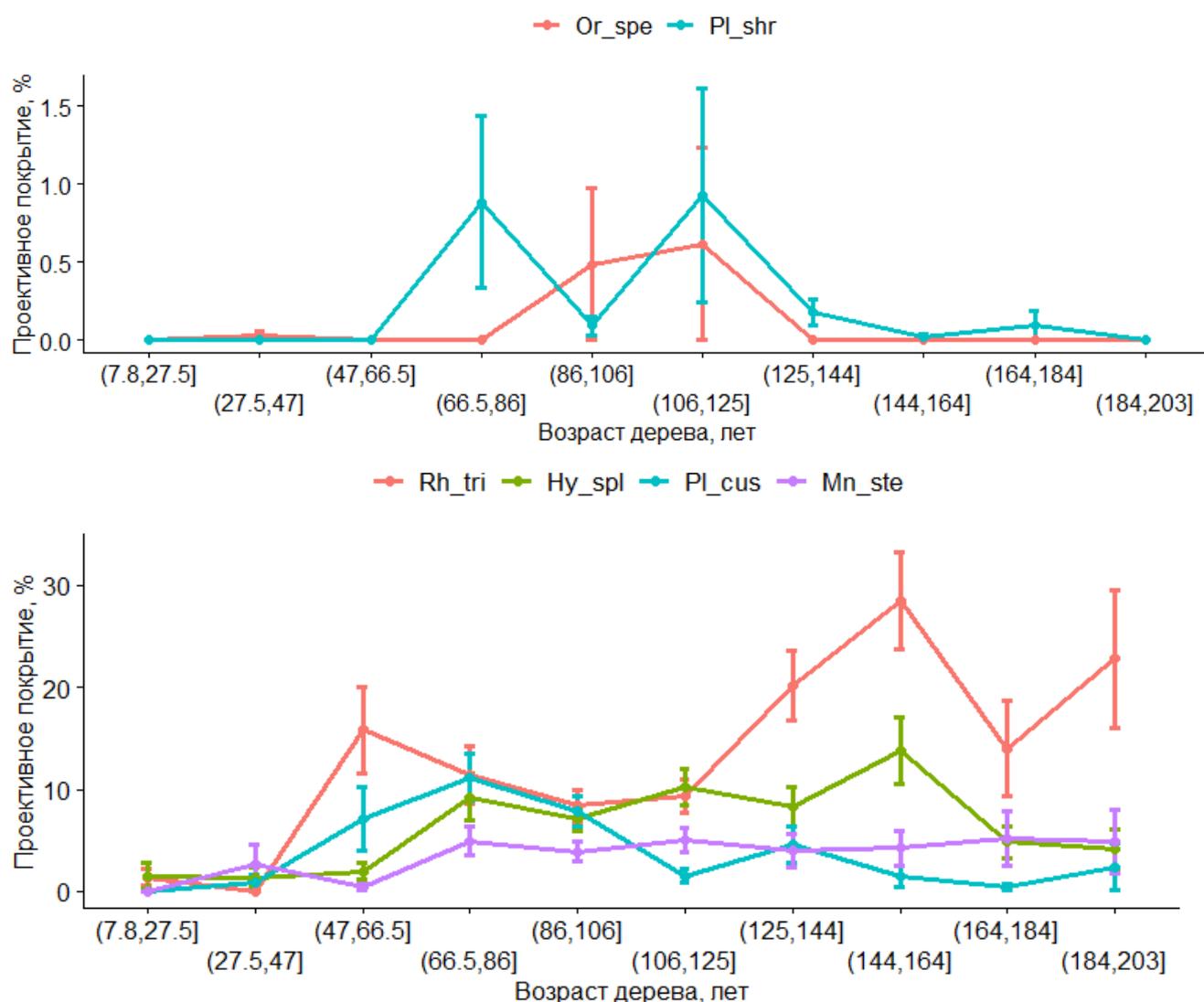


Рисунок 6.7. Проективное покрытие эпифитов у основания ствола при разном возрасте дерева, на рисунке приняты следующие сокращения: Hy\_spl – *Hylocomium splendens*, Rh\_tri – *Hylocomiadelphus triquetrus*, Mn\_ste – *Mnium stellare*, Pl\_cus – *Plagiomnium cuspidatum*, Or\_spe – *Lewinskya elegans*, Pl\_shr – *Pleurozium schreberi*.

В ходе исследования было неоднократно отмечено сопутствование некоторых видов друг другу, наиболее яркий пример это *Dicranum* spp., *Cladonia* spp. *Lobaria pulmonaria*. Динамика этих видов довольно схожа, так и *Dicranum* spp. и *Cladonia* spp. у основания ствола (рис. 6.8.A) появляются в описаниях на деревьях с возрастом примерно 50 лет, достигают пика на деревьях в

возрасте примерно 90–100 лет, затем снижают свои показатели, снова достигая пика в районе 150 лет и далее снова снижают своё проективное покрытие. Схожая динамика наблюдается у *Lobaria pulmonaria* на высоте 1,3 м (рис. 6.8.В) – увеличение проективного покрытия в районе 80 лет, скорее всего, связано, как и в случае с *Pleurozium schreberi*, с увеличением освещённости и снижением покрытия *Hylocomium splendens* и *Hylocomiadelphus triquetrus*. Второй пик в районе 150 лет, по всей видимости, является следствием тех же причин, а именно выпадением второго поколения осин, т.е. так же связан с сукцессией сообщества. В подтверждение этого факта выступает увеличение *Hylocomium schreberi* и *Hylocomiadelphus triquetrus* (рис. 6.7) в этом же диапазоне давности нарушения с последующей дигрессией, и их место занимают обсуждаемые виды.

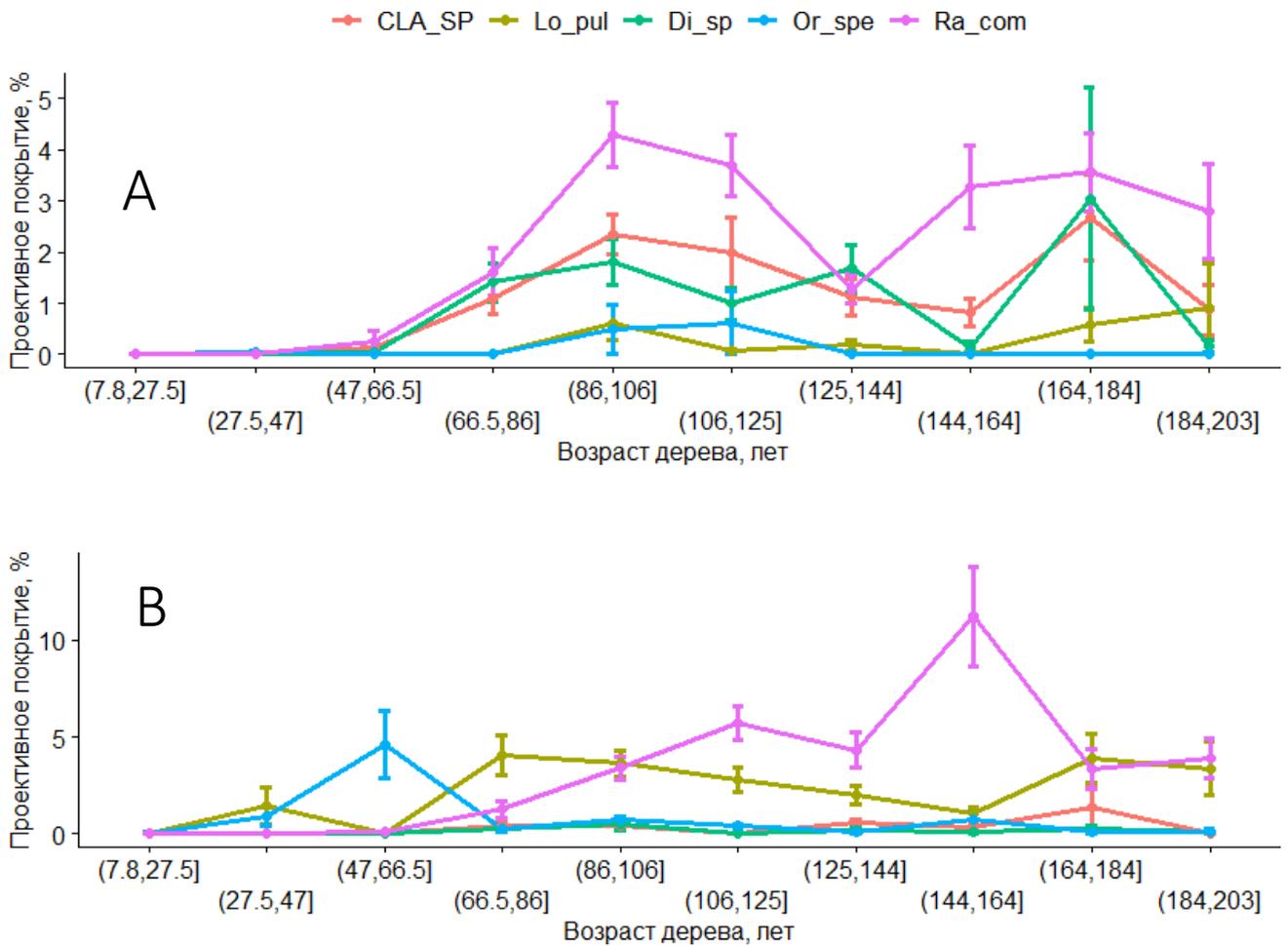


Рисунок 6.8. Проективное покрытие эпифитов при разном возрасте дерева. А – у основания ствола, В – на высоте 1,3 м, на рисунке приняты следующие обозначения: Ra\_com – *Radula complanata*, Or\_spe – *Lewinskya elegans*, Di\_sp – *Dicranum* spp., CLA\_SP – *Cladonia* spp., Lo\_pul – *Lobaria pulmonaria*.

*Radula complanata* так же имеет схожую динамику (рис. 6.8.А) – первый пик проективного покрытия у основания ствола соответствует давности 80 лет, за которым следует спад, достигая

минимума проективного покрытия в районе 120 лет. Второй пик проективного покрытия у основания ствола наблюдается в районе 170 лет. На стволе дерева, на высоте 1,3 м динамика *Radula complanata* отличается, и имеет один явно выраженный пик проективного покрытия в районе 145 лет (рис. 6.8.В).

*Диаметр ствола* дерева является косвенной мерой возраста дерева, в связи с этим тренд зависимостей числа видов в описании и проективных покрытий разных видов от диаметра сходен с таковым относительно возраста дерева.

*Радиус кроны* непосредственно влияет на увлажнение ствола. Это связано с тем, что у осины собирающая крона, и осадки, задержанные кроной, стекают по стволу. И, соответственно, чем больше радиус кроны, тем выше влажность ствола. Благодаря этому общее покрытие и число видов мохообразных увеличивают свои показатели на всем протяжении увеличения радиуса кроны. В более влажных условиях развивается более мощный моховой покров (рис. 6.11. А), состоящий из большего количества видов (рис. 6.11.В).

Радиус кроны также определяет уровень освещённости ствола: крупные ветви затеняют его поверхность, что дополнительно способствует повышению влажности субстрата. В результате более засухоустойчивые и светолюбивые виды приурочены к участкам с меньшим радиусом кроны, тогда как влаголюбивые виды тяготеют к местообитаниям с большим радиусом кроны (рис. 6.13).

На этом градиенте хорошо проявляется принцип «тонкой настройки» сообщества, повышающий эффективность использования ресурса. Так, в примере с давностью нарушения (рис. 6.7) *Hylocomiadelphus triquetrus* показал себя как более влаголюбивый по сравнению с *Hylocomium splendens*: после выпадения старых осин и осветления древостоя он вновь отмечался только в более старых (а значит, более влажных) сообществах, тогда как *Hylocomium splendens* появлялся раньше. Поэтому расхождение их экологических оптимумов вдоль градиента радиуса кроны, влияющего на влажность, закономерно и примечательно тем, что эта тенденция прослеживается как на уровне лесных сообществ, разделённых десятилетиями развития, так и на уровне отдельных деревьев, различающихся размерами кроны

Крупные эпигейные виды *Hylocomium splendens* и *Hylocomiadelphus triquetrus* дополняют друг друга (рис. 6.12). *Hylocomium splendens* имеет пик проективного покрытия при меньшем радиусе кроны, что говорит в пользу его большей засухоустойчивости, что так же подтверждается графиком встречаемости на высоте 1,3м (рис. 6.12.В), а покрытие *Hylocomiadelphus triquetrus* у основания ствола смещено в сторону большего радиуса (рис. 6.12).

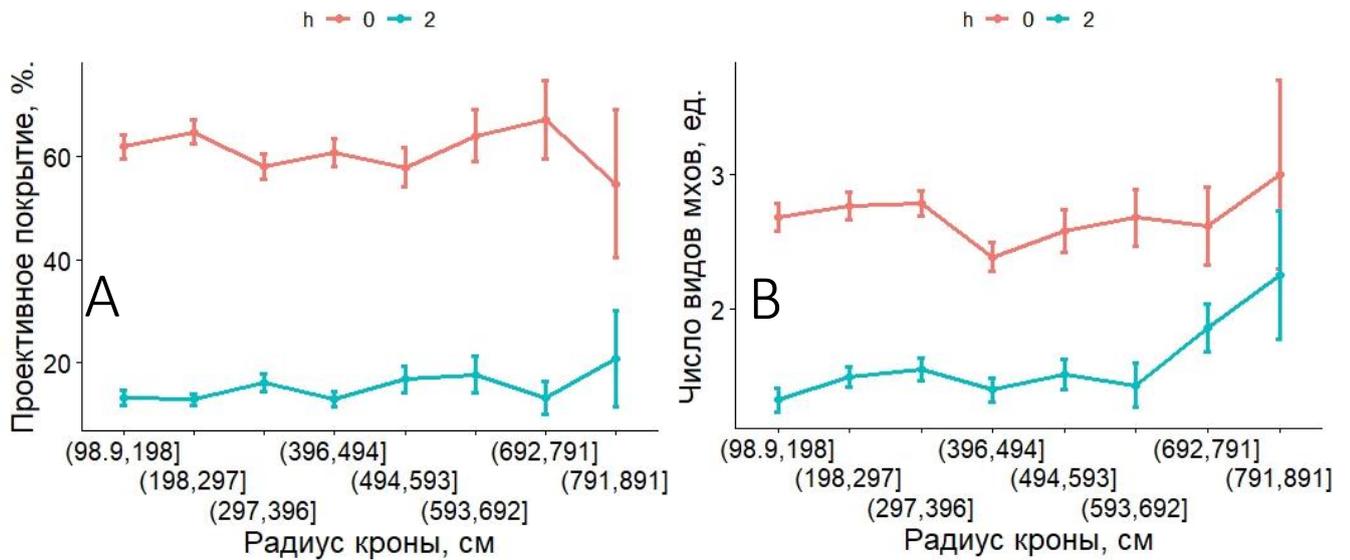


Рисунок 6.11. Изменение характеристик эпифитного сообщества при изменении радиуса кроны (А – проективное покрытие мхов, В – число видов мхов; на рисунке приняты следующие сокращения: 0 – описания у основания ствола, 2 – описания на высоте 1,3 м над землёй.)

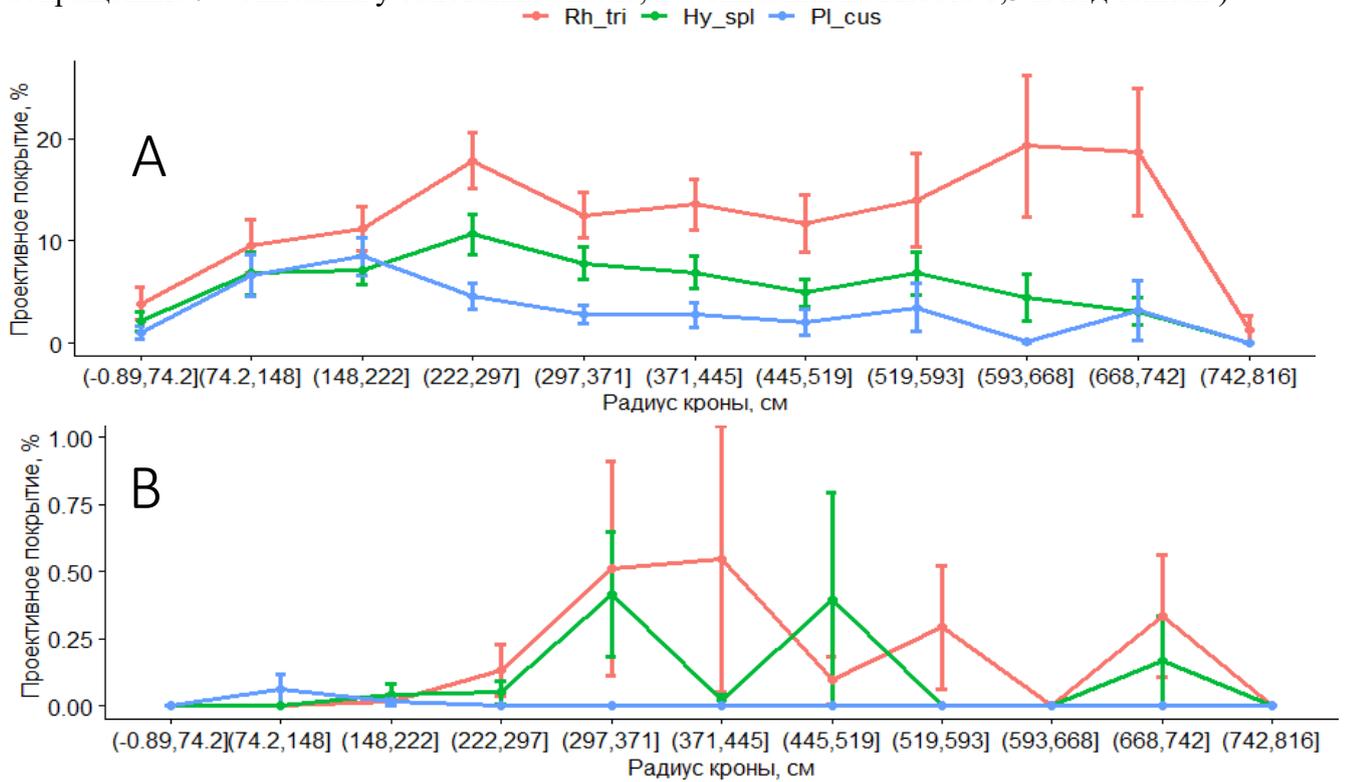


Рисунок 6.12. Изменение характеристик эпифитного при изменении радиуса кроны (А – у основания ствола, В – на высоте 1.3 м, на рисунке приняты следующие сокращения: *Hy\_spl* – *Hylocomium splendens*, *Rh\_tri* – *Hylocomiadelphus triquetrus*, *Pl\_cus* – *Plagiomnium cuspidatum*)

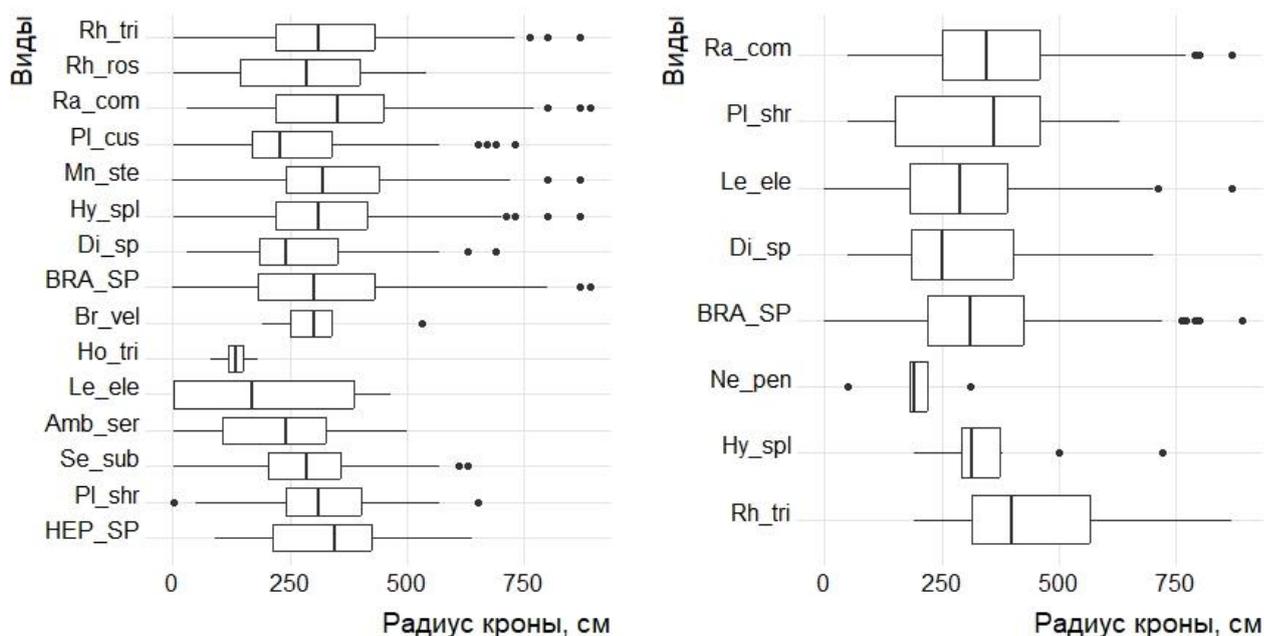


Рисунок 6.13. Распределение встречаемости видов мохообразных относительно радиуса кроны, на графиках приняты следующие сокращения: Amb\_ser – *Amblystegium serpens*, BRA\_SP – Группа средних по размеру бокоплодных мхов, Ra\_com – *Radula complanata*, Th\_rec – *Thuidium recognition*, Le\_ele – *Lewinskya elegans*, Pl\_shr – *Pleurozium schreberi*, Hy\_spl – *Hylocomium splendens*, Rh\_tri – *Hylocomiadelphus triquetrus*, Mn\_ste – *Mnium stellare*, Pl\_cus – *Plagiomnium cuspidatum*, Ne\_pen – *Neckera pennata*, Di\_sp – *Dicranum* spp., Rh\_ros – *Rhodobryum roseum*, Se\_sub – *Pseudoamblystegium subtile*, HEP\_SP – печёночные мхи, Ho\_tri – *Homalia trichomanoides*, Cl\_den – *Climacium dendroides*, Br\_vel – *Brachytheciastrum velutinum*, Rhiz\_pun – *Rhizomnium punctatum*.

*Cladonia* spp. и *Dicranum* spp., в очередной раз демонстрируют близость экологических характеристик – графики динамики покрытия этих видов схожи (рис. 6.14.A). Но имеются различия в максимумах, так *Dicranum* spp. имеет пик проективного покрытия при радиусе кроны 1 м, а *Cladonia* spp. в районе 2 м. *Lobaria pulmonaria* так же имеет пик покрытия в описаниях с радиусом кроны равному примерно 2 м, но на высоте 1,3 м (рис.6.14.B). У основания ствола данный вид имеет минимальные значения покрытия и не демонстрирует зависимости от фактора (рис. 6.14.A).

У основания ствола *Radula complanata* имеет меньшее покрытие, чем на высоте 1,3 м, и ее покрытия явно зависит от покрытия других видов. Снижение в промежутке от 2 до 4 м радиуса кроны накладывается на пик покрытия крупных видов: *Hylocomium splendens* и *Hylocomiadelphus triquetrus* (рис. 6.12).

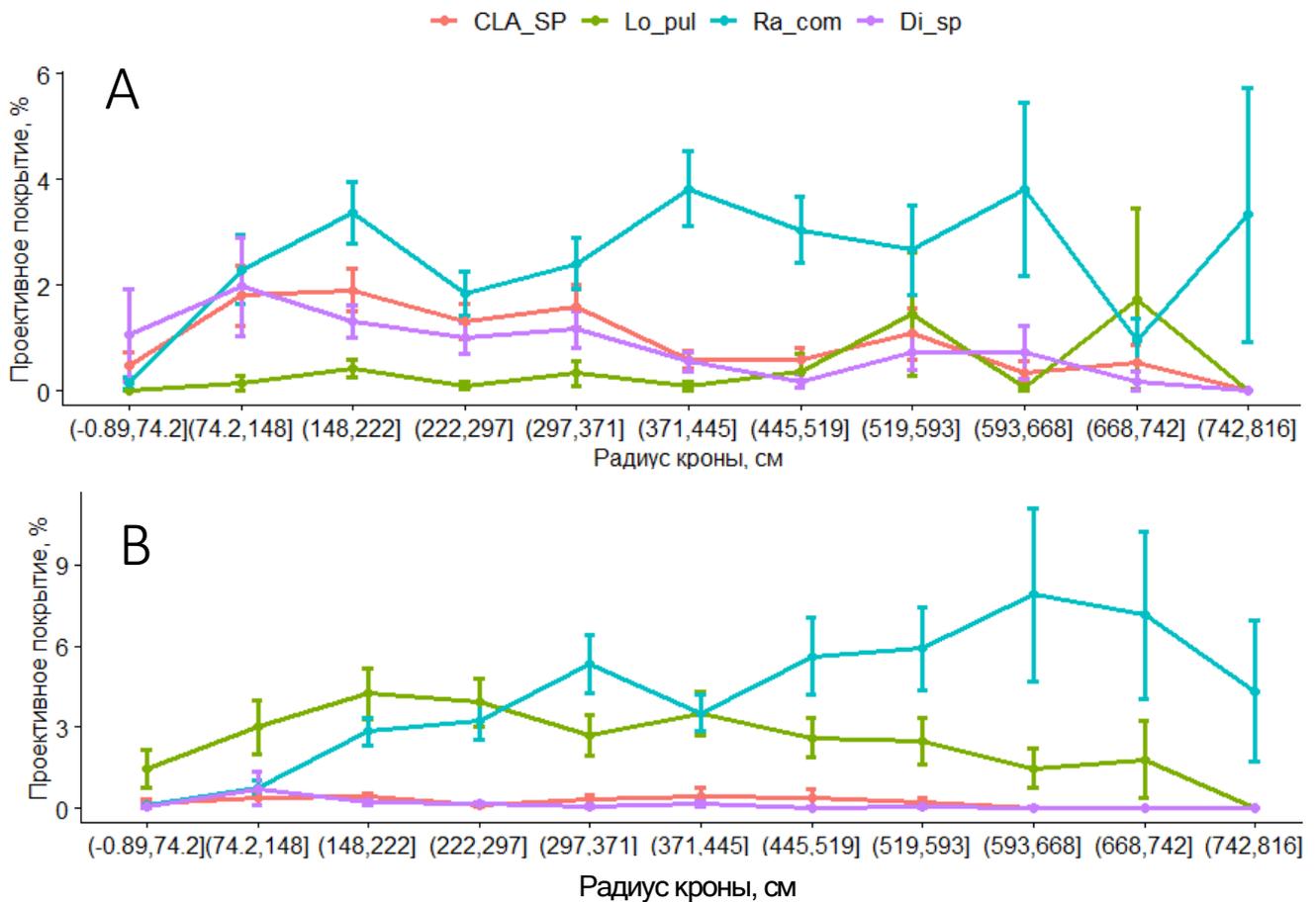


Рисунок 6.14. Изменение характеристик эпифитного сообщества при изменении радиуса кроны (А – у основания ствола, В – на высоте 1,3 м, на рисунке приняты следующие сокращения: Ra\_com – *Radula complanata*, Di\_sp – *Dicranum spp*, Lo\_pul – *Lobaria pulmonaria*, CLA\_SP – *Cladonia spp.*)

Исследования состава и структуры эпифитных сообществ методом описания с помощью учётных площадок 25x25 см<sup>2</sup> у основания ствола и на высоте 1.3 м показали, что характеристики сообщества и отдельного дерева, определяющие влажность окружающего воздуха и субстрата, влияют на обилие отдельных видов покрытие всего сообщества. Основной гипотезой, сформулированной по результатам этих исследований, является то, что эпифитные сообщества собраны из видов мохообразных и лишайников, имеющих различные экологические оптимумы (главным образом увлажнения), что позволяет максимально эффективно использовать доступные ресурсы местообитания – т.е. одним из основных механизмов формирования эпифитного сообщества является сформулированное Р. Мак Артуром (1972) правило плотной упаковки ниш: виды в экосистеме используют возможности среды с минимальной конкуренцией между собой и с максимальной биологической продуктивностью, при этом пространство заполняется с максимальной полнотой. Важно, что экологические оптимумы видов, определяющие расселение эпифитов на стволе осины, повторяются как в пространстве, так и во времени. Закономерности распределения видов вдоль градиента влажности работают на всех масштабах сообщества. Виды, встречающиеся в более засушливых лесных сообществах (уровень фитоценоза), так же будут

чаще встречаться на деревьях с характеристиками с определяющими меньшее увлажнение (уровень дерева), так и на стволе одного дерева, на разных его участках (уровень микроместообитания).

Во второй части главы мы проверим указанную гипотезу, используя метод детального описания всего эпифитного сообщества дерева на высоту до 150 см площадками 10x10 см<sup>2</sup>.

## 6.2 Структура и строение эпифитного сообщества *Populus tremula*

### 6.2.1 Распределение факторов на стволе

Значения температуры и влажности по большому дереву, расположенному в ельнике черничном с давностью нарушения 170 лет в заповеднике «Кивач» представлены в таблице 6.2.

Таблица 6.2. Показатели температуры и влажности на большом дереве осины в ельнике черничном с 26 июня по 26 июля.

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
Температура	мин	6,22	6,87	6,10	7,43	6,34	6,45
	макс	35,31	36,96	35,24	39,18	42,29	41,90
	среднее	19,64	19,62	19,85	19,64	20,34	20,45

Динамика влажности на стволе отдельного дерева в период дня после дождя представлена на рис.6.15.А, динамика температуры на рис. 6.15.В. На данных графиках видно, что южная экспозиция суше и теплее, чем северная, и участки ствола ближе к поверхности земли влажнее и холоднее. И максимальная разница между самым влажным местообитанием (у основания ствола на севере) и самым сухих (на высоте 150 см с южной стороны) достигает 65% влажности и температуре +20 °С.

Для исследования расхождения экологических оптимумов видов вдоль градиента факторов нами был применён метод ординации (NMDS). Данные по всем деревьям, рассматриваемым в данном блоке (14 деревьев, 2400 описаний) представлены на рис. 6.16. Данные по деревьям, на которых были установлены датчики влажности и температуры представлены на рис. 6.17; 6.18, стоит сразу отметить что на рис. 6.18. представлено «обычное» дерево, а на рис. 6.16. В. сильно наклонённое.

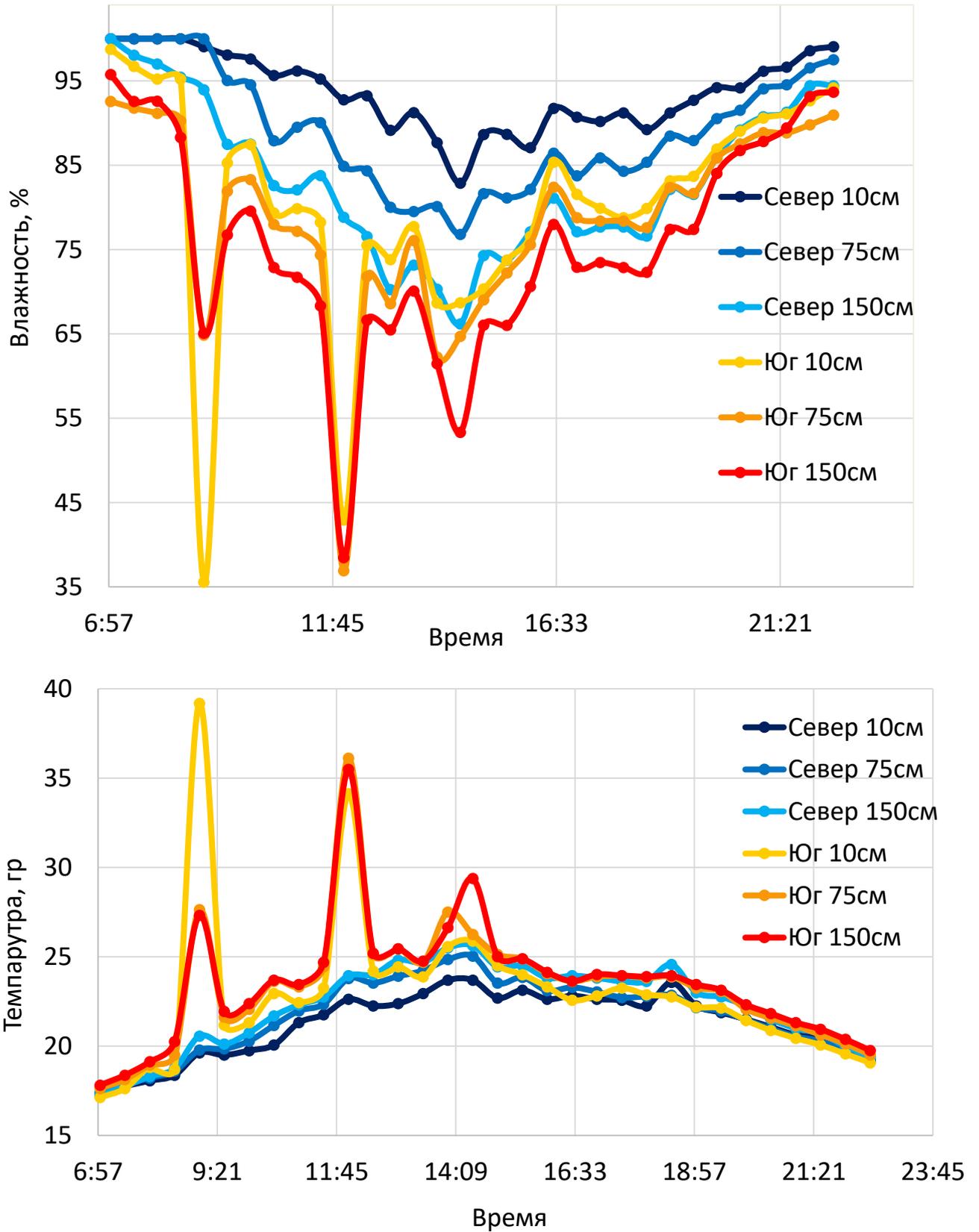


Рисунок 6.15. Динамика влажности (А) и температуры (В) на стволе дерева после дождя.



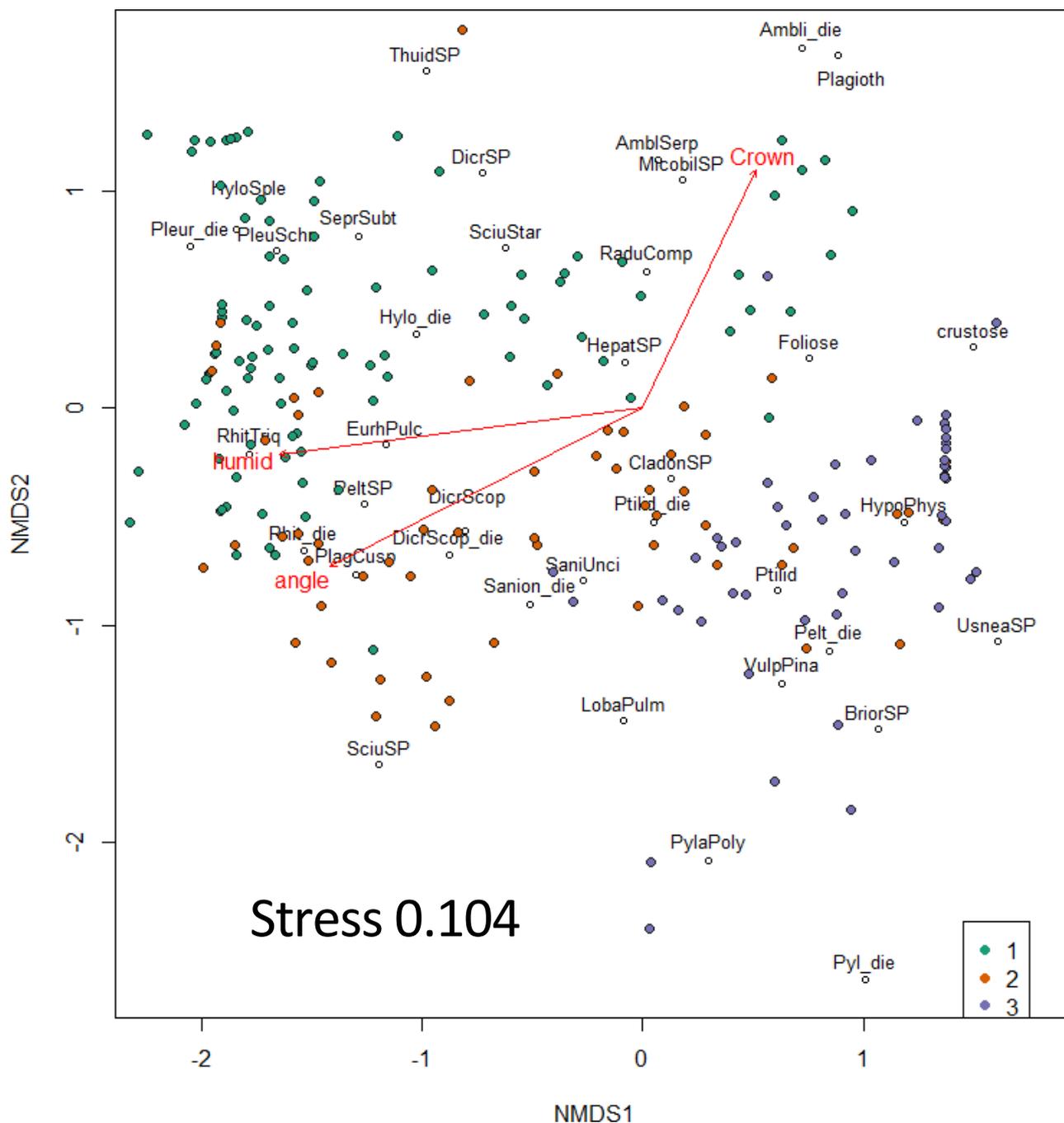


Рисунок. 6.17. Ординационное пространство, построенное для видов эпифитов на стволе наклонённого дерева. На рисунке приняты следующие обозначения: angle – угол наклона дерева в описании, Crown – радиус кроны над описанием, humid – влажность. Цветом отмечены разные высоты описания (1 – 0-50 см, 2 – 50-100 см, 3 – 100-150 см). Сокращения видов приведены на рис. 6.19.

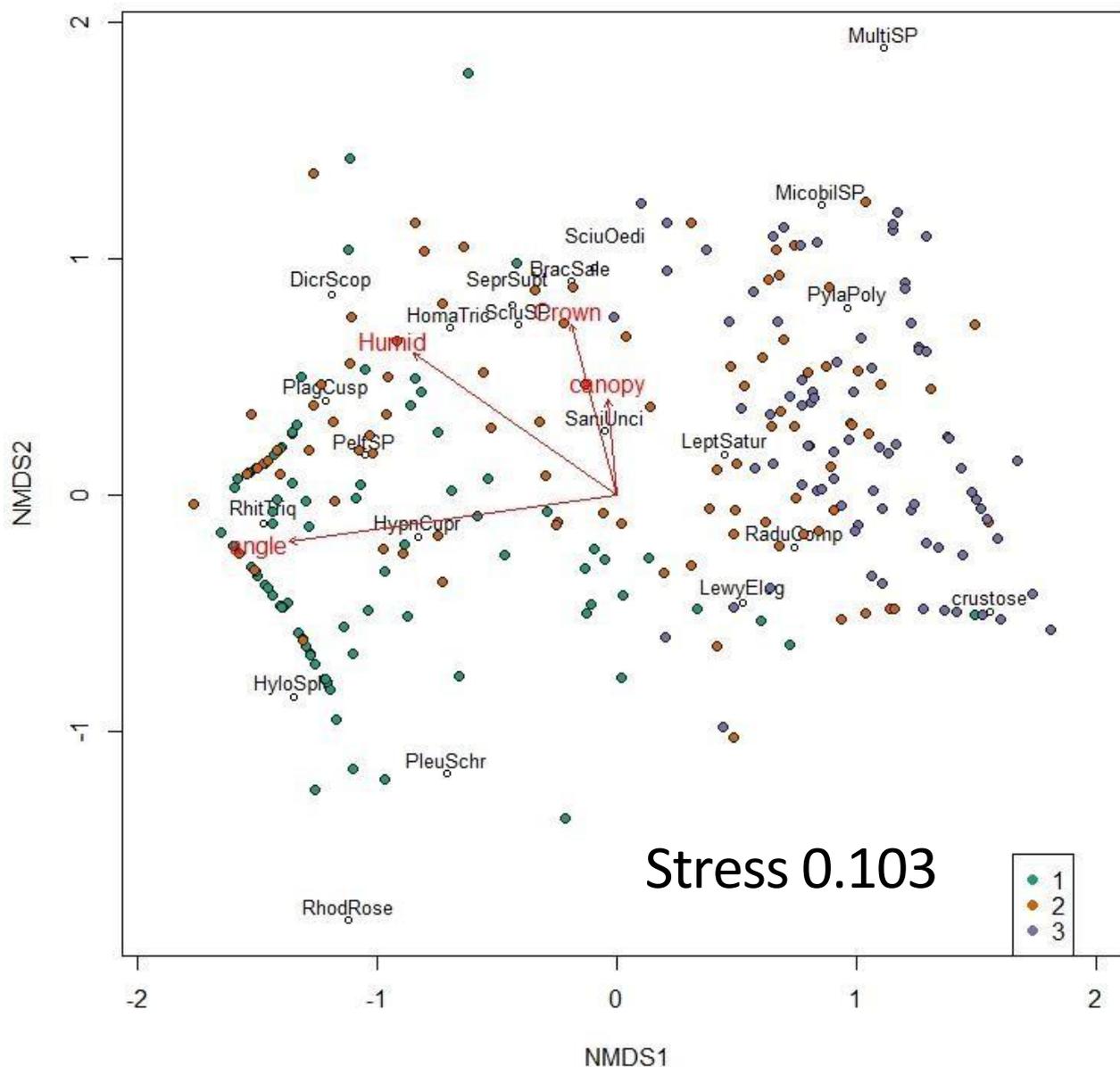


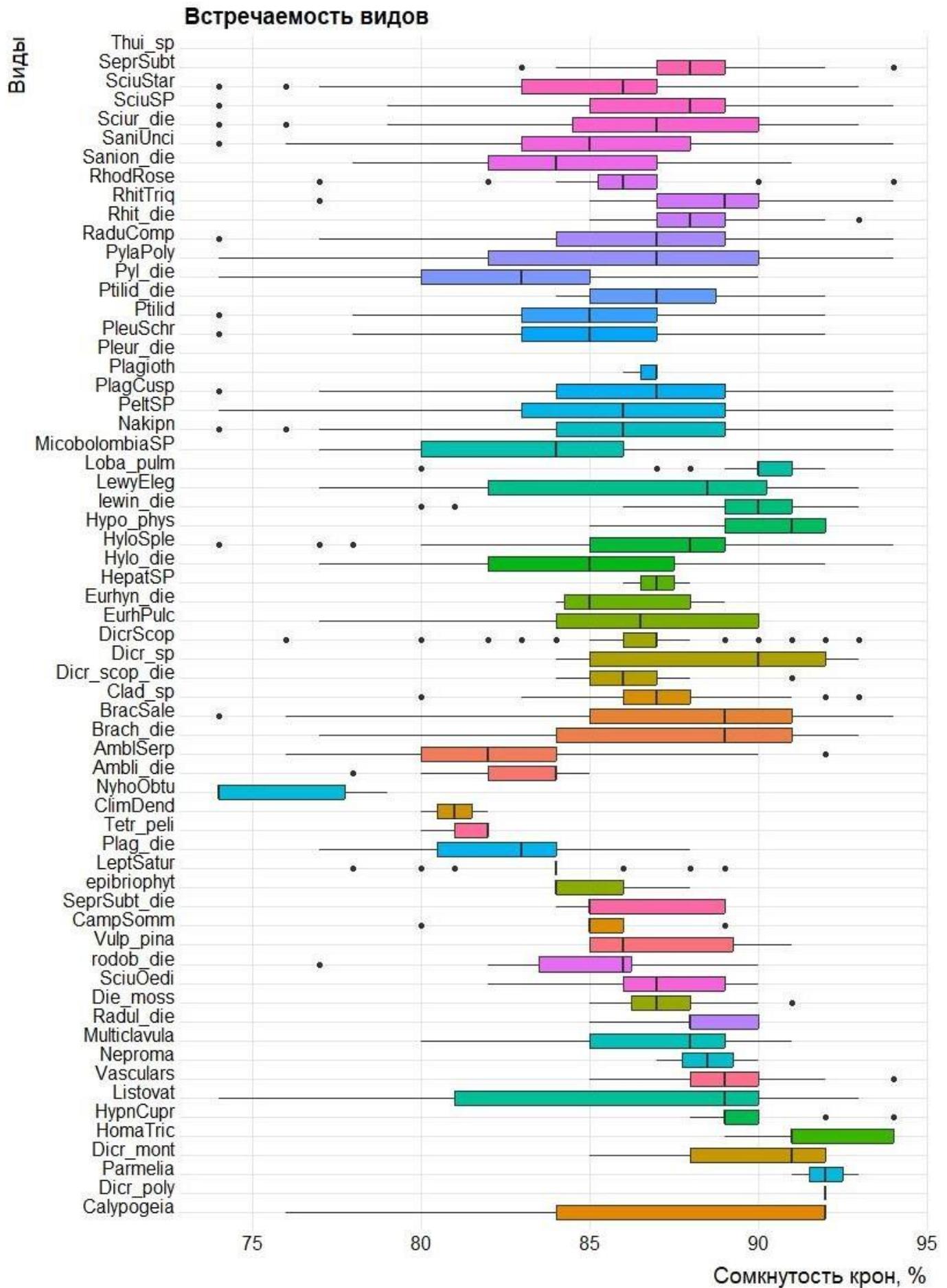
Рисунок. 6.18. Ординационное пространство, построенное для видов эпифитов на стволе дерева большой осины. На рисунке приняты следующие обозначения: angle – угол наклона дерева в описании, Crown – радиус кроны над описанием, humid – влажность. Цветом отмечены разные высоты описания (1 – 0-50 см, 2 – 50-100 см, 3 – 100-150 см). Сокращения видов приведены на рис. 6.19.

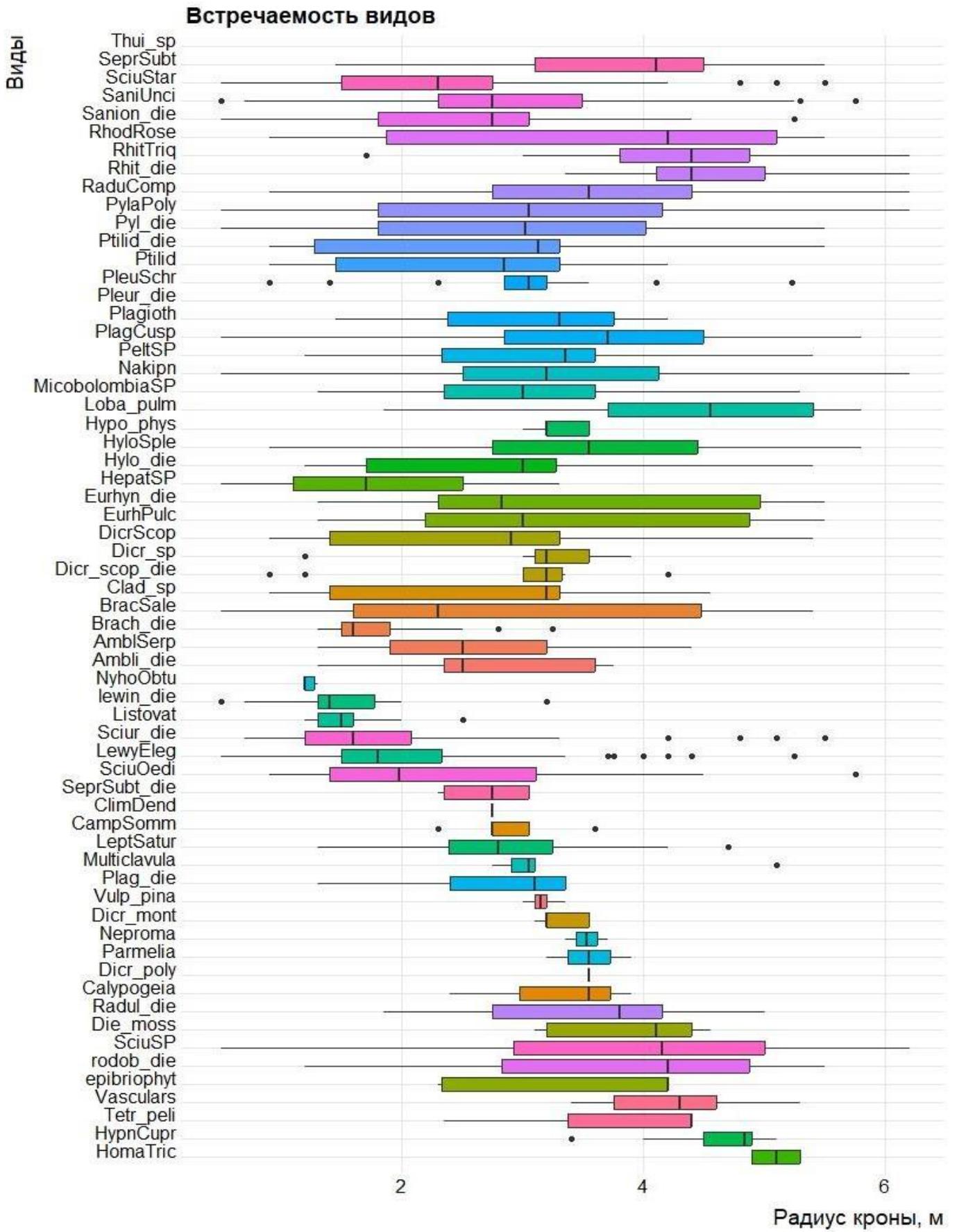
Из данных ординации по всем деревьям (рис.6.16) видно, что всех участников эпифитного сообщества можно разделить на 3 группы, которые разделены вдоль градиента, предположительно увлажнения. Это подтверждают ординационные пространства, построенные для деревьев, на которых фиксировалась влажность и температура (рис. 6.17; 6.18). Каждая группа вытянута вдоль предположительно градиента освещённости. Первая группа (на рис. 6.16 под буквой А), представлена крупными эпигейными видами. Основные представители: *Hylocomium splendens*, *Hylocomiadelphus triquetrus*, *Pleurozium schreberi*, изредка в хорошо освещенных местообитаниях *Thuidium sp*), данная группа появляется на деревьях после

создания на стволе дерева необходимого уровня (предположительно) увлажнения. Данная группа отмечается в сукцессионном ряду восстановления ельничка дважды, первый раз в молодых сообществах (спустя 40-60 лет), затем исчезает в тот же период, когда выпадают старые осины и повышается инсоляция в лесном сообществе, и вновь появляется в лесных сообществах с давностью нарушения более 120 лет.

Вторая группа, плагиомниевое-саниониевая группировка. Основные представители: *Plagiomnium cuspidatum*, *Plagiothecium rossicum*, *Neckera pennata*, *Homalia trichomanoides*, *Sanionia uncinata*, *Brachythecium salebrosum*, *Amblystegium serpens*, *Pseudoamblystegium subtile*, *Eurhynchiastrum pulchellum*, *Sciurohypnum starkei*, *Sciurohypnum oedipodium*, *Dicranum scoparium*, *Dicranum montanum*, *Micobilimbia* sp, *Multiclavula* sp, *Peltigera* sp, *Lobaria pulmonaria*, *Cladonia* sp., *Nephroma* sp. (на рис. 6.16 под буквой Б), растёт в средней части эпифитного сообщества на больших деревьях, или у самой границы почвы на молодых деревьях (так как группа крупных эпигейных видов как правило отсутствует на молодых деревьях) и вносят основной вклад в биоразнообразие, занимая при этом сравнительно небольшую площадь.

Третья группа видов пиласиево-радуловая группировка (на рис. 6.16 В) представители которой, как правило, растут в верхней части эпифитного сообщества и/или заполняют собой прорывы эпифитного сообщества. Присутствие большинства видов в данной группе не вызывает вопросов, *Pylasia polyantha*, *Radula complanata*, *Sanionia uncinata* и др. типичные участники эпифитных сообществ, но наличие такого вида, как *Climacium dendroides* сильно контрастирует с другими видами данной группы. Но лишь подтверждает предположение, что представители данной группы не только занимают самое верхнее положение на стволе, но ещё и выступают в качестве «репаративов» эпифитного сообщества. Данный факт может дать объяснение на формирование «особых вариантов эпифитных сообществ», описанных в главе 7.





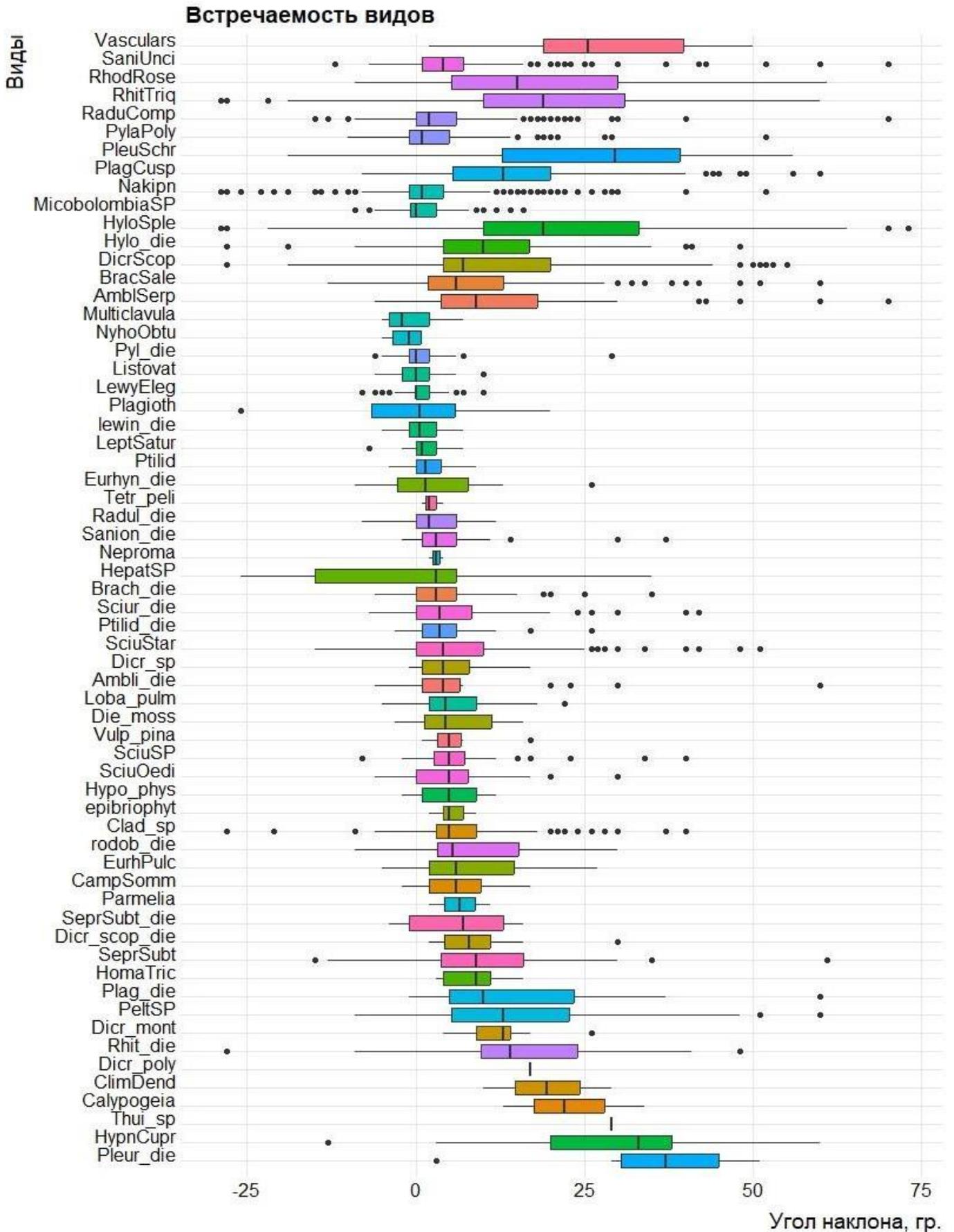


Рисунок 6.19. Встречаемость видов участников эпифитного сообщества относительно характеристик местообитания (А – сомкнутость крон; В – радиус кроны; С – угол наклона). Нарисунке приняты следующие сокращения: Vasculars – Сосудистые растения, Nakipn – накипные лишайники, HepatSP – печёночники кроме *Radula 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*, НomaTric – *Homalia trichomanoides*, SaniUnci – *Sanionia uncinata*, Sanion\_die – мёртвая *Sanionia uncinata*, HupnCupr – *Hypnum cupressiforme*, BracSale – *Brachythecium salebrosum*, Brach\_die – мёртвый *Brachythecium 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 *Campyllum 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, Neproma – *Nephroma* sp., Parmelia – *Parmelia* sp., Listovat – листоватые лишайники.

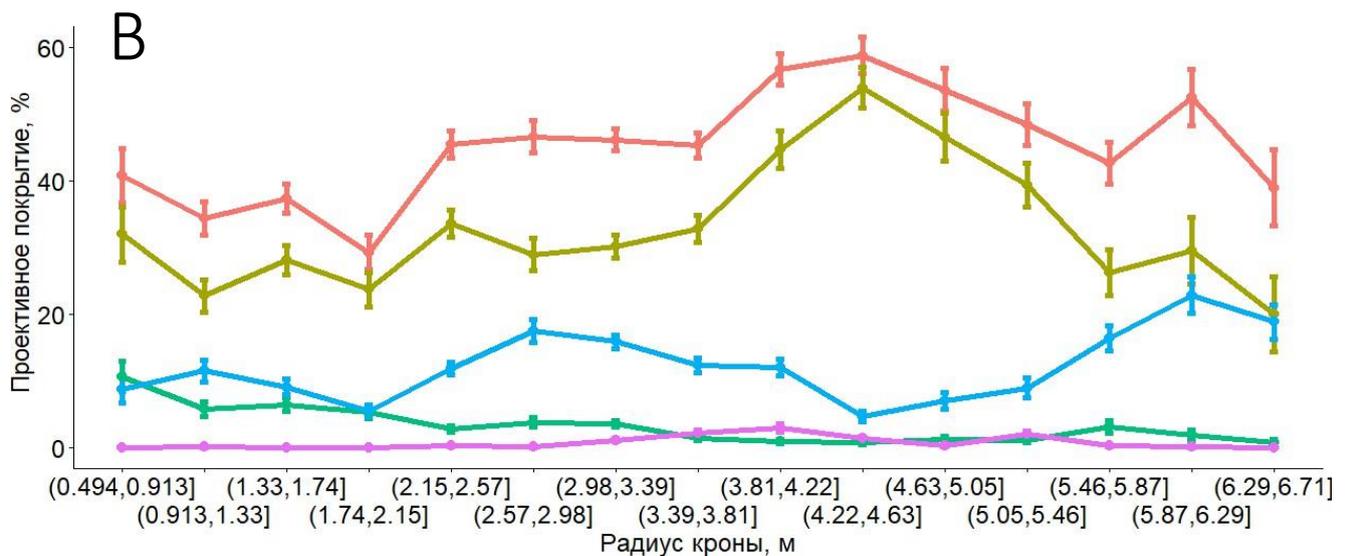
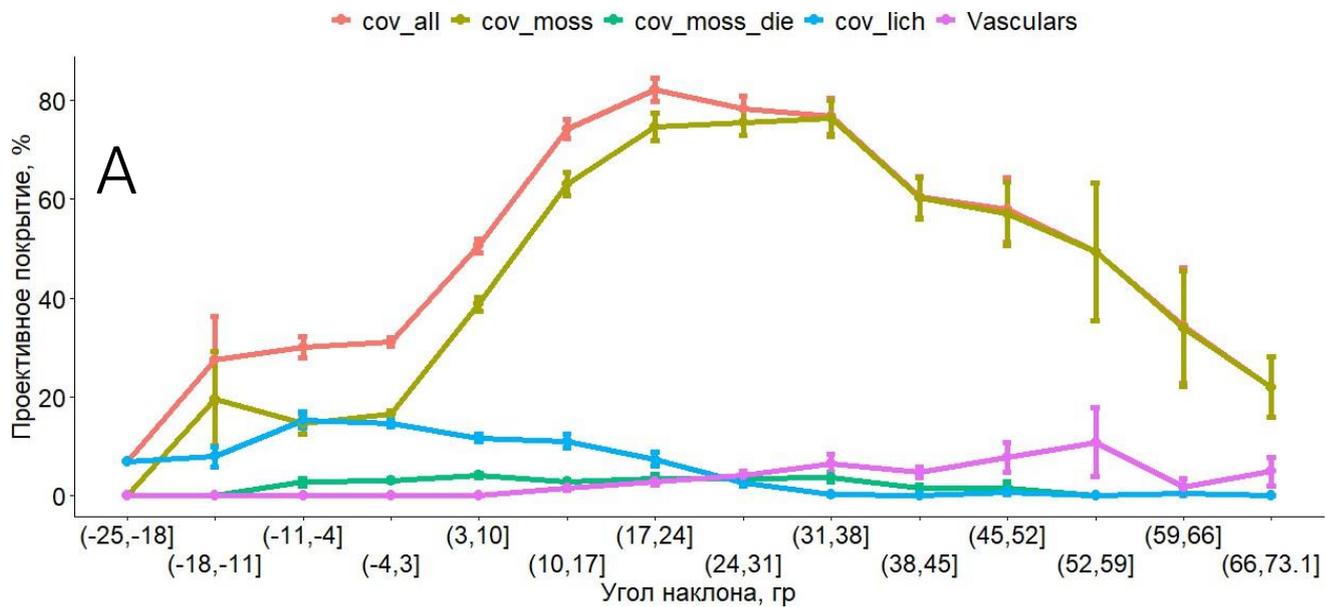
При исследовании общих характеристик эпифитного сообщества, таких как общее покрытие эпифитов (не сосудистых), покрытие живых и мёртвых (отмерших) мхов, покрытие лишайников и сосудистых растений (рис. 6.20.), обнаружены следующие закономерности. В условиях средней тайги на территории Карелии эпифитные сообщества у основания дерева на исследованных территориях формируются преимущественно мхами. Мхи достигают наибольшего развития при средних значениях угла наклона (от 5° до 50°) (рис. 6.20.A), результаты критерия Крускаала-Уоллиса для всех исследованных видов в этом блоке работы представлены в таблице 6.3. Примечателен тот факт, что общее проективное покрытие эпифитов достигает минимума покрытия при углах наклона равных примерно 0° и сильно положительных (более 60°). Если, с сильно положительными углами всё очевидно – такие местообитания довольно редки и являются переходной зоной между эпифитной и напочвенной растительностью, то участки коры с углом наклона близким к 0° наименее заселены мхами и являются зонами, где покрытие мхов сопоставимо с покрытием лишайников. В этой же области наибольшее проективное покрытие мёртвых мхов. Сомкнутость крон напрямую определяет количество солнечного света, поступающего на ствол дерева. При исследовании влияния

этой характеристики получены ожидаемые результаты: мохообразные, как более влаголюбивые организмы, увеличивают своё покрытие при увеличении сомкнутости крон (в более затенённых местообитаниях). Лишайники, напротив имеют максимум проективного покрытия при низких значениях сомкнутости крон, т.е. в более освещённых местообитаниях. Проективное покрытие мёртвых мхов не зависит от изменения сомкнутости крон. Покрытие сосудистых растений повышается в слабо освещённых местообитаниях, что согласуется с данными по углу наклона. Это в очередной раз доказывает предположение, о том, что в эпифитном сообществе по отношению к влажности основных участников можно выстроить в следующий ряд от ксерофитов к мезофитам: лишайники > мохообразные > сосудистые растения. Подобная закономерность наблюдается не только в рамках одного дерева или участка леса, но и на уровне климатических зон, где количество сосудистых эпифитов повышается при увеличении влажности (например, в европейской части Евразии 7 видов сосудистых эпифитов, а в Южной Америке — более 100 (Zotz, 2016).

Таблица 6.3. Значения критерия Крускаала-Уоллиса для исследуемых видов от характеристик местообитания.

Покрытие участников эпифитного сообщества	Угол наклона			Радиус кроны			Сквозистость		
	df	Kruskal-Wallis chi-squared	p-value	df	Kruskal-Wallis chi-squared	p-value	df	Kruskal-Wallis chi-squared	p-value
Общее покрытие	14	688.46	2.2e-16	14	139.18	2.2e-16	13	181.86	2.2e-16
Покрытие мхов	14	836.5	2.2e-16	14	119.97	2.2e-16	13	217.01	2.2e-16
Покрытие мертвых мхов	14	33.39	0.00253	14	106.46	2.708e-16	13	35.501	0.0007
Покрытие лишайников	14	351.4	2.2e-16	14	209.42	2.2e-16	13	118.34	2.2e-16
Покрытие сосудистых	14	592.27	2.2e-16	14	163.45	2.2e-16	13	176.03	2.2e-16
Покрытие накипных лишайников	14	412.18	2.2e-16	14	152.23	2.2e-16	13	111.05	2.2e-16
<i>Hylocomiadelphus triquetrus</i>	14	910.12	2.2e-16	14	426.92	2.2e-16	13	380.35	2.2e-16
<i>Hylocomium splendens</i>	14	696.32	2.2e-16	14	86.545	1.698e-12	13	93.523	2.951e-14
<i>Plagiomnium cuspidatum</i>	14	251.58	2.2e-16	14	76.94	1.041e-10	13	64.392	8.499e-09
<i>Sanionia uncinata</i>	14	114.11	2.2e-16	14	134.15	2.2e-16	13	98.809	2.822e-15
<i>Pylaisia polyantha</i>	14	202.82	2.2e-16	14	74.633	2.763e-10	13	105.32	2.2e-16
<i>Radula</i>	14	111.1	2.2e-16	14	117.26	2.2e-16	13	119.05	2.2e-16

<i>complanata</i>									
<i>Serpoleskea subtilis</i>	14	94.235	5.977e-14	14	70.167	1.8e-09	13	72.275	3.052e-10
<i>Lobaria pulmonaria</i>	14	64.045	2.264e-08	14	68.767	3.225e-09	13	253.28	2.2e-16
<i>Peltigera sp.</i>	14	142.76	2.2e-16	14	39.123	0.0003492	13	73.447	1.851e-10
<i>Mycobilimbia sp.</i>	14	76.148	1.457e-10	14	108.06	2.2e-16	13	210.55	2.2e-16
<i>Cladonia sp.</i>	14	121.01	2.2e-16	14	190.97	2.2e-16	13	168.67	2.2e-16
<i>Dicranum scoparium</i>	14	111.74	2.2e-16	14	162.4	2.2e-16	13	243.89	2.2e-16
<i>Pleurozium schrebery</i>	14	168.33	2.2e-16	14	82.721	8.826e-12	13	180.04	2.2e-16



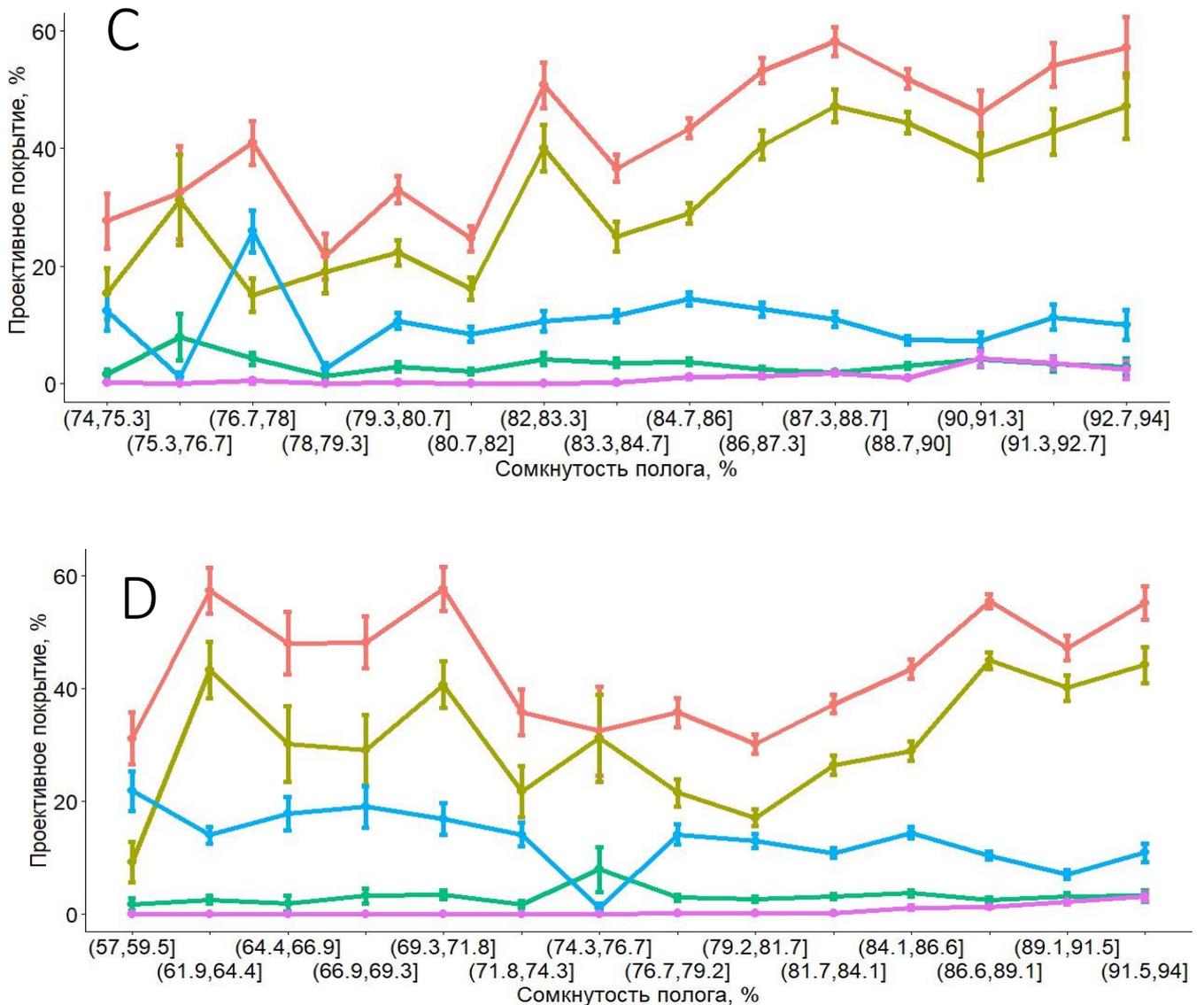
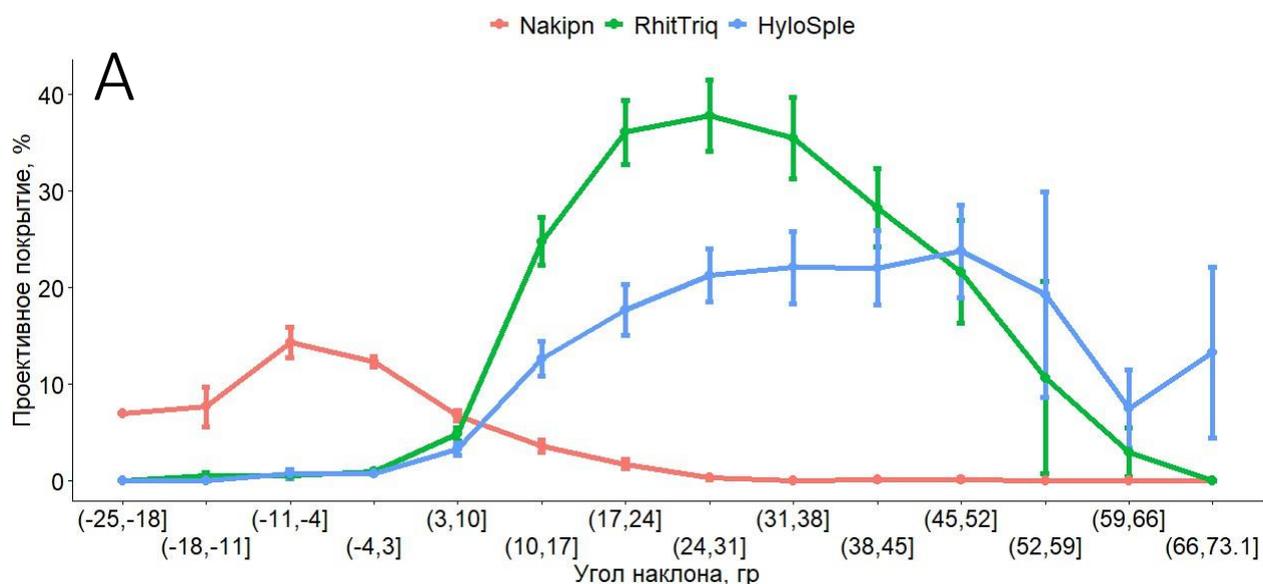


Рисунок 6.20. Изменение характеристик эпифитного сообщества вдоль градиента факторов внешней среды (А – угла наклона, В – радиуса кроны, С, D – сомкнутость крон. На рисунке приняты следующие сокращения: cov\_all – общее покрытие эпифитов, cov\_moss\_live – покрытие живых мохообразных, cov\_moss\_die – покрытие мёртвых мохообразных, cov\_lich – покрытие лишайников, Vasculars – покрытие сосудистых растений.)

При рассмотрении зависимости конкретных видов от условий микроместообитаний они (виды) сгруппированы по значениям их проективных покрытий для наглядности представления результатов на графиках.

Наибольшие значения покрытия имеют крупные эпигейные виды, такие как *Hylocomiadelphus triquetrus* и *Hylocomium splendens*, и накипные лишайники, среди которых доминирует *Phlyctis argena*. Помимо него, на осине могут произрастать более 100 видов накипных лишайников (Tarasova et al., 2017), поэтому в этой работе все накипные лишайники рассматриваются внутри одной группы (кроме представителей рода *Mycobilimbia*, так как этот род является эпифитом). *Hylocomiadelphus triquetrus* выступает в качестве стенобионта, или,

во всяком случае, более стенобионтен по сравнению с другими доминантными видами. Этот вид произрастает только при определённых значениях угла наклона (от 3° до примерно 50°) (рис. 6.21.A), не встречается в микроместообитаниях с радиусом кроны меньше 3 м (рис. 6.21.B) и сомкнутостью крон меньше 84% (рис. 6.21.C), т.е. предпочитает достаточно увлажнённые местообитания. Стоит отметить, что при исследовании эпифитного сообщества на сильно наклонённом дереве, где в связи с формой дерева, сомкнутость крон сильно ниже, этот вид встречается при сильно меньшей сомкнутости, чем в общей выборке, но происходит это, предположительно, благодаря наличию в основании ствола большого количества сосудистых растений, которые создают локальное затенение. Данные по всем 15 деревьям, в том числе сильно наклонённом дереве (1 дерево), представлены на рисунке 6.21.D (рис. 6.21.D). При этом *Hylocomiadelphus triquetrus* выступает в качестве конкурентно сильного вида, вытесняя другие виды в зоне своего экологического оптимума. Накипные лишайники и *Hylocomium splendens*, напротив, можно отнести к эвритопным. Если относительно угла наклона у данных видов прослеживаются оптимумы (рис. 6.21. A), то относительно радиуса кроны (рис. 6.21.B) и сомкнутости крон (рис. 6.21.C) данные виды встречаются на всем протяжении градиента фактора. Более того, изменение их проективного покрытия относительно радиуса кроны не несёт какого бы то ни было тренда, а более или менее постоянно на протяжении всего градиента фактора. Таким образом, наблюдается классическое распределение жизненных стратегий, направленных на максимизацию продуктивности сообщества.



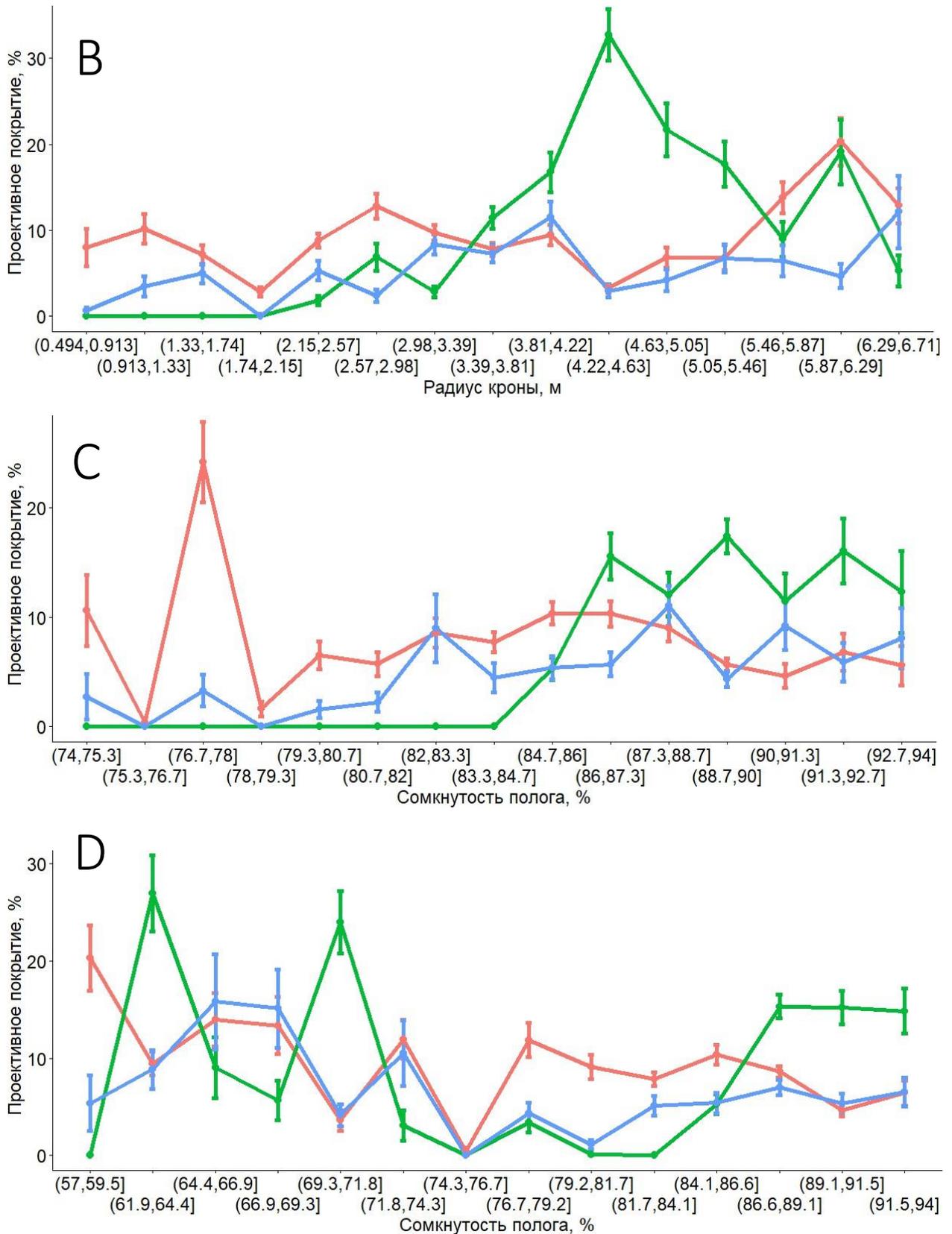


Рисунок 6.21. Изменение характеристик эпифитного сообщества вдоль градиента факторов внешней среды (А – угла наклона, В – радиуса крона, С, D – сомкнутость крон. На рисунке приняты следующие сокращения: *Nakipn* – накипные лишайники, *RhitTriq* – *Hylocomiadelphus triquetrus*, *HyloSple* – *Hylocomium splendens*. \*Примечание на рисунке с индексом D данные по всем деревьям в том числе с сильно наклонённым деревом

Значение факторов внешней среды, влияние которых исследуется в данном разделе, по стволу дерева распределены не равномерно. Пример распределения значений фактора на дереве осины с окружностью более 200 см представлены на рис.6.22.

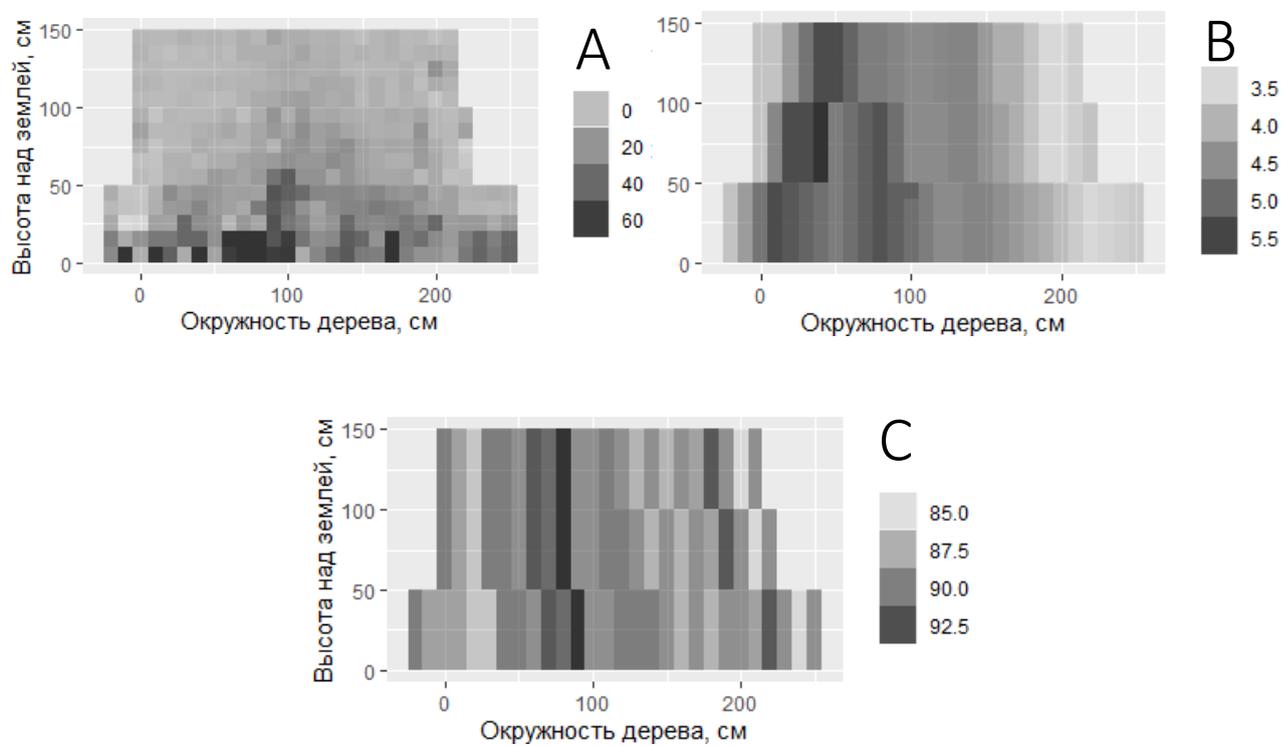


Рис. 6.22. Распределение значений факторов на стволе одной большой осины. (А– угол наклона, В – радиус кроны, С – сомкнутость крон)

Неравномерность распределения факторов среды в сочетании с экологическими предпочтениями видов приводит к формированию на стволе дерева характерных структур из пятен и полос эпифитов. Распределение эпифитов и структура сообщества отражают наличие градиента условий на дереве и различия в экологических оптимумах видов. Карты пространственного распространения эпифитов представлены на рис. 6.23.

Экологические характеристики видов напрямую проявляются в их пространственном размещении. Верхние участки ствола и южная экспозиция (в большинстве случаев) характеризуются повышенной засушливостью. Поэтому засухоустойчивые накипные лишайники доминируют в верхней части ствола (рис. 6.23.А).

*Hylocomiadelphus triquetrus* занимает наиболее влажные условия в качестве доминанта (рис. 6.23.В). *Hylocomium splendens* находится в субдоминантном положении: несмотря на высокое проективное покрытие, его распределение менее равномерно, чем у *H. triquetrus*. Это подтверждается графиками зависимости от факторов микроместообитания (рис. 6.21).

В зоне оптимума *H. triquetrus* проективное покрытие накипных лишайников и *H. splendens* находится в обратной зависимости от покрытия доминанта (рис. 6.21.В, С). При увеличении

покрытия *H. triquetrus* эти виды снижают свои показатели, а при его снижении — повышают. Таким образом, наблюдается классическая картина конкурентного вытеснения в пределах экологического оптимума доминанта.

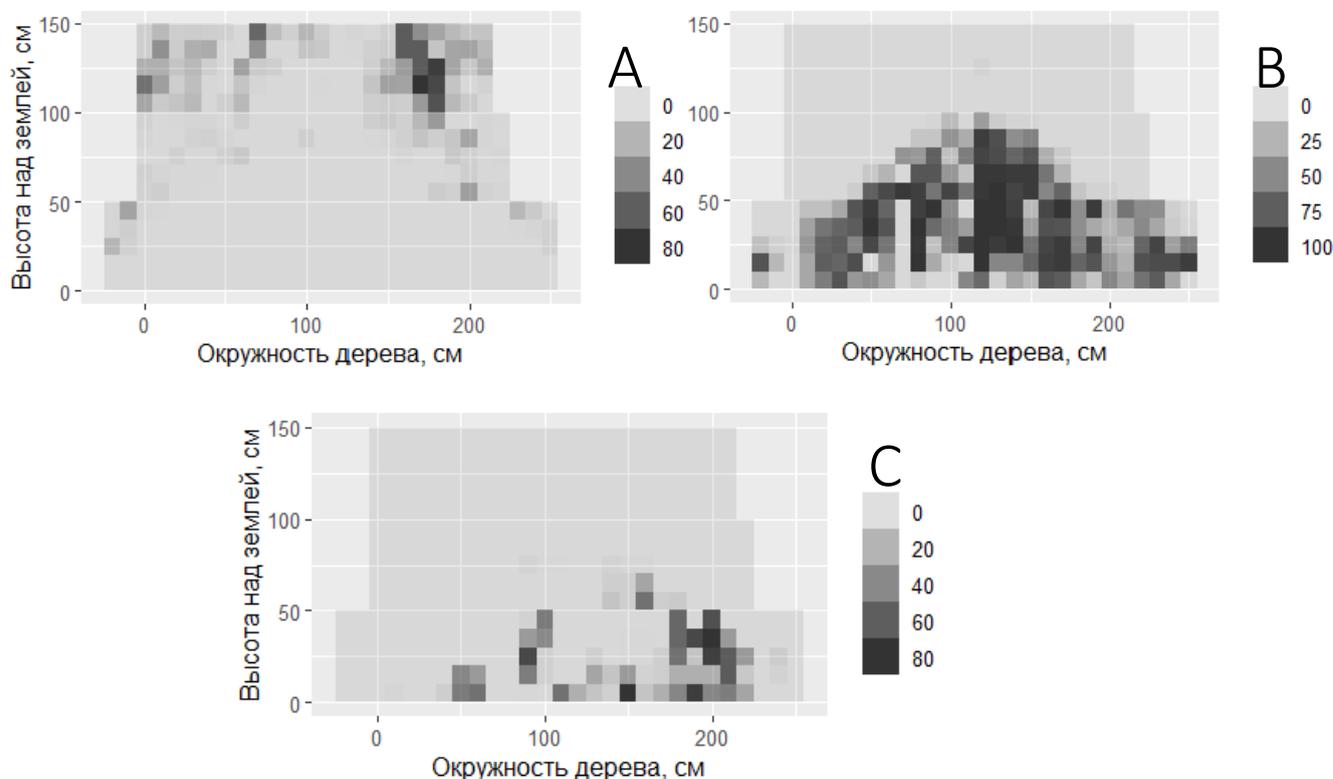


Рисунок 6.23. Распределение проективного покрытия видов на стволе одной большой осины. (А– Накипные лишайники, В – *Hylocomiadelphus triquetrus*, С – *Hylocomium splendens*)

Группа средних по размеру мхов, *Plagiomnium cuspidatum*, *Sanionia uncinata*, *Pylaisia polyantha*, *Radula complanata*, *Pseudoamblystegium subtile* являются отличным примером разделения видов по экологическим нишам. Не являясь видами с наибольшим покрытием в эпифитном сообществе, и занимая в некотором виде подчинённое положение, они «делят» свободное от доминантов пространство. Так, относительно угла наклона только *P. cuspidatum* и *P. subtile* выбивается из общего ряда и достигают максимума покрытия при значениях угла наклона от  $17^\circ$  до  $38^\circ$  для *P. cuspidatum* и от  $10^\circ$  до  $17^\circ$  для *P. subtile*. Остальные три вида достигают максимума покрытия при одинаковых значениях в диапазоне от  $3^\circ$  до  $10^\circ$  (рис. 6.24.А). Эти же виды относительно радиуса кроны демонстрируют совершенно иное размещение (рис. 6.24.В) *S. uncinata* имеет пик покрытия при небольших значениях радиуса кроны (где условия более светлые и сухие), а *P. polyantha*, наоборот, при больших, где условия более тёмные и влажные. *R. complanata* и *P. subtilis* имеет два пика покрытия близких, но не равных, к пикам предыдущих видов, а *P. cuspidatum* имеет три пика покрытия, два из которых совпадают с пиками предыдущих видов, а третий – в промежуточном положении, где обсуждаемые виды наименее развиты.

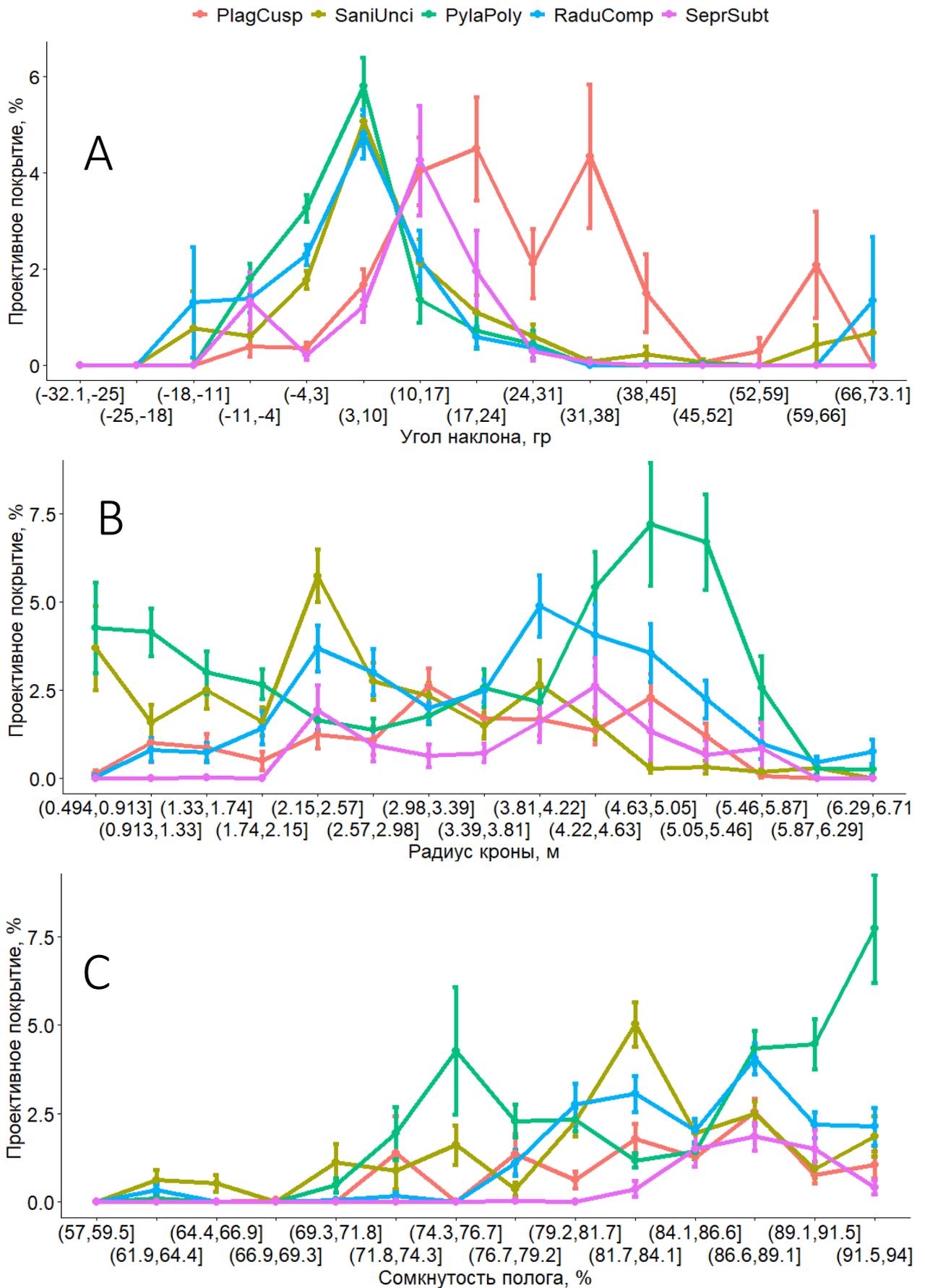


Рисунок 6.24. Изменение характеристик эпифитного сообщества вдоль градиента факторов внешней среды (А – угла наклона, В – радиуса кроны, С – сомкнутость крон. На рисунке приняты следующие сокращения: PlagCusp – *Plagiomnium cuspidatum*, SaniUnci – *Sanionia*

*uncinata*, PylaPoly – *Pylaisia polyantha*, RaduComp – *Radula complanata*, SeprSubt – *Pseudoamblystegium subtile*.

Зависимости проективного покрытия видов *Plagiomnium cuspidatum*, *Sanionia uncinata*, *Pylaisia polyantha* и *Radula complanata* от факторов внешней среды, как и в предыдущем примере (рис. 6.23), находят отражение в их пространственном размещении на стволе дерева.

*Plagiomnium cuspidatum*, имеющий оптимум при наибольших значениях угла наклона ствола, занимает самую нижнюю часть ствола по сравнению с остальными тремя видами. *Sanionia uncinata*, *Pylaisia polyantha* и *Radula complanata* расположены примерно на одной высоте, поскольку угол наклона ствола изменяется по градиенту с высотой над поверхностью почвы (рис. 6.22).

Относительно радиуса кроны виды, занимающие противоположные стороны графика (рис. 6.28.В), также размещаются на разных участках ствола. Покрытие *Sanionia uncinata* смещено в область меньшего радиуса кроны (рис. 6.24.В; 6.25.А, В), тогда как *Pylaisia polyantha* сильно смещена в противоположную сторону — к большим значениям радиуса кроны.

Расположение *Plagiomnium cuspidatum* и *Radula complanata* более симметрично (рис. 6.25.А, D). Зависимости их проективных покрытий от факторов внешней среды не проявляют выраженной асимметрии, и эти виды не имеют чётких предпочтений по сторонам дерева, в отличие от *Sanionia uncinata* и *Pylaisia polyantha* (рис. 6.25. В, С).

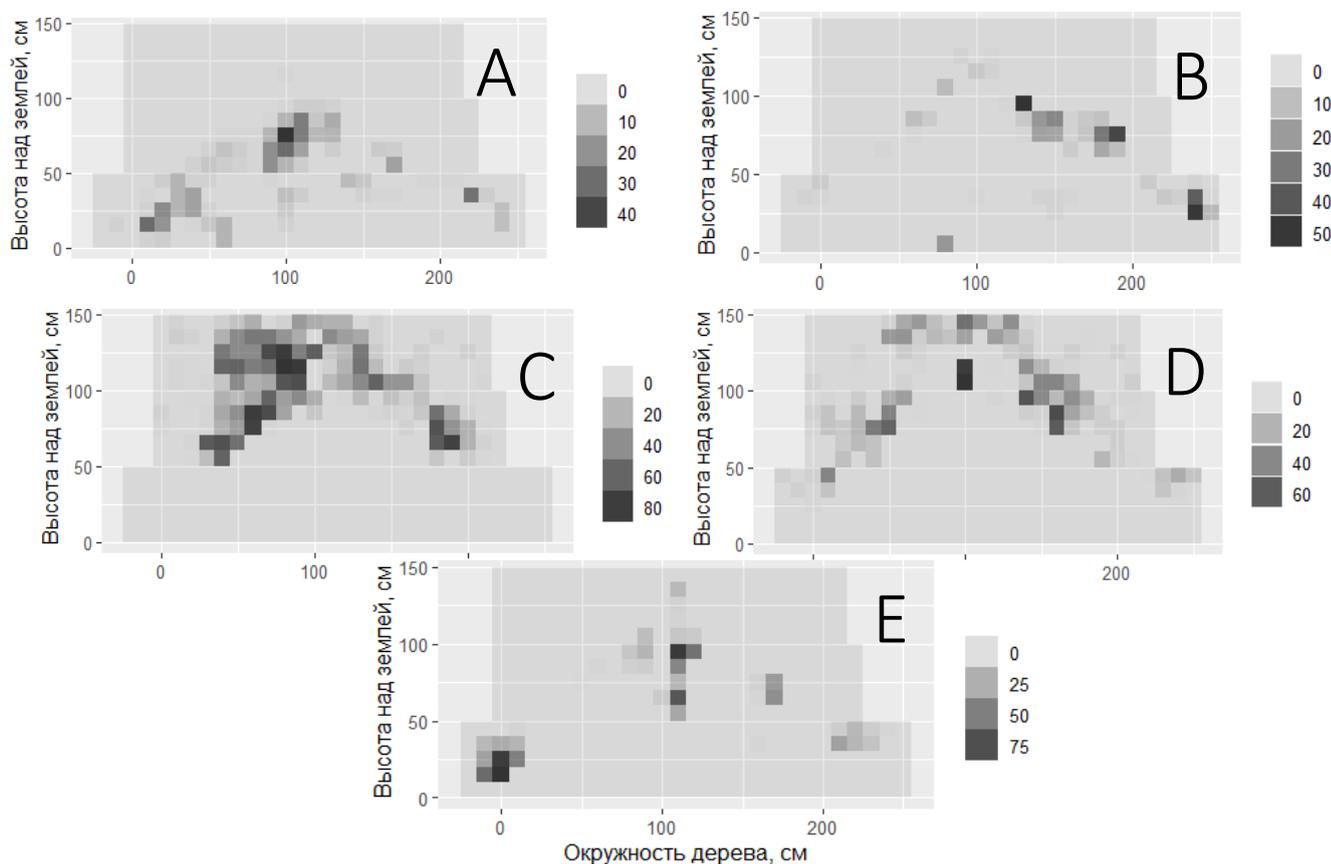


Рисунок 6.25. Распределение проективного покрытия видов на стволе большой осины. (А – *Plagiomnium cuspidatum*, В – *Sanionia uncinata*, С – *Pylaisia polyantha*, D – *Radula complanata*, Е – *Pseudoamblystegium subtile*)

Третья группа видов, выделенная в исследовании, характеризуется наименьшими значениями проективного покрытия. В неё входят мхи (представители рода *Dicranum*, *Pleurozium schreberi*) и лишайники (рода *Cladonia*, *Peltigera*, *Mycobilimbia*, а также *Lobaria pulmonaria*).

Из-за малого проективного покрытия и низкой встречаемости этих видов (по сравнению с другими эпифитами) при построении графиков применена более крупная группировка значений: 10 вместо 15 интервалов для радиуса кроны и угла наклона. Это позволило получить более сглаженные и репрезентативные графики (рис. 6.26).

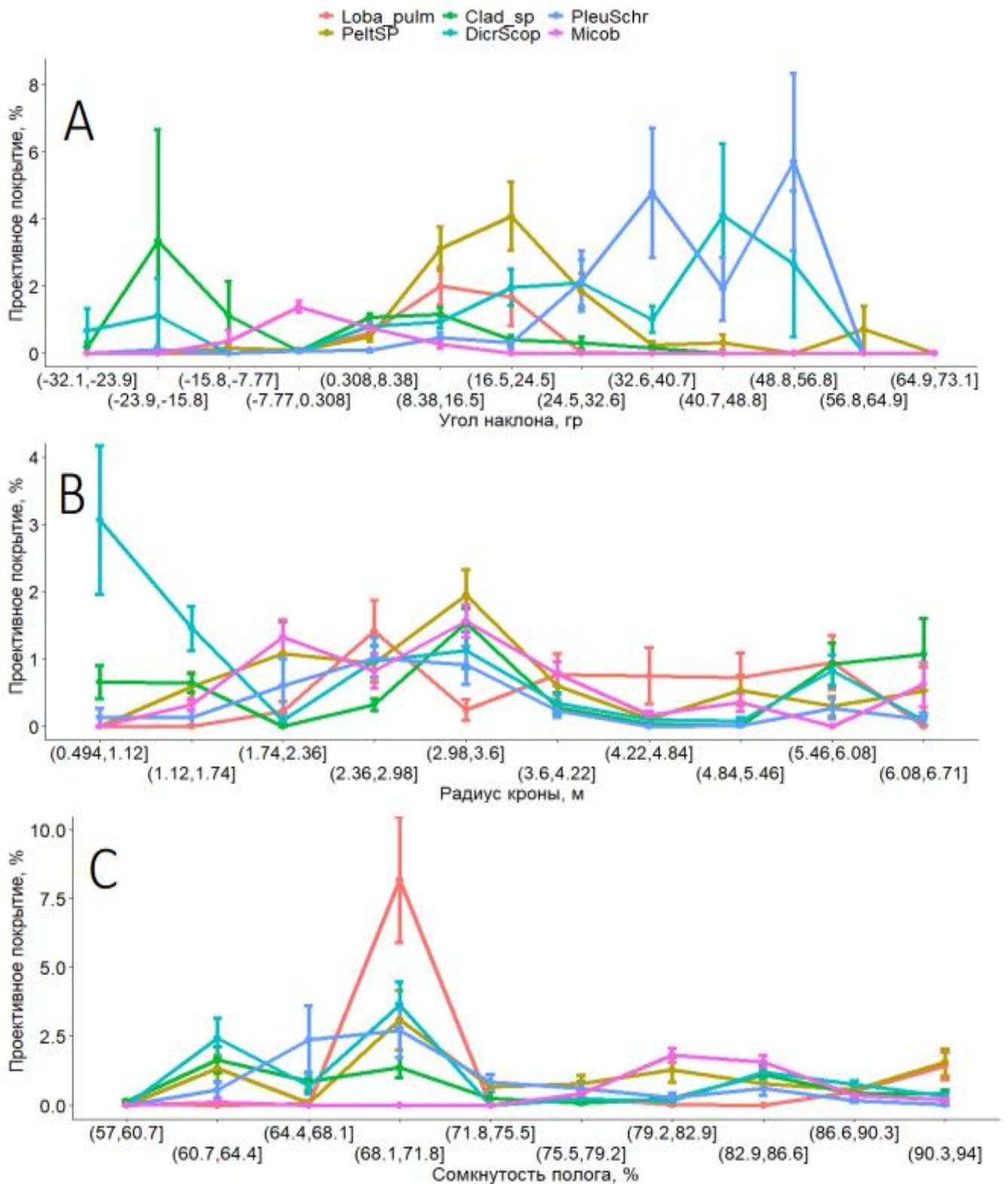


Рисунок 6.26. Изменение характеристик эпифитного сообщества вдоль градиента факторов внешней среды (А – угла наклона, В – радиуса кроны, С – сомкнутость кроны. На рисунке приняты следующие сокращения: Loba\_pulm – *Lobaria pulmonaria*, Clad\_sp – *Cladonia* spp., Dicr\_mont – *Dicranum montanum*, DicrScop – *Dicranum scoparium*, Micob – *Mycobilimbia* spp.

Для визуализации распределения данной группы видов использовано другое дерево, чем

на рис. 6.25. Это связано с тем, что зона, пригодная для видов этой группы (светлые и умеренно влажные условия), на дереве рис. 6.27 физически больше из-за внешних факторов.

*Lobaria pulmonaria* имеет узкий и специфичный ареал, что подтверждается значениями проективных покрытий (рис. 6.26). Оптимальные для этого вида условия, так же оптимальны для многих других, более конкурентно способных видов. В связи с чем, *L. pulmonaria* способна произрастать лишь при определённых условиях — на деревьях с достаточно большой зоной ствола, где создаются подходящие условия для минимальной конкуренции за пространство.

Хотя *Lobaria pulmonaria* не самый редкий вид в Карелии, она хорошо иллюстрирует причины редкости некоторых видов. Один из способов создания таких условий — сильный наклон дерева. В этом случае зона ствола, пригодная для произрастания, становится физически больше (см. раздел 6.4.1).

*Cladonia* spp. имеет такой же оптимум по углу наклона, что и *L. pulmonaria*. Это отражается в близости их произрастания на стволе и на одной высоте. Таким образом, ареал *L. pulmonaria* «огихает» ареал *Cladonia* spp., что показано на графике (рис. 6.27 В). Пик покрытия *Cladonia* spp. совпадает с локальным снижением покрытия *L. pulmonaria*, то есть *Cladonia* spp. является более конкурентоспособным видом и вытесняет *L. pulmonaria* из благоприятных для себя условий.

Следует ещё раз отметить, что графики покрытия основаны на 2500 описаниях с 16 деревьев, а карты ареалов на стволах построены на примере одного большого и не сильно наклоненного дерева осины.

При сравнении других групп видов, соседствующих на одном дереве, выявляется расхождение экологических оптимумов. Например, рядом расположенные *Dicranum scoparium* (рис. 6.27 D) и *Peltigera* spp. (рис. 6.27 F) отличаются по углу наклона (рис. 6.26 А). *D. scoparium* достигает максимума покрытия при больших углах наклона, чем *Peltigera* spp. Их оптимумы частично пересекаются в диапазоне 4°–18° наклона ствола. Покрытие *D. scoparium* меняется обратно покрытию крупного листоватого лишайника *Peltigera* spp. При снижении покрытия *Peltigera* spp. резко увеличивается покрытие *Pleurozium schreberi*, что одновременно ведёт к уменьшению *D. scoparium*. Однако при дальнейшем увеличении угла наклона покрытие *D. scoparium* снова возрастает. Это явление может быть вызвано рядом факторов: увеличением ресурсов, достаточных для обоих видов, изменением структуры куртины *P. schreberi*, что облегчает сосуществование, и другими причинами.

Эпифитный лишайник *Mycobilimbia* spp. примечателен тем, что встречается в описаниях с наименьшими значениями угла наклона и сомкнутости крон (рис. 6.26 А, С), но при средних значениях радиуса кроны. Особенностью этого рода является произрастание на мхах. По моим наблюдениям, он предпочитает ослабленные и умирающие растения, обычно

расположенные на границах экологических оптимумов других видов. Именно в таких условиях и встречается *Mycobilimbia spp.*

Большинство представителей данной группы произрастают ровно в той зоне градиента угла наклона ствола, где накипные лишайники сменяются крупными эпигейными видами (рис. 6.21.A), а именно в диапазоне от 2° до 20°.

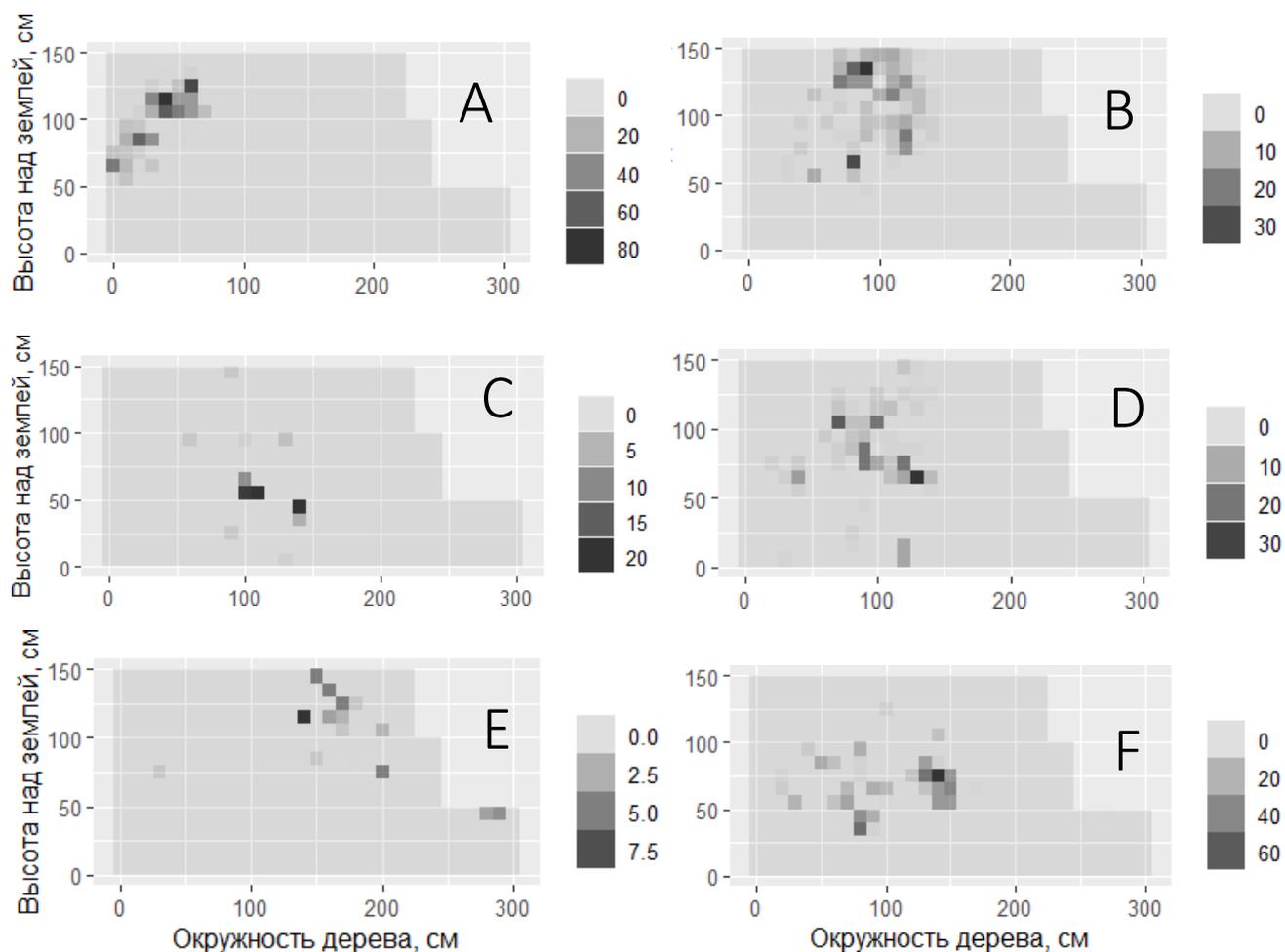


Рисунок 6.27. Распределение проективного покрытия видов на стволе большой осины. (А—*Lobaria pulmonaria*, В – *Cladonia spp.*, С – *Pleurozium schreberi*, D – *Dicranum scoparium*, E – *Mycobilimbia spp.*, F – *Peltigera spp.*

Исследования эпифитного сообщества на осинах большого диаметра показали следующее. Доминирующие виды распределены по стволу в соответствии с градиентом влажности. Остальные виды занимают свободное пространство в зависимости от своих экологических свойств — отношения к различным факторам. Это подтверждает гипотезу из раздела 6.1.

Экологические оптимумы видов различаются по одному или нескольким факторам. Эти различия напрямую отражаются в расселении видов на стволе осины. В итоге формируется структура эпифитного сообщества в виде комплекса полос и пятен.

### 6.3. Строение эпифитного сообщества на деревьях разного диаметра.

В подглавах 6.1–6.2 была рассмотрена реакция видов, на факторы окружающей среды, действующих на уровне одного дерева. В разделе 6.3. рассмотрим закономерности формирования эпифитного сообщества на стволах осины различного диаметра. Все исследованные деревья были разбиты на три группы по значению диаметра на высоте 1.3 м: до 30 см; от 31 до 60 см и больше 61 см. Графики по строению эпифитного сообщества осины так же представлены в приложении 1.

#### 6.3.1. Дерево большого диаметра

На **больших деревьях** осины в условиях средней тайги формируется мощный эпифитный покров (рис. 6.29 С), состоящий из большого числа видов мхов и лишайников. Большинство видов имеют чёткие контуры расселения на коре. Так, при общем относительно ровном покрытие всех мхов на стволе одного большого дерева, отдельные виды имеют характерные распределения. Крупные влаголюбивые (по сравнению с большинством участников эпифитного сообщества) виды *Hylocomium splendens* и *Hylocomiadelphus triquetrus* произрастают в самом низу ствола (рис. 6.30 А, В) и разрастаются на стволе на всей подходящей для себя территории. Это выражается в том, что на краю куртин данных видов часто формируется зона с высоким процентом мёртвых растений (рис. 6.30 С, D). Распределение характеристик обитания на стволе представлены на рисунке 6.29 А, В. Ординационное пространство, построенное на основании трёх больших деревьев представлено на рис. 6.28, общие тренды совпадают с такими же по всем деревьям, чётко выделяются три группы видов, разделённые по высоте описания, и вытянутые предположительно по градиенту влажности.

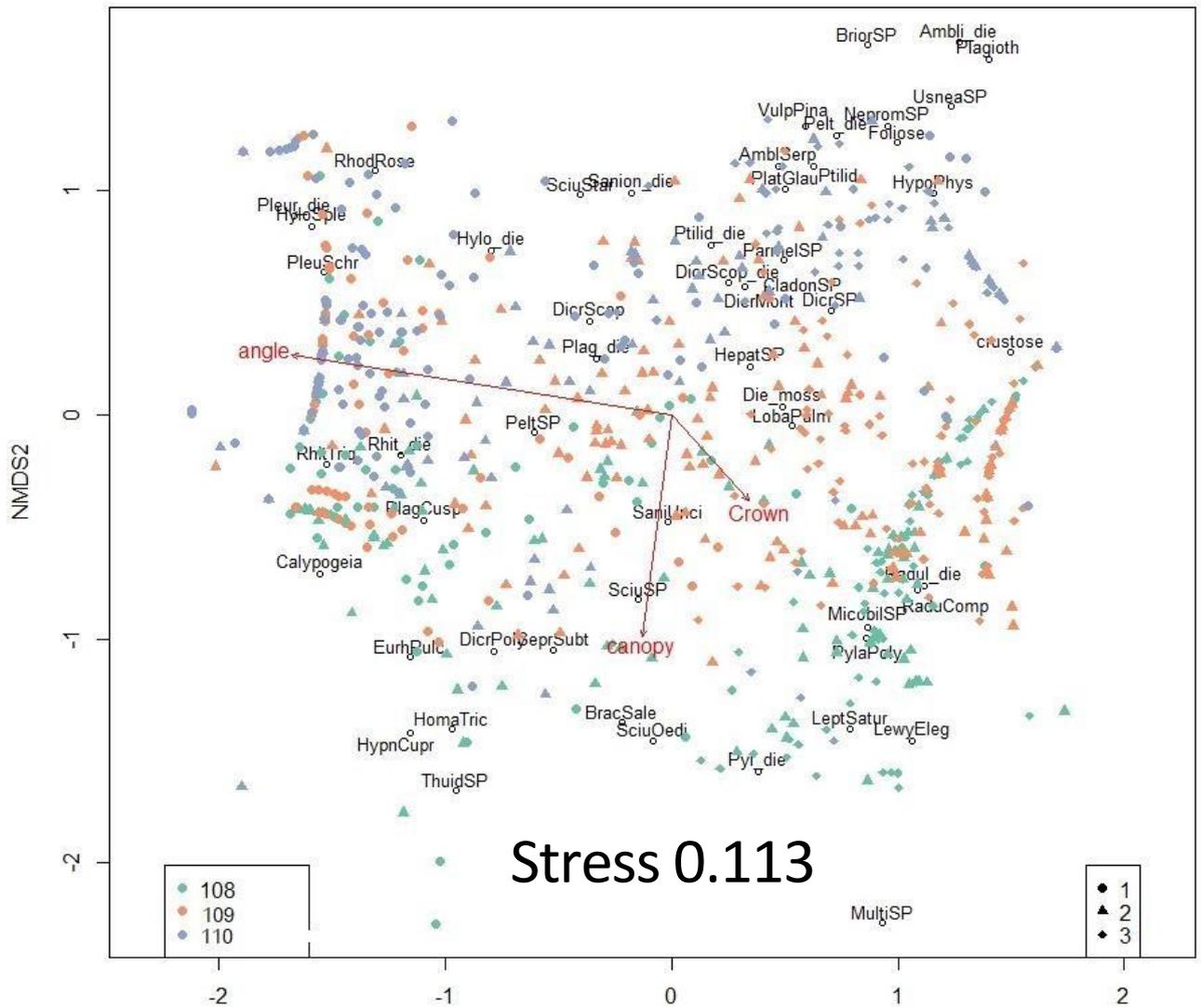
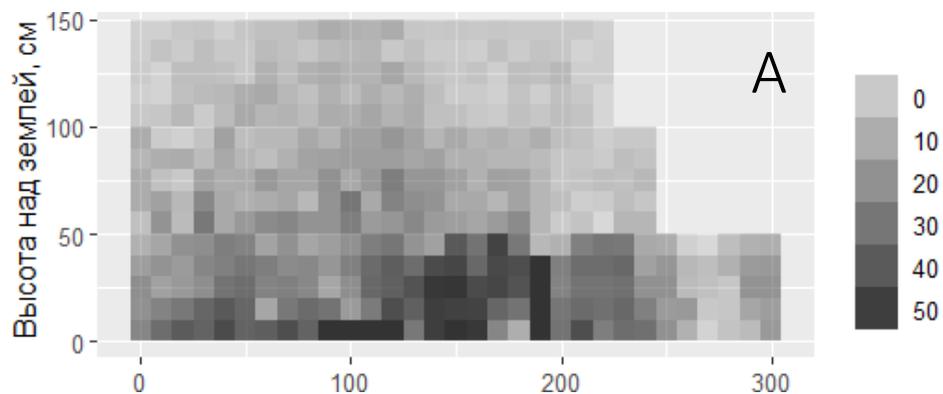


Рисунок. 6.28. Ординационное пространство построено для исследованных деревьев осины большого диаметра. Цветом отмечены номера деревьев. Формой высота описания. Кружки – высота 0-50 см, треугольники – 50-100 см, ромбы – 100-150 см. Сокращения видов приведены на рис. 6.19.



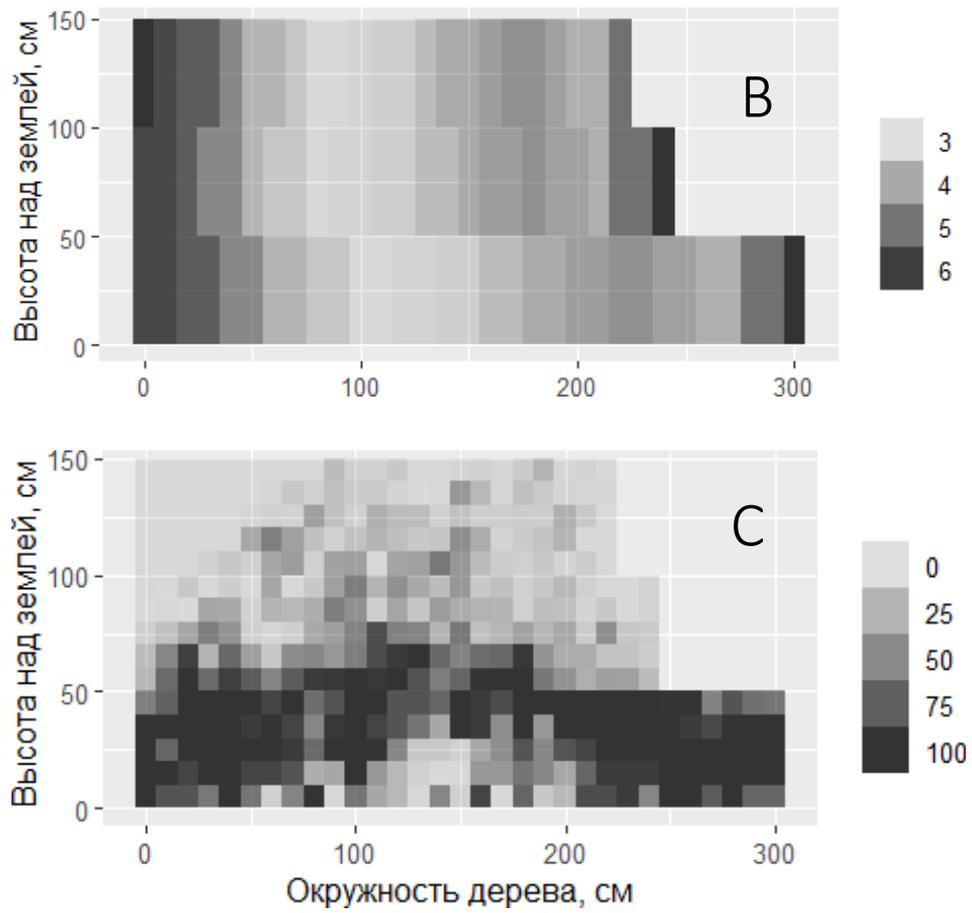
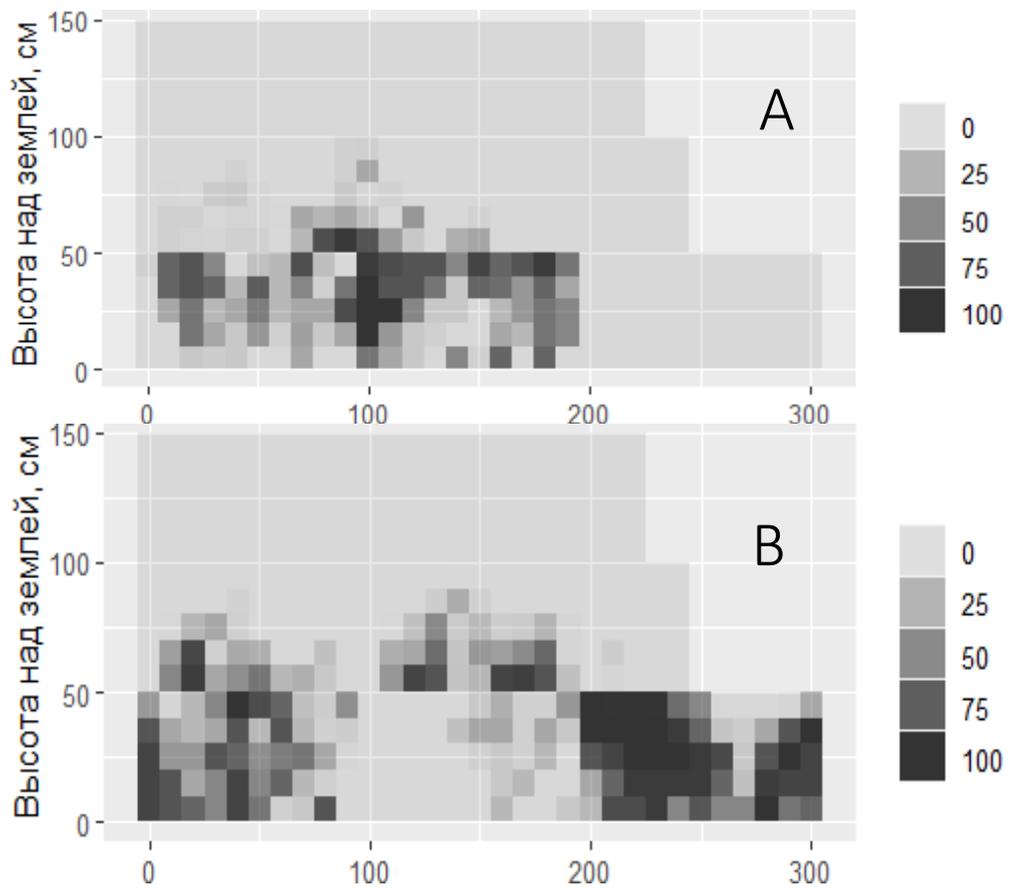


Рисунок 6.29. Распределения значения угла наклона (А), радиуса кронь (В) и общего покрытия мохообразных (С) в описаниях на стволе дерева.



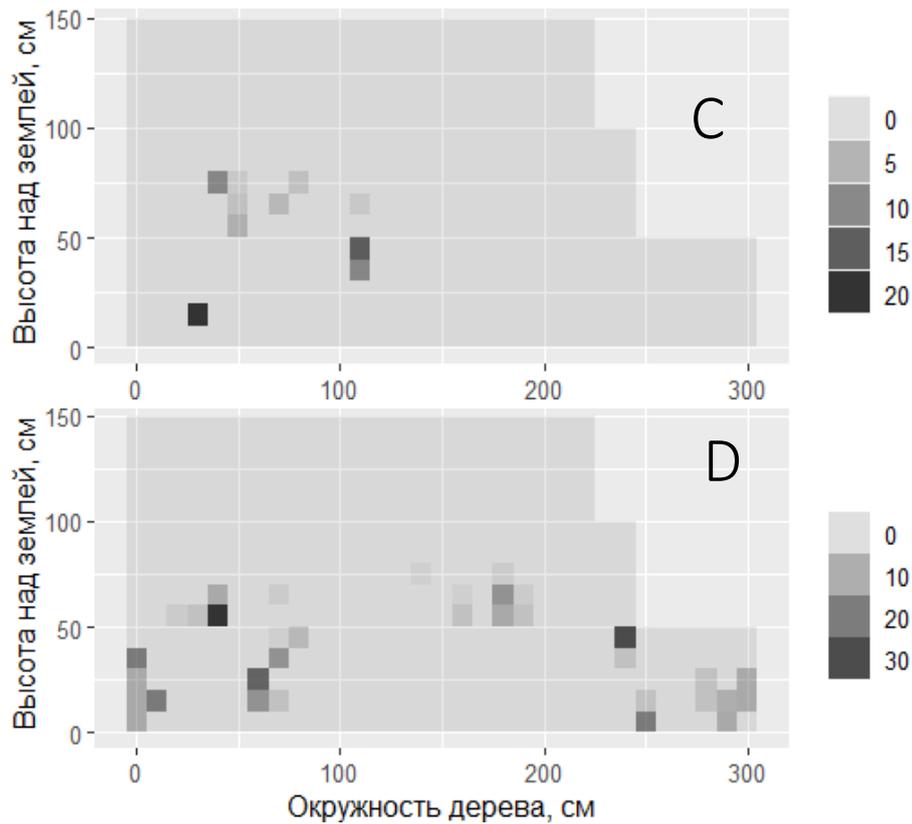
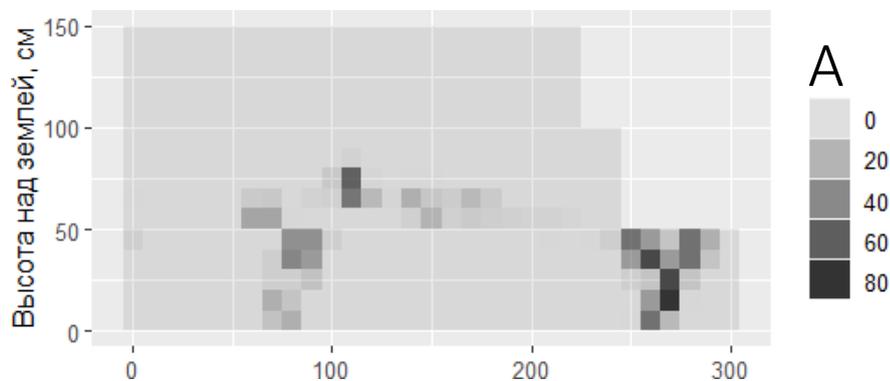


Рисунок 6.30. Покрытие видов мхов на стволе осины (*Hylocomium splendens* (A – живой, C – мёртвый) и *Hylocomiadelphus triquetrus* (B – живой, D – мёртвый))

Пространственное расхождение видов с различной экологией характерно для всех исследованных видов на всех деревьях. Так, например, *Plagiomnium cuspidatum* и *Pseudoamblystegium subtile* сверху опоясывают куртины *Hylocomiadelphus triquetrus* и по отношению к факторам внешней среды *Plagiomnium cuspidatum* и *Pseudoamblystegium subtile* показали себя более засухоустойчивыми, чем *Hylocomiadelphus* (рис.6.19; рис. 6.24). Оба вида снижают своё покрытие при угле наклона больше  $38^\circ$ .



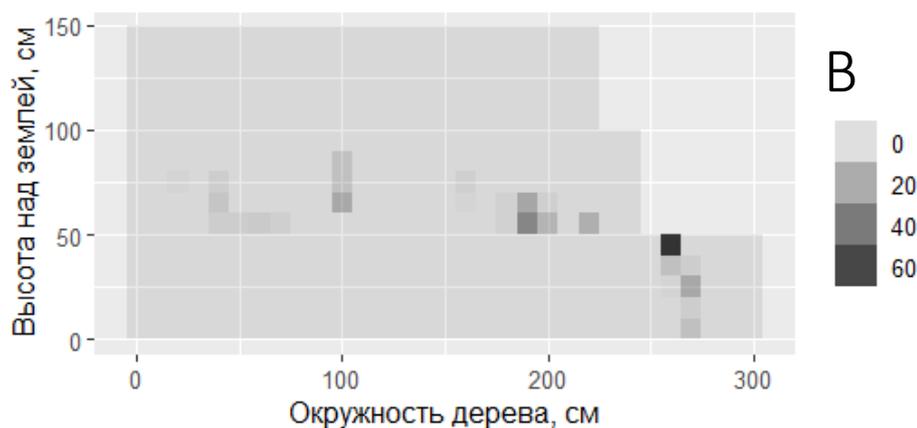


Рисунок 6.31. Распределение проективного покрытия видов на стволе большой осины. (А–*Plagiomnium cuspidatum*, В – *Pseudoamblystegium subtile*)

Рассмотренные выше виды являются типичными участниками эпифитного сообщества в условиях средней тайги. Они произрастают в наиболее влажной зоне ствола — у его основания. Выше по стволу, где условия становятся более ксерофитными, встречаются более засухоустойчивые виды. Как правило, это узкая прослойка представителей родов *Cladonia* и *Dicranum*. При определённых условиях эта зона может расширяться, создавая пространство для большего числа ксерофитных видов. На рассматриваемом дереве сформировались именно такие условия.

Схожесть экологических реакций родов *Lobaria*, *Cladonia*, *Dicranum*, *Peltigera* и *Nephroma* также проявляется в их пространственном распределении. Эти виды растут в одной зоне (рис. 6.27), примерно в одном метре над землёй, с хорошо освещаемой стороны. Эта часть характеризуется низкими значениями радиуса кроны и высокой сквозистостью.

У крупного дерева представители рода *Dicranum* (три вида) распределяются по стволу, занимая одну общую область (рис. 6.32). Здесь наблюдается своеобразная «тонкая настройка» сообщества: зона рода разделяется на участки, занятые отдельными видами с разными диапазонами экологических амплитуд. Это подтверждается графиками изменения покрытия видов в зависимости от угла наклона (рис. 6.33).

Для *Dicranum scoparium*, занимающего большую площадь коры, характерен широкий диапазон углов наклона, при которых вид произрастает. У *D. montanum* этот диапазон меньше, что отражается в меньшей площади произрастания. Оптимумы видов приходятся на разные значения угла наклона: у *D. scoparium* отмечены два пика (рис. 6.33.А) — при 7–10° и 18–22°; у *D. montanum* — при 10–14° (рис. 6.33.А); *Dicranum polysetum* встречается на участках с углом 14–18° (рис. 6.33.А).

Относительно радиуса кроны оптимумы видов совпадают: пик покрытия наблюдается в диапазоне 3–3,25 м (рис. 6.33.В).

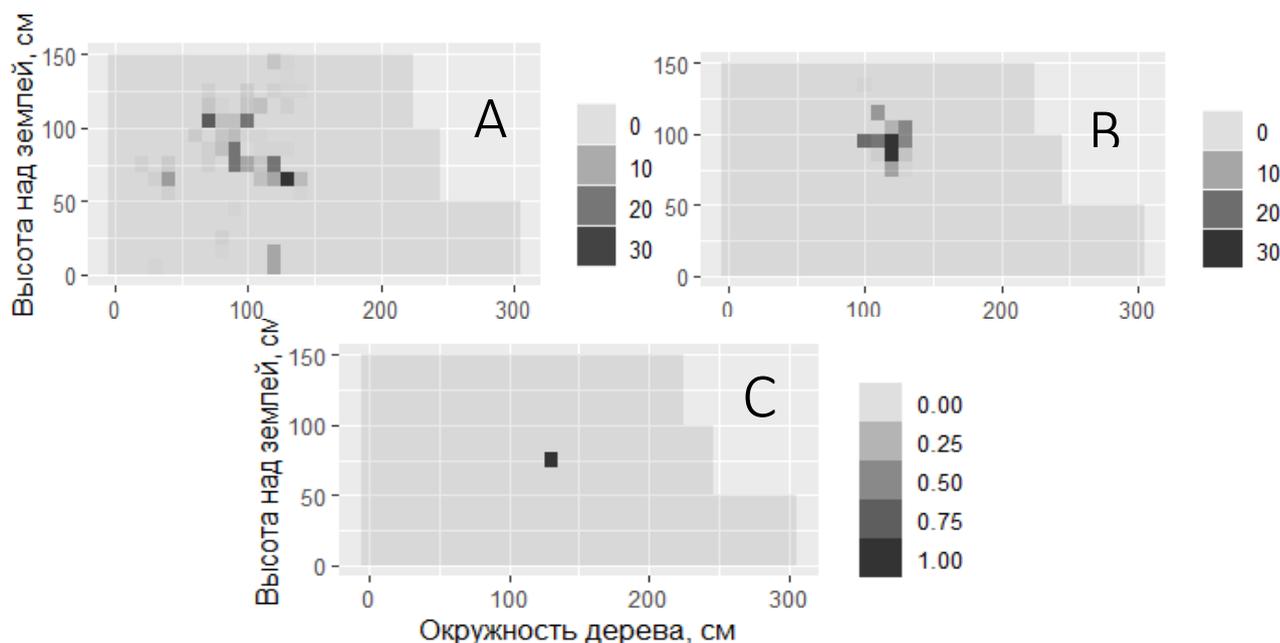


Рисунок 6.32. Распределение проективного покрытия видов на стволе большой осины. (А – *Dicranum scoparium*, В – *Dicranum montanum*, С – *Dicranum polysetum*)

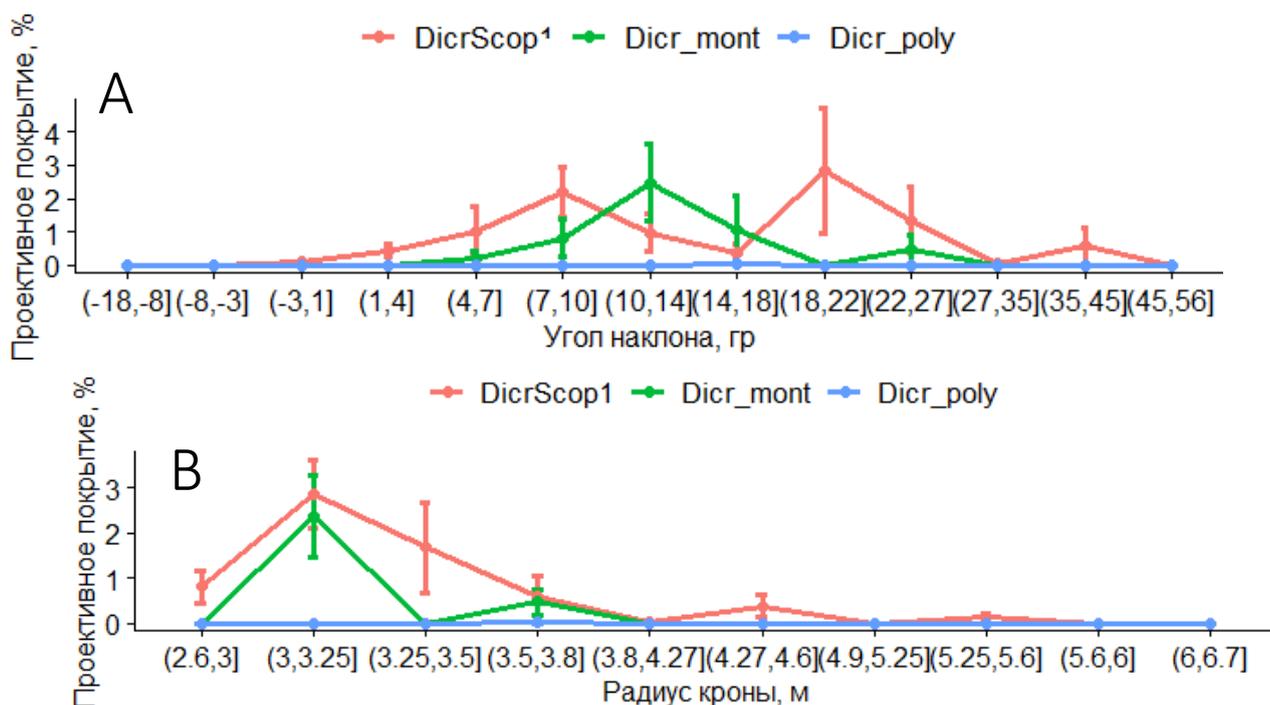


Рисунок 6.33. Изменение характеристик эпифитного сообщества вдоль градиента факторов внешней среды конкретного дерева (А – угла наклона, В – радиуса кроны. На рисунке приняты следующие сокращения: Dicr\_mont – *Dicranum montanum*, DicrScop – *Dicranum scoparium*, Dicr\_poly – *Dicranum polysetum*)

Группу видов, произрастающих в верхней части исследуемой области (эти же виды формируют основную часть эпифитного сообщества в кроне у основания ветвей и сучков), можно разделить на две подгруппы.

Первая подгруппа включает более влаголюбивые виды, которые растут ближе к

основанию ствола и почти всегда фиксируются в описаниях (0–150 см), даже на крупных деревьях. К ним относятся *Pylaisia polyantha*, *Sanionia uncinata* и *Radula complanata*.

Вторая подгруппа состоит из более засухоустойчивых видов, встречающихся выше. Они не всегда отмечаются в описаниях, особенно на молодых деревьях с недостаточно развитым эпифитным сообществом или в засушливых условиях. В эту группу входят *Lewinskya elegans*, *Nyholmiella obtusifolia*, *Ptilidium pulcherrimum*, а также большая группа лишайников (наиболее частые: *Phlyctis argena*, *Hypogymnia physodes*, *Usnea* spp., *Bryoria* spp., *Platismatia glauca* и др.).

Распределение видов по стволу определяется внешними факторами. *Sanionia uncinata* занимает меньшую площадь ствола, чем *Pylaisia polyantha*, и достигает максимального покрытия в более низкой его части (рис. 6.34). Это подтверждается зависимостями от характеристик описания (рис. 6.35): *S. uncinata* имеет большее покрытие при больших углах наклона ствола и радиусе кроны.

*Radula complanata* также произрастает в верхней части исследуемой области, но относительно двух предыдущих видов смещена в сторону. Вместе с отклонениями её распределения от «нормального» по углу наклона и радиусу кроны это может указывать на слабую конкурентоспособность вида. По углу наклона её покрытие сильно смещено влево, а по радиусу кроны в центре предполагаемого пика наблюдается депрессия. Аналогичное понижение сохраняется на объединённом графике по всем деревьям (рис. 6.21), что свидетельствует о закономерности, а не частном случае.

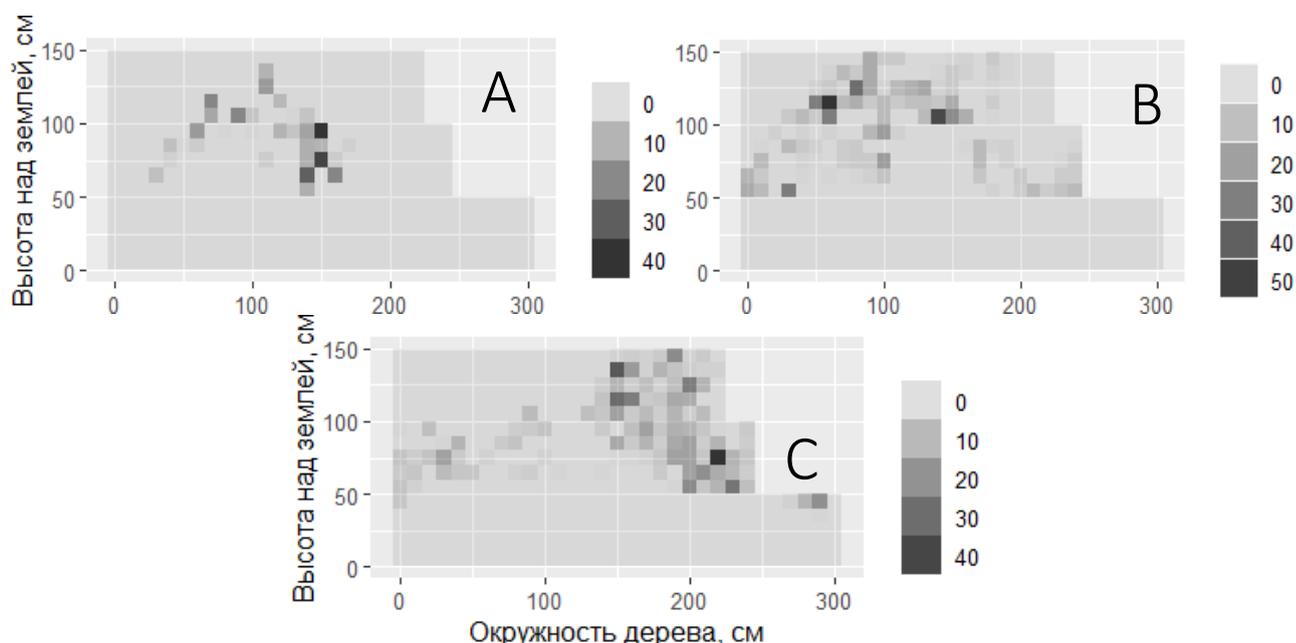


Рисунок 6.34. Распределение проективного покрытия видов на стволе большой ели (А – *Sanionia uncinata*, В – *Pylaisia polyantha*, С – *Radula complanata*).

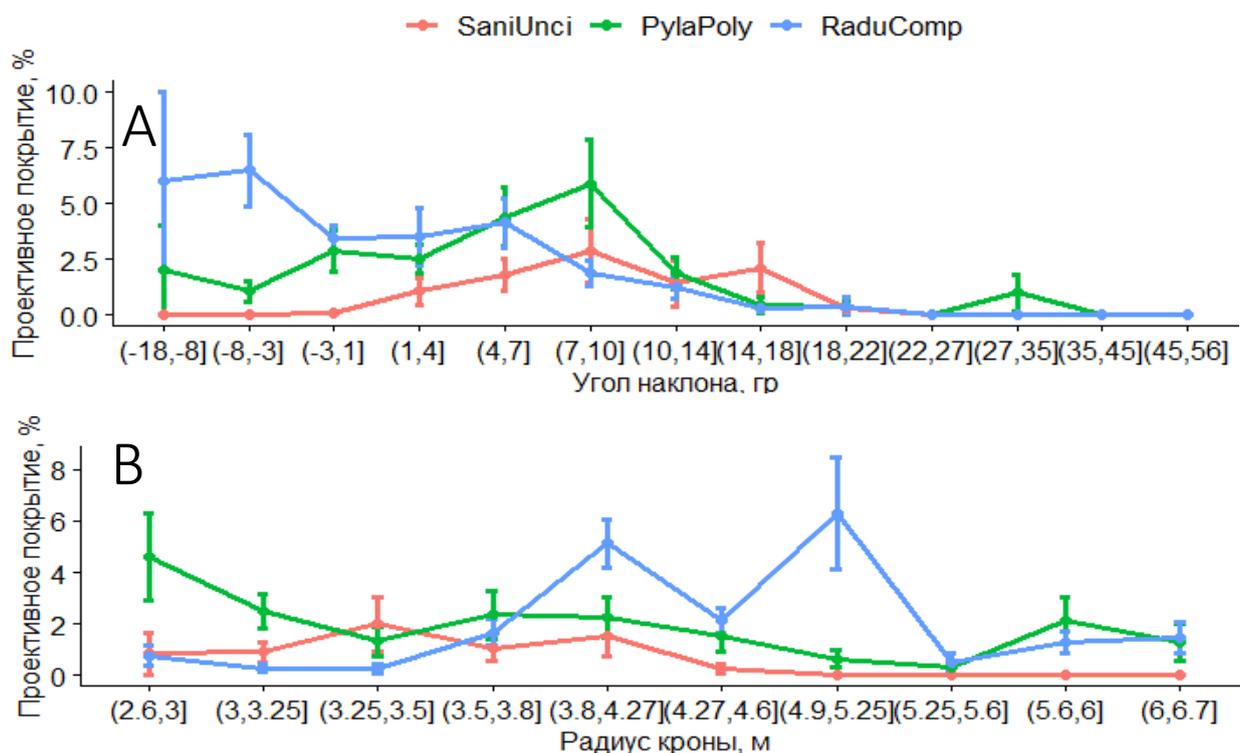


Рисунок 6.35. Изменение характеристик эпифитного сообщества вдоль градиента факторов внешней среды на 1 дереве. (А – угла наклона, В – радиуса кроны. На рисунке приняты следующие сокращения: SaniUnci – *Sanionia uncinata*, PylaPoly – *Pylaisia polyantha*, RaduComp – *Radula complanata*.)

### 6.3.2. Дерево среднего диаметра.

На деревьях среднего диаметра и, как следствие более молодых, чем представленные выше, прослеживаются те же закономерности, которые выявлены на более крупных деревьях. Угол наклона (рис. 6.37.А) и радиус кроны (рис. 6.37.В) так же создают градиент условий, вдоль которого распространено общее покрытие мхов (рис. 6.37.С).

Ординационное пространство, построенное на основании данных по всем средним деревьям представлено на рис. 6.36.

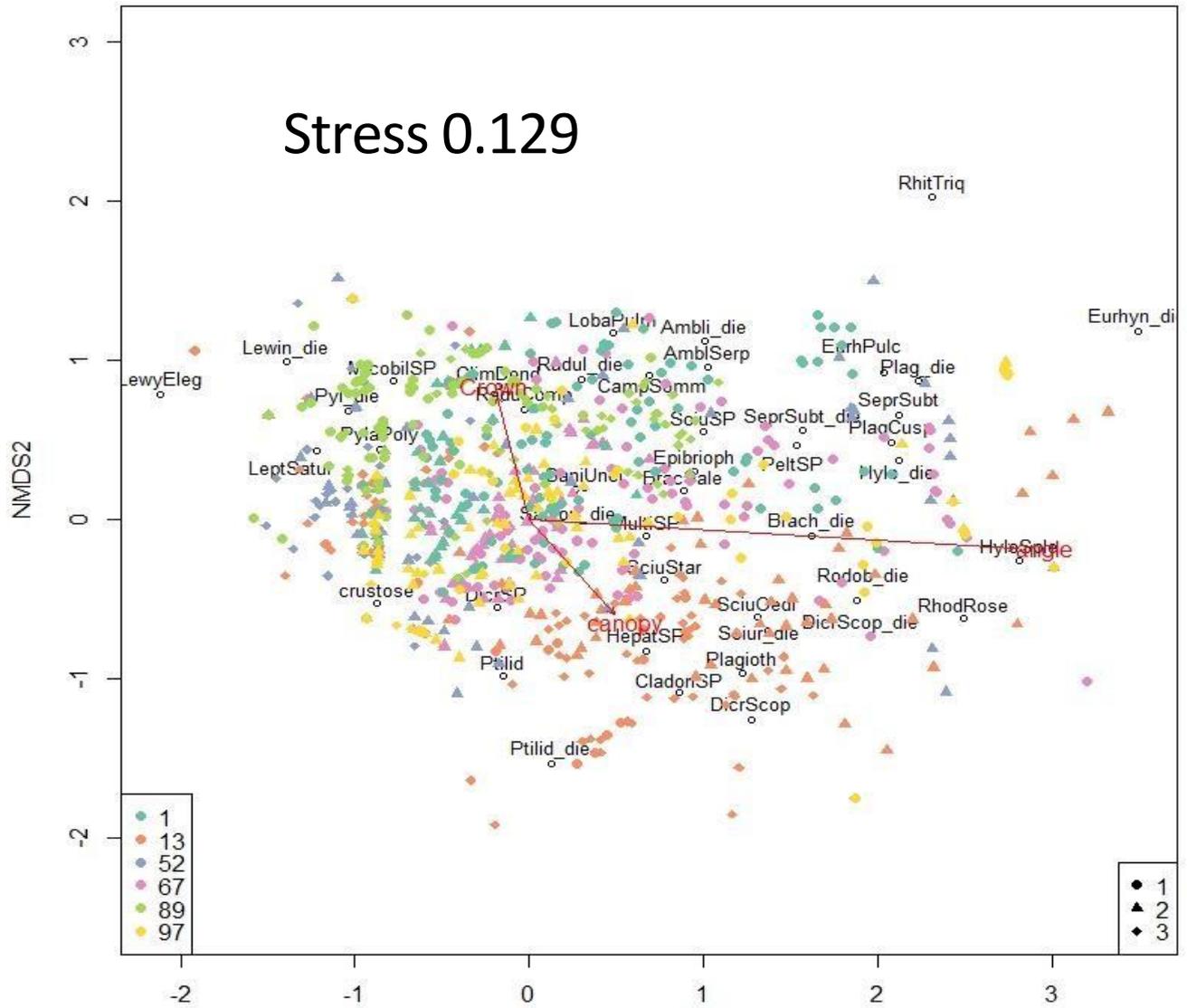


Рисунок. 6.36. Ординационное пространство построено для исследованных средних деревьев осины. Цветом отмечены номера деревьев. Формой высота описания. Круги – высота 0-50 см, треугольники – 50-100 см, ромбы – 100-150 см. Различные деревья – цветом. Сокращения видов приведены на рис. 6.19.

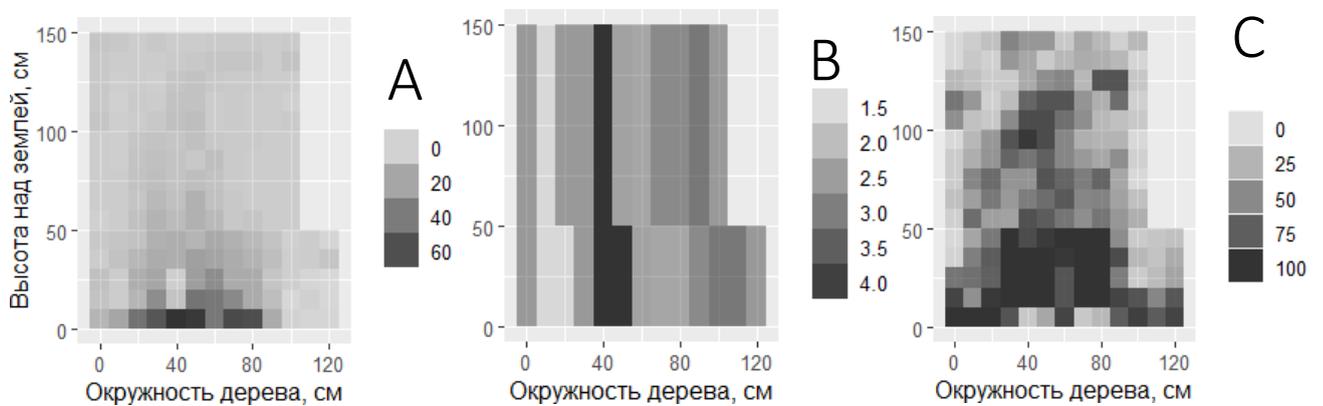


Рисунок 6.37. Распределение угла наклона (А), радиуса кроны (В) и общего покрытия мхов (С) в описаниях на стволе осины среднего диаметра.

У основания ствола в данном случае отсутствует крупный влаголюбивый мох

*Hylocomiadelphus triquetrus*, но сохранены остальные основные участники эпифитного сообщества (рис. 6.38). *Plagiomnium cuspidatum* (рис. 6.38.A) и *Pseudoamblystegium subtile* (рис. 6.38.B) так же растут вокруг куртины крупного мха.

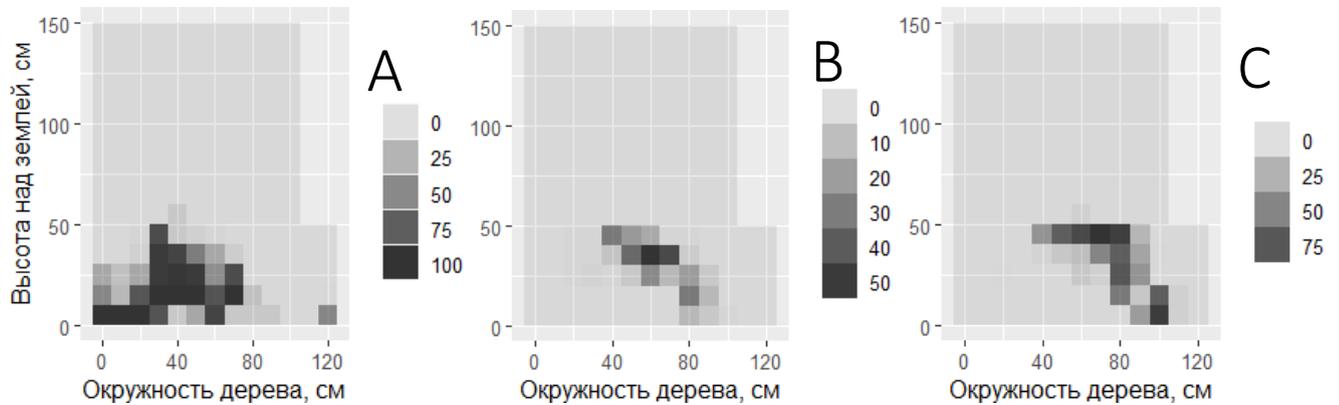


Рисунок 6.38. Распределение проективного покрытия видов на стволе осины среднего диаметра (А – *Hylocomium splendens*, В – *Plagiomnium cuspidatum*, С – *Pseudoamblystegium subtile*).

Группа более ксерофитных видов представлена на данном дереве видами *Dicranum scoparium* (рис. 6.39.A), *Cladonia* spp. (рис. 6.39.B) и *Peltigera* spp. (рис. 6.39.C). Эти виды демонстрируют пространственную приуроченность (примечание, на графике видимая дальность обманчива т.к. дерево в сечении круглое, а на графике развертка, в качестве доказательства, график где север юг поменяны местами (рис. 6.39.D))

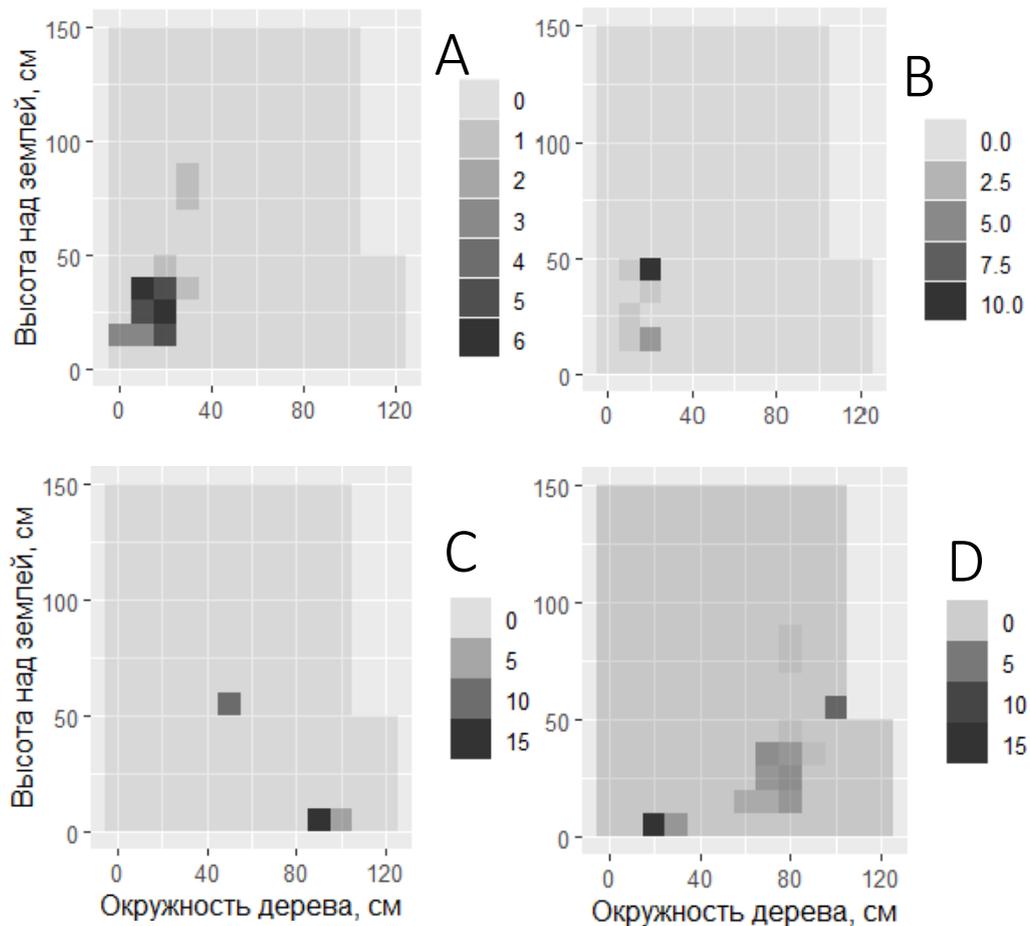


Рисунок 6.39. Распределение проективного покрытия видов на стволе осины среднего диаметра (А – *Dicranum scoparium*, В – *Cladonia* spp., С – *Peltigera* spp., D – *Dicranum* + *Peltigera*)

Группа средних по размеру видов, тяготеющих к верхней части эпифитного сообщества, *Radula complanata*, *Pylaisia polyantha* и *Sanionia uncinata* расположились следующим образом: покрытие *Radula complanata* имеет относительно куполообразную форму, что соответствует силе влияния фактора (рис. 6.40) и может, таким образом, указывать на доминирование (содоминирование) вида в определенной зоне ствола. Данное предположение косвенно подтверждается графиком зависимости проективного покрытия от радиуса кроны, где покрытие данного вида не имеет явных депрессий (рис. 6.41 В).

*Sanionia uncinata* имеет довольно обширный ареал на стволе дерева, в нижней части которого так же прослеживается куполообразная структура, что так же может указывать на устойчивое положение данного вида в эпифитном сообществе. Данный вид так же встречается на высоте более одного метра и имеет уже не столь выраженную структуру куртины. Это может являться следствием простого отсутствия конкуренции и смыкания эпифитного покрова, где каждый вид произрастает без контакта с другими, либо быть следствием внутренней динамики

эпифитного сообщества, о которой будет сказано в главе 7. *Pylaisia polyantha* имеет довольно рассеянный паттерн на стволе, занимая зоны с прорывами эпифитного покрова. Так же относительно угла наклона на графике (рис. 6.40 А.) видно, что данный вид по всей видимости находится на границе своего оптимума в условиях дерева среднего диаметра.

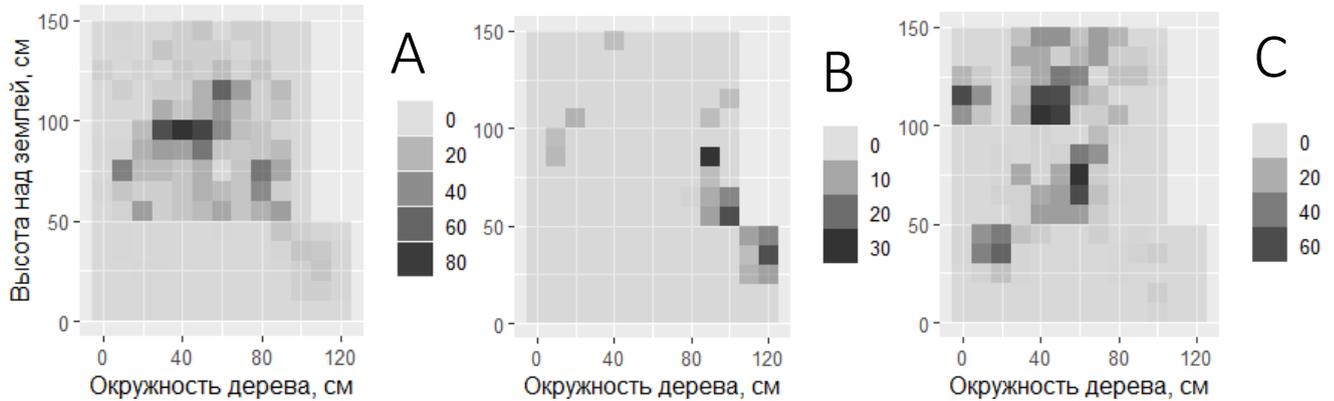


Рисунок 6.40. Распределение проективного покрытия видов на стволе осины среднего диаметра (А – *Radula complanata*, В – *Pylaisia polyantha*, С – *Sanionia uncinata*).

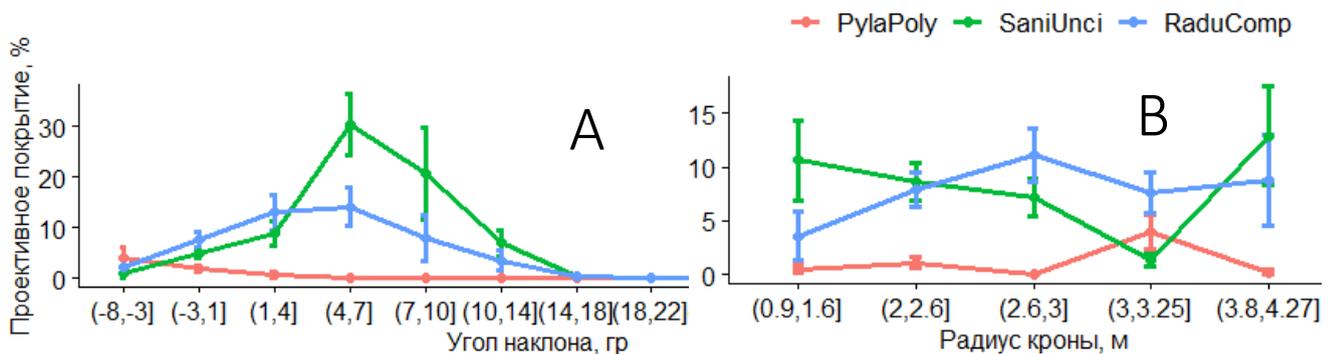


Рисунок 6.41. Изменение характеристик эпифитного сообщества вдоль градиента факторов внешней среды на одном дереве. А – угла наклона, В – радиуса кроны. На рисунке приняты следующие сокращения: SaniUnci – *Sanionia uncinata*, PylaPoly – *Pylaisia polyantha*, RaduComp – *Radula complanata*.

Уже ранее упоминавшаяся «тонкая настройка» на примере представителей рода *Dicranum* обнаружена и на представителях рода *Sciurohynum* (рис. 6.42.). Итоговое распределение рода на стволе дерева повторяет уже упоминающуюся форму купола (рис. 6.42.А.), но с небольшим прорывом в нижней левой части графика. График встречаемости относительно угла наклона по всем деревьям (рис. 6.43.А.) наглядно показывает, как виды распределяются по градиенту фактора, формируя подобие нормального распределения. Что может говорить о том, что в данном случае представители рода *Sciurohynum* одну фитоценологическую функцию. Относительно же радиуса кроны (рис. 6.43.В.) такой картины нет и виды последовательно распределены вдоль всего значения фактора

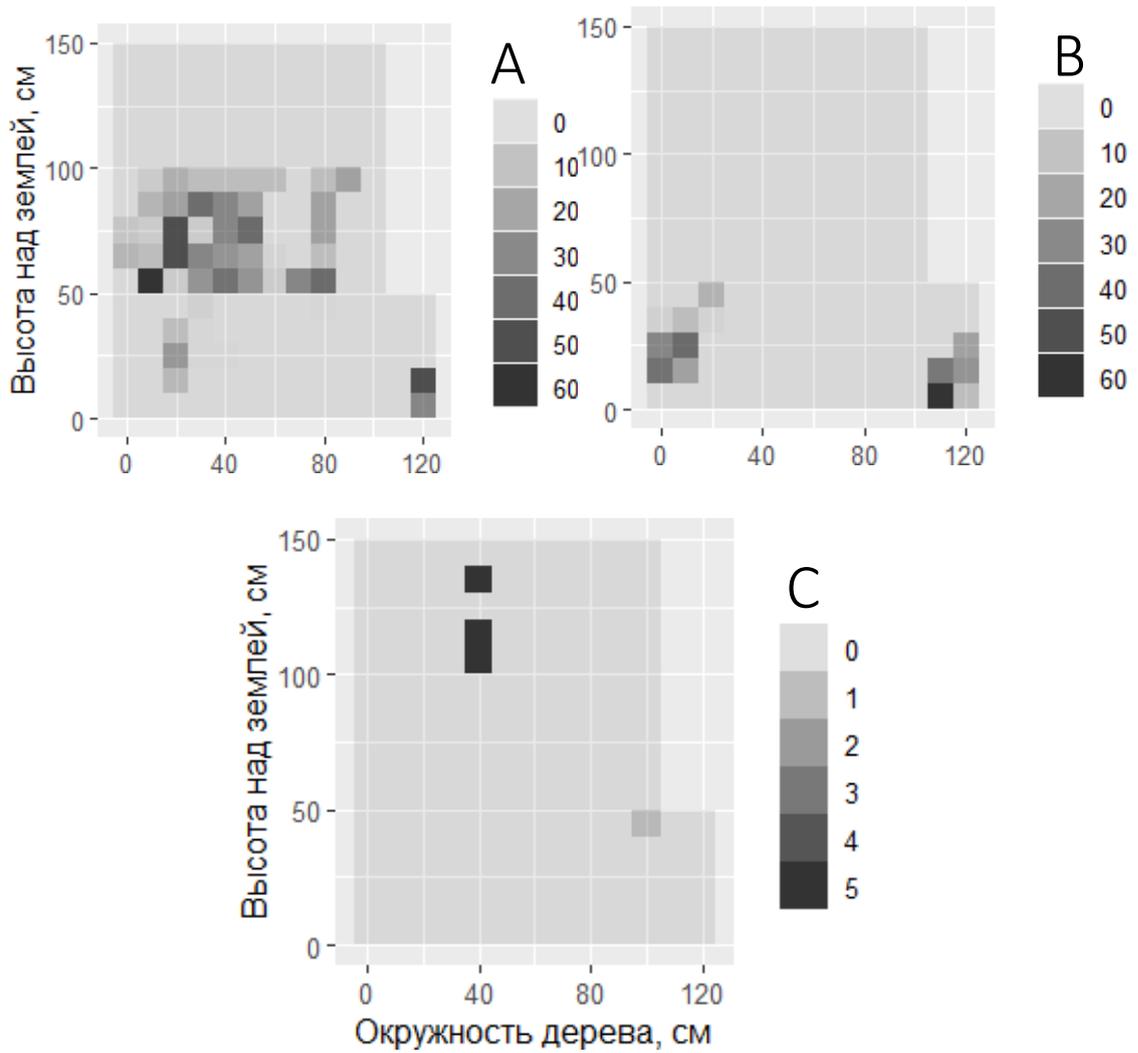


Рисунок 6.42. Распределение покрытия разных видов (А – *Sciurohypnum starkei*, В – *Sciurohypnum oedipodium*, С – *Sciurohypnum* sp.)

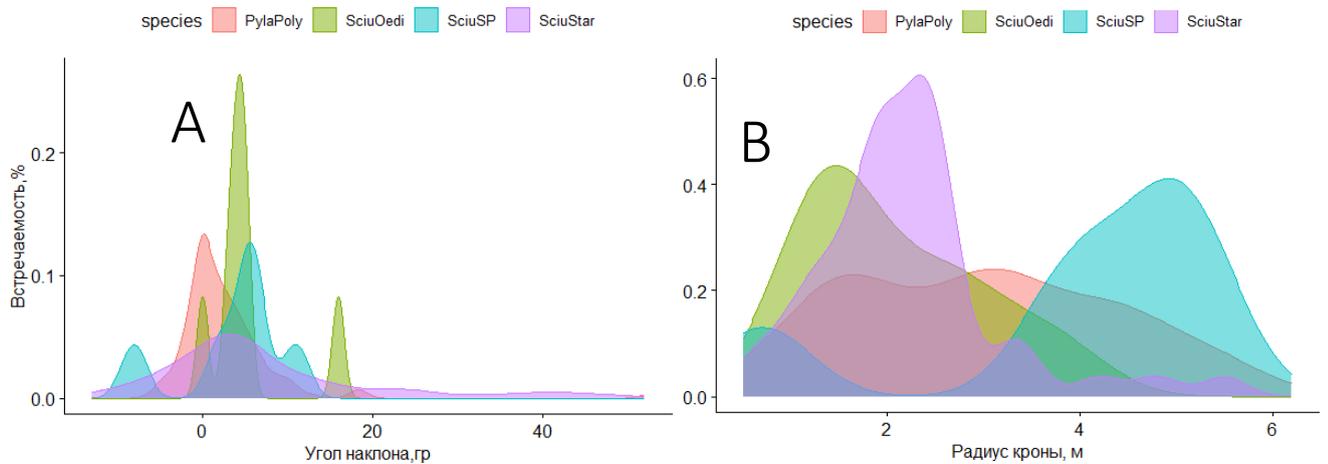


Рис.6.43. Изменение встречаемости видов вдоль градиента факторов внешней среды на одном дереве (А – угла наклона, В – радиуса кроны. На рисунке приняты следующие сокращения: PylaPoly – *Pylaisia polyantha*, SciUstar – *Sciurohypnum starkei*, SciUsp – *Sciurohypnum* sp., SciUOedi – *Sciurohypnum oedipodium*)

*Sciurohypnum oedipodium* крупнее *Sciurohypnum starkei* и в данном случае растёт ниже на стволе, что делает его более влаголюбивым, что подтверждается распределением данных видов относительно угла наклона (рис. 6.44.A). Покрытие всех представителей рода как относительно угла наклона (рис. 6.44.A), так и радиуса кроны (рис. 6.44.B) выглядит более выравненным, чем у отдельных представителей, что так же подтверждает предположение о тонкой настройке эпифитного сообщества и подтверждает справедливость принципа «плотной упаковки» экологических ниш Мак-Артура (дифференциации экологических ниш): «Виды, объединённые в сообщество (экосистему), стремятся использовать все возможности для существования, представляемые средой и биотическим окружением, и максимизировать продуктивность в конкретном биотопе.»

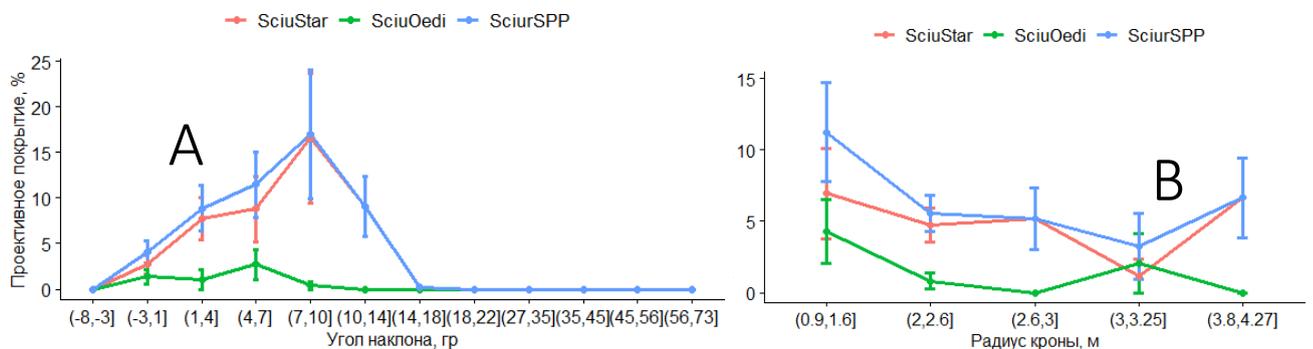


Рисунок 6.44. Зависимость от угла наклона (A) и радиуса кроны (B) разных видов *Sciurohypnum* spp. (на рисунке приняты следующие сокращения: SciUStar – *Sciurohypnum starkei*, SciUOedi – *Sciurohypnum oedipodium*, SciUoSPP – *Sciurohypnum starkei* + *Sciurohypnum oedipodium*).

В подтверждение засушливости условий на данном стволе, выступает тот факт, что в границах описания на довольно большой площади произрастают такие виды как *Lewinskya elegans* и *Leptogium* sp. (рис.6.45.). Распределение видов на стволе служит очередным доказательством четкой приуроченности видов к градиенту условий, который формируется на стволе.

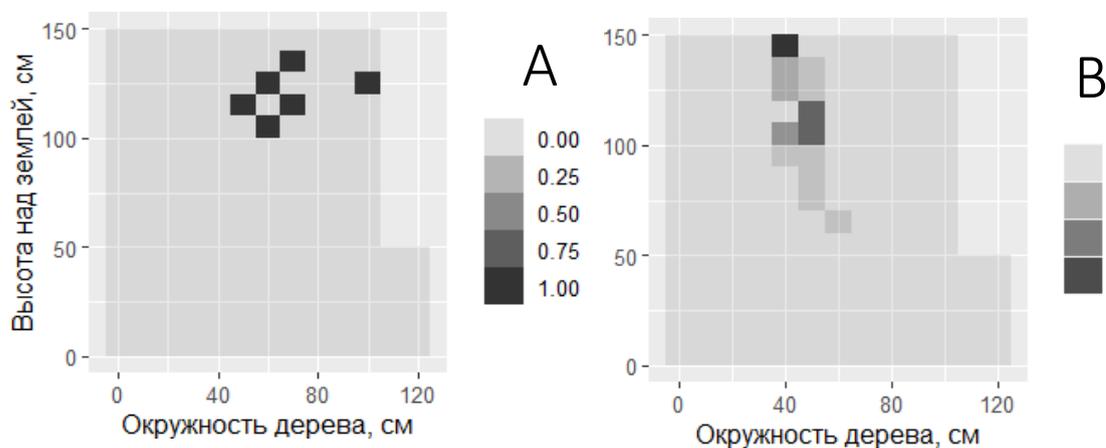


Рисунок 6.45. Распределение покрытия разных видов на дереве: А – *Lewinskya elegans*, В

– *Leptogium* sp.).

### 6.3.3. Дерево малого диаметра

Деревья малого диаметра были описаны в окрестностях деревни Падозеро в осинике возрастом 35 лет, сформированном на месте рубки. Ординационное пространство, построенное на основании данных по всем деревьям малого диаметра представлено на рис.6.46.

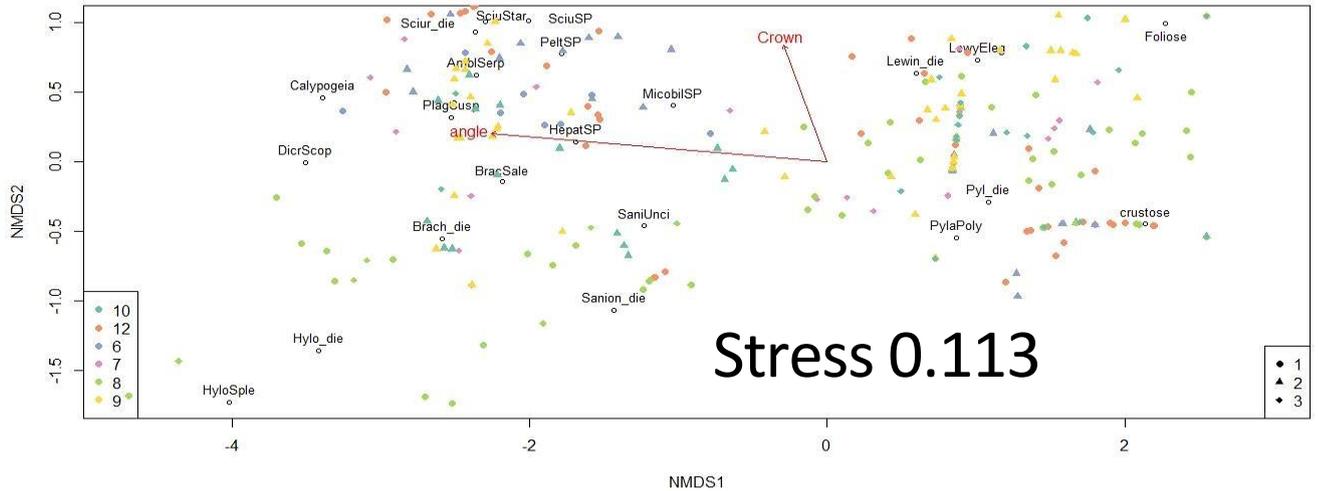


Рисунок. 6.46. Ординационное пространство построено для всех маленьких деревьев осины. Цветом отмечены номера деревьев. Формой высота описания. Круги – высота 0-50см, треугольники – 50-100 см, ромбы – 100-150 см.

Здесь наблюдаются первые этапы формирования эпифитного сообщества. Распределение характеристик представлено рисунке 6.47. В основании ствола произрастает наиболее крупный из группы средних по размеру бокоплодных мхов *Brachythecium salebrosum*. Дополняет его в данной зоне *Sciurihypnum starkei* и *Sanionia uncinata*

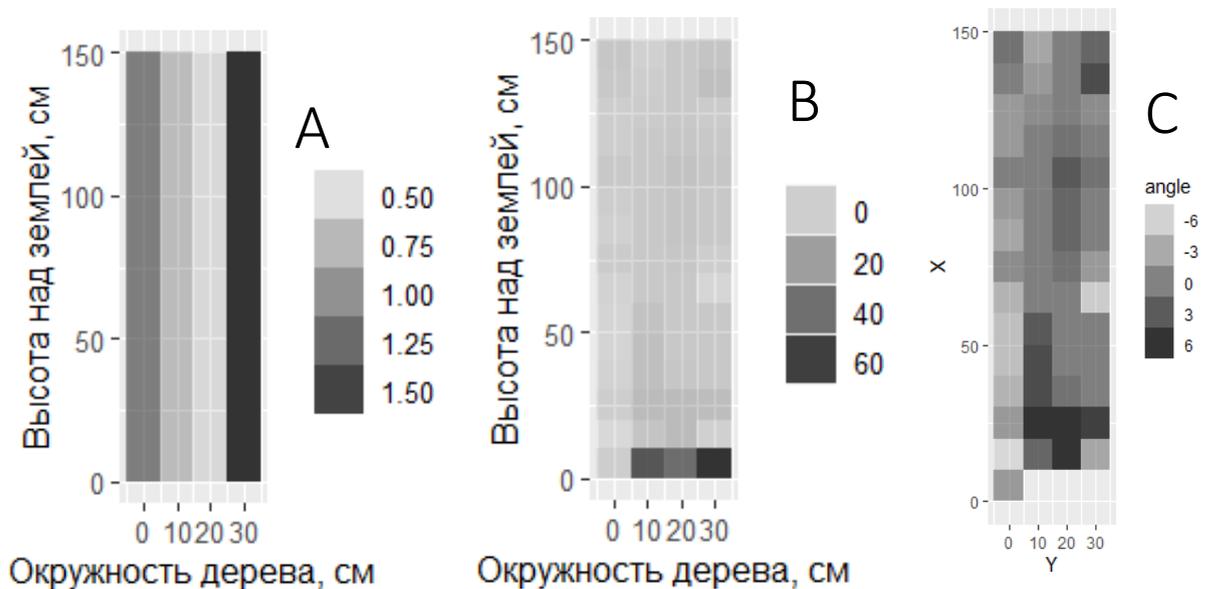


Рисунок 6.47. Распределение внешних факторов на стволе молодой осины: А – радиус кроны, В – центру угол наклона, С – угол наклона без описаний с большим углом наклона и

изменной шкалой градации)

Общее покрытие мхов на молодых деревьях в силу возраста и внешних факторов находится на начальных этапах формирования. На графике распределения общего покрытия мхов четко видно три области, занимаемые разными группами видов. В самом низу находятся относительно крупные (для данного дерева) (рис. 6.48 В,С,Д) виды, слагающие группу наиболее влаголюбивых видов. Вторая зона и третья зоны – это куртины *Pylasia polyantha* и *Lewinskya elegans* (рис. 6.8 Е,Ф), формируемые на естественных выступах ствола (старых сучках и т.д.).

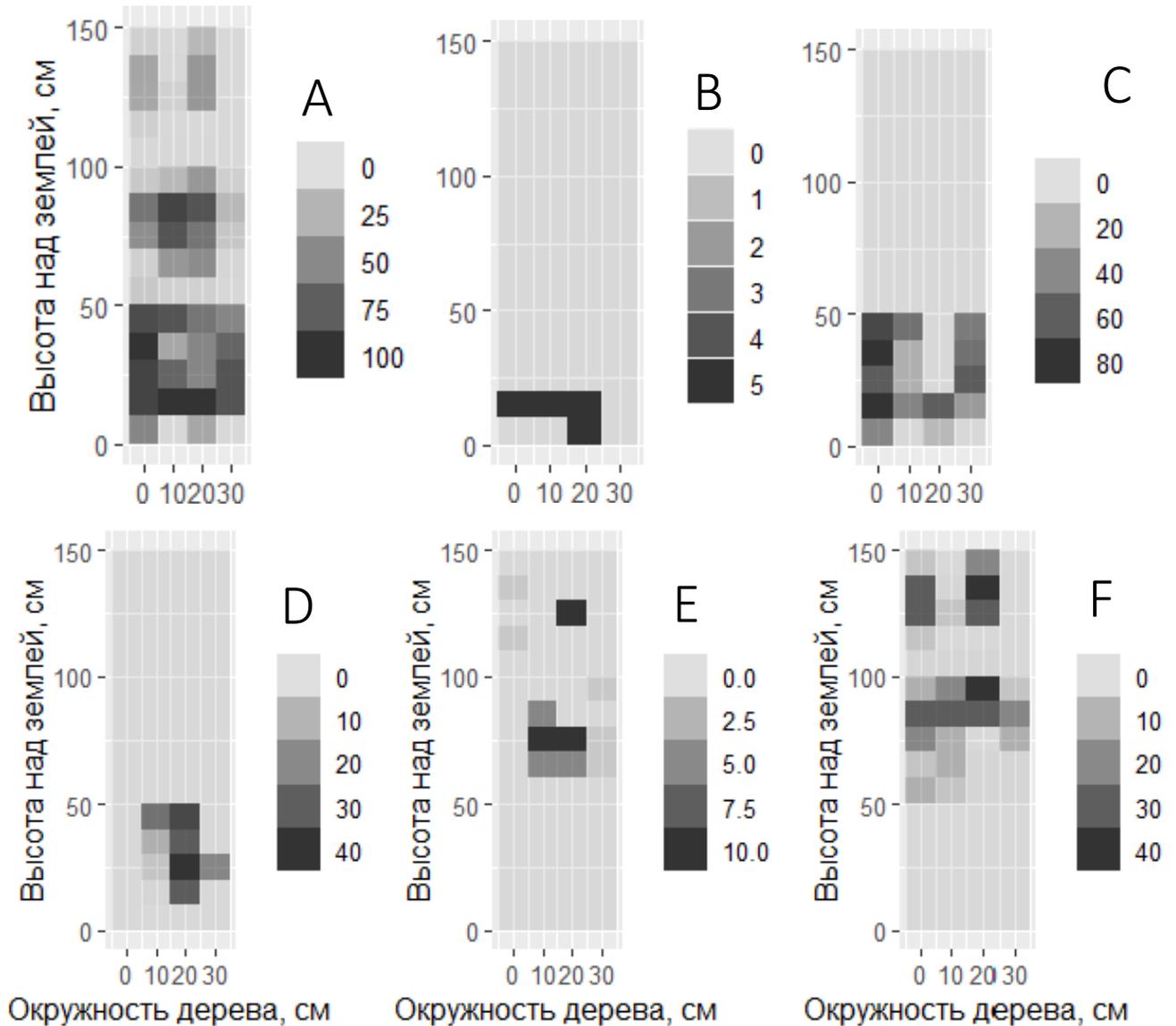


Рисунок 6.48. Распределения на стволе дерева молодой осины: А – общее покрытие мхов, В – *Brachythecium salebrosum*, С – *Sciurohypnum starkei*, Д – *Sanionia uncinata*, Е – *Lewinskya elegans*, F – *Pylasia polyantha*).

#### 6.3.4. Распределение числа видов в описаниях на стволе дерева *Populus tremula*

Примечательно распределение числа видов на стволе дерева, где между зоной крупных

влаголюбивых видов, произрастающих у основания ствола, и мелких, весьма засухоустойчивых видов, проходит линия повышенного видового разнообразия. Исследуя структуру деревьев разного возраста можно проследить процесс её формирования. На графике (рис. 6.49.) представлены карты распределения числа видов мохообразных на шести деревьях разного диаметра по два на каждую группу диаметров. Отчётливо видны полосы повышенного видового разнообразия на больших деревьях (рис. 6.49 С, F), расположенные в средней (по высоте) части эпифитного сообщества (той его части в которой доминируют мхи). На деревьях среднего диаметра (рис. 6.49 В, Е) полосы повышенного видового разнообразия менее заметны и расположены ниже по стволу. На деревьях малого диаметра (рис. 6.49 А, D), где эпифитное сообщество находится на начальных этапах формирования, описания с наибольшим числом видов расположены у самого основания ствола.

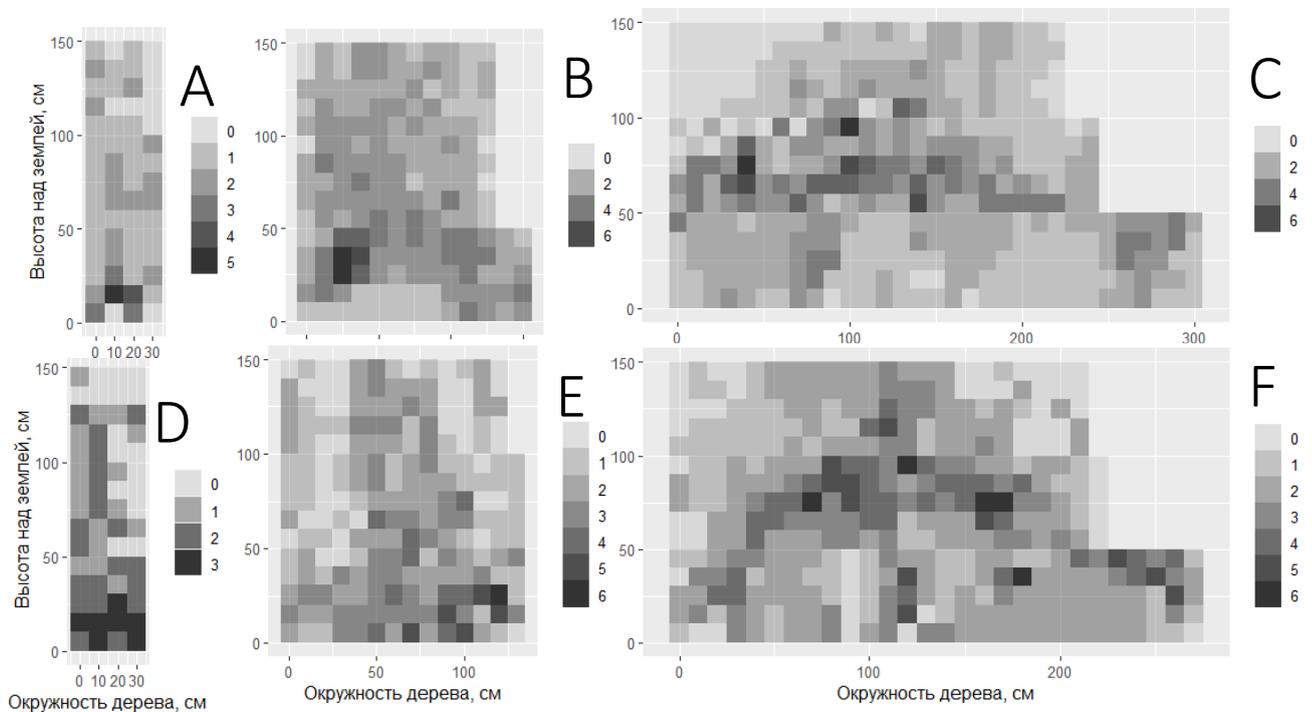


Рисунок 6.49. Число видов мхов на стволах осин разного диаметра. (А, D – деревья маленького диаметра, В, Е – деревья среднего диаметра, С, F – деревья большого диаметра)

Независимо от возраста дерева и диаметра его ствола виды распределяются на градиенте фактора увлажнения, который в свою очередь определяется радиусом собирающей кроны осины, углом наклона ствола, стороной света.

Таким образом, с увеличением диаметра ствола, т.е. с увеличением возраста *Populus tremula* происходит формирование особой структуры мохового обрастания с зоной максимального видового разнообразия в средней – переходной от наиболее влажной (приземной) зоны к наиболее сухой зоне, где обитают накипные лишайники родов *Phlyctis*, *Ochrolechia* и многие другие. На полутора–двух метрах ствола осины мы наблюдаем смену доминирования видов и

изменение структуры сообщества на градиенте влажности, а также повышенное видовое разнообразие, свойственное экотонным зонам.

#### 6.4. Особые случаи эпифитных сообществ

Выше были описаны варианты типичного эпифитного сообщества осины. Варьирование всевозможных факторов в пределах нормы вносит коррективы в строение, но не изменяет «скелет» структуры. Так, наличие в лесном сообществе источника водяных паров (ручей, небольшой водоем и т.д.) позитивно сказывается на развитии эпифитного сообщества, например, нередко можно встретить влаголюбивый вид *Hylocomiadelphus triquetrus* на деревьях молодого возраста вблизи лесных луж, и просто пониженных участков с повышенной влажностью. Повышенная инсоляция, напротив, может привести к деградации эпифитного сообщества и/или замене части видов, при условии наличия диаспор. Например, все деревья, на которых был описан *Thidium recognitum*, произрастали на хорошо освещенных местах, будь то берег озера, стена леса возле вырубki или опушка и т.д., и, по всей видимости, этот вид заменял собой более влаголюбивый (по сравнению с *Thidium recognitum*) *Hylocomium splendens*.

Но крайне редко встречаются «экзотические» варианты, когда большое или всё пространство ствола занимает какой-то один, крайне специфический вид. За время изучения эпифитного сообщества с 2013 по 2022 года было обнаружено буквально несколько случаев, и всего два вида мха, размещение которых выбивалось из общей картины. Первый – это *Fissidens adianthoides*. В Заозерском заказнике была обнаружена группа из нескольких рядом расположенных осин, эпифитный покров которых от самого основания и до 50–70 см высоты был полностью сложен этим видом, который так же произрастал на других субстратах рядом с деревьями.

В 2021 г., в районе д. Вилги в местообитании с большим количеством тонкомерной рябины и разнотравьем в напочвенном покрове на группе осин, большого диаметра, были сформированы специфические эпифитные сообщества. Так, на нескольких из деревьев большая куртина *Climacium dendroides* полностью опоясывала ствол дерева и выше по стволу, мхи практически отсутствовали (рис. 6.49.А). В целом, нахождение этого вида само по себе не большая редкость, изредка он встречается в эпифитном сообществе в качестве сопутствующего вида, но подобная степень развития с практически полным отсутствием мхов выше, делает этот случай уникальным. Причина подобного явления до конца не ясна. Можно лишь сделать предположение, что на первых этапах формирования эпифитного сообщества *Climacium dendroides* поселился у основания ствола и создал «преграду» для заселения на стволе других видов из напочвенного покрова. Вторая версия заключается в том, что большое количество

лиственных пород в древостое опадающей листвой подавили развитие мохообразных в напочвенном покрове, что привело к снижению количества диаспор других видов (*Hylocomiadelphus triquetrus*, *Hylocomium splendens*). Недостаток диаспор более привычных видов мог быть следствием строения древостоя, так как данные деревья окружены порослью рябины (рис. 6.50 В.Д.) и ближайшие крупные деревья (береза, ель) произрастают на некотором удалении. Можно ли говорить, что популяции эпифитов имеют метапопуляционную структуру (Hanski, Ovaskainen, 2000) и является ли большое расстояние между деревьями «матриком с повышенной смертностью», все это задачи для будущих исследований. Так же на рядом стоящем дереве, большое пространство ствола занимал *Plagiomnium cuspidatum*, а этот вид является чуть ли не обязательным участником эпифитного сообщества и встречается практически на каждом дереве с большим диаметром в условиях средней тайги. Он, как правило, занимает прослойку между *Hylocomiadelphus triquetrus* и вышепроизрастающими видами и если условия недостаточны для развития, то *Plagiomnium cuspidatum* растет небольшой группой между почвой и другими видами, и крайне редко, как в данном примере, занимает обширную область (рис. 6.49 С).





Рисунок 6.50. Пример «особого» эпифитного сообщества, на рядом стоящих деревьях, А,В эпифитное сообщество с преобладанием *Climacium dendroides*, С, D. эпифитное сообщество с преобладанием *Plagiomnium cuspidatum*.

#### 6.4.1. Сильно наклонённое дерево *Populus tremula*.

Наиболее часто встречающийся вариант из тех, что «выбиваются» из общей картины, представлены сильно наклонёнными деревьями осины (рис. 6.51). На таких деревьях участок эпифитного сообщества, сложенный ксерофитными видами, в основном *Cladonia* spp., *Dicranum* spp. и добавляющейся к ним при наличии диаспор *Lobaria pulmonaria*, растянут в пространстве и занимает большую площадь ствола. Это приводит эпифитное сообщество сильно наклонённых стволов осин к внешнему сходству с эпифитными сообществами березы и ели, которые так же характеризуются большим процентом участия *Cladonia* spp. и *Dicranum* spp.



Рисунок 6.51. Пример эпифитного сообщества наклонённого дерева осины.

Подобные деревья с сильным, относительно нормы, наклоном встречаются на краю открытых пространств таким образом, что ствол наклонен от открытого пространства, а крона – в сторону открытого пространства. Это легко объясняется тем фактом, что крона дерева благодаря положительному фототропизму растёт в сторону света, а ствол в силу гравитации для поддержания кроны отклоняется в противоположную сторону. На таких деревьях, как правило, сильнее инсоляция в силу большей сквозистости. На графиках распределения характеристик отчётливо виден контраст между разными экспозициями дерева: радиус кроны (рис. 6.52 В.) сильно смещён на север, север-северо-восток, сомкнутость крон так же ниже в этой области (рис. 6.52.С.), но в самом центре данной области выше из-за затенения крупными ветвями дерева.

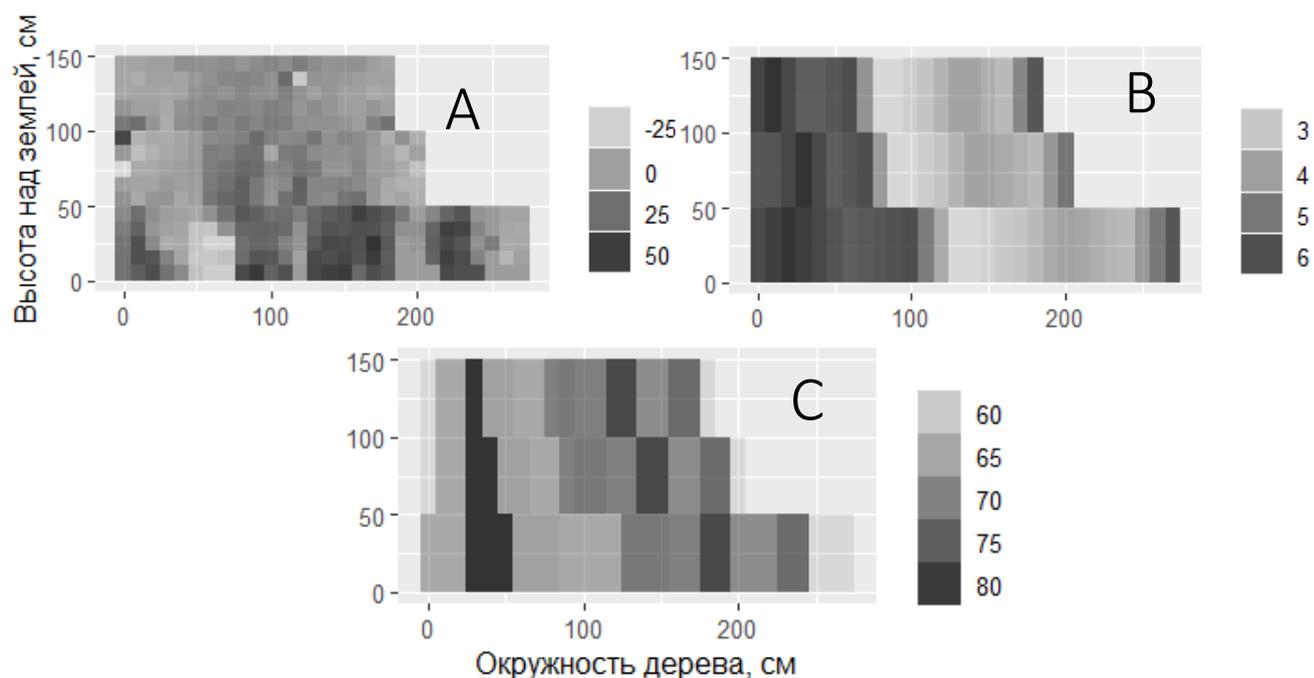


Рисунок 6.52. Распределение характеристик дерева в описаниях. А– угол наклона, В – радиус кроны, С – сомкнутость крон.

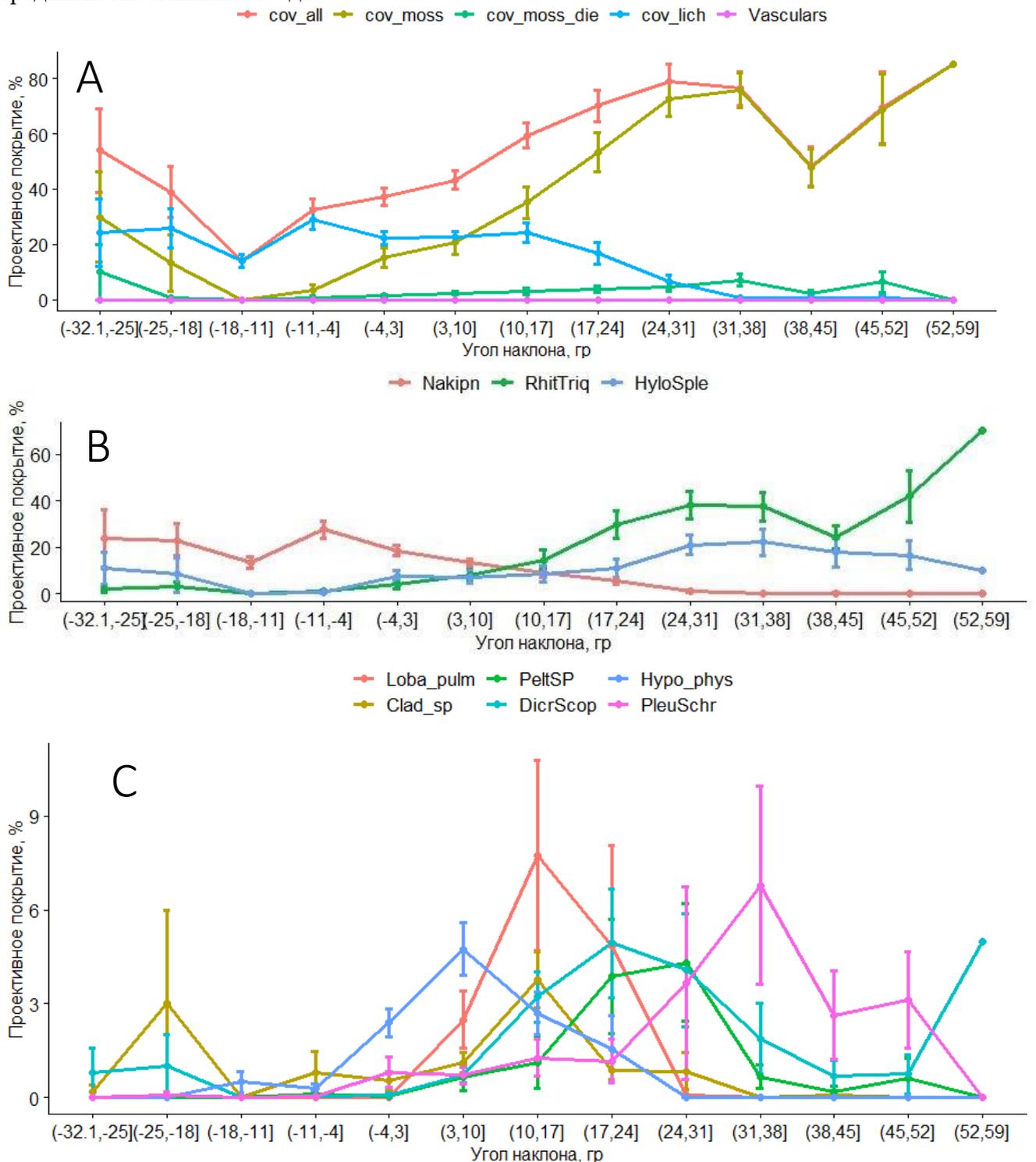
Данные по температуре и влажности (таблица 6.4.) так же подтверждают резкий контраст условий местообитания на разных сторонах дерева. У основания ствола с северной стороны минимальная влажность опускалась до 62 %, в то время как на высоте 150 см с южной стороны – 15%. Максимальная разница по средним значениям температуры в этих же местообитаниях достигала 4,4 °С, а по максимальным – 22 °С, что гораздо больше, чем на дереве с нормальным наклоном ствола.

Табл.6.4. Средние значения температуры и влажности на наклонённом дереве за период с 6 июня по 11 июля 2022 года.

		Северная сторона			Южная сторона		
		Высота регистрации					
Характеристика	Знач.	10	75	150	10	75	150
Влажность	мин	62,1	38,1	30,3	23,4	24,4	15,0
	макс	100	100	100	100	94,9	100
	среднее	95,8	86,6	77,7	83,7	75,3	70,7
Температура	мин	5,6	7,1	6,6	7,6	6,5	7,0
	макс	22,6	32,1	31,6	32,1	33,1	44,5
	среднее	14,0	16,6	16,9	16,6	17,2	18,4

В целом изменение проективного покрытия видов в зависимости от угла наклона (рис. 6.53.) на стволе наклонённого дерева схожи с таковыми по общей выборке (рис. 6.21; 6.24; 6.26)

но при этом изменён процент покрытия групп видов. Если в общей выборке проективное покрытие *Plagiomnium cuspidatum*, *Radula complanata*, *Sanionia uncinata* и *Pylaisia polyantha* выше, чем у группы *Dicranum* spp., *Cladonia* spp. и другие, то в данном случае более влаголюбивые *P. cuspidatum*, *R. complanata*, *S. uncinata* и *P. polyantha* имеют гораздо меньший процент покрытия (рис. 6.53 D.) максимальные покрытия в среднем для данной группы варьируют от 0,5 до 1,5%, а *Dicranum* spp., *Cladonia* spp. – на порядок больший (рис. 6.53.C.) со средними значениями от 3 до 7 %.



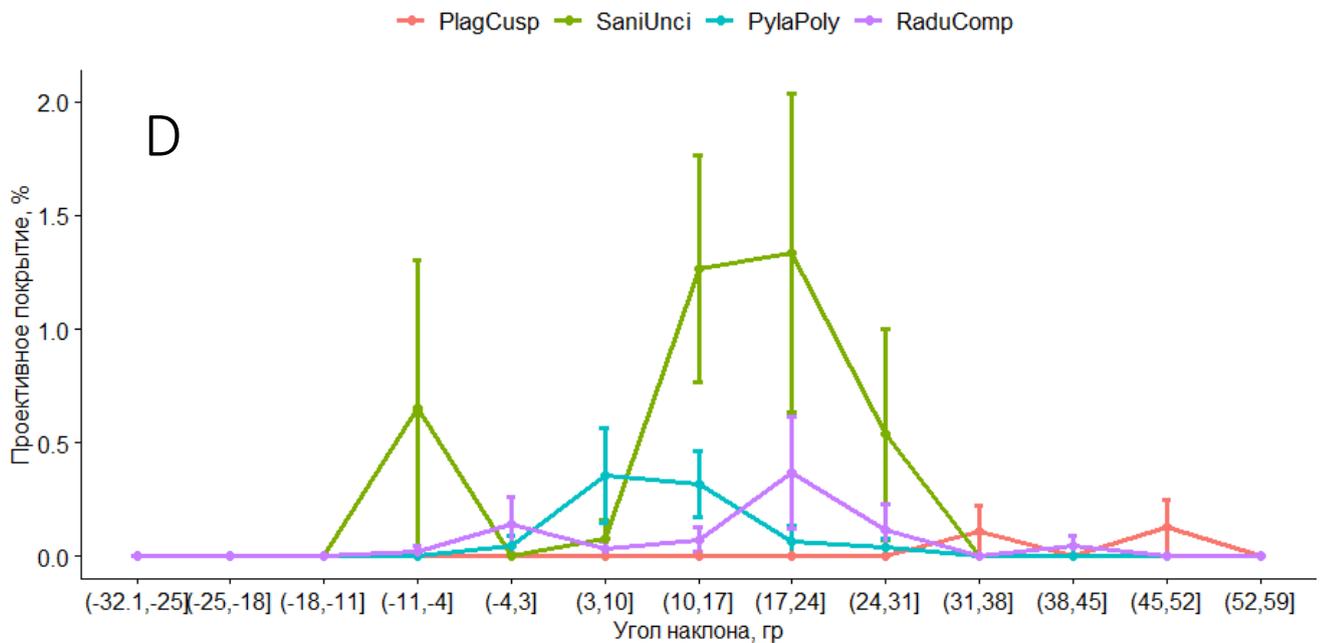


Рисунок 6.53. Изменение проективного покрытия видов и групп видов эпифитного сообщества в зависимости от угла наклона на стволе сильно наклонённого дерева осины, на рисунке приняты следующие сокращения: SaniUnci – *Sanionia uncinata*, PylaPoly – *Pylaisia polyantha*, RaduComp – *Radula complanata*. Loba\_pulm – *Lobaria pulmonaria*, Clad\_sp – *Cladonia* spp., DicrScop – *Dicranum scoparium*. Clad\_sp – *Cladonia* spp., Loba\_pulm – *Lobaria pulmonaria*, PeltSP – *Peltigera* spp., PleuSchr – *Pleurozium schreberi*, Hypo\_phys – *Hypogymnia physodes*, Nakipn – накипные лишайники, RhitTriq – *Hylocomiadelphus triquetrus*, HyloSple – *Hylocomium splendens*. cov\_all – общее покрытие эпифитов, cov\_moss\_live – покрытие живых мохообразных, cov\_moss\_die – покрытие мёртвых мохообразных, cov\_lich – покрытие лишайников, Vasculars – покрытие сосудистых растений

Пространственное расположение на подобном дереве, как уже говорилось, стало похоже на таковое на стволах березы и ели в основном за счёт большего участия *Dicranum* spp. и *Cladonia* spp. Но при этом данные изменения не затрагивают нижнюю часть ствола. Виды *Hylocomiadelphus triquetrus* (рис. 6.54 А) и *Hylocomium splendens* (рис. 6.54 В) занимают привычное положение, но инвертированное распределение – если обычно *H. splendens* представлен одной компактной куртиной, а *H. triquetrus* опоясывает ствол, то в данном случае наблюдается обратная ситуация. На мой взгляд это связано с тем фактом, что с северной экспозиции у основания ствола формируются весьма влажные условия, в целом, поверхность данного дерева весьма засушливая (табл. 6.4). В связи с этим *H. triquetrus* занимает небольшое, максимально влажное местообитание, а остальные изменения начинаются выше по стволу, где обычно обильные виды, такие как *Plagiomnium cuspidatum*, *Radula complanata*, *Sanionia uncinata* и *Pylaisia polyantha* угнетены (рис. 6.54.С, D, E, F).

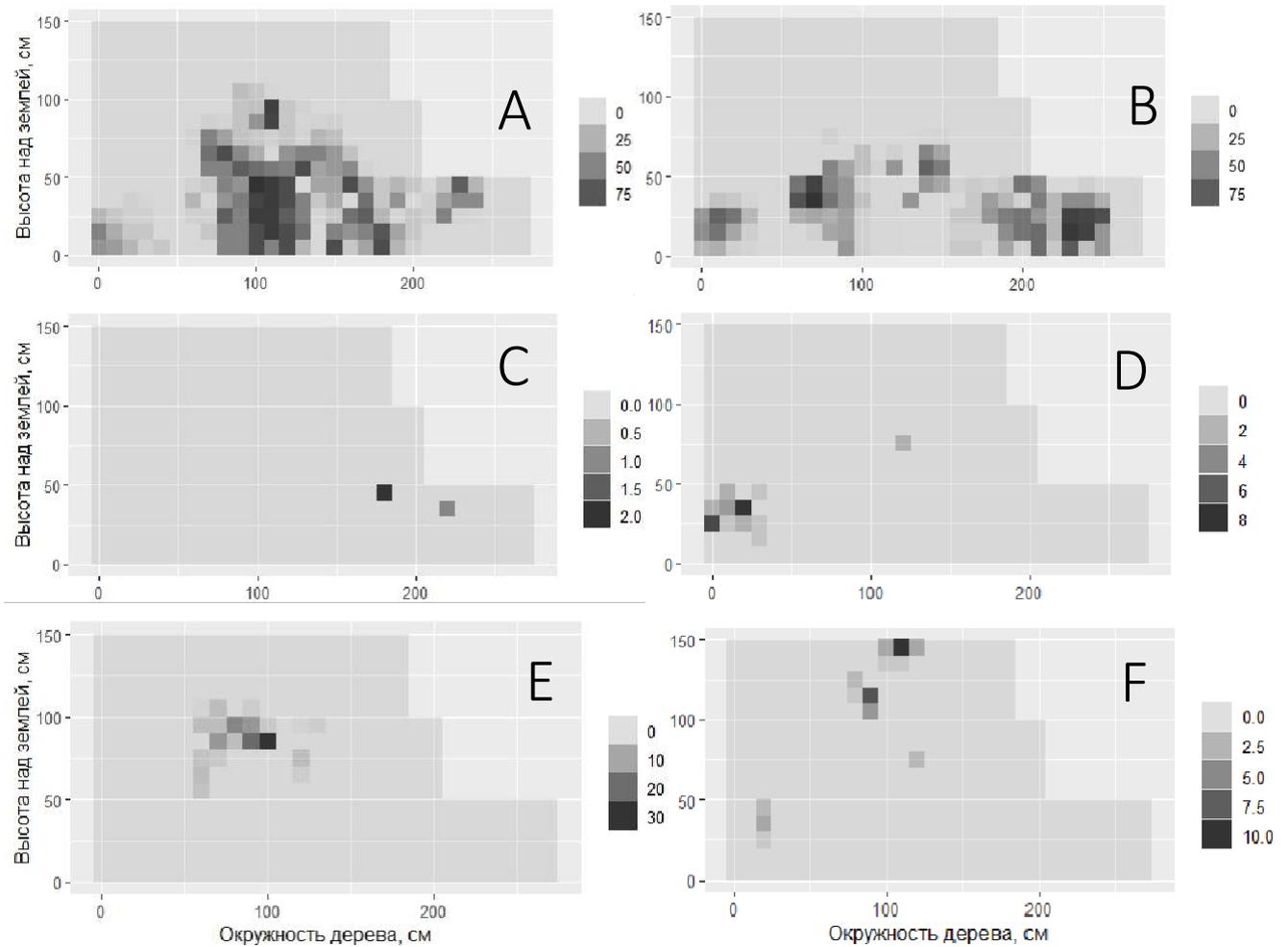
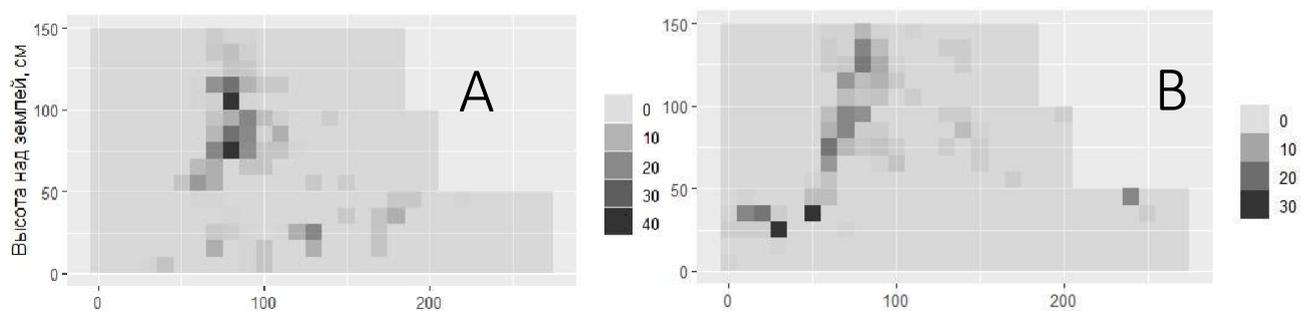


Рисунок 6.54. Расположение на стволе наклонённого дерева эпифитных видов А – *Hylocomiadelphus triquetrus*, В – *Hylocomium splendens*, С – *Plagiomnium cuspidatum*, D – *Radula complanata*, E – *Sanionia uncinata*, F – *Pylaisia polyantha*

При этом, как уже говорилось ранее, обычно не обильные виды, произрастающие в строго очерченной зоне ствола *Dicranum* spp. (рис. 6.55.A), *Cladonia* spp (рис. 6.55.B), *Lobaria pulmonaria* (рис. 6.55 C), *Peltigera* spp. (рис. 6.55 D) и *Pleurozium schreberi* (рис. 6.55 E) данном случае получают большее развитие, и доминируют в верхней части ствола, к ним так же добавляется *Hypogymnia physodes* (рис. 6.55.F).



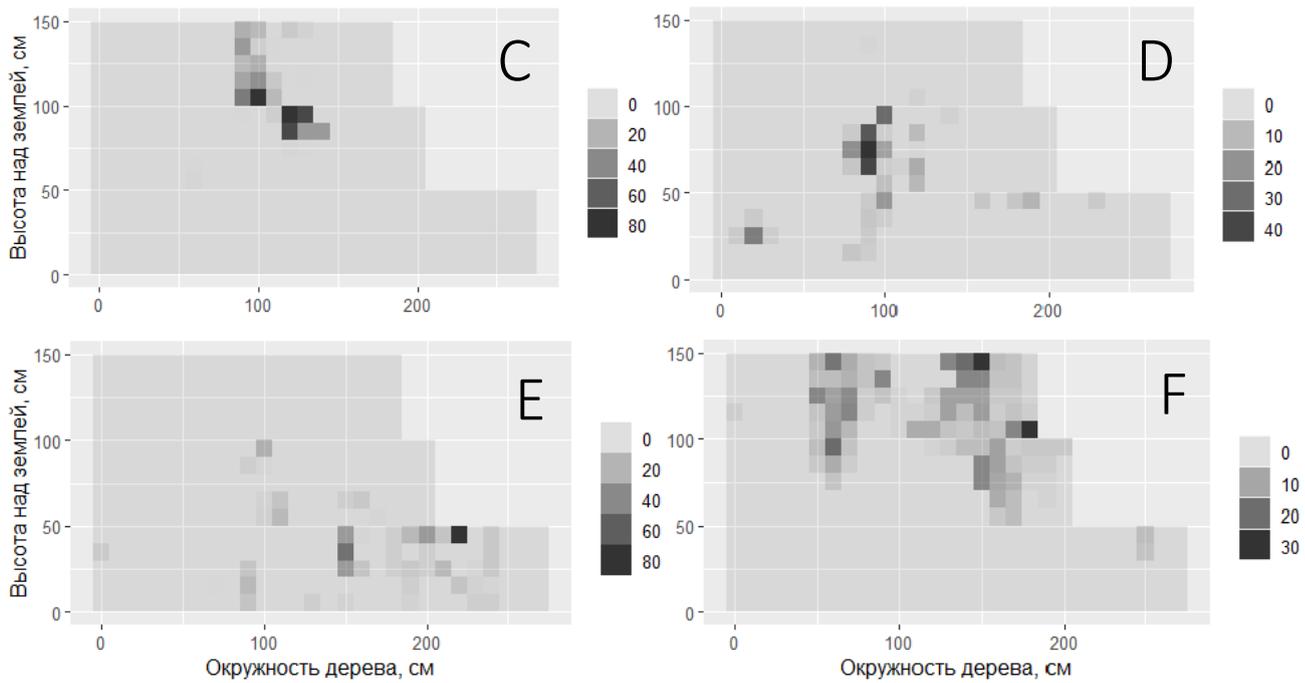


Рисунок 6.55. Расположение на стволе наклонённого дерева эпифитных видов А – *Dicranum* spp., В – *Cladonia* spp., С – *Lobaria pulmonaria*, D – *Peltigera* spp., Е – *Pleurozium schreberi*, F – *Hypogymnia physodes*.

Таким образом, анализ эпифитных сообществ на стволах осины с особым строением показал, что высказанная ранее гипотеза о справедливости принципа Макауртура об упаковке экологических нишах может достигаться в эпифитных сообществах двумя путями: изменение видового состава и, второй, изменение положения видов относительно друг друга.

Виды, формирующие эпифитные сообщества, имеют весьма четкие экологические характеристики (экологические функции). Сочетание на стволе дерева нестандартного для данной местности комплекса факторов приводит к формированию на дереве эпифитного покрова, физиогномически отличающегося облика, но при этом экологическая структура (экологические закономерности) остаются неизменными. Например, отношения между *Hylocomiadelphus triquetrus* и *Hylocomium splendens* (рис. 6.53.В) остались неизменными относительно градиента фактора, *H. triquetrus* так же более «стенобионтен» и пик его оптимума приходится на меньшей угол наклона (~ 24 – 31° угла наклона) (в данном примере берётся в расчёт только значения покрытия укладывающейся в рамки нормального куполообразного распределения оптимума, так как локальные повышения покрытия могут являться локальными выбросами), чем у более «эврибионтного» *H. splendens* с оптимумом относительно угла наклона в 31–38°. При этом ареалы видов на дереве «перевернулись» (поменялись). Подобная «инверсия» на стволе сильно наклонённого дерева характерна для других видов слагающий эпифитный покров данного дерева.

## ГЛАВА 7. ДИНАМИКА ЭПИФИТНЫХ СООБЩЕСТВ.

В главе 6 было рассмотрено строение эпифитных сообществ на стволах осины различного диаметра и показано усложнение их структуры с увеличением диаметра (возраста) дерева (рис. 6.49)

Как уже отмечалось ранее, поверхность ствола дерева – это динамическая структура, процессы в которой происходят в разных временных масштабах.

Первый уровень это, изменения в эпифитном сообществе вызванные сукцессией лесного сообщества. Так с увеличением давности нарушения изменяется структура сообщества, и как следствие микроклимат (глава 6.1.1). Для условий, в которых были проведены исследования, обсуждаемые в данной работе, характерен эколого-динамический ряд восстановления ельника черничного через смену пород (в зависимости от почвенных условий). Внутри данного ряда молодые сообщества представлены лиственными лесами, которые отличаются высокой инсоляцией под пологом, особенно, в весенние и осенние периоды, когда погодные условия достаточны 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; Тарасова 2017, Tarasova et al. 2017; Bartels, 2014).

Второй уровень связан с жизнью конкретного дерева. Молодое и старое дерево отличаются по структуре и химическому составу коры, а также по форме и размеру кроны, что оказывает большое влияние на состав и структуру эпифитного сообщества (глава 6.1.3) (Billings, Drew, 1938). Чем старше становится дерево, тем большая площадь предоставляется для заселения, и встречается большее количество видов эпифитов (рис. 6.13.В).

Третий уровень – внутренняя динамика эпифитного сообщества, вызванная постоянным обновлением коры (отшелушивание) и постоянным нарастанием мхов с постепенным отмиранием старой части куртины. Это приводит к формированию микросукцессий, схожих на микросукцессии, описанные А. Ваттом в 1947 году (Watt, 1947).

В мировой литературе много исследований, посвящённых обновлению сообществ или зарастанию нарушений (Cowles, 1899; Watt 1947; Lichter, 1998 и мн. др.). в том числе есть информация для эпифитов (Ashton 1986, Mazimpaka 1998). По мнению испанского исследователя Вицента Мазимпаки (Mazimpaka, 1998) основными факторами нарушений, которые потом зарастают, предполагаются внешние факторы (ветер, дикие животные и т.д.), в то время как австралийский исследователь Д. Аштон (Ashton 1986) указывает на естественные (внутренние)

причины, связанные с формой и особенностями роста мхов. В этом исследовании, обнаружено, что мхи, разрастаясь на коре, изначально крепятся к ней ризоидами, но затем у бокоплодных мхов новые побеги начинают расти поверх старых нижележащих побегов, что приводит к формированию мощной подушки (куртины) мха. Нижний слой побегов, который отвечает за прикрепление куртины к коре, начинает со временем отмирать, и вся куртина теряет физическую связь с корой, держась только благодаря переплетениям между побегами, молодые части которых сцеплены с корой ризоидами в верхней (нарастающей на субстрат, молодой) части куртины. Схематическое изображение данного процесса изображено на рисунке 7.1. Фотографии реального процесса на рисунке 7.2.

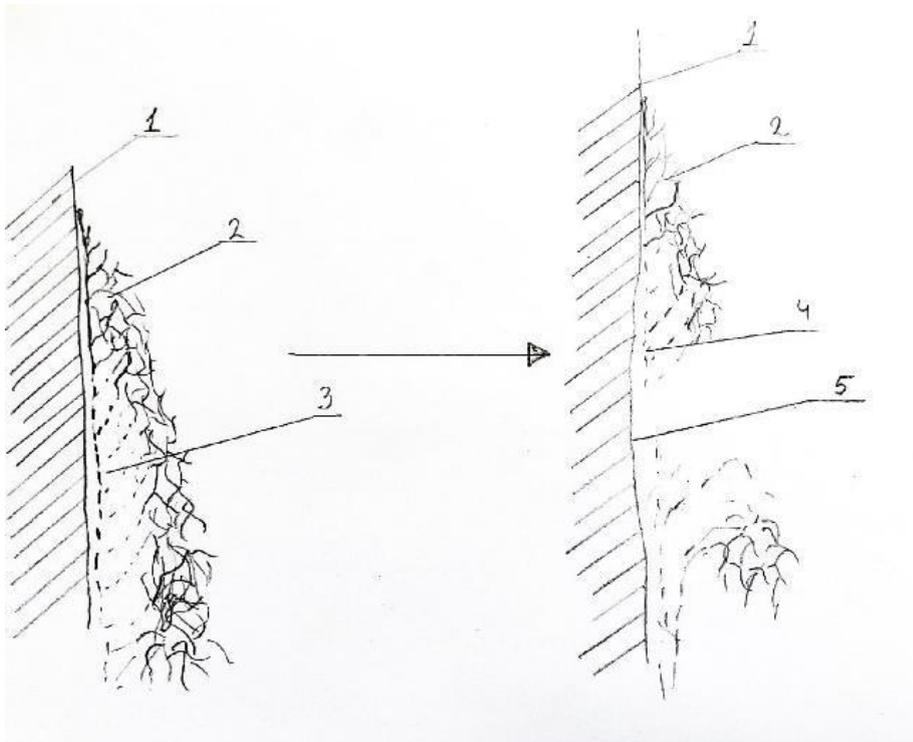


Рисунок 7.1. Схематическое изображение куртины бокоплодного мха в вертикальном сечении. 1 – кора дерева, 2 – молодая часть куртины, 3 – отмирающие побеги расположенные в глубине куртины, 4 – обрыв куртины, 5 – обнажённая кора.

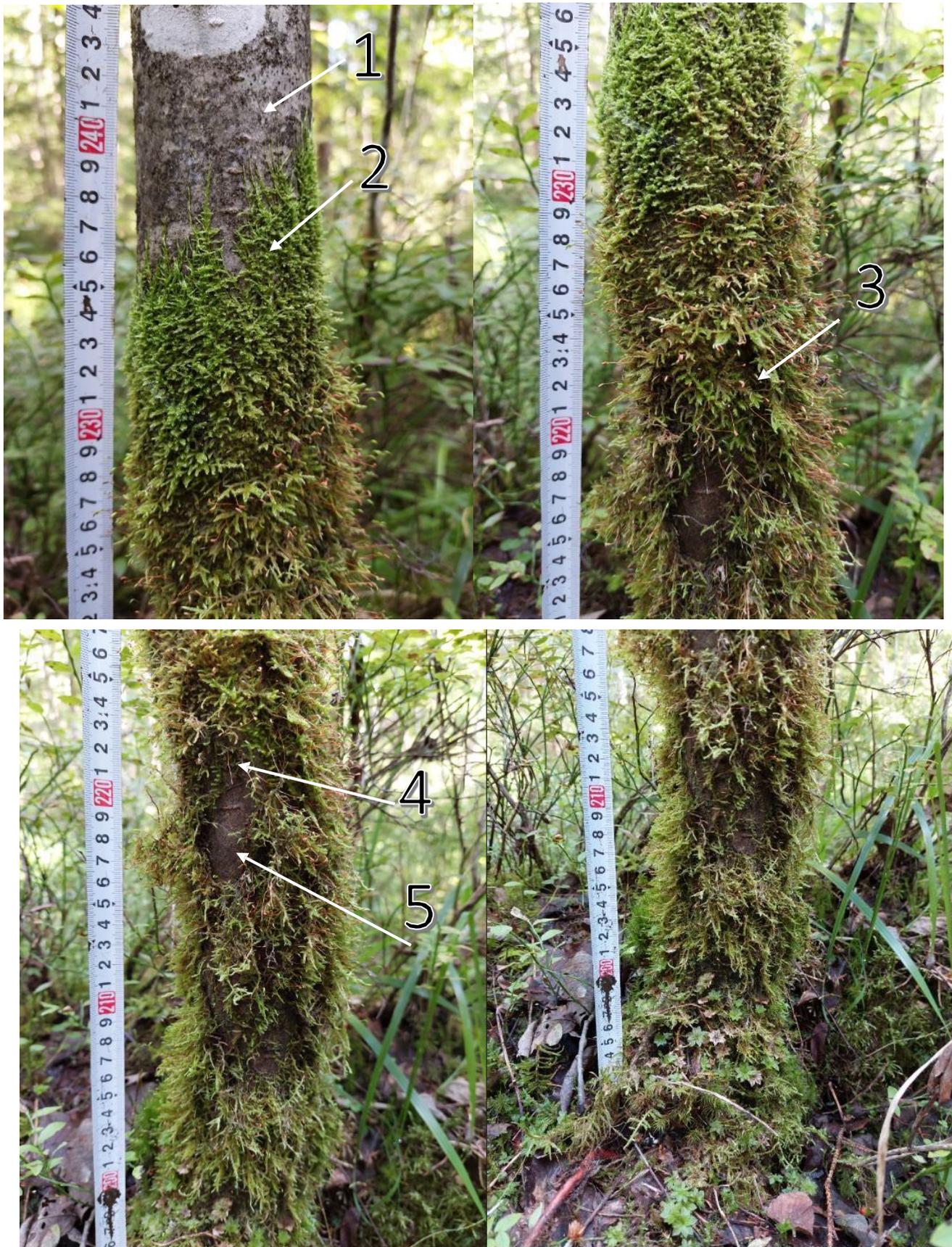


Рисунок 7.2. Натурное изображение старение куртины бокоплодного мха. 1 – кора дерева, 2 – молодая часть куртины, 3 – отмирающие побеги расположенные в глубине куртины, 4 – обрыв куртины, 5 – обнажённая кора.

Примечателен тот факт, что старение куртины бокоплодных мхов идёт по тому же механизму что и напочвенных сосудистых растений, описанном в статье Алекса Ватта (Watt 1947) (рис.7.3.).

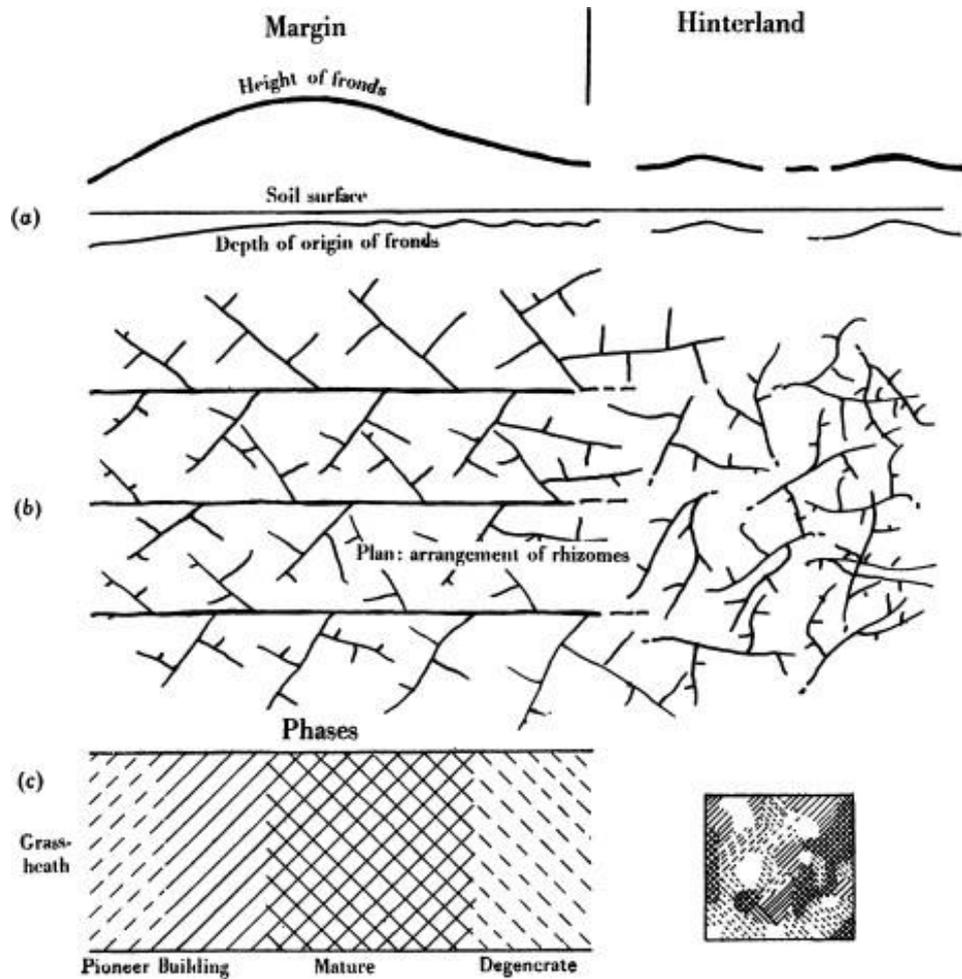


Рисунок 7.3. Схема старения куртины папоротника *Pteridium aquilinum* (Watt, 1947).

Именно параллельно расположенные молодые побеги, ответственные за заселение новой территории затем переходят во взрослое состояние куртины с образованием перпендикулярных побегов, вслед идёт зона фертильных побегов и далее куртина разрушается. Зона коры с разрушенной куртиной заселяется новыми видами, данный процесс на молодом дереве продемонстрирован на рисунке 7.4.А.

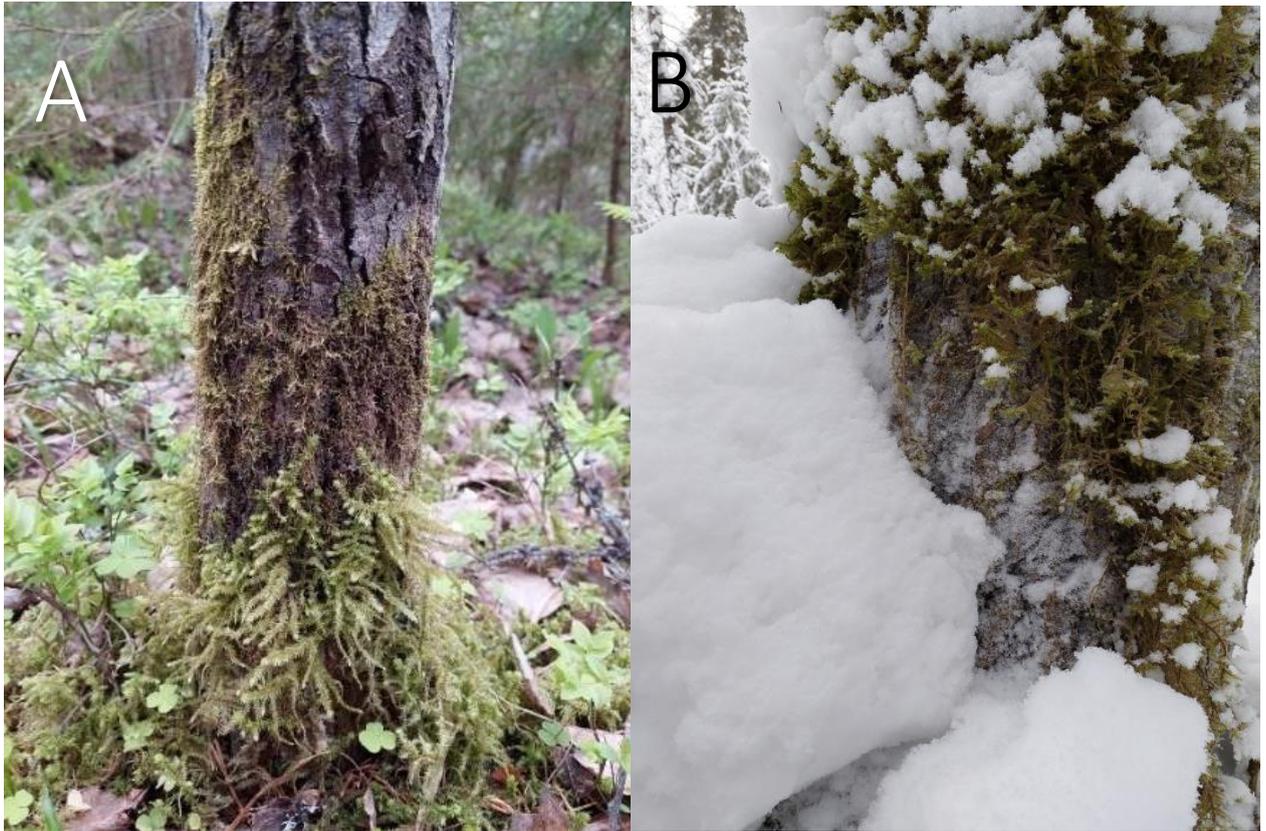


Рисунок 7.4. Пример зарастание ствола дерева (А) и обвал эпифитного сообщества под тяжестью снега (В)

Итоговое прорывание куртины связано как с естественным старением куртины, так и с внешними факторами, которые способствуют разрыву. Помимо частных случаев нарушение эпифитного сообщества дикими животными, падением рядом стоящих деревьев, веток и т.д. присутствует постоянно повторяющийся процесс обвала, моховых обрастаний под тяжестью снежных шапок (рис. 7.4.В).

Таким образом, структура эпифитного мохового обрастания динамична. С увеличением возраста дерева расширяется площадь, покрытая мхами, и формируется сообщество, находящееся в состоянии периодических частичных экзогенных и эндогенных разрушений. Подобная динамика лесных фитоценозов была представлена А. Ваттом (1947), как механизм устойчивости климаксовых лесных фитоценозов.

## Заключение

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. Распространение видов эпифитных мохообразных на деревьях в пределах фитоценоза с равномерным распределением деревьев отличается от случайного только для видов, отсутствующих в напочвенном покрове данного фитоценоза.

3. Протяженность сплошного эпифитного покрова на стволах деревьев в условиях средней тайги варьирует от нескольких сантиметров до двух и более метров от поверхности земли и определяется влажностью местообитания и диаметром ствола дерева.

4. В условиях среднетаёжных ельников черничных на территории Карелии выделены три зоны эпифитного сообщества на стволах осины старше 40–60 лет. Нижняя, сложена крупными эпигейными видами (*Hylocomiadelphus triquetrus*, *Hylocomium splendens*, *Thuidium recognitum* и др.), средняя с высоким видовым разнообразием (*Sanionia uncinata*, *Sciurohypnum reflexum*, *Brachythecium salebrosum*, *Dicranum scoparium* и др.) и верхняя с засухоустойчивыми видами (*Pylaisia polyantha*, *Radula complanata*, *Lewinskya elegans* и др.) и накипными лишайниками.

5. Выявленно, что с возрастом дерева усложняется структура эпифитного покрова: увеличивается площадь коры, дифференцируются условия увлажнения и освещённости, растёт видовое богатство. Мозаичность эпифитного сообщества повышается, полосы и пятна видов со сходными эколого-ценотическими свойствами становятся контрастнее.

6. Структура эпифитного мохового обрастания на старых деревьях находится в состоянии периодических частичных экзогенных (падающие сучья, снег, воздействие животных) и эндогенных (обрыв мхов под собственной тяжестью и т.п.) нарушений.

## Список литературы

1. Аболинь А.А. Листостебельные мхи Латвийской ССР. – Рига: Зинатне. 1968. — 329 с.
2. Алексеев В.А. Режим радиации в сообществах еловых лесов // Структура и продуктивность еловых лесов южной тайги. Л.: Наука, 1973. С. 144–162.
3. Алексеев В.А. Световой режим леса. – Л.: Наука, 1975. – 227 с.
4. Анищенко Л.Н. Брио- и лишеноиндикационные шкалы для оценки качества сред обитания (на примере средней России) // Современные проблемы науки и образования. – 2012. – № 5. С. 280–286.
5. Арчегова И.Б., Кузнецова Е.Г. Влияние древесных растений на химический состав атмосферных осадков в процессе восстановления среднетаежных лесов // Лесоведение. – 2011. – № 3. – С. 34-43.
6. Баишева Э.З., Соломец А.И. Бриосинтаксономия: эпифитные и эпиксильные сообщества // Бюлл. МОИП. – 1994. – Т. 99. – № 6. – С. 74-86.
7. Баишева Э.З., Мартыненко В.Б., Широких П.С. Мохообразные лесных экосистем Республики Башкортостан / под ред. Б. М. Миркина. – Уфа: Гилем, Башк. энцикл., 2015. – 352 с.
8. Бардунов Л.В. Древнейшие на суше. — Новосибирск: Наука, 1984. — 96 с.
9. Бойчук М.А. Листостебельные мхи лесоболотного стационара "Киндасово" (южная Карелия) // Труды Карельского научного центра Российской академии наук. – 2005. – № 8. – С. 146–154.
10. Бойчук М.А., Антипин В.К., Лапшин П.Н., Бакалин В.А. Материалы к изучению бриофлоры Водлозерского национального парка // Новости систематики низших растений. – 2002. – Т. 36. – С. 213–224.
11. Бойчук М.А., Марковская Н.В. К флоре листостебельных мхов островов Кижского заказника (Карелия) // Новости систематики низших растений. – 2005. – Т. 38. – С. 328–339.
12. Буш К.К., Аболинь А.А. Строение и изменение растительного покрова важнейших типов леса под влиянием осушения // Вопросы гидролесомелиорации. – Рига: Зинатне, 1968. – С. 67–89.
13. Волков А.Д. Типы леса Карелии. – Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2008. – 180 с.
14. Выхристюк М.М. Фитоклимат прибрежных лесов северного Байкала. – Новосибирск: Наука, 1980. – 216 с.
15. Галенко Э.П. Радиационный режим в заболоченном старовозрастном ельнике подзоны средней тайги // Лесоведение. – 2010. – № 5. – С. 20-30.

16. Гиляров М.С. Биологический энциклопедический словарь / Гл. ред. М.С. Гиляров; редкол.: А.А. Баев, Г.Г. Винберг, Г.А. Заварзин и др. – 2-е изд., исправл. – М.: Сов. Энциклопедия, 1989. – 864 с.
17. Горшков В.В. Эпифитные лишеносинузии сосновых лесов Кольского полуострова (Формирование, экология, влияние антропогенных факторов): автореф. дис. канд. биол. наук. – Л., 1986. – 21 с.
18. Горышина Т.К. Экология растений. – М.: Высшая школа, 1979. – 368 с.
19. Государственный доклад о состоянии окружающей среды Республики Карелия в 2019 году / под ред. А.Н. Громцева. – Петрозаводск: Министерство природных ресурсов и экологии Республики Карелия, 2020. – 248 с.
20. Государственный доклад о состоянии окружающей среды Республики Карелия в 2022 году: информационное электронное издание / Министерство природных ресурсов и экологии Республики Карелия; редкол.: А. Н. Громцев, В. В. Каргинова-Губинова, О. Л. Кузнецов, Е. Г. Полина. – Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2023. – URL: [http://resources.krc.karelia.ru/krc/doc/publ/gosdoklad\\_2022.pdf](http://resources.krc.karelia.ru/krc/doc/publ/gosdoklad_2022.pdf) (дата обращения: [21.10.2024]).
21. Дегтярева С.И. Количественные учеты эпифитных группировок // Воспроизводство, мониторинг и охрана природных, природно-антропогенных и антропогенных ландшафтов. – Воронеж, 2012. – С. 51-56.
22. Дегтярева С.И. Степень развития мхов на коре различных лиственных пород // Сборник статей международной научно-практической конференции «Теория и практика науки третьего тысячелетия» –Уфа: РИЦ БашГУ, 2014. – С. 338.
23. Дедю И.И. Экологический энциклопедический словарь / И.И. Дедю ; предисл. В.Д. Федорова. — Кишинёв : Главная редакция Молдавской советской энциклопедии, 1990. — 406 с.
24. Дейнеко И.П., Корбукова И.В. Химический состав отдельных частей коры сосны // Лесохимия и органический синтез: тез. докл. II всеросс. совещ., Сыктывкар. – 1996. – С. 1-4.
25. Домбровская А.В. Лишайники Хибин. – Ленинград: Наука, 1970. – 183 с.
26. Ермакова Е.В., Фронтасьева М.В., Стейннес Э. Изучение атмосферных выпадений тяжёлых металлов и других элементов на территории Тульской области с помощью метода мхов-биомониторов // Экологическая химия. – 2004. – Т. 13. – № 3. – С. 167-180.
27. Еськов А.К., Дубовиков Д.А. Сообщество мирмекофильных эпифитов формации керангас острова Борнео // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. – 2015. – Т. 120. – № 4. – С. 60-69.
28. Еськов А.К., Прилепский Н.Г., Антипина В.А., Абакумов Е.В. Формирование эпифитных сообществ в искусственных лесных посадках Южного Вьетнама // Экология. – 2020. – № 3. – С. 171-180.

29. Еськов А.К. Эпифитные сообщества древесных формаций Южного Вьетнама: анализ видового состава и строения синузий в зависимости от степени антропогенного влияния // Журнал общей биологии. – 2013. – Т. 74. – № 5. – С. 386-398.
30. Журавлева С.Е., Соломещ А.И., Баишева Э.З. Сообщества эпифитных лишайников с *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. в старовозрастных лесах на Южном Урале // Растительность России. – 2004. – № 6. С. 15-22.
31. Ивантер Э.В. Элементарная биометрия. – Петрозаводск: Изд. ПетрГУ, 2013. – 110 с.
32. Игнатов М.С., Игнатова Е.А., Федосов В.Э., Золотов В.И., Копонен Т., Чернядьева И.В., Дорошина Г.Я., Тубанова Д.Я., Белл Н.Э. Флора мхов России. Том 4. Bartramiales – Aulacomniales. – М.: КМК, 2018. – 543 с.
33. Игнатов М.С., Милютина И.А. Ревизия рода *Sciuro-hypnum* (Brachytheciaceae, Bryophyta) в России // *Arctoa*. – 2007. – Т. 16. – С. 63–86. doi: 10.15298/arctoa.16.07
34. Ипатов В. С., Кирикова Л. А. Фитоценология: учебник для студентов вузов по специальности «Биология». – СПб.: Изд-во Санкт-Петербургского ун-та, 1997. – 316 с.
35. Исакова Н.А. Видовое и синузидальное разнообразие листостебельных мхов восточного склона Ильменских гор. – Екатеринбург: Миасс, 2009. – 128 с.
36. Казимиров Н.И. Ельники Карелии. – Л.: Наука, 1971. – 140 с.
37. Кармазина Е.В., Абрамова Л.И. Эпифитные мохообразные национального парка Русский Север (Вологодская область) // Вестник Московского университета. Серия 16. Биология. – 2009. – № 1. – С. 55–61.
38. Китредж Д. Влияние леса на климат, почвы и водный режим. – Москва, 1951. – 456 с.
39. Конечная Г.Ю., Курбатова Л.Е., Потемкин А.Д., Гимельбрант Д.Е., Кузнецова Е.С., Змитрович И.В., Коткова В.М., Малышева В.Ф., Морозова О.В., Попов Е.С., Яковлев Е.Б., Andersson L., Кияшко П.В., Skujienė G. Выявление и обследование биологически ценных лесов на Северо-Западе Европейской части России. Т. 2. Пособие по определению видов, используемых при обследовании на уровне выделов / отв. ред. Л. Андерссон, Н.М. Алексеева, Е.С. Кузнецова. – СПб., 2009. – 258 с.
40. Коросов А.В., Горбач В.В. Компьютерная обработка биологических данных. — Петрозаводск : Изд-во ПетрГУ, 2010. — 76 с.
41. Костюкевич Н.И., Садовский В.А. Задержание жидких осадков пологом соснового насаждения. – 1975.
42. Красная книга Республики Карелия / гл. ред. О.Л. Кузнецов. – Белгород: КОНСТАНТА, 2020. – 448 с.

43. Крышень А.М. Типы лесорастительных условий на автоморфных почвах в Карелии // Ботанический журнал. – 2010. – Т. 95. – № 3. – С. 281–297.
44. Лотова Л.И. Анатомия коры хвойных. – М.: Наука, 1987. – 150 с.
45. Лотова Л.И. Микроструктура коры основных лесобразующих лиственных деревьев и кустарников Восточной Европы. – М.: КМК, 1999. – 114 с.
46. Максимов А.И., Максимова Т.А. Дополнения к флоре мхов города Петрозаводска // Труды Карельского научного центра Российской академии наук. – 2018. – № 1. – С. 97–102.
47. Максимов А.И., Волкова Л.А., Кукса И.В. Листостебельные мхи заповедника «Кивач» // Флористические исследования в Карелии. – 1995. – № 2. – С. 43–67.
48. Манов А.В., Кутявин И.Н. Размерная, возрастная и пространственная структура древостоев постпирогенных среднетаежных сосняков на автоморфных почвах (на примере Республики Коми) // Сибирский лесной журнал. – 2019. – № 6. – С. 100–110.
49. Материалы инвентаризации природных комплексов, и природоохранная оценка территории "Чукозеро" / ред. А.Н. Громцев. – Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2007. – 137 с.
50. Миркин Б.М., Розенберг Г.С., Наумова Л.Г. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. – М.: Наука, 1989. – 223 с.
51. Молчанов А.А. Лес и климат. – Изд-во Акад. наук СССР, 1961. – 279 с.
52. Нильсон Э.М. Кислотность субстрата как важный фактор распространения эпифитных лишайников // Экология и биология низших растений. – 1982. – Тез. докл. 9 симпозиум микологов и лишенологов Прибалтийской советской республики и БССР, Минск, 17-19 ноября. – Минск, 1982. – С. 237–238.
53. Нильсон Э.М., Мартин Л.Н. Эпифитные лишайники в условиях кислого и щелочного загрязнения // Взаимодействие лесных экосистем и атмосферных загрязнителей. – Таллин, 1982. – Ч. 2. – С. 88–100.
54. Обабко Р.П. Характеристика эпифитного мохового покрова осины обыкновенной в растительных сообществах заповедника "Кивач" // Научно-исследовательская работа обучающихся и молодых ученых: материалы 67-й Всероссийской (с международным участием) научной конференции обучающихся и молодых ученых. – Петрозаводск: Издательство ПетрГУ, 2015 – С. 274–276.
55. Обабко, Р.П. Формирование эпифитного покрова осины обыкновенной в растительных сообществах Южной Карелии / Р.П. Обабко // Научно-исследовательская работа обучающихся и молодых ученых: материалы 68-й Всероссийской (с международным участием) научной конференции обучающихся и молодых ученых. – Петрозаводск: Издательство ПетрГУ, 2016. – С. 474–476.

56. Обабко, Р.П. Мохообразные и лишайники в эпифитном покрове осины обыкновенной (*Populus tremula* L.) в среднетаежных сообществах Южной Карелии / Р.П. Обабко // Научно-исследовательская работа обучающихся и молодых ученых: материалы 69-й Всероссийской (с международным участием) научной конференции обучающихся и молодых ученых. – Петрозаводск: Издательство ПетрГУ, 2017. – С. 50–53.
57. 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 докл. Всерос. Науч. конф. (Петрозаводск, 11–15 сентября 2017 года). – Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2017. – С. 204–206.
58. Обабко Р.П., Тарасова В.Н. Эпифитная бриофлора Южной Карелии // Труды Карельского научного центра Российской академии наук. – 2021. – № 8. – С. 41-49.
59. Писаренко, О.Ю. Эпифитные и эпиксильные бриосообщества в черневых лесах Салаира // *Krylovia*. Сибирский ботанический журнал. – 2001. – Т. 3, № 1. – С. 65–77.
60. Полубояринов О.И., Сорокин А.М., Федоров Р.Б. Базисная плотность древесины и коры лесообразующих пород европейской части России // Лесное хозяйство. – 2000. – № 5. – С. 35-36.
61. Полубояринов О.И., Сорокин А.М. Содержание и физические свойства основных компонентов березовой коры // Лесоводство, лесные культуры и почвоведение: Межвуз. сб. на тр.— Л.: ЛТА, 1993. — С. 27—31.
62. Пристова Т.А. Задержание атмосферных осадков пологом древостоя березово-елового молодняка в условиях средней тайги Республики Коми // Лесной вестник. – 2022. – Т. 26. – № 1. – С. 28-34.
63. Пристова Т.А. Роль атмосферных осадков в биологическом круговороте углерода, азота и зольных элементов лиственно-хвойного насаждения средней тайги // Вестник института биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН. – 2005. – № 12. – С. 4-8.
64. Протопопов В.В. Средообразующая роль темнохвойного леса. – Новосибирск: Наука, 1975. – 328 с.
65. Разнообразие почв и биоразнообразие в лесных экосистемах средней тайги / ред. Н.Г. Федорец. – М.: Наука, 2006. – С. 215–228.
66. Рассадина К.А. О лишайниках бывшего Петергофского уезда Ленинградской губернии // Тр. Бот. музея АН СССР. – 1930. – Т. 22. – С. 223–271.
67. Растения и лишайники города Петрозаводска (аннотированный список видов) / под ред. Г.С. Антипиной. – Петрозаводск: ПетрГУ, 2010. – 208 с.

68. Рейвн П., Эверт Р., Айкхорн С. Современная ботаника: в 2 Т. – М.: Мир, 1990. – Т. 1. – 344 с.
69. Робакидзе Е.А., Торлопова Н.В., Бобкова К.С. Химический состав жидких атмосферных осадков в старовозрастных ельниках средней тайги // Геохимия. – 2013. – Т. 1. – С. 72.
70. Рубцова А.В. Субстратные группы бриофитов в Удмуртской республике // Электронный журн. «Исследовано в России». – 2007. – № 3. – С. 588-589.
71. Рыковский Г.Ф., Малько М.С., Сакович А.А. Эпифитный компонент бриофлоры Полесского региона // Природные ресурсы. – 2020. – № 1. – С. 49-57.
72. Рябицева Н.Ю. Видовое разнообразие эпифитных лишайников лиственницы сибирской в редколесьях Полярного Урала // Научный вестник Ямало-Ненецкого автономного округа. – 2006. – № 1. – С. 17-26.
73. Теория пространственных точечных процессов в задачах экологии и природопользования (с применением пакета R): учебное пособие / сост.: А. А. Савельев, С. С. Мухарамова, Н.А. Чижикова, А. Г. Пилюгин. – Казань: Изд-во Казан. ун-та, 2022. – 150 с.
74. Савич В.П. Из жизни лишайников юго-западной части Петербургской губ. и прилегающей части Эстляндской // Тр. С-Петербургского общества естествоиспыт. – 1909. – Т. 40. – № 2-4. – С. 113–172.
75. Симонова Г.В., Калашникова Д.А. Мхи и лишайники как индикаторы загрязнения атмосферы // Актуальные вопросы современной науки. – Томск, 2018. – С. 176–181.
76. Спур С.Г., Барнес В.Б. Лесная экология. – М.: Лесная промышленность, 1984. – 479 с.
77. Ставрова Н.И., Горшков В.В., Катютин П.Н. Формирование структуры ценопопуляций лесообразующих видов в процессе послепожарного восстановления северотаежных лесов // Серия Биogeография. – 2016. – № 3. – С. 10–28.
78. Степанова В.И. Эпифитный лишайниковый покров ели европейской (*Picea abies* (L.) Karst) в еловых лесах Южной Карелии: автореф. дис. канд. биол. наук. – СПб., 2004. – 29 с.
79. Сымермаа А.Л. Экология и ценология эпифитных лишайников в основных типах леса Эстонской ССР: автореф. дис. канд. биол. наук. – Тарту, 1970. – 31 с.
80. Тарасова, В. Н. Структура и динамика эпифитного мохово-лишайникового покрова в среднетаежных лесах Северо-Запада европейской части России : дис. ... канд. биол. наук / Тарасова Виктория Николаевна. — Петрозаводск : БИН РАН, 2017. 466 с.
81. Тарасова В.Н., Сони́на А.В., Андросова В.И. Лишайники: учебное пособие. В 2 ч. Ч. 2. Физиология, экология, лишеноиндикация. – Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2012. – 268 с.

82. Тархова Т.Н., Ипатов В.С. Влияние освещенности и опада на развитие некоторых мхов // Экология. – 1975. – № 1. – С. 58–65.
83. Чесноков В. А., Базырина Е. Н., Бушуева Т. М. Выращивание растений без почвы. – Л.: Изд-во ЛГУ, 1960. – 170 с.
84. Чуракова Е.Ю. Листостебельные мхи таежной зоны Архангельской области // *Arctoa*. – 2002. – Т. 11. – С. 351-392.
85. Шильцова Г.В., Ласточкина В.Г. Влияние полога соснового и березового леса на химический состав осадков в заповеднике «Кивач» // Труды Карельского научного центра Российской академии наук. – 2006. – № 10. – С. 180-184.
86. Шипунов А.Б. Наглядная статистика. Используем R! – М.: ДМК Пресс, 2012. – 297 с.
87. Шурыгин С.Г., Денисенко Г.Д., Шурыгина М.С. Задержание осадков на кронах деревьев // Актуальные проблемы лесного комплекса. – 2020. – № 56. – С. 164-167.
88. Энциклопедический словарь. – М.: Большая российская энциклопедия, 2009. – 1887 с.
89. Яцына А. П. Структура эпифитных лишайниковых сообществ *Pinus sylvestris* L. в Беларуси // *Веснік ВДУ*. – 2013. – № 1. – С. 45–49.
90. Aboal J.R., Morales D., Hernández M., Jiménez M.S. The measurement and modelling of the variation of stemflow in a laurel forest in Tenerife, Canary Islands // *Journal of Hydrology*. – 1999. – Vol. 221. – № 3-4. – С. 161-175.
91. Ackermann K., Zackrisson O., Rousk J., Jones D.L., DeLuca T.H. N<sub>2</sub> fixation in feather mosses is a sensitive indicator of N deposition in boreal forests // *Ecosystems*. – 2012. – Vol. 15. – P. 986-998.
92. Affeld K., Sullivan J., Worner S.P., Didham R.K. Can spatial variation in epiphyte diversity and community structure be predicted from sampling vascular epiphytes alone? // *Journal of Biogeography*. – 2008. – Vol. 35. – No. 12. – P. 2274-2288.
93. Ahti T., Boychuk M. The botanical journeys of A. K. Cajander and J. I. Lindroth to Karelia and Onega River in 1898 and 1899, with a list of their bryophyte and lichen collections // *Norrinia*. – 2006. – Vol. 14. – P. 1–65.
94. Akhavan R., Sagheb-Talebi Kh., Zenner E.K., Safavimanesh F. Spatial patterns in different forest development stages of an intact old-growth Oriental beech forest in the Caspian region of Iran // *European Journal of Forest Research*. – 2012. – Vol. 131. – P. 1355-1366. <https://doi.org/10.1007/s10342-012-0603-z>

95. Alataş M., Batan N., Ezer T., Özdemir T., Erata H. Epiphytic Bryophyte Communities of Forests Dominated by *Alnus glutinosa* (L.) Gaertner in Altindere Valley National Park (Trabzon, Turkey) // *Cryptogamie, Bryologie*. – 2021. – Vol. 42. – No. 11. – P. 155-167.
96. André F., Jonard M., Ponette Q. Influence of species and rain event characteristics on stemflow volume in a temperate mixed oak–beech stand // *Hydrological Processes*. – 2008. – Vol. 22. – No. 22. – P. 4455-4466.
97. Asakawa Y. Biologically active compounds from bryophytes // *Pure and Applied Chemistry*. – 2007. – Vol. 79. – No. 4. – P. 557-580.
98. Ashton D.H. Ecology of bryophytic communities in mature *Eucalyptus regnans* F Muell forest at Wallaby Creek, Victoria // *Australian Journal of Botany*. – 1986. – Vol. 34. – No. 2. – P. 107-129.
99. Atanasiu L. Photosynthesis and respiration of three mosses at winter low temperatures // *Bryologist*. – 1971. – P. 23-27.
100. Aude E., Poulsen R.S. Influence of management on the species composition of epiphytic cryptogams in Danish *Fagus* forests // *Applied Vegetation Science*. – 2000. – Vol. 3. – No. 1. – P. 81-88.
101. Augusto L., Ranger J., Binkley D., Rothe A. Impact of several common tree species of European temperate forests on soil fertility // *Annals of Forest Science*. – 2002. – Vol. 59. – No. 3. – P. 233-253.
102. Ayres E., Van der Wal R., Sommerkorn M., Bardgett R.D. Direct uptake of soil nitrogen by mosses // *Biology Letters*. – 2006. – Vol. 2. – No. 2. – P. 286-288.
103. Baddeley A., Turner R. Spatstat: an R package for analyzing spatial point patterns // *Journal of Statistical Software*. – 2005. – No. 12. – P. 1-42. <https://doi.org/10.18637/jss.v012.i06>
104. Baddeley A., Rubak E., Turner R. *Spatial point patterns: methodology and applications with R*. – CRC Press, 2015.
105. Bardat J., Aubert M. Impact of forest management on the diversity of corticolous bryophyte assemblages in temperate forests // *Biological Conservation*. – 2007. – Vol. 139. – No. 1-2. – P. 47-66.
106. Barkman J.J. *Phytosociology and Ecology of Cryptogamic Epiphytes*. – Van Gorcum, Assen, 1958. – 628 p.
107. Bates, J. W. Influence of chemical and physical factors on *Quercus* and *Fraxinus* epiphytes at Loch Sunart, western Scotland: a multivariate analysis // *Journal of Ecology*. – 1992. – Vol. 80. – P. 163–179.
108. Bates, J.W. *Bryophyte Ecology* / ed. by A. Smith. – London; Dordrecht: Springer Science & Business Media, 1982. – 512 p. – DOI: 10.1007/978-94-009-5891-3.

109. Bates J.W. The role of exchangeable calcium in saxicolous calcicole and calcifuge mosses // *New Phytologist*. – 1982. – Vol. 90. – No. 2. – P. 239-252.
110. Belinchón R., Martínez I., Aragón G., Escudero A., De la Cruz M. Fine spatial pattern of an epiphytic lichen species is affected by habitat conditions in two forest types in the Iberian Mediterranean region // *Fungal Biology*. – 2011. – Vol. 115. – No. 12. – P. 1270-1278.
111. Berg, Å., Gärdenfors, U., Hallingbäck, T., Norén, M. Habitat preferences of red-listed fungi and bryophytes in woodland key habitats in southern Sweden – analyses of data from a national survey // *Biodiversity and Conservation*. – 2002. – Vol. 11. – P. 1479–1503.
112. Bergstrom, D.M., Tweedie, C.E. Hydrological properties of epiphytic bryophytes in a subtropical Australian rainforest // *International Bryological Conference. Tropical Bryophytes: Biology, Diversity and Conservation*. – Mexico City, 1995. – P. 7–12.
113. Billings, W.D., Drew, W.B. Bark factors affecting the distribution of corticolous bryophytic communities // *American Midland Naturalist*. – 1938. – Vol. 20, № 2. – P. 302–330.
114. Boudreault, C., Bergeron, Y., Drapeau, P., Mascarúa Lopez, L. Edge effects on epiphytic lichens in remnant stands of managed landscapes in the eastern boreal forest of Canada // *Forest Ecology and Management*. – 2008. – Vol. 255. – P. 1461–1471.
115. Breil, D.A., Moyle, S.M. Bryophytes used in construction of bird nests // *Bryologist*. – 1976. – Vol. 79. – P. 95–98.
116. Brown C., Illian J.B., Burslem D.F. Success of spatial statistics in determining underlying process in simulated plant communities // *Journal of Ecology*. – 2016. – Vol. 104. – No. 1. – P. 160-172.
117. Brown D.H., Bates J.W. Bryophytes and nutrient cycling // *Botanical Journal of the Linnean Society*. – 1990. – Vol. 104. – No. 1-3. – P. 129-147.
118. Brumelis G., Jonsson B.G., Kouki J., Kuuluvainen T., Shorohova E. Forest naturalness in northern Europe: perspectives on processes, structures and species diversity // *Silva Fennica*. – 2011. – Vol. 45. – no. 5. – P. 807-821.
119. Cain S.A., Sharp A. J. Bryophytic unions of certain forest types of the Great Smoky Mountains // *American Midland Naturalist*. – 1938. – Vol. 20. – no. 2. – P. 249-301.
120. Campos L.V., Mota de Oliveira S., Benavides J. C., Uribe M, J., ter Steege H. Vertical distribution and diversity of epiphytic bryophytes in the Colombian Amazon // *Journal of Bryology*. – 2019. – Vol. 41. – no. 4. – P. 328-340.
121. Caners R.T., Macdonald S. E., Belland R. J. Responses of boreal epiphytic bryophytes to different levels of partial canopy harvest // *Botany*. – 2010. – Vol. 88. – no. 4. – P. 315-328. <https://doi.org/10.1139/B09-089>

122. Carlisle A., Brown A. H. F., White E. J. The nutrient content of tree stem flow and ground flora litter and leachates in a sessile oak (*Quercus petraea*) woodland // *The Journal of Ecology*. – 1967. – P. 615-627.
123. Chapin F.S., Oechel W.C., Van Cleve K., Lawrence W. The role of mosses in the phosphorus cycling of an Alaskan black spruce forest // *Oecologia*. – 1987. – Vol. 74. – P. 310-315.
124. Chrabąszcz M., Mróz L. Tree Bark, a valuable source of information on air quality // *Polish Journal of Environmental Studies*. – 2017. – Vol. 26. – no. 3.
125. Clair L.L.S., Rushforth S. R., Brotherson J. D. The influence of microhabitat on diversity, distribution and abundance of corticolous lichens in Zion National Park, Utah and Navajo National Monument, Arizona // *Mycotaxon*. – 1986. – Vol. 26. – P. 253-262.
126. Clark K.L., Nadkarni N. M., Gholz H. L. Growth, net production, litter decomposition, and net nitrogen accumulation by epiphytic bryophytes in a tropical montane forest // *Biotropica*. – 1998. – Vol. 30. – no. 1. – P. 12-23.
127. Clements, F. E. *Plant Succession: An Analysis of the Development of Vegetation*. – Washington, D.C.: Carnegie Institution of Washington, 1916. – 512 p.
128. Connell J.H. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees // *Dynamics of populations*. – 1971. – Vol. 298. – no. 312.
129. Coppins B.J. Epiphytes of birch // *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh, Section B: Biological Sciences*. – 1984. – Vol. 85. – no. 1-2. – P. 115-128.
130. Corder, S.E. Properties and uses of bark as an energy source // *Proceedings of the XVI IUFRO World Congress*. – Oslo, Norway, 20 June–2 July 1976.
131. Cowles H.C. The Ecological Relations of the Vegetation on the Sand Dunes of Lake Michigan. Part I. Geographical Relations of the Dune Floras // *Botanical Gazette*. – 1899. – Vol. 27. – no. 2. – P. 95-117.
132. Crockford R.H., Richardson D.P. Partitioning of rainfall in a Eucalypt forest and Pine plantation in southeastern Australia: III Determination of the canopy storage capacity of a dry sclerophyll Eucalypt forest // *Hydrological Processes*. – 1990. – Vol. 4. – no. 2. – P. 157-167.
133. Crockford R.H., Richardson D.P. Partitioning of rainfall into throughfall, stemflow and interception: effect of forest type, ground cover and climate // *Hydrological Processes*. – 2000. – Vol. 14. – no. 16-17. – P. 2903-2920.
134. De Mirbel, C.F.B. *Éléments de Physiologie Végétale et de Botanique*. – Paris: Magimel, 1815. – Vol. 1.
135. DeLuca T.H., Zackrisson O., Gundale M.J., Nilsson M.C. Ecosystem feedbacks and nitrogen fixation in boreal forests // *Science*. – 2008. – Vol. 320. – no. 5880. – P. 1181-1181.

136. DeLuca T.H., Zackrisson O., Nilsson M.C., Sellstedt A. Quantifying nitrogen-fixation in feather moss carpets of boreal forests // *Nature*. – 2002. – Vol. 419. – no. 6910. – P. 917-920.
137. Dittrich S., Leuschner C., Hauck M. Change in the bryophyte diversity and species composition of Central European temperate broad-leaved forests since the late nineteenth century // *Biodiversity and Conservation*. – 2016. – Vol. 25. – P. 2071-2091.
138. Dittrich S., Hauck M., Jacob M., Rommerskirchen A., Leuschner C. Response of ground vegetation and epiphyte diversity to natural age dynamics in a Central European mountain spruce forest // *Journal of Vegetation Science*. – 2013a. – Vol. 24. – P. 675-687.
139. Dittrich S., Hauck M., Schweigatz D., Dörfler I., Hühne R., Bade C., Jacob M., Leuschner C. Separating forest continuity from tree age effects on plant diversity in the ground and epiphyte vegetation of a Central European mountain spruce forest // *Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*. – 2013b. – Vol. 208. – no. 4. – P. 238-246.
140. During H.J. Ecological classifications of bryophytes and lichens / J. W. Bates, A. M. Farmer (eds.) // *Bryophytes and Lichens in a Changing Environment*. – Clarendon Press, Oxford, 1992. – P. 1-31.
141. Dymytrova L. Epiphytic lichens and bryophytes as indicators of air pollution in Kyiv city (Ukraine) // *Folia Cryptogamica Estonica*. – 2009. – Vol. 46. – no. 1. – P. 33-44.
142. Ellyson W. J.T., Sillett S.C. Epiphyte communities on Sitka spruce in an old-growth redwood forest // *The Bryologist*. – 2003. – Vol. 106. – no. 2. – P. 197-211.
143. Ellis C.J. Lichen epiphyte diversity: a species, community and trait-based review // *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*. 2012. Vol. 14, № 2. P. 131-152.
144. Ellis C.J., Coppins J.B., Dawson T.P. Predicted response of the lichen epiphyte *Lecanora populicola* to climate change scenarios in a clean-air region of Northern Britain // *Biological Conservation*. 2007. Vol. 135. P. 396-404.
145. Eversman S., Johnson C., Gustatson D. Vertical distribution of epiphytic lichens on tree species in Yellowstone National Park // *The Bryologist*. – 1987. – Vol. 30. – no. 3. – P. 212-216.
146. Ezer T. Epiphytic bryophyte communities and succession on *Platanus orientalis* trees in Kadincik-valley (Mersin/Turkey) // *Pak. J. Bot.* – 2017. – Vol. 49. – no. 2. – P. 623-630.
147. Fojcik B., Chmura D. Vertical distribution of epiphytic bryophytes depends on phorophyte type; a case study from windthrows in Kampinoski National Park (Central Poland) // *Folia Cryptogamica Estonica*. – 2020. – Vol. 57. – P. 59-71. <https://doi.org/10.12697/fce.2020.57.08>
148. Frahm, J. P. The ecology of epiphytic bryophytes on Mt. Kinabalu, Sabah (Malaysia) // *Nova Hedwigia*. – 1990. – Vol. 51. – № 1–2. – P. 121–132.
149. Frahm J.-P. Untersuchungen zur epiphytischen Moosvegetation der Vogesen // *Herzogia*. – 1992. – Vol. 9. – P. 213-228.

150. Frank W., Ratnadewi D., Reski R. *Physcomitrella patens* is highly tolerant against drought, salt and osmotic stress // *Planta*. 2005. Vol. 220, № 3. P. 384-394.
151. Fremstad E. Epifyttflora og vegetasjon på alm (*Ulmus glabra*) i Orkladalen, Sor-Trondelag // *Norsk Botanisk Forenings Tidsskrift*. – 1977. – B. 35. – H. 2. – P. 39–49.
152. Fritz Ö., Brunet J., Caldiz M. Interacting effects of tree characteristics on the occurrence of rare epiphytes in a Swedish beech forest area // *The Bryologist*. – 2009. – Vol. 112. – № 3. – P. 488-505.
153. Fritz Ö., Brunet J. Epiphytic bryophytes and lichens in Swedish beech forests—effects of forest history and habitat quality // *Ecological Bulletins*. – 2010. – P. 95-108.
154. Fritz Ö. Vertical distribution of epiphytic bryophytes and lichens emphasizes the importance of old beeches in conservation // *Biodivers. Conserv.* – 2009. – Vol. 18. – P. 289–304.
155. Garcia E.T., Oliveira S.M., Tavares-Martins A.C., Pôrto K.C. Vertical gradient of epiphytic bryophytes in the Amazon: the rule and its exception // *Cryptogamie, Bryologie*. – 2020. – Vol. 41. – № 5. – P. 55-65.
156. Gauslaa Y. The Lobarion, an epiphytic community of ancient forests threatened by acid rain // *Lichenologist*. – 1995. – Vol. 27. – P. 59–76.
157. Gignac L.D., Dale M.R.T. Effects of fragment size and habitat heterogeneity on cryptogam diversity in the low-boreal forest of western Canada // *The Bryologist*. – 2005. – Vol. 108. – № 1. – C. 50-66. [https://doi.org/10.1639/0007-2745\(2005\)108\[50:EOFSAH\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1639/0007-2745(2005)108[50:EOFSAH]2.0.CO;2)
158. Gimingham C.H., Birse E.M. Ecological studies on growth-form in bryophytes: I. Correlations between growth-form and habitat // *The Journal of Ecology*. – 1957. – P. 533-545.
159. Glime, J. M. *Bryophyte ecology*, Chap. 1–1: Household and personal uses. – Ebook sponsored by Michigan Technological University and the International Association of Bryologists. – URL: <http://digitalcommons.mtu.edu/bryophyte-ecology> (дата обращения: 05.10.2021).
160. Gough L.P. Cryptogam distribution on *Pseudotsuga menziesii* and *Abies lasiocarpa* in the Front Range, Boulder Country, Colorado // *The Bryologist*. – 1975. – Vol. 78. – № 2. – P. 124–145.
161. Gözcü M.C.A.N., Kara R., Ezer T. Bryophyte flora of Melendiz Mountain in Turkey // *Turkish Journal of Botany*. – 2013. – Vol. 37. – № 3. – P. 575-588.
162. Grace J.B. A clarification of the debate between Grime and Tilman // *Functional ecology*. – 1991. – P. 583-587.
163. Grubb P.J., Lloyd J.R., Pennington T.D., Whitmore T. C. A comparison of montane and lowland rain forest in Ecuador I. The forest structure, physiognomy, and floristics // *The Journal of Ecology*. – 1963. – P. 567-601.

164. Gustafsson, L., Eriksson, I. Factors of importance for the epiphytic vegetation of aspen *Populus tremula* with special emphasis on bark chemistry and soil chemistry // *Journal of Applied Ecology*. – 1995. – P. 412–424.
165. Hale Jr M.E. Vertical distribution of cryptogams in a virgin forest in Wisconsin // *Ecology*. – 1952. – Vol. 33. – № 3. – P. 398-406.
166. Hale M.E. *The Biology of Lichens*. – London: Edward Arnold Ltd., 1967. – 167 p.
167. Hanski I., Gyllenberg M. Uniting two general patterns in the distribution of species // *Science*. – 1997. – Vol. 275. – № 5298. – P. 397-400.
168. Hanski I., Ovaskainen O. The metapopulation capacity of a fragmented landscape // *Nature*. – 2000. – Vol. 404. – № 6779. – P. 755-758.
169. Harkin, J. M., Rowe, J. W. *Bark and Its Possible Uses*. – Madison, WI, USA: Forest Products Laboratory, 1971. – 76 p.
170. Harris G. P. The ecology of corticolous lichens: 1. The zonation on oak and birch in south Devon // *The Journal of Ecology*. – 1971. – P. 431-439.
171. Hedenås H., Bolyukh V. O., Jonsson B. G. Spatial distribution of epiphytes on *Populus tremula* in relation to dispersal mode // *Journal of vegetation science*. – 2003. – Vol. 14. – № 2. – P. 233-242. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2003.tb02148.x>
172. Hembre K., Meyer A., Route T., Glauser A., Stanton D. E. Stand-Level Variation Drives Canopy Water Storage by Non-vascular Epiphytes Across a Temperate-Boreal Ecotone // *Frontiers in Forests and Global Change*. – 2021. – Vol. 4. – P. 704190.
173. He-Nygrén X., Juslén A., Ahonen I., Glenny D., Piippo S. Illuminating the evolutionary history of liverworts (Marchantiophyta)—towards a natural classification // *Cladistics*. – 2006. – Vol. 22. – № 1. – P. 1-31.
174. Herwitz S. R. Raindrop impact and water flow on the vegetative surfaces of trees and the effects on stemflow and throughfall generation // *Earth surface processes and landforms*. – 1987. – Vol. 12. – № 4. – P. 425-432.
175. Hietz P., Hietz-Seifert U. Intra-and interspecific relations within an epiphyte community in a Mexican humid montane forest // *Selbyana*. – 1995. – P. 135-140.
176. Hilitzer A. Etude sur la vegetation epiphyte de la boheme. // *Spisy vydavane Prirodovedeckou Fac. sc. Univ. Charles*. – Prague, 1925. – Cislo 41. – P. 1–202.
177. Hodgetts N.G., Söderström L., Blockeel T.L., Caspari S., Ignatov M.S., Konstantinova N.A., Porley R.D. An annotated checklist of bryophytes of Europe, Macaronesia and Cyprus // *Journal of Bryology*. – 2020. – Vol. 42. – № 1. – P. 1-116.

178. Hoffman G.R. An ecologic study of epiphytic bryophytes and lichens on *Pseudotsuga menziesii* on the Olympic Peninsula, Washington II. Diversity of the vegetation // *Bryologist*. – 1971. – P. 413-427.
179. Hoffman G.R., Kazmierski R.G. An ecologic study of epiphytic bryophytes and lichens on *Pseudotsuga menziesii* on the Olympic Peninsula, Washington. I. A description of the vegetation // *Bryologist*. – 1969. – P. 1-19.
180. Hoffman G.R., Boe A.A. Ecological Study of Epiphytic Cryptogams on *Populus deltoides* in Northeastern South Dakota and Adjacent Minnesota // *The Bryologist*. – 1977. – Vol. 80. – № 1. – P. 32-47.
181. Hofmeister J., Hošek J., Brabec M., Tenčík A. Human-sensitive bryophytes retreat into the depth of forest fragments in central European landscape // *European journal of forest research*. – 2016. – Vol. 135. – № 3. – P. 539-549. <https://doi.org/10.1007/s10342-016-0953-z>
182. Holien H. Influence of site and stand factors on the distribution of crustose lichens of the Caliciales in a suboceanic spruce forest area in central Norway // *Lichenologist*. – 1996. – Vol. 28. – № 4. – P. 315-330.
183. Hölscher D., Köhler L., Leuschner C., Kappelle M. Nutrient fluxes in stemflow and throughfall in three successional stages of an upper montane rain forest in Costa Rica // *Journal of Tropical Ecology*. – 2003. – Vol. 19. – № 5. – P. 557-565.
184. Horikawa Y., Nakanishi S. Study on the vertical distribution of epiphytic bryophytes on Beech trees, *Fagus crenata* Blume // *Bot. Mag. Tokyo*. – 1956. – Vol. 69. – № 813. – P. 119.
185. Hyvärinen M. Adaptivity of the thallus structure of *Hypogymnia physodes* to macroclimatic conditions // *Lichenologist*. – 1992. – Vol. 24. – № 3. – P. 267-279.
186. Hyvärinen M., Halonen P., Kauppi M. Influence of stand age and structure on the epiphytic lichen vegetation in the middle-boreal forests of Finland // *Lichenologist*. – 1992. – Vol. 24. – № 2. – P. 165-180.
187. Ibsch, P.L. Neotropische Epiphytendiversität – das Beispiel Bolivien: дис. ... д-ра биол. наук. – Wiehl: M. Galunder Verlag, 1996. – 356 с. – (Archiv für Naturwissenschaftliche Dissertationen; № 1).
188. Ignatov M.S., Afonina O.M., Ignatova E.A., Abolina A., Akatova T.V., Baisheva E.Z., Bardunov L.V., Baryakina E.A., Belkina O.A., Bezgodov A.G., Boychuk M.A., Cherdantseva V.Ya., Czernyadjeva I.V., Doroshina G.Ya., Dyachenko A.P., Fedosov V.E., Goldberg I.L., Ivanova E.I., Jukoniene I., Kannukene L., Kazanovsky S.G., Kharzinov Z.Kh., Kurbatova L.E., Maksimov A.I., Mamatkulov U.K., Manakyan V.A., Maslovsky O.M., Napreenko M.G., Otnyukova T.N., Partyka L.Ya., Pisarenko O.Yu., Popova N.N., Rykovsky G.F., Tubanova D.Ya., Zheleznova G.V., Zolotov V.I.

Checklist of mosses of East Europe and North Asia // *Arctoa*. – 2006. – Vol. 15. – P. 1-130. DOI: 10.15298/arctoa.15.01

189. Ignatova E.A., Fedorova A.V., Kuznetsova O.I., Ignatov M.S. Taxonomy of the *Plagiothecium laetum* complex (Plagiotheciaceae, Bryophyta) in Russia // *Arctoa*. – 2019. – Vol. 28. – № 1. – P. 28-45. <https://doi.org/10.15298/arctoa.28.05>

190. Janzen D. H. Herbivores and the number of tree species in tropical forests // *The American Naturalist*. – 1970. – Vol. 104. – № 940. – P. 501-528. doi:10.1086/282687

191. Johansson, D. Ecology of vascular epiphytes in West African rain forest // *Acta Phytogeographica Suecica*. – Uppsala: Svenska Växtgeografiska Sällskapet, 1974. – Vol. 59. – 129 p.

192. Johansson V., Ranius T., Snäll T. Epiphyte metapopulation dynamics are explained by species traits, connectivity, and patch dynamics // *Ecology*. – 2012. – Vol. 93. – № 2. – P. 235-241.

193. Johansson V., Ranius T., Snäll T. Epiphyte metapopulation persistence after drastic habitat decline and low tree regeneration: time-lags and effects of conservation actions // *Journal of Applied Ecology*. – 2013. – Vol. 50. – № 2. – P. 414-422.

194. John E., Dale M.R.T. Neighbor relations within a community of epiphytic lichens and bryophytes // *The Bryologist*. – 1995. – Vol. 98. – P. 29-37.

195. Johns J.W., Yost J.M., Nicolle D., Igic B., Ritter M. K. Worldwide hemisphere-dependent lean in Cook pines // *Ecology*. – 2017. – Vol. 98. – № 9. – P. 2482-2484.

196. Kalgutkar R.M., Bird C.D. Lichens found on *Larix lyallii* and *Pinus albicaulis* in southwestern Alberta, Canada // *Can. J. Bot.* – 1968. – Vol. 47. – P. 627-648.

197. Kassambara A. ggpubr: 'ggplot2' Based Publication Ready Plots. R package version 0.4.0. – 2020. URL: <https://cran-r-project.org/web/packages/ggpubr/index.html>

198. Kellman M., Roulet N. Stemflow and throughfall in a tropical dry forest // *Earth Surface Processes and Landforms*. – 1990. – Vol. 15. – No. 1. – P. 55-61.

199. Kermit T., Gauslaa Y. The vertical gradient of bark pH of twigs and macrolichens in a *Picea abies* canopy not affected by acid rain // *The Lichenologist*. – 2001. – Vol. 33. – No. 4. – P. 353-359.

200. Király I., Nascimbene J., Tinya F., Ódor P. Factors influencing epiphytic bryophyte and lichen species richness at different spatial scales in managed temperate forests // *Biodiversity and Conservation*. – 2013. – Vol. 22. – P. 209-223.

201. Kivistö L., Kuusinen M. Edge effects on the epiphytic lichen flora of *Picea abies* in middle boreal Finland // *The Lichenologist*. – 2000. – Vol. 32. – No. 4. – P. 387-398. <https://doi.org/10.1006/lich.2000.0282>

202. Kleefeld A., Gypser S., Herppich W. B., Bader G., Veste M. Identification of spatial pattern of photosynthesis hotspots in moss-and lichen-dominated biological soil crusts by combining

chlorophyll fluorescence imaging and multispectral BNDVI images // *Pedobiologia*. – 2018. – Vol. 68. – P. 1-11.

203. Klein J., Low M., Thor G., Sjögren J., Lindberg E., Eggers S. Tree species identity and composition shape the epiphytic lichen community of structurally simple boreal forests over vast areas // *Plos One*. – 2021. – Vol. 16. – No. 9. – P. e0257564. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0257564>

204. Kovářová M., Pyszko P., Plášek V. How Does the pH of Tree Bark Change with the Presence of the Epiphytic Bryophytes from the Family Orthotrichaceae in the Interaction with Trunk Inclination? // *Plants*. – 2021. – Vol. 11. – No. 1. – P. 63.

205. Kutuyavin I., Manov A. Spatial relationships of trees in middle taiga post-pyrogenic pine forest stands in the European North-East of Russia // *Journal of Forest Science*. – 2022. – Vol. 68. – No. 6. – P. 228-240.

206. Kuuluvainen T. Forest management and biodiversity conservation based on natural ecosystem dynamics in northern Europe: the complexity challenge // *AMBIO: A Journal of the Human Environment*. – 2009. – Vol. 38. – No. 6. – P. 309-315.

207. Kuusinen M. Epiphyte flora and diversity on basal trunks of six old-growth forest tree species in southern and middle boreal Finland // *The Lichenologist*. – 1996. – Vol. 28. – No. 5. – P. 443-463.

208. Kuusinen M. Epiphytic lichen flora and diversity on *Populus tremula* in old-growth and managed forests of southern and middle boreal Finland // *Annales Botanici Fennici*. – 1994. – Vol. 31. – P. 245-260.

209. Van Elewijck L. Influence of leaf and branch slope on stemflow amount // *Catena*. – 1989. – Vol. 16. – P. 525-533.

210. Lara F., Mazimpaka V. Succession of epiphytic bryophytes in a *Quercus pyrenaica* forest from the Spanish Central Range (Iberian Peninsula) // *Nova Hedwigia*. – 1998. – Vol. 67. – No. 1. – P. 125-138. <https://doi.org/10.1127/nova.hedwigia/67/1998/125>

211. Lesica P., McCune B., Cooper S. V., Hong W. S. Differences in lichen and bryophyte communities between old-growth and managed second-growth forests in the Swan Valley, Montana // *Canadian Journal of Botany*. – 1991. – Vol. 69. – No. 8. – P. 1745-1755. <https://doi.org/10.1139/b91-222>

212. Levia Jr D.F., Frost E.E. A review and evaluation of stemflow literature in the hydrologic and biogeochemical cycles of forested and agricultural ecosystems // *Journal of Hydrology*. – 2003. – Vol. 274. – No. 1-4. – P. 1-29.

213. Lichter J. Primary succession and forest development on coastal Lake Michigan sand dunes // *Ecological Monographs*. – 1998. – Vol. 68. – No. 4. – P. 487-510.

214. Lindo Z., Whiteley J. A. Old trees contribute bio-available nitrogen through canopy bryophytes // *Plant and Soil*. – 2011. – Vol. 342. – P. 141-148.
215. Löbel S., Snäll T., Rydin H. Epiphytic bryophytes near forest edges and on retention trees: reduced growth and reproduction especially in old-growth-forest indicator species // *Journal of Applied Ecology*. – 2012. – Vol. 49. – No. 6. – P. 1334-1343.
216. Löbel S., Snäll T., Rydin H. Metapopulation processes in epiphytes inferred from patterns of regional distribution and local abundance in fragmented forest landscapes // *Journal of Ecology*. – 2006. – Vol. 94. – No. 4. – P. 856-868.
217. Löbel S., Snäll T., Rydin H. Species richness patterns and metapopulation processes—evidence from epiphyte communities in boreo-nemoral forests // *Ecography*. – 2006. – Vol. 29. – No. 2. – P. 169-182.
218. MacArthur R.H., Wilson E.O. *The theory of island biogeography*. – Princeton: Princeton Univ. Press, 1967. – 293 p.
219. Mahendrappa M.K. Chemical characteristics of precipitation and hydrogen input in throughfall and stemflow under some eastern Canadian forest stands // *Canadian Journal of Forest Research*. – 1983. – Vol. 13. – No. 5. – P. 948-955.
220. Mahendrappa M.K. Chemical composition of stemflow from some eastern Canadian tree species // *Canadian Journal of Forest Research*. – 1974. – Vol. 4. – No. 1. – P. 1-7.
221. Malcolm, W.M., Malcolm, N. *Mosses and Other Bryophytes: An Illustrated Glossary*. – Newtown: Micro-Optics Press, 2006. – 336 p.
222. Mangan S.A., Schnitzer S.A., Herre E.A., Mack K.M., Valencia M.C., Sanchez E.I., Bever J.D. Negative plant-soil feedback predicts tree-species relative abundance in a tropical forest // *Nature*. – 2010. – Vol. 466. – No. 7307. – P. 752-755.
223. Mangan S.A. et al. Negative plant–soil feedback predicts tree-species relative abundance in a tropical forest / Mangan, S. A., Schnitzer, S. A., Herre, E. A., Mack, K. M., Valencia, M. C., Sanchez, E. I., Bever, J. D. // *Nature*. – 2010. – vol. 466. – No. 7307. – P. 752-755.
224. Manzke, W. pH-Wert an der Rindenoberfläche und Substratpräferenz epiphytischer Moose in alten Eichen-Hainbuchen-Beständen der Kinzig-Aue (Untermainebene, Hessen) // *Archive for Bryology*. – 2008. – Vol. 30. – P. 1–26.
225. Marmor L., Randlane T. Effects of road traffic on bark pH and epiphytic lichens in Tallinn // *Folia Cryptogamica Estonica*. – 2007. – vol. 43. – P. 23-37.
226. Martinez-Meza E., Whitford W. G. Stemflow, throughfall and channelization of stemflow by roots in three Chihuahuan desert shrubs // *Journal of Arid Environments*. – 1996. – Vol. 32. – No. 3. – P. 271-288.
227. Matthews D. *Cascade-Olympic Natural History: A Trailside Reference*. – 1994.

228. Mazzoleni S., Bonanomi G., Incerti G., Chiusano M. L., Termolino P., Mingo A., Lanzotti V. Inhibitory and toxic effects of extracellular self-DNA in litter: a mechanism for negative plant–soil feedbacks? // *New Phytologist*. – 2015. – Vol. 205. – No. 3. – P. 1195-1210. doi: 10.1111/nph.13121
229. McCune B. Gradients in epiphyte biomass in three *Pseudotsuga*-*Tsuga* forests of different ages in western Oregon and Washington // *Bryologist*. – 1993. – P. 405-411.
230. McGee G.G., Kimmerer R.W. Forest age and management effects on epiphytic bryophyte communities in Adirondack northern hardwood forests, New York, USA // *Canadian Journal of Forest Research*. – 2002. – Vol. 32. – No. 9. – P. 1562-1576.
231. Mežaka A., Znotiņa V., Piterāns A. Distribution of epiphytic bryophytes in five Latvian natural forest stands of slopes, screes and ravines // *Acta Biol. Univ. Daugavpil.* 2005. – Vol. 5. – No. 2. – P. 101-108.
232. Mežaka A., Salazar Allen N., Mendieta-Leiva G., Bader M. Y. Life on a leaf: The development of spatial structure in epiphyll communities // *Journal of Ecology*. – 2022. – Vol. 110. – No. 3. – P. 619-630.
233. Mežaka A., Brūmelis G., Piterāns A. The distribution of epiphytic bryophyte and lichen species in relation to phorophyte characters in Latvian natural old-growth broad-leaved forests // *Folia Cryptogamica Estonica*. – 2008. – Vol. 44. – P. 89-99.
234. Mežaka A., Brūmelis G., Piterāns A. Tree and stand-scale factors affecting richness and composition of epiphytic bryophytes and lichens in deciduous woodland key habitats // *Biodiversity and Conservation*. – 2012. – Vol. 21. – P. 3221-3241. <https://doi.org/10.1007/s10531-012-0361-8>
235. Mežaka A., Znotiņa V. Epiphytic bryophytes in old growth forests of slopes, screes and ravines in north-west Latvia // *Acta Universitatis Latviensis*. – 2006. – Vol. 710. – P. 103-116.
236. Mikhailov, I., Trubina, M., Vorobeichik, E., Scheidegger, C. Influence of environmental factors on the local-scale distribution of cyanobacterial lichens: case study in the North Urals, Russia // *Folia Cryptogamica Estonica*. – 2005. – Vol. 41. – P. 45–54.
237. Mills S.E., Macdonald S.E. Factors influencing bryophyte assemblage at different scales in the western Canadian boreal forest // *The Bryologist*. – 2005. – Vol. 108. – No. 1. – P. 86-100.
238. Moe B., Botnen A. A quantitative study of the epiphytic vegetation on pollarded trunks of *Fraxinus excelsior* at Havrå Osterøy, western Norway // *Plant Ecol.* – 1997. – Vol. 129. – P. 157-177.
239. Mota de Oliveira S., Ter Steege H., Cornelissen J.H., Robbert Gradstein S. Niche assembly of epiphytic bryophyte communities in the Guianas: a regional approach // *Journal of Biogeography*. – 2009. – Vol. 36. – No. 11. – P. 2076-2084.
240. Nakanishi S. The epiphytic communities in the alpine zone of middle Honshu, Japan // *Jap. Jour. Bot.* – 1966. – Vol. 19. – P. 231-254.

241. Návar J. The causes of stemflow variation in three semi-arid growing species of northeastern Mexico // *Journal of Hydrology*. – 1993. – Vol. 145. – No. 1-2. – P. 175-190.
242. Notov, A.A., Zhukova, L.A. Epiphytic lichens and bryophytes at different ontogenetic stages of *Pinus sylvestris* // *Wulfenia*. – 2015. – Vol. 22. – P. 245–260.
243. Ojala E., Mönkkönen M., Inkeröinen J. Epiphytic bryophytes on European aspen *Populus tremula* in old-growth forests in North- Eastern Finland and in adjacent sites in Russia // *Canadian Journal of Botany*. – 2000. – Vol. 78. – No. 4. – P. 529-536.
244. Parker G. G. Throughfall and stemflow in the forest nutrient cycle // *Advances in Ecological Research*. – 1983. – Vol. 13. – P. 57-133.
245. Patino J., Gómez-Rodríguez C., Pupo-Correia A., Sequeira M., Vanderpoorten A. Trees as habitat islands: Temporal variation in alpha and beta diversity in epiphytic laurel forest bryophyte communities // *Journal of Biogeography*. – 2018. – Vol. 45. – No. 8. – P. 1727-1738. <https://doi.org/10.1111/jbi.13359>
246. Peard J.L. Distribution of Corticolous Noncrustose Lichens on Trunks of Rocky Mountain Junipers in Boulder County, Colorado // *The Bryologist*. – 1983. – Vol. 86. – No. 3. – P. 244-250.
247. Peciar A.J. Epiphytische Moosgesellschaften der Slowakei // *Acta Fac. Rer. Not. Univ. Comenianae*. – 1965. – Vol. 9 (8-9). – P. 371-470.
248. Peck J.L.E., Hong W.S., McCune B. Diversity of epiphytic bryophytes on three host tree species, thermal Meadow, Hotsprings Island, Queen Charlotte Islands, Canada // *Bryologist*. – 1995. – P. 123-128.
249. Pike L.H., Rydell R.A., Denison W.C. 400-year-old Douglas fir tree and its epiphytes: biomass, surface area, and their distributions // *Canadian Journal of Forest Research*. – 1977. – Vol. 7. – No. 4. – P. 680-699.
250. Pike L.H., Denison W.C., Tracy D.M., Sherwood M.A., Rhoades F.M. Floristic survey of epiphytic lichens and bryophytes growing on old-growth conifers in western Oregon // *Bryologist*. – 1975. – P. 389-402.
251. Pitkin P. Environmental factors and growth in corticolous bryophytes // *Journal of Bryology*. – 1973. – Vol. 7. – P. 522.
252. Pitkin P.H. Variability and seasonality of the growth of some corticolous pleurocarpous mosses // *Journal of Bryology*. – 1975. – Vol. 8. – No. 3. – P. 337-356.
253. Pocs, T. The epiphytic biomass and its effect on the water balance of two rainforest types in the Uluguru Mountains // *Acta Bot. Acad. Sci. Hung.* – 1980. – Vol. 26. – P. 143-167.
254. Porada P., Van Stan J.T., Kleidon A. Significant contribution of non-vascular vegetation to global rainfall interception // *Nature Geoscience*. – 2018. – Vol. 11. – No. 8. – P. 563-567.

255. Putna S., Mežaka A. Preferences of epiphytic bryophytes for forest stand and substrate in North-East Latvia // *Folia Cryptogamica Estonica*. – 2014. – Vol. 51. – P. 75-83. <https://doi.org/10.12697/fce.2014.51.08>
256. Rambo T.R. Structure and composition of corticolous epiphyte communities in a Sierra Nevada old-growth mixed-conifer forest // *The Bryologist*. – 2010. – Vol. 113. – No. 1. – P. 55-71.
257. Rasmussen L. Element content of epiphytic *Hypnum cupressiforme* related to element content of the bark of different species of phorophytes // *Lindbergia*. – 1978. – P. 209-218.
258. Rhoades F.M. Nonvascular epiphytes in forest canopies: worldwide distribution, abundance, and ecological roles // *Forest canopies*. – 1995. – P. 353-408.
259. Richards P.W. *The tropical rain forest: an ecological study*, 2nd edn. – Cambridge University Press. – Cambridge, UK. – 1996. 575 p.
260. Richardson, D.H., Young, C.M. Lichens and vertebrates // In: Seward, M. R. D. (ed.). *Lichen Ecology*. – Academic Press, London. – 1977. – P. 121-144.
261. Roberts B.A., Thompson L.K., Sidhu S.S. Terrestrial bryophytes as indicators of fluoride emission from a phosphorus plant, Long Harbour, Newfoundland, Canada // *Canadian Journal of Botany*. – 1979. – Vol. 57. – No. 15. – P. 1583-1590.
262. Ruchty A., Rosso A.L., McCune B. Changes in epiphyte communities as the shrub, *Acer circinatum*, develops and ages // *The Bryologist*. – 2001. – Vol. 104. – No. 2. – P. 274-281.
263. Sales K., Kerr L., Gardner J. Factors influencing epiphytic moss and lichen distribution within Killarney National Park // *Bioscience Horizons: The international journal of student research*. – 2016. – Vol. 9. <https://doi.org/10.1093/biohorizons/hzw008>
264. Shaw, D. C. Vertical organization of canopy biota // In: Lowman, M. D., Rinker, H. B. (eds.). *Forest Canopies*. – Elsevier Academic Press, Cambridge, MA. – 2004. – P. 73-101.
265. Shi X.M., Song L., Liu W. Y., Lu H.Z., Qi J.H., Li S., Wu C.S. Epiphytic bryophytes as bio-indicators of atmospheric nitrogen deposition in a subtropical montane cloud forest: Response patterns, mechanism, and critical load // *Environmental Pollution*. – 2017. – Vol. 229. – P. 932-941. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2017.07.077>
266. Sjögren, E. *Epiphytische Moosvegetation in Laubwäldern der Insel Öland (Schweden) = Epiphytic moss communities in deciduous woods on the island of Öland, Sweden*. – Uppsala: Svenska Växtgeografiska Sällskapet, 1961. – 149 p.
267. *Bryophyte Ecology* / ed. by A. J. E. Smith. – Dordrecht: Springer, 1982. – 512 p.
268. Snäll T., Ehrlén J., Rydin H. Colonization–extinction dynamics of an epiphyte metapopulation in a dynamic landscape // *Ecology*. – 2005. – Vol. 86. – No. 1. – P. 106-115.

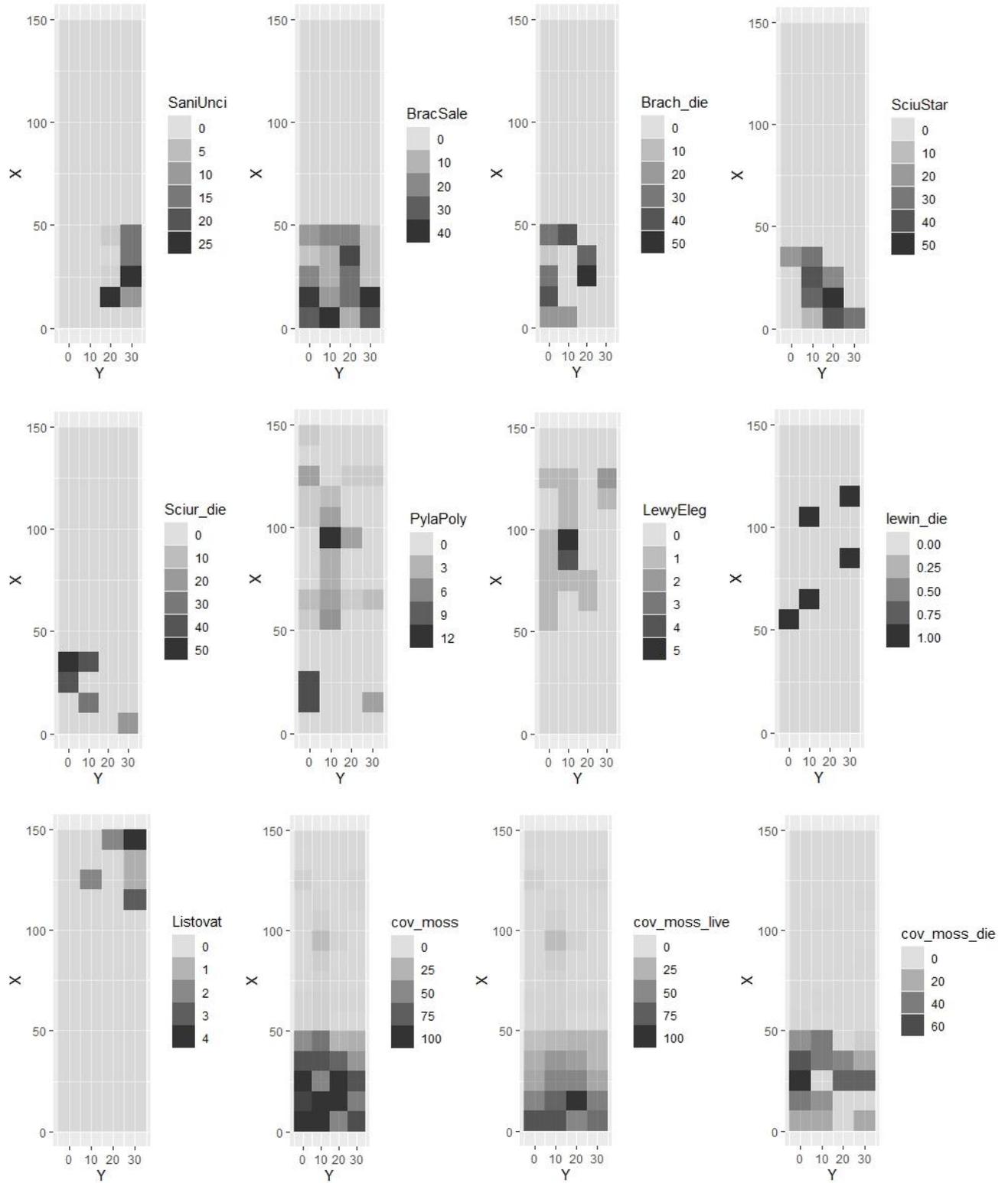
269. Snäll T., Hagström A., Rudolphi J., Rydin H. Distribution pattern of the epiphyte *Neckera pennata* on three spatial scales—importance of past landscape structure, connectivity and local conditions // *Ecography*. – 2004. – Vol. 27. – No. 6. – P. 757-766.
270. Snäll T., Pennanen J., Kivistö L., Hanski I. Modelling epiphyte metapopulation dynamics in a dynamic forest landscape // *Oikos*. – 2005. – Vol. 109. – No. 2. – P. 209-222.
271. Snäll T., Fogelqvist J., Ribeiro Jr P. J., Lascoux M. Spatial genetic structure in two congeneric epiphytes with different dispersal strategies analysed by three different methods // *Molecular Ecology*. – 2004. – Vol. 13. – No. 8. – P. 2109-2119.
272. Song L., Lu H. Z., Xu X. L., Li S., Shi X. M., Chen X., Liu W. Y. Organic nitrogen uptake is a significant contributor to nitrogen economy of subtropical epiphytic bryophytes // *Scientific reports*. – 2016. – vol. 6. – №. 1. – P. 1–9.
273. Stech M., Konstantinova N. A. Molecular divergence between *Treubia* Goebel and *Apotreubia* S. Hatt. Mizut., the two genera of the archaic liverwort class *Treubiopsida* (Hepaticophytina): Studies in austral temperate rain forest bryophytes // *Nova Hedwigia*. – 2002. – vol. 75. – №. 1-2. – P. 91-100.
274. Strazdina L. Bryophyte community composition on an island of Lake Cieceres, Latvia: dependence on forest stand and substrate properties // *Environmental and experimental biology*. – 2010. – vol. 8. – P. 49–58.
275. Studlar S. M. Host specificity of epiphytic bryophytes near Mountain Lake, Virginia // *Bryologist*. – 1982. – P. 37-50.
276. Sõmermaa, A. Ecology of Epiphytic Lichens in Main Estonian Forest Types. – Tallinn: Academy of Science of the Estonian S.S.R., Institute of Zoology and Botany, 1972. – 117 p.
277. Szczawinski A.F. Corticolous and lignicolous plant communities in the forest associations of the Douglas-fir forest on Vancouver Island. – University of British Columbia, 1953.
278. 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 Cryptogamica Estonica*. – 2017. – vol. 54. – P. 125–141. DOI: 10.12697/FCE.2017.54.16
279. Taylor L. Seeing the inside: bark painting in western Arnhem Land. – Oxford University Press, 1996.
280. Trynoski S. E., Glime J. M. Direction and height of bryophytes on four species of northern trees // *The Bryologist*. – 1982. – vol. 85. – №. 3. – P. 281–300.
281. Tuba Z., Slack N.G., Stark L. R. (ed.). *Bryophyte ecology and climate change*. – Cambridge: University Press, 2011. – 506 p.

282. Tülay E., Alataş M., Batan N. Successional trends of epiphytic bryophytes in Mediterranean Basin // *Acta Biologica Turcica*. – 2019. – vol. 32. – №. 4. – P. 181-193.
283. Türk R., Wirth V. The pH dependence of SO<sub>2</sub> damage to lichens // *Oecologia*. – 1975. – vol. 19. – №. 4. – P. 285–291.
284. Tyler T., Olsson P.A. Substrate pH ranges of south Swedish bryophytes—Identifying critical pH values and richness patterns // *Flora*. – 2016. – vol. 223. – P. 74-82.
285. van der Maarel E. *Vegetation ecology*. – Blackwell Scientific, Malden, MA, 2005. – 51 p.
286. Van Elewijck, L. Influence of leaf and branch slope on stemflow amount // *Catena*. – 1989. – Vol. 16. – P. 525–533.
287. Van Tooren B.F., Van Dam D., During H.J. The relative importance of precipitation and soil as sources of nutrients for *Calliergonella cuspidata* (Hedw.) Loeske in chalk grassland // *Functional Ecology*. – 1990. – P. 101-107.
288. Vanderpoorten A., Engels P., Sotiaux A. Trends in diversity and abundance of obligate epiphytic bryophytes in a highly managed landscape // *Ecography*. – 2004. – vol. 27. – №. 5. – P. 567-576.
289. Vanderpoorten A., Goffinet B. *Introduction to bryophytes*. – Cambridge University Press, 2009. – 329 p.
290. Vincenot C.E., Carteni F., Bonanomi G., Mazzoleni S., Giannino F. Plant–soil negative feedback explains vegetation dynamics and patterns at multiple scales // *Oikos*. – 2017. – vol. 126. – №. 9. – P. 1319-1328.
291. Walter H. *Die Hydratur der Pflanze und ihre physiologisch-ökologische Bedeutung*. – Fischer, Jena, 1931. – 174 p.
292. Weibull H. Influence of tree species on the epilithic bryophyte flora in deciduous forests of Sweden // *Journal of Bryology*. – 2001. – vol. 23. – P. 55–66.
293. Whittaker, R.H. *Communities and Ecosystems* / R. H. Whittaker. – 4th ed., illus. – New York: Macmillan, 1970. – 162 p.
294. Wickham H. *Data analysis // ggplot2*. – Springer, Cham, 2016. – P. 189-201.
295. Wierzba S., Makuchowska-Fryc J., Kłos A., Ziembik Z., Ochędzan-Siodłak W. Role of calcium carbonate in the process of heavy metal biosorption from solutions: synergy of metal removal mechanisms // *Scientific Reports*. – 2022. – vol. 12. – № 1. – P. 17668.
296. Williams C.B., Sillett S.C. Epiphyte communities on redwood (*Sequoia sempervirens*) in north-western California // *The Bryologist*. – 2007. – P. 420-452.

297. Winchester N. N., Ring R. A. Northern temperate coastal Sitka spruce forests with special emphasis on canopies: studying arthropods in an unexplored frontier // Northwest Science. – 1996. – vol. 70. – P. 94-103.
298. Wirth V. Flechtenflora. Stuttgart: Eugen Ulmer, 1980. 552 p.
299. Wolf J. H.D. Epiphyte communities of tropical montane rain forests in the northern Andes. I. Lower montane communities // Phytocoenologia – 1993. vol. 22. – P. 1-52.
300. Wolf A. L. Bird use of epiphyte resources in an oldgrowth coniferous forest of the Pacific Northwest. – Master's Thesis, Evergreen State College, WA, USA, 2009.
301. Yarranton G.A. Distribution and succession of epiphytic lichens on black spruce near Cochrane, Ontario // The Bryologist. – 1972. – vol. 75. – № 4. – P. 462–480.
302. Zechmeister H. G., Dirnböck T., Hülber K., Mirtl M. Assessing airborne pollution effects on bryophytes—lessons learned through long-term integrated monitoring in Austria // Environmental Pollution. – 2007. – vol. 147. – № 3. – P. 696-705.
303. Zotz G. Plants on plants-the biology of vascular epiphytes. – Berlin : Springer, 2016. – Vol. 190. – P. 265-272.
304. Zotz G., Vollrath B. The epiphyte vegetation of the palm *Socratea exorrhiza* - correlations with tree size, tree age and bryophyte cover // Journal of Tropical Ecology. 2003. Vol. 19, № 1. P. 81-90.

## ПРИЛОЖЕНИЕ

Рисунки распределения видов и характеристик эпифитного сообществ на исследованных методом полного описания деревьев.



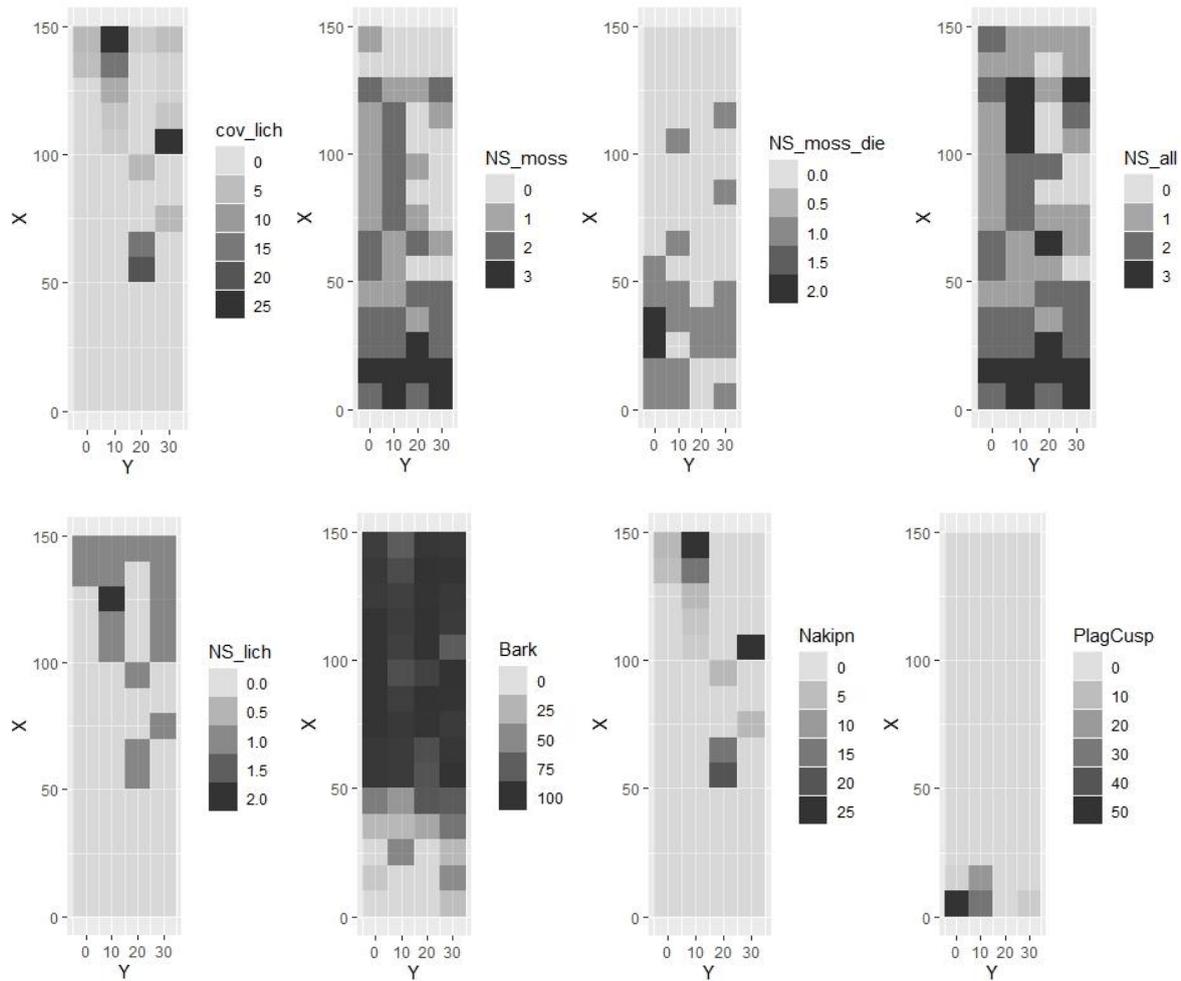
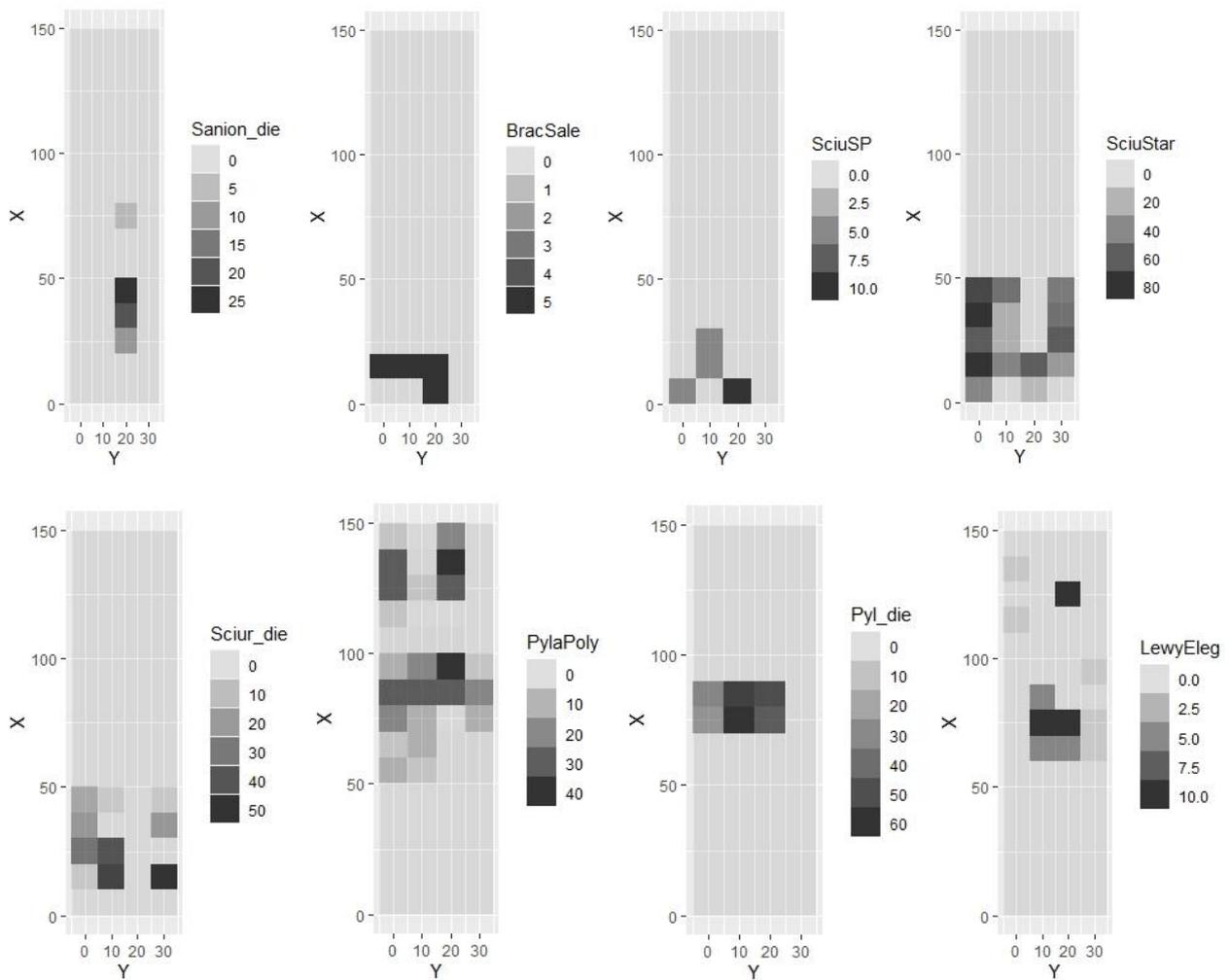


Рисунок 1. Дерево 10. На рисунке приняты следующие сокращения: Vasculars – Сосудистые растения, Nakipn – накипные лишайники, HepatSP – печёночники кроме *Radula complanata* и *Ptilidium pulcherrimum*, RhitTriq – *Hylocomiadelphus triquetrus*, Rhit\_die – мёртвый *Hylocomi- adelphus triquetrus*, HyloSple – *Hylocomium splendens*, Hylo\_die – мёртвый *Hylocomium splendens*, PlagCusp – *Plagiomnium cuspidatum*, Plag\_die – мёртвый *Plagiomnium cuspidatum*, Thui\_sp – *Thuid- ium* sp., Plagioth – *Plagiothecium rossicum*, HomaTric – *Homalia trichomanoides*, SaniUnci – *Sanionia uncinata*, Sanion\_die – мёртвая *Sanionia uncinata*, HupnCupr – *Hypnum cupressiforme*, BracSale – *Brachythecium salebrosum*, Brach\_die – мёртвый *Brachythecium salebrosum*, AmbISerp – *Amblys- tegium 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 – *Sciurohyp- num starkei*, Sciu\_die – мёртвый *Sciurohypnum* sp, SciuOedi – *Sciurohypnum oedipodium*, Camp- Somm *Campyllum sommerfeltii*, RaduComp – *Radula complanata*, Radul\_die – мёртвая *Radula complanata*, Ptilid *Ptilidium pulcherrimum*, Ptilid\_die – мёртвый *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*, Dicl\_sp – *Dicranum sp*, DiclScop – *Dicranum scoparium*, Dicl\_scop\_die – мёртвый *Dicranum scoparium*, Dicl\_mont – *Dicranum montanum*, Dicl\_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 – мертвая *Lewinskya elegans*, LeptSatur – *Leptogium saturninum*, Loba\_pulm – *Lobaria pulmonaria*, Clad\_sp – *Cladonia sp.*, Vulp\_pina – *Vulpicida pinastri*, Hypo\_phys – *Hypogymnia physodes*, Calypogeia – *Calypogeia sp*, Die\_moss – мёртвый неопределенный мох, Neproma – *Neproma sp.*, Parmelia – *Parmelia sp.*, Listovat – листоватые лишайники



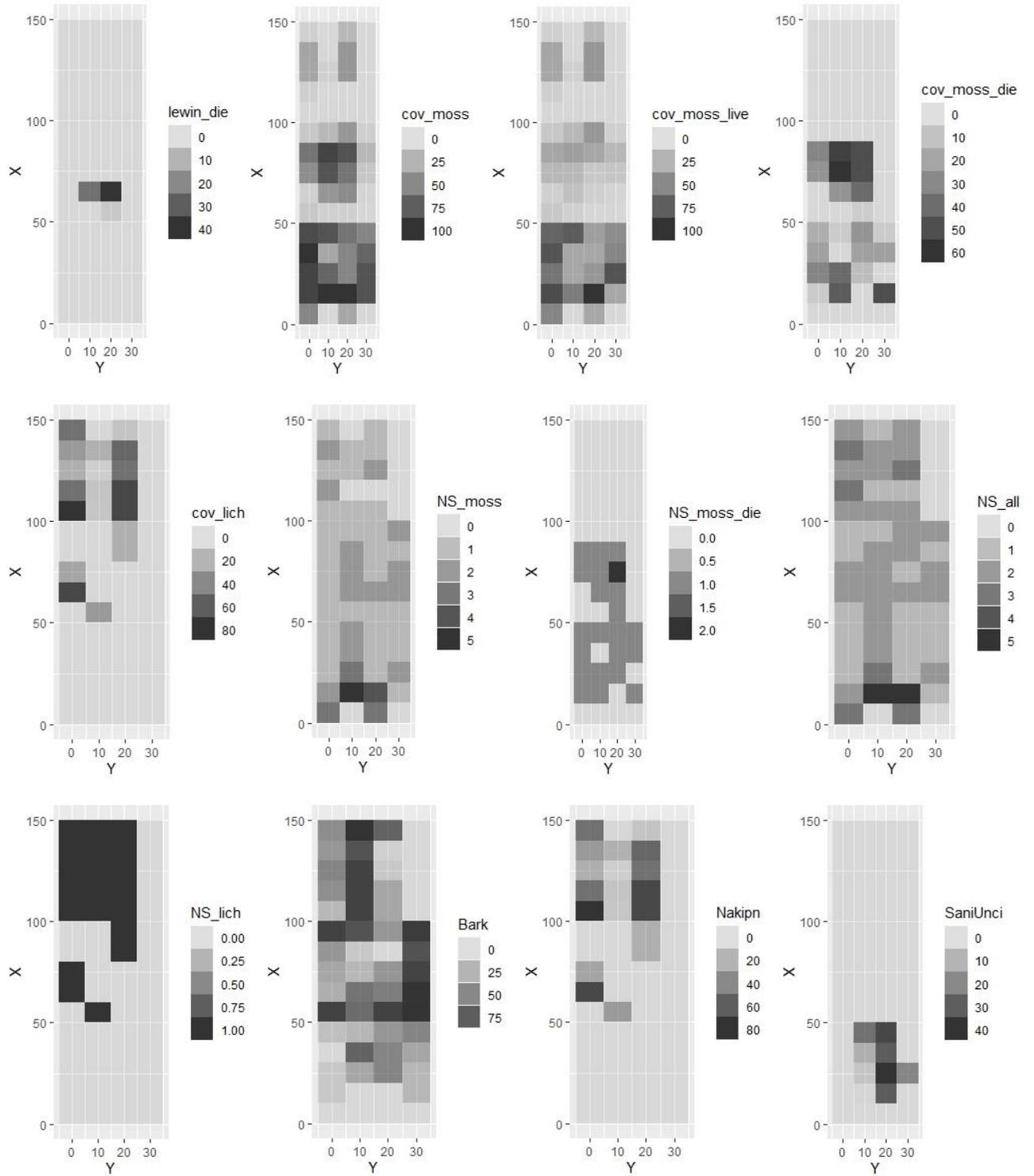
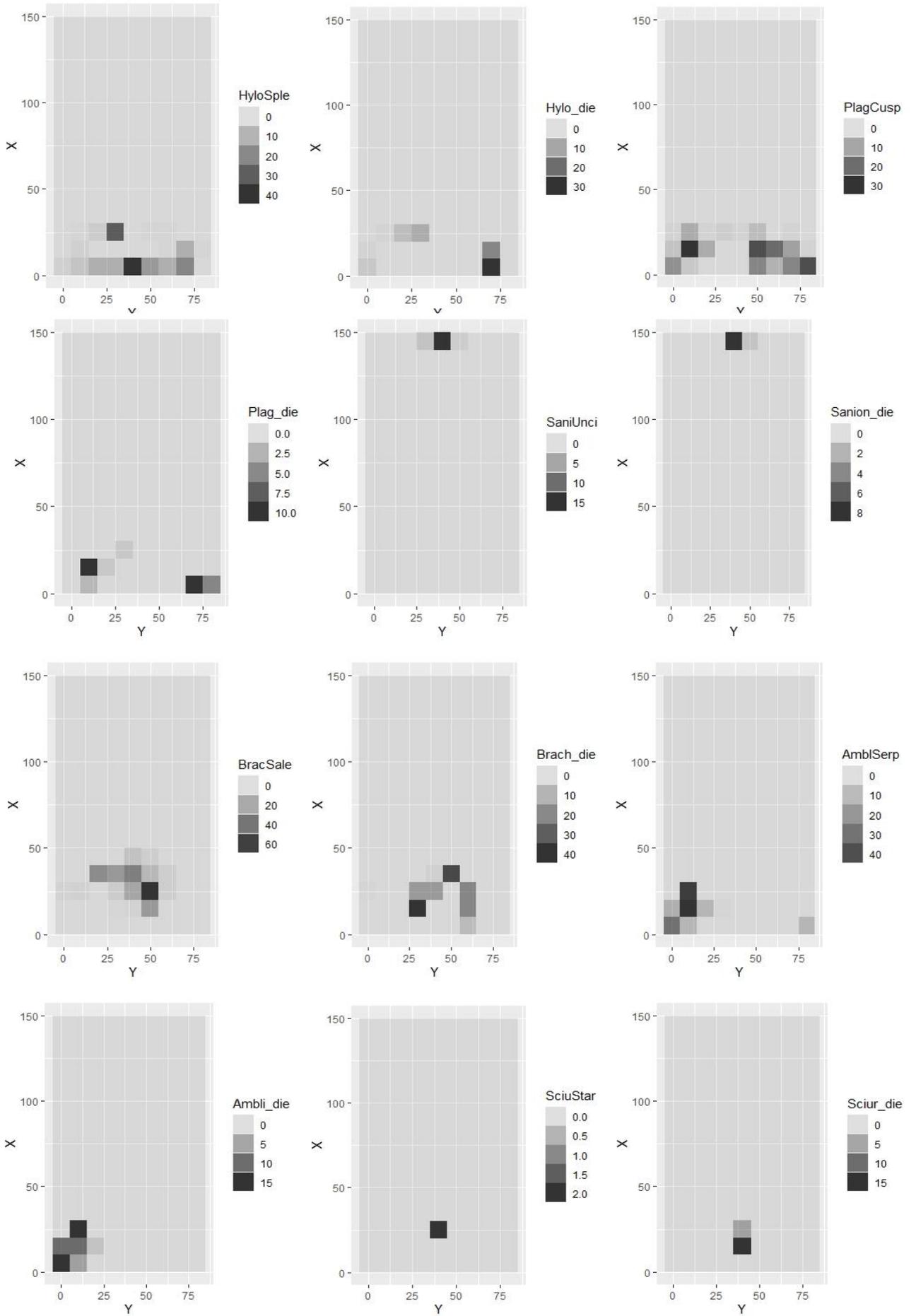
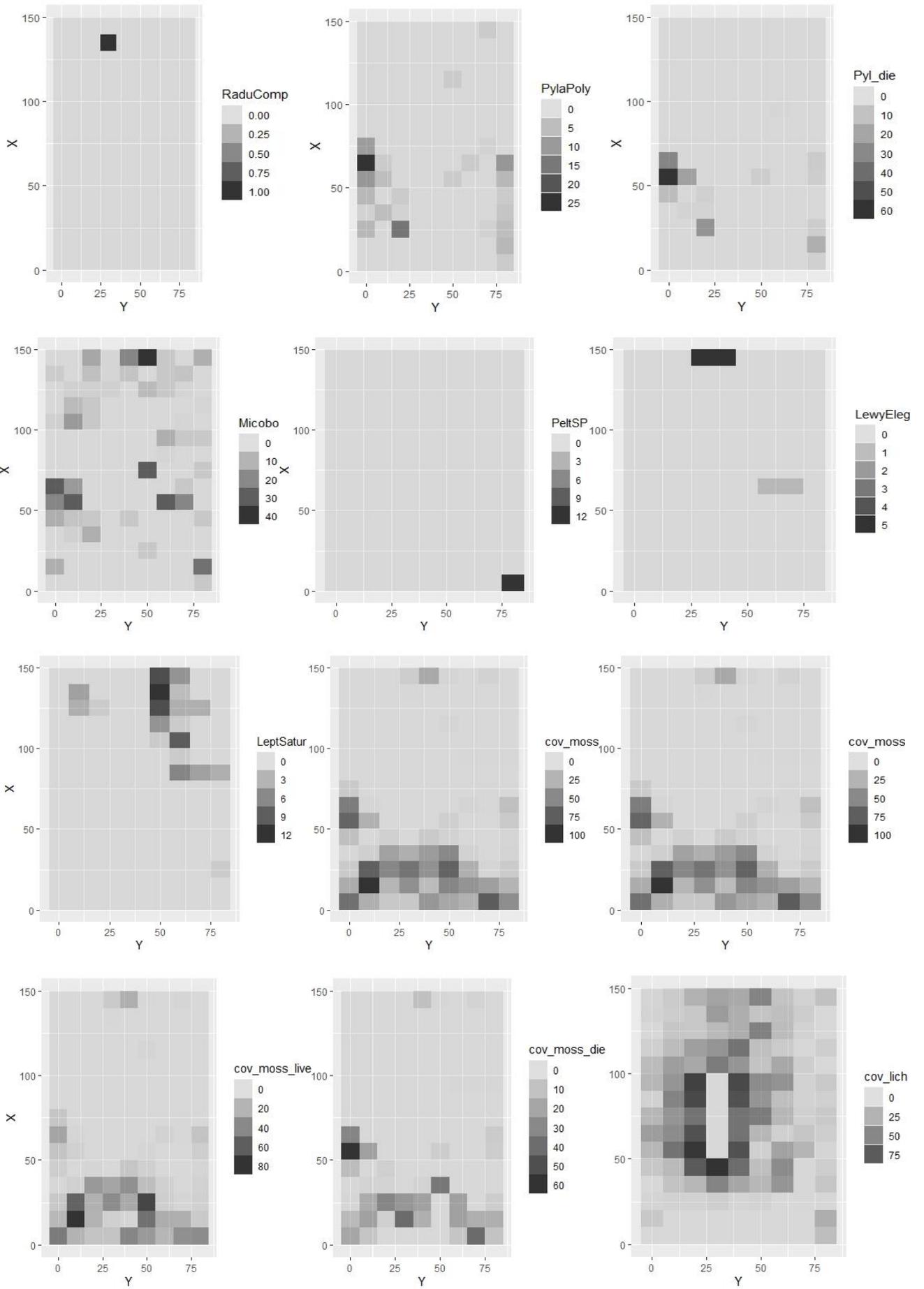


Рисунок 2. Дерево 12. Обозначение такие же, как и на рисунке 1.





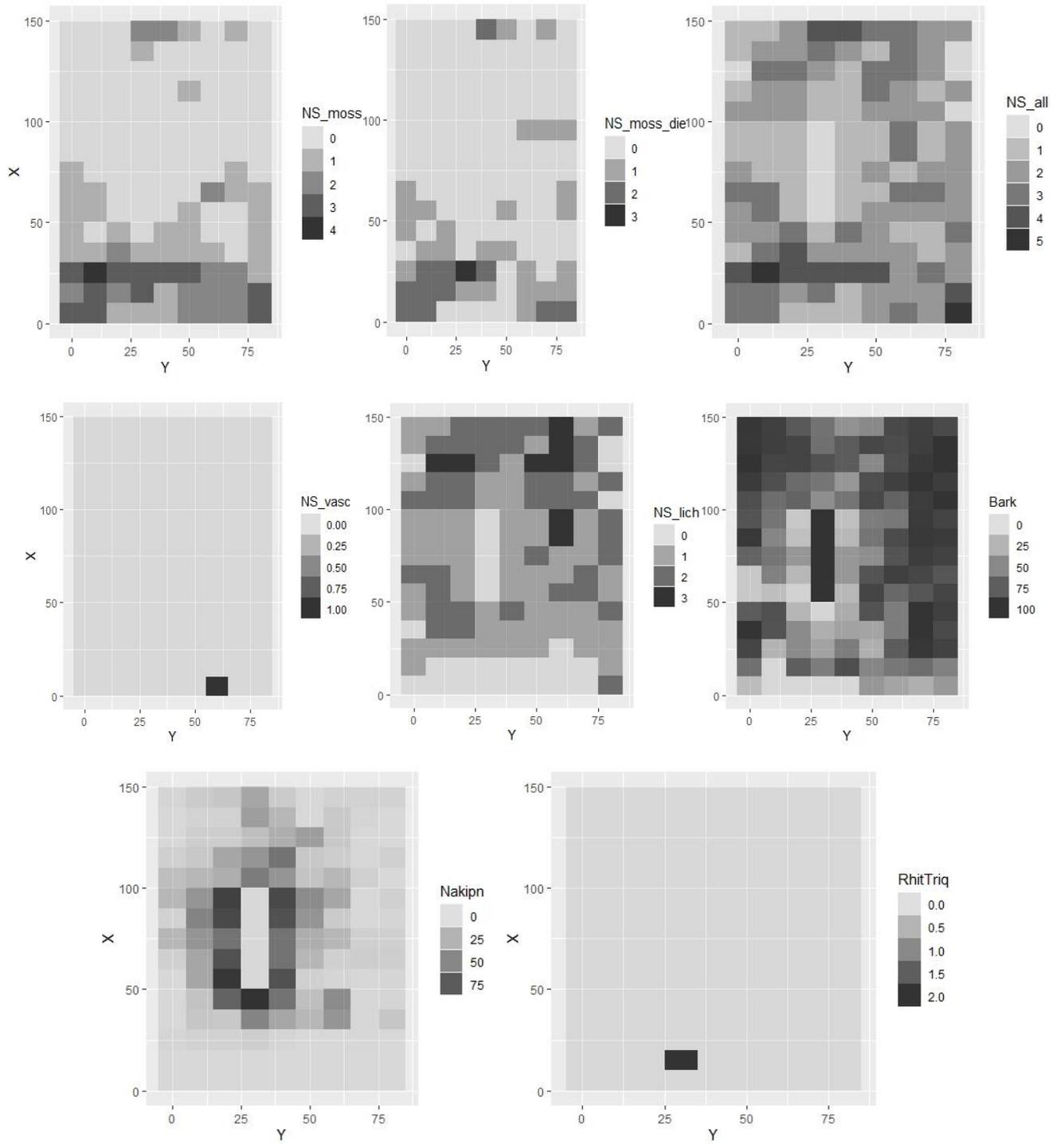
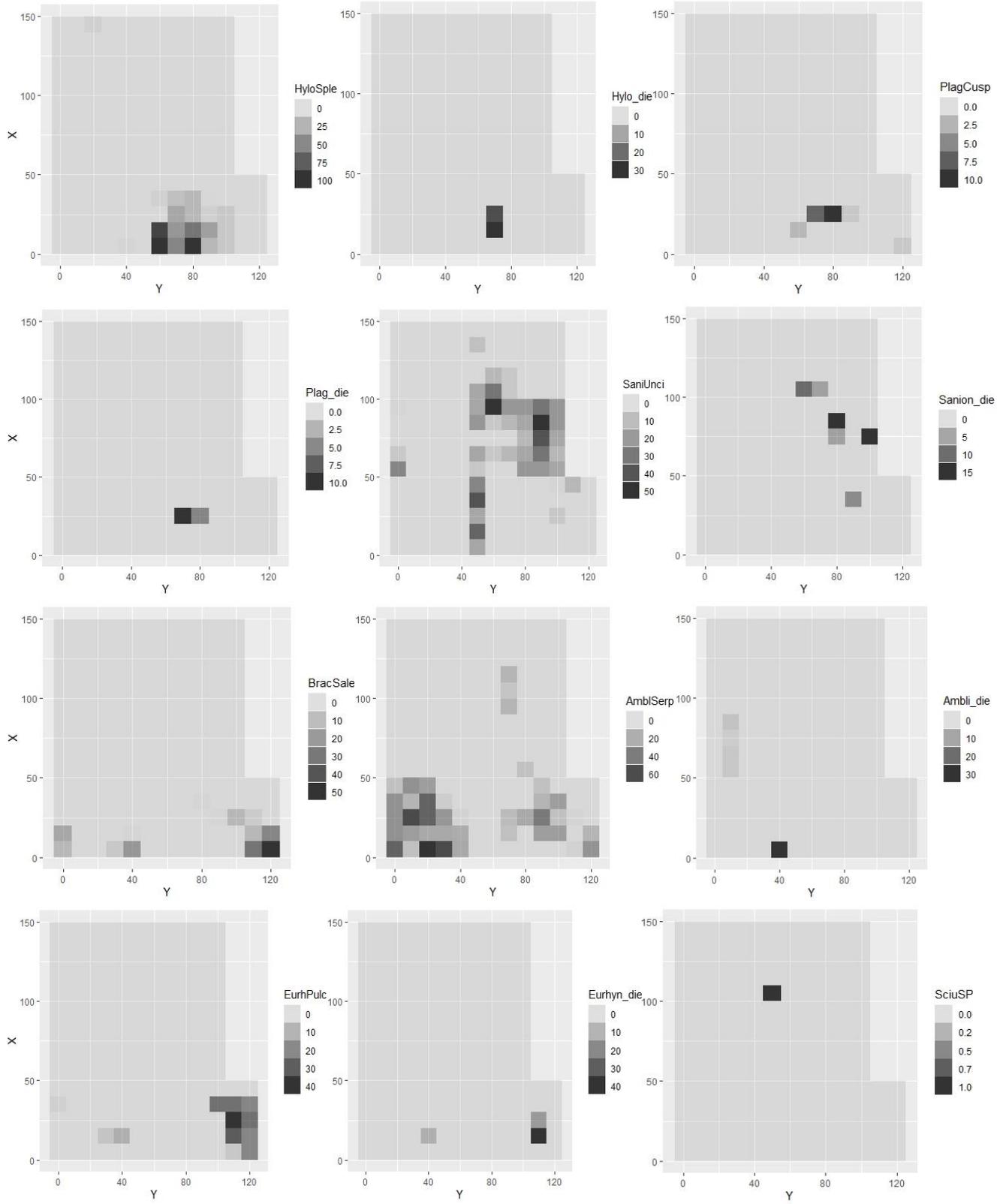
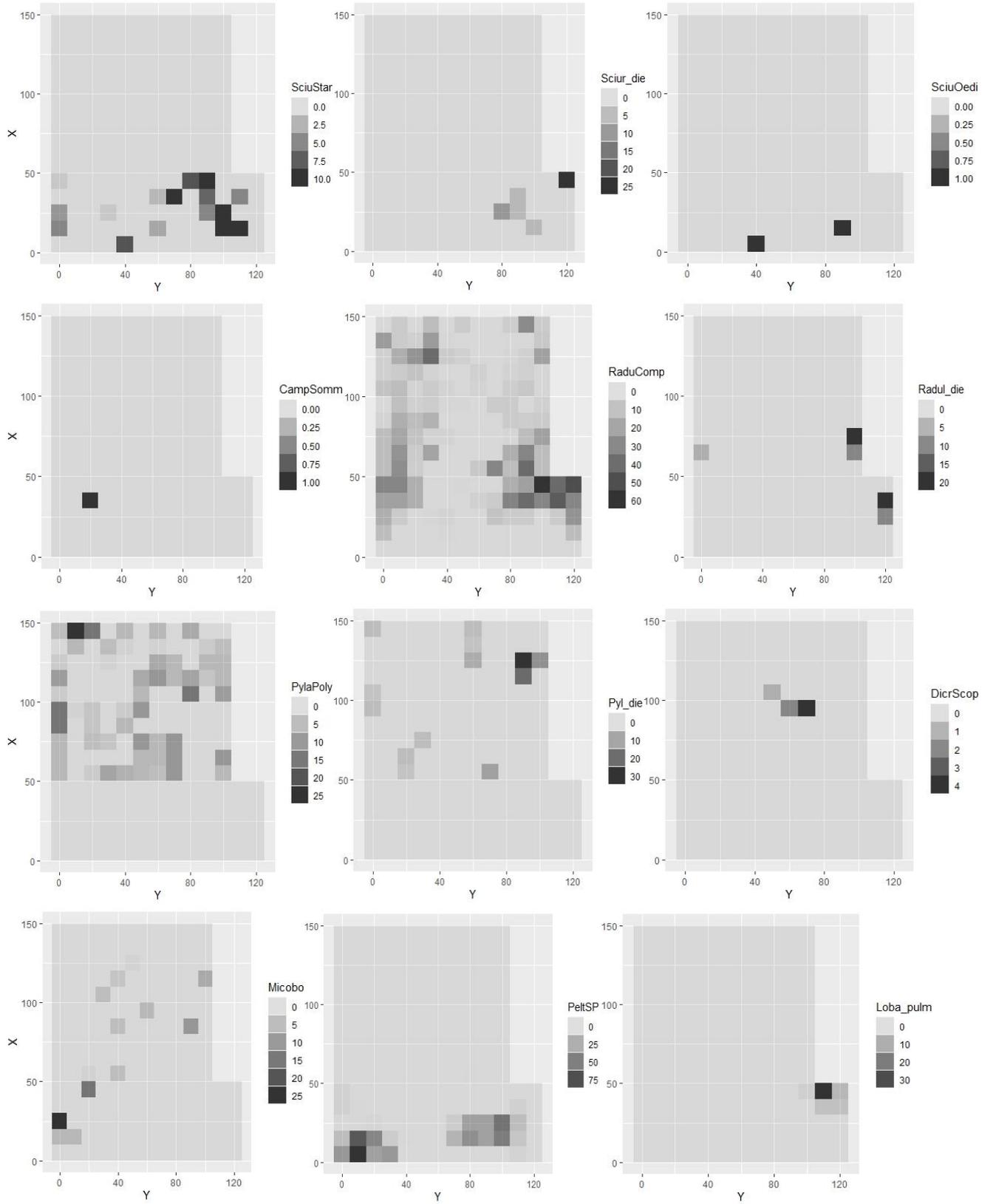


Рисунок 3. Дерево 52. Обозначение такие же, как и на рисунке 1





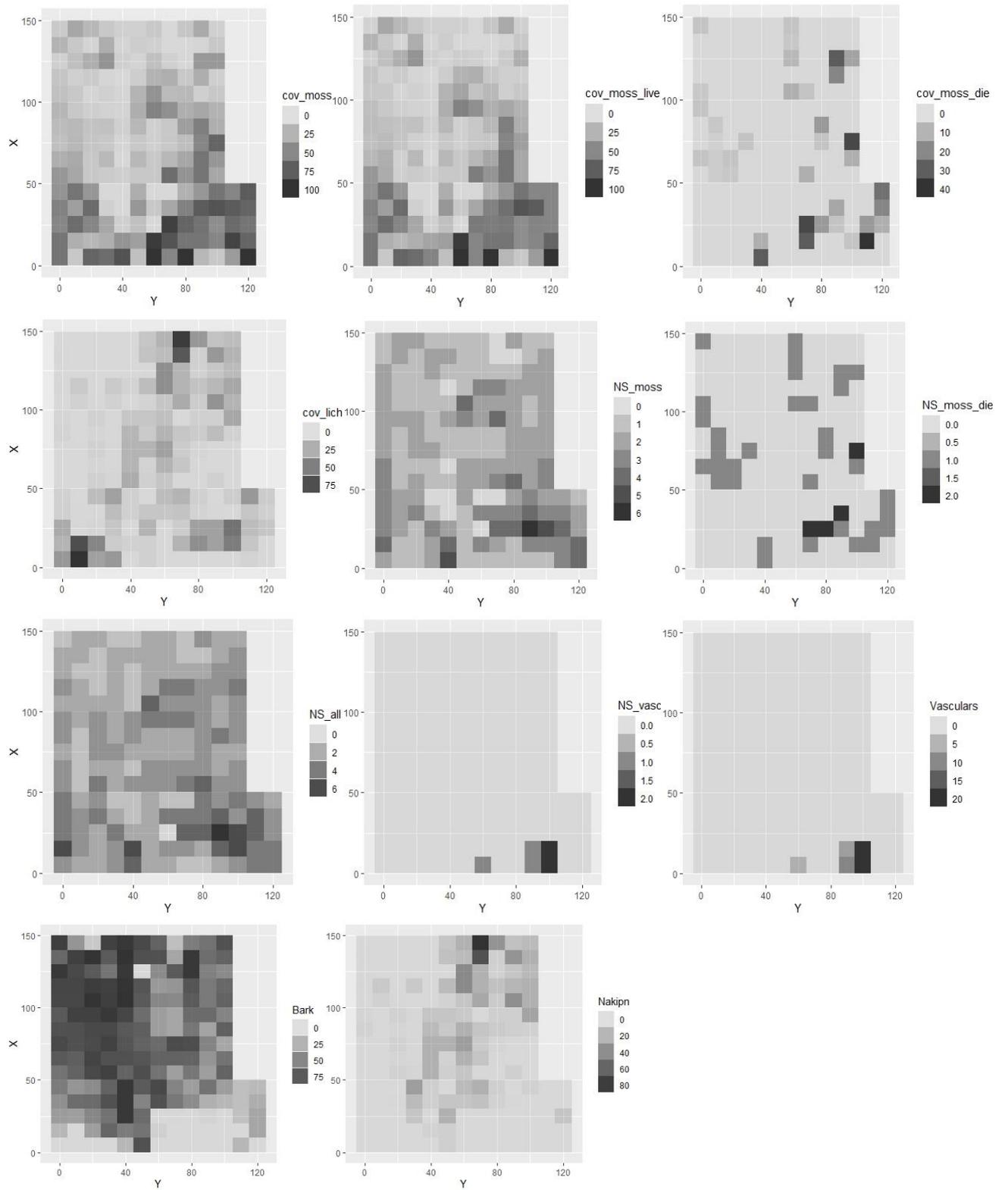
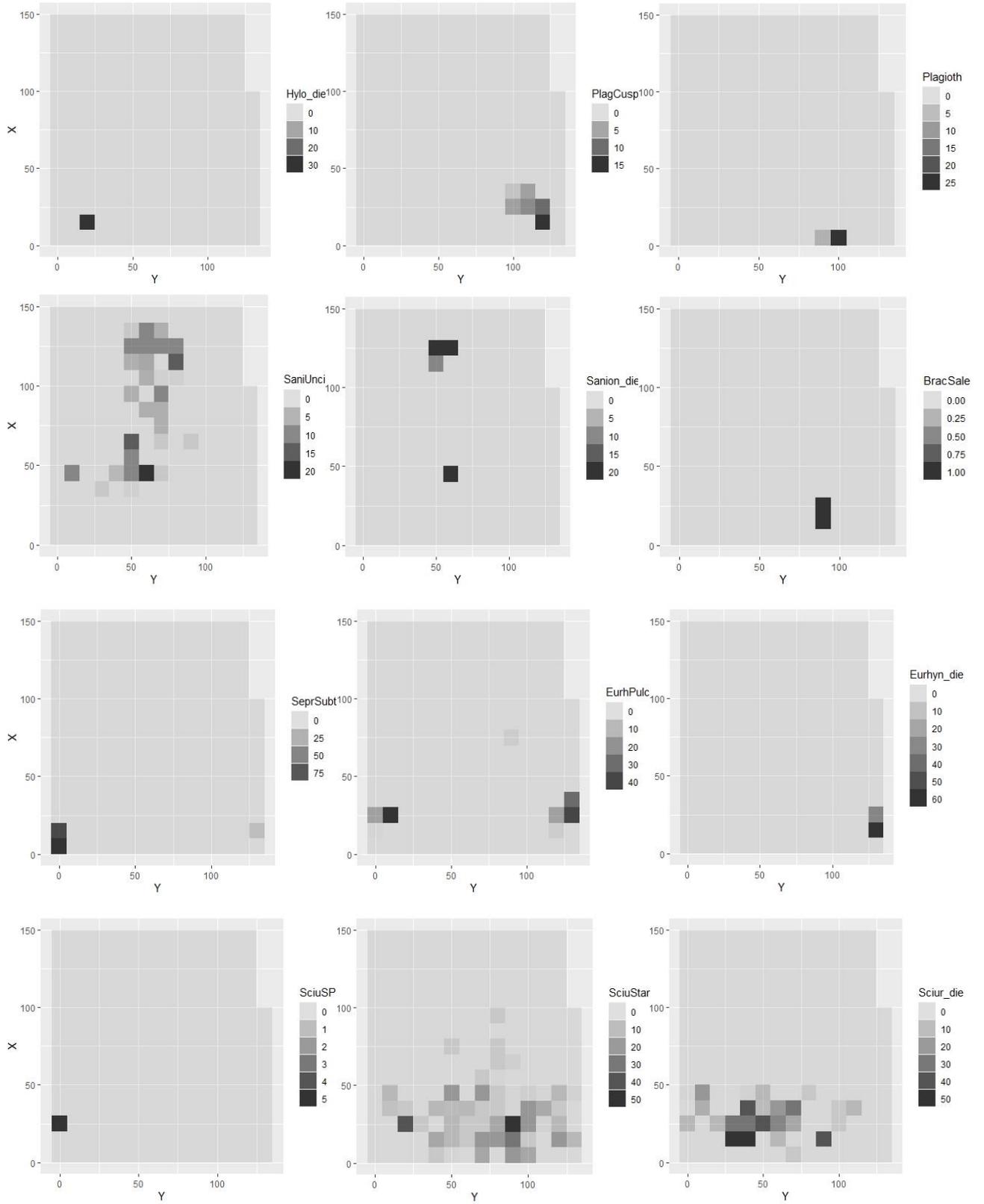
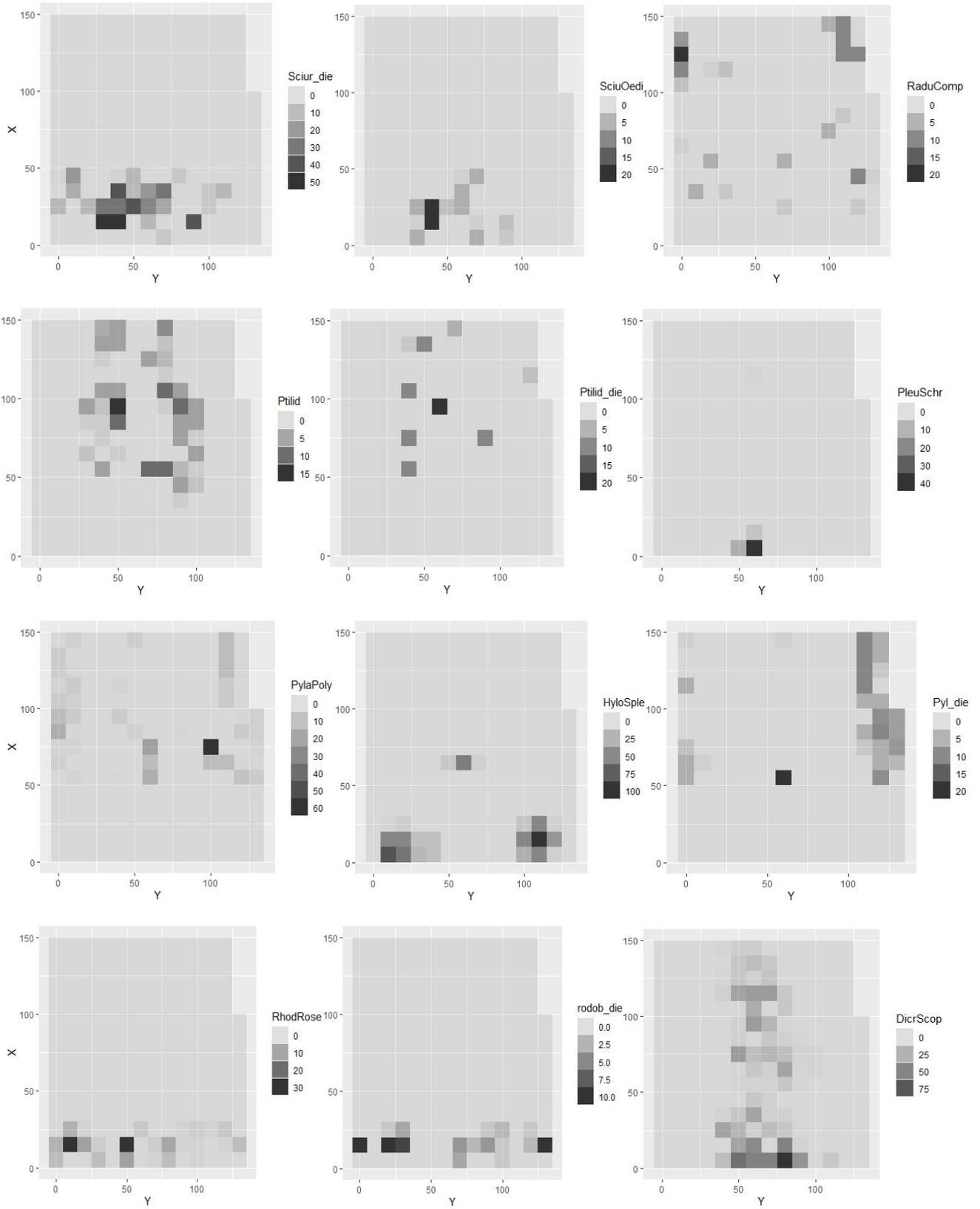
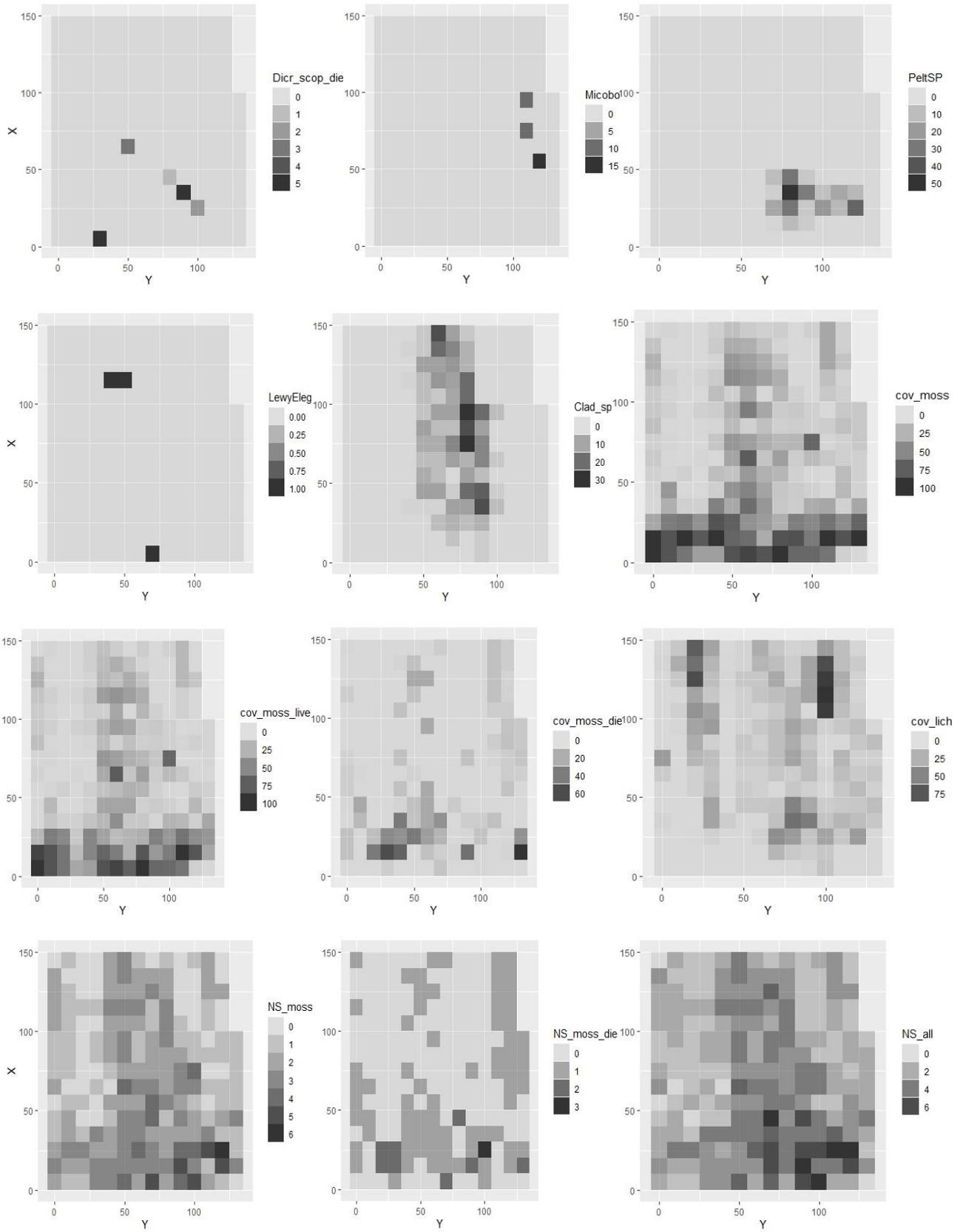


Рисунок 4. Распределение участников эпифитного сообщества. Дерево 1. Обозначение такие же, как и на рисунке 1.







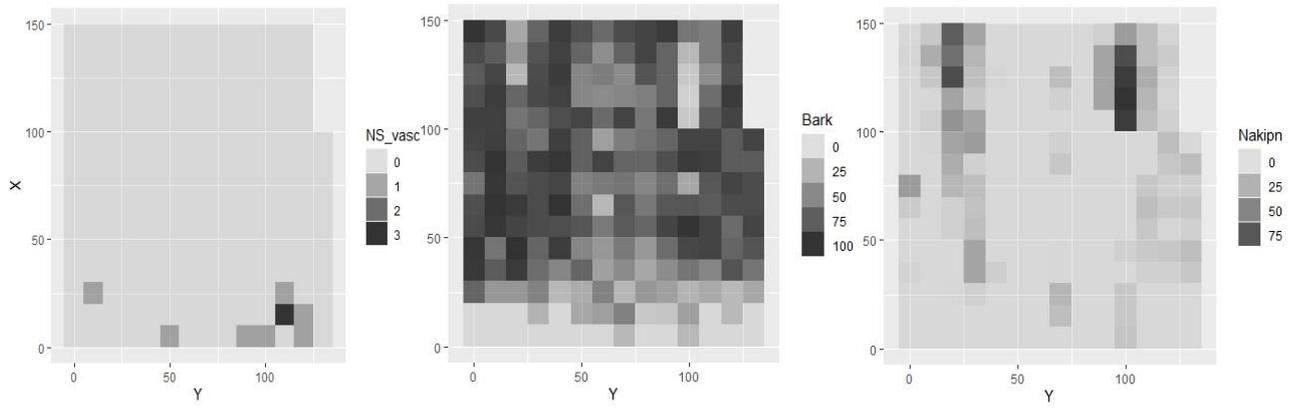
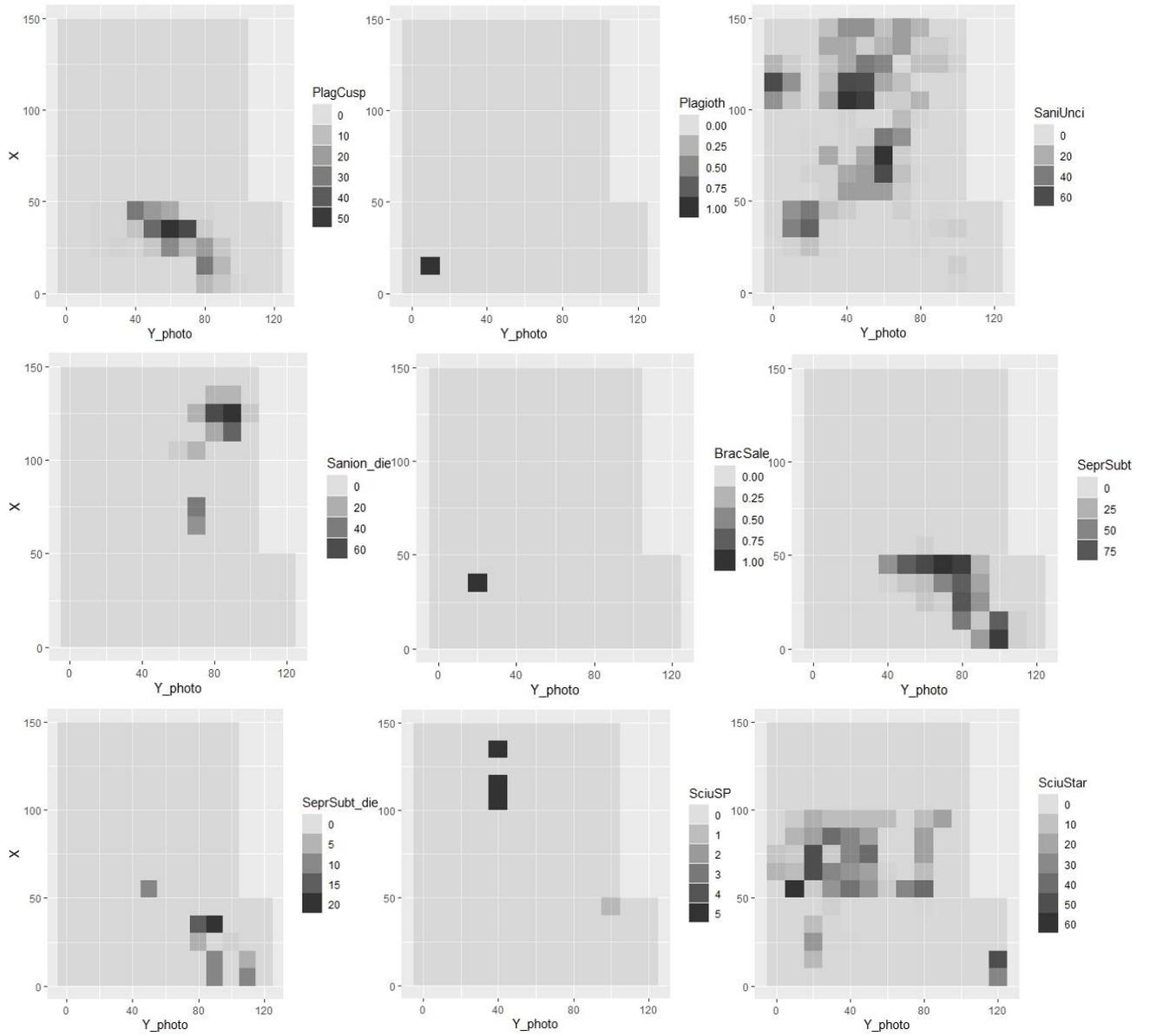
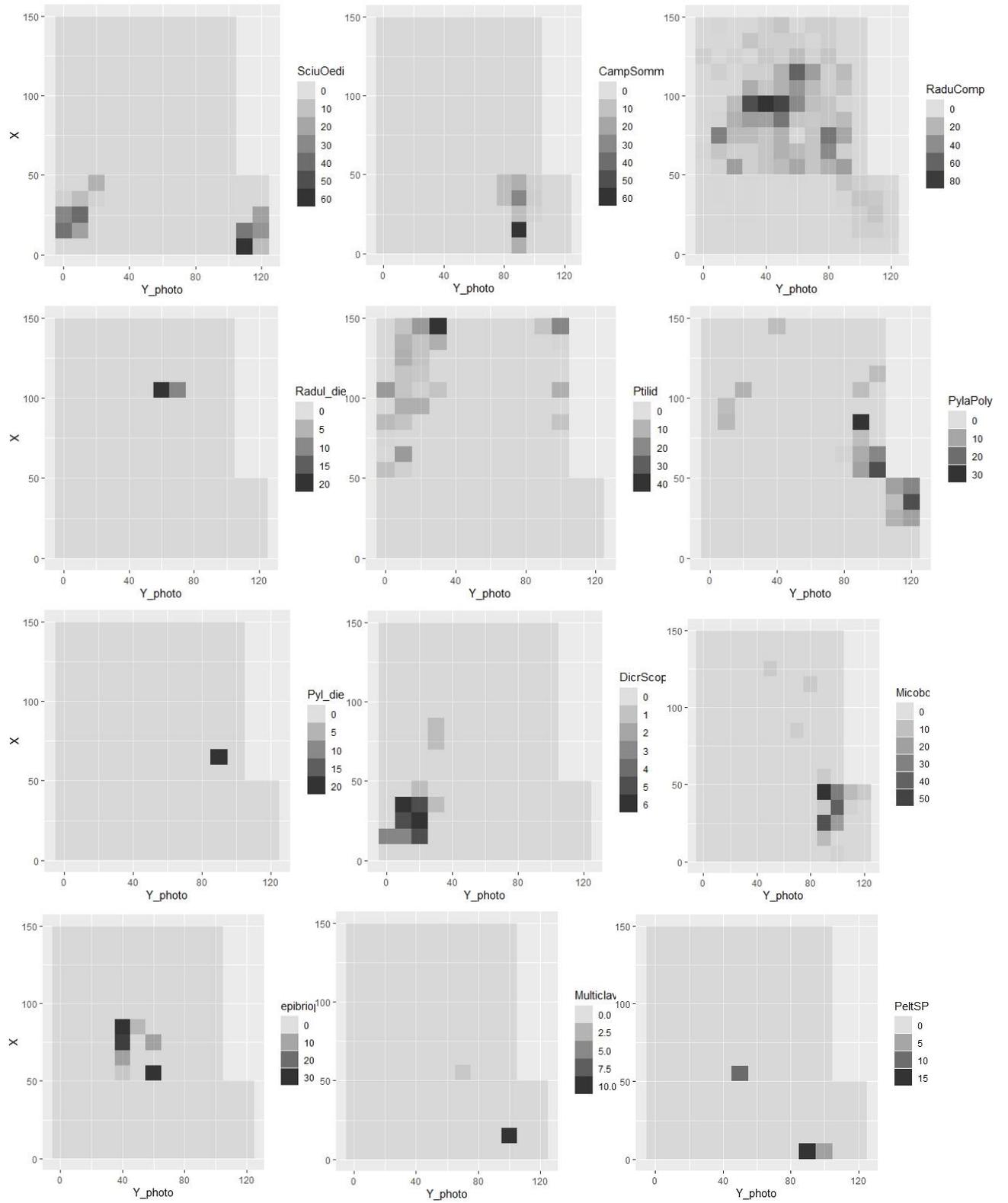
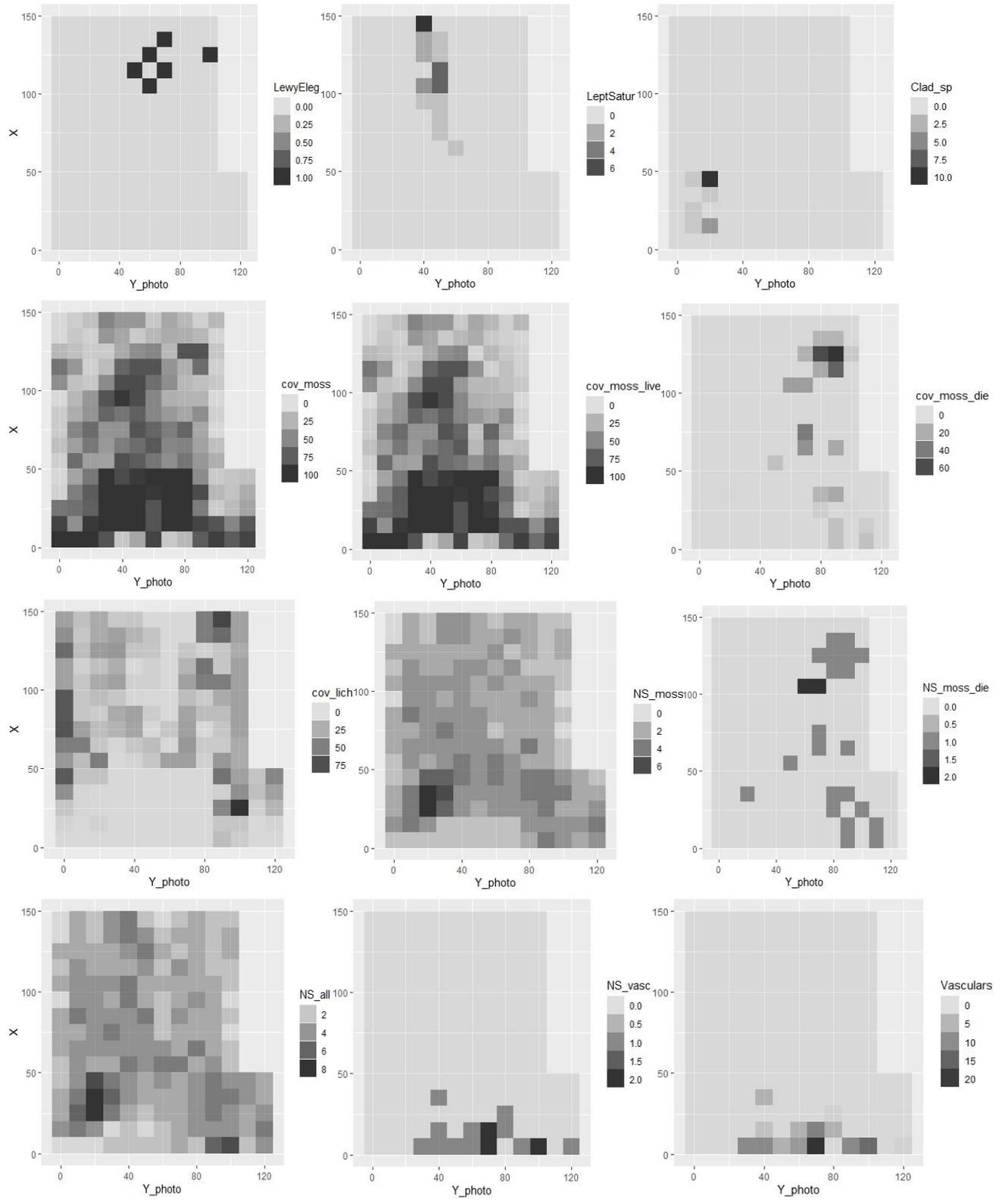


Рисунок 5. Дерево 13. Обозначение такие же, как и на рисунке 1







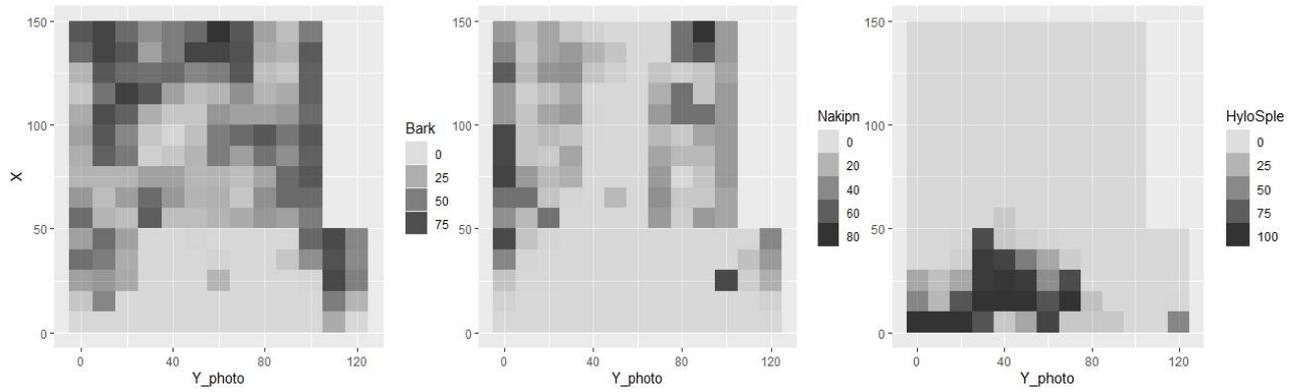
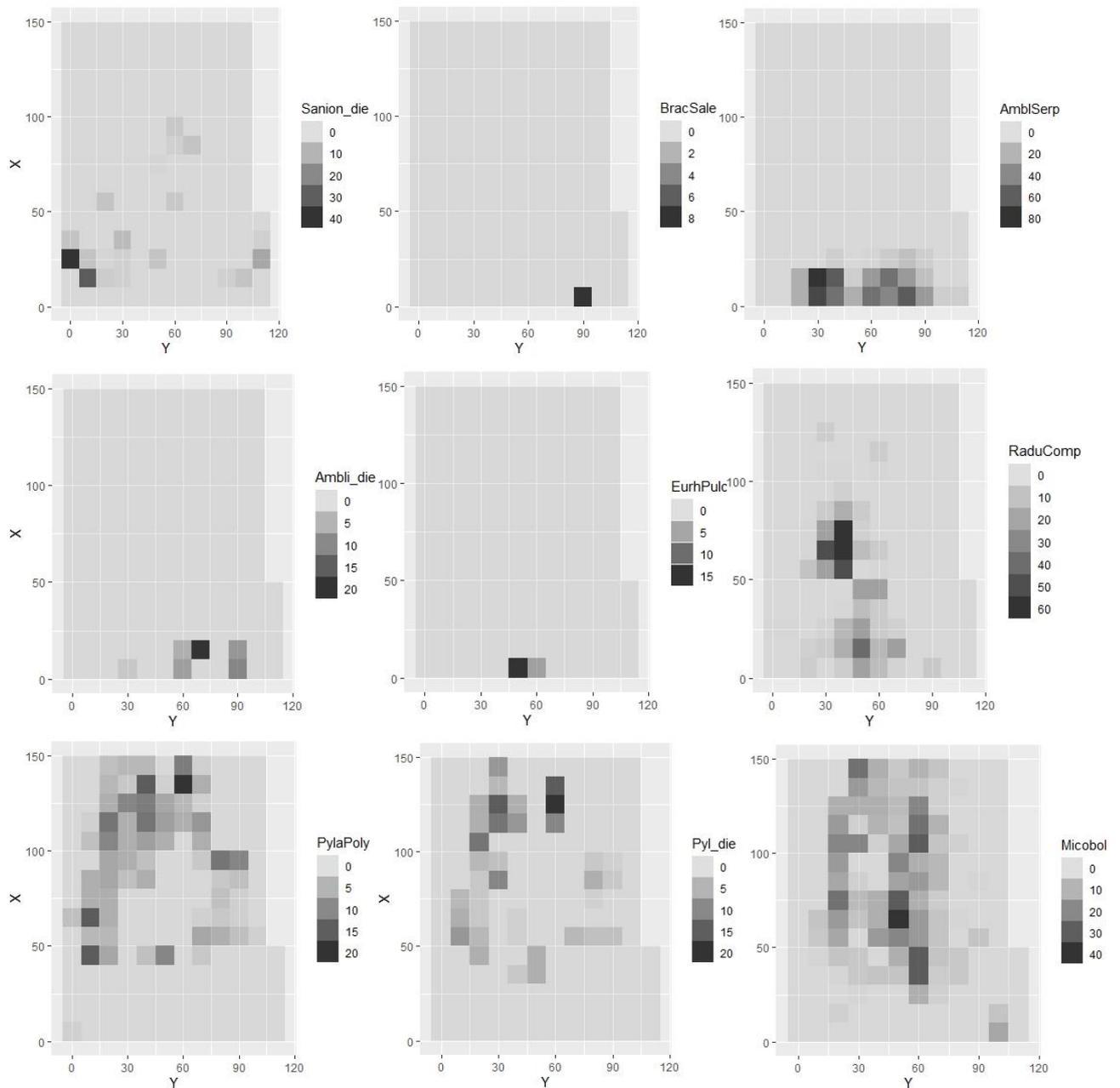


Рисунок 6. Дерево 67. Обозначение такие же, как и на рисунке 1



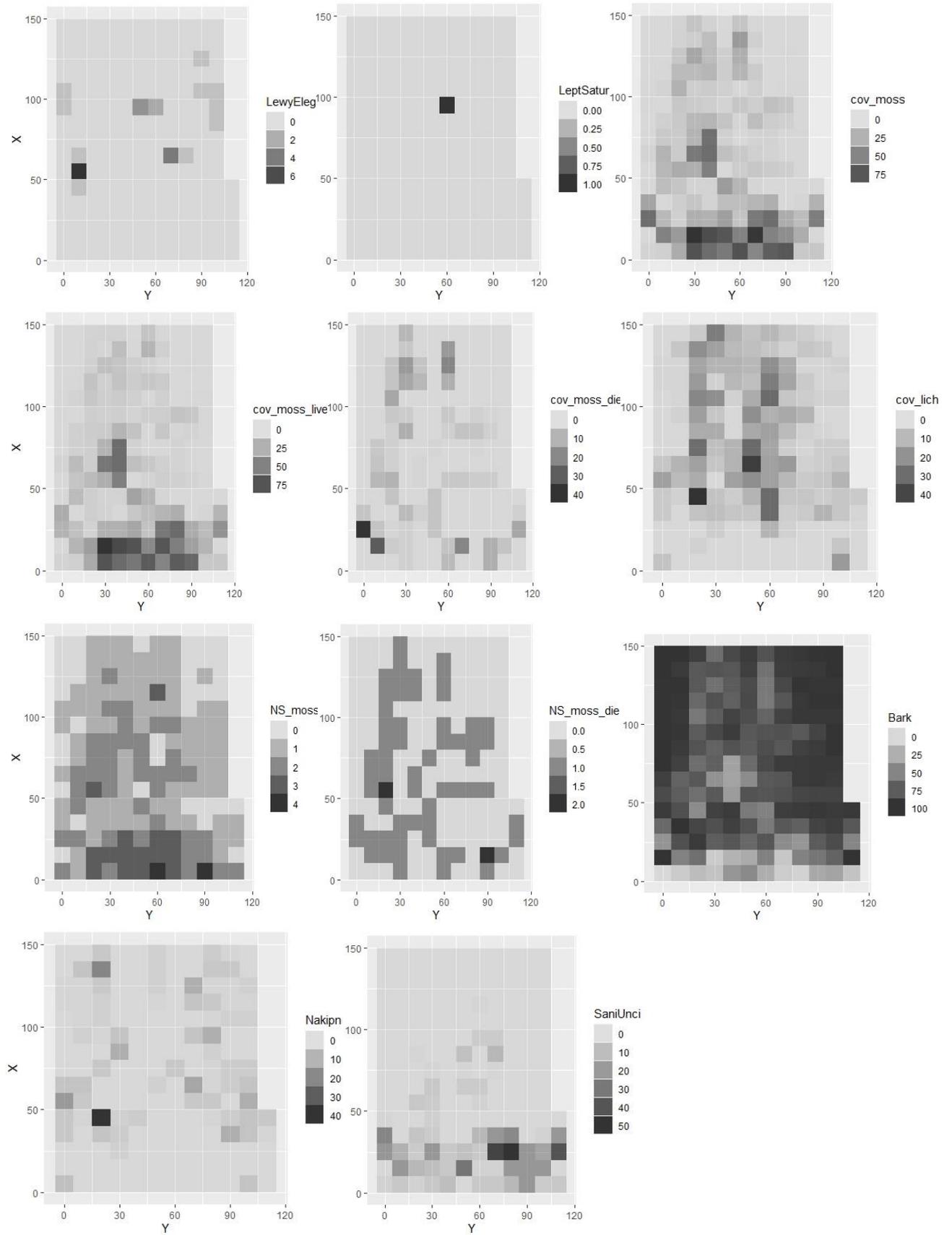
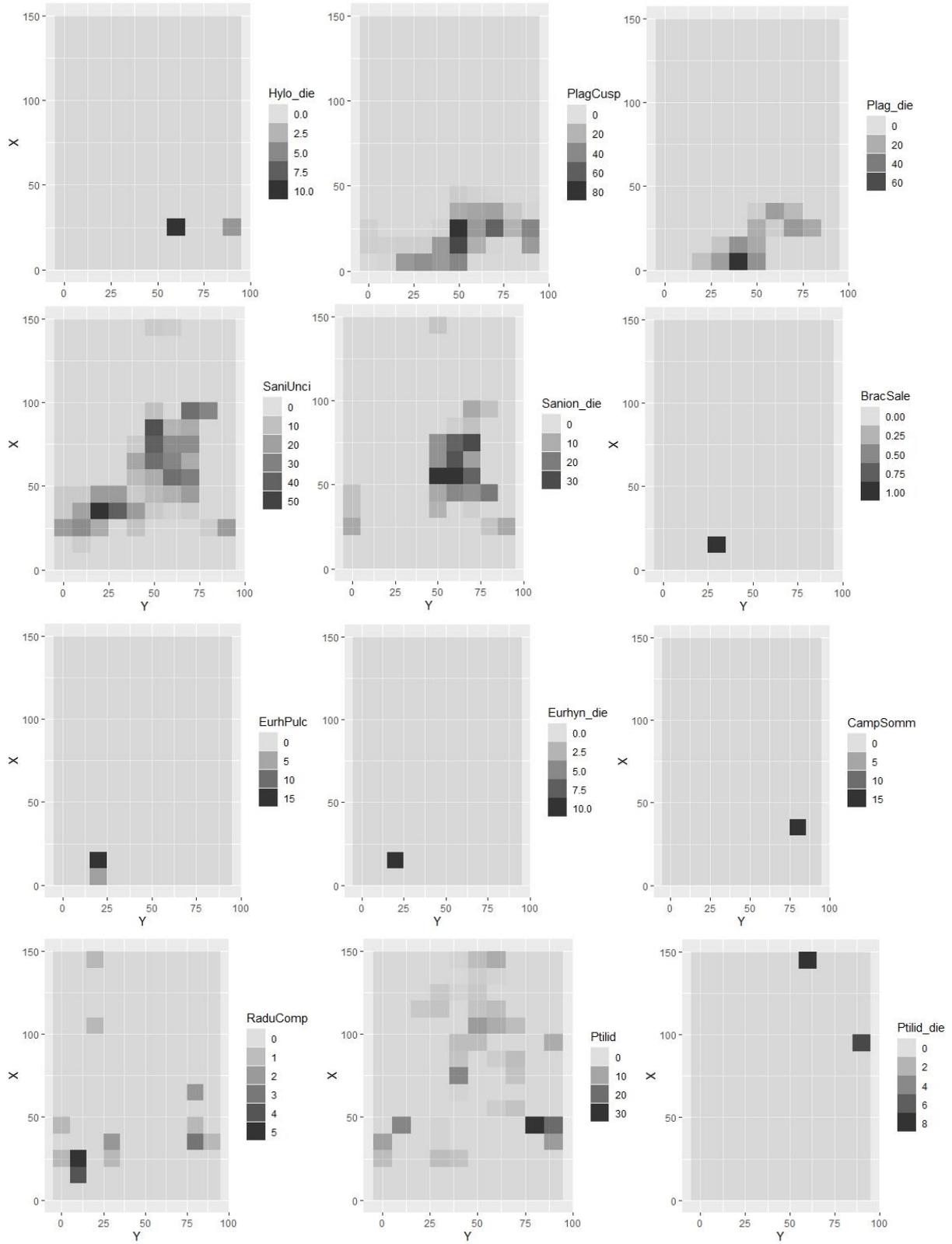
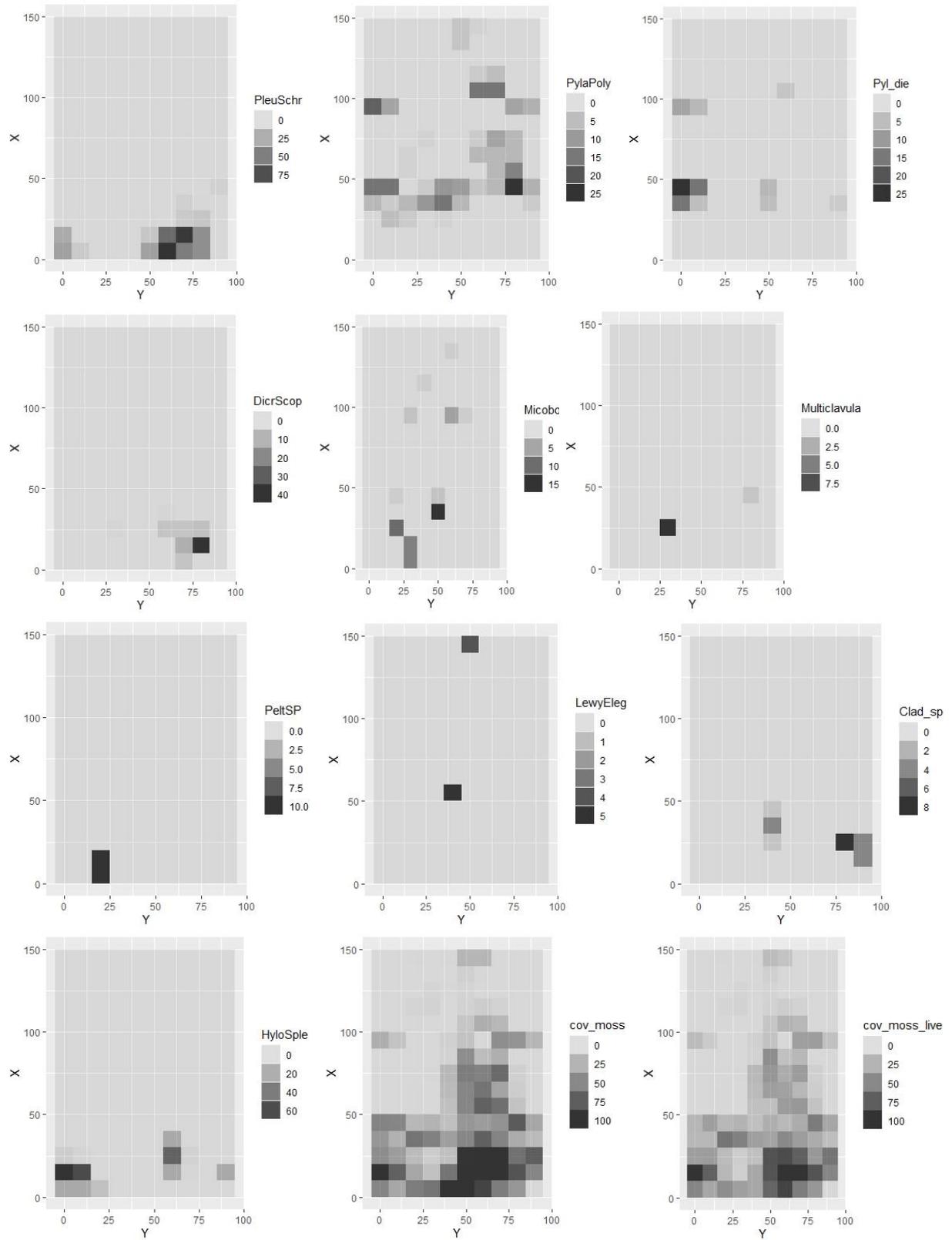


Рисунок 7. Дерево 89. Обозначение такие же, как и на рисунке 1.





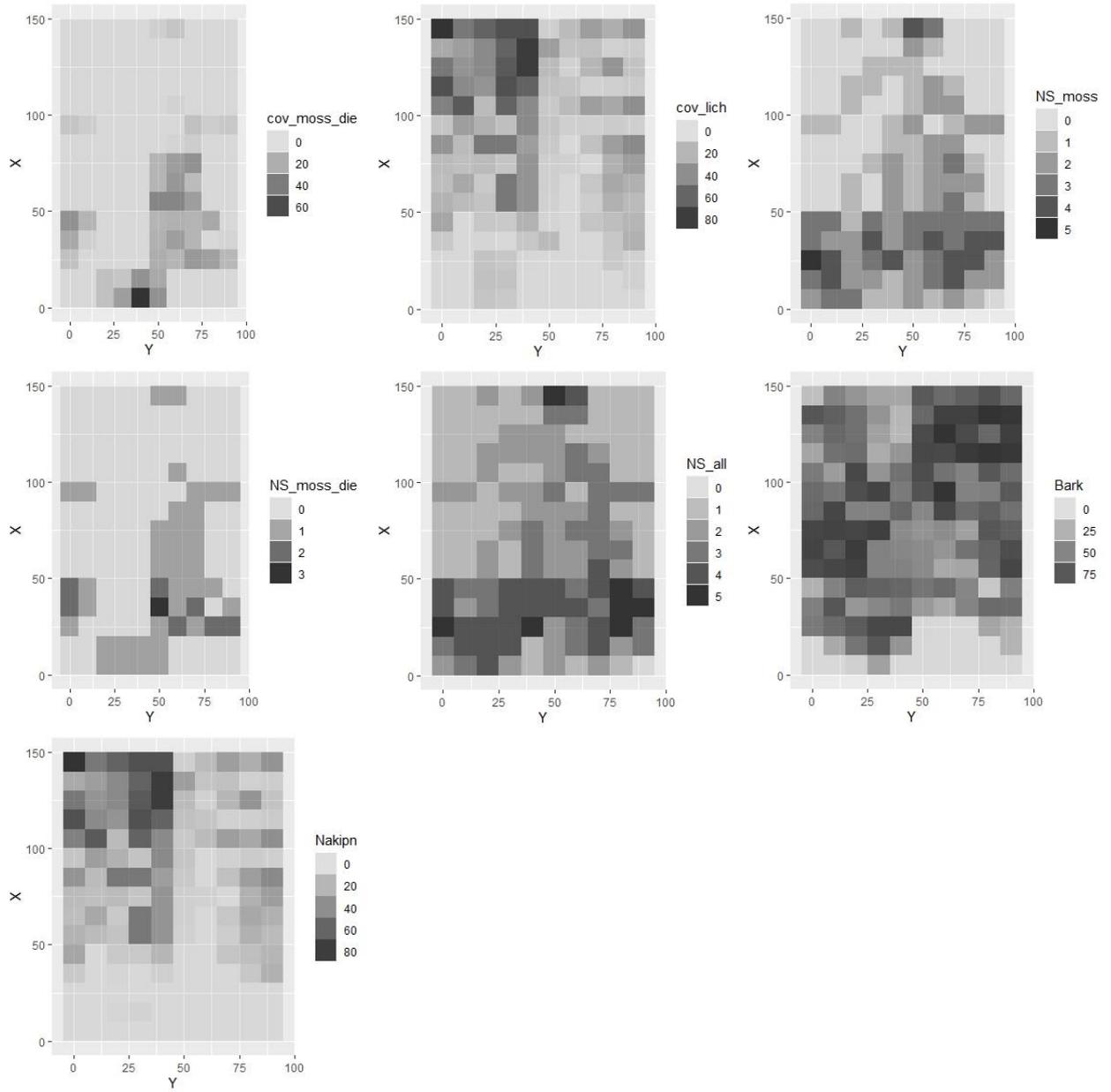
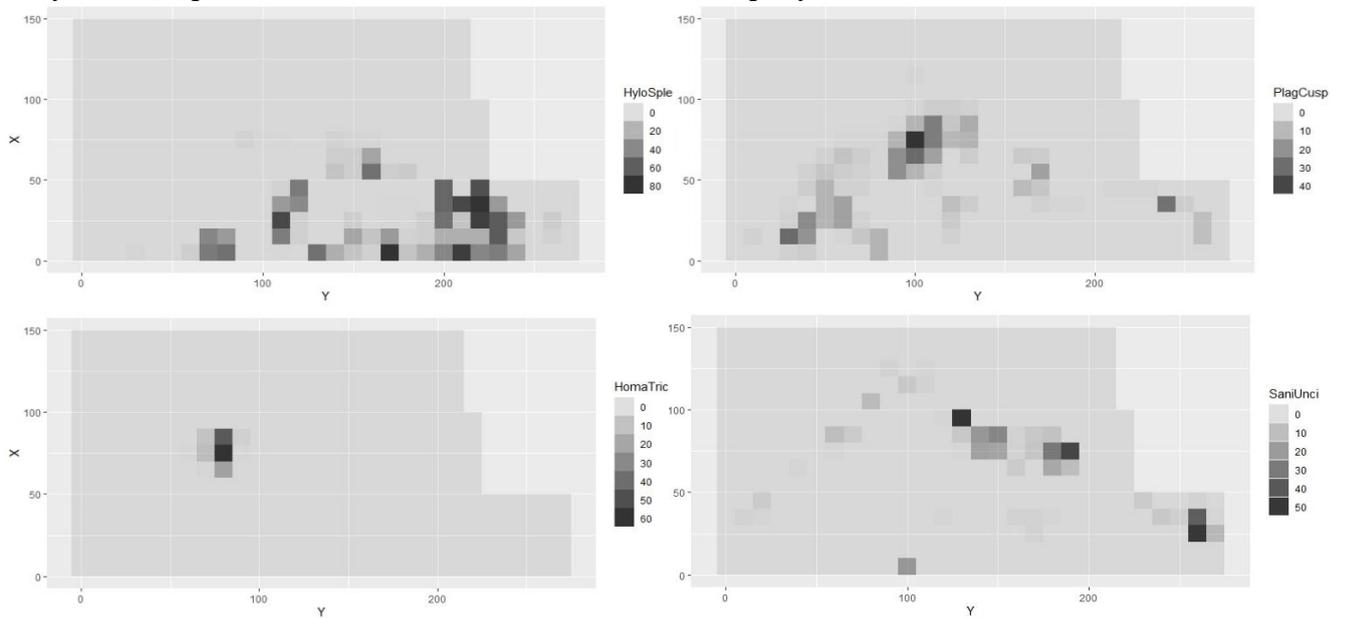
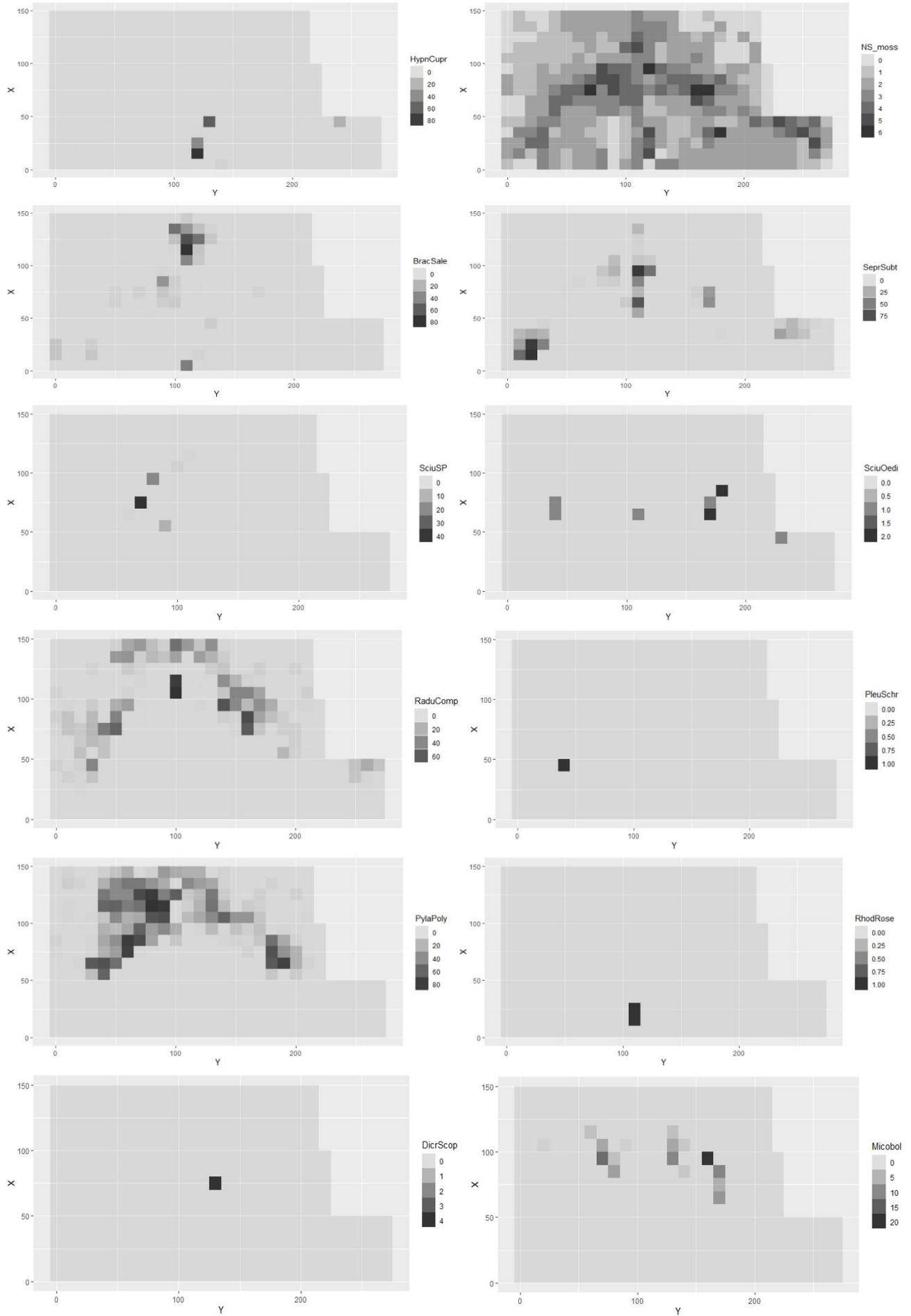
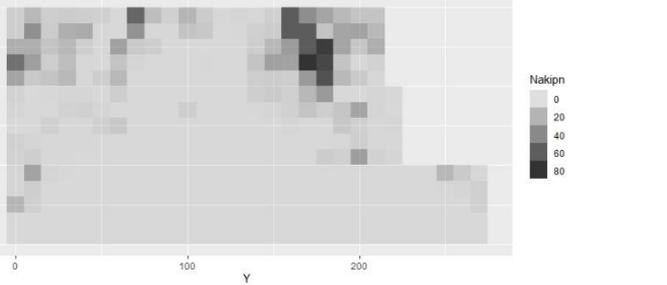
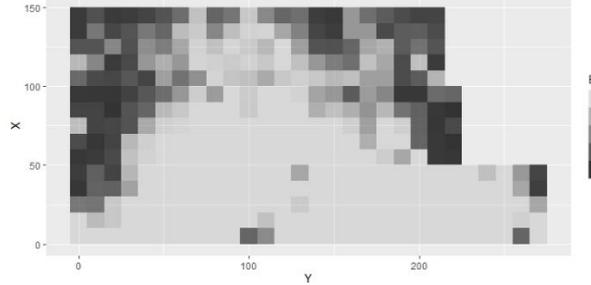
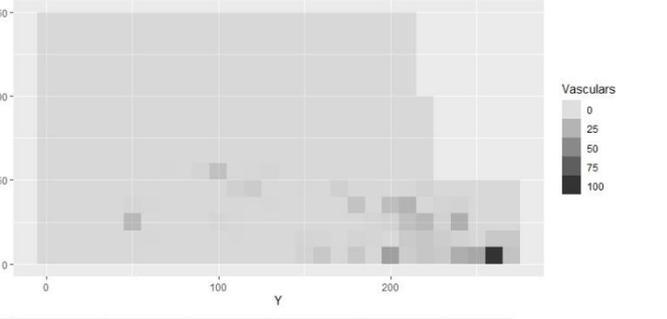
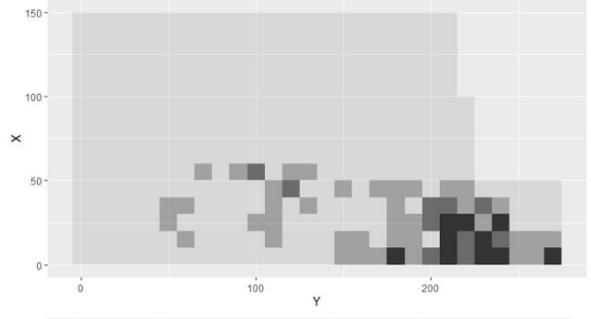
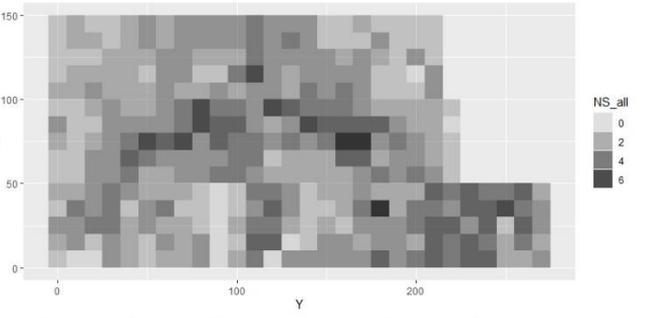
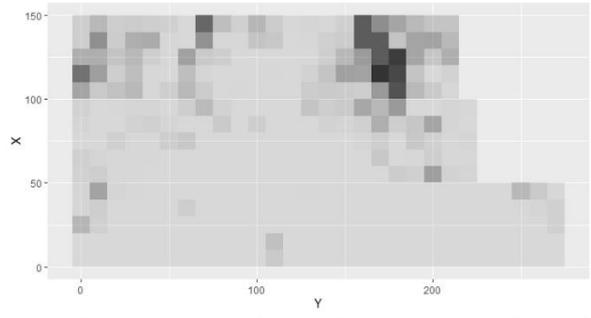
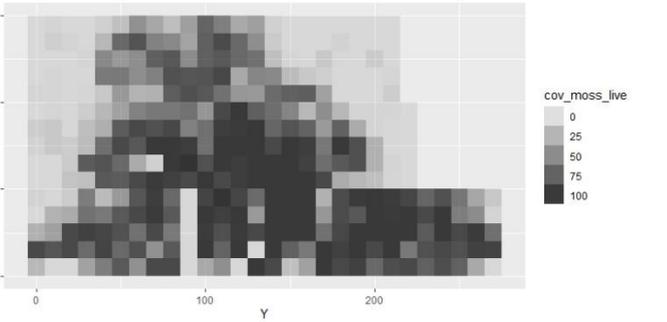
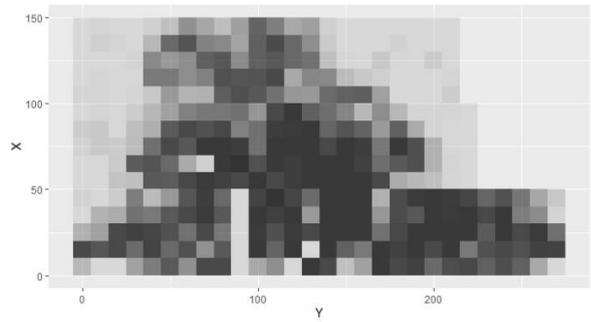
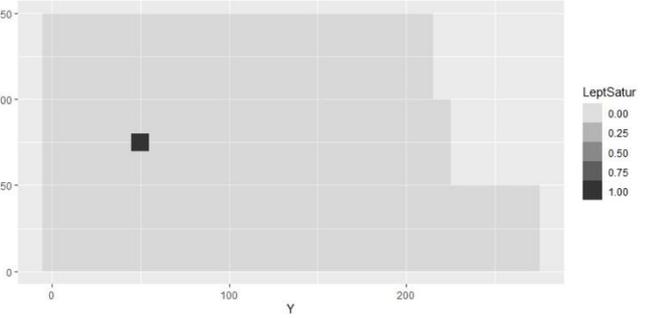
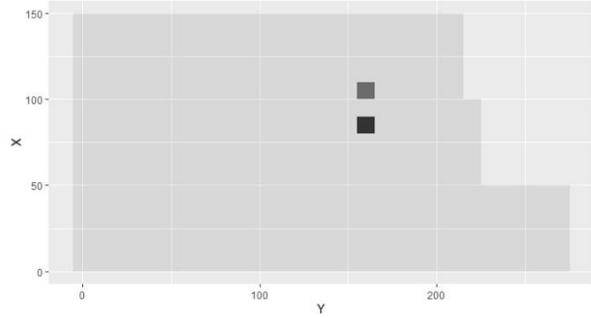
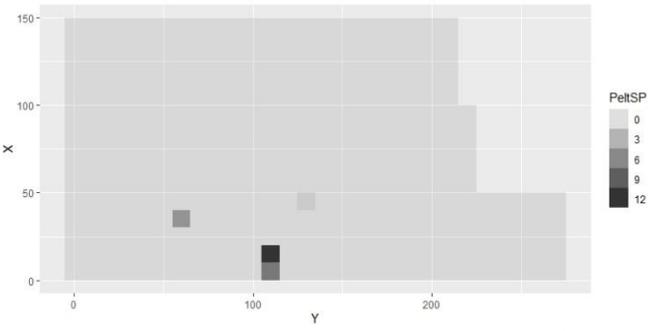
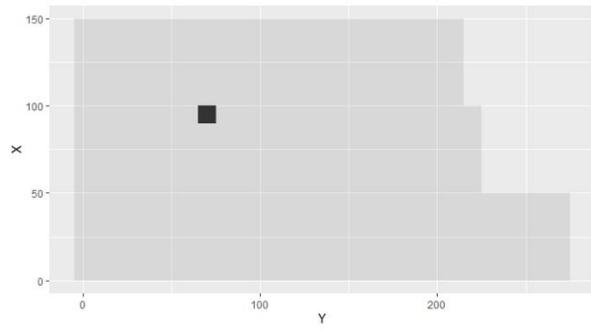


Рисунок 8. Дерево 97. Обозначение такие же, как и на рисунке 1.







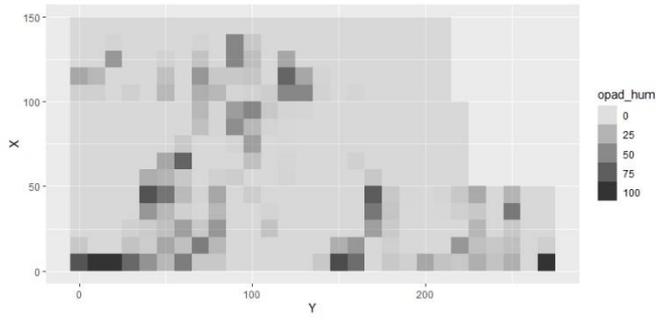
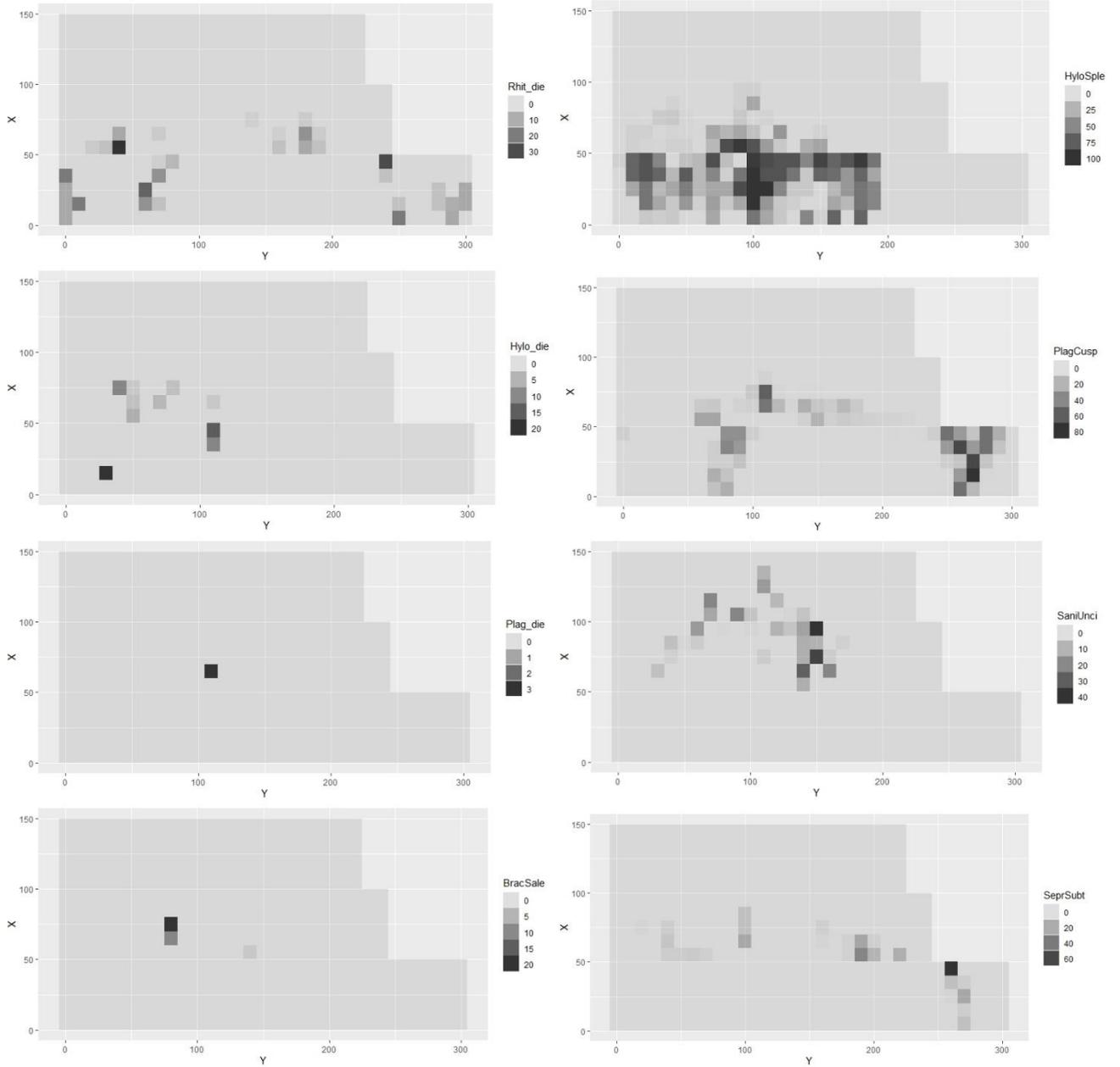
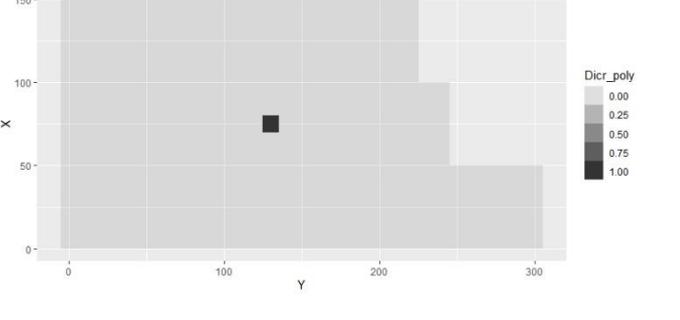
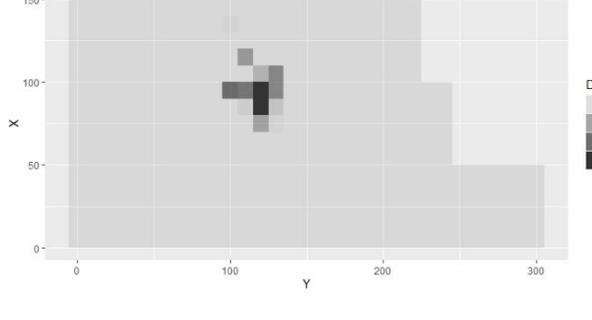
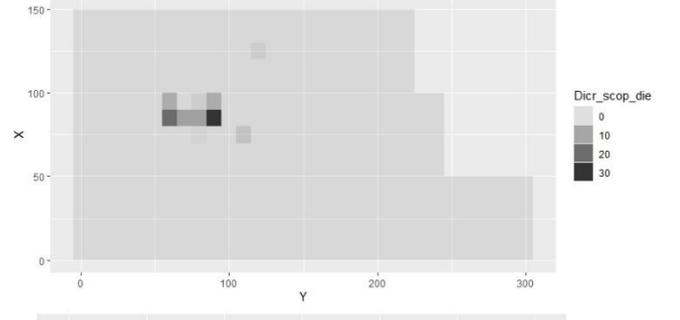
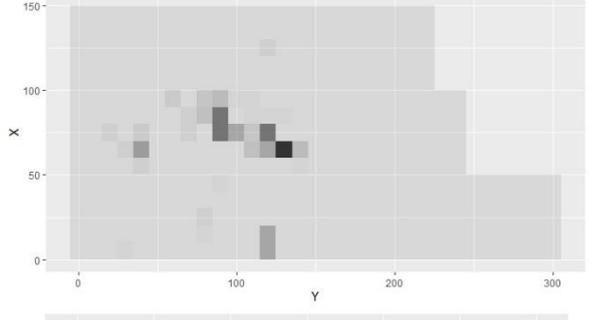
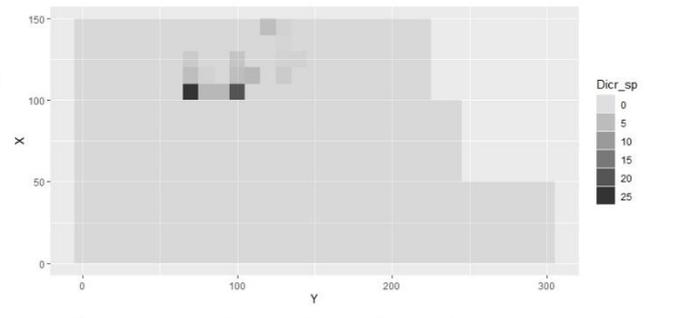
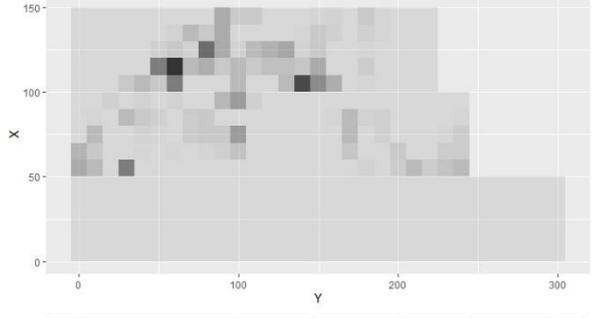
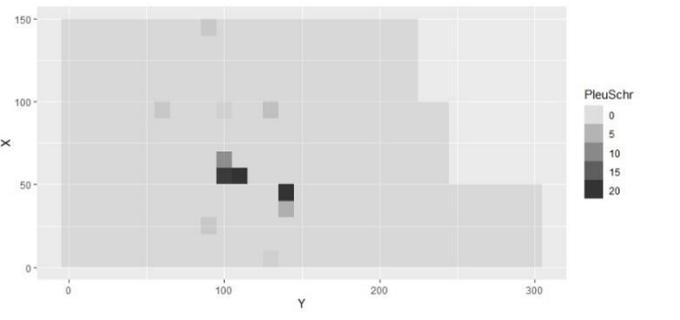
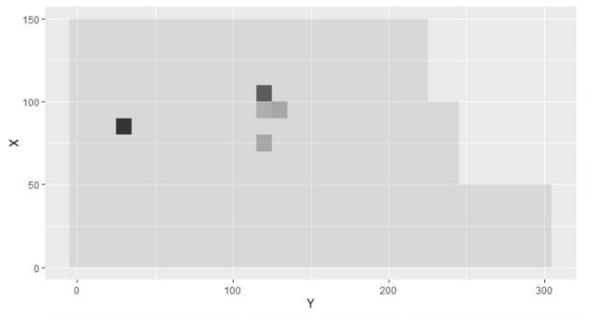
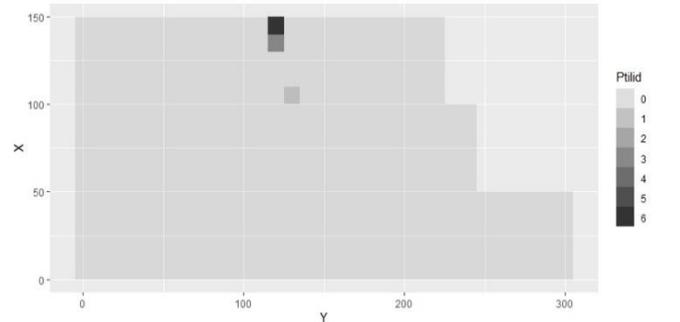
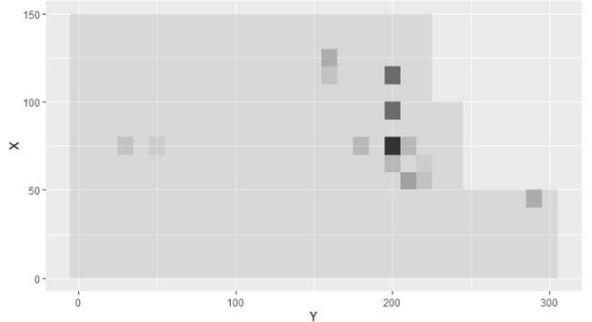
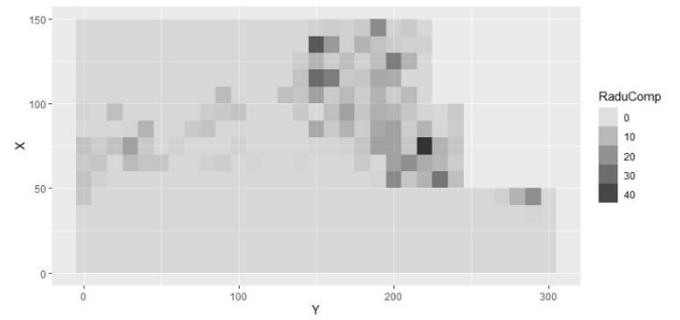
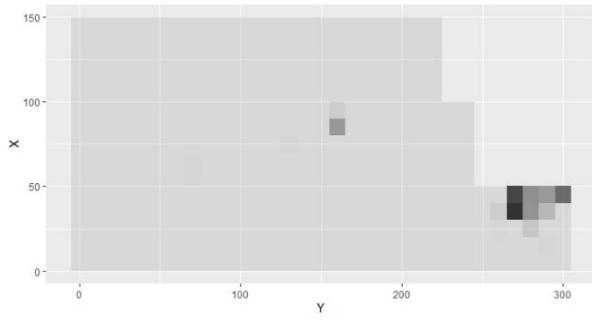
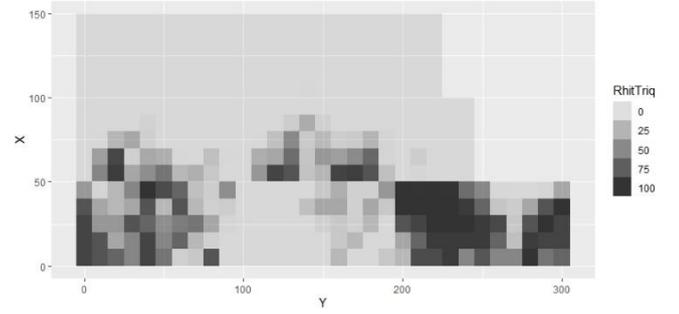
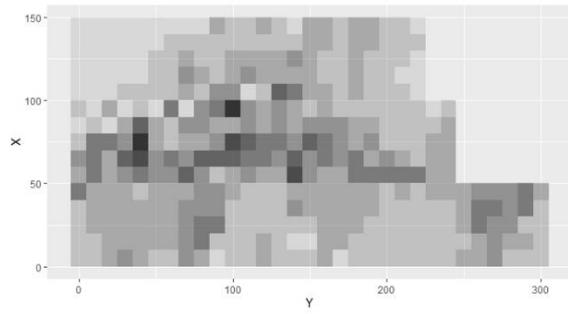
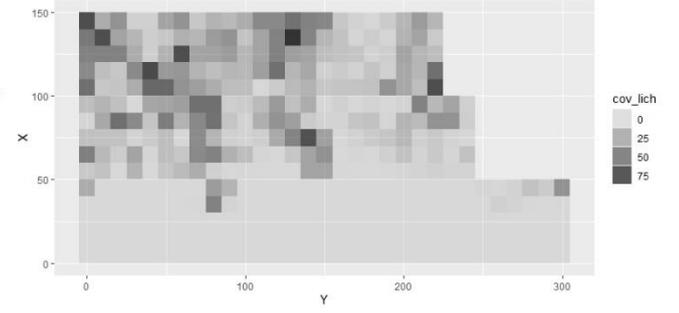
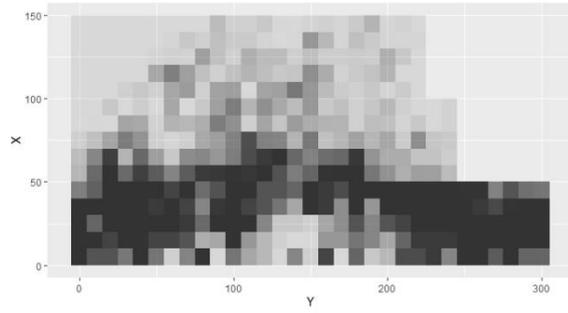
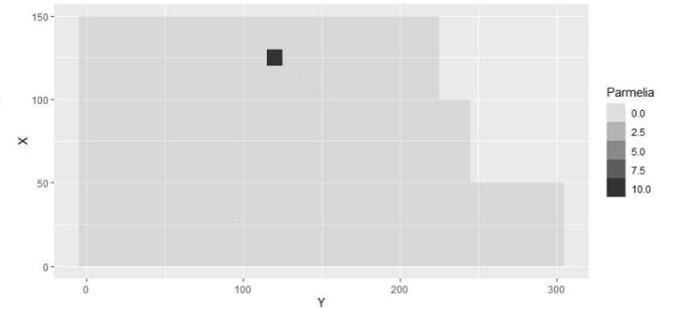
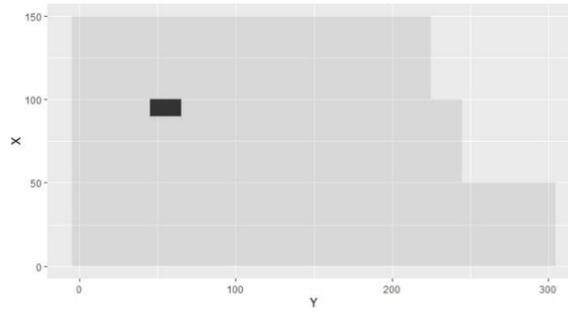
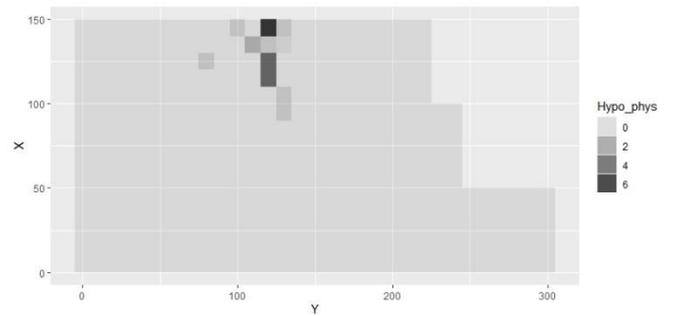
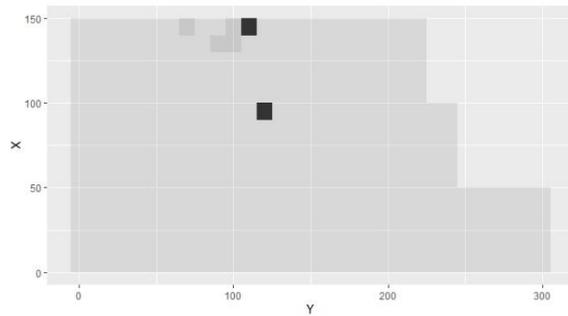
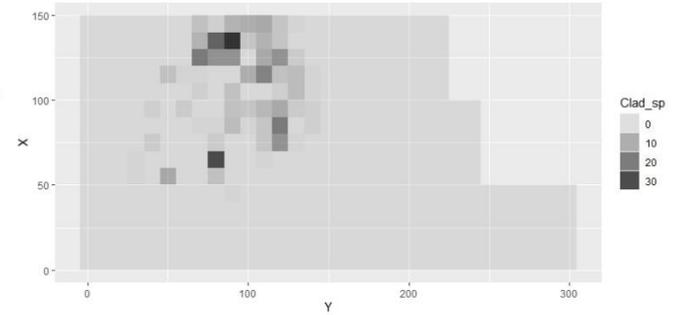
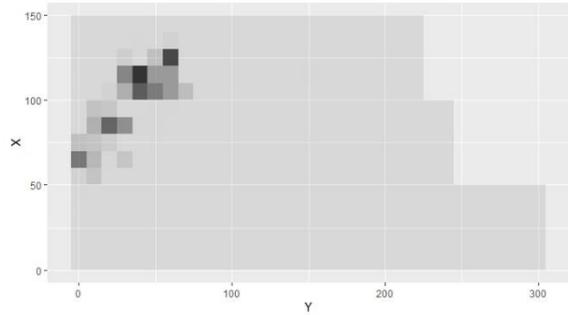
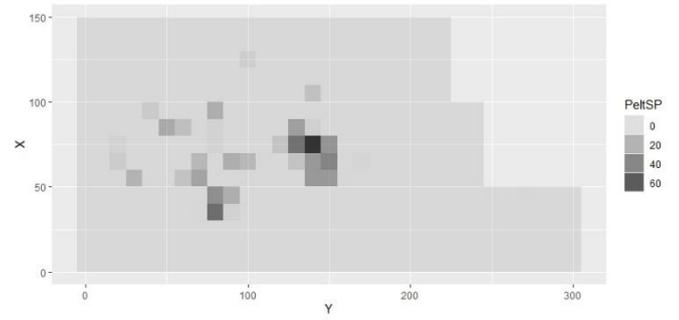
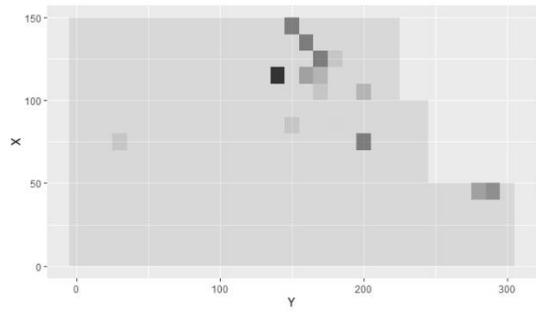


Рисунок 9. Дерево 108. Обозначение такие же, как и на рисунке 1. (примечание, на данном дереве покрытие мертвых мхов не разбивалось на виды)







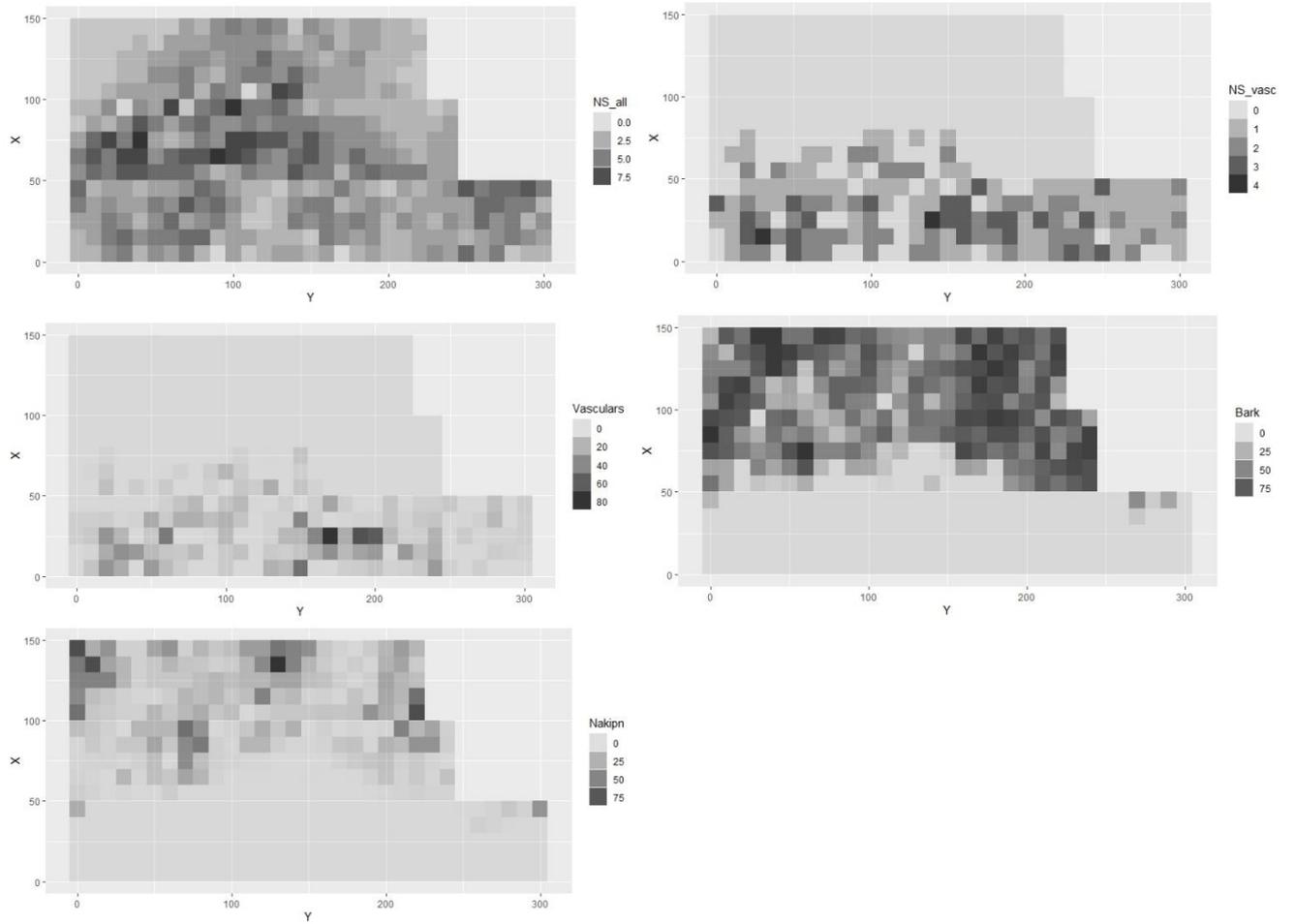
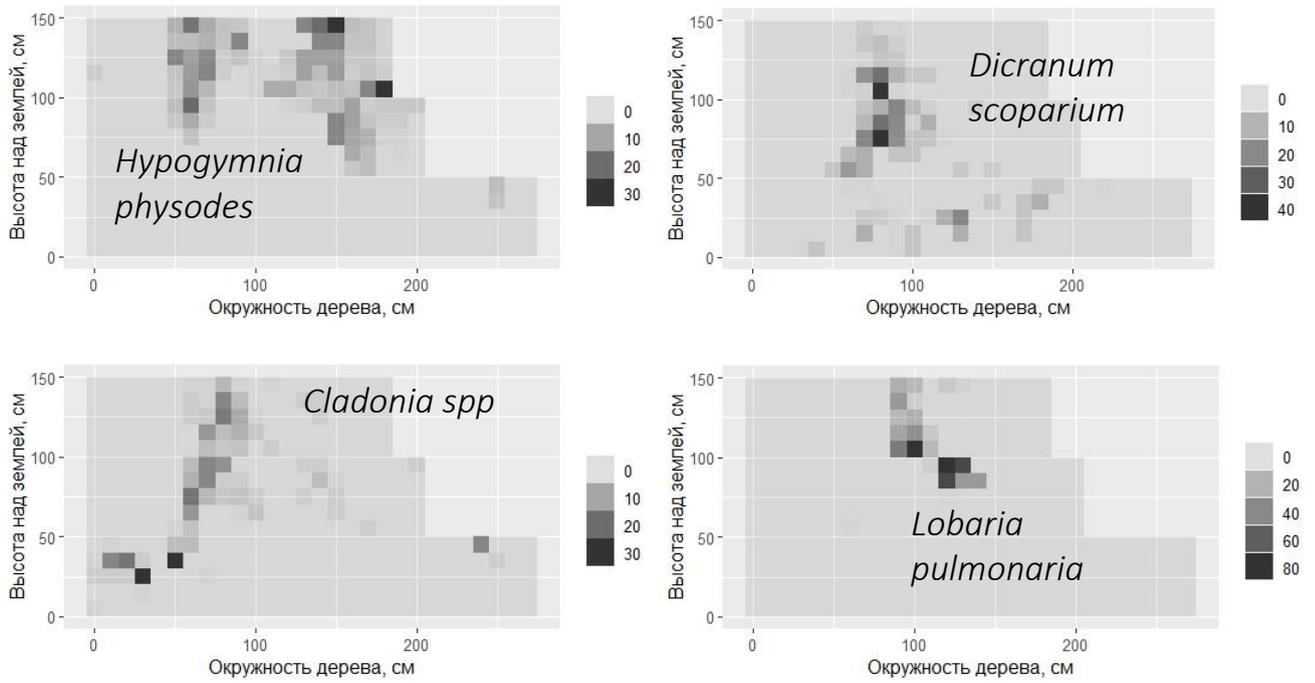
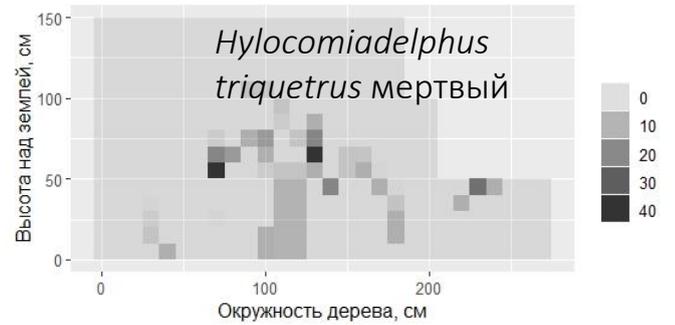
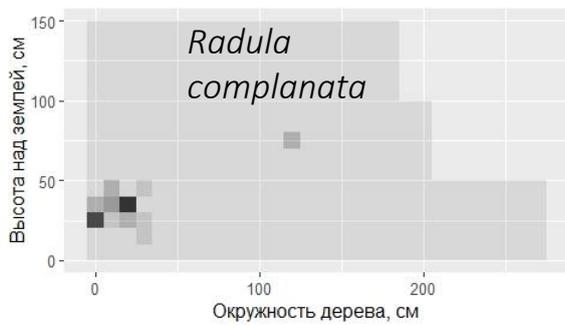
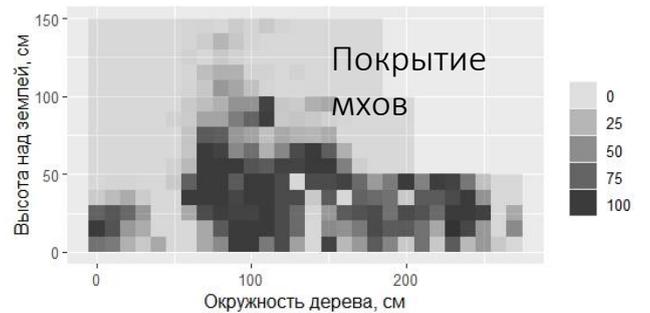
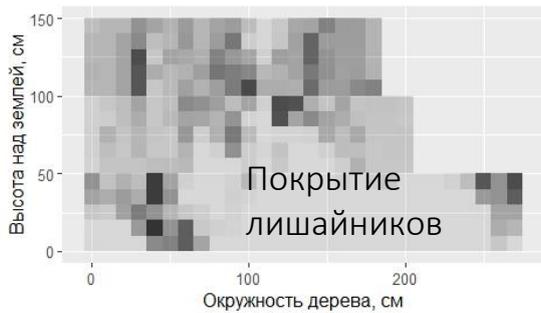
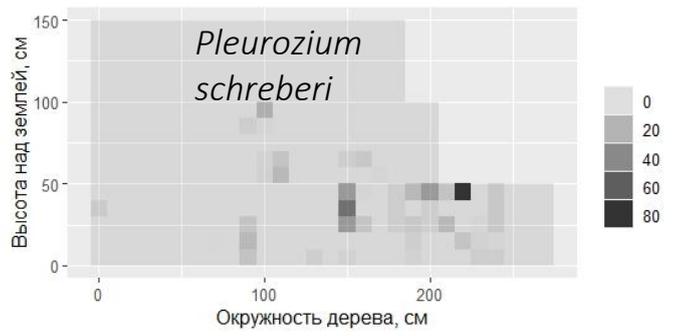
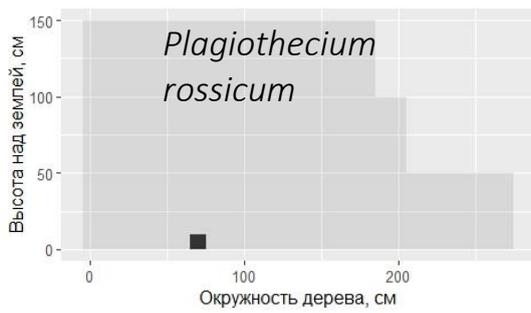
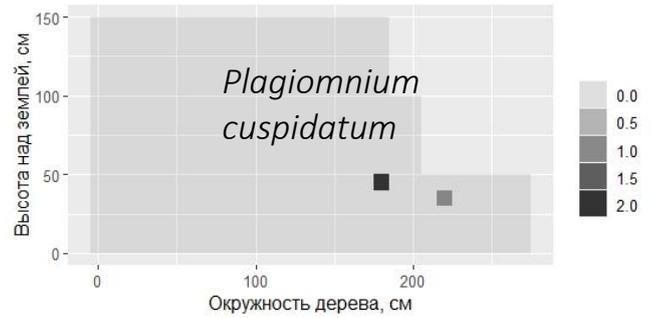
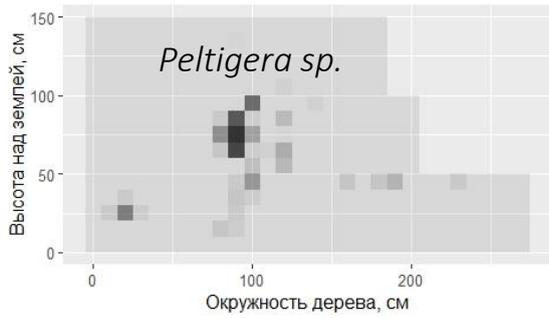
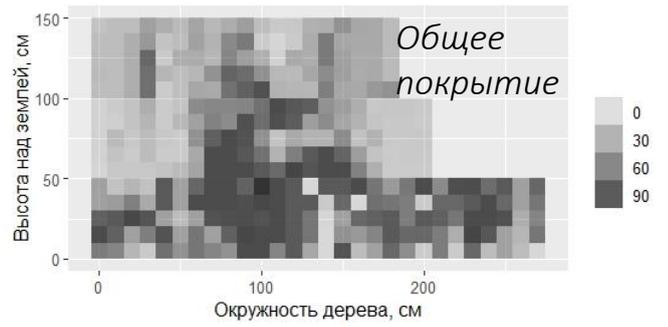
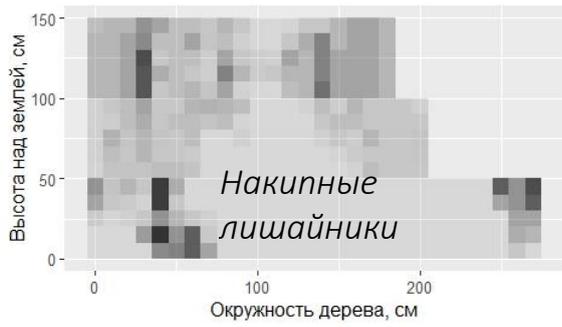


Рисунок 10. Дерево 109. Обозначение такие же, как и на рисунке 1.





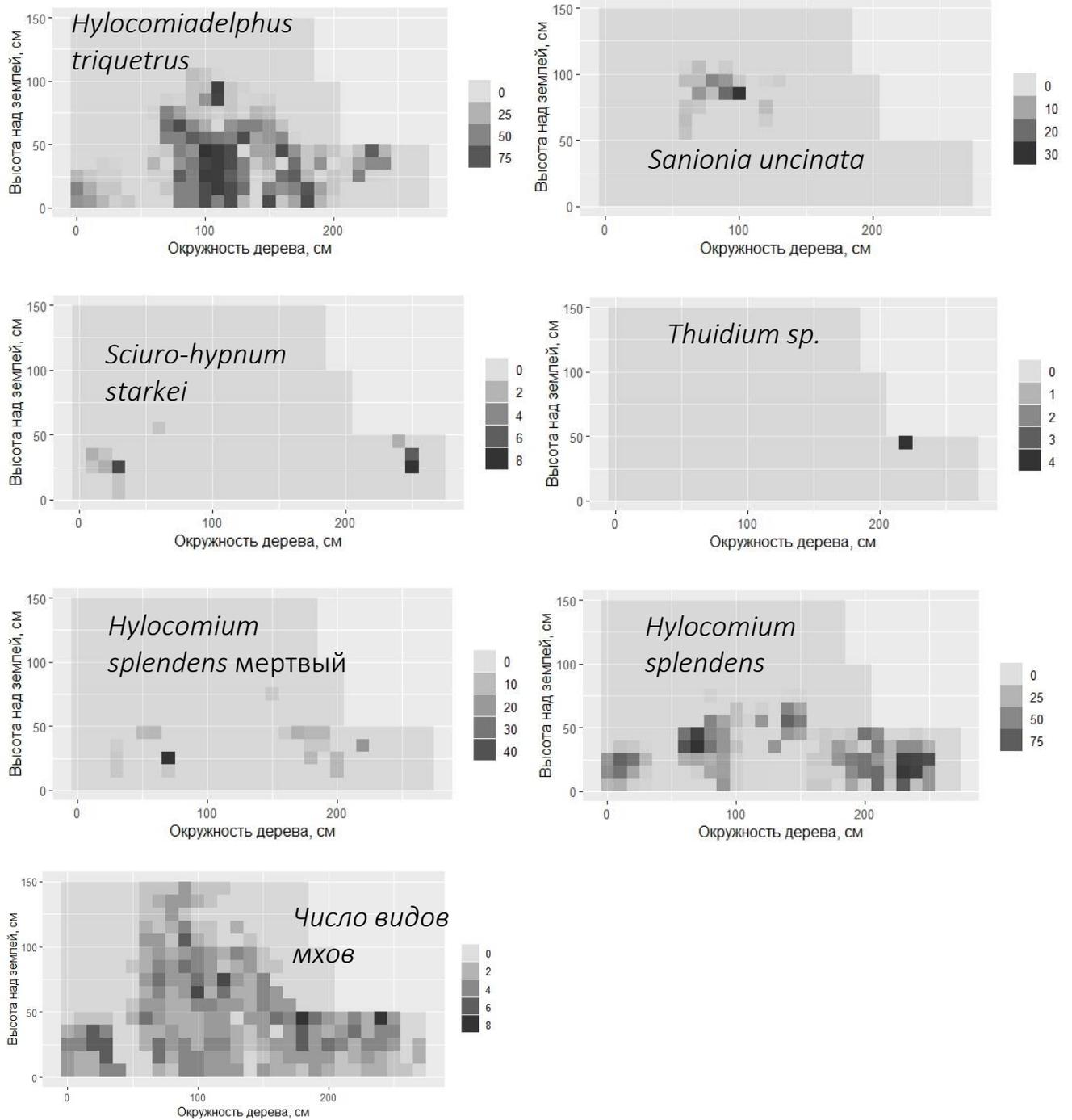
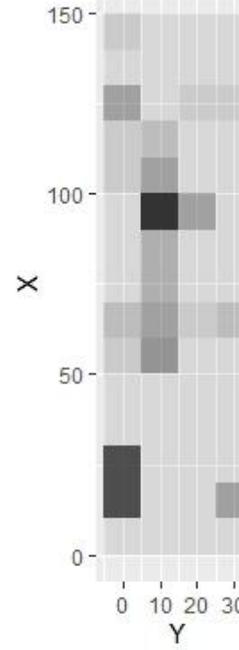
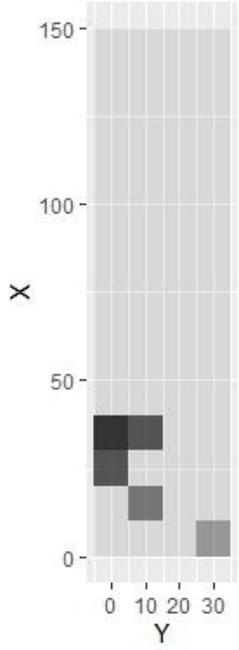
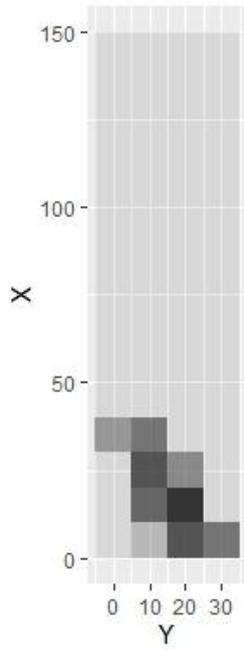
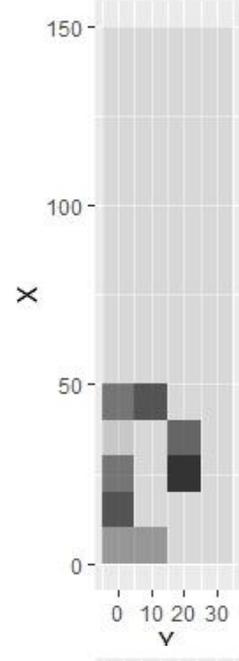
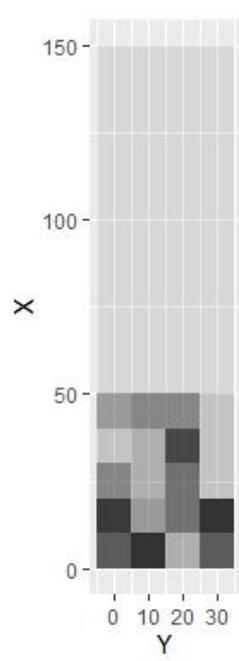
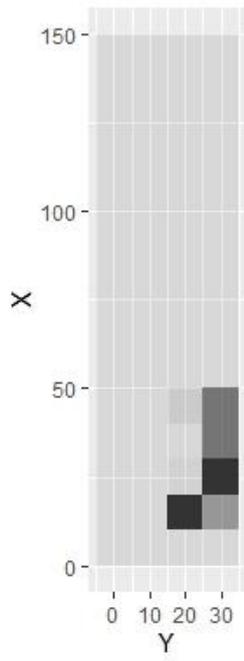
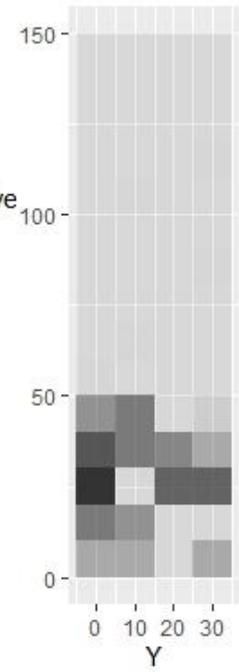
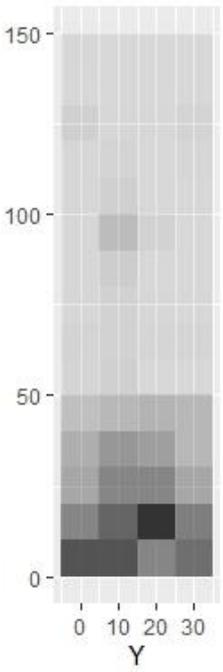
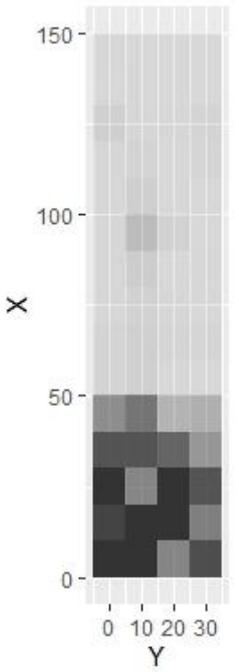
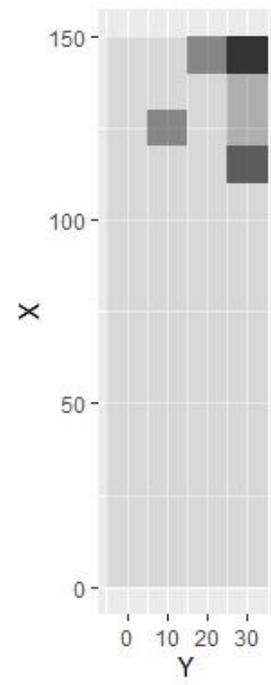
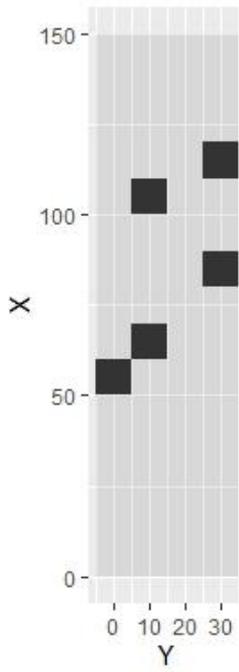
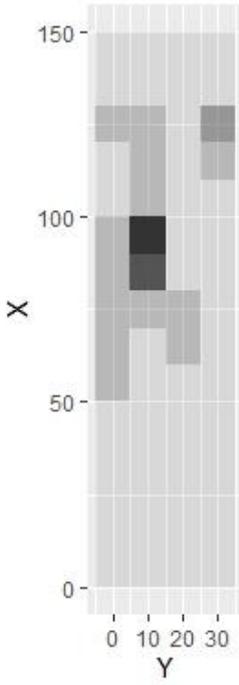
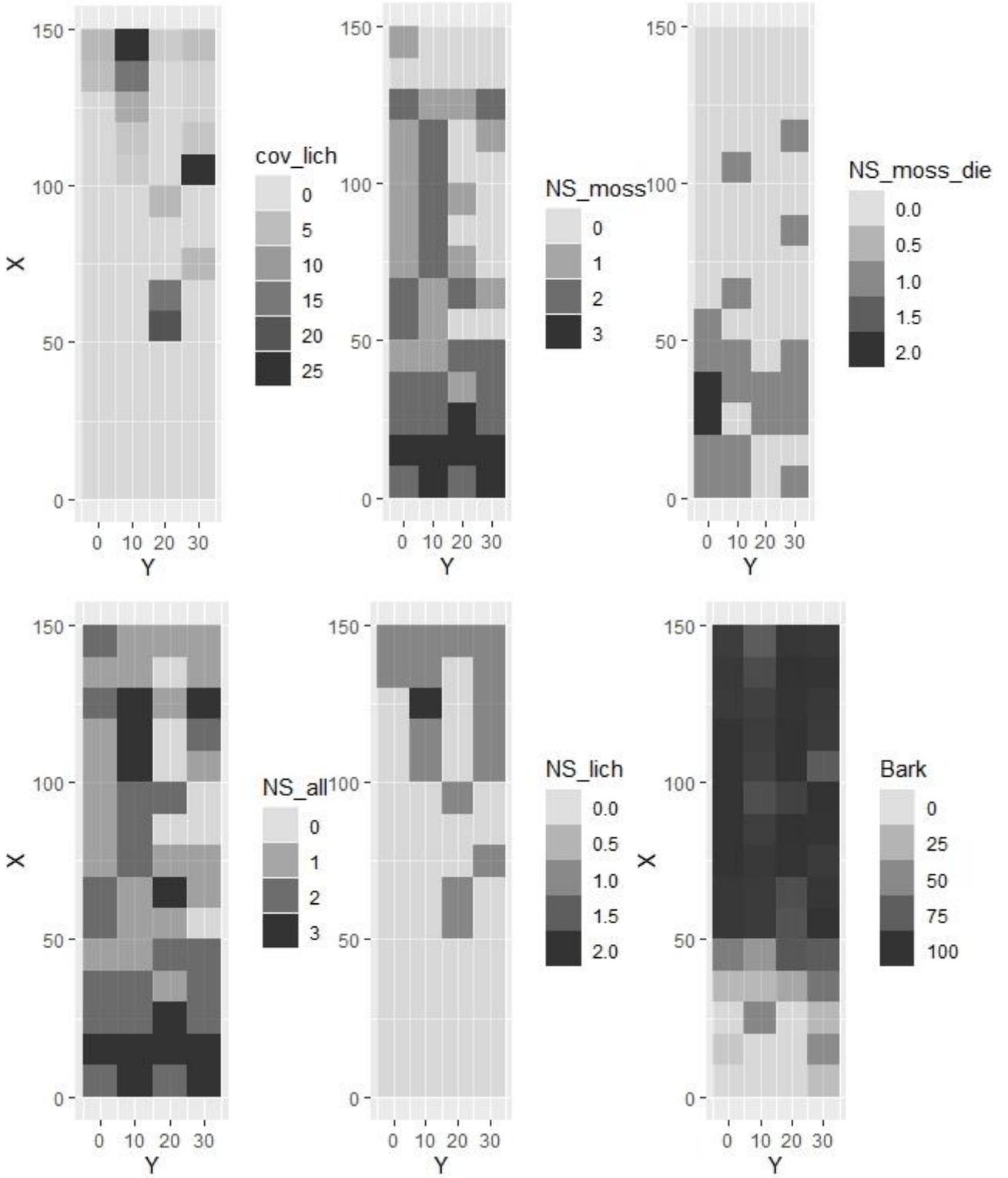


Рисунок 11. Дерево 110. Обозначение такие же, как и на рисунке 1.







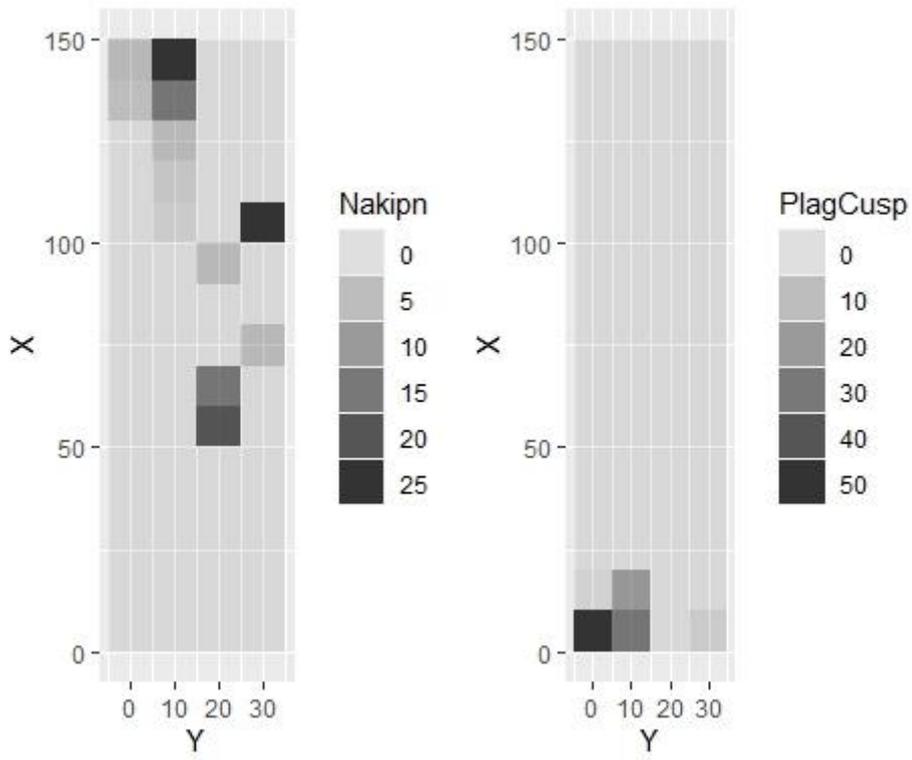


Рисунок 10. Дерево 109. Обозначение такие же, как и на рисунке 1.