

ОТЗЫВ
официального оппонента на диссертационную работу
Обабко Романа Павловича
«Состав и структура эпифитных сообществ с
доминированием мхов в условиях среднетаёжных
ельников черничных»,
представленную к защите на соискание ученой степени
кандидата биологических наук
по специальности 1.5.9. – «Ботаника»

Актуальность темы. Эпифитные мхи и печеночники – важная составляющая лесных экосистем, определяющая их биологическое разнообразие и круговорот органического вещества. Занимая специфические экологические ниши, указанные представители растительного мира хорошо приспособлены к узкому диапазону факторов среды и могут быть использованы в качестве биологических индикаторов, отражающих как изменение экотопических условий, так и сукцессии растительных сообществ. В современной научной литературе можно найти сведения об экологических потребностях эпифитных мхов и печеночников, их популяционной экологии, индикаторной роли; сведения о разнообразии данной группы организмов используют при классификации фитоценозов. В то же время данных о структуре формируемых ими эпифитных сообществ относительно немного. Изучение распределения мохообразных по градиентам факторов среды – одна из важных задач бриологии, которая активно реализуется в последние десятилетия зарубежными исследователями. На территории Республики Карелия целенаправленного изучения эпифитных видов мхов и печеночников ранее не проводили. В немногочисленных работах, связанных с исследованием эпифитных обрастаний в лесных экосистемах, содержатся сведения о видовом составе и распространении мхов; при этом данные о субстратной приуроченности, экологии таксонов отсутствуют. С учетом изложенного, тема диссертационной работы Р.П. Обабко, несомненно, является актуальной.

Цель работы – исследовать состав и структуру эпифитных сообществ мохообразных в среднетаёжных ельниках черничных на территории Карелии. В процессе работы автором решены следующие задачи: выявлен видовой состав эпифитных мхов и печеночников среднетаёжных ельников черничных региона исследований; изучены факторы, определяющие пространственную структуру

эпифитных обрастаний из мохообразных на уровне фитоценоза; охарактеризованы структура и динамика эпифитных сообществ мохообразных, формирующихся на стволах основных лесообразующих видов деревьев в условиях ельников черничных средней подзоны тайги Карелии.

Научная новизна. Р.П. Обабо обобщил все имеющиеся на текущий момент сведения о разнообразии эпифитных мхов, встречающихся в средней подзоне тайги Республики Карелия. Автор предложил оригинальные методы изучения эпифитного покрова на уровне фитоценоза и отдельного дерева. Впервые для региона исследований выявлены закономерности формирования эпифитного покрова из мхов и печеночников на стволах модельных видов деревьев – *Picea abies* и *Populus tremula*. Установлены основные факторы, определяющие структуру и динамику эпифитных обрастаний мохообразных на стволах этих лесообразующих видов деревьев.

Теоретическая и практическая значимость диссертации. Научные данные, полученные Р.П. Обабо, существенно дополняют сведения о разнообразии и структуре эпифитных сообществ мохообразных в южной Карелии, их динамике в процессе смен лесных фитоценозов и микросукцессий на стволах отдельных деревьев; основных факторах среды, определяющих структуру сообществ эпифитов на стволах *Picea abies* и *Populus tremula*. Выявлены таксоны эпифитных мхов, которые занесены в региональную Красную книгу, либо могут рассматриваться как индикаторы массивов мало нарушенных лесов, представляющих ценность для охраны. Эти сведения могут найти применение в практике природоохранной деятельности и при организации рационального лесопользования. Предложены два оригинальных метода описания растительных сообществ, которые могут использоваться при геоботанических исследованиях.

Личный вклад соискателя. Р.П. Обабо лично принимал участие в экспедиционных исследованиях и сборе полевого материала, выполнил камеральную и статистическую обработку данных, обобщил и интерпретировал результаты, оформил их в виде рукописи диссертации, сформулировал выводы и защищаемые положения.

Публикации. Основное содержание диссертационной работы отражено в 12 публикациях; 6 из них – статьи в изданиях, рекомендованных ВАК РФ, в т.ч. 4

статьи опубликованы в научных журналах, включенных Белый список и индексируемых в международных базах Web of Science и Scopus. Р.П. Обабо создал и зарегистрировал базу данных «Лишайник лобария легочная в лесных сообществах Карелии».

Объем и структура диссертации. Диссертация состоит из введения, семи глав, заключения, списка литературы, включающего 306 источников, в том числе 216 – на иностранных языках. Основной текст диссертации изложен на 146 страницах, содержит 74 рисунка и 10 таблиц. В работе имеется одно приложение на 33 страницах, отражающее в графической форме распределение видов и характеристики эпифитного покрова на 12 модельных деревьях.

В главе 1 приведен обзор литературы по вопросу истории исследований эпифитных сообществ в бореальных лесах. Детально рассмотрены абиотические и биотические факторы, определяющие их структуру и динамику. Исследования сообществ эпифитов в бореальной зоне России довольно фрагментарны, поэтому значительная часть проанализированной Р.П. Обабо литературы опубликована на иностранных языках. Обзор является достаточно полным и дает надлежащее представление о степени изученности проблемы.

В главе 2 дана характеристика района, объектов и методов исследования. Приведены подходы к описанию лесных сообществ и эпифитного покрова деревьев. Следует особо подчеркнуть, что Р.П. Обабо предложил и использовал при сборе материала оригинальные методы описания сообществ эпифитов, позволяющие более подробно исследовать их как на стволах отдельных деревьев, так и на уровне лесного фитоценоза. Полученный в процессе полевых исследований материал организован в виде баз данных в среде Excel. Статистический анализ проведен в среде R. Обработка данных выполнена на основе однофакторного дисперсионного анализа и регрессионного анализа; использованы непараметрический тест Крускала-Уолиса, функция Рипли для исследования пространственных точечных процессов. Для выявления влияния внешних факторов на сообщества эпифитов применяли метод средних. При ординации использован метод неметрического многомерного шкалирования, реализованный в пакете vegan в среде R.

Глава 3 содержит сведения о видовом составе эпифитных мхов, встречающихся в средней подзоне тайги на территории восточной Фенноскандии. Представлен аннотированный список эпифитных мхов, включающий 60 видов. Для каждого таксона приведены сведения о районе исследования, информация о местообитании, типе субстрата, частоте встречаемости; особо отмечены редкие и индикаторные виды. Выполнено сравнение списков эпифитных мхов, растущих на стволах разных видов лиственных и хвойных деревьев, с привлечением данных литературы сделана попытка обосновать различия эпифитных сообществ разных видов-форофитов. Сделано заключение о том, что облигатными эпифитами являются лишь семь видов мхов. Три вида, входящие в состав эпифитных сообществ (*Eurhynchium angustirete*, *Neckera pennata* и *Nyholmiella gymnostoma*), занесены в региональную Красную книгу. Они и еще семь таксонов считаются индикаторами биологически ценных лесов. Сравнение с данными по сопредельным регионам (Вологодская область) позволяет автору обоснованно заключить, что эпифитная бриофлора южной Карелии выявлена достаточно полно. При этом в более южных регионах (Республика Беларусь) разнообразие эпифитных мхов существенно выше. С учетом этого полезной, на наш взгляд, может быть информация о принадлежности эпифитных мхов к тем или иным географическим элементам, но она, к сожалению, в аннотированном списке отсутствует.

В главе 4 рассмотрена структура эпифитного сообщества ельника черничного. Установлено, что лишь один вид – *Dicranum fuscescens*, демонстрирует групповое размещение в ельнике черничном. Остальные таксоны, являющиеся факультативными эпифитами и имеющие достаточно широкую экологическую амплитуду, распределены случайно. Прослежено изменение состава эпифитных сообществ на градиенте опушка – центр лесного массива, выражающееся в снижении обилия засухоустойчивых видов лишайников и увеличении размеров куртин влаголюбивых мхов и лишайников, требовательных к влажности воздуха. Эти закономерности автор логично объясняет изменением освещенности и влажности под пологом леса.

В главе 5 проанализирована структура и динамика эпифитного покрова на стволах *Picea abies*. Предложена модель, отражающая распределение эпифитных мхов и лишайников на крупномерных (диаметр более 50 см) стволах елей,

растущих в местообитаниях с достаточной влажностью. Установлено, что протяженность сплошного эпифитного покрова на деревьях ели в среднем не превышает 50 см. Размеры куртин ряда видов-эпифитов (*Pleurozium schreberi*, *Plagiothecium rossicum*, *Dicranum fuscescens*, *Ptilidium pulcherrimum*, *Cladonia* spp.) зависят от угла наклона ствола дерева. Для *Hylocomium splendens* такая зависимость не выявлена, однако размеры куртин данного вида коррелируют с диаметром ствола деревьев ели. Для деревьев диаметром до 20 см отмечена положительная корреляция, для более крупных стволов – отрицательная. Автор предпринял попытку проанализировать взаимоотношения между видами, формирующими сообщества эпифитов. Продемонстрировано, что при увеличении обилия *Pleurozium schreberi* снижается обилие *Dicranum fuscescens* и *Plagiothecium rossicum*. При увеличении линейных размеров куртин лишайников рода *Cladonia* увеличиваются размеры куртин мха *Dicranum fuscescens* и печеночника *Ptilidium pulcherrimum*. В целом талломы лишайников не составляют конкуренции мхам и печеночникам. Р.П. Обабко объясняет полученные закономерности наличием градиента влажности на стволе дерева, который зависит от угла наклона его поверхности. При этом на определённой высоте иссушающее действие воздуха нивелирует влияние факторов, повышающих увлажнённость ствола.

В главе 6 охарактеризована структура эпифитного покрова на стволах *Populus tremula*. Инструментально подтверждено, что условия освещенности и влажности в микросайтах, расположенных на стволах осины, меняются в зависимости от экспозиции и высоты над уровнем почвы. Наиболее прохладные и влажные условия складываются у основания стволов с северной стороны, а наиболее тёплые и сухие – на высоте 100-150 см с южной стороны. Ординация видов в осях экологических факторов влажности и освещенности позволила разделить их на три группы, которые занимают разные позиции на стволах крупных деревьев. Выявлено и охарактеризовано расхождение экологических ниш видов эпифитных мохообразных и лишайников в зависимости от угла наклона ствола дерева, радиуса его кроны. Смена доминирующих видов в эпифитных сообществах, обусловленная изменением освещенности и влажности, происходит на высоте 1.5-2.0 м. Для этой экотонной зоны характерно увеличение видового разнообразия. Показано, что с увеличением возраста дерева осины зона, в которой сосредоточено наибольшее

разнообразие эпифитных мхов, смещается вверх по стволу. Основной вклад в разнообразие эпифитных сообществ вносят виды, занимающие их центральную часть на осинах со стволами большого диаметра или располагающиеся на уровне почвы на стволах молодых осин. Установлено, что вне зависимости от возраста дерева и его диаметра пространственное распределение эпифитов на стволах осин и структура их сообществ отражают наличие градиентов экологических факторов и различия в экологических оптимумах видов.

Глава 7 посвящена вопросам динамики эпифитного покрова. Автор отмечает, что изменения эпифитного покрова отражают восстановительную динамику (демутацию) лесных сообществ, которая сопряжена с изменением биотопических условий – снижением освещенности и увеличением влажности воздуха. Кроме того, состояние сообществ эпифитов зависит от возрастного состояния конкретной особи вида-форофита, взаимоотношений эпифитных видов, особенностей их экологических ниш на стволе. Для сообществ эпифитов характерны микросукцессии, обусловленные как внешними, так и внутренними причинами.

Оценка значимости и достоверности научных результатов, обоснованности выводов и рекомендаций. Р.П. Обабко собрал большой оригинальный фактический материал: обследовал эпифитные сообщества на 292 деревьях (преимущественно *Populus tremula*, а также *Picea abies* и *Betula* sp.). Заложены 1348 учетных площадок, 432 трансекты на стволах деревьев, выполнены 2500 полных описаний эпифитного покрова. Данные обработаны с использованием современных статистических методов. Для интерпретации полученных результатов привлечены сведения, имеющиеся в научной литературе. Достоверность полученных научных результатов и обоснованность выводов не вызывают сомнений.

Замечания и недостатки работы

Р.П. Обабко подготовил хороший обзор литературы, в котором рассмотрены экотопические и биотопические факторы формирования эпифитных сообществ, выделены основные факторы среды, влияющие на формирование их структуры. При анализе оригинальных данных, полученных в средней подзоне тайги Карелии, следовало более детально сравнить их со сведениями, имеющимися в литературе, для выявления региональной специфики и общих закономерностей.

При определении целей и задач работы, формулировке выводов Р.П. Обабко делает акцент на исследовании эпифитных сообществ мхов и печеночников. В то же время при сборе фактического материала и анализе полученных данных автор уделит внимание и другой группе эпифитных организмов – лишайникам. Этот материал представляет определенный интерес, поэтому должен был найти отражение в выводах.

В главе 2 при характеристике природных условий региона исследований (раздел 2.1., стр. 20) Р.П. Обабко вначале приводит обширную цитату из книги А.Н. Громцева «Основы ландшафтной экологии европейских таёжных лесов России» (2008). Далее следует более детальная информация о климате территории, но ссылки на ее источники отсутствуют. В целом раздел 2.1. слишком краткий и не содержит информации о геологическом строении, почвах, детальном сведениях о растительном покрове территории, входящей в среднюю подзону тайги в границах Республики Карелия.

В тексте главы 2 автор указывает, что эпифитные сообщества изучали на деревьях не только ели и осины, но и березы. Однако материал об обрастании стволов березы в работе детально не проанализирован, упоминания об этом форофите есть лишь в главе 3, которая содержит аннотированный список эпифитных мхов и в главе 5, где автор бегло сравнивает обрастания стволов березы и ели. В выводах этот аспект исследований не отражен. Необходимо было более детально пояснить, по какой причине не проведен анализ структуры и динамики эпифитных сообществ березы.

На рисунке 2.1 нанесены пять пунктов исследования. В то же время на стр. 31 со ссылкой на данный рисунок указано, что исследования проведены на восьми территориях. В тексте (с. 22) указано, что для исследований заложили 23 пробные площади, сведения о которых приведены в табл. 2.2. Однако в табл. 2.2 (с. 24) приведены таксационные характеристики лишь 19 пробных площадей. Не ясно, что в этой таблице отражено в столбце «Категория» – стадия восстановительной сукцессии? На стр. 25 и 26 находим сведения еще о трех пробных площадях (см. табл. 2.3 и рис. 2.4). В то же время в тексте на стр. 23 и в табл. 2.5 (стр. 32) приведены данные о том, что были заложены 24 пробные площади. Указанные противоречия требуют пояснений.

При характеристике стадий демутационной сукцессии следовало указать возраст насаждений, отнесенных к той или иной из них. В тексте (с. 23) можно найти только сведения о том, что давность нарушений составляла от 80 до 450 лет, а для 4 стадии – 410-450 лет. Наличие таких данных при характеристике стадий сукцессии в тексте облегчило бы восприятие информации, приведенной в таблице 2.2.

При описании методов исследований желательно было более четко пояснить, что имеется в виду под отрицательно и положительно наклоненными частями ствола.

В главе 3 Р.П. Обабко приводит аннотированный список мхов. При этом в ходе исследований в составе эпифитных сообществ фиксировали и печеночники. Остается не ясным, почему данные о разнообразии этой группы мохообразных не нашли отражения в диссертации.

На стр. 50 (глава 5 диссертации) автор дает характеристику изменения под воздействием внешних факторов структуры эпифитных сообществ, сформировавшихся на стволах ели. К сожалению, Р.П. Обабко не приводит при этом оригинальный фактический материал, подкрепляющий доказательность его рассуждений.

На схему структуры эпифитного покрова ствола ели обыкновенной (рис. 5.1 в тексте диссертации и рис. 1 в тексте автореферата) необходимо было нанести шкалу, отражающую протяженность структурных элементов эпифитного покрова на стволе по горизонтали и по вертикали.

На рисунках 5.3 и 5.4 не указана размерность куртин мхов и лишайников. Это вызывает вопросы, поскольку в тексте, где есть ссылка на данные рисунки, речь идет об обилии или проективном покрытии видов.

В тексте главы 6 помимо ординационных диаграмм следовало привести таблицы, отражающие нагрузки на оси.

В разделе 6.1 (стр. 52) указано, что были проанализированы характеристики эпифитных сообществ осины у основания стволов и на высоте 1.3 м от земли. Однако в таблице 6.1, иллюстрирующей текст, наряду с высотой над землей 1.3-1.5 м приведены значения высоты 13-15 м. Это вызывает вопросы и требует уточнения.

Утверждение автора «Процесс выпадения осины приводит к увеличению освещённости и, следовательно, общей влажности воздуха» (раздел 6.1.1, стр. 60) входит в противоречие с текстом первого абзаца стр. 58, где указано, что с выпадением из состава сообщества березы и осины в эпифитных сообществах начинают преобладать более засухоустойчивые виды; *Hylocomium splendens* и *Hylocomiadelphus triquetrus* к таковым не относятся.

В разделах 6.3 и 6.4 описание эпифитных сообществ деревьев и анализ их видового разнообразия логичнее было начать с деревьев малого диаметра и закончить описанием обрастаний на деревьях большого диаметра. Такое изложение материала позволило бы лучше продемонстрировать усложнение и изменение структуры эпифитных сообществ во времени.

В разделе 6.4.1 рассматривается эпифитный покров сильно наклоненных деревьев осины. К сожалению, из текста диссертации сложно понять, какие стволы Р.П. Обабко включает в эту группу, а какие относит к числу имеющих «нормальный наклон».

В работе детально охарактеризованы эпифитные сообщества двух форофитов – ели и осины, однако в выводах есть информация только об эпифитных обрастаниях осины. Подводя итоги исследований, следовало показать сходство и различие эпифитных сообществ обоих видов деревьев, пояснить, с чем связана их специфика.

В тексте диссертации имеются терминологические неточности. В ряде случаев автор использует как синонимы термины мхи и мохообразные (см. стр. 4 и 5, описание цели и задач работы; стр. 52, последнее предложение; стр. 58, последнее предложение и др.). Под мхами принято понимать конкретную группу растений (отдел Моховидные, или Bryophyta), а мохообразные (Bryophytes) – это собирательный термин для обозначения трёх отделов: Моховидные, Печеночники и Антоцеротовые. Поскольку объектом исследования были сообщества мхов и печеночников, правильнее называть их сообществами мохообразных, эпифитными обрастаниями из мохообразных. Некорректно, на наш взгляд, применение термина «порода» применительно к видам деревьев. Термином таллом(-ы) обозначают тела водорослей, грибов, лишайников, а также антоцеротовых мхов и некоторых печёночников. Использование его применительно ко всем видам эпифитных

мохообразных нельзя считать правильным. Под ареалом в биологии традиционно понимают область распространения вида на поверхности Земли. Использование данного термина в отношении распространения того или иного вида-эпифита на поверхности ствола дерева (стр. 90) некорректно.

Имеются замечания технического характера, касающиеся оформления рукописи. При цитировании в тексте источников литературы на разных языках следовало сначала привести в порядке приоритетов работы отечественных исследователей, а затем, в таком же порядке, – зарубежных. Точку в заголовках таблиц и названиях разделов текста не ставят. В подписях к рисункам она, напротив, должна быть. Это правило соблюдено не всегда. Авторские знаки при латинском названии вида обычно приводят при первом его упоминании. Этот принцип Р.П. Обабко выдерживает не во всех случаях.

Нумерацию географических пунктов на картах принято делать в направлениях север–юг, а затем запад–восток. На рис. 2.1 (стр. 22) это правило не соблюдено.

В заголовках таблиц 2.5, 4.1, 6.4, приведенных в тексте диссертации, имеются незаглавленные ячейки, чего быть не должно.

На стр. 25 и 26 приведены некорректные ссылки на номера таблиц. Нарушен порядок размещения ссылок на рисунки и самих рисунков на стр. 92-95 и 99-100, а также порядок нумерации выводов к работе.

При форматировании текста не следовало оставлять на страницах пустые места (см. стр. 21, 74, 88, 92).

В тексте встречаются неудачные выражения, например «в основании осины» (логичнее – в основании стволов осины либо на пристволовых повышениях осины); «на стволе берёзы, осины и ели» (правильнее – на стволах берёзы, осины и ели); «в наиболее сухих участках ствола» (здесь более уместен предлог «на»); «распределение рода на стволе» (нужно – видов либо представителей рода) и т.п.

Отмечены опечатки, орфографические и пунктуационные ошибки. Некоторые предложения не согласованы, например: «На елях большого диаметра (больше 50 см) в достаточно увлажнённых условиях эпифитные сообщества имеют сходные между собой черты, и его структура схематично представлена...» (с. 46); «...возраст большинства осин, появившихся после нарушения, равен давности нарушения, при увеличении которого увеличивается доля ели в древостое.»

(с.58); «*R. complanata* и *P. subtilis* имеет два пика покрытия...» (с. 85); «В подглавах 6.1–6.2 была рассмотрена реакция видов, **на факторы окружающей среды, действующих** на уровне одного дерева.» (с. 92).

В списке литературы для ряда источников отсутствуют сведения о месте и годе издания, издательстве, количестве страниц (номера в списке 21, 24, 35, 38, 39, 41, 52, 105, 135, 228, 265, 279, 281, 302). Библиографические описания источников, приведенные в списке литературы, не всегда оформлены единообразно (см. например, номера в списке 223 и 224, 229, 246, 247, 252). Желательно при оформлении библиографического списка использовать требования ГОСТ 7.0.11-2011.

Заключение. Рецензируемая диссертация представляет собой законченное научное исследование, проведенное в рамках темы государственного задания Института леса Карельского научного центра РАН «Комплексное исследование факторов продуктивности таёжных лесов» (2021-2025). Работы по изучению эпифитных сообществ с доминированием мохообразных в условиях среднетаежных ельников черничных Карелии поддержаны грантом РФФИ и двумя международными грантами.

Результаты, полученные Р.П. Обабо, имеют элементы научной новизны, теоретическую и практическую значимость. Их достоверность обеспечивается большим объемом исходного фактического материала, проанализированного с применением современных статистических методов. Научные данные, представленные в диссертации, апробированы на семи Всероссийских научных конференциях, съезде микологов России, отражены в 12 публикациях, шесть из которых опубликованы в журналах, включенных в перечень изданий, рекомендованных ВАК РФ. Выводы соответствуют поставленным цели и задачам исследований, защищаемым положениям.

Автореферат полностью отражает содержание рукописи диссертации.

Диссертационная работа Р.П. Обабо по теме «Состав и структура эпифитных сообществ с доминированием мхов в условиях среднетаёжных ельников черничных» соответствует требованиям п. 9 «Положения о порядке присуждения ученых степеней», утвержденного постановлением Правительства Российской

Федерации от 24.09.2013 № 842, предъявляемым к кандидатским диссертациям, а ее автор, Обабко Роман Павлович, заслуживает присуждения ученой степени кандидата биологических наук по специальности 1.5.9. – «Ботаника».

Отзыв подготовлен Дёгтевой Светланой Владимировной, директором Федерального государственного бюджетного учреждения науки Федерального исследовательского центра «Коми научный центр Уральского отделения Российской академии наук», почтовый адрес: 167982, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 24; телефоны: рабочий 8 (8121) 24-16-08, мобильный 89128637925; e-mail: degteva@frc.komisc.ru.

Доктор биологических наук,

член-корреспондент РАН



С.В. Дёгтева

14.09.2026

Подпись С.В. Дёгтевой заверено

Главный ученый секретарь
ФИЦ Коми НЦ УрО РАН

14.09.2026



Д.В. Милохин

