



Моделирование динамики популяций охраняемого лишайника *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. на Кавказе

Ханов З.М. снс лаборатории геоботанических исследований

Институт экологии горных территорий им. А.К. Темботова РАН, Нальчик



**Чтения, посвященные 90-летию
член-корреспондента РАН
А.К. Темботова,
приуроченные к празднованию
300-летия РАН
в период 2022-2024 гг.**

На Центральном Кавказе (ЦК) в пределах Кабардино-Балкарской Республики, в силу природно-климатических особенностей – географического положения, большой протяженности с севера на восток, сочетания горного и равнинного рельефа, специфических климатических условий (здесь находятся практически все пятитысячники Кавказа) сложились благоприятные условия для развития лишайникового покрова. Исследования лишайников ЦК ведутся уже более 100 лет (Vainio, 1887; Бархалов, 1983; Слонов, 1999, 2002; Ханов, 2005; Урбанавичюс, 2017; Ханов и др., 2018, 2019; Урбанавичюс, Урбанавичене, 2018 и др.), но до настоящего времени лишенофлора исследуемого района остается изученной недостаточно полно и равномерно. В связи с этим, новые находки редких, охраняемых и слабо изученных видов лишайников представляют большой интерес. Новые находки значительно дополняют и уточняют общие сведения о распространении лишайников в регионе и их субстратно-ценотической приуроченности, позволяют выявить редкие и уязвимые виды и подготовить рекомендации по их охране.

Из 13 видов, внесенных в Красную книгу России и отмеченных на Северном Кавказе, на территории ЦК в пределах КБР выявлено шесть видов: *Leptogium burnetiae* C.W. Dodge, *Letharia vulpina* (L.) Hue, *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm., *Menegazzia terebrata* (Hoffm.) A.Massal., *Ricasolia amplissima* (Scop.) De Not., *Usnea florida* (L.) Weber ex F.H.Wigg. Почти все вышеуказанные виды выявлены на особо охраняемых территориях (ООПТ), играющих важную роль в охране редких и угрожаемых видов лишайников на федеральном уровне.

Лишайник *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. является видом с широким ареалом, но в настоящее время охраняется в России, а также в ряде европейских стран и Канаде. Вид произрастает в бореальной и умеренной зонах, нетропических влажных лесах, а также в горных районах и районах с морским климатом. Многие ученые отмечают, что в настоящее время ареал лишайника сокращается в результате вырубki лесов и загрязнения воздуха. На Кавказе *L. pulmonaria* растет в различных типах лесных сообществ: еловых лесах, старовозрастных осиновых лесах, хвойных и мелколиственных лесах, а также в лесах с широколиственными породами. Изучение ценотической приуроченности лишайника важно для мониторинга состояния этого редкого вида, поиска новых мест обитания и разработки стратегий его охраны. Но также важно изучить пространственное распределение *L. pulmonaria* и предсказать его возможные местонахождения на Кавказе.



Цель работы – изучение основных закономерностей распространения *L. pulmonaria* на Кавказе, включая Кавказскую флористическую провинцию региона горных лесов Южной Европы.

Задачами были: а) выявить основные абиотические факторы, влияющие на распространение лишайника на исследуемой территории с помощью метода моделирования максимальной энтропии;

б) получить карту современного потенциального распространения *L. pulmonaria* на Кавказе.

Область исследования охватывала Кавказскую горную страну в следующих географических границах: на востоке – вдоль побережья Каспийского моря; на севере – от Каспийского моря по Кумо-Манычской впадине и далее вдоль северной границы Краснодарского края до Черного моря; на западе – вдоль побережья Черного моря; на юге – по границам Грузии, Армении и Азербайджана с Турцией и Ираном. Общая площадь анализируемой территории составила 390 тыс. км² (рис. 1). Анализ *L. pulmonaria* проводился в пределах Кубанского (Западный Кавказ) и Эльбрусского (большая часть Центрального Кавказа), Терского (Восточный Кавказ) вариантов вертикальной поясности Западно-Северо-Кавказского поясного типа и Восточно-Северо-Кавказского поясного типа, соответственно. Во время экспедиций 2008-2020 гг. мы определили 48 точек присутствия *L. pulmonaria* на Кавказе. Каждое место обитания было описано с помощью нескольких показателей: GPS координаты (точность 3 м), высота над уровнем моря, экологический субстрат и экспозиция.



Для оценки основных факторов, определяющих распространение *L. pulmonaria*, мы использовали расширенный набор биоклиматических и топографических слоев **ENVIREM** (ENVIronmental Rasters for Ecological Modeling), в значительной степени дополняющий широко используемую базу данных **WorldClim**. Набор состоит из двух топографических переменных и 16 биоклиматических переменных, включая информацию о процессах испарения с поверхности почвы и растительности. Связи между слоями ENVIREM и физиологическими процессами в растениях определяют целесообразность использования этих предикторов для моделирования ареалов видов.

На первом этапе оценки и анализа экологических предикторов мы использовали полный набор биоклиматических и топографических переменных ENVIREM.

На втором этапе использовался тест **VIF** (Variance Inflation Factor) в программе R для оценки коллинеарности между исходными экологическими предикторами при моделировании распределения видов, что, в частности, свидетельствует о наличии скрытой корреляции. Полученные значения для порога $VIF \leq 10$ позволили выделить восемь предикторов для последующего моделирования пространственного распределения *L. pulmonaria* (табл. 1).

Табл. 1. Экологические предикторы, выявленные по результатам теста VIF и использованные для моделирования пространственного распределения *L. pulmonaria*.

Predictors	Характеристика	VIF
embergerQ	плювиотермический коэффициент Эмбергера: параметр, разработанный для дифференциации климатов средиземноморского типа, °C	5.07
monthcount10	количество месяцев со средней температурой выше 10°C	6.99
petcoldquarter	среднемесячная потенциальная эвапотранспирация (ПЭТ) самого холодного квартала	3.56
petdriquarter	среднемесячная ПЭТ самого сухого квартала	2.51
petwarmquart	среднемесячная ПЭТ самого теплого квартала	9.56
petwetttestquart	среднемесячная ПЭТ самого влажного квартала	2.96
topowet	индекс увлаженности рельефа SAGA-GIS	4.88
tri	индекс пересеченности рельефа	3.83

The names and units of measurement of the ENVIREM variables are given by Title and Bemmels

На третьем этапе, для сравнительного анализа, мы провели факторный анализ (PCA) экологических предикторов ENVIREM. PCA также позволяет оценить и устранить коллинеарность между переменными ENVIREM. Анализ выявил три главных компонента с собственными значениями факторов больше 1 (Таблица 2). Эти собственные значения факторов (первые три ортогональные оси PCA) в дальнейшем были использованы в качестве слоев для моделирования.

Табл. 2. Результаты PCA (факторного анализа) экологических переменных (нормированных по Varimax) в точках присутствия *Lobaria pulmonaria* на Кавказе

ENVIREM Predictors	Factor 1	Factor 2	Factor 3
annualPET, mm/year	0.79	0.47	0.23
aridityIndexThornthwaite	0.36	-0.81	0.38
climaticMoistureIndex	-0.27	0.90	-0.24
continentality, °C	0.00	-0.76	0.52
embergerQ	0.05	0.95	-0.13
growingDegDays0	0.86	0.18	0.41
growingDegDays5	0.87	0.14	0.40
maxTempColdestMonth, °C × 10	0.95	-0.06	0.23
minTempWarmestMonth, °C × 10	0.66	0.36	0.62
monthCountByTemp10, months	0.73	0.28	0.56
PETColdestQuarter, mm/month	0.95	0.03	-0.13
PETDriestQuarter, mm/month	0.63	0.24	-0.04
PETseasonality, mm/month	0.39	0.67	0.42
PETWarmestQuarter, mm/month	0.62	0.61	0.32
PETWettestQuarter, mm/month	-0.11	0.33	0.03
thermInd, °C	0.79	0.30	0.51
topoWet	0.21	0.40	0.83
TRI	-0.33	-0.38	-0.74
Eigenvalue	11.15	3.54	1.01
Explained variance, %	61.95	19.72	5.24

Marked loadings are > 0.7; the names and units of measurement of the ENVIREM variables are given by Title and Bemmels

Для получения адекватной модели расчет проводился путем пяти повторений (для получения тестовой выборки 20-25%), автоматическими функциями (Auto LQP), с использованием 500 итераций для каждого пикселя всей анализируемой территории. Качество "моделей-кандидатов" оценивалось по значениям информационного критерия Акаике для малых выборок AICc (Akaike's information criterion corrected) и информационного критерия Байеса (Bayesian information criterion), направленных на выбор моделей на основе компромисса между их сложностью и точностью. Кроме того, мы использовали AUC (Area under the curve), который показывает результаты статистического анализа совпадения моделей, построенных на основе тестовых и обучающих данных (оценка точности модели). Окончательные (оптимальные) модели в каждом случае выбирались в соответствии с минимальными значениями AICc и BIC при высоких значениях AUC (табл. 3).

Табл. 3. Оценка моделей Maxent потенциального распространения *Lobaria pulmonaria* на Кавказе

Maxent models	Training AUC	Test AUC	AICc	BIC
ALL_ENVIREM				
Model 1	0.972	0.939	426.95	390.68
Model 2	0.969	0.977	387.46	382.77
Model 3	0.970	0.985	402.85	388.46
Model 4	0.981	0.945	389.69	381.09
Model 5	0.976	0.930	383.46	378.76
VIF_ENVIREM				
Model 1	0.896	0.889	413.71	414.03
Model 2	0.875	0.865	411.00	411.32
Model 3	0.878	0.877	418.14	413.44
Model 4	0.872	0.900	415.34	414.80
Model 5	0.911	0.797	414.09	414.41
PCA_ENVIREM				
Model 1	0.937	0.916	396.46	396.78
Model 2	0.939	0.911	394.93	395.24
Model 3	0.925	0.966	398.63	398.95
Model 4	0.940	0.862	399.77	397.63
Model 5	0.942	0.800	400.89	400.34

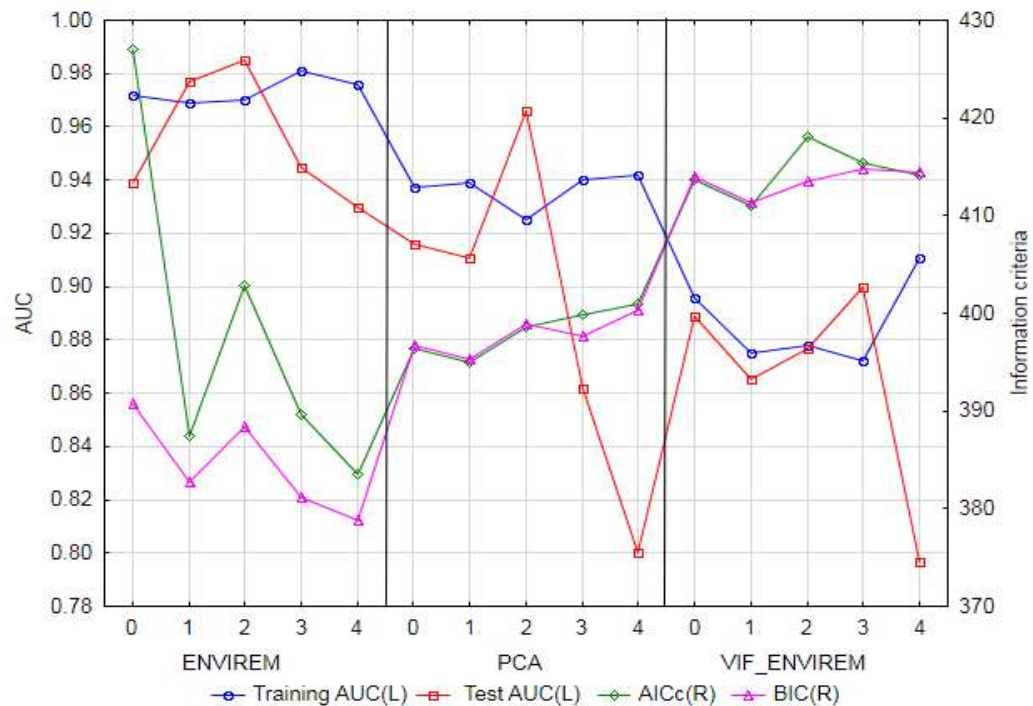
Анализ показателей оценки моделей показал достоверные различия между группами (табл. 4), соответственно, возникла необходимость выбора наиболее адекватной модели из представленных.

Табл. 4. Данные дисперсионного анализа, показывающие уровни значимости различий между моделями по информационным критериям

Information criteria	F-test
Training AUC	*
Test AUC	**
AICc	**
BIC	*

* Significant at the 0.001 probability level; ** Significant at the 0.05 probability level.

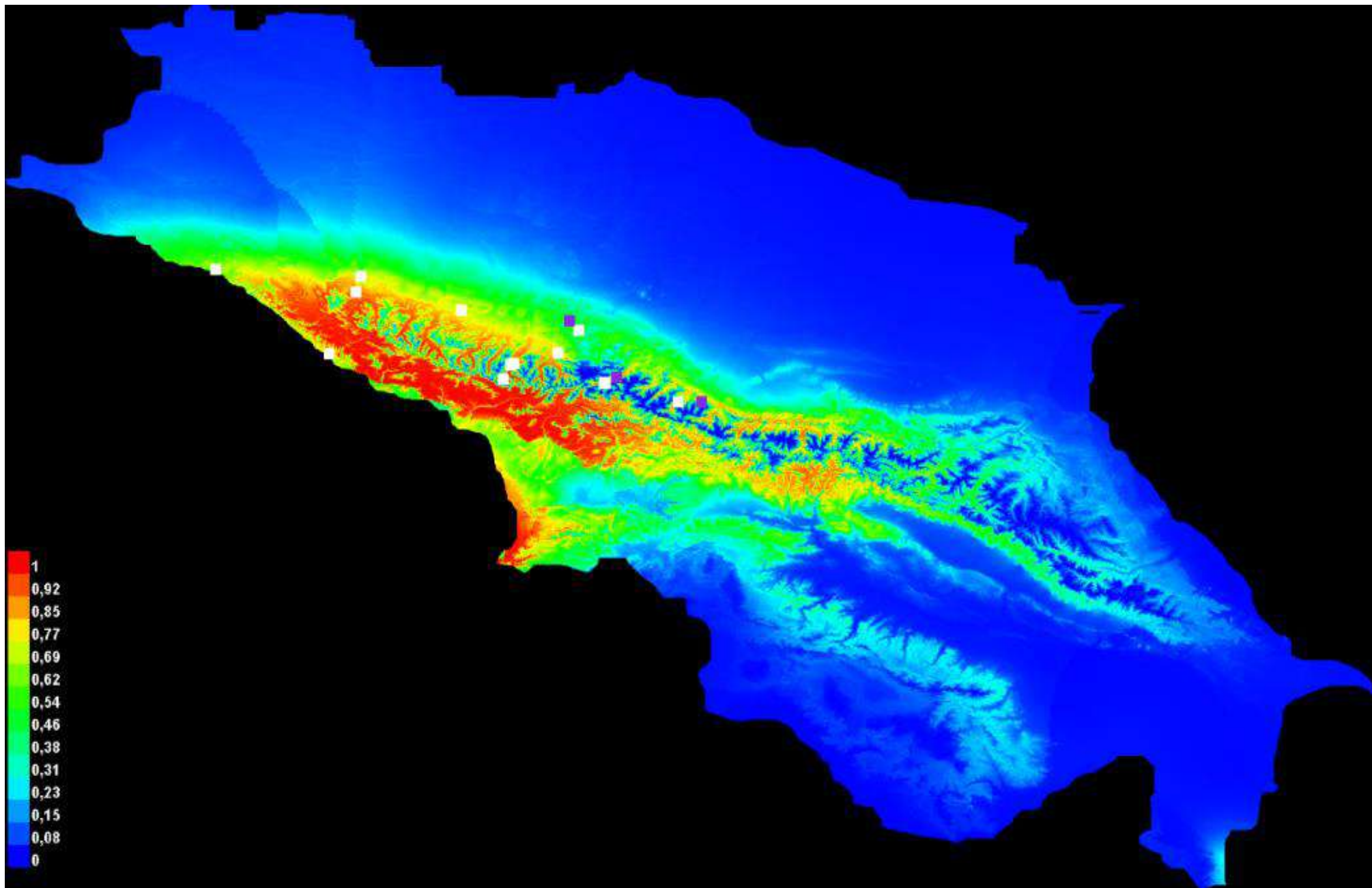
На основании значений AUC, AICc и BIC все модели имели адекватные значения. AUC показали хорошие значения для обучающей и тестовой моделей. Однако из трех представленных наборов данных набор данных модели ALL_ENVIREM имел самый высокий показатель AUC, а полный набор также имел самые низкие значения информационных критериев (рис. 2).



Если исходить из принятых критериев выбора модели, то в нашем случае наиболее адекватный выбор между сложностью модели и точностью находился в области минимальных значений информационных критериев и максимальных значений AUC. В нашей модели ALL_ENVIREM таким критериям соответствовала модель 4. Однако в этом случае учет коррелирующих переменных может привести к перепогонке модели. Поэтому в данной ситуации лучше было объективно использовать оси факторного анализа, которые устраняли проблему коллинеарности и позволяли рассчитывать модели на основе весов факторов в ячейках растра. Исходя из вышесказанного, наиболее адекватной оказалась PCA_ENVIREM, модель 2, для которой было дано описание пространственного распределения.

Как показано выше, основная изменчивость параметров среды (92,7% кумулятивной вариации) в точках присутствия лобарии легочной на Кавказе объяснялась первыми тремя осями РСА. Анализ факторных нагрузок показал, что первая главная ось (около 62% дисперсии переменных) в основном формируется семью предикторами (табл. 2). Две высококоррелированные переменные первой оси характеризуют потенциальное испарение (показатель максимального количества влаги, испаряемой растениями с опорной поверхности при отсутствии дефицита влаги): *annualPET* – среднегодовое потенциальное испарение, и *PETColdestQuarter* – среднемесячное потенциальное испарение за самый холодный квартал. Эвапотранспирация зависит от солнечной радиации, температуры воздуха и скорости ветра, которые способствуют транспирации растений, а также от частоты выпадения осадков в регионе. Пять переменных напрямую связаны с температурой приземного слоя атмосферы: *growingDegDays0* и *growingDegDays5* – сумма среднемесячных температур для месяцев со средней температурой выше 0 и 5°C соответственно, умноженная на количество дней; *maxTempWarmestMonth* – максимальная температура самого теплого месяца; *monthCountByTemp10* – количество месяцев, в течение которых средняя температура воздуха превышает 10°C; *thermInd* – индекс компенсированной термичности (зависит от суммы среднегодового диапазона температур, минимальной и максимальной температур самого холодного месяца).

Карта, построенная на основе итоговой модели Maxent (РСА_ENVIREM, модель 2), показала, что в современных климатических условиях *L. pulmonaria* имеет широкое потенциальное распространение на Кавказе (рис. 3). Территории, оптимальные для произрастания вида, были в основном сосредоточены на южном макросклоне Большого Кавказа. Вероятность обнаружения *L. pulmonaria* была выше в относительно более влажных среднегорных районах, заметно снижаясь к востоку от центральной части Большого Кавказа. Наиболее обширные территории оптимальных местообитаний вида охватывали горные районы Краснодарского края, Грузии и Абхазии.



Карта распространения *Lobaria pulmonaria* на Кавказе: 0-0,4 - вероятность нахождения вида для неподходящих местообитаний; 0,5-0,8 и выше 0,8 - вероятность для подходящих и оптимальных местообитаний, соответственно.

На Черноморском побережье Кавказа площадь оптимальных мест обитания вида уменьшалась в направлении с юго-востока (районы с влажным субтропическим климатом) на северо-запад (районы с более умеренным климатом). На северном макросклоне лобария легочная имела высокий потенциал распространения от среднегорья до высокогорья в западной части Большого Кавказа. Территории с вероятностью нахождения вида выше 80% были сосредоточены в Краснодарском крае, Республике Адыгея, Карачаево-Черкесской Республике. В редких случаях оптимальные для произрастания вида территории встречались в относительно засушливых континентальных условиях Центрального и, особенно, Восточного Кавказа, включая побережье Каспийского моря.

В центральной и восточной частях обоих макросклонов Большого Кавказа оптимальные местообитания для *L. pulmonaria* были ограничены небольшими участками наиболее влажных горных районов, площадь которых уменьшается с запада на восток по градиенту увеличения аридности климата. Высокогорные районы прогнозируемого ареала *L. pulmonaria* на Кавказе были сосредоточены вокруг долин крупных рек.

Значимость водного режима в распространении *L. pulmonaria* на Кавказе подтвердил анализ вклада факторов PCA в построение прогностической Maxent-модели распространения вида (табл. 5).

Табл. 5. Вклад экологических параметров в формирование ареала распространения *Lobaria pulmonaria* на Кавказе

PCA results			Contribution of PCA Factors	
PCA Factors	Predictors	Factor loadings	PC, %	PI, %
Factor 2	aridityIndexThornthwaite	-0.81	72.7	84
	climaticMoistureIndex	0.90		
	continentality	-0.76		
	embergerQ	0.95		
Factor 3	topoWet	0.83	15.4	11.5
	TRI	-0.74		
Factor 1	annualPET	0.79	11.9	4.6
	growingDegDays0	0.86		
	growingDegDays5	0.87		
	maxTempColdestMonth,	0.95		
	monthCountByTemp10	0.73		
	PETColdestQuarter	0.95		
	thermInd	0.79		

PC: percent contribution – the contribution of the PCA factor to the construction of the Maxent model; PI: permutation importance – permutation coefficient.

Наибольший процентный вклад в построение итоговой модели Maxent (PCA_ENVIREM, модель 2), как при независимом влиянии (процентный вклад), так и с учетом корреляции с другими факторами (пермутационная значимость), внес фактор 2. Он объединил, как показано выше, параметры водного режима - индекс аридности Торнтвейта, индекс относительной влажности и засушливости климата и плювиотермический коэффициент Эмбергера. При этом индекс аридности Торнтвейта и континентальность характеризовались отрицательным значением факторных нагрузок, а плювиотермический коэффициент Эмбергера и климатический плювиотермический коэффициент имели положительную корреляцию с фактором 2. Соответственно, Фактор 2 можно охарактеризовать как "фактор влагообеспеченности" среды в прогнозируемых местообитаниях *L. pulmonaria* на Кавказе.

Это во многом объясняло потенциальное распространение вида на Кавказе с выраженной приуроченностью к наиболее увлажненным территориям, площадь которых сокращается в направлении с запада на восток по градиенту увеличения засушливости климата.

Второй по значимости комплексный фактор 3, используемый в качестве предиктора при моделировании, включил в себя оба топографических параметра. Таким образом, Фактор 3 можно охарактеризовать как "топографический фактор". Индекс пересеченности рельефа TRI, который увеличивается с увеличением крутизны склона, характеризовался отрицательной факторной нагрузкой, в то время как топографический индекс влажности topoWet положительно коррелировал с Фактором 3. Соответственно, наиболее подходящими местами для *L. pulmonaria* в горных районах были некрутые склоны с влажными почвами.

"Температура" Фактор 1, несмотря на то, что объясняет большую часть изменчивости окружающей среды в местах присутствия *L. pulmonaria*, имел наименьшее значение для прогнозирования пространственного распределения вида на Кавказе.

Целью данного исследования было моделирование пространственного распределения *L. pulmonaria* и выявление основных абиотических факторов, влияющих на распространение вида на Центральном Кавказе. Мы выявили значительное влияние осадков и температуры на распределение *L. pulmonaria*. Эти результаты согласуются с предыдущими сообщениями об экологии изучаемого вида, согласно которым *L. pulmonaria* тяготеет к влажным лесным районам. Например, S. Eaton и E. Christopher (2012) использовали обобщенные линейные смешанные модели для сравнения роста таллома с набором климатических переменных (набор данных WorldClim). Они обнаружили значительную связь между ростом таллома лобарии легочной в лесных местообитаниях и макроклиматическими переменными, среди которых основными были общее количество осадков и среднегодовая температура. Muir et al. (1997) пришли к выводу, что рост биомассы *L. pulmonaria* зависит от влажности и меняется сезонно в районах с большими сезонными колебаниями осадков. Pannewitz et al. (2003) также сообщили, что изменения температурного и водного режимов особенно губительны для этого адаптированного к тени лишайника.

Моделирование потенциального распространения лишайников группы *Xanthoparmelia pulla* (*Xanthoparmelia delisei*, *X. loxodes* и *X. verruculifera*) в Центральной Европе также показало, что на потенциальное распространение вида сильно влияют переменные, связанные с осадками (K. Szczepańska, D. Pruchniewicz, M. Kossowska, 2015). Наши результаты согласуются с данными K. Pearson et al. (2018), которые отметили, что, согласно моделированию максимальной энтропии, на прогнозируемое распространение лишайника *Fuscopannaria leucosticta* в Канаде больше всего влияла температура. С другой стороны, E. Holt, R. Bradford и I. Garcia (2015) пришли к выводу, что на лишайники влияют местные факторы (например, нарушение среды, конкуренция), которые могут маскировать любые крупномасштабные закономерности, такие как осадки, топография. В целом, как показал Ch. Ellis (2019), существует прочная основа для использования биоклиматических моделей для лучшего понимания распространения лишайников, но лишенологам следует стремиться к тому, чтобы модель распространения видов была подкреплена предварительными знаниями о функциональной экологии лишайников.

Согласно D. Stoykov (2015) и I. Jürjado, J. Liira (2010), *L. pulmonaria* является индикатором старовозрастных лесов, в основном встречается на стволах или коре зрелых широколиственных деревьев и реже на хвойных (*Abies* sp., *Picea* sp. и *Pinus* sp.). Он предпочитает тенистые места обитания в ненарушенных лесах (S. Pannewitz, B. Schroeter, Ch. Scheidegger, L. Kappen, 2003).

Поскольку для выживания лишайники должны "следовать за своими форофитами" (T. Snall, P.J. Riberiro, H. Rydin, 2003), полученная карта потенциального распространения *L. pulmonaria* на Кавказе во многом соответствует карте распространения влажных старовозрастных лесов на Кавказе. Таким образом, сохранение ненарушенных старовозрастных лесов на Кавказе очень важно для сохранения редких видов лишайников, таких как лобария легочная.

ВЫВОДЫ

1. Анализ основных экологических предикторов, определяющих потенциальное распространение *L. pulmonaria* на Кавказе, подтвердил зависимость изучаемого вида от параметров водного и температурного режимов. В то же время прогнозируемое пространственное распределение вида в основном зависело от комплексного фактора влагообеспеченности исследуемой территории (включал индекс аридности климата Торнтвейта, индекс относительной влажности и засушливости климата, плювиотермический коэффициент Эмбергера).
2. Лобария легочная широко представлена на картах потенциального распространения в границах северного и южного макросклонов Большого Кавказа. Центр современного потенциального ареала лобарии расположен в наиболее влажных районах Кавказа – на Черноморском побережье, а также в среднегорных районах Краснодарского края, Грузии и Абхазии. Минимальная вероятность находок вида прогнозировалась в относительно засушливых районах с более континентальным климатом на Центральном и, особенно, Восточном Кавказе. Температурные и орографические параметры также имели существенное значение в распространении изученных видов. Высокогорные участки прогнозируемого ареала *L. pulmonaria* на Кавказе сосредоточены вокруг долин крупных рек.
3. Данное исследование позволило определить местообитания *L. pulmonaria*, а также взаимосвязь между видами и средой обитания, предоставив специалистам по охране окружающей среды исходные данные, которые могут помочь в обнаружении дополнительных популяций и обеспечить лучшее понимание экологических особенностей этого лишайника, что будет способствовать разработке надежных стратегий сохранения этого редкого вида.



Исследования проводились в рамках государственного задания № 075-00347-19-00 по теме *"Закономерности пространственно-временной динамики луговых и лесных экосистем горных территорий (Западный и Центральный Кавказ России)."*