

**03.02.08 – ЭКОЛОГИЯ****03.02.08 – ECOLOGY**

УДК 581.522+ 630.182.48

DOI 10.18413/2658-3453-2020-2-4-310-320

**О ПРОБЛЕМЕ СОПРЯЖЕННОГО АНАЛИЗА ОНТОГЕНЕЗА ДЕРЕВА  
И ДИНАМИКИ ЭПИФИТНОГО МОХОВО-ЛИШАЙНИКОВОГО ПОКРОВА****ON THE PROBLEM OF CONJUGATE ANALYSIS OF TREE ONTOGENESIS  
AND DYNAMICS OF EPIPHYTIC MOSS-LICHEN COVER****Л.А. Жукова<sup>1</sup>, А.А. Нотов<sup>2</sup>  
L.A. Zhukova<sup>1</sup>, A.A. Notov<sup>2</sup>**<sup>1</sup> Марийский государственный университет,  
Россия, 424000, Республика Марий Эл, г. Йошкар-Ола, пл. Ленина, 1<sup>2</sup> Тверской государственный университет,  
Россия, 170100, г. Тверь, ул. Желябова, 33<sup>1</sup> Mari State University,  
1 Lenin Sq, Yoshkar-Ola, Mari El Republic, 424000, Russia<sup>2</sup> Tver State University,  
33 Zhelyabova St, Tver, 170100, Russia  
E-mail: pinus9@mail.ru; anotov@mail.ru**Аннотация**

В статье рассматривается проблема сопряженного анализа онтогенеза дерева и динамики эпифитного мохово-лишайникового покрова (ЭМЛП). На примере *Pinus sylvestris* показано, что происходящие в ходе онтогенеза структурные изменения способствуют увеличению разнообразия потенциальных микрониш. На более поздних этапах онтогенеза в состав ЭМЛП могут включаться эпигейные и эпиксильные виды, а приствольное возвышение обеспечивает тесную связь с напочвенным покровом. Актуально продолжение подобных исследований для других древесных пород. Их результаты будут способствовать более глубокому пониманию механизмов поддержания устойчивости лесных фитоценозов и сохранению наиболее уязвимых компонентов их биоразнообразия.

**Abstract**

The role of conjugate analysis of tree ontogenesis and dynamics of epiphytic moss-lichen cover in phytocenology and ecology of cryptogamic organisms it is estimated. We conducted a study in the Tver region (Central Russia). Based on the population-ontogenetic approach, developed the ontogenetic stages of *Pinus sylvestris* L. Ontogenetic stages are allocated on the basis on structural and biological features of tree: the shape of primary and secondary crowns, the ability to seed or vegetatively reproduce, the ratios of growth and dying, the type of dermal tissue. Structural differentiation of the tree increases diversity of microhabitats. Old generative and subsenile trees serve as a substrate not only for epiphytic, but also for epigeic and epixylic lichens and bryophytes. Conjugate analysis of tree ontogenesis and dynamics of epiphytic moss-lichen cover can be useful for studying the diversity of cryptogamic organisms on other tree species. These studies will help develop effective approaches to the conservation of forest ecosystems.

**Ключевые слова:** *Pinus sylvestris*, дерево, форофит, онтогенетическое состояние, популяционно-онтогенетический подход, эпифитный мохово-лишайниковый покров.

**Keywords:** *Pinus sylvestris*, tree, phorophyte, ontogenetic stage, population-ontogenetic approach, epiphytic moss-lichen cover.

### Введение

В настоящее время лихенология и бриология развиваются очень быстрыми темпами. Применение современных методов идентификации материала позволяет достигнуть высокой детализации в изучении таксономического разнообразия лишайников и мохообразных. Сделаны также значимые шаги в области систематизации сведений о криптогамных сообществах, которые привели к созданию сводных продромусов растительности с учетом этих компонентов [Mucina et al., 2016]. Все больший интерес проявляется к анализу эпифитного мохово-лишайникового покрова (ЭМЛП) и динамики его формирования [Степанова, 2004; Лебедева, 2005; Mežaka et al., 2012; Рябицева, 2016, 2018; Тарасова, 2017; Tarasova et al., 2017; Обабко, Тарасова, 2018; Androsova et al., 2018; Урбанавичюс, Урбанавичене, 2019]. В большинстве работ в качестве важнейшего фактора, определяющего разнообразие и степень развития ЭМЛП, отмечают возраст дерева (форофита) [Ojala et al., 2000; Fritz et al., 2009; Mežaka et al., 2012; Тарасова, 2017; Tarasova et al., 2017]. Однако абсолютный возраст и используемые исследователями биометрические параметры во многих случаях не позволяют точно охарактеризовать онтогенетическое состояние древесного растения [Смирнова и др., 1984; Smirnova et al., 1999; Евстигнеев, 2014; Evstigneev, Korotkov, 2016]. Актуальна разработка проблемы сопряженного анализа онтогенеза дерева и этапов формирования ЭМЛП [Жукова и др., 2013; Notov, Zhukova, 2015]. Развитие этого направления изучения криптогамных эпифитов поможет достигнуть качественно иного уровня понимания закономерностей организации биоразнообразия лишайников и мохообразных.

Не менее значимы такие исследования для популяционно-онтогенетического направления и фитоценологии. Они развивают представления основателей уникальной отечественной научной школы о роли онтогенетического подхода в выявлении динамики параметров сопряженности различных ценопопуляций и особой ценности этих знаний для выяснения механизмов функционирования фитоценоза [Уранов, 1977]. ЭМЛП крайне сложно организован, а его образование сопряжено с различными компонентами лесных экосистем и процессами разного иерархического уровня и масштаба. Благодаря этому решение рассматриваемой проблемы будет способствовать реализации системного, синергетического и структурно-организационного подходов в популяционной биологии и фитоценологии [Нотов, Жукова, 2013]. Цель данной работы – обзор предварительных результатов сопряженного анализа онтогенеза дерева и динамики формирования ЭМЛП, оценка перспектив его продолжения.

### Материал и методы исследования

При выделении онтогенетических состояний древесных растений использованы подходы к периодизации онтогенеза, разработанные в рамках отечественного популяционно-онтогенетического направления [Gatsuk et al., 1980; Смирнова и др., 1984; Смирнова, 1989; Чистякова, 1994; Smirnova et al., 1999; Evstigneev, Korotkov, 2016]. С учетом личных наблюдений и материалов проанализированы литературные данные о специфике онтогенеза основных лесообразующих пород Центральной России [Смирнова, 1989; Чистякова, 1994; Smirnova et al., 1999; Evstigneev, Korotkov, 2016]. В качестве ключевого модельного объекта рассмотрена сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.). Используются данные литературы об онтогенезе *P. sylvestris* и его поливариантности, полученные в разных регионах Центральной России [Забродин, 2011; Евстигнеев, 2014]. Собственные материалы собраны в Тверской и Московской областях. Детальное описание

онтогенетических состояний, а также составленный нами ключ для их определения опубликованы в специальных работах [Жукова и др., 2013; Notov, Zhukova, 2015]. Предварительные материалы по онтогенезу осины обыкновенной (*Populus tremula* L.), ольхи черной, или клейкой (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.), дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) собраны в Тверской области. На территории Центрально-Лесного государственного природного биосферного заповедника (ЦЛГПБЗ) изучены старые генеративные и сенильные особи этих древесных пород, состав и структура ЭМЛП на них [Нотов и др., 2016].

*P. sylvestris* не случайно выбран нами в качестве ключевого модельного форофита при анализе динамики формирования ЭМЛП. Этот вид имеет очень широкую экологическую амплитуду. Уровень структурных преобразований, происходящих при дифференциации частей кроны и ствола, значительный. Процессы отмирания элементов кроны начинаются раньше, чем у других древесных пород, и характеризуются достаточно высокой интенсивностью [Notov, Zhukova, 2015].

Данные о приуроченности лишайников и мохообразных к разным онтогенетическим состояниям *P. sylvestris* получены А.А. Нотовым в ходе комплексных флористических исследований в 2006–2018 гг. Проанализированы все собранные гербарные материалы и наблюдения. При выявлении криптогамных сообществ в составе ЭМЛП мы ориентировались на специальные работы [Лебедева, 2005; Баишева, 2010; Mucina et al., 2016]. По другим форофитам собраны предварительные данные и проанализированы имеющиеся публикации по видовому составу ЭМЛП [Степанова, 2004; Лебедева, 2005; Тарасова, 2017; Tarasova et al., 2017; Обабко, Тарасова, 2018; Рябицева, 2018; Androsova et al., 2018; Урбанавичюс, Урбанавичене, 2019].

Анализ динамики характеристик ЭМЛП можно проводить с разным уровнем обобщения данных. В зависимости от этого можно рассматривать сведения, полученные для конкретной ценопопуляции или же для ценопопуляций определенной ассоциации. Самый высокий уровень синтеза предполагает суммирование данных, полученных в пределах конкретного региона (в нашем случае – по Тверской области). Степень видового богатства ЭМЛП в регионах другой подзоны таежной зоны или долготного сектора может сильно отличаться. Оценка обобщенного значения анализируемых характеристик для регионального масштаба достаточно полно раскрывает потенциально возможный уровень богатства ЭМЛП на особях определенного онтогенетического состояния. В этой связи общие тенденции динамики изменения ЭМЛП в обзорных работах мы рассматриваем с учетом обобщенных для региона данных [Жукова и др., 2013; Notov, Zhukova, 2015]. При анализе лишайникового компонента учтены также систематически близкие виды сапротрофных и лихенофильных грибов, которые традиционно рассматриваются вместе с лишайниками [Нотов и др., 2016].

На основе анализа разных онтогенетических состояний *P. sylvestris* и ЭМЛП нами выявлены также особенности развития криптогамных сообществ [Жукова и др., 2013; Notov, Zhukova, 2015]. Характер пространственного распределения видов на форофите соотнесены с этапами структурной дифференциации дерева. Оценен уровень разнообразия и гетерогенности микронш. Выявлены общие тенденции сопряженной динамики.

### Результаты и их обсуждение

Наиболее значимые с позиции формирования ЭМЛП структурные особенности *P. sylvestris* представлены в таблице. От них зависит число и степень гетерогенности микронш. Увеличение разнообразия микронш происходит по мере дифференциации покровных тканей и морфологических признаков дерева.

Особую роль играет появление перидермы и корки, дифференциация ствола и кроны дерева. Корка отличается от перидермы меньшей скоростью отделения

сбрасываемых элементов, их большей влагоемкостью, неоднородностью поверхности. Наличие ниш в трещинах между чешуйками корки в прикорневой части ствола способствует их постепенному заполнению гумусовыми и торфянистыми субстратами. Дифференциация уровней ствола также связана с различиями формирующихся типов покровных тканей и разными режимами влагообеспеченности (см. таблицу). Наиболее своеобразные микронизи образуются в комлевой части ствола. На определенном этапе они обуславливают возможность появления эпигейных видов. В некоторых фитоценозах в основании комлевой части формируется массивное приствольное возвышение. Оно способствует появлению в этой части компонентов лесной подстилки.

Таблица  
Table

Динамика изменения структурных признаков в онтогенезе *Pinus sylvestris*  
и характеристик эпифитного мохово-лишайникового покрова  
Dynamics of structural features in the ontogenesis of *Pinus sylvestris*  
and characteristics of epiphytic moss-lichen cover

Структурные признаки	Динамика изменения	Характеристики мохово-лишайникового покрова
Перидерма	Увеличение площади поверхности и изменение структуры (увеличение объема феллемы, сбрасывание ее наружных слоев)	Увеличение видового богатства эпифитных видов
Корка	Увеличение площади поверхности и изменение структуры (формирование чешуйчатых элементов, появление и увеличение глубины трещин и полостей)	Увеличение видового богатства эпифитных видов; появление эпигейных видов в основании ствола
Вертикальная структура дерева	Интенсификация ветвления; формирование кроны, ствола, приствольного возвышения; дифференциация их в вертикальном направлении; увеличение объема старых ветвей	Увеличение видового богатства эпифитных видов; появление эпиксильных и эпигейных видов; увеличение их относительной роли в экологическом спектре (см. рисунок)
Процессы отмирания структурных элементов дерева	Увеличение интенсивности процессов отмирания; постепенное увеличение объема отмерших ветвей; появление мертвой древесины без покровных тканей	Увеличение видового богатства эпифитных видов; появление эпиксильных видов; увеличение их относительной роли в экологическом спектре (см. рисунок)
Потенциальные микронизи и степень их неоднородности	Количественное и качественное увеличение их разнообразия	Увеличение общего видового богатства; изменение структуры экологического спектра (см. рисунок)

Дифференциация кроны обеспечивается активными процессами отмирания ее нижних ветвей. У стареющих генеративных и субсенильных особей отмирающие ветви появляются во всех частях кроны.

На завершающих этапах онтогенеза сильно возрастает объем отмирающей древесины и покровных тканей. Мертвая корка и отмершая древесина являются специфическими субстратами для лишайников и мхов.

Полученные нами данные свидетельствуют о четкой зависимости уровня видового богатства, состава и структуры мохово-лишайникового покрова от степени дифференциации структуры дерева, сопряженной с динамикой изменения

онтогенетических состояний [Жукова и др., 2013; Notov, Zhukova, 2015]. У *P. sylvestris* в имматурном и виргинильном состояниях отмечены только единичные эпифитные виды лишайников.

В генеративном периоде на *P. sylvestris* формируются все характерные для хвойных деревьев ассоциации лишайников. Среди них ассоциации *Hypocenomycetum scalaris* Hilitzer 1925, *Leprarietum incanae* Hilitzer 1925, *Parmeliopsidetum ambiguae* Hilitzer 1925, *Pseudevernetium furfuraceae* Hilitzer 1925, *Bryorio fuscescenti* – *Usnertum filipendulae* Hilitzer 1925, *Cladonietum coniocraea* Duvigneaud ex Galinou 1955, *Cladonietum cenoteae* Frey ex Klement 1950, *Chaenothecetum ferrugineae* Barkman 1958 и фация *Cladonietum cladoniosum digitata* M. Lebedeva ined. [см. Lebedeva, 2005]. Первые четыре отмечены уже на молодых генеративных особях. Прочие развиваются на средневозрастных генеративных особях. Отмеченные ассоциации формируются на разных высотных уровнях дерева. Три из них приурочены к комлевой, три – к стволовой частям. Ассоциация *Bryorio fuscescenti* – *Usnertum filipendulae* образуется на нижних отмирающих ветвях кроны.

На старых генеративных и субсенильных растениях выявлено максимальное видовое богатство лишайников и мохообразных. В Тверской области отмечены следующие показатели динамики видового разнообразия:  $g_1$  – 11 видов,  $g_2$  – 40 видов,  $g_3$  и  $ss$  – 67 видов. Возрастание числа видов обусловлено увеличением числа микроиш, которое сопряжено с дифференциацией покровных тканей и вертикальной структуры дерева (см. таблицу). Появление корки и формирование приствольного возвышения способствуют участию некоторых эпигейных видов (см. рисунок), растущих обычно на лесной подстилке. Процессы отмирания нижних ветвей кроны приводят к появлению новых субстратов. Среди них отмирающая корка и мертвая древесина. На открытой мертвой древесине поселяются эпиксильные виды. На завершающих этапах онтогенеза объем отмершей древесины сильно возрастает, что еще более укрепляет позиции эпиксиллов. Появляются и новые виды эпифитов. Однако постепенное включение видов других субстратных групп приводит к уменьшению доли типичных эпифитов (см. рисунок). Получены следующие характеристики динамики разнообразия эпифитных видов:  $g_1$  – 7 видов лишайников (63.6%),  $g_2$  – 19 (47.5%), на  $g_3$  и  $ss$  – 25 (37.3%). На талломах лишайников могут появляться лихенофильные грибы.

Наиболее наглядно проявляется специфика видового состава разных высотных уровней у лишайников. На завершающих этапах формирования криптогамного покрова отмечено следующее распределение лишайников по высотным уровням дерева. На комлевой части – 19 видов лишайников, на стволе – 50, на ветвях – 29. По числу и доле специфических (обнаруженных только в пределах одного высотного уровня) видов получено следующее распределение. В комлевой части – 8 специфических видов (42.1% от общего числа видов, зарегистрированных в пределах этого высотного уровня), на стволе – 19 специфических видов (38%), на ветвях – 6 специфических видов (20.7%). Большинство специфических видов комлевой части (7 видов) являются преимущественно эпигейными лишайниками. Более половины специфических видов ствола и ветвей – типичные эпифиты. Их уровневая дифференциация выражена достаточно явно. Эпиксильные виды менее четко специализированы по уровням. В специфических экотопах и особых условиях возможна модификация пространственного распределения лишайников и мхов. Например, в сосняках, расположенных по краю черноольховых топей, можно наблюдать «поднятие» комлевых синузий на стволовую часть. В отдельных случаях появляются редкие, нехарактерные для *P. sylvestris* виды [Notov, Zhukova, 2015]. Типичные эпигейные мхи иногда можно обнаружить на корнях и между корнями сосен с частично обнаженной корневой системой.

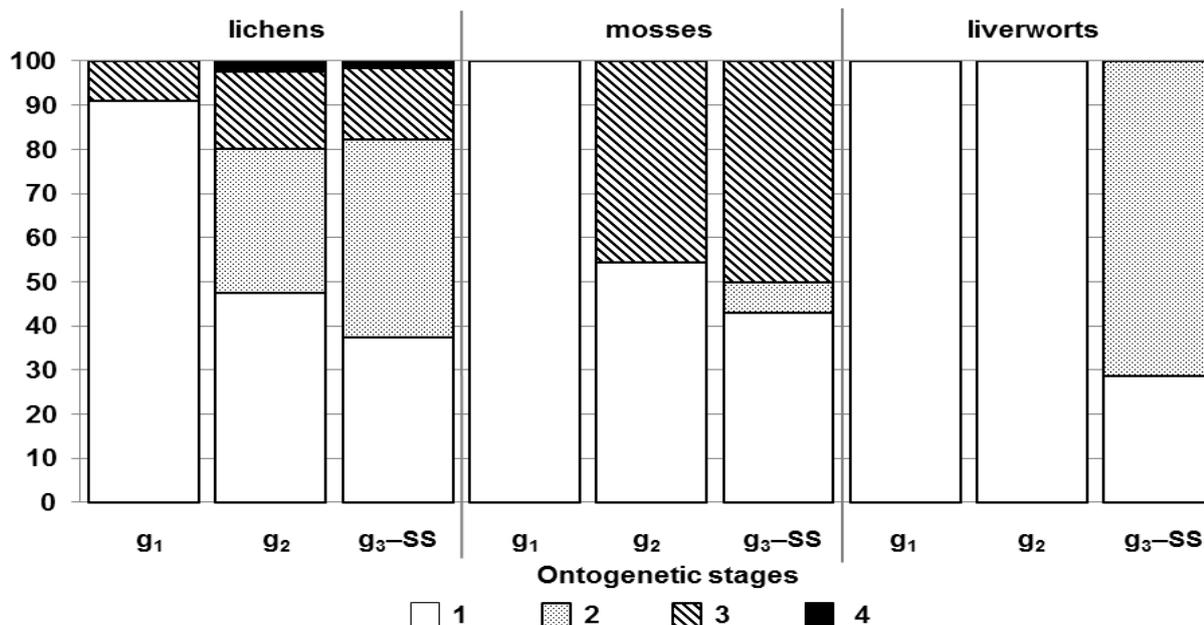


Рис. 1. Роль субстратных групп в составе мохово-лишайникового покрова у разных онтогенетических состояний *Pinus sylvestris* (в %): 1 – эпифиты; 2 – эпиксилы; 3 – эпигейные; 4 – лихенофильные грибы;

онтогенетические состояния: g<sub>1</sub> – молодые генеративные, g<sub>2</sub> – средневозрастные генеративные, g<sub>3</sub> – старые генеративные, ss – субсенильные особи

Fig. 1. Role of substrate groups in the moss-lichen cover for different ontogenetic stages of *Pinus sylvestris* (in %): 1 – epiphytes; 2 – epixylic; 3 – epigeic; 4 – lichenicolous fungi;

ontogenetic stages: g<sub>1</sub> – young generative trees; g<sub>2</sub> – mature generative trees;

g<sub>3</sub> – old generative trees; ss – subsenile trees

Видовое богатство мохообразных по сравнению с лишайниками существенно ниже. Выявлено 14 видов мхов и 7 видов печеночников. Почти все виды мхов (13 из 14) и все печеночники приурочены к комлевой части дерева. На стволе более или менее регулярно развивается *Dicranum montanum* Hedw. Прочие виды встречаются редко [Notov, Zhukova, 2015]. Субстратные спектры для мхов и печеночников разные (см. рисунок). У мхов доминируют типичные эпигейные (7 из 14) и виды, встречающиеся на коре и почве (2). Все выявленные печеночники с разной частотой могут расти на разлагающейся мертвой древесине. 4 из 7 видов являются типичными эпиксилами. Мхи и печеночники появляются только на деревьях генеративного периода. Их встречаемость сопряжена с дифференциацией комлевой части ствола. В молодом генеративном состоянии выявлено только два вида мхов и два печеночника. Они появляются только при высокой влагообеспеченности [Notov, Zhukova, 2015]. На средневозрастных генеративных особях, как правило, представлена уже большая часть видового состава мхов (11 из 14 видов). В средневозрастном генеративном состоянии более или менее регулярно формируется ассоциация *Orthodicrano montanii*-*Plagiothecietum laeti* Vaisheva et al. 1994. Однако она встречается не только на сосне. Единственная ассоциация с участием в качестве диагностического вида печеночника (*Ptilidio pulcherrimi*-*Hypnetum pallescentis* Barkman ex Wilmanns 1962) образуется на *P. sylvestris* очень редко. Она в большей степени характерна для других видов деревьев. Более половины видового состава печеночников появляется только на старых генеративных растениях сосны.

Таким образом, анатомо-морфологические преобразования, происходящие в онтогенезе *P. sylvestris*, усиливают дифференциацию вертикальной структуры дерева. Дифференциация увеличивает разнообразие потенциальных микрониш. Их заселяют разные виды мхов и лишайников в соответствии с особенностями своей биологии и экологии. Постепенно увеличивается интенсивность взаимодействия каждой особи

*P. sylvestris* с лишайниками и мохообразными. Приствольное возвышение обеспечивает более тесную связь с напочвенным покровом. Характерный для *P. sylvestris* постоянный сброс отмершей древесины способствует формированию в лесном фитоценозе эпиксильных синузий печеночников и лишайников. Многие виды этих синузий не встречаются на живом дереве. В их составе среди эпифитных видов появляются ранние и поздние эпиксилы, а потом и некоторые эпигейные виды [Söderström, 1988].

Большая часть отмеченных особенностей будет проявляться и на примере других древесных пород. Однако предварительные материалы по динамике развития ЭМЛП, сопряженной с онтогенезом форофита, позволили выявить некоторые важные методические моменты продолжения аналогичных исследований. Характер и темпы преобразования ЭМЛП по мере перехода форофита в другое онтогенетическое состояние будут зависеть от масштаба происходящих изменений в структуре кроны и ствола, а также от уровня поливариантности онтогенеза. Так, например, у ели темпы увеличения скорости процессов отмирания в кроне, а также их масштабы, существенно ниже по сравнению с сосной [Smirnova et al., 1999; Evstigneev, Korotkov, 2016]. Амплитуда поливариантности онтогенеза у ели также ниже. Все это обуславливает иную динамику развития ЭМЛП. При этом кислая рН коры также способствует менее высокому уровню видового богатства криптогамного покрова.

Для древесных растений со значительной структурной поливариантностью изучение динамики формирования ЭМЛП предполагает ее сопряженный анализ при реализации различных путей онтогенеза форофита. В этом отношении особенно интересна липа, у которой возможно развитие различных жизненных форм [Смирнова и др., 1984; Смирнова, 1989; Чистякова, 1994; Evstigneev, Korotkov, 2016]. У осины анализ онтогенеза осложняется возможностью формирования корнеотпрыскового клона после разрушения главного материнского ствола [Смирнова, 1989].

Кроме биоморфологических и экологических особенностей форофита большое значение имеют специфические признаки коры и корки, рН коры. Группа базифильных эпифитов у мохообразных существенно богаче, чем ацидофильных. Благодаря этому таксономическое разнообразие компонентов ЭМЛП значительно выше у осины и широколиственных пород [Андерссон и др., 2009; Mežaka et al., 2012; Tarasova et al., 2017]. Особенно высокого уровня видового богатства достигает ЭМЛП осины в старовозрастных сообществах. В них степень целостности криптогамного покрова и прочность его связи с компонентами лесной подстилки могут быть крайне высокими. В старовозрастных фитоценозах ЦЛГПБЗ мы наблюдали, например, почти сплошной чехол ЭМЛП, который поднимался по стволу на высоту до 10 м. При этом в комлевой части ствола в составе ЭМЛП присутствовали не только все расположенные рядом с приствольным возвышением эпигейные мхи, но и многие представители сосудистых растений, которые встречались на лесной подстилке. Изучение ценопопуляций древесных пород и их ЭМЛП в подобных сообществах позволяет выявить и многие уязвимые виды мхов и лишайников, которые в большинстве регионов Центральной России уже исчезли. Исследования таких фитоценозов крайне актуально в связи с усилением внимания к проблеме сохранения биоразнообразия лесных экосистем [Андерссон и др., 2009; Greiser et al., 2020]. Сопряженный анализ онтогенеза форофита и динамики ЭМЛП поможет выявить механизмы поддержания устойчивости этих активно взаимодействующих компонентов лесного фитоценоза.

### Заключение

На примере *Pinus sylvestris* выявлены некоторые общие для древесных растений проявления сопряженности динамики структурных изменений форофита и этапов формирования ЭМЛП. Происходящие в ходе онтогенеза структурные преобразования способствуют увеличению разнообразия потенциальных микрониз. На более поздних

этапах онтогенеза в состав ЭМЛП могут включаться эпигейные и эпиксильные виды, а приствольное возвышение обеспечивает тесную связь с напочвенным покровом.

Актуально продолжение подобных исследований для других древесных пород. Такой анализ поможет выявить общие и специфические особенности динамики ЭМЛП на форофитах с разной структурой кроны и корки, различной рН коры, разным уровнем поливариантности онтогенеза. Результаты подобных исследований будут способствовать более глубокому пониманию механизмов поддержания устойчивости лесных фитоценозов и сохранению наиболее уязвимых компонентов их биоразнообразия.

### Благодарности

Авторы благодарят директора ЦЛГПБЗ Н.А. Потемкина, зам. директора по научной работе А.С. Желтухина, ст. н. с. В.П. Волкова за помощь в организации и проведении исследований. Особая благодарность Д.Е. Гимельбранту и И.С. Степанчиковой (СПбГУ, БИН РАН) за помощь в определении собранного материала.

### Список литературы

1. Андерссон Л., Алексеева Н.М., Кузнецова Е.С. (отв. ред.). 2009. Выявление и обследование биологически ценных лесов на Северо-Западе Европейской части России. Санкт-Петербург, Т. 1, 238 с. Т. 2, 258 с.
2. Баишева Э.З. 2010. Эколого-фитоценотическая структура бриокомпонента лесной растительности Республики Башкортостан. Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Уфа, 32 с.
3. Евстигнеев О.И. 2014. Поливариантность сосны обыкновенной в Брянском полесье. *Лесоведение*, 2: 69–77.
4. Жукова Л.А., Нотов А.А., Турмухаметова Н.В., Тетерин И.С. 2013. Онтогенез сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.). В кн.: Онтогенетический атлас растений. Т. VII. Йошкар-Ола, МарГУ: 26–65.
5. Забродин И.В. 2011. Структура и динамика ценопопуляций сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в смешанных посадках национального парка «Марий Чодра». Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Казань, 22 с.
6. Лебедева М.Ю. 2005. Эпифитные лишеносинузии хвойных лесов северо-востока Карельского перешейка. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Санкт-Петербург, 19 с.
7. Нотов А.А., Гимельбрант Д.Е., Степанчикова И.С., Волков В.П. 2016. Лишайники Центрально-Лесного государственного природного биосферного заповедника. Тверь, ТвГУ, 332 с.
8. Нотов А.А., Жукова Л.А. 2013. О роли популяционно-онтогенетического подхода в развитии современной биологии и экологии. *Вестник Тверского государственного университета. Биология и экология*, 32: 293–330.
9. Обабо Р.П., Тарасова В.Н. 2018. Влияние условий местообитания на формирование эпифитного мохового покрова осины (*Populus tremula* L.) в среднетаежных еловых лесах Республики Карелия. В кн.: Ботаника в современном мире. Труды XIV Съезда Русского ботанического общества и конференции. Т. 3. Махачкала, АЛЕФ: 51–54.
10. Рябицева Н.Ю. 2016. Состав и структура сообществ лишайников лиственницы в водораздельных редколесьях Западно-Сибирской равнины. *Вестник КрасГАУ*, 10: 59–66.
11. Рябицева Н.Ю. 2018. Особенности структуры сообществ эпифитных лишайников Западно-Сибирской равнины. *Вестник КрасГАУ*, 1: 155–163.
12. Смирнова О.В. (ред.) 1989. Диагнозы и ключи возрастных состояний лесных растений. Деревья и кустарники. М., Прометей, 105 с.
13. Смирнова О.В., Чистякова А.А., Истомина И.И. 1984. Квазисенильность как одно из проявлений фитоценотической толерантности растений. *Журнал общей биологии*, 45 (2): 216–225.
14. Степанова В.И. 2004. Эпифитный лишайниковый покров ели европейской (*Picea abies* (L.) Karst.) в еловых лесах Южной Карелии. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Санкт-Петербург, 28 с.
15. Тарасова В.Н. 2017. Структура и динамика эпифитного мохово-лишайникового покрова в среднетаежных лесах Северо-Запада европейской части России. Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Санкт-Петербург, 46 с.

16. Уранов А.А. 1977. Вопросы изучения структуры фитоценозов и видовых популяций. В кн.: Ценопопуляции растений, развитие и взаимоотношения. М., Наука: 8–20.
17. Урбанавичюс Г.П., Урбанавичене И.Н. 2019. Эпифитные лишайники и нелихенизированные грибы ели на крайнем северном пределе ее распространения (Мурманская область). *Ботанический журнал*, 104 (2): 191–205. DOI 10.1134/S0006813619030098.
18. Чистякова А.А. 1994. Онтогенез и разнообразие жизненных форм лиственных деревьев. В кн.: Восточноевропейские широколиственные леса. М., Наука: 95–104.
19. Androsova V.I., Tarasova V.N., Gorshkov V.V. 2018. Diversity of lichens and allied fungi on Norway spruce (*Picea abies*) in the middle boreal forests of Republic of Karelia (Russia). *Folia Cryptogamica Estonica*, 55: 133–149. DOI 10.12697/FCE.2018.55.14.
20. Evstigneev O.I., Korotkov V.N. 2016. Ontogenetic stages of trees: an overview. *Russian Journal of Ecosystem Ecology*, 1 (2): 1–31. DOI 10.21685/2500-0578-2016-2-1.
21. Fritz Ö., Niklasson M., Churski M. 2009. Tree age is a key factor for the conservation of epiphytic lichens and bryophytes in beech forests. *Applied Vegetation Science*, 12: 93–106.
22. Gatsuk L.E., Smirnova O.V., Vorontzova L.I., Zaugolnova L.B., Zhukova L.A. 1980. Age states of plants of various growth forms: a review. *Journal of Ecology*, 68 (3): 675–696.
23. Greiser C., Ehrlén J., Meineri E., Hylander K. 2020. Hiding from the climate: Characterizing microrefugia for boreal forest understory species. *Global Change Biology*, 26 (2): 471–483. DOI 10.1111/gcb.14874.
24. Mežaka A., Brūmelis G., Piterāns A. 2012. Tree and stand-scale factors affecting richness and composition of epiphytic bryophytes and lichens in deciduous woodland key habitats. *Biodiversity and Conservation*, 21 (12): 3221–3241. DOI 10.1007/s10531-012-0361-8.
25. Mucina L., Bueltmann H., Dierssen K., Theurillat J.P., Raus T., Carni A., Sumberova K., Willner W., Dengler J., Garcia R.G., Chytry M., Hajek M., Di Pietro R., Iakushenko D., Pallas J., Daniels F.J.A., Bergmeier E., Santos Guerra A., Ermakov N., Valachovic M., Schaminee J.H.J., Lysenko T., Didukh Y.P., Pignatti S., Rodwell J.S., Capelo J., Weber H.E., Solomeshch A., Dimopoulos P., Aguiar C., Hennekens S.M., Tichy L. 2016. Vegetation of Europe: hierarchical floristic classification system of vascular plant, bryophyte, lichen, and algal communities. *Applied Vegetation Science*, 19 (1): 3–264. DOI 10.1111/avsc.12257.
26. Notov A.A., Himelbrant D.E., Stepanchikova I.S. 2019. New records of lichens and lichenicolous fungi from the Tver Region. *Novosti sistematiki nizshikh rastenii*, 53 (1): 157–166. DOI 10.31111/nsnr/2019.53.1.157.
27. Notov A.A., Zhukova L.A. 2015. Epiphytic lichens and bryophytes at different ontogenetic stages of *Pinus sylvestris*. *Wulfenia*, 22: 245–260.
28. Ojala E., Mönkkönen M., Inkeröinen J. 2000. Epiphytic bryophytes on European aspen *Populus tremula* in old-growth forests in northeastern Finland and in adjacent sites in Russia. *Canadian Journal of Botany*, 78 (4): 529–536. DOI 10.1139/cjb-78-4-529.
29. Smirnova O.V., Chistyakova A.A., Zaugol'nova L.B., Evstigneev O.I., Popadiouk R.V., Romanovsky A.M. 1999. Ontogeny of a tree. *Botanicheskii Zhurnal*, 84 (12): 8–19.
30. Söderström L. 1988. Sequence of bryophytes and lichens in relation to substrate variables of decaying coniferous wood in northern Sweden. *Nordic Journal of Botany*, 8: 89–97.
31. Tarasova V.N., Obabko R.P., Himelbrant D.E., Boychuk M.A., Stepanchikova I.S., Borovichev E.A. 2017. 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*, 54: 125–142. DOI 10.12697/fce.2017.54.16.

## References

1. Andersson L., Alekseeva N.M., Kuznetsova E.S. (eds.). 2009. Vyyavleniye i obsledovaniye biologicheskii tsennykh lesov na Severo-Zapade Yevropeyskoy chasti Rossii [Survey of biologically valuable forests in North-West of the European Russia]. Saint Petersburg, Vol. 1, 238 p. Vol. 2, 258 p.
2. Baisheva E.Z. 2010. Ekologo-fitotsenoticheskaya struktura briekomponenta lesnoy rastitel'nosti Respubliki Bashkortostan [Ecological-phytocenotic structure biocomponent forest vegetation of the Republic of Bashkortostan]. Abstract. dis. ... doct. biol. sciences. Ufa, 32 p.
3. Evstigneev O.I. 2014. Ontogenesis polyvariancy of Scotch pine in Bryansk Polesia. *Russian Journal of Forest Science (Lesovedenie)*, 2: 69–77. (in Russian)

4. Zhukova L.A., Notov A.A., Turmuhametova N.V., Teterin I.S. 2013. Ontogenez sosny obyknovennoy (*Pinus sylvestris* L.) [Ontogenesis of *Pinus sylvestris* L.]. In: Ontogeneticheskiy atlas rasteniy [Ontogenetic atlas of plants]. Vol. VII. Yoshkar-Ola, Mari State University: 26–65.
5. Zabrodin I.V. 2011. Struktura i dinamika tsenopopulyatsiy sosny obyknovennoy (*Pinus sylvestris* L.) v smeshannykh posadkakh natsional'nogo parka "Mariy Chodra" [Structure and dynamics of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) cenopopulations in mixed plantings of the Mari Chodra national Park]. Abstract. dis. ... cand. biol. sciences. Kazan, 22 p.
6. Lebedeva M.Yu. 2005. Epifitnyye likhenosinuzii khvoynykh lesov severo-vostoka Karel'skogo peresheyka [Epiphytic lichen synusias of pine forests in North-East of the Karelian isthmus]. Abstract. dis. ... cand. biol. sciences. Saint Petersburg, 19 p.
7. Notov A.A., Himelbrant D.E., Stepanchikova I.S., Volkov V.P. 2016. Lishayniki Tsentral'no-Lesnogo gosudarstvennogo prirodnogo biosfernogo zapovednika [Lichens of the Central Forest State Natural Biosphere Reserve]. Tver, Tver State University, 332 p.
8. Notov A.A., Zhukova L.A. 2013. On the role of population-ontogenetic approach in the development of modern biology and ecology. *Herald of Tver State University. Biology and Ecology*, 32: 293–330. (in Russian)
9. Obabko R.P., Tarasova V.N. 2018. Vliyaniye usloviy mestoobitaniya na formirovaniye epifitnogo mokhovogo pokrova osiny (*Populus tremula* L.) v srednetayezhnykh yelovykh lesakh Respubliki Kareliya [Influence of habitat conditions on the formation of epiphytic moss cover of aspen (*Populus tremula* L.) in the middle taiga spruce forests of the Republic of Karelia]. In: Botanika v sovremennom mire [Botany in the modern world]. Proceedings of the XIV Congress of the Russian Botanical Society and conference. Vol. 3. Makhachkala, ALEF: 51–54.
10. Ryabitseva N.Yu. 2016. The composition and structure of larch lichen communities in watershed light forests of the West Siberian plain. *Bulletin of KSAU*, 10: 59–66. (in Russian)
11. Ryabitseva N.Yu. 2018. The structure peculiarities of epiphytic lichen communities of the West Siberian plain. *Bulletin of KSAU*, 1: 155–163. (in Russian)
12. Smirnova O.V. (ed.) 1989. Diagnozy i klyuchi vozrastnykh sostoyaniy lesnykh rasteniy. Derev'ya i kustarniki [Diagnoses and keys of age stages of forest plants. Trees and shrubs]. Moscow, Prometey, 105 p.
13. Smirnova O.V., Chistyakova A.A., Istomina I.I. 1984. Kvazisenil'nost' kak odno iz proyavleniy fitotsenoticheskoy tolerantnosti rasteniy [Quasisenility as one of the manifestations of phytocenotic tolerance of plants]. *Zhurnal Obshchey Biologii*, 45 (2): 216–225.
14. Stepanova V.I. 2004. Epifitnyy lishaynikovyy pokrov yeli yevropeyskoy (*Picea abies* (L.) Karst.) v yelovykh lesakh Yuzhnoy Karelii [Epiphytic lichen cover of European spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) in spruce forests of Southern Karelia]. Abstract. dis. ... cand. biol. sciences. Saint Petersburg, 28 p.
15. Tarasova V.N. 2017. Struktura i dinamika epifitnogo mokhovo-lishaynikovogo pokrova v srednetayezhnykh lesakh Severo-Zapada yevropeyskoy chasti Rossii [Structure and dynamics of epiphytic moss-lichen cover in the middle taiga forests of the North-West of European Russia]. Abstract. dis. ... doct. biol. sciences. Saint Petersburg, 46 p.
16. Uranov A.A. 1977. Voprosy izucheniya struktury fitotsenozov i vidovykh populyatsiy [The study of phytocenoses structure of and species populations]. In: Tsenopopulyatsii rasteniy, razvitiye i vzaimootnosheniya [Cenopopulations of plants, development and relationships]. Moscow, Nauka: 8–20.
17. Urbanavichus G.P., Urbanavichene I.N. 2019. Epiphytic lichens and non-lichenized fungi of spruce in the northernmost distribution limit (Murmansk region). *Botanicheskii Zhurnal*, 104 (2): 191–205. DOI 10.1134/S0006813619030098. (in Russian)
18. Chistyakova A.A. 1994. Ontogenez i raznoobraziye zhiznennykh form listvennykh derev'yev [Ontogenesis and diversity of life forms of deciduous trees]. In: Vostochnoyevropeyskiye shirokolistvennyye lesa [Eastern European broad-leaved forests]. Moscow, Nauka: 95–104.
19. Androsova V.I., Tarasova V.N., Gorshkov V.V. 2018. Diversity of lichens and allied fungi on Norway spruce (*Picea abies*) in the middle boreal forests of Republic of Karelia (Russia). *Folia Cryptogamica Estonica*, 55: 133–149. DOI 10.12697 / FCE.2018.55.14.
20. Evstigneev O.I., Korotkov V.N. 2016. Ontogenetic stages of trees: an overview. *Russian Journal of Ecosystem Ecology*, 1 (2): 1–31. DOI 10.21685/2500-0578-2016-2-1.
21. Fritz Ö., Niklasson M., Churski M. 2009. Tree age is a key factor for the conservation of epiphytic lichens and bryophytes in beech forests. *Applied Vegetation Science*, 12: 93–106.

22. Gatsuk L.E., Smirnova O.V., Vorontzova L.I., Zaugolnova L.B., Zhukova L.A. 1980. Age states of plants of various growth forms: a review. *Journal of Ecology*, 68 (3): 675–696.
23. Greiser C., Ehrlén J., Meineri E., Hylander K. 2020. Hiding from the climate: Characterizing microrefugia for boreal forest understory species. *Global Change Biology*, 26 (2): 471–483. DOI 10.1111/gcb.14874.
24. Mežaka A., Brūmelis G., Piterāns A. 2012. Tree and stand-scale factors affecting richness and composition of epiphytic bryophytes and lichens in deciduous woodland key habitats. *Biodiversity and Conservation*, 21 (12): 3221–3241. DOI 10.1007/s10531-012-0361-8.
25. Mucina L., Buelmann H., Dierssen K., Theurillat J.P., Raus T., Carni A., Sumberova K., Willner W., Dengler J., Garcia R.G., Chytrý M., Hajek M., Di Pietro R., Iakushenko D., Pallas J., Daniels F.J.A., Bergmeier E., Santos Guerra A., Ermakov N., Valachovic M., Schaminee J.H.J., Lysenko T., Didukh Y.P., Pignatti S., Rodwell J.S., Capelo J., Weber H.E., Solomeshch A., Dimopoulos P., Aguiar C., Hennekens S.M., Tichý L 2016. Vegetation of Europe: hierarchical floristic classification system of vascular plant, bryophyte, lichen, and algal communities. *Applied Vegetation Science*, 19 (1): 3–264. DOI 10.1111/avsc.12257.
26. Notov A.A., Himelbrant D.E., Stepanchikova I.S. 2019. New records of lichens and lichenicolous fungi from the Tver Region. *Novosti sistematiki nizshikh rastenii*, 53 (1): 157–166. DOI 10.31111/nsnr/2019.53.1.157.
27. Notov A.A., Zhukova L.A. 2015. Epiphytic lichens and bryophytes at different ontogenetic stages of *Pinus sylvestris*. *Wulfenia*, 22: 245–260.
28. Ojala E., Mönkkönen M., Inkeröinen J. 2000. Epiphytic bryophytes on European aspen *Populus tremula* in old-growth forests in northeastern Finland and in adjacent sites in Russia. *Canadian Journal of Botany*, 78 (4): 529–536. DOI 10.1139/cjb-78-4-529.
29. Smirnova O.V., Chistyakova A.A., Zaugol'nova L.B., Evstigneev O.I., Popadiouk R.V., Romanovsky A.M. 1999. Ontogeny of a tree. *Botanicheskii Zhurnal*, 84 (12): 8–19.
30. Söderström L. 1988. Sequence of bryophytes and lichens in relation to substrate variables of decaying coniferous wood in northern Sweden. *Nordic Journal of Botany*, 8: 89–97.
31. Tarasova V.N., Obabko R.P., Himelbrant D.E., Boychuk M.A., Stepanchikova I.S., Borovichev E.A. 2017. 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*, 54: 125–142. DOI 10.12697/fce.2017.54.16.

Поступила в редакцию 11.12.2020

#### Ссылка для цитирования статьи

##### For citation

Жукова Л.А., Нотов А.А. 2020. О проблеме сопряженного анализа онтогенеза дерева и динамики эпифитного мохово-лишайникового покрова. *Полевой журнал биолога*, 2 (4): 310–320. DOI 10.18413/2658-3453-2020-2-4-310-320

Zhukova L.A., Notov A.A. 2020. On the problem of conjugate analysis of tree ontogenesis and dynamics of epiphytic moss-lichen cover. *Field Biologist Journal*, 2 (4): 310–320. DOI 10.18413/2658-3453-2020-2-4-310-320 (in Russian)