

УДК 57.033,045;574.45;630.181.351;631.811.1

МОДЕЛЬНАЯ ОЦЕНКА МЕТОДОВ СОХРАНЕНИЯ ПОПУЛЯЦИЙ ЛОБАРИИ ЛЕГОЧНОЙ ПРИ РУБКАХ ЛЕСА В КОСТРОМСКОЙ ОБЛАСТИ

© 2020 г. Н. В. Иванова^{a, b, *}, В. Н. Шанин^{a, c, d}, М. П. Шашков^{a, c}, И. Н. Петухов^e

^aИнститут математических проблем биологии РАН – филиал Института прикладной математики им. М.В. Келдыша РАН, ул. проф. Виткевича, 1, г. Пущино, 142290 Россия

^bПушкинский государственный естественно-научный институт, просп. Науки, 3, г. Пущино, 142290 Россия

^cИнститут физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН – обособленное подразделение Федерального исследовательского центра “Пушкинский научный центр биологических исследований РАН”, ул. Институтская, 2, г. Пущино, 142290 Россия

^dЦентр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН, ул. Профсоюзная, 84/32, стр. 14, г. Москва, 117997 Россия

^eКостромской государственный университет, ул. 1-го Мая, 14, г. Кострома, 156000 Россия

*E-mail: Natalya.dryomys@gmail.com

Поступила в редакцию 10.08.2017 г.

После доработки 17.06.2019 г.

Принята к публикации 08.10.2019 г.

Цель данной работы – оценка эффективности методов сохранения эпифитного лишайника лобарии легочной (*Lobaria pulmonaria*) при рубках леса на основе прогнозных данных популяционной динамики ее форофитов. Для моделирования пространственной динамики древостоев использована система моделей EFIMOD. Разработаны три сценария ведения лесного хозяйства – без рубок, со сплошными рубками и с выборочными рубками, которые описывают разные методики сохранения лобарии легочной, принятые при лесопользовании в Костромской области. Результаты имитационных экспериментов, выполненных для шести пробных площадей в осиновых и еловых лесах заповедника “Кологривский лес” (Костромская область), показали, что за столетний период число потенциальных форофитов лобарии легочной значительно уменьшится во всех древостоях, и это приведет к сокращению численности лишайника при всех имитационных сценариях. Анализ изменения расстояний между потенциальными форофитами в имитационных экспериментах показал, что расселение лобарии легочной теоретически возможно во всех исследованных осиновых лесах. Длительное самоподдержание ценопопуляций *L. pulmonaria* в одновозрастных ельниках маловероятно. Наиболее приоритетными для сохранения лобарии легочной являются участки осиновых лесов со значительным числом заселенных ей деревьев. Поддержание численности *L. pulmonaria* в одновозрастных моnodоминантных лесах невозможно без проведения выборочных рубок.

Ключевые слова: *Lobaria pulmonaria*, имитационное моделирование, EFIMOD, устойчивое лесопользование.

DOI: 10.31857/S0024114820010076

Сохранение и поддержание биологического разнообразия является важным критерием устойчивого управления лесами, принятым на национальном и международном уровнях. Российское лесное законодательство предусматривает необходимость сохранения при рубках леса редких видов (т.е. внесенных в Красную книгу Российской Федерации или ее субъектов), но нормативы выделения лесных участков в местах их обитания при отводе лесосек к настоящему времени отсутствуют. В связи с развитием системы добровольной лесной сертификации и проектов “модельных” лесов были разработаны рекомендации по сохранению при рубках некоторых редких грибов, лишайников, растений и животных (Редкие ...,

2005; Ключевые ..., 2008; Методические ..., 2013). Как правило, эти методики предполагают полный запрет любой хозяйственной деятельности в местах обитания редких видов, но эффективность применения подобных мер не изучена. В то же время, такие оценки необходимы при планировании лесного хозяйства для выделения участков, наиболее приоритетных для сохранения биоразнообразия.

Данная работа посвящена оценке эффективности методов сохранения эпифитного лишайника лобарии легочной (*Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm.) при рубках леса. *L. pulmonaria* широко распространена в бореальной и умеренной зонах (Scheidegger et al., 1998) и в основном обитает на

стволах живых и погибших деревьев (форофитов), а также встречается на скальных выходах (Кравченко, Фадеева, 2008; Пыстина, Семенова, 2009). Численность этого вида в Европе за последние 100 лет значительно сократилась в результате рубок леса и промышленного загрязнения воздуха, сохранившиеся популяции в основном приурочены к небольшим участкам старовозрастных лесов (Scheidegger et al., 1998). В таежной зоне европейской России лобария легочная остается широко распространенным видом и встречается на территориях, где ведется интенсивное лесопользование. Так, в Республике Карелия, Архангельской, Вологодской и Костромской областях *L. pulmonaria* широко распространена в смешанных хвойно-мелколиственных лесах, достигших возраста 50 и более лет, и чаще всего встречается на стволах осины (*Populus tremula* L.) (Кравченко, Фадеева, 2008; Немчинова, Иванова, 2009; Иванова, Ханина, 2012). Очевидно, что в такой ситуации сохранение при рубках абсолютно всех мест обитания лобарии легочной невозможно, поэтому необходимо выделение приоритетных лесных участков, в которых данный вид может устойчиво существовать в течение длительного времени, и отведение именно этих участков под охрану. Согласно литературным данным, ими являются старовозрастные осиновые леса или леса с участием в древостое старых осин (Редкие ..., 2005; Ключевые ..., 2008; Немчинова и др., 2012; Методические ..., 2013). На наш взгляд, вопрос о том, как долго может существовать лобария легочная в таких лесах, требует специальных исследований.

Возможности успешного расселения *L. pulmonaria*, по всей видимости, во многом зависят от пространственной и возрастной структуры древостоя. Лобария легочная поселяется в основном на деревьях лиственных пород, предпочитительно с большим диаметром и грубой трещиноватой корой (Ockinger et al., 2005; Пыстина, Семенова, 2009; Rubio-Salcedo, 2015). В жизненном цикле преобладает вегетативное размножение, которое происходит в течение почти всей жизни особи. Образующиеся при этом зачатки могут распространяться на расстояния, не превышающие первые десятки метров (Ockinger et al., 2005; Juriado et al., 2011). Споры полового размножения (аскоспоры) образуются редко, но дальность их распространения достигает 300 м (Zoller et al., 1999). Следовательно, оценка длительности существования *L. pulmonaria* невозможна без прогноза динамики древостоев в местах ее обитания, учитывающего число пригодных для заселения деревьев (потенциальных форофитов) и их взаимное расположение.

Для решения подобных задач целесообразно использовать компьютерное моделирование, которое позволяет описать как естественное развитие древостоев, так и их динамику при разных лесохозяйственных сценариях и катастрофических

природных воздействиях. Цель данной работы — качественная оценка возможностей длительного самоподдержания *L. pulmonaria* в осиновых и еловых лесах Костромской области на основе прогнозных данных о популяционной динамике ее форофитов при разных лесохозяйственных сценариях.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Для моделирования динамики популяций деревьев использована индивидуально-ориентированная имитационная модель EFIMOD (Komarov et al., 2003), сочетающая в себе балансовый и популяционный подходы к моделированию динамики древостоев. EFIMOD состоит из модели роста отдельного дерева, модели древостоя с дискретным описанием пространства и модели динамики органического вещества почвы ROMUL (Chertov et al., 2001), которая дополнена статистическим генератором почвенного климата SCLISS (Bykhovets, Komarov, 2002). Древостой в EFIMOD рассматривается как совокупность отдельных деревьев, имеющих точное положение в пространстве. Рост древостоя имитируется на участке, разделенном на ячейки размером 0.5×0.5 м, исходя из допущения, что в одной ячейке может находиться не более одного дерева. Координаты деревьев позволяют вести дискретный учет конкуренции между соседними деревьями за ресурсы (свет и доступный азот почвы).

Длительность имитационных экспериментов определялась исходя из рекомендаций Международного союза охраны природы, согласно которым для прогнозных оценок используется период, равный продолжительности жизни трех поколений вида (IUCN ..., 2013). По разным оценкам продолжительность одного поколения у *L. pulmonaria* составляет 25–30 лет (Høistad, Gjerde, 2011; Juriado et al., 2011), поэтому период моделирования в данной работе составил 100 лет. Шаг модели — 1 г.

По данным, полученным в имитационных экспериментах, выполнена оценка динамики численности потенциальных форофитов лобарии легочной. Для оценки возможностей расселения *L. pulmonaria* в исследуемых древостоях в течение 100 лет на каждом шаге моделирования для каждого потенциального форофита рассчитывалось расстояние до ближайшего соседнего потенциального форофита, а далее для древостоя в целом — среднее расстояние для всех пар потенциальных форофитов и его стандартное отклонение. Затем полученные результаты соотносили с литературными оценками дальности распространения диаспор.

Верификация модели EFIMOD для района исследований. Независимая верификация модели EFIMOD проводилась ранее для разных климатических и эдафических условий (Шанин и др.,

Таблица 1. Характеристика соответствия между экспериментальными данными и результатами работы модели

Источник данных	Оценки для средней высоты дерева		Оценки для среднего диаметра ствола на уровне груди	
	s	R^2	s	R^2
Осина				
1	1.084	0.999	1.096	0.995
2	1.008	0.998	1.034	0.995
3	1.107	0.995	1.060	0.990
4	1.141	0.998	1.110	0.994
5	1.001	0.997	0.955	0.984
6	0.957	0.999	0.835	0.999
7	0.931	0.999	0.965	0.993
8	0.912	0.998	0.917	0.982
9	0.962	0.979	0.942	0.979
Ель				
7	1.036	0.998	0.957	0.995
8	1.055	0.999	1.007	0.997
9	1.028	0.953	1.107	0.963

Примечание. Источники данных: 1 – Московская область, осинник кисличный, I класс бонитета (Михайлов, 1968); 2 – Московская область, осинник снытево-хвощевый, II класс бонитета (Михайлов, 1968); 3 – Московская область, осино-липняк осоковый, I класс бонитета (Михайлов, 1968); 4 – Московская область, осинник майниково-черничный, I класс бонитета (Михайлов, 1968); 5 – Ярославская область, осинник снытевый, I–II классы бонитета (Рождественский, 1982); 6 – Вологодская область, осинники, III класс бонитета (Основные ..., 1974); 7 – региональные таблицы хода роста нормальных древостоев, центр Европейской части РФ, II класс бонитета (Швиденко и др., 2008); 8 – региональные таблицы хода роста нормальных древостоев, центр Европейской части РФ (Усольцев, 2002), II класс бонитета; 9 – материалы лесоустройства.

2010; Shanin et al., 2011). Для исследованных пробных площадей верификация модели выполнена по материалам лесоустройства 1997 г. для Мантуровского лесничества (географически наиболее близкого к изучаемой территории из доступных данных), региональным таблицам хода роста (Усольцев, 2002; Швиденко и др., 2008) и доступным литературным данным о таксационных характеристиках осиновых древостоев разных возрастов, полученным для близлежащих регионов (Михайлов, 1968; Основные ..., 1974; Рождественский, 1982). На основе этих материалов построены точечные диаграммы, иллюстрирующие зависимости высоты и диаметра деревьев, а также плотности древостоя, от возраста. Для осины были получены сведения по 10372 деревьям, для ели – по 8275 деревьям. Далее проводился имитационный эксперимент с использованием метода Монте-Карло (Komarov et al., 2003) для оценки эффекта неопределенности входных параметров модели, с 20%-м варьированием начальных параметров по запасам органического вещества в генетических горизонтах почвы (модель равномерного распределения). Начальные данные по пулам органического вещества почвы выбирались с учетом типа лесорастительных условий на участке (Честных, Замолотчиков, 2004), заданного в данных лесоустройства, начальные данные по древостою – из региональных таблиц хода роста

для соответствующей породы и класса бонитета (Швиденко и др., 2008).

Верификация модели в части изменения средней высоты и диаметра осины и ели проводилась по методике, изложенной Ribeiro с соавт. (2008). Значения среднего диаметра и высоты для деревьев определенного возраста, рассчитанные с помощью модели, соотносили с таблицами хода роста. Для этого были построены диаграммы рассеяния, в которых каждая точка соответствовала средней высоте или диаметру древостоя (рис. 1). Все точки аппроксимировались прямой вида $y = x$. Для оценки соответствия между результатами моделирования и экспериментальными данными использовались коэффициент детерминации R^2 и коэффициент s , характеризующий наклон прямой (табл. 1).

Из результатов верификации следует, что модель EFIMOD дает результаты, вполне удовлетворительно соответствующие экспериментальным данным (как таблицам хода роста, так и материалам таксационных описаний).

Исходные данные для моделирования. В качестве начальных данных в имитационных экспериментах использованы полевые описания структуры древостоев в местах обитания *L. pulmonaria*, выполненные на северо-востоке Костромской области в заповеднике “Кологривский лес”,

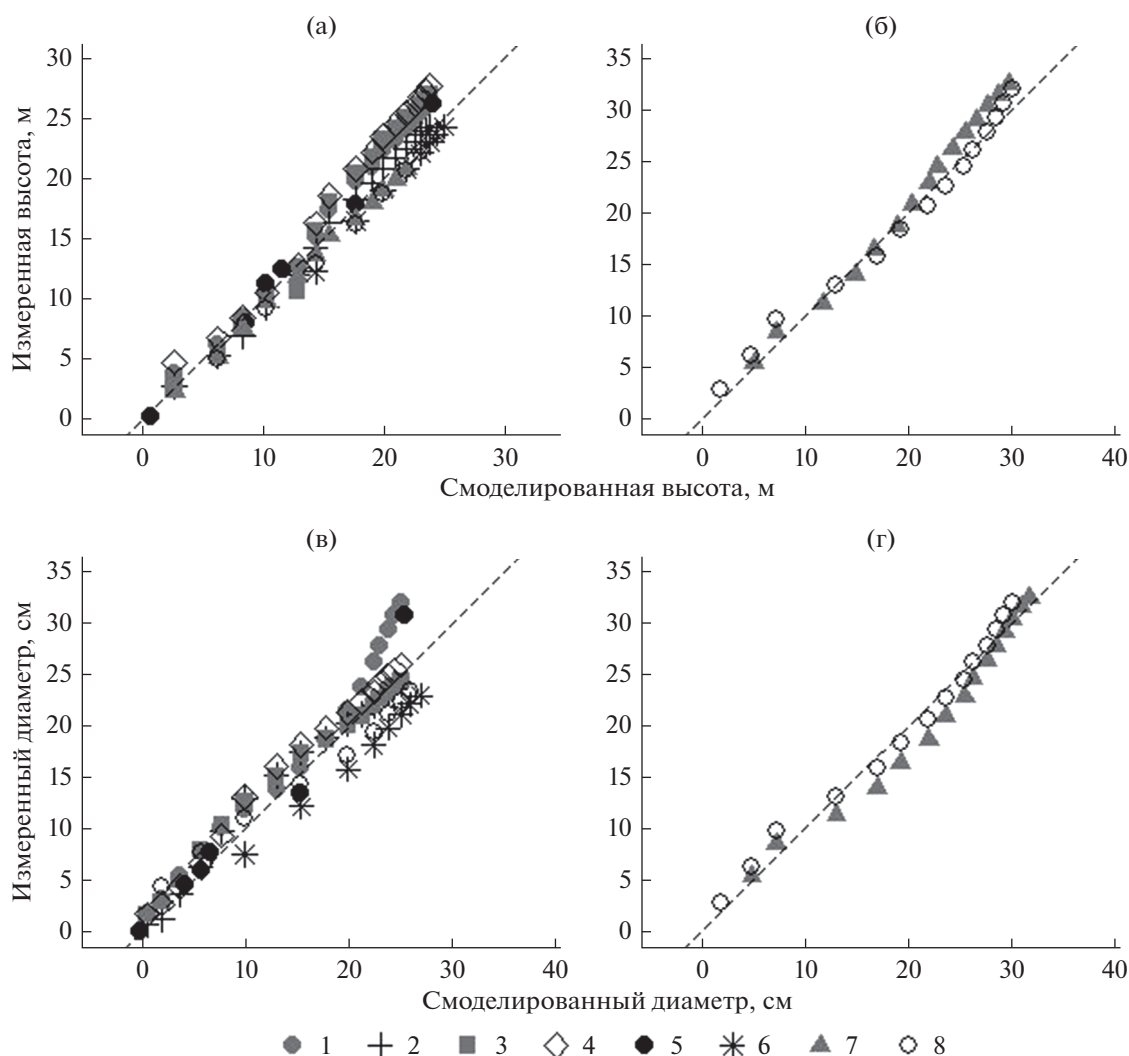


Рис. 1. Сравнение смоделированных данных по высоте и диаметру с экспериментальными данными. (а, в) – осина, (б, г) – ель. Пунктирная линия – график функции вида $y = x$. 1–8 – см. табл. 1.

в районе кордона Сеха. Интенсивное лесопользование велось на этой территории с первой половины прошлого века и вплоть до создания заповедника в 2006 г. (Хорошев и др., 2013). В настоящее время в лесном покрове преобладают средневозрастные и молодые березняки с небольшими фрагментами осиновых и еловых лесов, что, в целом, типично для северо-востока Костромской области. В древостоях с доминированием осины и ели было заложено 6 пробных площадей (пр. пл.) размером 20×20 м. На пробных площадях описаны таксационные характеристики древостоев (табл. 2) и демографическая структура популяций деревьев, учтено число заселенных *L. pulmonaria* деревьев.

Описание имитационных сценариев. Рассматривалось три имитационных сценария, которые описывают существующие в регионе или предлагаемые к использованию методы сохранения по-

пуляций лобарии легочной при рубках леса. Сценарии разработаны на основе нормативных документов о ведении лесного хозяйства с учетом особенностей лесозаготовок в Костромской области (Приказ ..., 2012; Лесной ..., 2014; Приказ ..., 2015; Приказ ..., 2016). Площадь имитируемого участка – 1 га.

Сценарий 1 имитирует методику сохранения *L. pulmonaria*, предполагающую полный запрет лесопользования. Такой сценарий возможен в случае заповедания территории или при выделении и сохранении на лесосеках особо защитных участков (ОЗУ). В имитационном эксперименте моделируется развитие древостоя без внешних воздействий. Возобновление имитируется из расчета 200 шт. га⁻¹ 1 раз в 10 лет, состав возобновления (9Е1Ос для ельников и 7Е3Ос – для осинников) определен по данным демографических опи-

Таблица 2. Характеристики древостоев на исследованных пробных площадях

Пробная площадь	Тип леса*	Порода	Ярус	Возраст, лет	Число деревьев на пробной площади	Диаметр ствола на высоте груди, см	Высота, м	Число деревьев с <i>L. pulmonaria</i> на пробной площади
1	Осинник высоко-котравный	Ель	А	90	2	29.5	28	4
		Осина	А	110	13	35.1	34	
		Ель	В	75	4	19.5	20	
		Осина	В	40	1	20.0	22	
2	Осинник высоко-котравный	Ель	А	95	3	28.7	33	3
		Осина	А	90	15	37.3	36	
		Ель	В	60	7	19.4	23	
3	Осинник боре-ально-кустар-ничковый	Береза	А	55	1	16.0	23	17
		Ель	А	75	5	24.2	26	
		Осина	А	70	22	28.9	32	
		Ель	В	50	7	14.6	18	
4	Осинник боре-ально-мелко-травный	Береза	А	60	11	20.7	30	3
		Ель	А	60	3	23.3	28	
		Осина	А	60	8	32.8	28	
		Сосна	А	90	1	45.0	31	
		Береза	В	60	2	15.5	23	
		Ель	В	50	22	14.0	17	
5	Ельник высоко-котравный	Ель	А	90	22	24.5	28	1
		Осина	А	60	2	49.5	33	
		Ель	В	40	3	15.0	17	
6	Ельник боре-ально-мелко-травный	Ель	А	65	26	22.2	26	2
		Осина	А	75	3	28.3	30	
		Ель	В	40	5	15.8	23	

*Выделено по (Заугольнова, Морозова, 2006).

саний популяций деревьев на пробной площади, высота и возраст подроста определены на основе полевых данных и экспертных оценок.

Сценарии 2 и 3 описывают методику, которая используется при лесозаготовках в Костромской области и заключается в сохранении при рубке всех деревьев, заселенных лобарией легочной.

Сценарий 2 имитирует сплошные рубки с сохранением всех заселенных *L. pulmonaria* деревьев. Рубки производятся при достижении насаждением возраста рубки (для еловых насаждений – более 81 г., для осиновых – более 41 г.) (Приказ ..., 2015). При этом в рубку назначаются все деревья с диаметром выше отпускного (для Костромской области – более 8 см). В ходе рубки сохраняется 30% подроста и 10% лучших деревьев ели. Искусственное лесовосстановление осуществляется на следующий год после рубки. Густота посадки семян ели определяется в соответствии с принятыми нормативами для данных лесорастительных условий (Приказ ..., 2016) и составляет 3000 шт га⁻¹ (междурядья 3 м, расстояние

между растениями в ряду – 1 м, средняя высота составляет 0.5 м (стандартное отклонение – 0.2 м, средний диаметр ствола у корневой шейки – 0.6 см (стандартное отклонение – 0.3 см). Наряду с искусственным, имитируется естественное возобновление, аналогично предыдущему сценарию, но с увеличенной долей осины на свежих вырубках (5Е5Ос в первые 10 лет после сплошной рубки).

Первая рубка ухода (осветление) проводится при возрасте древостоя 5 лет, при этом удаляются 50% деревьев нецелевых пород верховым методом (в рубку назначаются наиболее крупные деревья). Рубка не производится, если запас древостоя составляет менее 7 м³ га⁻¹. Прочистка осуществляется при возрасте древостоя 10 лет, при этом удаляются 30% деревьев целевой породы низовым методом (в рубку назначаются отстающие в росте деревья) и 30% деревьев нецелевых пород верховым методом. Рубка не производится, если запас древостоя составляет менее 7 м³ га⁻¹. Первое прореживание производится при возрасте древостоя 25 лет. Если сумма площадей сечений достигла

15 м² га⁻¹, вырубается 30% деревьев целевой породы низовым методом. Также вырубается верховым методом 60% деревьев нецелевых пород. Рубка не проводится, если запас древостоя составляет менее 35 м³ га⁻¹. Второе прореживание осуществляется при возрасте древостоя 50 лет, при этом целевая порода рубится до достижения суммы площадей сечений 20 м² га⁻¹. Нецелевые породы рубятся низовым методом с интенсивностью 50% от суммы площадей сечений. Рубка не производится, если запас древостоя составляет менее 115 м³ га⁻¹.

Сценарий 3 имитирует добровольно-выборочные рубки с сохранением всех деревьев, заселенных лобарией легочной. В каждый прием рубки равномерно по площади изымаются в первую очередь перестойные, ослабленные и отставшие в росте деревья, а также некоторое число спелых деревьев ели, березы и осины, не заселенной *L. pulmonaria*. Интенсивность и оборот рубки определяется, исходя из нижних пороговых значений относительной полноты насаждения после рубки. Для всех пробных площадей принято единое значение (0.6), ниже которого относительная полнота древостоя в ходе рубки не снижалась. Объем вырубаемой древесины определяется путем сравнения фактических значений абсолютной и относительной полнот с модельными, приведенными в таблицах хода роста (Швиденко и др., 2008). Состав возобновления аналогичен сценарию 1, но в первые 10 лет после рубки доля осины увеличена (5Е5Ос).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Динамика таксационных показателей древостоев. Динамика суммы площадей сечений деревьев разных пород на пробных площадях в ходе имитационных экспериментов представлена на рис. 2. Результаты показывают сходные тенденции в осиновых лесах: при всех сценариях происходит уменьшение доли участия осины и увеличение доли ели. При этом в наиболее старовозрастных (на момент проведения полевых исследований) осинниках на пр. пл. 1 и пр. пл. 2 в сценарии без рубок к концу имитационного эксперимента осина практически полностью вытесняется елью. Такие изменения закономерны и объясняются особенностями сукцессионной динамики древостоев. Наибольшее участие осины в древостое зафиксировано на пр. пл. 3 во всех сценариях. По всей видимости, такой результат объясняется тем, что на этой пробной площади на момент проведения полевых исследований число стволов осины было наибольшим среди исследованных объектов. Также отметим, что в осиновых лесах (за исключением осинника на пр. пл. 3) в сценариях с рубками участие осины было выше по

сравнению со сценарием естественного развития древостоя. Это связано с тем, что рубки создают разрывы в пологе леса, в которых успешно возобновляется светолюбивая осина.

В ельниках на момент проведения исследований число осин в древостое было низким, но во всех сценариях осина сохранялась в древостое до конца имитационного эксперимента. Наибольшее участие осины в ельниках отмечено в сценарии со сплошными рубками, что связано с ее интенсивным возобновлением на свежих вырубках. В сценарии с выборочными рубками сумма площадей сечений осины снижалась через 10–15 лет после начала моделирования и оставалась стабильно низкой до окончания имитационного эксперимента.

В целом результаты моделирования показывают, что длительное существование осиновых лесов невозможно как при естественном развитии древостоев, так и при проведении рубок. Для оценки возможностей длительного поддержания *L. pulmonaria* в имитируемых древостоях далее проанализирована динамика численности единственного потенциального форофита исследуемого лишайника в рассматриваемых типах леса — осины и среднего расстояния между деревьями.

Динамика численности потенциальных форофитов. Как было описано выше, в условиях региона исследования лобария легочная способна поселяться только на деревьях лиственных пород, достигших определенного возраста. В данной работе пригодными для заселения *L. pulmonaria* считали все деревья осины старше 40 лет. Анализ динамики численности потенциальных форофитов показал, что во всех имитационных сценариях их число значительно уменьшается (табл. 3, рис. 3). При этом наиболее существенные изменения (вплоть до полного исчезновения пригодных для заселения осин) происходят в наиболее старовозрастных осинниках в сценарии без рубок. В более молодых осиновых лесах при этом сценарии сохраняется значительно больше потенциальных форофитов. Больше всего пригодных для заселения деревьев в осиновых лесах отмечено в сценарии с выборочными рубками. Число потенциальных форофитов в сценарии со сплошными рубками во всех осиновых лесах лишь немного превышало значения, полученные в сценарии без рубок.

В ельниках численность потенциальных форофитов изменялась не так существенно по сравнению с осиновыми лесами, при том, что число осин в этих лесах изначально было невелико. Численность осин оставалась стабильно низкой в течение всего имитационного эксперимента в сценариях без рубок и с выборочными рубками; небольшой пик численности в сценарии со сплошными рубками вызван достижением воз-

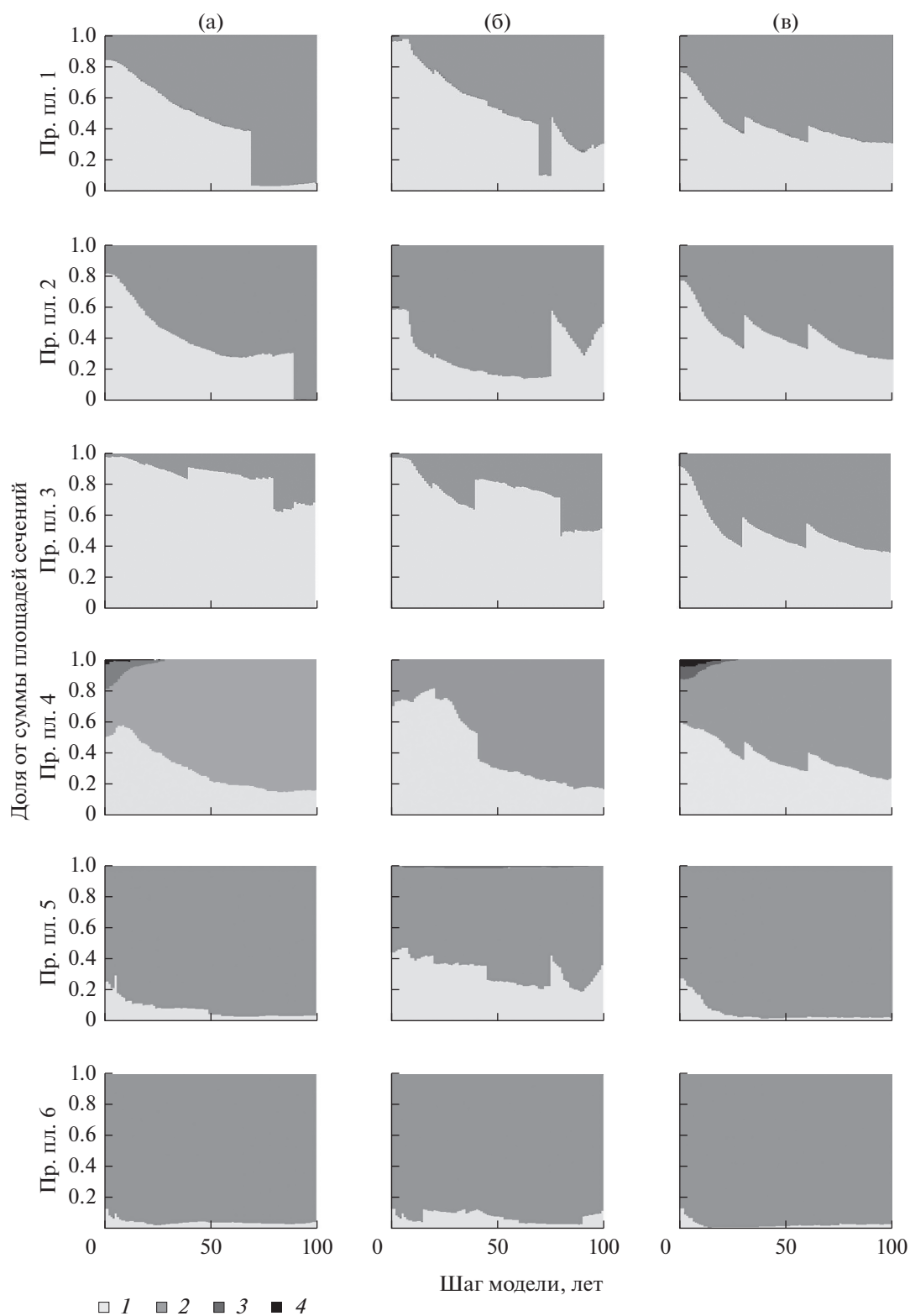


Рис. 2. Динамика суммы площадей сечений в имитационных экспериментах по сценариям 1 (а), 2 (б) и 3 (в). Описание имитационных сценариев см. в тексте. Данные представлены для деревьев с диаметром ствола более 8 см, 1 – осина, 2 – ель, 3 – береза, 4 – сосна.

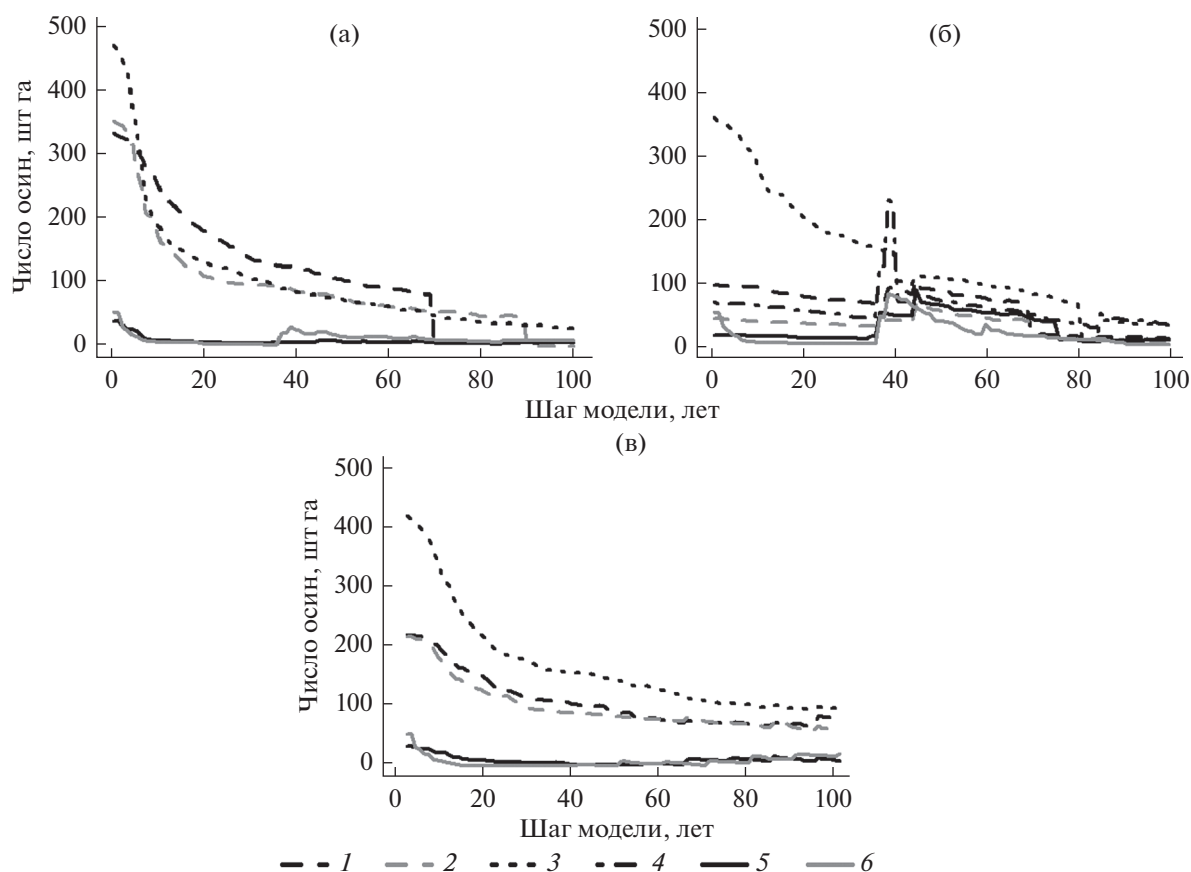


Рис. 3. Динамика численности потенциальных форофитов *L. pulmonaria* на пробных площадях в ходе имитационных экспериментов по сценариям 1 (а), 2 (б) и 3 (в). Описание имитационных см. сценариев в тексте. 1–6 – пробные площади 1–6.

раста сорока лет осинами, массово возобновившимися после сплошной рубки.

По всей видимости, наблюдаемое уменьшение числа пригодных для заселения деревьев приведет к уменьшению численности *L. pulmonaria*. Очевидно, что в этом случае наиболее перспективными для сохранения являются лесные участки с

большим числом заселенных лобарией легочной деревьев. Также важно отметить, что в исследованных лесах в районе кордона Сеха *L. pulmonaria* чаще всего встречалась на стволах осины, но спорадически была отмечена также на рябине (*Sorbus aucuparia* L.) и ольхе серой (*Alnus incana* (L.) Moench) (Иванова, 2015). Рябина присутствовала на

Таблица 3. Число потенциальных форофитов *L. pulmonaria* на начало и окончание имитационных экспериментов при разных сценариях моделирования

Пробная площадь	Число потенциальных форофитов при инициализации модели, шт. га ⁻¹	Число потенциальных форофитов на 100-м шаге модели, шт. га ⁻¹		
		сценарий 1 (без рубок)	сценарий 2 (со сплошными рубками)	сценарий 3 (с выборочными рубками)
1	336	7 (–97.9%)	12 (–96.4%)	78 (–76.8%)
2	355	0 (–100%)	10 (–96.6%)	62 (–82.5%)
3	474	29 (–93.9%)	35 (–92.6%)	96 (–79.7%)
4	198	21 (–89.4%)	34 (–89.4%)	48 (–75.8%)
5	39	6 (–84.6%)	11 (–71.8%)	10 (–74.4%)
6	54	9 (–83.3%)	3 (–94.4%)	22 (–59.3%)

Примечание. В скобках указан процент изменения числа осин по сравнению с исходными данными.

всех исследованных нами пробных площадях, но в текущей версии модели EFIMOD динамика ее популяций не учитывается, и ее параметризация требует дополнительных исследований. В то же время, в старовозрастных хвойно-широколиственных лесах “ядра” заповедника рябина является наиболее распространенным форофитом лобарии легочной (Иванова, 2015), т.е. потенциально может быть важным субстратом и в рассматриваемых сообществах.

Пространственное расположение потенциальных форофитов. Полученные в ходе имитационных экспериментов данные также позволяют оценить, как изменяется расстояние между соседними потенциальными форофитами в ходе моделирования. Этот показатель определяет возможности успешного расселения *L. pulmonaria* на соседние деревья и позволяет уточнить результаты, полученные на предыдущем этапе. На момент полевых исследований талломы с плодовыми телами, т.е. размножающиеся половым путем, были обнаружены только на одном дереве. С учетом ранее полученных нами данных о крайне низкой встречаемости фертильных талломов в одновозрастных осиновых и еловых лесах (Иванова, Терентьева, 2017), принято допущение, что все талломы в ближайшие 100 лет будут размножаться исключительно вегетативно, максимальное расстояние распространения вегетативных зачатков принято за 35 м (Ockinger et al., 2005; Juriado et al., 2011).

Результаты этого анализа (рис. 4) показали, что, несмотря на уменьшение числа пригодных для заселения деревьев практически во всех исследованных осинниках, расстояние между соседними потенциальными форофитами не превышало критических значений, т.е. расселение лобарии легочной потенциально возможно в течение всего периода моделирования. Важно, что в сценарии без рубок в старом осиннике на пр. пл. 1 после 76-го шага эксперимента расстояния между соседними потенциальными форофитами были близки к критическим, а в старом осиннике на пр. пл. 2 осина полностью выпала из состава древостоя в конце имитационного эксперимента. В более молодых осиновых лесах (пр. пл. 3 и 4) расстояния между соседними потенциальными форофитами не превышали критических значений.

В сценарии со сплошными рубками расстояния между соседними потенциальными форофитами также не превышали критических значений во всех осиновых лесах, однако на основе только этих данных сложно сделать вывод о возможности длительного самоподдержания *L. pulmonaria*. Очевидно, что на сплошных вырубках по сравнению с лесом резко изменяются микроклиматические условия: увеличивается освещенность и уменьшается влажность воздуха, что, по всей видимости, неблагоприятно для этого вида лишай-

ника. Традиционно *L. pulmonaria* считается видом, крайне чувствительным к этим факторам, не способным выживать при высокой освещенности и низкой влажности воздуха (Gauslaa, Solhaug, 1996). В то же время в полевых экспериментах, проведенных в Швейцарии, показано, что, хотя лобария легочная предпочитает затененные условия, но способна выживать и в открытых местообитаниях (Pannewitz et al., 2003). Эти результаты подтверждаются нашими полевыми наблюдениями и данными других исследователей (Кравченко, Фадеева, 2008). Предположительно смертность талломов на открытых участках увеличивается, но работы, содержащие численные оценки этих параметров, нам неизвестны.

Наименьшие расстояния между соседними потенциальными форофитами в осиновых лесах были отмечены в сценарии с выборочными рубками. Учитывая, что именно в этом сценарии сохраняется наибольшее число пригодных для заселения деревьев, а микроклиматические условия, по всей видимости, изменяются не столь значительно, как при сплошных рубках, можно предположить, что такой сценарий ведения лесного хозяйства наиболее целесообразен для длительного поддержания лобарии легочной в осиновых лесах.

В ельниках расстояния между соседними потенциальными форофитами во всех имитационных сценариях были выше по сравнению с осиновыми лесами. В сценарии без рубок эти расстояния достигали критических значений в последней трети на пр. пл. 5 и первой трети на пр. пл. 6 моделируемого периода, а в сценарии с выборочными рубками на пр. пл. 6 — в середине имитационного эксперимента. Учитывая, что на момент проведения полевых исследований число заселенных деревьев было низким, мы предполагаем, что длительное существование *L. pulmonaria* в монодоминантных еловых насаждениях маловероятно.

Таким образом, при выборе лесохозяйственных мероприятий для сохранения *L. pulmonaria* в каждом конкретном случае важно учитывать число заселенных этим лишайником деревьев, возраст и состав древостоя. Наиболее приоритетными для сохранения должны выступать участки осиновых лесов с большим числом заселенных *L. pulmonaria* деревьев, которые также являются источниками диаспор для заселения соседних территорий. При этом выделение ОЗУ в старых (возрастом около 100 лет) монодоминантных осинниках, по всей видимости, малоэффективно. Наибольшее возможное число потенциальных форофитов в таких лесах сохраняется при режиме лесопользования с выборочными рубками. Отметим, что использование выборочных рубок для имитации естественной динамики древостоев с целью сохранения популяций редких видов и поддержания лесного биоразнообразия обсуждалось в связи с

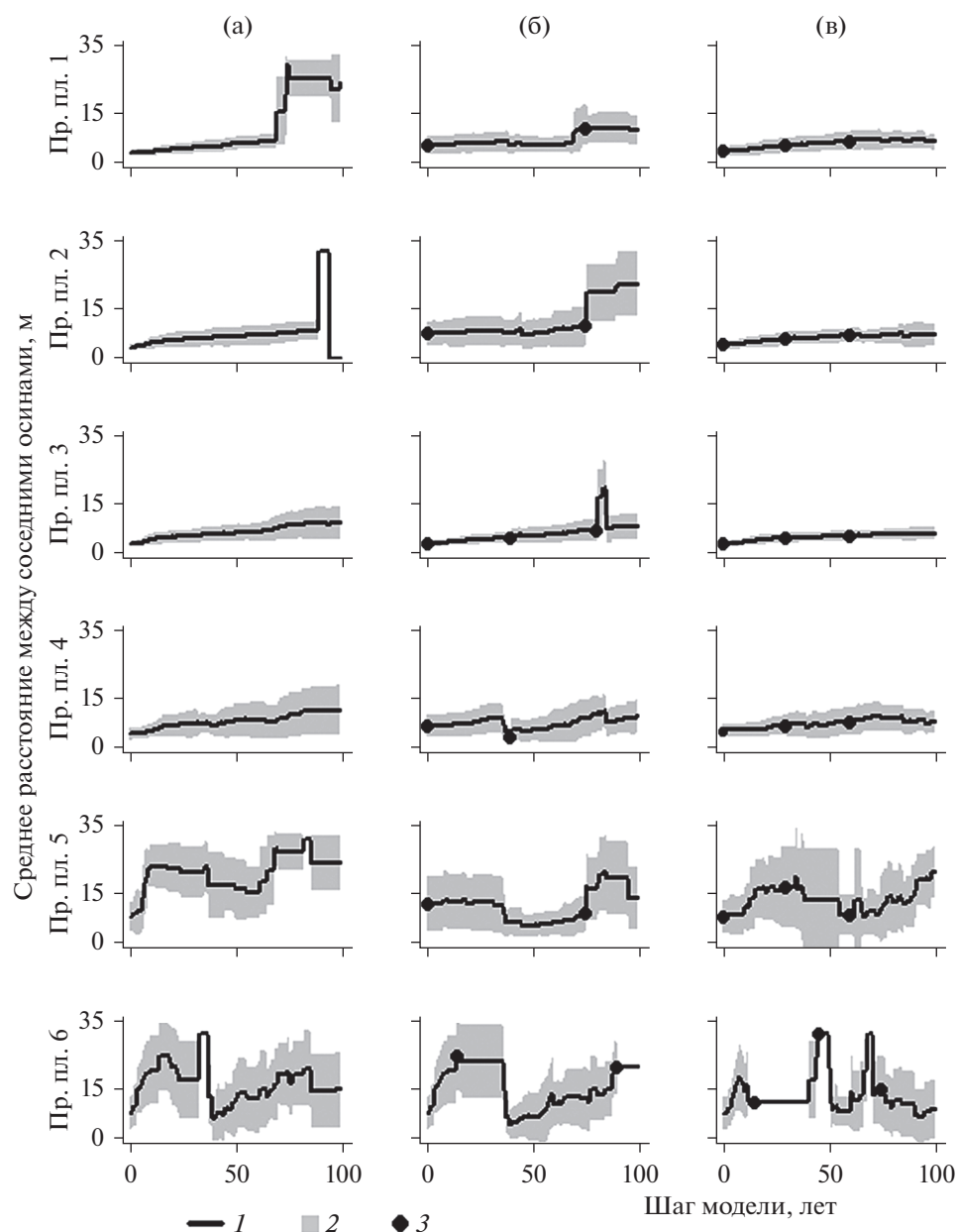


Рис. 4. Изменение расстояний между соседними потенциальными форофитами в имитационных экспериментах по сценариям 1 (а), 2 (б) и 3 (в). Описания имитационных сценариев см. в тексте. 1 – средние, 2 – стандартные отклонения, 3 – рубки.

развитием в России системы добровольной лесной сертификации (Кутепов и др., 2006), но для разработки практических рекомендаций на основе этого подхода необходимы дополнительные исследования.

В целом полученные в имитационных экспериментах результаты показывают низкую эффективность существующих методик сохранения лобарии легочной в одновозрастных монодоминантных древостоях. В то же время результаты наших полевых исследований в разновозрастных хвойно-широколиственных лесах “ядра” запо-

ведника “Кологривский лес” свидетельствуют об устойчивом состоянии популяций лобарии легочной на данном участке. *L. pulmonaria* широко распространена в преобладающих в “ядре” еловых и липовых лесах, “окнах” в пологе леса, а также в березняках и встречается на форофитах семи видов. Колонизация новых деревьев происходит более успешно, чем в лесах с небольшой давностью антропогенных воздействий; чаще встречаются фертильные талломы (Иванова, 2015; Иванова, Терентьева, 2017). По всей видимости, ключевую роль в самоподдержании лобарии легочной

играет гар-динамика (Восточноевропейские ..., 2004), благодаря которой формируется пространственная мозаика, состоящая из разновозрастных древесных парцелл и ветровально-почвенных комплексов. В результате в древостое постоянно присутствуют потенциальные форофиты, доступные для заселения *L. pulmonaria*. К сожалению, текущая версия системы моделей EFIMOD не может учесть подобную неоднородность лесного покрова, поэтому модельная оценка для лесов “ядра” заповедника является предметом будущих исследований. Также отметим, что индивидуально-ориентированные модели, воспроизводящие рост и развитие каждого отдельного дерева с точным учетом их положения в пространстве и обладающие возможностью к имитации гар-динамики, чрезвычайно редки (Seidl et al., 2005; Courbaud et al., 2015) и за еще более редким исключением (Chumachenko et al., 2003) не параметризованы для основных лесобразующих пород региона исследования.

Заключение. Проведенное исследование позволило оценить эффективность методов, применяемых для сохранения лишайника лобарии легочной при рубках леса на основе модельных данных популяционной динамики ее форофитов. С помощью имитационных экспериментов в системе моделей EFIMOD выполнена оценка динамики древостоев в наиболее распространенных местах обитания *L. pulmonaria* в Костромской области (одновозрастных осиновых и еловых лесах) за столетний период. Результаты моделирования свидетельствуют о недостаточной эффективности существующих методов сохранения *L. pulmonaria*. В имитационных экспериментах число потенциальных форофитов существенно уменьшалось как при естественном развитии монодоминантных древостоев, так и при рубках, что должно привести к сокращению численности лобарии легочной. Из рассмотренных сценариев наиболее благоприятным для поддержания популяций *L. pulmonaria* в одновозрастных осинниках был сценарий лесопользования с выборочными рубками. Такой режим ведения лесного хозяйства позволяет поддерживать относительно высокую плотность популяции потенциальных форофитов и сохранить пригодные для *L. pulmonaria* микроклиматические условия, однако и этот сценарий не гарантирует долговременное существование популяции лобарии легочной.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Баталов А.Е., Корепанов В.И., Кочерина Е.В., Пучнина Л.В., Рай Е.А., Рыков А.М., Рыкова С.Ю., Торхов С.В., Чуракова Е.Ю. Редкие виды растений, животных и грибов лесных экосистем Архангельской области и рекомендации по их охране М.: Всемирный фонд дикой природы (WWF), 2005. 96 с.

Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность: в 2 кн. / Отв. ред. О.В. Смирнова. М.: Наука, 2004. Кн. 1. 479 с.

Заугольнова Л.Б., Морозова О.В. Типология и классификация лесов Европейской России: методические подходы и возможности их реализации // Лесоведение. 2006. № 1. С. 34–48.

Иванова Н.В. Лимитирующие факторы распространения редкого лишайника *Lobaria pulmonaria* (на примере лесов заповедника “Кологривский лес”) // Известия РАН. Серия биологическая. 2015. № 2. С. 187–196.

Иванова Н.В., Терентьева Е.В. Состояние популяций охраняемого лишайника *Lobaria pulmonaria* в заповеднике “Кологривский лес” (Костромская область) // Вестник Томского гос. университета. Биология. 2017. № 38. С. 149–168.

<https://doi.org/10.17223/19988591/38/9>

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 НЦ РАН. 2012. Т. 14. № 1(5). С. 1239–1243.

Кравченко А.В., Фадеева М.А. Распространение и состояние лобарии легочной (*Lobaria pulmonaria*) на юго-востоке Фенноскандии // Матер. междунар. совещан. “Лишайники бореальных лесов” и 4-я российская полевая лихенологическая школа (г. Сыктывкар, 26 мая–1 июня 2008 г.). Сыктывкар: Парус, 2008. С. 60–73.

Кутепов Д.Ж., Мариев А.Н., Михеев Р.В., Порошин Е.А. Рекомендации по проведению рубок главного пользования с сохранением экологических свойств леса в участках малонарушенных (девственных) лесов на территории Республики Коми. 2006. URL: http://hcvf.ru/pub_doc/recomendacii_rubki_dl.pdf (дата обращения 27.06.2018).

Лесной план Костромской области (утвержден постановлением Губернатора Костромской области № 101 от 4.06.2014 г.). URL: <http://dlh44.ru/Zakonodatelstvo/lesplan/index.aspx> (дата обращения 15.01.2018).

Михайлов Л.Е. Осинники Московской области и пути их улучшения: Автореф. дис. ... канд. с-х наук (специальность № 562). М: ТСХА им. К.А. Тимирязева, 1968. 16 с.

Немчинова А.В., Иванова Н.В. Тенденции распространения *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. в лесах Костромской области // Изучение грибов в биогеоценозах: Сб. матер. V Междунар. конф. (г. Пермь, 7–13 сентября 2009 г.). Пермь: Пермский гос. университет, 2009. С. 317–321.

Немчинова А.В., Хорошев А.В., Зайцев В.А., Савельева П.В., Смирнова М.В., Иванова Н.В., Грозовский С.А. Перечень ключевых биотопов и элементов биоразнообразия, предлагаемых для сохранения при лесозаготовках на лесных территориях Костромской области // Естественное знание в регионах: проблемы, поиски, решения: Матер. междунар. науч. конф. “Регионы в условиях неустойчивого развития”: в 2 т. (гг. Кострома, Шарья, 1–3 ноября 2012 г.). Кострома: Костромской гос. университет им. Н.А. Некрасова, 2012. Т. 1. С. 199–205.

Основные положения организации и развития лесного хозяйства Вологодской области. Вологда: Леспроект, 1974. 227 с.

Приказ Министерства природных ресурсов и экологии Российской Федерации от 29.06.2016 № 375 “Об утверждении Правил лесовосстановления” // Российская газета. 2016. 17 ноября. № 7129.

- Приказ Рослесхоза от 09.04.2015 № 105 “Об установлении возрастов рубок”. URL: <http://www.rosleshoz.gov.ru/docs/leshoz/333> (дата обращения 15.01.2018).
- Приказ Рослесхоза от 01.08.2011 № 337 “Об утверждении Правил заготовки древесины” // Российская газета. 2012. 20 января. № 5676.
- Пыстина Т.Н., Семенова Н.А. Экологические особенности лишайника *Lobaria pulmonaria* (Lobariaceae) в Республике Коми // Ботан. журнал. 2009. Т. 94. № 1. С. 48–58.
- Рай Е.А., Бурова Н.В., Рыкова С.Ю., Слаников С.И., Торхов С.В., Рыков А.М., Пучнина Л.В., Чуракова Е.Ю., Корепанов В.И. Методические рекомендации по сохранению биоразнообразия при заготовке древесины в Архангельской области. Архангельск: Всемирный фонд дикой природы (WWF), 2013. 63 с.
- Рай Е.А., Торхов С.В., Бурова Н.В., Рыкова С.Ю., Амосов П.Н., Корепанов В.И., Рыков А.М., Пучнина Л.В., Чуракова Е.Ю. Ключевые биотопы лесных экосистем Архангельской области и рекомендации по их охране. Архангельск: Всемирный фонд дикой природы (WWF), 2008. 30 с.
- Рожественский С.Г. Масса и годичная продукция надземной части осиновых фитоценозов Большесельского района Ярославской области // Биологическая продуктивность лесов Поволжья. М.: Наука, 1982. С. 99–109.
- Усольцев В.А. Фитомасса лесов Северной Евразии: нормативы и элементы географии. Екатеринбург: Изд-во УрО РАН, 2002. 762 с.
- Хорошев А.В., Немчинова А.В., Авданин В.О. Ландшафты и экологическая сеть Костромской области. Ландшафтно-географические основы проектирования экологической сети Костромской области. Кострома: Костромской гос. университет им. Н.А. Некрасова, 2013. 428 с.
- Честных О.В., Замолотчиков Д.Г., Уткин А.И. Общие запасы биологического углерода и азота в почвах лесного фонда России // Лесоведение. 2004. № 4. С. 30–42.
- Шанин В.Н., Михайлов А.В., Быховец С.С., Комаров А.С. Глобальные изменения климата и баланс углерода в лесных экосистемах бореальной зоны: имитационное моделирование как инструмент прогноза // Известия РАН. Серия биологическая. 2010. № 6. С. 719–730.
- Швиденко А.З., Щепаченко Д.Г., Нильссон С., Булуй Ю.И. Таблицы и модели роста и продуктивности основных лесобразующих пород Северной Евразии (нормативно-справочные материалы). М.: Федеральное агентство лесного хозяйства, 2008. 886 с.
- Bykhovets S.S., Komarov A.S. A simple statistical model of soil climate with a monthly step // Eurasian Soil Science. 2002. V. 35. № 4. P. 392–400.
- Chertov O.G., Komarov A.S., Nadporozhskaya M.A., Bykhovets S.S., Zudin S.L. ROMUL – a model of forest soil organic matter dynamics as a substantial tool for forest ecosystem modeling // Ecological Modelling. 2001. V. 138. P. 289–308.
[https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(00\)00409-9](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(00)00409-9)
- Chumachenko S.I., Korotkov V.N., Palenova M.M., Politov D.V. Simulation modelling of long-term stand dynamics at different scenarios of forest management for coniferous–broad-leaved forests // Ecological Modelling. 2003. V. 170. P. 345–361.
[https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(03\)00238-2](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(03)00238-2)
- Courbaud B., Lafond V., Lagarrigues G., Vieilledent G., Cordonnier T., Jabot F., de Coligny F. Applying ecological model evaluation: Lessons learned with the forest dynamics model Samsara 2 // Ecological Modelling. 2015. V. 314. P. 1–14.
<https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2015.06.039>
- Gauslaa Y., Solhaug K.A. Differences in the susceptibility to light stress between epiphytic lichens of ancient and boreal forest stands // Functional Ecology. 1996. V. 10. P. 344–354.
- Høistad F., Gjerde I. *Lobaria pulmonaria* can produce mature ascospores at an age of less than 15 years // The Lichenologist. 2011. V. 43(5). P. 495–497.
<https://doi.org/10.1017/S0024282911000429>
- IUCN Standards and Petitions Subcommittee. 2013. Guidelines for Using the IUCN Red List Categories and Criteria. Version 10.1. Prepared by the Standards and Petitions Subcommittee. Downloadable from <http://www.iucnredlist.org/documents/RedListGuidelines.pdf> (дата обращения 15.01.2018).
- Juriado I., Liira J., Csencsics D., Vidmer I., Adolf C., Kohv K., Scheidegger Ch. Dispersal ecology of the endangered woodland lichen *Lobaria pulmonaria* in managed hemiboreal forest // Biodiversity Conservation. 2011. V. 20. P. 1803–1819.
- Komarov A.S., Chertov O.G., Zudin S.L., Nadporozhskaya M.A., Mikhailov A.V., Bykhovets S.S., Zudina E.V., Zoubkova E.V. EFI-MOD 2 – a model of growth and elements cycling of boreal forest ecosystems // Ecological Modelling. 2003. V. 170. P. 373–392.
[https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(03\)00240-0](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(03)00240-0)
- Ockinger E., Niklasson M., Nilsson S.G. Is local distribution of the epiphytic lichen *Lobaria pulmonaria* limited by dispersal capacity or habitat quality // Biodiversity & Conservation. 2005. V. 14. P. 759–773.
- Pannewitz S., Schroeter B., Scheidegger C., Kappen L. Habitat selection and light conditions: a field study with *L. pulmonaria* // Bibliotheca Lichenologica. 2003. V. 86. P. 281–297.
- Piñeiro G., Perelman S., Guerschman J.P., Paruelo J.M. How to evaluate models: observed vs. predicted or predicted vs. observed? // Ecological Modelling. 2008. V. 216. P. 316–322.
- Rubio-Salcedo M., Merinero S., Martínez I. Tree species and microhabitat influence the population structure of the epiphytic lichen *Lobaria pulmonaria* // Fungal Ecology. 2015. V. 18. P. 1–9.
- Scheidegger Ch., Frey B., Walser J.-Cl. Reintroduction and augmentation of populations of the endangered *Lobaria pulmonaria*: methods and concepts // Lobaria lichens as indicators of the primeval forests of the Eastern Carpathians (Darwin International Workshop, Kostrino, Ukraine, 25–30 May 1998). Kostrino: Phytosociocentre, 1998. P. 33–52.
- Seidl R., Lexer M.J., Jäger D., Hönninger K. Evaluating the accuracy and generality of a hybrid forest patch model // Tree Physiology. 2005. V. 25. P. 939–951.
- Shanin V.N., Komarov A.S., Mikhailov A.V., Bykhovets S.S. Modelling carbon and nitrogen dynamics in forest ecosystems of Central Russia under different climate change scenarios and forest management regimes // Ecological Modelling. 2011. V. 222. P. 2262–2275.
- 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. V. 8. P. 2049–2059.

Model Assessment of *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. Preservation Methods during Forest Cuts in Kostroma Oblast

N. V. Ivanova^{1,2,*}, V. N. Shanin^{1,3,4}, M. P. Shashkov^{1,3}, and I. N. Petukhov⁵

¹*Institute of Mathematical Problems of Biology RAS – the Branch of Keldysh Institute of Applied Mathematics of Russian Academy of Sciences, Professor Vitkevich St. 1, 142290, Pushchino, Moscow Region, Russia*

²*Pushchino State Institute of Natural Science, Nauki pr. 3, 142290 Pushchino, Moscow Region, Russia*

³*Institute of Physico-Chemical and Biological Problems in Soil Science RAS, Institutskaya st. 2, 142290 Pushchino, Moscow Region, Russia*

⁴*Center for Forest Ecology and Productivity RAS, Profsoyuznaya st. 84/32 bldg. 14, 117997 Moscow, Russian Federation*

⁵*Kostroma State University, Pervogo Maya st. 14, 156000 Kostroma, Kostroma oblast, Russia*

*E-mail: Natalya.dryomys@gmail.com

A comparative effectiveness assessment of conservation methods for a rare epiphytic lichen *Lobaria pulmonaria* during forest cuts was carried out based on prognostic data on its phorophytes population dynamics. EFIMOD model system was used for modeling the spatial dynamics of forest stands. As a result 3 scenarios of forest management were created: without any cuts, with clear cuts and with selective cuts employed, that depict different methods of *L. pulmonaria* preservation, used in forest management in Kostroma oblast. The results of simulation experiments on six plots in aspen and spruce forests of “Kologrivsky Les” natural reserve (Kostroma oblast) suggest that after a period of 100 years the abundance of potential phorophytes of *L. pulmonaria* will significantly decrease in all the forest stands, which may lead to a decrease in lichens abundance as well under any scenario. Analyzing the distance between the potential phorophytes in simulation experiments has shown that the dissemination of *L. pulmonaria* is in theory possible for all the studied aspen forests. A prolonged self-sustained existence of *L. pulmonaria* in spruce forests is, however, unlikely. Aspen forest plots with a high number of trees, colonized by the lichen are of highest priority for its conservation. Maintaining the abundance of *L. pulmonaria* in even-aged monodominant forest stands is impossible

Keywords: *Lobaria pulmonaria*, simulation modeling, EFIMOD, sustainable forest management.

REFERENCES

- Batalov A.E., Korepanov V.I., Kocherina E.V., Puchnina L.V., Rai E.A., Rykov A.M., Rykova S.Yu., Torkhov S.V., Churakova E.Yu., *Redkie vidy rastenii, zhivotnykh i gribov lesnykh ekosistem Arkhangel'skoi oblasti i rekomendatsii po ikh okhrane (Rare species of plants, animals and fungi in forest ecosystems of Arkhangelsk Oblast and recommendations on their conservation)*, M.: Vsemirnyi fond dikoi prirody (WWF), 2005, 96 p.
- Bykhovets S.S., Komarov A.S., A simple statistical model of soil climate with a monthly step, *Eurasian Soil Science*, 2002, Vol. 35, No. 4, pp. 392–400.
- Chertov O.G., Komarov A.S., Nadporozhskaya M., Bykhovets S.S., Zudin S.L., ROMUL – a model of forest soil organic matter dynamics as a substantial tool for forest ecosystem modeling, *Ecological Modelling*, 2001, Vol. 138, No. 1–3, pp. 289–308.
- Chestnykh O.V., Zamolodchikov D.G., Utkin A.I., Obshchie zapasy biologicheskogo ugleroda i azota v pochvakh lesnogo fonda Rossii (Total storages of biogenic carbon and nitrogen in soils of the forest fund of Russia), *Lesovedenie*, 2004, No. 4, pp. 30–42.
- Chumachenko S.I., Korotkov V.N., Palenova M.M., Politov D.V., Simulation modelling of long-term stand dynamics at different scenarios of forest management for coniferous – broad-leaved forests, *Ecological Modeling*, 2003, Vol. 170, No. 2–3, pp. 345–361.
- Courbaud B., Lafond V., Lagarrigues G., Vieilledent G., Cordonnier T., Jabot F., De Coligny F., Applying ecological model evaluation: Lessons learned with the forest dynamics model Samsara 2, *Ecological Modelling*, 2015, Vol. 314, pp. 1–14.
- Gauslaa Y., Solhaug K.A., Differences in the susceptibility to light stress between epiphytic lichens of ancient and boreal forest stands, *Functional Ecology*, 1996, Vol. 10, pp. 344–354.
- 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.
- <http://www.rosleshoz.gov.ru/docs/leshoz/333> (January 15, 2018).
- IUCN Standards and Petitions Subcommittee. Guidelines for Using the IUCN Red List Categories and Criteria. Version 10.1.*, Standards and Petitions Subcommittee, 2013, available at: <http://www.iucnredlist.org/documents/RedList-Guidelines.pdf> (January 15, 2018).
- Ivanova N.V., Khanina L.G., Prognozirovanie mest prisutstviya redkogo lishainika *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. na severo-vostoke Kostromskoi oblasti po geobotanicheskim dannym (Rare lichen *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. habitat suitability prognosis along to geobotanical data in the northeast of Kostroma region), *Izvestiya Samarskogo NTs RAN*, 2012, Vol. 14, No. 1(5), pp. 1239–1243.
- Ivanova N.V., Limitiruyushchie faktory rasprostraneniya redkogo lishainika *Lobaria pulmonaria* (na primere lesov zapovednika “Kologrivskii les”) (Factors limiting distribution of the rare lichen species *Lobaria pulmonaria* (in forests of the Kologriv Forest Nature Reserve)), *Izvestiya RAN. Seriya biologicheskaya*, 2015, No. 2, pp. 187–196.

- Ivanova N.V., Terent'eva E.V., Sostoyanie populyatsii okhranyaemogo lishainika *Lobaria pulmonaria* v zapovednike "Kologrivskii les" (Kostromskaya oblast') (Population status of the protected lichen *Lobaria pulmonaria* in the Kologriv Forest Nature Reserve (Kostroma region)), *Vestnik Tomskogo gos. universiteta. Biologiya*, 2017, No. 38, pp. 149–168.
- Juriado I., Liira J., Csencsics D., Vidmer I., Adolf C., Kohv K., Scheidegger Ch., Dispersal ecology of the endangered woodland lichen *Lobaria pulmonaria* in managed hemiboreal forest, *Biodiversity Conservation*, 2011, Vol. 20, pp. 1803–1819.
- Khoroshev A.V., Nemchinova A.V., Avdanin V.O., *Landshafty i ekologicheskaya set' Kostromskoi oblasti* (Landscapes and ecological network in Kostroma Oblast), Kostroma: Izd-vo KGU, 2013, 426 p.
- Komarov A., Chertov O., Zudin S., Nadporozhskaya M., Mikhailov A., Bykhovets S., Zudina E., Zoubkova E., EFIMOD 2 – a model of growth and cycling of elements in boreal forest ecosystems, *Ecological Modelling*, 2003, Vol. 170, No. 2–3, pp. 373–392.
- Kravchenko A.V., Fadeeva M.A., Rasprostranenie i sostoyanie lobarii legochnoi (*Lobaria pulmonaria*) na yugo-vostoke Fennoskandii (Distribution and condition of *Lobaria pulmonaria* in the south-east of Fennoscandia), *Mater. mezhdunar. soveshchan. "Lishainiki boreal'nykh lesov" i 4-ya rossiiskaya polevaya likhenologicheskaya shkola* (Materials of an international meeting "Lichens of the boreal forests" and the 4th Russian lichenological school), Syktyvkar, May 26–June 1 2008, Syktyvkar: Parus, pp. 60–73.
- Kutepov D.Z., Mariev A.N., Mikheev R.V., Poroshin E.A., Rekomendatsii po provedeniyu rubok glavnogo pol'zovaniya s sokhraneniem ekologicheskikh svoystv lesa v uchastkakh malonarushennykh (devstvennykh) lesov na territorii Respubliki Komi, available at: http://hcvf.ru/pub_doc/recomendacii_rubki_dl.pdf (June 27, 2018).
- Lesnoi plan Kostromskoi oblasti (utverzhen postanovleniem Gubernatora Kostromskoi oblasti № 101 ot 4.06.2014 g.), available at: <http://dlh44.ru/Zakonodatelstvo/lesplan/index.aspx> (January 15, 2018).
- Mikhailov L.E., *Osinniki Moskovskoi oblasti i puti ikh uluchsheniya* (Aspen forests of Moscow Oblast and way to improve them): *Avto-ref. dis. ... kand. s-kh nauk* (Extended abstract of Candidate's of agricult. science thesis), M.: TSKhA im. K.A. Timiryazeva, 1968, 16 p.
- Nemchinova A.V., Ivanova N.V., Tendentsii rasprostraneniya *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. v lesakh Kostromskoi oblasti (The tendencies of *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. distribution in forests of Kostroma Oblast), *Izuchenie gribov v biogeotsenozakh: Sb. mater. V Mezhdunar. konf. (Materials of the 5th International Conf. "Studying the fungi in ecosystems")* (g. Perm', 7–13 sentyabrya 2009 g.), Perm': Permskii gos. universitet.
- Nemchinova A.V., Khoroshev A.V., Zaitsev V.A., Savel'eva P.V., Smirnova M.V., Ivanova N.V., Grozovskii S.A., Perechen' klyuchevykh biotopov i elementov bioraznoobraziya, predlagaemykh dlya sokhraneniya pri lesozagotovkakh na lesnykh territoriyakh Kostromskoi oblasti (A list of key biotopes and biodiversity elements, suggested for conservation during timber harvesting in Kostroma Oblast) *Estestvoznaniye v regionakh: problemy, poiski, resheniya: Mater. mezhdunar. nauch. konf. "Regiony v usloviyakh neustoichivogo razvitiya"* (Materials of the international scientific conf. "Regions under conditions of unsustainable development"): v 2 t., Kostroma: Kostromskoi gos. universitet im. N.A. Nekrasova, Vol. 1, pp. 199–205.
- Ockinger E., Niklasson M., Nilsson S.G., Is local distribution of the epiphytic lichen *Lobaria pulmonaria* limited by dispersal capacity or habitat quality, *Biodiversity & Conservation*, 2005, Vol. 14, pp. 759–773.
- Osnovnye polozheniya organizatsii i razvitiya lesnogo khozyaistva Vologodskoi oblasti* (The main clauses of organization and development of forest economy in Vologda Oblast), Vologda: Lesproekt, 1974, 227 p.
- Pannewitz S., Schroeter B., Scheidegger C., Kappen L., Habitat selection and light conditions: a field study with *L. pulmonaria*, *Bibliotheca Lichenologica*, 2003, Vol. 86, pp. 281–297.
- Piñeiro G., Perelman S., Guerschman J.P., Paruelo J.M., How to evaluate models: Observed vs. predicted or predicted vs. observed?, *Ecological Modelling*, 2008, Vol. 216, No. 3, pp. 316–322.
- Pystina T.N., Semenova N.A., Ekologicheskie osobennosti lishainika *Lobaria pulmonaria* (Lobariaceae) v Respublike Kom (Ecological features of *Lobaria pulmonaria* (Lobariaceae) in the Komi Republic), *Botan. zhurnal*, 2009, Vol. 94, No. 1, pp. 48–58.
- Rai E.A., Burova N.V., Rykova S.Yu., Slastnikov S.I., Torkhov S.V., Rykov A.M., Puchnina L.V., Churakova E.Yu., Korepanov V.I., *Metodicheskie rekomendatsii po sokhraneniyyu bioraznoobraziya pri zagotovke drevesiny v Arkhangel'skoi oblasti*, Arkhangel'sk: Vsemirnyi fond dikoi prirody (WWF), 2013, 63 p.
- Rai E.A., Torkhov S.V., Burova N.V., Rykova S.Yu., Amosov P.N., Korepanov V.I., Rykov A.M., Puchnina L.V., Churakova E.Yu., *Klyuchevye biotopy lesnykh ekosistem Arkhangel'skoi oblasti i rekomendatsii po ikh okhrane* (Key biotopes of the forest ecosystems in Arkhangel'sk Oblast and recommendations for their conservation), Arkhangel'sk: Vsemirnyi fond dikoi prirody (WWF), 2008, 30 p.
- Rossiiskaya gazeta*, 2012, 20 January.
- Rossiiskaya gazeta*, 2016, 17 November.
- Rozhdestvenskii S.G., Massa i godichnaya produktsiya nadzemnoi chasti osinovykh fitotsenozov Bol'shesel'skogo raiona Yaroslavskoi oblasti (Biomass and yearly production of the aboveground biomass of the basic phytocenosis in Bol'shesel'sky region of Yaroslavl Oblast), In: *Biologicheskaya produktivnost' lesov Povolzh'ya*, M.: Nauka, 1982, pp. 99–109.
- 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.
- Scheidegger C., Frey B., Walser J.-Cl., Reintroduction and augmentation of populations of the endangered *Lobaria pulmonaria*: methods and concepts. Darwin International Workshop, *Lobarion lichens as indicators of the primeval forests of the Eastern Carpathians*, Kostrino, 25–30 May 1998: Phytosociocentre, pp. 33–52.
- Seidl R., Lexer M.J., Jäger D., Hönninger K., Evaluating the accuracy and generality of a hybrid forest patch model, *Tree Physiology*, 2005, Vol. 25, pp. 939–951.
- Shanin V.N., Komarov A.S., Mikhailov A.V., Bykhovets S.S., Modelling carbon and nitrogen dynamics in forest ecosystems of Central Russia under different climate change sce-

narios and forest management regimes, *Ecological Modelling*, 2011, Vol. 222, No. 14, pp. 2262–2275.

Shanin V.N., Mikhailov A.V., Bykhovets S.S., Komarov A.S., Global'nye izmeneniya klimata i balans ugleroda v lesnykh ekosistemakh boreal'noi zony: imitatsionnoe modelirovanie kak instrument prognoza (Global climate change and carbon balance in forest ecosystems of boreal zones: simulation modeling as a forecast tool), *Izvestiya RAN. Seriya biologicheskaya*, 2010, No. 6, pp. 719–730.

Shvidenko A.Z., Shchepashchenko D.G., Nil'son S., Bului Y.I., *Tablitsy i modeli khoda rosta i produktivnosti nasazhdenii osnovnykh lesoobrazuyushchikh porod Severnoi Evrazii: normativno-spravochnye materialy* (Tables and models of growth and productivity of forests of major forest forming species of Northern Eurasia), M.: Izd-vo Rosleskhoz, IASA, 2008, 886 p.

Smirnova O.V., *Vostochnoevropейskie lesa: istoriya v golotsene i sovremennost'* (Eastern European forest in the Holocene and modern history), M.: Nauka, 2004, Vol. 1, 479 p.

Usol'tsev V.A., *Fitomassa lesov Severnoi Evrazii. Normativy i elementy geografii* (Forest biomass of Northern Eurasia. Norms and elements of geography), Yekaterinburg: Izd-vo UrO RAN, 2002, 762 p.

Zaugol'nova L.B., Morozova O.V., Tipologiya i klassifikatsiya lesov Evropeiskoi Rossii: metodicheskie podkhody i vozmozhnosti ikh realizatsii (Typology and classification of European Russian forests: Methodological approaches and potentialities of their realization), *Lesovedenie*, 2006, No. 1, pp. 34–48.

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, Vol. 8, pp. 2049–2059.