

## ЭКОЛОГИЯ

УДК 574.4+582.29

doi: 10.17223/19988591/38/9

Н.В. Иванова<sup>1,2</sup>, Е.В. Терентьева<sup>3</sup>

<sup>1</sup> Институт математических проблем биологии РАН – филиал Федерального государственного учреждения «Федеральный исследовательский центр Институт прикладной математики им. М.В. Келдыша Российской академии наук», г. Пуццино, Россия

<sup>2</sup> Пуццинский государственный естественно-научный институт, г. Пуццино, Россия

<sup>3</sup> Государственный природный заповедник «Кологривский лес» им. М.Г. Синицына, г. Кологрив, Россия

### Состояние популяций охраняемого лишайника *Lobaria pulmonaria* в заповеднике «Кологривский лес» (Костромская область)

Работа выполнена при частичной поддержке РФФИ (проект № 16-34-00866 мол\_а).

Проведена оценка состояния популяций охраняемого лишайника *Lobaria pulmonaria* в заповеднике «Кологривский лес» (Костромская область). Исследованы малонарушенные разновозрастные хвойно-широколиственные леса «ядра» заповедника и одновозрастные хвойно-мелколиственные леса, сформировавшиеся после пожаров и рубок. Выяснено, что *Lobaria pulmonaria* широко распространена в липняках и ельниках «ядра» заповедника, где встречается на деревьях семи видов, чаще всего на *Sorbus aucuparia* и *Tilia cordata*. В лесах с небольшой давностью антропогенных воздействий места обитания лобарии легочной в основном приурочены к одновозрастным осинникам и ельникам, в которых *Lobaria pulmonaria* встречается на форофитах трех видов, чаще всего на стволах *Populus tremula*. Встречаемость стерильных и фертильных субпопуляций в целом невысока, но значительно различается между исследованными участками. В «ядре» заповедника стерильными являются 16,5% исследованных субпопуляций, фертильными – 24,2%. В лесах второго участка – 5 и 11,9% соответственно. Статистический анализ показал, что в самоподдержании популяции *Lobaria pulmonaria* в малонарушенных лесах «ядра» заповедника значительную роль играет половое размножение; в лесах с небольшой давностью антропогенных воздействий *Lobaria pulmonaria* почти всегда размножается только вегетативным способом. Полученные результаты свидетельствуют о стабильном состоянии популяции лобарии легочной в лесах «ядра» заповедника; для прогноза долговременной динамики популяций *Lobaria pulmonaria* в одновозрастных еловых и осиновых лесах необходимы дополнительные исследования, учитывающие сукцессионную динамику этих древостоев.

**Ключевые слова:** субпопуляция; онтогенетическая структура популяции; таблицы сопряженности; устойчивое лесопользование.

## Введение

Лишайник лобария легочная (*Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm.) широко распространен в мире и, согласно данным Глобальной Информационной Системы по Биоразнообразию GBIF, встречается в 60 странах на всех континентах [1]. *Lobaria pulmonaria* широко применяется в природоохранной практике как важный индикатор малонарушенных лесов, а также используется как *umbrella species* при решении вопросов сохранения и поддержания лесного биоразнообразия. За последнее столетие в результате массового сведения старовозрастных лесов и техногенного загрязнения воздуха в Европе произошло резкое сокращение ареала этого вида, многие популяции полностью исчезли [2]. Из-за быстрого сокращения ареала *Lobaria pulmonaria* получила охранный статус в ряде европейских стран, а также внесена в Красную книгу РФ [2, 3]. При этом на севере Европейской России лобария легочная все еще остается широко распространенным видом, и многие исследователи полагают, что состояние ее популяций на этой территории не вызывает опасений [4, 5]. В то же время в центре Европейской России этот вид, по всей видимости, является редким. Так, на территории Костромской области *Lobaria pulmonaria* встречается только в северо-восточной ее части [6], в Тверской, Ярославской, Нижегородской областях известны лишь единичные места нахождения этого вида, с территории Московской области *Lobaria pulmonaria*, по всей видимости, уже исчезла [7].

Важным фактором, лимитирующим распространение *Lobaria pulmonaria*, является слабая способность к заселению новых деревьев [8]. В жизненном цикле этого лишайника преобладает вегетативное размножение [2], которое осуществляется с помощью фрагментации талломов или посредством образования и отчленения специфических структур – соредий или изидий. Однако эти зачатки распространяются только на небольшое расстояние, не превышающее нескольких десятков метров [9]. Наиболее важным для расселения *Lobaria pulmonaria* на большие расстояния является половое размножение, которое осуществляется с помощью аскоспор, образующихся в плодовых телах – апотециях [8]. Аскоспоры способны распространяться на несколько сотен метров, но условия, при которых они образуются, до настоящего времени остаются малоисследованными.

Имеющиеся в литературе данные о структуре популяций *Lobaria pulmonaria* [10–13] не позволяют оценить возможности длительного самоподдержания этого вида в лесах, различных по составу и по давности предшествующих антропогенных воздействий. Тем не менее такие сведения необходимы для разработки мер по охране популяций лобарии легочной при рубках леса. Подходом, позволяющим оценить возможности самоподдержания этого вида в лесах различного состава и структуры, является имитационное моделирование, которое широко применяется для изучения динамики популяций разных видов, в том числе популяций лишайников [14–15]. Нами

разработана концептуальная схема модели расселения *Lobaria pulmonaria* в лесных экосистемах [16], учитывающей динамику популяций лобарии легочной и динамику популяций ее форофитов, которая имитируется с помощью системы моделей EFIMOD [17]. Интеграция модели популяционной динамики *Lobaria pulmonaria* в модель динамики древостоя EFIMOD позволит оценить возможности длительного самоподдержания популяций этого лишайника в разных по составу и возрасту лесах при разных сценариях ведения лесного хозяйства. Для параметризации модели расселения лобарии легочной необходимо привлечение дополнительного полевого материала об онтогенетической структуре ее популяций, а также о состоянии популяций ее форофитов в различных частях ареала данного вида.

Целью настоящей работы является сбор и анализ материала по оценке состояния популяций *Lobaria pulmonaria* и ее форофитов в гемибореальной зоне на северо-востоке Костромской области.

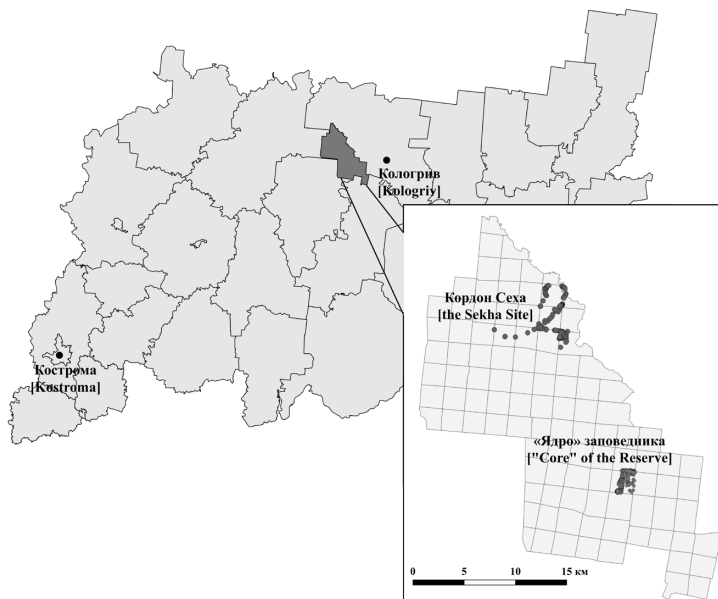
### Материалы и методики исследования

Климат Костромской области умеренно континентальный, с коротким, сравнительно теплым летом и продолжительной, относительно холодной и многоснежной зимой. Область находится под преимущественным воздействием воздушных масс умеренных широт, преобладает западный перенос воздушных масс. Характерна холодная снежная зима со средним январскими температурами  $-12...-14^{\circ}\text{C}$  и сравнительно теплым летом с июльскими температурами  $+17...+18^{\circ}\text{C}$ . Осадки в течение года распределяются более или менее равномерно, повсюду имеется достаточное увлажнение: 615 мм в год [18, 19]. Максимум осадков приходится на лето, минимум – на весну.

Полевые исследования проводили в северо-восточной части области на территории заповедника «Кологривский лес» ( $58^{\circ}56'41''$  с. ш.,  $43^{\circ}51'03''$  в. д., рис. 1).

Популяции *Lobaria pulmonaria* изучали на двух участках. Первый исследованный участок находится на территории «ядра» заповедника и представляет собой массив старовозрастного хвойно-широколиственного леса площадью 918 га. В лесном покрове преобладают перестойные ельники и липняки, также имеются небольшие фрагменты березовых лесов, образовавшихся на месте рубок 1930-х гг. [20]. Хвойно-широколиственные леса «ядра» заповедника являются уникальными для территории Костромской области, так как согласно литературным данным [20–21] антропогенные воздействия в них отсутствовали как минимум в последние триста лет. По всей видимости, это наиболее длительно существующий лесной массив в области. Второй исследованный участок расположен в районе кордона Сеха. Интенсивное лесопользование на этой территории велось с первой половины XX в. и вплоть до создания заповедника в 2006 г. В настоящее время в лесном покрове этого участка преобладают средневозрастные и молодые

березняки (массивы площадью не менее 100 га). Небольшие участки осино-вых лесов (от 10 до 15 га) приурочены в основном к водоразделам. Фрагменты еловых лесов (площадью от 10 до 80 га) сохранились преимущественно вдоль водоохранной зоны р. Сеха и ее притоков.



**Рис. 1.** Исследованные участки на территории заповедника «Кологривский лес». Точками показаны места находок *Lobaria pulmonaria*

[Fig. 1. Study areas in the Kologriv Forest Nature Reserve. Points indicate the findings of *Lobaria pulmonaria*]

Полевые исследования проводили маршрутным методом на территории «ядра» заповедника в 2010 [22], 2012 и 2013 гг. и в районе кордона Сеха в 2013 г. Маршруты планировались таким образом, чтобы максимально охватить разнообразие лесных сообществ на исследованных участках.

За счетную единицу принимали субпопуляцию *Lobaria pulmonaria* – совокупность талломов (или один таллом) лишайника, растущих на стволе одного дерева [10, 14]. Под популяцией в данной работе, в соответствии с Fahselt [23], понимали совокупность субпопуляций на исследованном участке или в определенном типе леса. Для каждой находки фиксировали географические координаты при помощи GPS-навигатора Garmin 62. Протяженность маршрутов составила ~20 км в «ядре» заповедника и ~30 км в районе кордона Сеха. Всего описано 393 субпопуляции *Lobaria pulmonaria* в «ядре» заповедника и 218 – в районе кордона Сеха. У форофита лобарии легочной определяли вид и онтогенетическое состояние: виргинильное (v), генеративное (g) или сенильное (s) [24]. Если *Lobaria pulmonaria* встречена на мерт-

вой древесине, отмечали тип субстрата (валеж или сухостой) и его видовую принадлежность. В исследованиях 2010 г. в «ядре» заповедника онтогенетические состояния форофитов не указывали. У некоторых деревьев определяли абсолютный возраст с помощью возрастного бурава. Определение абсолютного возраста всех исследованных форофитов не представлялось возможным вследствие высокой пораженности деревьев *Populus tremula* L. и *Sorbus aucuparia* L. (наиболее распространенных форофитов лобарии легочной) стволовой гнилью. Также указывали доминантный вид древесного яруса в месте обнаружения лобарии легочной.

При описании онтогенетической структуры субпопуляций *Lobaria pulmonaria* фиксировался факт присутствия или отсутствия в субпопуляции вегетативного и / или полового размножения. Различали три типа субпопуляций. Субпопуляции, в которых встречались только талломы без репродуктивных структур, относили к *стерильным*; такие субпопуляции не продуцируют никаких зачатков. Субпопуляции, в которых встречались талломы с апотециями, называли *фертильными*. В таких субпопуляциях, помимо фертильных талломов, всегда присутствуют талломы, размножающиеся вегетативно, т.е. субпопуляции этого типа продуцируют как половые, так и вегетативные зачатки. Все остальные субпопуляции, т.е. те, которые продуцируют только вегетативные зачатки, относили к группе «*прочие*». Поскольку количественный учет талломов изучаемого вида лишайника часто затруднен, их число не учитывали; фиксировали только принадлежность субпопуляции к тому или иному типу.

Для каждого исследованного участка при разных доминантах древостоя рассчитывали встречаемость разных типов субпопуляций. Анализировали связь между (1) участком, (2) доминантом древостоя, (3) онтогенетическим состоянием форофита (отдельно по видам и участкам) и присутствием субпопуляций разных типов. Поскольку анализируемые переменные являются качественными, анализ проводили с помощью таблиц сопряженности и критерия хи-квадрат. Если нулевая гипотеза об отсутствии связи между двумя качественными переменными отклонялась, то оценивали значимость отклонений наблюдаемых частот от ожидаемых для каждой ячейки таблицы сопряженности. Для этого рассчитывали девиаты Фримана–Тьюки и критические значения для них по методу, изложенному в [25]. Если полученное абсолютное значение девиата имело статистическую значимость, связь между переменными интерпретировали как тяготение или избегание. Положительные значения соответствовали тяготению; в этом случае наблюдаемые частоты превышали ожидаемые в соответствии со статистической моделью. Отрицательные значения интерпретировали как избегание (наблюдаемые частоты значимо ниже ожидаемых). В анализ включали только те переменные, для которых наблюдаемые частоты для каждой ячейки таблицы сопряженности больше пяти. Расчеты и графики выполняли в среде статистического программирования R [26].

### Результаты исследования и обсуждение

Результаты проведенного исследования выявили существенные различия в ценотической приуроченности и составе форофитов *Lobaria pulmonaria* на исследованных участках. Встречаемость стерильных и фертильных субпопуляций также различалась между участками и типами леса.

Древесный ярус «ядра» заповедника (участок 1) образован *Picea abies* (L.) Н. Karst., *Abies sibirica* Ledeb., *Tilia cordata* Mill., *Ulmus glabra* Huds., *Acer platanoides* L., *Betula* spp. Возраст наиболее старых деревьев ели 280 лет, липы – 125 лет. Древостои разновозрастные. В пологе леса имеются «окна», образованные при падении деревьев, ширина таких «окон» составляет несколько десятков (50 и более) метров, поэтому «окна» рассматривались нами как отдельный тип сообществ. *Sorbus aucuparia* и *Salix caprea* L. в «окнах» достигают высоты древесного яруса (20–25 м). Часть деревьев падает с выворачиванием корневой системы, образуя ветровально-почвенные комплексы. *Lobaria pulmonaria* широко распространена в преобладающих в «ядре» заповедника еловых и липовых лесах, «окнах» в пологе леса, а также в березняках; она встречалась на стволах, сухостое и валеже *Sorbus aucuparia*, на стволах *Tilia cordata*, *Acer platanoides*, *Ulmus glabra*, *Salix caprea*, *Betula* spp., а также на ветвях *Picea abies* (табл. 1).

В районе кордона Сеха (участок 2) *Lobaria pulmonaria* чаще всего встречалась в одновозрастных осиновых (60,1% встреч) и еловых лесах (34,9%). В преобладающих на этом участке березняках отмечено только 11 находок (5%). Разнообразие форофитов *Lobaria pulmonaria* в лесах кордона Сеха ниже по сравнению с «ядром» заповедника; исследуемый лишайник встречался на стволах, сухостое и валеже *Populus tremula* и *Sorbus aucuparia*, а также на стволах *Alnus incana* (L.) Moench (см. табл. 1).

Т а б л и ц а 1 [Table 1]

#### Встречаемость *Lobaria pulmonaria* на деревьях разных видов на исследованных участках

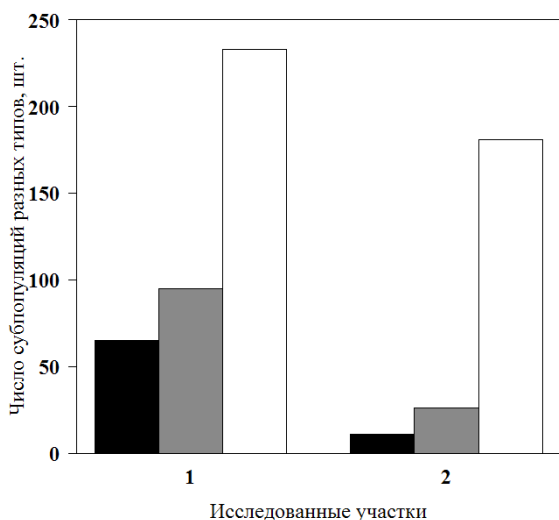
[The occurrence of *Lobaria pulmonaria* on different host tree species in the studied areas]

«Ядро» заповедника [“Core” of the Nature Reserve]		Окрестности кордона Сеха [The Sekha Site]	
Виды форофитов [Host tree species]	Число находок [Number of findings]	Виды форофитов [Host tree species]	Число находок [Number of findings]
<i>Sorbus aucuparia</i>	195	<i>Populus tremula</i>	189
<i>Tilia cordata</i>	135	<i>Sorbus aucuparia</i>	27
<i>Ulmus glabra</i>	44	<i>Alnus incana</i>	2
<i>Acer platanoides</i>	13		
<i>Picea abies</i>	3		
<i>Betula</i> spp.	2		
<i>Salix caprea</i>	1		
Всего находок [Total]	393		218

На обоих участках *Lobaria pulmonaria* встречалась на форофитах виргинильного, генеративного и сенильного онтогенетических состояний, а также

на сухостое и валеже с корой; субпопуляций на оголенной мертвой древесине не отмечено. Данные о встречаемости субпопуляций разных типов на форофитах разных онтогенетических состояний приведены ниже. В наших предыдущих исследованиях, проведенных на этих же участках на пробных площадях [27], показано, что, несмотря на способность заселять деревья разного возраста, в целом *Lobaria pulmonaria* тяготеет к деревьям старших онтогенетических состояний, имеющих большой диаметр ствола.

Встречаемость стерильных и фертильных субпопуляций невысока, но значительно различалась между исследованными участками. Так, в «ядре» заповедника стерильными являлись 16,5, а фертильными – 24,2% субпопуляций (рис. 2). В лесах кордона Сеха субпопуляции этих типов встречались реже: 5,0 и 11,9% соответственно.



**Рис. 2.** Типы субпопуляций *Lobaria pulmonaria* на исследованных участках: в ядре заповедника (1) и в районе кордона Сеха (2). Стерильные субпопуляции – черные прямоугольники, фертильные субпопуляции – серые прямоугольники, прочие субпопуляции – белые прямоугольники  
 [Fig. 2. Types of *Lobaria pulmonaria* subpopulations in the study areas: in the "core" of the Reserve (1) and in the Sekha Site (2). Sterile subpopulations are black bars, fertile subpopulations are gray bars and other subpopulations are white bars.  
 On the X axis - Study areas; on the Y axis - Numbers of subpopulations of different types]

Сведения о незначительном вкладе числа фертильных талломов в популяционный спектр у *Lobaria pulmonaria* ранее получены в исследованиях, проводившихся в таежных лесах республик Коми [11], Карелия [12], а также в Свердловской области [10]. Такая особенность объясняется низкой вероятностью образования плодовых тел и характерна для этого вида лишайника [8]. Небольшое число стерильных субпопуляций, видимо, также обычно для *Lobaria pulmonaria* и объясняется ограниченной способностью этого вида к



колонизации новых субстратов вследствие низкой приживаемости зачатков [8, 10, 29].

Результаты анализа таблиц сопряженности выявили значимую связь между участком и типом субпопуляции ( $p < 0,05$ ), а также доминантом древостоя и типом субпопуляции *Lobaria pulmonaria* ( $p < 0,05$ ) (табл. 2, 3).

Т а б л и ц а 2 [Table 2]

**Число анализируемых типов субпопуляций *Lobaria pulmonaria* на исследованных участках в сообществах с доминированием разных древесных видов**  
**[Number of different types of *Lobaria pulmonaria* subpopulations in the study areas and in stands dominated by different tree species]**

Типы субпопуляций [Types of subpopulations]	Стерильные субпопуляции [Sterile subpopulations]	Фертильные субпопуляции [Fertile subpopulations]	Прочие субпопуляции [Other subpopulations]
«Ядро» заповедника ["Core" of the Nature Reserve]			
Ельники [Spruce forests]	49	61	169
Липняки [Linden forests]	11	30	55
Березняки [Birch forests]	5	2	7
Окна в пологе леса [Gaps in the tree canopy]	0	2	2
Окрестности кордона Сеха [The Sekha Site]			
Осинники [Aspen forests]	5	11	115
Ельники [Spruce forests]	3	13	60
Березняки [Birch forests]	3	2	6

Т а б л и ц а 3 [Table 3]

**Девиаты Фримана–Тьюки для таблиц сопряженности**  
**[Freeman-Tukey deviates for contingency tables]**

Исследованные участки [Study areas]	Стерильные субпопуляции [Sterile subpopulations]	Фертильные субпопуляции [Fertile subpopulations]	Прочие субпопуляции [Other subpopulations]
«Ядро» заповедника ["Core" of the Nature Reserve]	<b>2,17</b>	<b>1,87</b>	<b>–2,09</b>
Кордон Сеха [The Sekha Site]	<b>–3,68</b>	<b>–2,88</b>	<b>2,62</b>
Типы леса [Forest types]			
Ельники («ядро» заповедника) [Spruce forests ("Core" of the Nature Reserve)]	<b>2,61</b>	0,80	<b>–1,64</b>
Липняки («ядро» заповедника) [Linden forests ("Core" of the Nature Reserve)]	0,01	<b>2,28</b>	–1,36
Осинники (кордон Сеха) [Aspen forests (the Sekha Site)]	<b>–3,20</b>	<b>–3,44</b>	<b>2,51</b>
Ельники (кордон Сеха) [Spruce forests (the Sekha Site)]	–2,31	–0,47	<b>1,09</b>

*Примечание.* Статистически значимые отклонения выделены жирным шрифтом ( $p < 0,05$ ).

[Note. Statistically significant deviates are in bold ( $p < 0,05$ )].



Статистический анализ показал, что стерильные и фертильные субпопуляции значимо чаще встречались в «ядре» заповедника, а в лесах кордона Сеха – значимо реже. Кроме того, стерильные субпопуляции «тяготели» к еловым лесам «ядра» заповедника и «избегали» осиновых лесов. В ельниках кордона Сеха фертильные субпопуляции также очень редки, но недостаточный объем выборки (всего три находки) не позволил статистически подтвердить этот результат. Также показано, что фертильные субпопуляции значимо чаще встречались в липняках «ядра» заповедника и значимо реже – в осинниках кордона Сеха.

Т а б л и ц а 4 [Table 4]

**Число субпопуляций *Lobaria pulmonaria* разных типов  
на форофитах разных онтогенетических состояний**  
[Number of subpopulations of *Lobaria pulmonaria* on different  
host tree species at different ontogenetic stages]

Уча- сток [Study area]	Онтогенетические состояния форофитов [Ontogenetic stages of trees]	Стерильные субпопуляции [Sterile subpopulations]	Фертильные субпопуляции [Fertile subpopulations]	Прочие субпопуляции [Other subpopulations]	Всего [Total]
«Ядро» заповедника ["Core" of the Nature Reserve]	<i>Sorbus aucuparia</i>				
	Виргинильное [Virginal]	1	0	5	6
	Генеративное [Reproductive]	9	11	21	41
	Сенильное [Senile]	0	3	8	11
	Мертвая древесина [Dead wood]	4	9	10	23
	<i>Tilia cordata</i>				
	Виргинильное [Virginal]	1	0	1	2
	Генеративное [Reproductive]	3	12	24	39
	Сенильное [Senile]	1	0	2	3
	<i>Ulmus glabra</i>				
	Виргинильное [Virginal]	4	0	0	4
	Генеративное [Reproductive]	1	12	17	30
	Сенильное [Senile]	3	2	3	8
	Мертвая древесина [Dead wood]	0	2	2	4
	<i>Acer platanoides</i>				
	Виргинильное [Virginal]	9	1	0	10
	Генеративное [Reproductive]	1	1	1	3
	<i>Picea abies</i>				
	Виргинильное [Virginal]	1	0	2	3
	<i>Betula</i> spp.				
	Генеративное [Reproductive]	0	0	1	1
	Мертвая древесина [Dead wood]	0	1	0	1
	<i>Salix caprea</i>				
	Мертвая древесина [Dead wood]	0	0	1	1

Окончание табл. 4 [Table 4 (end)]

Уча- сток [Study area]	Онтогенетические состояния форофитов [Ontogenetic stages of trees]	Стерильные субпопуляции [Sterile subpopulations]	Фертильные субпопуляции [Fertile subpopulations]	Прочие субпопуляции [Other subpopulations]	Всего [Total]
Кордон Сеха [The Sekha Site]	<i>Populus tremula</i>				
	Виргинильное [Virginal]	0	0	5	5
	Генеративное [Reproductive]	4	13	132	149
	Мертвая древесина [Dead wood]	1	2	14	17
	<i>Sorbus aucuparia</i>				
	Виргинильное [Virginal]	0	0	1	1
	Генеративное [Reproductive]	1	0	4	5
	Сенильное [Senile]	1	3	0	4
	Мертвая древесина [Dead wood]	4	5	8	17
	<i>Alnus incana</i>				
	Генеративное [Reproductive]	0	0	1	1
	Мертвая древесина [Dead wood]	0	0	1	1

Статистический анализ не выявил значимой связи между онтогенетическим состоянием форофита (рассчитывали отдельно для разных видов форофитов) и типом субпопуляции лобарии легочной. Такой результат, по всей видимости, связан с недостаточным объемом выборок даже для самых часто встречающихся видов форофитов (табл. 4).

Полученные нами результаты показали, что как в малонарушенных лесах («ядро» заповедника), так и в сообществах с небольшой давностью антропогенных воздействий (кордон Сеха) *Lobaria pulmonaria* размножается преимущественно вегетативно, но в малонарушенных сообществах высока вероятность размножения половым путем. Кроме того, в малонарушенных лесах колонизация новых деревьев происходит более успешно, чем в лесах с небольшой давностью антропогенных воздействий. Следовательно, можно предположить, что в «ядре» заповедника популяция *Lobaria pulmonaria* может устойчиво существовать в течение довольно длительного времени.

Относительно высокое число стерильных субпопуляций в «ядре» заповедника, по всей видимости, объясняется высокой встречаемостью *Lobaria pulmonaria* на этом участке [22] и высоким разнообразием ее форофитов (7 видов). В лесах кордона Сеха, где число стерильных субпопуляций невелико, *Lobaria pulmonaria* встречалась чаще всего единично [27], а разнообразие ее форофитов низкое (3 вида).

Наши результаты подтвердили литературные данные о том, что половое размножение у лобарии легочной наиболее вероятно в лесах, длительное время не подвергавшихся антропогенным нарушениям [2]. Причины этого явления до настоящего времени остаются малоисследованными; предпола-

гается, что высокая встречаемость фертильных талломов может быть связана с благоприятными микроклиматическими условиями, которые создаются в малонарушенных лесах [4]. Также известно, что *Lobaria pulmonaria* является гетероталличным видом [8], т.е. формирование плодовых тел возможно только в генетически гетерогенных популяциях. Высокое генетическое разнообразие популяций лобарии легочной в малонарушенных лесах подтверждено в ряде исследований [8, 28].

На наш взгляд, при анализе структуры субпопуляций лобарии легочной также важно учитывать, что максимально возможная продолжительность существования талломов *Lobaria pulmonaria* на форофитах разных видов, по всей видимости, различается. Полученные нами данные об абсолютных возрастах форофитов лобарии легочной в «ядре» заповедника показали, что деревья *Sorbus aucuparia* и *Tilia cordata* становятся пригодными для колонизации *Lobaria pulmonaria* в возрасте около 30 лет. Наиболее старые исследованные нами деревья рябины имели возраст 90 лет, липы – 140 лет. Следовательно, субпопуляции *Lobaria pulmonaria* могут существовать на форофитах этих видов не менее 60 и 110 лет соответственно. Согласно литературным данным, средний возраст таллома, в котором возможно наступление фертильной стадии, составляет 25–30 лет [2, 9, 29]. Таким образом, за время жизни субпопуляций лобарии легочной на *Sorbus aucuparia* и *Tilia cordata* с высокой вероятностью можно ожидать появление фертильных талломов.

В лесах с небольшой давностью антропогенных воздействий осина являлась наиболее распространенным форофитом *Lobaria pulmonaria*. В осинниках лобария легочная встречалась исключительно на *Populus tremula*, несмотря на присутствие деревьев других видов, пригодных для заселения (например, *Sorbus aucuparia*, *Betula* spp.). Основываясь на собранных в этом исследовании данных о возрастах осин, можно предположить, что они становятся пригодными для заселения лобарией легочной в возрасте около 40 лет, следовательно, образование лишайником плодовых тел возможно при достижении деревьями возраста не менее 70 лет. Среди исследованных нами осин только единичные деревья имели возраст 90–110 лет, возраст большинства составлял 60–75 лет. Низкая встречаемость фертильных субпопуляций может быть связана с тем, что талломы, обитающие на стволах *Populus tremula*, еще не достигли возраста, в котором возможно наступление фертильной стадии. Также отметим, что по нашим наблюдениям осины редко достигают старших классов возраста вследствие их пораженности стволовой гнилью. Вероятно, что за время жизни *Populus tremula* во многих субпопуляциях лобарии легочной талломы не успевают достигнуть возраста, в котором возможно образование плодовых тел. Для подтверждения этих предположений необходимы дополнительные исследования структуры субпопуляций *Lobaria pulmonaria* на осинах разного возраста.

При низкой вероятности образования плодовых тел расселение на большие расстояния (сотни метров) затруднено, следовательно, число потенци-

альных форофитов на единицу площади и расстояние между ними могут считаться ключевыми факторами, определяющими возможности длительного самоподдержания популяций лобарии легочной. Для прогноза долговременной динамики популяций *Lobaria pulmonaria* необходимы дополнительные исследования, учитывающие сукцессионную динамику древостоев, их площадь, а также давность и интенсивность предшествующих антропогенных воздействий. Безусловно, популяции лобарии легочной в разновозрастных осинниках и ельниках являются источниками диаспор для заселения соседних территорий. Однако с учетом полученных нами данных о тяготе лобарии *Lobaria pulmonaria* к менее нарушенным сообществам наиболее перспективными для сохранения ее популяций, по всей видимости, являются наиболее старовозрастные осиновые и еловые леса, образовавшиеся после однократных антропогенных воздействий.

### Заключение

Проведенное исследование позволило оценить состояние популяций редкого лишайника *Lobaria pulmonaria* в северо-восточной части Костромской области. Во всех исследованных лесах отмечена невысокая встречаемость стерильных и фертильных субпопуляций, что подтверждает имеющиеся сведения об ограниченной способности этого вида к расселению на соседние территории. Результаты статистического анализа показали, что как в малонарушенных лесах, так и в сообществах с небольшой давностью антропогенных воздействий *Lobaria pulmonaria* преимущественно размножается вегетативно, но в малонарушенных лесных сообществах размножение данного вида половым путем наблюдается чаще. Кроме того, в малонарушенных лесах колонизация новых деревьев происходит более успешно, чем в лесах с небольшой давностью антропогенных воздействий. Длительное самоподдержание популяций лобарии легочной и ее успешное расселение на соседние участки наиболее вероятно в разновозрастных лесах «ядра» заповедника «Кологривский лес». Полученные нами данные о ценотической приуроченности *Lobaria pulmonaria*, разнообразии ее форофитов и их возрастах, встречаемости субпопуляций разных типов в разных по составу лесах предполагается использовать для параметризации модели расселения этого вида лишайника в лесных экосистемах.

Авторы благодарят С.А. Нестерovu (Костромской лесомеханический колледж) за предоставленные данные, Л.Г. Ханину (ИМПБ РАН – филиал ИПМ им. М.В. Келдыша РАН) и В.Э. Смирнову (ИМПБ РАН – филиал ИПМ им. М.В. Келдыша РАН) за консультации при написании работы и помощь в статистической обработке данных; М.П. Шашкова (ИФХиБПП РАН), В.Н. Шанина (ИФХиБПП РАН), И.С. Грозовскую (ИФХиБПП РАН) и Л.К. Рочеву (ПуцГЕНИ) за помощь в сборе полевых данных.

## Литература

1. GBIF.org. GBIF Occurrence Download. Taxon *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. URL: <http://www.gbif.org/occurrence/download/0090255-160910150852091> (дата обращения: 11.05.2017). doi:10.15468/dl.y3i0xd
2. Scheidegger Ch. Early development of transplanted isidioid soredia of *Lobaria pulmonaria* in endangered population // Lichenologist. 1995. Vol. 27 (5). PP. 361–374.
3. Красная книга Российской Федерации (растения и грибы) / под ред. Ю.П. Трутнева. М. : КМК, 2008. 885 с.
4. Пыстина Т.Н., Семенова Н.А. Некоторые аспекты изучения экологических особенностей лишайника *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. на европейском северо-востоке России // Вестник Института биологии Коми НЦ УрО РАН. 2004. № 9 (83). С. 4–9.
5. Кравченко А.В., Фадеева М.А. Распространение и состояние лобарии легочной (*Lobaria pulmonaria*) на юго-востоке Фенноскандии // Междунар. совещ. «Лишайники бореальных лесов» и 4-я российская полевая лишенологическая школа : материалы (Сыктывкар, 26 мая – 1 июня 2008 г.) / под ред. Т.Н. Пыстиной. Сыктывкар : Parus, 2008. С. 60–73.
6. Иванова Н.В., Ханина Л.Г. Прогнозирование мест присутствия редкого лишайника *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. на северо-востоке Костромской области по геоботаническим данным // Известия Самарского научного центра РАН. 2012. Т. 14, № 1 (5). С. 1239–1243.
7. Ivanova N.V., Shashkov M.P. Database of finds of rare lichen species *Lobaria pulmonaria* in Russia. Institute of Mathematical Problems of Biology, Russian Academy of Sciences. Occurrence dataset. 2016. URL: <http://www.gbif.org/dataset/4bb083e8-53b9-418e-b83d-105e75a1798d> (дата обращения: 11.05.2017). doi: 10.15468/uennht
8. Zoller S., Lutzoni F., Scheidegger C. Genetic variation within and among populations of the threatened lichen *Lobaria pulmonaria* in Switzerland and implications for its conservation // Molecular Ecology. 1999. Vol. 8. PP. 2049–2059.
9. Jürdao I., Liira J., Csencsis D., Widmer I., Adolf C., Kohv K., Scheidegger Ch. Dispersal ecology of the endangered lichen *Lobaria pulmonaria* in managed hemiboreal forest landscape // Biodiversity Conservation. 2011. № 20. PP. 1803–1819.
10. Михайлова И.Н. Анализ субпопуляционных структур эпифитных лишайников (на примере *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. // Вестник Нижегородского университета им. Н.И. Лобачевского. Сер. Биология. 2005. № 1 (9). С. 124–134.
11. Горшков В.В., Семенова Н.А. Структура популяций *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. в лесах разной давности последнего нарушения в средней тайге Республики Коми // Современное состояние и пути развития популяционной биологии : материалы X Всероссийского популяционного семинара (Ижевск, 17–22 ноября 2008 г.) / под ред. Н.В. Глотова. Ижевск : Книгоград, 2008. С. 113–116.
12. Игнатенко Р.В., Тарасова В.Н. Состояние популяции охраняемого лишайника лобария легочная (*Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm.) в растительных сообществах Петрозаводского городского округа // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. Естественные и технические науки. 2014. Т. 2, № 8 (145). С. 26–30.
13. Rubio-Salcedo M., Merinero S., Martínez I. Tree species and microhabitat influence the population structure of the epiphytic lichen *Lobaria pulmonaria* // Fungal Ecology. 2015. Vol. 18. PP. 1–9. doi 10.1016/j.funeco.2015.08.002
14. Scheidegger Ch., Frey B., Walser J.-Cl. Reintroduction and augmentation of populations of the endangered *Lobaria pulmonaria*: methods and concepts // Lobarion lichens as indicators of the primeval forests of the Eastern Carpathians (Darwin International Workshop, Kostrino, Ukraine, 25–30 May 1998) / ed. S. Kondratyuk, B. Koppins. Kostrino : Phytosociocentre, 1998. PP. 33–52.

15. Goudie R.I., Scheidegger Ch., Hanel Cl., Munier A., Conway C. New population models help explain declines in the globally rare boreal felt lichen *Erioderma pedicellatum* in Newfoundland // *Endangered species research*. 2011. Vol. 13. PP. 181–189.
16. Иванова Н.В., Шанин В.Н., Шашков М.П. Концептуальная схема модели расселения редкого лишайника *Lobaria pulmonaria* в лесных экосистемах // *Математическая биология и биоинформатика* : VI Междунар. конф. (Пушино, 16–21 октября 2016 г.) / под ред. В.Д. Лахно. М. : МАКС Пресс, 2016. С. 179–180.
17. Komarov A.S., Chertov O.G., Zudin S.L., Nadporozhskaya M.A., Mikhailov A.V., Bykhovets S.S., Zudina E.V., Zoubkova E.V. EFIMOD 2 – a model of growth and elements cycling of boreal forest ecosystems // *Ecological Modelling*. 2003. Vol. 170. PP. 373–392.
18. Костромское Заволжье: природа и человек / под ред. Л. Хенса, В.Н. Солнцева, Э.К. Буна, М.Г. Сеницына, А.В. Русанова. М. : Изд-во ИПЭЭ им. А.Н. Северцова РАН, 2001. 199 с.
19. Климат России. 2014 г. : науч.-приклад. справочник. URL: <http://aisori.meteo.ru/ClspR> (дата обращения: 11.05.2017).
20. Коренные темныхвойные леса южной тайги (резерват «Кологривский лес») / под ред. А.И. Уткина. М. : Наука, 1988. 218 с.
21. Хорошев А.В., Немчинова А.В., Авданин В.О. Ландшафты и экологическая сеть Костромской области. Ландшафтно-географические основы проектирования экологической сети Костромской области / под ред. Г.Д. Негановой. Кострома : Изд-во КГУ им. Н.А. Некрасова, 2013. 428 с.
22. Терентьева Е.В., Нестерова С.А. Некоторые особенности распространения лобарии легочной (*Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm.) на Кологривском участке заповедника «Кологривский лес» им. М.Г. Сеницына // *Современные проблемы популяционной экологии, геоботаники, систематики и флористики* : материалы междунар. науч. конф., посвящ. 110-летию А.А. Уранова (Кострома, 31 октября – 1 ноября 2011 г.) / под ред. Ю.А. Дороговой, Л.А. Жуковой, И.Г. Криницына, В.П. Лебедева. Кострома : Изд-во КГУ им. Н.А. Некрасова, 2011. Т. 1. С. 222–224.
23. Fahselt D. Individuals, populations and population ecology // *Lichen biology*. Cambridge : Cambridge University Press, 1996. PP. 191–198.
24. Диагнозы и ключи возрастных состояний лесных растений. Деревья и кустарники / под ред. О.В. Смирновой. М. : Прометей, 1989. 109 с.
25. Legendre P., Legendre L. Numerical ecology. 2<sup>nd</sup> ed. Amsterdam : Elsevier, 1998. 853 p.
26. R Core Team. R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, 2013. URL: <http://www.R-project.org/>
27. Иванова Н.В. Лимитирующие факторы распространения редкого лишайника *Lobaria pulmonaria* (на примере лесов заповедника «Кологривский лес») // *Известия РАН. Сер. биологическая*. 2015. № 2. С. 187–196.
28. Sillett S.C., McCune B., Peck J.E., Rambo T. R., Ruchty A. Dispersal limitations of epiphytic lichens result in species dependent on old-growth forests // *Ecological Applications*. 2000. Vol. 10 (3). PP. 789–799.
29. Høistad F., Gjerde I. *Lobaria pulmonaria* can produce mature ascospores at an age of less than 15 years // *The Lichenologist*. 2011. Vol. 43 (5). PP. 495–497. doi: [10.1017/S0024282911000429](https://doi.org/10.1017/S0024282911000429)

*Поступила в редакцию 19.03.2017; повторно 29.04.2017;  
принята 03.05.2017; опубликована 15.06.2017*

**Авторский коллектив:**

**Иванова Наталья Владимировна** – н.с. лаборатории вычислительной экологии Института математических проблем биологии РАН – филиала Федерального государственного учреждения

«Федеральный исследовательский центр Институт прикладной математики им. М.В. Келдыша Российской академии наук» (Россия, 142290, Московская обл., г. Пушкино, ул. проф. Виткевича, д. 1); аспирант Пушкинского государственного естественно-научного института (Россия, 142290, Московская обл., г. Пушкино, просп. Науки, д. 3).

E-mail: [Natalya.dryomys@gmail.com](mailto:Natalya.dryomys@gmail.com)

**Терентьева Елена Викторовна** – н.с. государственного природного заповедника «Кологривский лес» им М.Г. Сеницына (Россия, 157440, г. Кологрив, ул. Некрасова, д. 48).

E-mail: [berdish@yandex.ru](mailto:berdish@yandex.ru)

Ivanova NV, Terentyeva EV. Population status of the protected lichen *Lobaria pulmonaria* in the Kologriv Forest Nature Reserve (Kostroma region). *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2017;38:149-166. doi: 10.17223/19988591/38/9 In Russian, English summary

**Natalya V. Ivanova<sup>1,2</sup>, Elena V. Terentyeva<sup>3</sup>**

<sup>1</sup> Institute of Mathematical Problems of Biology RAS – Branch of the Keldysh Institute of Applied Mathematics of the Russian Academy of Sciences, Pushchino, Russian Federation

<sup>2</sup> Pushchino State Institute of Natural Sciences, Pushchino, Russian Federation

<sup>3</sup> Kologrivsky Forest Nature Reserve, Kologriv, Kostroma region, Russian Federation.

### **Population status of the protected lichen *Lobaria pulmonaria* in the Kologriv Forest Nature Reserve (Kostroma region)**

*Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. is an epiphytic lichen species occurring in various forest types. In many parts of Europe *Lobaria pulmonaria* was in a steady decline during the last century due to intensified forest management and air pollutions. In boreal forests of the European part of Russia *Lobaria pulmonaria* is widely spread in forests after cuttings (mainly in aspen and spruce stands), but population dynamics of the lichen in the hemiboreal region is not clear. The aim of this study was to evaluate the population status of the protected lichen *Lobaria pulmonaria* in forest ecosystems in the north-east of Kostroma region.

We studied two locations in the Kologriv Forest Nature Reserve. The first study area was located in the “Core” of the Reserve, in uneven-aged *Picea abies* – *Tilia cordata* forests. Forests in the second study area (the Sekha Site) were mostly fragmented due to clear-cuttings and fires; even-aged mixed coniferous and deciduous stands prevailed. We studied *Lobaria pulmonaria* populations by the routing method; we described 393 and 218 trees with *Lobaria pulmonaria* (subpopulations) in the “Core” and in the Sekha Site, respectively (See Fig.1). For each *Lobaria pulmonaria* finding we described forest type, host tree species and their life stage, as well as the subpopulation type. Lichen subpopulations without soralia and isidia were defined as sterile and subpopulations with fruit bodies (apothecia) as fertile. All other subpopulations were named as “other”. Statistical treatment was performed by analyzing contingency tables and chi-square test.

We found that *Lobaria pulmonaria* often occurred in the “Core” of the Reserve on 7 tree species, mostly on *Sorbus aucuparia* and *Tilia cordata*. In the second study area *Lobaria pulmonaria* was found in even-aged spruce and aspen stands on 3 tree species, mostly on *Populus tremula* (See Table 1). Frequency of sterile and fertile subpopulations was low, but it differed between the study areas. In the “Core” of the Reserve, the proportion of sterile subpopulations was 16.5% and the proportion of fertile subpopulations was 23.4%. In the second area the proportions were 5% and 11.9%, respectively (See Fig. 2). Statistical analysis (See Tables 2-4) showed that in uneven-aged forests located in the “Core” of the Reserve sexual reproduction plays



an important role in self-maintenance of *Lobaria pulmonaria* populations. In even-aged aspen and spruce forests in the second study area *Lobaria pulmonaria* reproduced mainly by vegetative propagules. Our results show that long-term self-maintenance of *Lobaria pulmonaria* populations is typical of larger and old stands in the “Core” of the Reserve. These results confirm the data on the preference of old-growth forests by the lichen. Additional data on succession of forest stands should be received for a long-term prognosis of *Lobaria pulmonaria* population dynamics in even-aged spruce and aspen forests.

*The article contains 2 Figures, 4 Tables, 29 References.*

**Key words:** subpopulation; ontogenetic population structure; contingency tables; forest management.

**Funding:** The study was supported by the Russian Foundation for Basic Research (Project No16-34-00866).

**Acknowledgments:** The authors thank SA Nesterova (Kostroma College of Forestry Mechanization, Russia) for data; LG Khanina and VE Smirnov (Institute of Mathematical Problems of Biology RAS, Russia) for help with statistical analysis for useful comments which improved the manuscript; MP Shashkov, VN Shanin, IS Grozovskaya (Institute of Physicochemical and Biological Problems in Soil Science RAS, Russia) and LK Rocheva (Pushchino State institute of Natural Sciences, Russia) for their assistance in the field work.

## References

1. GBIF.org. GBIF Occurrence Download. Taxon *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. [Electronic resource]. Available at: <http://www.gbif.org/occurrence/download/0090255-160910150852091> (accessed via GBIF.org on 11.05.2017). doi: 10.15468/dl.y3i0xd
2. Scheidegger Ch. Early development of transplanted isidioid soredia of *Lobaria pulmonaria* in endangered population. *Lichenologist*. 1995;27(5):361-374.
3. *Krasnaya kniga Rossiyskoy Federatsii (rasteniya i griby)* [The Red Data Book of Russia (Plants and Fungi)]. Trutnev YP, editor. Moscow: KMK Publ.; 2008. 885 p. In Russian
4. Pystina TN, Semenova NA. Nekotorye aspekty izucheniya ekologicheskikh osobennostey lishaynika *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. na evropeyskom severo-vostoke Rossii [Some aspects of the study of *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. ecological features in the European northeast of Russia] Some aspects of studying ecological features of *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. lichen in the European Northeast of Russia. *Vestnik Instituta Biologii Komi NTs UrO RAN*. 2004;9(83):4-9. In Russian
5. Kravchenko AV, Fadeeva MA. Rasprostranenie i sostoyanie lobarii legochnoy (*Lobaria pulmonaria*) na yugo-vostoke Fennoskandii [Distribution and status of the lungwort lichen (*Lobaria pulmonaria*) in the southeast of Fennoscandia]. In: *Lishayniki boreal'nykh lesov*. Mezhdunar. soveshch. i 4-ya rossiyskaya polevaya likhenologicheskaya shkola: materialy [International field meeting “Lichens of Boreal Forests” and the Fourth Russian lichenological workshop. Proceedings (Syktyvkar, Russia, May 26-June 1, 2008)]. Pystina TN, editor. Syktyvkar: Parus Publ.; 2008. pp. 60-73. In Russian
6. Ivanova NV, Khanina LG. Rare lichen *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. habitat suitability prognosis along to geobotanical data in the northeast of Kostroma Region. *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra RAN – Proceedings of the Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences*. 2012;14(1-5):1239-1243. In Russian
7. Ivanova NV, Shashkov MP. Database of finds of rare lichen species *Lobaria pulmonaria* in Russia. Occurrence dataset. [Electronic resource]. Available at: <http://www.gbif.org/dataset/4bb083e8-53b9-418e-b83d-105e75a1798d> (accessed via GBIF.org on 11.05.2017). doi: 10.15468/uennht

8. Zoller S, Lutzoni F, Scheidegger Ch. Genetic variation within and among populations of the threatened lichen *Lobaria pulmonaria* in Switzerland and implications for its conservation. *Molecular Ecology*. 1999;8:2049-2059.
9. Jürisdal I, Liira J, Csencsis D, Widmer I, Adolf C, Kohv K, Scheidegger Ch. Dispersal ecology of the endangered lichen *Lobaria pulmonaria* in managed hemiboreal forest landscape. *Biodiversity Conservation*. 2011;20:1803-1819.
10. Mikhaylova IN. Analiz subpopulyatsionnykh struktur epifitnykh lishaynikov (na primere *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. [The analysis of the subpopulation structures of the epiphytic lichens (the case of *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm.)]. *Vestnik Nizhegorodskogo universiteta im. NI Lobachevskogo. Seriya: Biologiya*. 2005;1(9):124-134. In Russian
11. Gorshkov VV, Semenova NA. Struktura populyatsiy *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. v lesakh raznoy davnosti poslednego narusheniya v sredney tayge Respubliki Komi [Population structure of *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. in forests of different time of the last disturbance in the middle taiga of the Komi Republic]. In: *Sovremennoe sostoyanie i puti razvitiya populyatsionnoy biologii*. Materialy X Vserossiyskogo populyatsionnogo seminar [Current state and ways of development of population biology. Proc. (Izhevsk, Russia, 17-22 November, 2008)]. Glotov NV, editor. Izhevsk: KnigoGrad Publ.; 2008. pp. 113-116. In Russian
12. Ignatenko RV, Tarasova VN. State of the population (*Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm.) in the plant communities of the Petrozavodsk city district. *Uchenye zapiski Petrozavodskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologicheskie nauki – Proceedings of Petrozavodsk State University. Natural and Engineering Sciences*. 2014;2(8(145)):26-30. In Russian, English summary
13. Rubio-Salcedo M, Merinero S, Martínez I. Tree species and microhabitat influence the population structure of the epiphytic lichen *Lobaria pulmonaria*. *Fungal Ecology*. 2015;18:1-9. doi: [10.1016/j.funeco.2015.08.002](https://doi.org/10.1016/j.funeco.2015.08.002)
14. Scheidegger Ch, Frey B, Walser J-Cl. Reintroduction and augmentation of populations of the endangered *Lobaria pulmonaria*: methods and concepts. In: *Lobarion lichens as indicators of the primeval forests of the Eastern Carpathians*. Proc. of the Darwin International Workshop (Kostrino, Ukraine, 25-30 May, 1998). Kondratyuk S and Koppins B, editors. Kostrino: Phytosociocentre Publ.; 1998. pp. 33-52.
15. Goudie RI, Scheidegger Ch, Hanel Cl, Munier A, Conway C. New population models help explain declines in the globally rare boreal felt lichen *Erioderma pedicellatum* in Newfoundland. *Endangered species research*. 2011;13:181-189.
16. Ivanova NV, Shanin VN, Shashkov MP. Kontseptual'naya skhema modeli rasseleniya redkogo lishaynika *Lobaria pulmonaria* v lesnykh ekosistemakh [Conceptual scheme of the model of dispersal of rare lichen *Lobaria pulmonaria* in forest ecosystems]. In: *Mathematical biology and bioinformatics*. VI Int. Conf. (Pushchino, Russia, 16-21 October, 2016)]. Lakhno VD, editor. Moscow: MAKSS Press Publ., 2016. pp. 179-180. In Russian, English summary
17. Komarov AS, Chertov OG, Zudin SL, Nadporozhskaya MA, Mikhailov AV, Bykhovets SS, Zudina EV, Zoubkova EV. EFIMOD 2 – a model of growth and elements cycling of boreal forest ecosystems. *Ecological Modelling*. 2003;170:373-392.
18. *Kostromskoe Zavolzh'e: priroda i chelovek* [Kostroma Transvolga: Nature and Man]. Khens L, Solntsev VN, Bun EK, Sinitsyn MG, Rusanov AV, editors. Moscow: IPEE im. AN Severtsova RAN Publ.; 2001. 199 p. In Russian
19. *Nauchno-prikladnoy spravochnik "Klimat Rossii" 2014 g.* [Scientific and Applied Handbook "Climate of Russia" 2014]. [Electronic resource]. Available at: <http://aisori.meteo.ru/ClspR> (accessed 11.05.2017). In Russian
20. *Korennyye temnokhvoynye lesa yuzhnoy taygi (rezervat "Kologrivskiy les")* [Indigenous Coniferous Forests of the Southern Taiga (Kologriv Forest Nature Reserve)]. Utkin AI, editor. Moscow: Nauka Publ.; 1988. 218 p. In Russian

21. Khoroshev AV, Nemchinova AV, Avdanin VO. Landshafty i ekologicheskaya set' Kostromskoy oblasti. Landshaftno-geograficheskie osnovy proektirovaniya ekologicheskoy seti Kostromskoy oblasti [Landscapes and ecological network of Kostroma region]. Neganova GD, editor. Kostroma: KGU im. NA Nekrasova Publ.; 2013. 428 p. In Russian
22. Terentyeva EV, Nesterova SA. Nekotorye osobennosti rasprostraneniya lobarii legochnoy (*Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm.) na Kologrivskom uchastke zapovednika «Kologrivskiy les» im. M.G. Sinitsyna [Some features of distribution of the lungwort lichen (*Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm.) in the Kologriv cluster of the Kologriv Forest Nature Reserve MG Sinitsyn]. In: *Sovremennye problemy populyatsionnoy ekologii, geobotaniki, sistematiki i floristiki*. Materialy mezhdunar. nauchn. konf-i, posv. 110-letiyu AA Uranova. T.1. [Modern Problems of Population Ecology, Geobotany, Systematics, and Floristics. Proc. Int. Sci. Conf. dedicated to the 110 Anniversary of AA Uranov. Vol. 1 (Kostroma, Russia, October 31-November 1, 2011)]. Dorogova YuA, Zhukova LA, Krinitsyn IG, Lebedev VP, editors. Kostroma: KGU im. NA Nekrasova Publ.; 2011. pp. 222-224. In Russian
23. Fahselt D. Individuals, populations and population ecology. In: *Lichen biology*. Nash TH, editor. Cambridge: Cambridge University Press; 1996. pp. 191-198.
24. *Diagnozy i klyuchi vozrastnykh sostoyaniy lesnykh rasteniy. Derev'ya i kustarniki* [Diagnoses and keys to age conditions of forest plants. Trees and shrubs]. Smirnova OV, editor. Moscow: Prometey Publ.; 1989. 109 p. In Russian
25. Legendre P, Legendre L. Numerical ecology. 2nd ed. Amsterdam: Elsevier; 1998. 853 p.
26. R Core Team. R: A Language and Environment for Statistical Computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing; 2016. [Electronic resource]. Available at: <http://www.R-project.org/> (accessed 15.03.2017).
27. Ivanova NV. Factors limiting distribution of the rare lichen species *Lobaria pulmonaria* (in Forests of the Kologriv Forest Nature Reserve). *Biology Bulletin*. 2015;42(2):145-153. doi: [10.1134/S1062359015020041](https://doi.org/10.1134/S1062359015020041)
28. Sillett SC, McCune B, Peck JE, Rambo TR, Ruchty A. Dispersal limitations of epiphytic lichens result in species dependent on old-growth forests. *Ecological Applications*. 2000;10(3):789-799.
29. Hoistad F, Gjerde I. *Lobaria pulmonaria* can produce mature ascospores at an age of less than 15 years. *The Lichenologist*. 2011;43(5):495-497. doi: [10.1017/S0024282911000429](https://doi.org/10.1017/S0024282911000429)

Received 19 March 2017; Revised 29 April 2017;

Accepted 03 May 2017; Published 15 June 2017

#### Author info:

**Ivanova Natalya V**, Researcher, Institute of Mathematical Problems of Biology RAS – Branch of the Keldysh Institute of Applied Mathematics of the Russian Academy of Sciences, 1 Prof. Vitkevicha Str., Pushchino 142290, Russian Federation; PhD student, Pushchino State Institute of Natural Sciences, 3 Nauki Pr., Pushchino 142290, Russian Federation.

E-mail: [Natalya.dryomys@gmail.com](mailto:Natalya.dryomys@gmail.com)

**Terentyeva Elena V**, Researcher, Kologriv Forest Nature Reserve, 48 Nekrasova Str., Kologriv 157440, Kostroma region, Russian Federation.

E-mail: [berdish@yandex.ru](mailto:berdish@yandex.ru)