

А. В. Левкович, О. М. Масловский

*Институт экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича НАН Беларуси,
Минск, Республика Беларусь*

ДИНАМИКА И ПРОГНОЗ РАЗВИТИЯ МЕТАПОПУЛЯЦИЙ МХА *NECKERA PENNATA* В БЕЛАРУСИ

С целью изучения на территории Беларуси устойчивости, особенностей динамики и составления прогноза развития метапопуляций эпифитного мха *Neckera pennata* Hedw., включенного в Красную книгу Республики Беларусь, а также охраняемого в Европе, исследована динамика 6 метапопуляций данного вида. Подтверждено влияние таких параметров, как диаметр ствола, угол наклона деревьев, глубина трещин коры, на относительное покрытие данного мха и его средний годовой прирост. Выявлены оптимальные значения данных параметров для роста *N. pennata*. Предложены коэффициент оптимальности для каждой метапопуляции, вычисление которого дает возможность количественно прогнозировать ее развитие, а также показатель зависимости прироста от параметров деревьев-хозяев, обилия и меры связанности – R_i , между которыми выявлена сильная корреляция. Установлена нелинейная зависимость среднего относительного годового прироста от R_i по отдельным видам деревьев. Проведенные исследования позволили сделать более точный прогноз развития метапопуляций *N. pennata* на ближайшие два года.

Ключевые слова: *Neckera pennata*, параметры деревьев-хозяев, нелинейная зависимость, коэффициенты оптимальности, средний балл состояния метапопуляций, прогноз.

A. V. Levkovich, O. M. Maslovsky

*V. F. Kuprevich Institute of Experimental Botany of the National Academy of Sciences of Belarus,
Minsk, Republic of Belarus*

METAPOPULATION DYNAMICS AND PROGNOSIS OF DEVELOPMENT OF THE MOSS *NECKERA PENNATA* IN BELARUS

For the investigations on the territory of Belarus of stability, dynamics and making prognosis of development of metapopulations of the epiphytic moss *Neckera pennata* Hedw., included in the Red Data Book of Belarus and also protected in Europe, the dynamics of six metapopulations of this species was studied. The influence of such parameters as tree trunk diameter, tree inclination, and depth of bark crevices on the relative cover of this moss and its average annual increase was confirmed. The optimal values of these parameters for the growth of *N. pennata* were revealed. The coefficient of optimality for every metapopulation, which estimation gives possibility to predict quantitatively its development, and also the factor of dependence of increase on the parameters of host trees, ability and connectivity – R_i , between which strong correlation was revealed, were proposed. Non-linear dependence of the average relative annual increase on R_i for the separate tree species was established. The investigations enabled to do more accurate prognosis of the development of *N. pennata* metapopulations in the next two years.

Keywords: *Neckera pennata*, parameters of host trees, non-linear dependence, coefficients of optimality, average point of state of metapopulations, prognosis.

Введение. Эпифитные мхи представляют собой специфическую экологическую группу организмов, поселяющихся на коре живых деревьев. Многие из них являются редкими видами, нуждающимися в соблюдении специального режима охраны. В связи с этим актуальным является изучение динамики и пространственной структуры популяций видов данной группы с целью оценки их состояния, устойчивости и прогноза развития.

Несмотря на то что к настоящему времени достаточно хорошо известны подходы к изучению популяций видов сосудистых растений [1–4], целостная методология популяционных исследований видов эпифитных мхов в Беларуси разработана недостаточно. Основой такой методологии может стать предложенный в Европе в конце XX в. и активно применяемый в настоящее время метапопуляционный подход, учитывающий особую структуру популяций таких организмов и позволяющий проследить их динамику и делать прогноз развития [5].

При общем подходе метапопуляция – это совокупность дискретных (или относительно дискретных) в пространстве локальных популяций, взаимодействующих друг с другом вследствие расселения диаспор или генетического потока [6]. Обычно в качестве метапопуляции выступает комплекс локальных популяций того или иного вида в пределах ландшафта, крупного лесного массива и т. п.

Многие эпифитные мхи приурочены к отдельным деревьям, окруженным неподходящим для расселения пространством. Деревья-хозяева часто рассредоточены на территории, и расстояние между ними может быть довольно велико. В связи с этим для эпифитов в качестве локальной популяции нами принимается группа непосредственно взаимодействующих особей, поселяющихся на одном дереве, тогда как метапопуляция – это комплекс локальных популяций эпифитов в пределах фитоценоза. Сходного подхода придерживаются Tord Snäll, Johan Ehrlén и Nåkan Rydin [7].

Исходя из особенностей развития и распределения эпифитов, их приуроченности к деревьям-хозяевам, оптимальным подходом к изучению таких видов является метапопуляционный. Именно он наилучшим образом позволяет оценить состояние и устойчивость вида и смоделировать его существование на определенной территории. Некоторые выявленные закономерности впоследствии могут быть применены и при изучении популяций видов сосудистых растений.

Цель исследования – изучение на основе метапопуляционного подхода с использованием методов математического моделирования состояния и устойчивости популяций охраняемого эпифитного мха *Neckera pennata* Hedw. на территории Беларуси, оценка динамики их развития и составление прогноза этого развития.

Объекты и методы исследования. В качестве объекта исследования выбран мох *Neckera pennata* Hedw. – приуроченный в основном к подзоне широколиственных лесов неморальный вид, распространенный в Европе, Азии, Северной и Южной Америке, Австралии и Африке, однако встречающийся спорадически и резко сокращающий численность. *N. pennata* относится к видам, находящимся под угрозой исчезновения в Европе, подлежит охране согласно Приложению I к Бернской конвенции, а также Красной книге мохообразных Европы (категория *vulnerable*) [8]. В Беларуси имеет 4-ю категорию охраны (потенциально уязвимый вид) [9]. Включен в красные книги Австрии, Великобритании, Чехии, Финляндии, Германии, Швейцарии, Швеции, Литвы, Латвии, Венгрии, Польши, Словакии, Португалии, Болгарии, Черногории, Румынии, Сербии, а также ряда регионов Российской Федерации [10].

В Беларуси вид встречается спорадически во всех административных областях (Брестская обл.: Березовский, Дрогичинский, Ивановский, Ивацевичский, Каменецкий, Ляховичский, Малоритский, Пружанский р-ны; Витебская обл.: Бешенковичский, Браславский, Докшицкий, Лепельский, Миорский, Толочинский, Шумилинский р-ны; Гомельская обл.: Буда-Кошелевский, Житковичский, Лельчицкий, Мозырский, Светлогорский р-ны; Гродненская обл.: Волковысский, Гродненский, Зельвенский, Ивьевский, Островецкий, Ошмянский, Сморгонский р-ны; Минская обл.: Борисовский, Вилейский, Воложинский, Дзержинский, Копыльский, Любанский, Минский, Молодечненский, Мядельский, Пуховичский, Стародорожский, Столбцовский, Узденский, Червенский р-ны; Могилевская обл.: Горецкий, Осиповичский р-ны [9, с дополнениями]) (рис. 1).

Во время полевых экспедиций 2007–2009 гг. нами выявлено 5 новых популяций *N. pennata* [11], а с 2010 по 2016 г. – еще 31 новая популяция в Каменецком (окр. г. п. Каменюки), Бешенковичском (окр. д. Лаппы), Браславском (2 популяции в окр. д. Ахремовцы в парке Бельмонт), Докшицком (окр. д. Коляги), Шумилинском (окр. д. Глушица, 2 популяции в окр. д. Заручевье), Светлогорском (окр. д. Ковчицы 2-е), Волковысском (2 популяции в окр. д. Замковая), Гродненском (2 популяции в окр. д. Бушнево), Зельвенском (окр. д. Вороницы), Ивьевском (окр. д. Шильвы, 2 популяции в окр. д. Петухово), Сморгонском (окр. д. Попелевичи), Борисовском (окр. д. Манча), Дзержинском (окр. пос. Энергетиков), Копыльском (окр. д. Васильчицы), Любанском (окр. д. Калиновка, окр. д. Аточка), Минском (2 популяции в окр. д. Околица), Мядельском (окр. д. Шеметово, окр. д. Мельники), Пуховичском (окр. д. Чирвоный Берег), Стародорожском (3 популяции в окр. д. Застаричье) районах. Всего в Беларуси насчитывается 69 популяций *N. pennata*.

$$\text{logit} (C_i) = \sum \beta_m x_{im} + \beta \underbrace{\sum_{j \neq i} p_j \exp \left\{ -\alpha [\ln(d_{ij})]^2 \right\}}_{S_i} Ab_j^\gamma,$$

где биномиальный параметр C_i – вероятность колонизации для i -го дерева; x_{im} – значение m -й локальной переменной, которая, как предполагается, влияет на C_i ; β_m – регрессионный параметр.

Второй член уравнения, произведение связанности S_i и регрессионного параметра β , учитывает отношение между C_i i -го дерева и встречаемостью эпилита на окружающих деревьях (j). Переменная $p_j = 1$, если *N. pennata* встречается на дереве j ; в ином случае $p_j = 0$. Влияние каждого окружающего дерева j , являющегося потенциальным источником колонизации, выражается лог-нормальной функцией расстояния d_{ij} (в метрах) между деревьями i и j . Скорость разрушения участка контролируется показателем α , который можно определить, исходя из полученных данных. Ab_j – относительное покрытие мха на j -м дереве. Степень γ сопоставляет относительное покрытие со скоростью эмиграции.

Для каждого форофита определяли следующие параметры [7]: вид дерева; диаметр ствола (на высоте 1,3 м), см; глубину трещин коры (на высоте 50 см над уровнем земли), мм; живое дерево или мертвое (0 или 1); угол наклона ствола дерева, град.; относительное покрытие мха (локальное обилие), см². Относительное покрытие *N. pennata* на форофите определяли на участке ствола площадью 35×35 см (1225 см²), при этом выбирали участок с максимальным покрытием. Для точного определения локального обилия использовали цифровую фотосъемку с последующей компьютерной обработкой фотографий [11].

Результаты и их обсуждение. Каждая метапопуляция *N. pennata* характеризовалась определенным количеством элементов (локальных популяций). Максимальным оно было в метапопуляции Бельмонт (32 популяции) и Жорновке-1 (26), минимальным – в метапопуляции Жорновка-4 (2 популяции), небольшим – в Жорновке-2 и Жорновке-3 (соответственно 4 и 8 локальных популяций). В метапопуляции Ляховичи насчитывалось 16 локальных популяций.

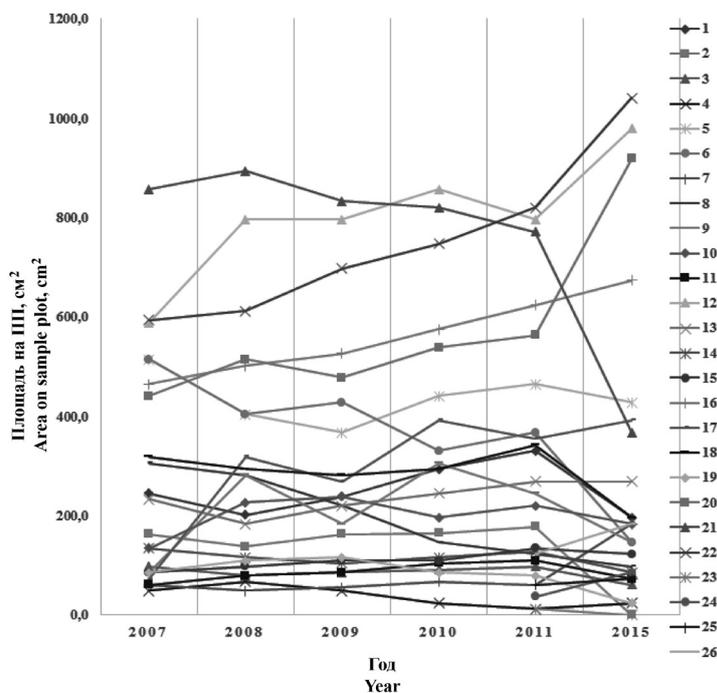


Рис. 2. Динамика изменения проективного покрытия локальных популяций *N. pennata* (номера 1–26) в метапопуляции Жорновка-1

Fig. 2. Dynamics of change of projective cover of local populations of *N. pennata* (numbered 1–26) in the metapopulation Zhornovka-1

В каждой метапопуляции наблюдалось нелинейное годовое изменение площади на отдельных деревьях. Такое изменение площади на пробных площадках в метапопуляции Жорновка-1 показано на рис. 2. Аналогичная картина наблюдалась в других метапопуляциях.

Проведенные исследования динамики показали, что в целом в 2015 г. по сравнению с 2007 г. наблюдалось увеличение площади метапопуляции Жорновка-1 (на 13,9 %, но по сравнению с 2011 г. она сократилась на 5,1 %), по сравнению с 2009 г. – увеличение площади метапопуляций Жорновка-2 (на 32,7 %) и Жорновка-3 (на 3,4 %) и уменьшение метапопуляции Жорновка-4 (на 11,8 %). Площадь метапопуляции Ляховичи сократилась в 2010 г. по сравнению с 2008 г. на 10 %, метапопуляции Бельмонт – увеличилась на 49,8 % в 2013 г. по сравнению с 2007 г. (рис. 3), несмотря на то что здесь в 2008 г. в связи с прокладкой дороги было вырублено 4 дерева (№ 1, 5–7), на которых произрастала *N. pennata*. Увеличение связано с тем, что в 2009 г. здесь было выявлено 5 новых деревьев-хозяев, в 2010 г. – еще 14. В результате количество пробных площадок увеличилось.

Для выявления факторов, влияющих на особенности роста дерновинок мха и изменение площади, нами проведен анализ динамики локальных популяций по видам деревьев, а также в зависимости от диаметра ствола (по классам 10–30, 31–50, 51–70 и свыше 70 см), глубины трещин коры (по классам 0–5, 6–10, 11–15 и свыше 15 мм) и угла наклона деревьев (по классам 0–4, 5–10, 11–20 и свыше 20°).

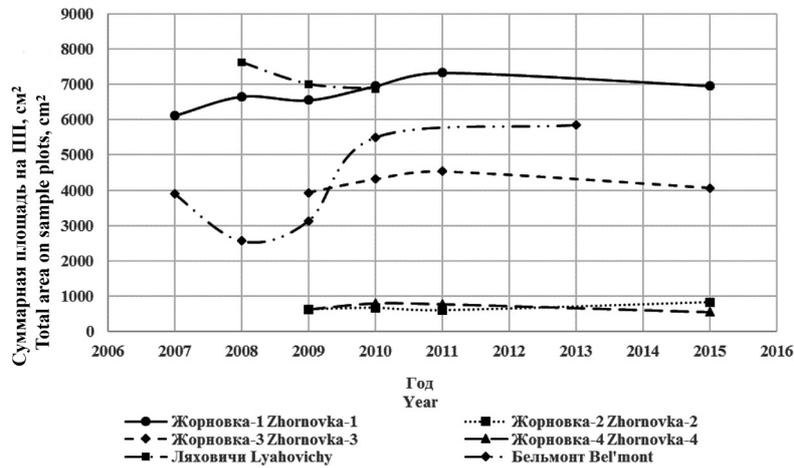


Рис. 3. Динамика изменения покрытия *N. pennata* в метапопуляциях

Fig. 3. Dynamics of change of *N. pennata* cover in the metapopulations

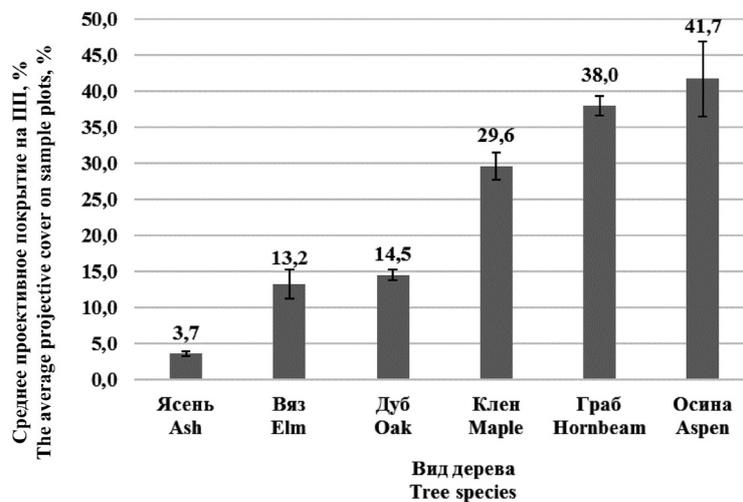


Рис. 4. Зависимость среднего проективного покрытия *N. pennata* от вида дерева

Fig. 4. Dependence of the average projective cover of *N. pennata* on tree species

В исследованных метапопуляциях *N. pennata* встречалась на вязах, грабах, дубах, кленах, осинах, ясенях. Максимальное среднее проективное покрытие (за несколько лет) было характерно для осин и грабов (41,7 и 38,0 %), также велико оно было и у кленов (29,6 %). Меньшие значения наблюдались у вязов (13,2 %) и дубов (14,5 %). Наименьшее среднее проективное покрытие было у ясеней (менее 4 %) (рис. 4).

Изменение проективного покрытия на всех видах деревьев было нелинейным, но по средним показателям за несколько лет наблюдался рост на всех видах деревьев, за исключением кленов в метапопуляциях Жорновка-1, Жорновка-4 и Ляховичи.

Хотя по данным литературы известно, что чем больше диаметр дерева, тем больше обилие *N. pennata* [13], установлено, что по мере увеличения диаметра ствола деревьев проективное покрытие *N. pennata* сначала возрастает, затем снижается (рис. 5, а). Как правило, наибольшее среднее проективное покрытие наблюдалось на стволах, диаметр которых составлял 31–50 см (на основании данных 317 измерений). Исключение составила метапопуляция Жорновка-3, где максимум проективного покрытия приходился на деревья с диаметром стволов более 50 см. Кроме того, в случае отсутствия в метапопуляциях деревьев с диаметром стволов 31–50 см мох преобладал именно на очень крупных деревьях.

Изменение среднего проективного покрытия на всех исследованных деревьях за изученный период имело положительную динамику, причем наибольший прирост наблюдался на более молодых деревьях с небольшим диаметром, а также на самых старых, хоть и в меньшей степени (на основании данных 247 измерений) (рис. 5, б).

Увеличение относительной площади поверхности ствола дерева за счет увеличения глубины трещин коры способствует удержанию влаги и предоставляет более благоприятные условия для роста *N. pennata*, который осуществляется либо за счет радиального роста отдельных дерновинок [14], либо за счет образования новых дерновинок из спор, столонообразных веточек или фрагментов старых дерновинок [15], а следовательно, и увеличения размера локальных популяций. Вместе с тем с увеличением глубины трещин коры возрастает конкуренция со стороны других видов мхов. В связи с этим после достижения глубины трещин коры 10 мм наблюдалось уменьшение проективного покрытия мха (рис. 6, а). Исключение – метапопуляция Ляховичи, где максимальное проективное покрытие было характерно для деревьев с трещинами коры небольшой глубины (0–5 мм).

Установлено, что средний прирост дерновинок *N. pennata* был максимальным на стволах с глубиной трещин коры 0–5 мм и составлял 15,2 % в год, затем после резкого спада он постепенно возрастал и составлял до 9,1 % в год (рис. 6, б).

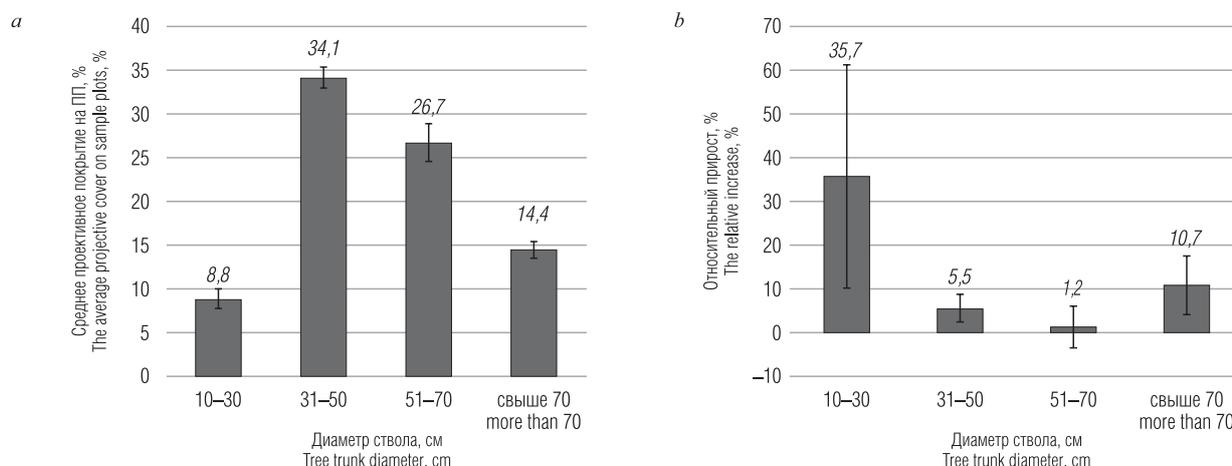


Рис. 5. Зависимость среднего проективного покрытия (а) и среднего относительного годового прироста (б) дерновинок *N. pennata* от диаметра ствола дерева

Fig. 5. Dependence of the average projective cover (a) and the average relative annual increase (b) of bunches of *N. pennata* on tree trunk diameter

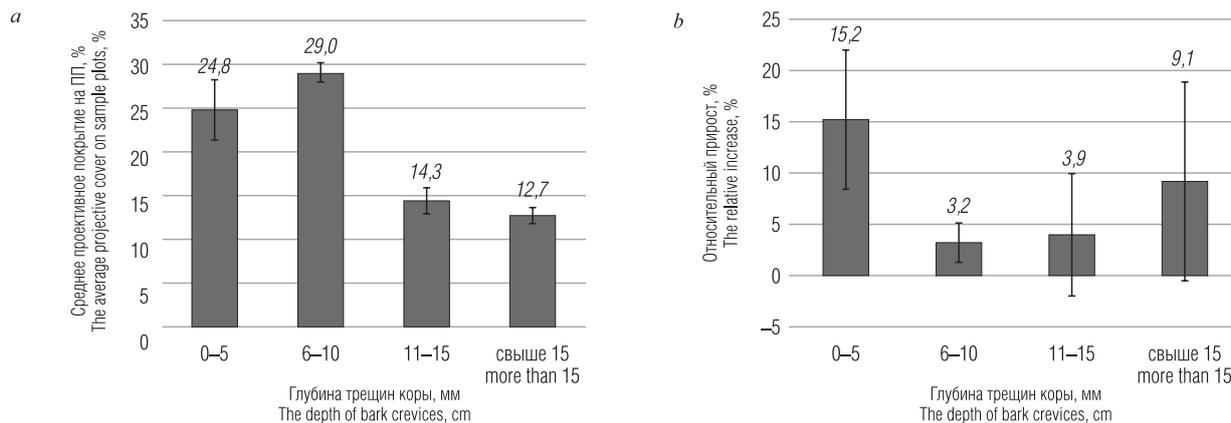


Рис. 6. Зависимость среднего проективного покрытия (a) и среднего относительного годового прироста (b) дерновинок *N. pennata* от глубины трещин коры дерева

Fig. 6. Dependence of the average projective cover (a) and the average relative annual increase (b) of bunches of *N. pennata* on depth of bark tree crevices

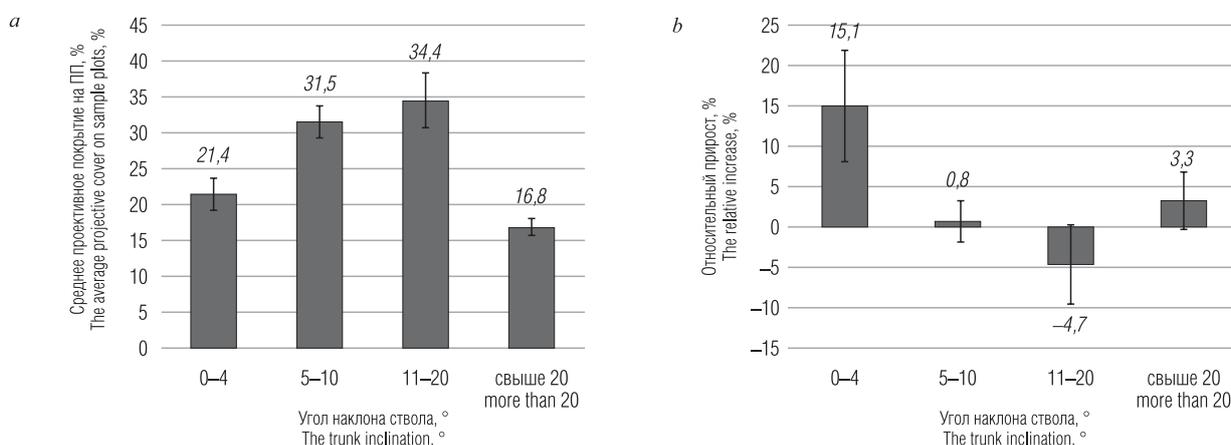


Рис. 7. Зависимость среднего проективного покрытия (a) и среднего относительного годового прироста (b) дерновинок *N. pennata* от угла наклона ствола дерева

Fig. 7. Dependence of the average projective cover (a) and the average relative annual increase (b) of bunches of *N. pennata* on tree trunk inclination

На рис. 7, a показана зависимость проективного покрытия *N. pennata* от угла наклона ствола дерева, указывающая на совмещение двух процессов. С одной стороны, наклонные деревья из-за большей влагообеспеченности способствовали росту *N. pennata*, но вместе с тем в этих условиях лучше развивались и другие мхи (*Hypnum cupressiforme* Hedw., *Anomodon* Hook et Tayl. spp., *Amblystegium* Schimp. in B. S. G. spp., *Homalia trichomanoides* (Hedw.) Bruch et Schimp. in B. S. G.), которые, как показал сравнительный анализ фотографий пробных площадок, на определенном этапе (при угле наклона более 20°), начинали подавлять *N. pennata*.

Максимум среднего прироста дерновинок *N. pennata* приходился на деревья с наименьшим углом наклона (либо без него). Для деревьев с углом наклона от 11 до 20° в среднем характерно даже сокращение проективного покрытия со временем, хотя у деревьев с углом наклона более 20° также наблюдалась положительная динамика (рис. 7, b).

Анализ зависимости среднего проективного покрытия и среднего относительного годового прироста дерновинок *N. pennata* от характеристик субстрата позволил определить наиболее оптимальные для развития локальных популяций и метапопуляций условия. При этом характеристики, при которых наблюдались максимальное покрытие мха и максимальная скорость роста, не всегда совпадали (табл. 1).

Т а б л и ц а 1. **Оптимальные характеристики деревьев-хозяев для развития и роста локальных популяций *N. pennata***

Table 1. **The optimal characteristics of host trees for the development and growth of local populations of *N. pennata***

Параметр дерева-хозяина	Максимальное проективное покрытие	Максимальный рост (положительная динамика)
Вид дерева	Граб, осина, клен	Граб, осина, ясень, дуб, вяз
Диаметр ствола, см	31–50	10–30
Глубина трещин коры, мм	1–10	1–5
Угол наклона, град.	5–20	0–4

Таким образом, максимальное покрытие мха характерно для тех метапопуляций, где большинство деревьев имело диаметр стволов 31–50 см, глубину трещин коры 1–10 мм, угол наклона стволов 5–20°, т. е. это были достаточно старовозрастные леса, но не самые старые.

В то же время наибольший прирост метапопуляций характерен для более молодых насаждений, диаметр стволов которых составлял в среднем 10–30 см, глубина трещин коры – 1–5 мм, угол наклона стволов – до 4°.

Прогноз развития каждой метапопуляции может быть сделан на основе определения среднего значения отношения количества деревьев-хозяев с оптимальными характеристиками к общему количеству деревьев-хозяев, которое может быть выражено через коэффициент оптимальности (табл. 2). Большее значение коэффициента оптимальности для роста (более 0,4) свидетельствует о вероятном увеличении площади локальных популяций и метапопуляций в целом. Высокий коэффициент оптимальности для проективного покрытия (более 0,5) говорит о наличии достаточного количества подходящих мест, но при этом метапопуляция с высокой вероятностью уже достигла максимума своего развития и может либо оставаться в стабильном состоянии, либо сокращаться.

Т а б л и ц а 2. **Коэффициенты оптимальности субстрата в исследованных метапопуляциях *N. pennata***

Table 2. **The coefficients of optimality of substrate in the studied metapopulations of *N. pennata***

Метапопуляция	Коэффициент оптимальности для проективного покрытия	Коэффициент оптимальности для роста	Результаты наблюдений с первого по последний год	Прогноз
Жорновка-4	0,50	0,25	–11,8 %	Сокращение
Жорновка-1	0,51	0,36	+13,9 % (–5,1 % в 2015 г. по сравнению с 2011 г.)	Сокращение
Ляховичи	0,75	0,38	–10 %	Сокращение
Жорновка-3	0,66	0,41	+3,4 %	Колебания (более-менее стабильно)
Бельмонт	0,27	0,45	+49,8 %	Рост
Жорновка-2	0,31	0,69	+32,7 %	Рост

Таким образом, на основании полученных данных можно сделать вывод, что для благоприятного прогноза развития метапопуляции важны не столько оптимальные условия для обеспечения максимального проективного покрытия, сколько оптимальные условия для ее роста.

В то же время на динамику и устойчивость локальных популяций оказывают влияние не только параметры деревьев-хозяев, но и исходное значение проективного покрытия, а также мера связанности данной популяции с соседними в пределах метапопуляции. Наличие связей повышает устойчивость как отдельной популяции, так и метапопуляции в целом.

Для определения меры связанности использовали формулу [7, с изменениями]:

$$C_i = \sum_{i \neq j} \exp \left\{ -\alpha \left[\ln(d_{ij}) \right]^2 \right\} A b_j,$$

где C_i – мера связанности для i -го дерева; d_{ij} – расстояние между деревьями i и j , м; $A b_j$ – проективное покрытие мха на j -м дереве на площадке 35×35 см, %; α – параметр, отражающий скорость разрушения участка, принимаемый за 0,1.

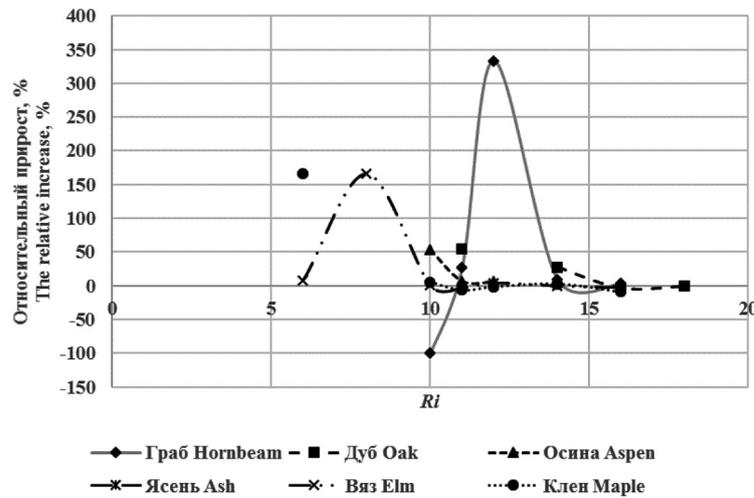


Рис. 8. Зависимость относительного годового прироста *N. pennata* от R_i
 Fig. 8. Dependence of the relative annual increase of *N. pennata* on R_i

Для оценки устойчивости популяций и их динамики с целью учета влияния всех вышеперечисленных параметров в комплексе можно использовать значение натурального логарифма их произведения – показатель зависимости среднего годового прироста от параметров деревьев-хозяев, обилия и меры связанности:

$$R_i = \ln\left(\prod x_{im} Ab_i C_i\right),$$

где R_i – показатель зависимости прироста от параметров деревьев-хозяев, обилия и меры связанности для *N. pennata* на i -м дереве; x_{im} – значение m -й локальной переменной, которая, как предполагается, влияет на R_i ; Ab_i – проективное покрытие мха на i -м дереве на площадке 35×35 см, %; C_i – мера связанности для i -го дерева.

В результате выявлена нелинейная зависимость среднего относительного годового прироста от R_i по отдельным видам деревьев (рис. 8). Вначале, по мере увеличения показателя, скорость роста популяции повышается, но после определенного значения (10 – для клена и вяза, 11 – для осины, 14 – для граба и дуба) происходит ее снижение, наблюдаются лишь устойчивые колебания проективного покрытия с небольшим сокращением.

Таким образом, при определенных значениях параметров на начальных этапах развития популяция растет с достаточно большой скоростью. В то же время при достижении ею определенных размеров интенсивный рост прекращается и она переходит в состояние баланса (колебание параметров – поочередный рост и сокращение). Важным является то, чтобы при таких колебаниях в момент сокращения популяция не перешла в состояние необратимого уменьшения.

В соответствии с рис. 8 каждой локальной популяции в составе метапопуляций присваивался балл состояния (табл. 3).

Т а б л и ц а 3. Шкала оценки устойчивости популяций *N. pennata*

T a b l e 3. The scale of assessment of stability of populations of *N. pennata*

Вид дерева	Значение R_i	Тенденция динамики	Балл состояния
Граб, дуб	Менее 11	Сокращение	1
	11–14	Рост	3
	Более 14	Флуктуации	2
Осина	Менее 7	Сокращение	1
	7–11	Рост	3
	Более 11	Флуктуации	2
Вяз, клен, ясень	Менее 6	Сокращение	1
	6–10	Рост	3
	Более 10	Флуктуации	2

На основании данной шкалы для каждой метапопуляции определен средний балл состояния (табл. 4).

Коэффициент корреляции между средним баллом состояния и предложенным ранее коэффициентом оптимальности для роста равен 0,94, что свидетельствует о сопоставимости данных параметров оценки состояния.

Т а б л и ц а 4. Средний балл состояния метапопуляций *N. pennata*

Table 4. The average point of state of metapopulations of *N. pennata*

Метапопуляция	Средний балл состояния	Коэффициент оптимальности для роста	Результаты наблюдений с первого по последний год, %	Прогноз
Жорновка-4	2,00	0,25	–11,8	Сокращение
Жорновка-1	2,08	0,36	–5,1	Сокращение
Ляховичи	2,06	0,38	–10	Сокращение
Жорновка-3	2,13	0,41	3,4	Колебания (более-менее стабильное состояние)
Бельмонт	2,33	0,45	49,8	Рост
Жорновка-2	2,50	0,69	32,7	Рост

Таким образом, при значениях среднего балла состояния до 2,1 наблюдается сокращение метапопуляции, при значениях 2,1–2,3 – колебания (метапопуляция как система находится в состоянии устойчивого равновесия), при значениях более 2,3 – рост.

В целом полученные результаты подтверждают гипотезу о специфике развития метапопуляций *N. pennata*, выдвинутую нами ранее [11]: их развитие начинается с заноса спор в старовозрастных широколиственных и елово-широколиственных лесах (в типично неморальных условиях) на стволы широколиственных деревьев при достижении ими определенного возраста (50–60 лет). Образуется центральное ядро метапопуляции, и *N. pennata* затем начинает радиально распространяться на другие деревья, а при повышенной плотности спор она может поселиться уже на более молодых деревьях (как в метапопуляции Бельмонт), осваивая иногда другие породы (например, ясень). По мере развития популяции при усилении конкуренции со стороны других эпифитов происходит угнетение центрального ядра (а иногда и его отмирание за счет усиления конкуренции с другими видами мхов), а развитие метапопуляции осуществляется на более молодых периферических деревьях.

Можно предположить, что в пределах территории Жорновской экспериментальной лесной базы метапопуляция Жорновка-1 является самой возрастной. В настоящее время наблюдается ее постепенная деградация (особенно ядра) и сокращение проективного покрытия *N. pennata* на пробных площадках за счет изменения свойств субстрата и возрастающей конкуренции со стороны других видов мхов. Кроме того, основным дестабилизирующим фактором является значительный уровень антропогенной нагрузки. В то же время наличие достаточно большого количества деревьев-хозяев и большая исходная площадь будут способствовать тому, что в ближайшее время метапопуляция сохранится, но долгосрочный прогноз может быть более негативным. Метапопуляция Жорновка-3 тоже довольно возрастная, но ее расположение в глубине массива позволяет избегать интенсивной антропогенной нагрузки, в связи с чем она будет находиться в стабильном состоянии. Метапопуляции Жорновка-2 и Жорновка-4 – более молодые, и процессы, происходящие в них, зависят от наличия благоприятных (оптимальных) для роста и развития условий (вид дерева и его характеристики, отсутствие или не сильно выраженная конкуренция с другими видами мхов). Если в метапопуляции Жорновка-4 сокращение будет продолжаться с такой же интенсивностью, возможно ее исчезновение. В метапопуляции Жорновка-2 может происходить разрастание дерновинок на новых деревьях.

Таким образом, проведенные исследования позволили выявить факторы, влияющие на рост и динамику *N. pennata*, и сделать прогноз развития изученных популяций на ближайшие 2 года (рис. 9). К 2017 г. в метапопуляции Жорновка-1, испытывающей максимальную антропогенную нагрузку, прогнозируется продолжение сокращения суммарной площади локальных популяций

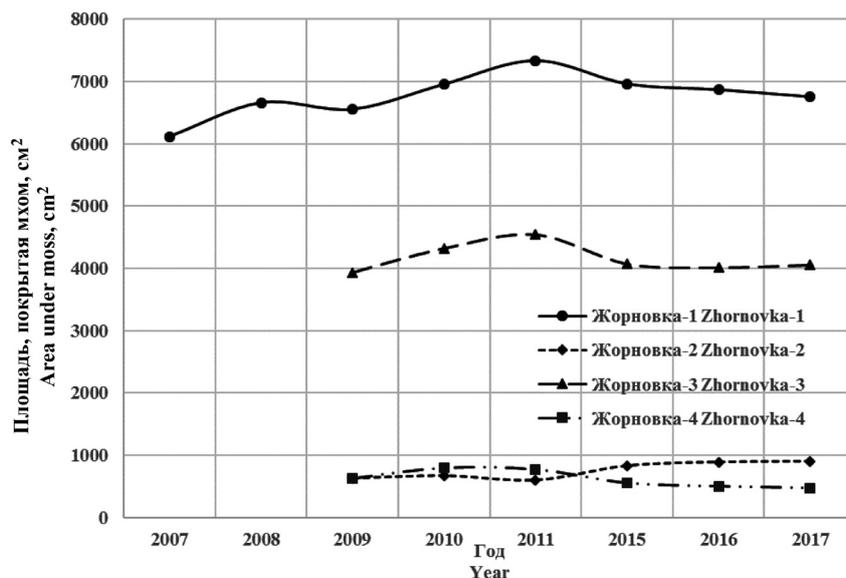


Рис. 9. Динамика и прогноз изменения площади локальных популяций *N. pennata* в исследуемых метапопуляциях

Fig. 9. Dynamics and prognosis of change of area of local populations of *N. pennata* in the studied metapopulations

с определенными флуктуациями по годам (до 6750 см²). Также ожидается сокращение метапопуляции Жорновка-4 (до 470 см²). Количество деревьев-хозяев в ней минимально, и площадь *N. pennata* на них за последние 4 года уменьшилась. Вероятно, будет наблюдаться рост в метапопуляции Жорновка-2 (до 900 см²), в основном за счет освоения новых деревьев и разрастания дерновинок на старых, а суммарная площадь локальных популяций в метапопуляции Жорновка-3 будет оставаться более-менее стабильной и лишь немного колебаться по годам (до 4050 см² к 2017 г.) (рис. 9). Рост будет происходить в основном за счет разрастания дерновинок на уже освоенных данным мхом деревьях, а также за счет освоения новых.

Заключение. Результаты исследования динамики 6 метапопуляций *N. pennata* показали, что она носит нелинейный характер. При этом в различные годы наблюдается как увеличение площади одних метапопуляций (Жорновка-1, Жорновка-2 и Жорновка-3, Бельмонт), так и сокращение других (Жорновка-4 и Ляховичи).

Определено, что максимальное среднее (за несколько лет) проективное покрытие мха характерно для осин, грабов и кленов, меньшие значения – у вязов и дубов, минимальные – у ясеней. Подтверждено влияние на относительное покрытие мха таких параметров, как диаметр ствола, угол наклона деревьев, глубина трещин коры. Выявлены оптимальные значения данных параметров для роста *N. pennata*.

На основании полученных результатов о максимальных значениях проективного покрытия мха и годового прироста на пробных площадках в зависимости от характеристик деревьев-хозяев предложены коэффициенты оптимальности для каждой метапопуляции, которые позволяют количественно прогнозировать развитие последних.

Так как помимо локальных условий динамика метапопуляций определяется исходными значениями обилия мха, а также связанностью ее элементов, предложен показатель зависимости прироста от параметров деревьев-хозяев, обилия и меры связанности – R_i . Выявлена нелинейная зависимость среднего относительного годового прироста от R_i по отдельным видам деревьев. В зависимости от значения R_i каждой локальной популяции присваивается балл состояния. Исходя из оценки среднего состояния метапопуляции, дан прогноз ее развития.

Проведенные исследования подтвердили выдвинутую нами гипотезу о характере функционирования метапопуляций *N. pennata* [11] и позволили сделать более точный прогноз развития метапопуляций *N. pennata* на ближайшие два года.

Благодарность

Работа выполнена при финансовой поддержке Белорусского республиканского фонда фундаментальных исследований (грант Б15М-098).

Acknowledgement

This work was financially supported by the Belarusian Republican Foundation for Fundamental Research (grant Б15М-098).

Список использованных источников

1. Заугольнова, Л. Б. Подходы к оценке состояния ценопопуляций растений / Л. Б. Заугольнова, Л. В. Денисова, С. В. Никитина // Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. биол. – 1993. – Т. 98, вып. 5. – С. 100–108.
2. Злобин, Ю. А. Принципы и методы изучения ценоотических популяций растений: учеб.-метод. пособие / Ю. А. Злобин. – Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1989. – 147 с.
3. Мониторинг фитопопуляций / Л. Б. Заугольнова [и др.] // Успехи соврем. биол. – 1993. – Т. 113, № 4. – С. 402–414.
4. Программа и методические подходы к популяционному мониторингу растений / Л. А. Жукова [и др.] // Биол. науки. – 1989. – № 12. – С. 65–75.
5. Snäll, T. Distribution patterns and metapopulation dynamics of epiphytic mosses and lichens / T. Snäll. – Uppsala: Acta Universitatis Upsaliensis, 2003. – 36 pp.
6. Hanski, I. Ecology, Genetics and Evolution of Metapopulations / I. Hanski, O. Gaggiotti. – London: Academic Press, 2004. – 696 p.
7. Snäll, T. Colonization-extinction dynamics of an epiphyte metapopulation in a dynamic landscape / T. Snäll, J. Ehrlén, H. Rydin // Ecology. – 2005. – N 86. – P. 106–115.
8. Ключевые ботанические территории Беларуси / О. М. Масловский [и др.]. – М.; Минск: Аль-Пак, 2005. – 80 с.
9. Красная книга Республики Беларусь. Растения: редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды дикорастущих растений / М-во природ. ресурсов и охраны окружающей среды Респ. Беларусь, Нац. акад. наук Беларуси; редкол.: И. М. Качановский [и др.]. – 4-е изд. – Минск: Беларус. энцыкл. імя П. Броўкі, 2015. – 445 с.
10. Hodgetts, N. G. Checklist and country status of European bryophytes – towards a new Red List for Europe / N. G. Hodgetts, Neil Lockhart // Irish Wildlife Manuals. – 2015. – N 84. – P. 1–125.
11. Шевкунова, А. В. Динамика метапопуляций охраняемого в Европе мха *Neckera pennata* Hedw. в Беларуси / А. В. Шевкунова, О. М. Масловский // Ботаника (исследования): сб. науч. тр. / Ин-т эксперим. ботаники НАН Беларуси. – Минск, 2009. – Вып. 37. – С. 293–308.
12. Работнов, Т. А. Фитоценология: учеб. пособие для вузов / Т. А. Работнов. – М.: Изд-во МГУ, 1992. – 352 с.
13. Spatial genetic structure in two congeneric epiphytes with different dispersal strategies analyzed with three different methods / T. Snäll [et al.] // Mol. Ecol. – 2004. – N 13. – P. 2109–2119.
14. Wiklund, K. Colony expansion of *Neckera pennata*: modelled growth rate and effect of microhabitat, competition and precipitation / K. Wiklund, H. Rydin // Bryologist. – 2004. – N 107. – P. 293–301.
15. Appelgren, L. Genetic and morphological variation in the rare epiphytic moss *Neckera pennata* Hedw. / L. Appelgren, N. Cronberg // J. of Bryol. – 1999. – N 21. – P. 97–107.

References

1. Zaugolnova L. B., Denisova L. V., Nikitina S. V. Approaches to the assessment of the state of cenopopulations of plants. *Bulleten' Moskovskogo obshchestva ispytatelej prirody. Otdel biologicheskij* [Bulletin of Moscow society of naturalists. Biological department], 1993, vol. 98, no. 5, pp. 100–108. (in Russian).
2. Zlobin Yu. A. *Printsipy i metody izucheniya tsenoticheskikh populyatsij rastenij: ucheb.-metod. posobiye* [Principles and methods of study of coenotic populations of plants: guidance manual]. Kazan, Publ. of Kazan University, 1989. 147 p. (in Russian).
3. Zaugolnova L. B., Smirnova O. V., Komarov A. S., Hanina P. G. Monitoring of phytopopulations. *Uspehi sovremennoj biologii* [Progress of modern biology], 1993, vol. 113, no. 4, pp. 402–414. (in Russian).
4. Zhukova L. A., Zaugolnova L. B., Michurin V. G., Onipchenko V. G., Toropova N. A., Chistyakova A. A. Programme and technical approaches to the population monitoring of plants. *Biologicheskije nauki* [Biological sciences], 1989, no. 12, pp. 65–75. (in Russian).
5. Snäll T. Distribution patterns and metapopulation dynamics of epiphytic mosses and lichens. Uppsala, Acta Universitatis Upsaliensis, 2003. 36 p.
6. Hanski I., Gaggiotti O. Ecology, Genetics and Evolution of Metapopulations. London, Academic Press, 2004. 696 p.
7. Snäll T., Ehrlén J., Rydin H. Colonization-extinction dynamics of an epiphyte metapopulation in a dynamic landscape. *Ecology*, 2005, no. 86, pp. 106–115.
8. Maslovsky O., Pronkina G., Parfenov V., Pugachevsky A., Tretjakov D., Gapienko O., Savchenko V., Sobolevskaya T., Golod D., Yaroshevich E., Stepanovich I., Rodionov P. *Kluhevye botanicheskiye territorii Belarusi* [Important plant areas in Belarus]. Moscow, Minsk, Al'-Pak, 2005, 80 p. (in Russian).
9. *Krasnaya kniga Respubliki Belarus. Rastenija: redkie i nahodyashchiesya pod ugrozoi ischeznoveniya vidy dikoras-tushchih rastenij* [The Red book of the Republic of Belarus. Plants: the rare and threatened wild plant species], in Kachanovsky I. M. (ed.). Minsk, Belarusian Encyclopedia named after P. Brovki, 2015. 445 p. (in Russian).

10. Hodgetts N. G., Neil Lockhart. Checklist and country status of European bryophytes – towards a new Red List for Europe. *Irish Wildlife Manuals*, 2015, no. 84, pp. 1–125.

11. Shevkunova A. V., Maslovsky O. M. *Dinamika metapopulyatsij ohranyaemogo v Evrope mha Neckera pennata Hedw. v Belarusi* [Metapopulation dynamics of the European protected bryophyta species *Neckera pennata* Hedw. in Belarus]. *Botanika (issledovaniya)* [Botany (investigations)], 2009, vol. 37, pp. 293–308. (in Russian).

12. Rabotnov T. A. Phytocenology: tutorial for institutes of higher education. Moskva, MSU Publ., 1992, 352 p. (in Russian).

13. Snäll T., Fogelqvist J., Ribeiro P. J. Jr., Lascoux M. Spatial genetic structure in two congeneric epiphytes with different dispersal strategies analyzed with three different methods. *Molecular Ecology*, 2004, no. 13, pp. 2109–2119.

14. Wiklund K., Rydin H. Colony expansion of *Neckera pennata*: modelled growth rate and effect of microhabitat, competition and precipitation. *Bryologist*, 2004, no. 107, pp. 293–301.

15. Appelgren L., Cronberg N. Genetic and morphological variation in the rare epiphytic moss *Neckera pennata* Hedw. *Journal of Bryology*, 1999, no. 21, pp. 97–107.

Информация об авторах

Левкович Анастасия Владимировна – науч. сотрудник. Институт экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: a.shevkunova@mail.ru.

Масловский Олег Мечиславович – канд. биол. наук, зав. сектором. Институт экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: oleg.maslovsky@tut.by.

Information about the authors

Levkovich Anastasia Vladimirovna – Researcher. V. F. Kuprevich Institute of Experimental Botany of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: a.shevkunova@mail.ru.

Maslovsky Oleg Mechislavovich – Ph. D. (Biol.), Head of the Department. V. F. Kuprevich Institute of Experimental Botany of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: oleg.maslovsky@tut.by.

Для цитирования

Левкович, А. В. Динамика и прогноз развития метопуляций мха *Neckera pennata* в Беларуси / А. В. Левкович, О. М. Масловский // Вест. Нац. акад. навук Беларусі. Сер. біял. навук. – 2017. – № 2. – С. 14–26.

For citation

Levkovich A. V., Maslovsky O. M. Metapopulation dynamics and prognosis of development of the moss *Neckera pennata* in Belarus. *Vestsi Natsyyanal'nai akademii navuk Belarusi. Seryya biyalagichnych navuk* [Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus, biological series], 2017, no. 2, pp. 14–26.