

## Моделирование динамики популяций охраняемого лишайника *Lobaria pulmonaria* при разных режимах лесопользования в одновозрастных моnodоминантных лесах Костромской области

Иванова Н.В.<sup>1</sup>, Шанин В.Н.<sup>1, 2, 3</sup>, Шашков М.П.<sup>1, 2</sup>

<sup>1</sup>ИМПБ РАН – филиал ИПМ им. М.В. Келдыша РАН

<sup>2</sup>Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН

<sup>3</sup>Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН

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

В работе выполнена модельная оценка возможностей долговременного самоподдержания популяций лишайника *Lobaria pulmonaria*, внесенного в Красную книгу РФ. Разработана модель динамики популяций *L. pulmonaria*, которая включает в себя имитационную модель развития субпопуляции лишайника на каждом дереве и решетчатую модель его расселения, интегрируемую с пространственным блоком модели роста древостоя EFIMOD. Важной особенностью модели является учет влияния пространственной структуры древостоя на возможности расселения лишайника. В имитационных экспериментах рассматривались три сценария ведения лесного хозяйства: естественная динамика древостоев, сплошные и добровольно-выборочные рубки с сохранением всех деревьев, заселенных *L. pulmonaria*. Результаты имитационных экспериментов показали, что за 100 лет численность популяций этого редкого вида значительно сокращалась (вплоть до полного исчезновения) вследствие низкой пространственной доступности потенциальных форофитов. Полученные результаты показывают, что наиболее перспективными для длительного самоподдержания популяций *L. pulmonaria* являются лесные участки площадью в несколько гектар с большим числом пригодных для заселения деревьев. Выявлена низкая эффективность сохранения при сплошных рубках лишь заселенных лобарией легочной деревьев.

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

## Modelling the population dynamics of protected lichen species *Lobaria pulmonaria* at different forest management scenarios in even-aged pure stands in Kostroma region

Ivanova N.V.<sup>1</sup>, Shanin V.N.<sup>1, 2, 3</sup>, Shashkov M.P.<sup>1, 2</sup>

<sup>1</sup>IMPB RAS – Branch of KIAM RAS S

<sup>2</sup>Institute of Physicochemical and Biological Problems in Soil Science RAS

<sup>3</sup>Center for Forest Ecology and Productivity of RAS

We estimated with the simulation modelling the possibility of long-term self-maintenance of populations of *Lobaria pulmonaria* lichen included into the Red List of Russia. The model of population dynamics of *L. pulmonaria* was developed, which includes the simulation model of subpopulations' development on each populated tree, and lattice model of its dispersal integrated with the spatial unit of forest stand development in the simulation model EFIMOD. An important feature of the model is the accounting of the effect of stand's spatial structure on the possibility of lichen dispersal. Three forest management scenarios were considered in simulation experiments: natural development of stands, clear-cuttings, and selection cuttings with preservation of all trees inhabited by *L. pulmonaria*. The results of simulations showed that after 100 years the population size of this rare species remarkably decreased (in some cases, down to its complete elimination) due to low spatial availability of potential phorophytes. The obtained results show that the most prospective for the long-term preservation of populations of *L. pulmonaria* are forest sites with area from several hectares and higher with high amount of trees suitable for colonization. We also revealed the low efficiency of preservation of only colonized trees at clear cuttings.

*Key words:* *Lobaria pulmonaria*, simulation modelling, sustainable forest management.

## 1. Введение

Объект исследований – популяции охраняемого эпифитного лишайника лобарии легочной (*Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm.). Численность этого вида в Европе за последние 100 лет значительно сократилась из-за рубок леса и промышленного загрязнения воздуха, сохранившиеся места обитания в основном приурочены к участкам наиболее старовозрастных лесов [1, 2]. В таежной зоне Европейской России *L. pulmonaria* все еще широко распространена, в т.ч. на территориях, где ведутся интенсивные рубки леса, и чаще всего встречается на стволах старых осин в одновозрастных осиновых и еловых лесах [3]. Между тем известно, что лобария легочная обладает низкой скоростью колонизации новых местообитаний из-за малой дальности распространения диаспор и их низкой выживаемости [2, 4, 5], требовательна к абиотическим условиям среды (высокой влажности субстрата и умеренной освещенности) [6] и проявляет избирательность в отношении заселяемых деревьев (форофитов) [3, 4, 7]. Существующие оценки динамики популяций лобарии легочной в одновозрастных лесах при разных режимах лесопользования единичны, носят описательный характер и не учитывают особенности долговременной динамики древостоев. Неизвестна эффективность существующих методов сохранения этого вида при рубках леса. В данной работе выполнена модельная оценка возможностей долговременного самоподдержания популяций *L. pulmonaria* с учетом динамики популяций ее форофитов для лесов Костромской области при разных сценариях ведения лесного хозяйства.

## 2. Общая структура модели

Подробное описание структуры модели приводится в предыдущей работе [8]. Модель динамики популяций *L. pulmonaria* включает индивидуально-ориентированную модель развития субпопуляции лобарии легочной на каждом форофите и решетчатую модель ее расселения, интегрированную с пространственно-детализованной моделью древостоя EFIMOD [9]. Динамика субпопуляции моделируется с помощью индивидуально-ориентированного подхода, описывающего жизненный цикл каждого таллома. Рассматриваются 4 онтогенетических состояния: диаспора (*D*), молодой ювенильный таллом (*J1*), крупный ювенильный таллом (*J2*), соредиозный таллом (*Ad*). Продолжительность онтогенетических состояний и смертность особей на каждой стадии оценены по литературе [1, 2, 10–15]. Размер имитируемого участка в пространственном блоке имитации расселения *L. Pulmonaria* составляет 100×100 м (1 га). Аналогично модели EFIMOD, он разбивается на ячейки размером 0.5×0.5 м. На каждом шаге моделирования расположение,

размеры и статус деревьев в соответствующих ячейках определяются результатами имитационных экспериментов, выполненных в EFIMOD. Диаспоры лишайника распространяются симметрично во всех направлениях, вероятность их распространения по мере удаления от отдельного форофита описывается обратной квадратичной зависимостью и достигает незначимых величин ( $< 0.001$ ) на расстоянии 35 м для вегетативных пропагул и 300 м – для аскоспор (спор полового размножения) [1, 2, 4].

Длительность имитационных экспериментов составила 100 лет, шаг моделирования – 1 год. Входными данными модели являются число заселенных *L. pulmonaria* деревьев (форофитов), число деревьев, пригодных для заселения (потенциальных форофитов), численность и онтогенетический спектр ее популяции на моделируемом участке, время проведения и интенсивность рубок. Выходные параметры: онтогенетический спектр популяции *L. pulmonaria* и число заселенных ею деревьев.

## 3. Полевые данные, использованные в имитационных экспериментах

В качестве исходных данных для имитационных экспериментов использованы полевые описания структуры древостоев в местах обитания *L. pulmonaria*, выполненные на северо-востоке Костромской области в заповеднике «Кологривский лес» (подзона южной тайги). В древостоях с доминированием осины и ели было заложено 6 пробных площадей (ПП) размером 20×20 м. На ПП описаны таксационные характеристики древостоев и демографическая структура популяций деревьев, учтено число заселенных *L. pulmonaria* деревьев. На всех ПП лобария легочная встречалась только на стволах осины.

## 4. Описание имитационных сценариев

Рассматривалось три имитационных сценария развития древостоя. Сценарий 1 имитировал естественную динамику лесных экосистем и возможен в случае заповедания территории или сохранения на лесосеках особо защитных участков (ОЗУ). Сценарий 2 имитировал сплошные рубки с сохранением всех деревьев, заселенных лобарией легочной. Сценарий 3 имитировал добровольно-выборочные рубки с сохранением всех заселенных лобарией деревьев: в каждый прием рубки равномерно по площади изымались перестойные и отстающие в росте деревья.

Каждая субпопуляция лобарии легочной состояла из  $10 \pm 1$  особей, число субпопуляций оценено на основе результатов полевых исследований ПП (в пересчете на 1 га). Имитировалась популяционная динамика с несколькими вариантами начального онтогенетического спектра.

1. Спектр  $J1(0.2) J2(0.2) St(0.1) Ad(0.5)$ , без фертильных талломов, типичный для данного вида в рассматриваемых лесах.

2. Спектры с присутствием на первом шаге модели фертильных талломов: а)  $J1(0.2) J2(0.2) St(0.1) Ad(0.4 + 0.1 fert)$ ; б)  $J1(0.2) J2(0.2) St(0.1) Ad(0.2 + 0.3 fert)$ ; в)  $J1(0.2) J2(0.2) St(0.1) Ad(0.5 fert)$ .

3. Инвазионный онтогенетический спектр  $J1(0.5) J2(0.5) St(0) Ad(0)$ .

## 5. Результаты имитационных экспериментов

### 5.1. Динамика древостоев

Результаты имитационных экспериментов по моделированию динамики древостоев подробно описаны в предыдущей работе [15]. Показано, что во всех сценариях динамики древостоев на всех ПП число пригодных для заселения деревьев – потенциальных форофитов (осин старше 40 лет), значительно уменьшается. Меньше всего потенциальных форофитов сохраняется в сценарии без рубок (вплоть до полного выпадения пригодных для заселения осин). В сценариях с рубками потенциальные форофиты сохранялись в составе всех древостоев на всех ПП. Наибольшее число пригодных для заселения деревьев отмечено в осиновых лесах в сценарии с выборочными рубками.

### 5.2. Результаты имитационных экспериментов по моделированию динамики популяций лобарии легочной

Результаты моделирования динамики популяций с онтогенетическим спектром № 1 показали, что

число субпопуляций *L. pulmonaria* сокращалось (вплоть до полного исчезновения) на всех ПП при всех рассматриваемых сценариях динамики древостоев (рис. 1, табл. 1). В осиновых лесах как в сценарии без рубок, так и при сплошных рубках субпопуляции лобарии легочной сохранялись в единичном количестве (от 1 до 6) на трех и двух пробных площадях соответственно. В сценарии с выборочными рубками субпопуляции сохранялись во всех имитируемых осинниках, при этом их число было значительно выше, чем в двух других сценариях. В ельниках *L. pulmonaria* сохранялась только на ПП 6 в сценарии со сплошными рубками (2 субпопуляции).

Эксперименты по моделированию динамики для спектров № 2 и 3 проводились только для сценария естественного развития древостоя, для всех ПП.

Результаты эксперимента со спектром № 2 показали, что наличие апотециев не вносило существенного вклада в возможности длительного самоподдержания популяций *L. pulmonaria* при естественном развитии древостоев (табл. 1). Число выживших субпопуляций лишь в некоторых случаях и, как правило, незначительно превышало число таковых по сравнению с вариантом спектра № 1 (без плодовых тел). Полученный результат объясняется несколькими причинами. Во-первых, дальность распространения аскоспор значительно превышает размер имитируемого участка, в результате большинство этих зачатков «вылетает» за пределы рассматриваемой площади, а поступление зачатков из-за пределов имитируемой площадки не предусмотрено.

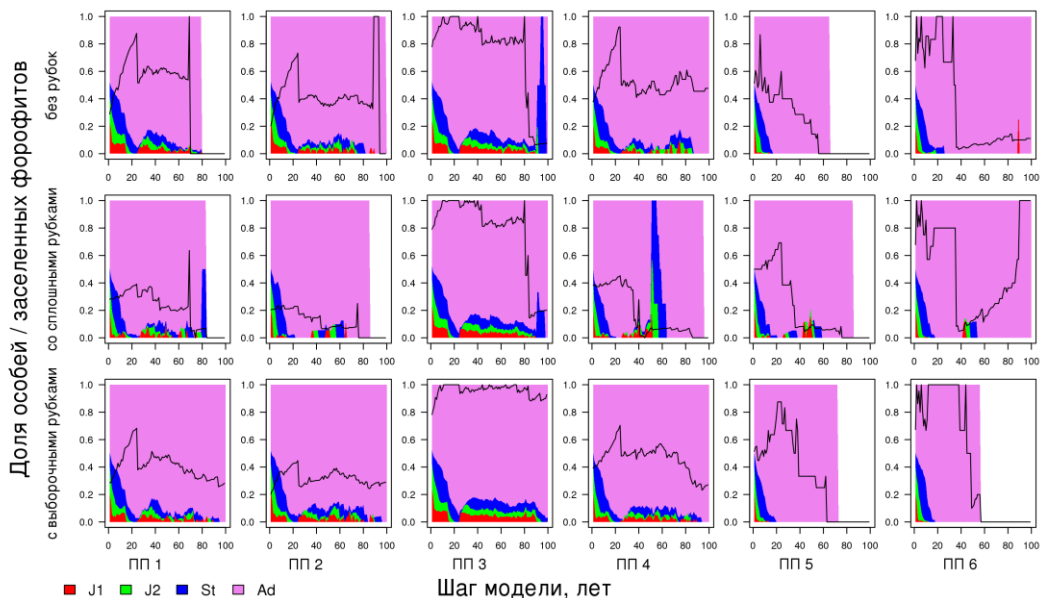


Рис. 1. Динамика популяций *L. pulmonaria* на пробных площадях при разных имитационных сценариях динамики древостоев. ПП 1–4 – осинники, ПП 5–6 – ельники. Линия – доля заселенных форофитов.

Во-вторых, согласно формулировке модели, апотеции на талломах сохраняются в течение трех лет, и за это время (из-за низкой приживаемости аскоспор) появляется мало новых особей, вклад которых в общее число талломов несущественен.

При моделировании динамики популяции с исходным инвазионным спектром (вариант № 3) субпопуляции сохранялись на четырех из шести рассматриваемых пробных площадей (табл. 1). Наибольшее число субпопуляций в модельном эксперименте отмечено в осиннике, где на момент проведения полевых исследований число стволов осины было наибольшим среди исследованных объектов.

**Таблица 1.** Число субпопуляций (заселенных деревьев) на 100-м шаге имитационного эксперимента при разных вариантах начального онтогенетического спектра *L. pulmonaria* и разных сценариях динамики древостоев

Сценарии	Без рубок					Со сплошными рубками	С выборочными рубками
	1	2а	2б	2в	3		
Типы спектров						1	1
ПП 1	1	2	3	2	0	0	17
ПП 2	0	0	0	1	1	1	24
ПП 3	3	2	6	2	10	3	70
ПП 4	6	0	1	0	1	0	18
ПП 5	0	0	0	2	1	0	0
ПП 6	0	2	0	0	0	2	0

При всех рассматриваемых вариантах онтогенетического спектра в ходе моделирования в субпопуляциях увеличивалась доля участия соредиозных талломов (*Ad*) при уменьшении участия ювенильных (*J1* и *J2*) и стерильных (*St*) особей. Как правило, к концу имитационного эксперимента в онтогенетическом спектре присутствовали только соредиозные талломы, т.е. расселение *L. pulmonaria* на соседние деревья в это время не происходило. Расселение лобарии легочной в имитационном эксперименте лимитировалось пространственной доступностью потенциальных форофитов. Популяция гибла, когда число пригодных для заселения деревьев составляло 40–70 шт./га, а среднее расстояние между ними достигало 20–24 м. При невозможности заселения новых деревьев продолжительность жизни популяции ограничивалась продолжительностью существования уже заселенных *L. pulmonaria* деревьев. На исследованных нами ПП единственным форофитом лобарии легочной была осина. Согласно нашим данным, лобария легочная поселяется на стволах осин, достигших возраста не менее 40 лет, продолжительность жизни этого дерева в регионе исследования не превышает 120 лет, а субпопуляция лобарии легочной после гибели форофита существует на валеже или сухостое не более 10 лет. Следовательно, потенциальная длительность существования субпопуляции на стволе осины не превышает

90 лет, что подтверждается результатами имитационных экспериментов.

## 6. Обсуждение результатов

В целом, результаты моделирования показывают, что при всех рассматриваемых сценариях ведения лесного хозяйства популяции *L. pulmonaria* не могут устойчиво существовать на площади в 1 га даже при относительно высокой численности потенциальных форофитов. Для длительного существования вида на такой территории необходим постоянный приток зачатков. Поэтому в случае выделения особо защитных участков (ОЗУ) для сохранения *L. pulmonaria* в каждом конкретном случае важно учитывать число заселенных этим лишайником деревьев, возраст, состав древостоя и площадь сохраняемого участка. Наиболее приоритетными для сохранения должны выступать крупные (в несколько га) участки осиновых лесов с большим числом заселенных *L. pulmonaria* деревьев, которые также являются источниками диаспор для заселения соседних территорий.

Наиболее распространенной методикой сохранения популяций *L. pulmonaria*, которая реально применяется в практике лесопользования, является сохранение в процессе рубки только заселенных лобарией легочной деревьев. Между тем, полученные с помощью моделирования результаты показывают низкую эффективность этого метода. Имитирование сплошных рубок с сохранением форофитов *L. pulmonaria* приводило к гибели популяций в результате снижения плотности популяции форофита ниже критического уровня.

Наиболее благоприятным для длительного поддержания популяций лобарии легочной в одновозрастных осинниках был сценарий лесопользования с выборочными рубками. Такой режим ведения лесного хозяйства позволяет поддерживать большое число потенциальных форофитов и сохранить пригодные для *L. pulmonaria* микроклиматические условия. Использование выборочных рубок для имитации естественной динамики древостоев с целью сохранения популяций редких видов и поддержания лесного биоразнообразия обсуждалось в связи с развитием в России системы добровольной лесной сертификации [16], но для разработки практических рекомендаций на основе этого подхода необходимы дополнительные исследования.

## 7. Список литературы

1. Scheidegger C. Early development of transplanted isidioid soredia of *Lobaria pulmonaria* in endangered population. *Lichenologist*. 1995. V. 27. № 5. P. 361–374.
2. Scheidegger C., Werth S. Conservation strategies for lichens: insights from population biology.

- Fungal biology reviews*. 2009. V. 23. P. 55–66. doi: [10.1016/j.fbr.2009.10.003](https://doi.org/10.1016/j.fbr.2009.10.003).
3. 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. Т. 83. № 9. С. 4–9.
  4. Ockinger E., Niklasson M., Nilsson S.G. Is local distribution of the epiphytic lichen *Lobaria pulmonaria* limited by dispersal capacity or habitat quality. *Biodiversity and conservation*. 2005. V. 14. P. 759–773. doi: [10.1007/s10531-004-4535-x](https://doi.org/10.1007/s10531-004-4535-x).
  5. 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. *Biodivers Conserv*. 2011. V. 20. P. 1803–1819. doi: [10.1007/s10531-011-0062-8](https://doi.org/10.1007/s10531-011-0062-8).
  6. 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. doi: [10.2307/2390282](https://doi.org/10.2307/2390282).
  7. 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. doi: [10.1016/j.funeco.2015.08.002](https://doi.org/10.1016/j.funeco.2015.08.002).
  8. Иванова Н.В., Шанин В.Н., Шашков М.П. Концептуальная схема модели расселения редкого лишайника *Lobaria pulmonaria* в лесных экосистемах. В: *Математическая биология и биоинформатика*. М.: МАКС Пресс, 2016. С. 179–180.
  9. Komarov A.S., Chertov O.G., Zudin S.L., Nadporozhskaya M.A., Mikhailov A.V., Bykhovets S.S., Zudina E.V., Zoubkova E.F. IMOD 2 – a model of growth and elements cycling of boreal forest ecosystems. *Ecological Modelling*. 2003. V. 170. P. 373–392. doi: [10.1016/S0304-3800\(03\)00240-0](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(03)00240-0).
  10. 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. doi: [10.1017/S0024282911000429](https://doi.org/10.1017/S0024282911000429).
  11. Scheidegger C., 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*. Kostrino: Phytosociocentre, 1998. P. 33–52.
  12. Larsson P., Gauslaa Y. Rapid juvenile development in old forest lichens. *Botany*. 2011. V. 89. P. 65–72. doi: [10.1139/B10-086](https://doi.org/10.1139/B10-086).
  13. Семенова Н.А. Некоторые особенности структуры популяции *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. в Печоро-Илычском заповеднике. В: *Актуальные проблемы биологии и экологии*. Сыктывкар: Коми НЦ УрО РАН, 2012. С. 53–55.
  14. Семенова Н.А. Морфологические особенности лишайника *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. в популяциях в разных элементах ландшафта в Печоро-Илычском заповеднике. В: *Актуальные проблемы биологии и экологии*. Сыктывкар: Коми республ. Типопр, 2014. С. 71–75.
  15. Иванова Н.В., Шанин В.Н., Шашков М.П., Петухов И.Н. Модельная оценка эффективности методов сохранения популяций редкого лишайника *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. (Ascomycota, Peltigerales) при рубках леса (на примере южнотаежных лесов Костромской области). *Лесоведение*. 2018. (в печати).
  16. 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](http://hcvf.ru/pub_doc/recomendacii_rubki_dl.pdf) (дата обращения: 27.06.2018).