

**Изучение восстановления лишайникового покрова после катастрофических нарушений в бореальных лесах: методические аспекты и исследуемые характеристики**

© 2021. В. Н. Тарасова<sup>1</sup>, д. б. н., профессор,  
В. И. Андросова<sup>1</sup>, к. б. н., доцент, В. В. Горшков<sup>2,3</sup>, д. б. н., г. н. с.,  
Р. В. Игнатенко<sup>1,4</sup>, к. б. н., с. н. с., И. Ю. Баккал<sup>2</sup>, к. б. н., с. н. с.,  
Р. О. Обабко<sup>5</sup>, м. н. с.,

<sup>1</sup>Петрозаводский государственный университет,  
185910, Россия, г. Петрозаводск, ул. Ленина, д. 33,

<sup>2</sup>Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН,  
197376, Россия, г. Санкт-Петербург, ул. Профессора Попова, д. 2,

<sup>3</sup>Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет им. С. М. Кирова,  
194021, Россия, г. Санкт-Петербург, Институтский пер., д. 5,

<sup>4</sup>Федеральный исследовательский центр «Карельский научный центр Российской академии наук»,  
185910, Россия, г. Петрозаводск, ул. Пушкинская, д. 11,

<sup>5</sup>Институт Леса КарНЦ РАН,  
185910, Россия, г. Петрозаводск, ул. Пушкинская, д. 11,  
e-mail: tarasova1873@gmail.com

Исследования выполнены в лесах двух формаций (сосновые и еловые) на северо-западе России (Республика Карелия) в течение 20 лет с использованием двух методов: прямого наблюдения и построения эколого-динамических рядов. Установлено, что основные характеристики лишайникового покрова – видовое разнообразие, покрытие и популяционная структура отдельных видов лишайников, определяются давностью нарушения, видовой и возрастной структурой древостоя, соотношением деревьев до- и послепожарного поколений. Стабилизация большинства изученных характеристик в сообществах елового ряда наблюдается через 250 лет после нарушения, соснового – через 50–150 лет (в зависимости от сохранности древесного яруса в результате последнего пожара). Общее число видов лишайников в еловых лесах при увеличении давности нарушения возрастает и стабилизируется на уровне 100 видов на 1 га спустя 250 лет после нарушения. Анализ динамики покрытия отдельных видов лишайников позволил выделить 4 группы видов: 1) с выраженным максимумом покрытия при определённой давности нарушения; 2) покрытие возрастает с увеличением давности нарушения; 3) покрытие уменьшается с увеличением давности нарушения; 4) покрытие стабилизируется при определённой давности нарушения. Среди изученных лишайников были выявлены виды ранней, средней и поздней стадий сукцессии, которые можно использовать как индикаторы определённого времени развития леса.

**Ключевые слова:** лишайники, видовое разнообразие, покрытие, ценопопуляции, тайга, давность нарушения, восстановление, сосновые, еловые леса.

**Study of lichen recovery after catastrophic disturbances in boreal forests: methodological aspects and evaluated characteristics**

© 2021. V. N. Tarasova<sup>1</sup> ORCID: 0000-0001-5844-8228<sup>\*</sup>  
V. I. Androsova<sup>1</sup> ORCID: 0000-0003-4895-6776<sup>\*</sup>, V. V. Gorshkov<sup>2,3</sup> ORCID: 0000-0001-9200-1702<sup>\*</sup>  
R. V. Ignatenko<sup>1,4</sup> ORCID: 0000-0001-9608-9465<sup>\*</sup>, I. Yu. Bakkal<sup>2</sup> ORCID: 0000-0002-9854-4756<sup>\*</sup>  
R. O. Obabko<sup>5</sup> ORCID: 0000-0003-0823-1623<sup>\*</sup>

<sup>1</sup>Petrozavodsk State University,  
33, Lenina St., Petrozavodsk, Russia, 185910,

<sup>2</sup>Komarov Botanical Institute RAS,  
2, Prof. Popova St., Saint-Petersburg, Russia, 197376,

<sup>3</sup>St. Petersburg State Forest Technical University,  
5, Institutsky Pereulok, Saint-Petersburg, Russia, 194021,

<sup>4</sup>Federal Research Center  
“Karelian Scientific Center of the Russian Academy of Sciences”,  
11, Pushkinskaya St., Petrozavodsk, Russia, 185910,

<sup>5</sup>Forest Research Institute of the Karelian Research Centre  
of the Russian Academy of Sciences,  
11, Pushkinskaya St., Petrozavodsk, Russia, 185910,  
e-mail: tarasova1873@gmail.com

The studies were carried out in forest communities of two formations (pine and spruce) in northwestern Russia (Republic of Karelia) on stationary test plots during 20 years. Two methodological approaches were used: direct observation and describing forest communities in similar conditions but with different time-since-disturbance (method of ecological-dynamic series). It has been established that the basic characteristics of lichen cover, such as: species diversity, projective cover (indirect biomass indicator), species structure (cover proportion of different species), as well as the population structure of lichen species, are determined by time-since-disturbance (position of the community in the succession row), species and the age structure of the stand, the ratio of trees belonging to before- and after-fire generations. Relative stabilization (recovery) of most of studied characteristics of lichen cover in the spruce tree communities is observed 250 years after the disturbance (clear cutting, fire), in the pine forests – in 50–150 years (depending on the preservation of the tree layer as a result of the last fire). The total number of lichen species in spruce forests increases with increase time-since-disturbance and stabilizes at the level of 100 species per ha in 250 years after last disturbance. According to analysis of the dynamics of lichens coverage 4 groups of species can be distinguished: 1) with a pronounced maximum coverage for a certain time-since-disturbance; 2) the coverage increases with increasing time-since-disturbance; 3) the coverage decreases with increasing time-since-disturbance; 4) the coverage is stabilized at a certain time-since-disturbance. Among the studied lichens species of early, middle, and late succession stages were identified, that can be used as indicators of certain phases of forest development. Time since the last disturbance is a fundamental characteristic of the epiphytic lichens habitat which determines the presence and quality of the substrate, habitat conditions, and the time required for the development of these organisms.

**Keywords:** lichens, species diversity, cover, cenopopulations, taiga, time-since-disturbance, restoration, pine, spruce forests.

Лесные экосистемы европейской части России традиционно эксплуатируются человеком и в настоящее время на этой обширной территории преобладают сообщества, находящиеся на разных стадиях восстановления после антропогенных нарушений (вырубок, пожаров, распашки и др.) [1, 2]. Поэтому изучение потенциала лесных экосистем и их отдельных компонентов к восстановлению является важнейшей задачей современной экологии.

Являясь компонентом лесных сообществ, лишайники тесно связаны с сукцессионной динамикой леса и чутко реагируют на изменения условий среды в ходе его восстановления. Эпифитные лишайники произрастают на эфемерном, нестабильном субстрате – живых деревьях, поэтому динамика эпифитного покрова зависит от динамики сообществ, древостоя и отдельных деревьев. Изменения, вызванные ходом сукцессии, могут затрагивать различные аспекты и уровни организации лишайникового покрова: общее видовое разнообразие, обилие, ценопопуляции. Процесс восстановления эпифитного лишайникового покрова после нарушений остаётся всё ещё

слабо изученным. Хотя в литературе данной теме посвящено множество работ, в большинстве них имеется ряд существенных недостатков: отсутствие точных датировок нарушения и непрерывных эколого-динамических рядов сообществ, находящихся на разных стадиях сукцессии. Во многих работах анализ выполнен на основе сравнения двух категорий сообществ – «старовозрастных» и «используемых», при этом леса, не успевшие пройти полный цикл восстановления, часто рассматриваются как старовозрастные [3–5].

Восстановление лесов после катастрофических нарушений – это многовековой процесс, несопоставимый по времени с продолжительностью человеческой жизни. Поэтому основным методом исследования динамики растительного покрова является построение пространственно-временных рядов – подбор сообществ, расположенных в сходных условиях местообитания и имеющих разную давность нарушения. Этот метод имеет следующие недостатки: 1) различия в определении понятия «сходные условия местообитания» у разных авторов; 2) возможность ошибок в датировке давности и оценке интенсивности

последнего нарушения. Прямое наблюдение за постоянными маркированными объектами является наиболее точным способом изучения динамики сообществ, у которого также имеется существенный недостаток – ограниченная длительность, которая в большинстве случаев не превышает 20–50 лет. Однако сочетание исследований, выполненных этими двумя методами, позволяет компенсировать их недостатки [2]. При составлении одного пространственно-временного ряда строго соблюдается следующее правило: все сообщества, принадлежащие к данному ряду, имеют одинаковое положение в рельефе, одну почвообразующую породу, сходную морфологию почвенного слоя.

Целью настоящей работы было обобщение результатов многолетних исследований по изучению восстановления лишайникового покрова после катастрофических нарушений в бореальных лесах на северо-западе России.

**Объекты и методы исследования**

Пробные площади (ПП) были заложены в период с 1997 по 2016 гг. в условиях средней подзоны тайги на территориях Национального парка «Водлозерский», заповедника «Кивач», заказника «Кижский», Водлинского лесничества и Петрозаводского городского округа. На каждой ПП выполнены геоботанические описания, включающие в себя определение характеристик сообществ, таксационных

параметров древостоя, отдельных деревьев, описание эпифитного покрова на стволах, а также оценку общего видового разнообразия лишайников (табл. 1) [6].

В сосновых лесах давность нарушения (пожара) определена на основе анализа кернов и спилов, взятых с повреждённых пожаром живых деревьев. Давность пожара определяли как разность между текущим возрастом дерева и его возрастом в момент повреждения камбия [7]. В ельниках для оценки давности нарушения (пожара, вырубки) использовали метод изучения популяционной структуры видов древесного яруса [8].

Для оценки общего видового разнообразия лишайников в пределах ПП отобраны образцы лишайников со всех потенциальных субстратов в многократной повторности; определение видов выполнено в лабораторных условиях.

Измерение характеристик эпифитного лишайникового покрова выполнено на 10–30 деревьях, отобранных в регулярном порядке [6]. Описания проводили на стволах у основания и на высоте 1,3 м при помощи рамки (200 или 625 см<sup>2</sup>) с 4-х сторон света (север, запад, юг, восток). В описаниях регистрировали видовое разнообразие, общее покрытие и покрытие отдельных видов лишайников [6].

Изучение показателей ценопопуляций выполнено на примере одного из широко известных, охраняемых и чувствительных к антропогенным факторам видов – *Lobaria pulmonaria*, методом сплошного учёта

**Таблица 1 / Table 1**

Основные характеристики изученных сообществ в среднетаёжных лесах Республики Карелия  
Main characteristics of studied forest communities in the middle taiga of the Republic of Karelia

Эколого-динамический ряд Succession series	Число ПП Number of sample plots	Давность нарушения, число лет Time-since-disturbance, years	Сомкнутость крон, % Crown density, %	Сумма сечений, м <sup>2</sup> /га Basal area, m <sup>2</sup> /ha	Доля участия основной породы в древостое, % Proportion of main tree species, %	Возраст основной породы древостоя, число лет Age of main tree species, years
Сосняки зеленомошные Pine forest green mosses type	31	4–206	44–74	17–38	60–100	24–347
Ельники зеленомошные (осиновый ряд) Spruce forest green mosses type (through aspen)	28	20–450	45–93	19–39	0–89	21–263
Ельники зеленомошные (берёзовый ряд) Spruce forest green mosses type (through birch)	21	64–377	70–94	20–41	30–85	60–300

Таблица 2 / Table 2

Объём анализируемого материала / Volume of analyzed material

Тип данных Type of data	Сосновые леса Pine forests	Еловые леса (осиновая серия) Spruce forests (aspen series)	Еловые леса (берёзовая серия) Spruce forests (birch series)
Число пробных площадей Number of sample plots	35	28	40
Число деревьев / Number of trees	500	227	600
Число описаний Number of descriptions	5600	1791	4800
Число субстратных единиц/талломов <i>L. pulmonaria</i> Number of substrate units/ number of <i>L. pulmonaria</i> thalli	0	556/3350	0

талломов на всех субстратах на высоте 0–2 м от поверхности почвы. Для каждого таллома при помощи рамки 25 x 25 см отмечали общую площадь и площадь некрозов (см<sup>2</sup>) [9].

Анализ зависимостей характеристик эпифитного покрова от давности нарушения осуществлялся на основе однофакторного регрессионного анализа с использованием моделей линейной и криволинейной регрессии [7, 12]. Объём материала представлен в таблице 2.

### Результаты и обсуждение

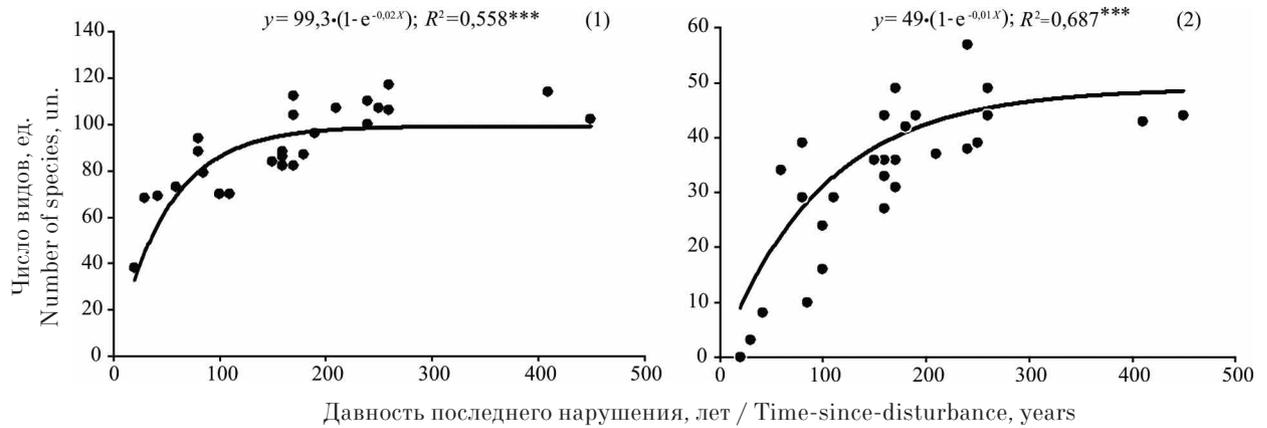
**Общее видовое разнообразие лишайников.** Общее число видов лишайников в еловых лесах при увеличении давности нарушения возрастает и стабилизируется на уровне 100 видов на 1 га спустя 250 лет после нарушения (рис. 1). Увеличение разнообразия лишайников в ходе сукцессии происходит за счёт увеличения числа видов, произрастающих на осине, ели и гниющей древесине. Это связано с увеличением числа микроиш обитания в пределах отдельных деревьев ели и осины, образованием субстрата в виде гниющей древесины на разных стадиях разложения, а также формированием микроклимата, особенностями которого являются повышенная освещённость (с преобладанием рассеянного света) и относительная влажность воздуха.

**Характеристики эпифитного покрова.** Относительная стабилизация большинства изученных характеристик в сообществах *соснового ряда* (в зависимости от сохранности древесного яруса в результате последнего пожара) наблюдается в 50–150 лет после пожара. Основные параметры эпифитного лишайникового покрова в среднетаёжных сосновых лесах характеризуются быстрым восстановлением после пожара: стабилизация среднего числа

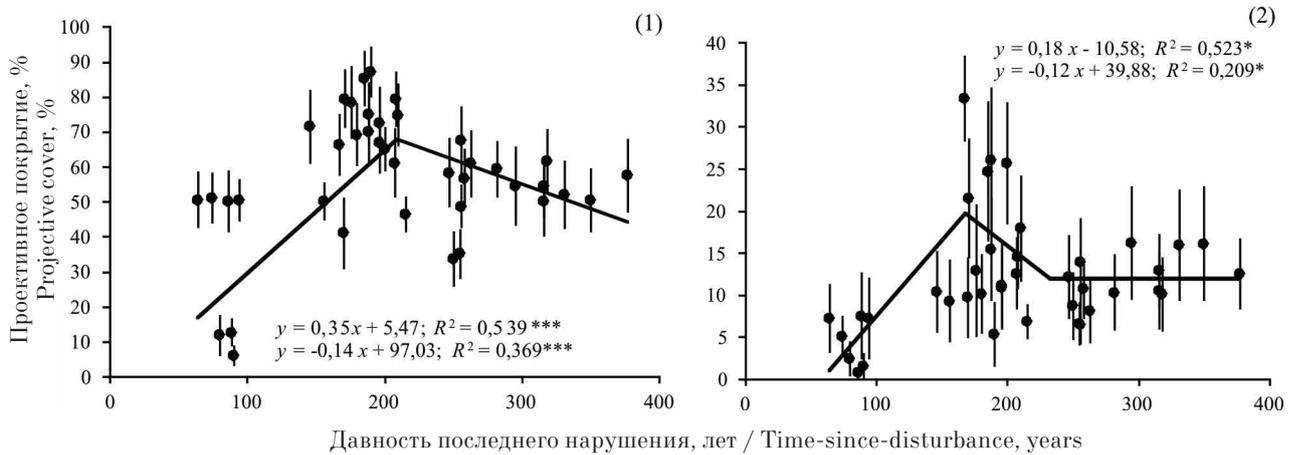
видов в описании у основания ствола (5 видов) происходит в первые 15 лет, на высоте 1,3 м (4 вида) – через 35 лет; стабилизация общего покрытия у основания ствола (21%) регистрируется через 35 лет, на высоте 1,3 м (14%) – через 50 лет. Стабилизации видовой структуры эпифитного покрова в исследованном интервале давности пожара (200 лет) не наблюдается [13, 14].

Восстановление большинства изученных характеристик в сообществах *елового ряда* наблюдается через 250 лет после нарушения. Общее покрытие видов у основания ствола возрастает на 50% при увеличении давности нарушения от 60 до 190 лет, после чего постепенно снижается, и в 380 лет составляет 70% от максимального (рис. 2). На высоте 130 см максимум покрытия наблюдается при давности нарушения 170 лет, затем покрытие снижается на 8% и стабилизируется со значением 12% при давности нарушения 250 лет [15]. Анализ динамики покрытия отдельных видов лишайников позволил выделить 4 группы видов: 1) с выраженным максимумом покрытия при определённой давности нарушения; 2) покрытие возрастает с увеличением давности нарушения; 3) покрытие уменьшается с увеличением давности нарушения; 4) покрытие стабилизируется при определённой давности нарушения [15].

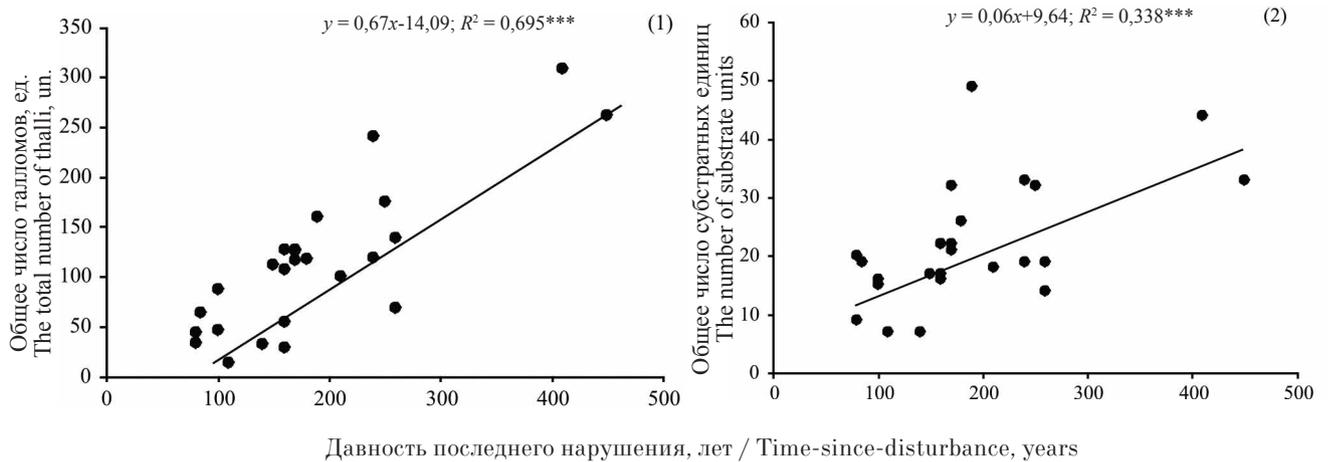
**Характеристики ценопопуляций *L. pulmonaria*.** С увеличением давности нарушения с 80 до 450 лет число талломов на 1 га возрастает с 40 до 280, а количество субстратных единиц (отдельно стоящих или лежащих деревьев) – с 7 до 38 (рис. 3). Важно, что стабилизации данных характеристик в исследованном диапазоне давности нарушения не наблюдается. Число типов колонизированных лишайником субстратов с давно-



**Рис. 1.** Общее число видов лишайников (1) и число видов лишайников на *Picea* spp. (2) в еловых сообществах с разной давностью нарушения  
**Fig. 1.** The total number of lichen species (1) and the number of lichen species on *Picea* spp. (2) in spruce communities with different time-since-disturbance



**Рис. 2.** Общее проективное покрытие лишайников на стволах *Picea* spp. на высоте 0–20 см (1) и 130–150 см (2) от земли в еловых лесах с разной давностью последнего нарушения  
**Fig. 2.** The total projective cover of lichens on the trunks of *Picea* spp. at a height of 0–20 cm (1) and 130–150 cm (2) from the ground in the spruce forests of southern Karelia with different time-since-disturbance



**Рис. 3.** Общее число талломов *Lobaria pulmonaria* (1) и число субстратных единиц (2), на которых были встречены талломы, в лесных сообществах с разной давностью последнего нарушения  
**Fig. 3.** The total number of thalli *Lobaria pulmonaria* (1) and the number of substrate units on which thalli were recorded (2) in forest communities with different time-since-disturbance

стью нарушения увеличивается и составляет, в среднем: в средневозрастных осинниках – 4, в смешанных елово-осиновых лесах – 5, в ельниках – 6 [10, 11].

### Заключение

Базовые характеристики лишайникового покрова – видовое разнообразие, покрытие (косвенный показатель биомассы), видовая структура (соотношение покрытий разных видов), а также популяционная структура отдельных видов лишайников – определяются давностью нарушения (положением сообщества в сукцессионном ряду), видовой и возрастной структурой древостоя, соотношением деревьев до- и послепожарного поколений. Относительная стабилизация (восстановление) большинства изученных характеристик в сообществах елового ряда наблюдается через 250 лет после нарушения, соснового (в зависимости от сохранности древесного яруса в результате последнего пожара) – через 50–150 лет. Различия в скорости восстановления эпифитного покрова в сосновых и еловых лесах обусловлены разными экологическими условиями, периодичностью нарушений, общим ходом сукцессии леса. Сухие, светлые, хорошо проветриваемые сосновые леса, произрастающие на бедных песчаных почвах, обладают высокой периодичностью пожаров, поэтому не отличаются большим разнообразием видов лишайников, а эпифитный покров, в основном, сложен видами, обладающими широкой экологической амплитудой. Видами-индикаторами ранних стадий послепожарного восстановления в сосновых лесах являются *Cladonia botrytes*, *Hypogymnia physodes*, *Placynthiella icmalea*, *Trapeliopsis flexuosa*, *Vulpicida pinastri*, а также *Parmeliopsis ambigua* и *Hypogymnia physodes* (у основания ствола); промежуточными – *Hypocenomyce scalaris* и *Imshaugia aleurites*; позднесукцессионными – *Bryoria* spp., *Lepraria* spp., *Loxospora elatina*, *Micarea melaena*, *Ochrolechia* spp., *Parmeliopsis hyperopta*, *Platismatia glauca*, *Usnea* spp.

В еловых лесах, имеющих более длительную сукцессионную динамику, связанную со сменой пород деревьев и формированием более влажного микроклимата, восстановление эпифитного покрова происходит медленнее, в него включается широкий спектр видов лишайников, многие из которых являются индикаторами лесов заключительных стадий сукцессии елового леса. Наиболее строгими индикаторами малонарушенных еловых лесов

(≥ 200 лет) являются *Chaenotheca chlorella*, *C. subroscida*, *Cladonia parasitica*, *Evernia divaricata*, *Hypogymnia vittata*, *Nephroma laevigatum*, *Ramalina thrausta*.

Давность нарушения – фундаментальная характеристика местообитания эпифитных лишайников, от которой зависит наличие и качество субстрата, условия местообитания, время, необходимое для развития организмов.

*Работа выполнена при частичной поддержке проектов государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (темы № 0752-2020-0007, № АААА-А19-119030690058-2).*

*The study was supported partially by the Ministry of Science and Education and of the Russian Federation (projects No. 0752-2020-0007, No. АААА-А19-119030690058-2).*

### References

1. Evseev A.V., Krasovskaya T.M. Nature management of the North of Russia // Theoretical and Applied Ecology. 2008. No. 1. P. 90–96 (in Russian). doi: 10.25750/1995-4301-2008-1-090-96
2. Yarmishko V.T., Bakkal B.Yu., Borisova O.V., Gorshkov V.V., Katyutin P.N., Lyanguzova I.V., Maznaya E.A., Stavrova N.I., Yarmishko M.A. The dynamics of forest communities in the north-west of Russia. Sankt-Peterburg: VVM, 2009. 276 p. (in Russian).
3. Arsenault A., Goward T. Macrolichen diversity as an indicator of stand age and ecosystem resilience along a precipitation gradient in humid forests of inland British Columbia, Canada // Ecological Indicators. 2016. V. 69. P. 730–738. doi: 10.4432/0300-4112-84-75
4. Hauck M., Jacob M., Dittrich S., Bade C., Leuschner C. Natural dynamics of forests and their importance for biodiversity and ecosystem functions: Results of a case study in the Harz Mountains // Forstarchiv. 2013 V. 84. No. 3. P. 75–80. doi: 10.4432/0300-4112-84-75
5. Nascimbene J., Marini L., Nimis P.L. Epiphytic lichen diversity in old-growth and managed *Picea abies* stands in alpine spruce forests // Forest Ecology and Management. 2010. V. 260. No. 5. P. 603–609. doi: 10.1016/j.foreco.2010.05.016
6. Tarasova V.N., Sonina A.V., Androsova V.I. Lichens: physiology, ecology, indication with lichens. Part 2. Petrozavodsk: PetrSU, 2012. 296 p. (in Russian).
7. Forest community research methods. Sankt-Peterburg: SPbSU, 2002. 240 p. (in Russian).
8. Stavrova N.I., Gorshkov V.V., Katyutin P.N. The formation of the structure of coenopopulations of forest-forming species in the process of post-fire restoration of north-taiga forests // Trudy Karelskogo nauchnogo tsentra RAN. 2015. No. 12. P. 1–19 (in Russian).

9. Mikhaylova I.N. Analysis of subpopulation structures of epiphytic lichens (on example, *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm.) // Vestnik Nizhegorodskogo universiteta im. N.I. Lobacheva. 2005. No. 1. V. 9. P. 124–134 (in Russian).

10. Ignatenko R.V., Tarasova V.N. The population structure of the lichen *Lobaria pulmonaria* in middle boreal forests depends on the age after disturbance // Folia Cryptogamica Estonica. 2017. V. 54. P. 83–94. doi: 10.12697/fce.2017.54.13

11. Ignatenko R.V., Tarasova V.N. Assessment of the state of lung lichen, *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm., in forest communities with different times since Disturbance in the Northeast of European Russia // Russian Journal of Ecology. 2018. No. 49. P. 277–285. doi: 10.1134/S1067413618040069

12. Ivanter E.V., Korosov A.V. Introduction to quantitative biology. Petrozavodsk: PetrSU, 2011. 302 p. (in Russian).

13. Gorshkov V.V., Tarasova V.N. The effect of forest fires on the epiphytic lichen cover of pine forests of southern Karelia // Rastitel'nye resursy. 2000. V. 36. No. 1. P. 18–29 (in Russian).

14. Tarasova V.N., Gorshkov V.V., Kalacheva L.A., Shvetsova V.O., Zhulay I.A. The initial stage of recovery of the epiphytic lichen cover on the trunks of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) after a ground fire in the pine forests of green mosses type in the middle taiga (Kivach Nature Reserve, Republic of Karelia) // Uspekhi sovremennogo estestvoznaniya. 2016. No. 10. P. 105–109 (in Russian).

15. Androsova V.I., Tarasova V.N., Gorshkov V.V. Diversity of lichens and allied fungi on Norway spruce (*Picea abies*) in the middle boreal forests of Republic of Karelia (Russia) // Folia Cryptogamica Estonica. 2018. V. 55. P. 133–149. doi: 10.12697/fce.2018.55.14