

Чиркова Н.Ю., Егошина Т.Л.

Всероссийский научно-исследовательский институт охотоведения
и звероводства им. проф. Б.М. Житкова (ГНУ ВНИИОЗ РАСХН)

ДЕМОГРАФИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *VACCINIUM VITIS – IDAEA L.* В УСЛОВИЯХ ЮЖНОТАЕЖНЫХ ЛЕСОВ КИРОВСКОЙ ОБЛАСТИ

Изучены демографические характеристики *Vaccinium vitis – idaea L.* в условиях южнотаежных лесов Кировской области. Определена возрастная структура ценопопуляций в разных эколого-фитоценологических условиях, исследован ряд популяционных параметров (плотность, индекс возрастной, индекс восстановления, индекс старения), позволяющих оценить состояние и структуру популяций.

Введение

В последние годы при изучении ценопопуляций отдельных видов растений, слагающих растительное сообщество, широко используется популяционный подход. С точки зрения этого подхода важнейшей задачей изучения ценопопуляций является выявление различных популяционных адаптаций к существующим экологическим и ценоценотическим условиям на основе определения таких параметров, как плотность, возрастная структура и их динамика в различных эколого-ценоценотических условиях, способы самоподдержания популяций.

Vaccinium vitis – idaea L. – важный составляющий компонент, часто доминант, травяно-кустарничкового яруса лесных сообществ, ценнейшее дикорастущее ягодное и лекарственное растение. В настоящее время работы, посвященные изучению ценопопуляций *V. vitis – idaea* в свете современных ценопопуляционных концепций, немногочисленны [1, 8, 9, 10, 15]. В Кировской области проводилось лишь изучение урожайности и ресурсов *V. vitis – idaea* [4].

Целью данной работы было изучение демографических характеристик *Vaccinium vitis – idaea L.* в условиях южнотаежных лесов Кировской области.

Материал и методы исследования

В разных эколого-фитоценологических условиях подзоны южной тайги [7] Кировской области исследовано 10 ценопопуляций (ЦП) *V. vitis – idaea*. Краткая характеристика изученных ценопопуляций приведена ниже.

Ценопопуляция 1. Сосняк зеленомошно-брусничный. Древостой (10С, сомкнутость

крон 0,4-0,5) представлен *Pinus sylvestris L.* Подрост разреженный, состоит из *Pinus sylvestris L.*, *Betula pendula Roth.*, *Picea obovata Ledeb.* Подлесок представлен единичными экземплярами *Sorbus aucuparia L.* В травяно-кустарничковом ярусе (общее проективное покрытие около 50%) преобладает *V. vitis – idaea L.* (70%), с незначительным обилием (до 10%) присутствуют *Melampyrum sylvaticum L.*, *Vaccinium myrtillus L.*, *Carex leporina L.*, *Solidago virgaurea L.*, *Antennaria dioica (L.) Gaertn.*, *Vaccinium uliginosum L.* и др. В моховом покрове преобладают зеленые мхи (60%) *Polytrichum commune Hedw.*, *Hylocomium splendens (Hedw.) B. S. G.*, *Pleurozium schreberi (Brid.) Mitt.*

Ценопопуляция 2. Сосняк долгомошно-черничный. Древесный ярус (8С+2Б, сомкнутость крон 0,4-0,5) состоит из *P. sylvestris*, *B. pendula*. Подрост состоит из *B. pendula*. Подлесок представлен *Juniperus communis L.*, *Sorbus aucuparia L.*, *Salix cinerea L.* В травяно-кустарничковом ярусе (общее проективное покрытие около 75%) преобладает *Vaccinium myrtillus* (65%), *V. vitis – idaea* (10%). В моховом покрове преобладают зеленые мхи (100%), с незначительным обилием присутствует *Sphagnum squarrosum Crome.*

Ценопопуляция 3. Сосняк зеленомошно-брусничный. Древесный ярус (10С+Б, сомкнутость крон 0,1-0,2) состоит из *P. sylvestris*, *B. pendula*. Подрост – *P. sylvestris*, *B. pendula*, *P. obovata*. Подлесок разрежен (*J. communis*, *S. aucuparia*, *Chamaecytisus ruthenicus Fisch. ex Woloszew.*). В травяно-кустарничковом ярусе (общее проективное покрытие около 30%) преобладают *V. vitis–idaea* (40%), *Arctostaphylos uva – ursi* (30%). В мохово-лишайниковом по-

кrove преобладают зеленые мхи (55%), реже встречаются лишайники (5%) *Cladonia sylvatica* (L.) Hoffm., *Cladonia rangiferina* (L.) Web., *Cladonia alpestris* (L.) Rabenh.

Ценопопуляция 4. Зарастающая выруб-ка (20 лет) из-под сосняка зеленомошного. В подросте присутствуют *P. sylvestris*, *B. pendula*, *P. obovata*, подлесок разреженный (*J. communis*, *S. aucuparia*, *Frangula alnus* Mill., *Rosa acicularis* Lindl.) В травяно-кустарничковом ярусе (общее проективное покрытие около 80%) преобладают *Rubus saxatilis* L. (45%), *V. vitis – idaea* (40%), *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth. (20%), *Carex pallescens* L. (10%), *V. myrtillus* (10%), *Arctostaphylos uva – ursi* (10%). В мохово-лишайниковом покрове преобладают зеленые мхи (40%), реже встречаются лишайники (2%).

Ценопопуляция 5. Сосняк сфагново-брусничный. Древостой представлен (9С+1Б, сомкнутость крон 0,6) *Pinus sylvestris* L., *Betula pendula* Roth. В подросте присутствуют *P. sylvestris*, *B. pendula*, отмечены единичные экземпляры *P. obovata*. Подлесок не выражен. В травяно-кустарничковом ярусе (общее проективное покрытие около 45%) преобладает *V. vitis–idaea* (47%), с несколько меньшим обилием (до 20%) присутствуют *Vaccinium uliginosum*, *V. myrtillus*, *Ledum palustre*. В мохово-лишайниковом покрове преобладают сфагновые и зеленые мхи (90%), реже встречаются лишайники (7%).

Ценопопуляция 6. Сосняк лишайниково-брусничный. В 1994 году здесь отмечен низовой пожар, при котором был уничтожен травяно-кустарничковый ярус и мохово-лишайниковый покров. Древостой сохранился и сформирован *P. sylvestris*, (10С, сомкнутость крон 0,6), в подросте присутствуют *P. sylvestris*, *B. pendula*, подлесок разреженный (*Frangula alnus* Mill.). Для травяно-кустарничкового яруса характерно низкое общее проективное покрытие видов (около 15%): *V. vitis–idaea* (7%), *Arctostaphylos uva–ursi* (4%), *Melampyrum sylvaticum* (3%), *Antennaria dioica* (L.) Gaertn. (3%). В мохово-лишайниковом покрове проективное покрытие зеленых мхов и лишайников составляет по 10%.

Ценопопуляция 7. Сосняк зеленомошно-лишайниковый с брусничкой. Древесный ярус

сформирован *P. sylvestris* (10С, сомкнутость 0,6). В подросте присутствуют *P. obovata*, *B. pendula*. Подлесок не выражен. В травяно-кустарничковом ярусе (общее проективное покрытие около 45%) доминирует *V. vitis–idaea* (18%), с меньшим обилием присутствуют (до 3%) *V. myrtillus*, *Arctostaphylos uva – ursi*, *Pyrola rotundifolia*, *Linnaea borealis*, *Antennaria dioica* (L.) Gaertn., *Melampyrum sylvaticum*. В мохово-лишайниковом покрове преобладают зеленые мхи (75%), несколько реже встречаются лишайники (до 55%).

Ценопопуляция 8. Ельник майниково-бруснично-зеленомошный. Древесный ярус представлен *P. obovata*, *P. sylvestris*, *B. pendula*, (8Е+2С+Б, сомкнутость крон 0,8), в подросте – *P. obovata*, *B. pendula*. Подлесок представлен *Juniperus communis* L., *Sorbus aucuparia* L., *Frangula alnus* Mill. В травяно-кустарничковом ярусе (общее проективное покрытие около 85%) преобладают *V. vitis – idaea* (50%), *Maianthemum bifolium* (L.) F. W. Schmidt. (25%), *V. myrtillus* (20%). В моховом покрове преобладают зеленые мхи (70%).

Ценопопуляция 9. Вырубка из-под сосняка зеленомошно-брусничного сплошная 2004 года. Подрост представлен *P. obovata*, *Populus tremula* L. Подлесок не выражен. В травяно-кустарничковом ярусе (общее проективное покрытие около 85%) доминируют *V. vitis – idaea* (60%), *Rubus saxatilis* L. (20%), *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth. (10%), обилие других видов не превышает 5%. Отмечено уменьшение проективного покрытия мхов до 10% после удаления древостоя.

Ценопопуляция 10. Ельник кислично-зеленомошный. Древесный ярус (9Е+1С+1Б, сомкнутость крон 0,8) состоит из *P. obovata*, *P. sylvestris*, *B. pendula*. В подросте встречаются *Abies sibirica* Ledeb., *B. pendula*, *P. obovata*. Подлесок представлен *Juniperus communis* L., *Sorbus aucuparia* L., *Frangula alnus* Mill., *Rubus idaeus* L. В травяно-кустарничковом ярусе (общее проективное покрытие около 70%) преобладают *Oxalis acetosella* L. (35%), *V. myrtillus* (15%), *V. vitis – idaea* (10%). В моховом покрове преобладают зеленые мхи (75%), реже встречаются виды рода *Sphagnum* L. (12%).

При проведении ценопопуляционных исследований за счетную единицу был при-

нят парциальный куст. Для оценки демографических характеристик изучали такие показатели ценопопуляций, как плотность, возрастной спектр, доля генеративных особей от общего числа взрослых растений (коэффициент генеративности, %). Изучение плотности парциальных кустов проводили на временных трансектах, состоящих из примыкающих друг к другу учетных площадок размером 0,25 м². На каждой учетной площадке было подсчитано общее число парциальных кустов и число генеративных парциальных кустов *V. vitis – idaea*.

При выделении возрастных состояний использовали общепринятые методические разработки [19, 20, 21], а также сведения, приведенные в работах некоторых авторов [8, 9, 12, 17, 18]. Для характеристики структуры ценопопуляций *V. vitis – idaea* были определены следующие показатели: индекс возрастности, являющийся количественной мерой молодости и старости популяций [19]; индекс восстановления, отражающий, какую часть генеративной фракции после ее отмирания способен восстановить подрост или сколько потомков в данный момент приходится на одну генеративную особь [6]; индекс старения [3]. Коэффициент вегетативного самоподдержания ценопопуляции определяли как отношение молодых виргинильных парциальных кустов к общей плотности ценопопуляции.

Оценку состояния ЦП проводили по классификации «дельта-омега» Л.А. Животовского (2001), основанной на совместном использовании индексов возрастности (Δ) [19] и эффективности (ω) [5]. По соотношению индекса возрастности и индекса эффективности Л.А. Животовский предлагает различать подтипы нормальных ценопопуляций.

Статистическую обработку данных проводили в соответствии с общепринятыми методами [2, 11, 16] с использованием пакета программ «STATISTICA 6» и «EXCELL».

Результаты исследования и их обсуждение

Плотность популяций. Плотность популяции – экологический показатель пространственного размещения популяций, по которому можно судить о степени благоприят-

ствования их местообитания. Плотность парциальных кустов *V. vitis – idaea* в исследованных ценопопуляциях колеблется от 10 до 288 экз./0,25 м² (табл. 1). Максимальная плотность отмечена в ЦП 8 – 162 экз./0,25 м², минимальная в ЦП 10 – 34,3 экз./0,25 м². Высокая плотность (более 100 парц. куст. на 0,25 м²) характерна для ценопопуляций *V. vitis – idaea* 1, 8, 9. Наиболее низкая плотность (менее 50 парц. куст. на 0,25 м²) отмечена для 2 и 10 ЦП. Коэффициент вариации данного показателя изменяется от 22 до 45%. Сильное варьирование плотности как внутри ценопопуляций, так и по всем изучаемым ценопопуляциям свидетельствует о данном показателе как о признаке, чутко реагирующем на экологические и фитоценоотические особенности местообитания.

Генеративность ценопопуляций *V. vitis – idaea* является одной из важнейших характеристик ее жизненного состояния в фитоценозе. Величина этого показателя колеблется от 4,1% до 16,2% (табл. 1). Максимальная генеративность отмечена в ЦП 8, минимальная в – ЦП 1. ЦП 10 отличается полным отсутствием особей генеративной группы, низкое участие генеративной группы (менее 5 экз./0,25 м²) отмечено в ЦП 1, 2, 6, 7. Оценка генеративности ценопопуляций *V. vitis – idaea* по числу генеративных парциальных кустов на учетных площадках показала следующее: наиболее высокие значения этого показателя зафиксированы в ЦП 8 и 9 (25,4 и 16,3 экз./0,25 м² соответственно), наиболее низкая плотность генеративных парциальных кустов определена для ЦП 6 и 7 (3,7 и 3,8 экз./0,25 м² соответственно). Коэффициент вариации плотности генеративных парциальных кустов изменяется от 39% до 65%, что свидетельствует о высокой степени изменчивости данного признака. Между плотностью парциальных кустов *V. vitis – idaea* и генеративностью ее ценопопуляций была установлена отрицательная корреляционная связь ($r = -0,70$, при $p > 0,05$). Прямая корреляционная зависимость отмечена между генеративностью ценопопуляций и плотностью генеративных парциальных кустов ($r = 0,91$, при $p > 0,05$).

Возрастная структура популяций. Возрастной состав представляет собой один из су-

Таблица 1. Некоторые демографические показатели ценопопуляций *Vaccinium vitis – idaea* L. в условиях южнотаежных лесов Кировской области

№ЦП	Плотность парциальных кустов, экз./0,25 м ²	Плотность генеративных парциальных кустов, экз./0,25 м ²	Коэффициент генеративности, %
1	$\frac{112,4 \pm 6,4}{77-169}$	$\frac{4,7 \pm 0,7}{2-12}$	$\frac{4,1 \pm 0,5}{1,7-8,2}$
2	$\frac{42,6 \pm 4,8}{20-87}$	$\frac{4,5 \pm 0,6}{1-9}$	$\frac{10,9 \pm 1,4}{3,5-27,3}$
3	$\frac{54,6 \pm 6,3}{31-113}$	$\frac{7 \pm 0,9}{2-14}$	$\frac{13,1 \pm 0,9}{5,5-18,9}$
4	$\frac{82,5 \pm 6,4}{36-123}$	$\frac{8,1 \pm 1,1}{4-15}$	$\frac{10,1 \pm 1,1}{4,1-16,6}$
5	$\frac{54,9 \pm 4,6}{28-79}$	$\frac{6,9 \pm 0,9}{3-18}$	$\frac{12,8 \pm 1,1}{6,3-24,0}$
6	$\frac{62,7 \pm 5,7}{34-101}$	$\frac{3,7 \pm 0,7}{1-8}$	$\frac{5,8 \pm 1,0}{2,0-13,3}$
7	$\frac{62,8 \pm 5,3}{30-98}$	$\frac{3,8 \pm 0,3}{2-7}$	$\frac{6,9 \pm 0,9}{2,2-14,0}$
8	$\frac{162 \pm 15,3}{97-288}$	$\frac{25,4 \pm 4,2}{8-65}$	$\frac{16,2 \pm 2,4}{5,6-44,8}$
9	$\frac{130,6 \pm 11,6}{54-185}$	$\frac{16,3 \pm 2,1}{6-33}$	$\frac{13,1 \pm 1,4}{4,3-22,1}$
10	$\frac{34,3 \pm 3,9}{10,0-61,0}$	—————	—————

Примечание. В числителе – среднее значение и его ошибка, в знаменателе – минимальное и максимальное значение.

ществленных признаков популяции, обеспечивающих ее самоподдержание и устойчивость. Возрастная структура ценопопуляций в определенный период называется возрастной и характеризуется определенным количественным соотношением особей каждой возрастной категории (Ценопопуляции растений, 1988). Для всех исследованных ценопопуляций *V. vitis – idaea* характерно отсутствие проростков и ювенильных особей, преобладание виргинильных парциальных кустов (35,2-58,2%). Доля генеративных растений низкая и колеблется от 0 до 16,6%. Доля субсенильных и сенильных парциальных кустов варьирует от 6,4 до 30,3%. Однако по данным различных исследователей доля этой группы особей обычно не превышает 10-15% [1, 8, 9, 13, 14, 18] и увеличивается в неблагоприятных условиях. Возраст-

ные спектры изученных ценопопуляций *V. vitis – idaea* двувёршинные с преобладанием виргинильных и субсенильных особей. Такие ценопопуляции можно рассматривать как инвазионно-регрессивные, или переходные, в которых интенсивно протекают процессы новообразования и отмирания. Базовый спектр ценопопуляций *V. vitis – idaea* также двувёршинный, в котором максимум приходится на виргинильную группу, а локальный максимум на субсенильную. Базовый спектр представлен на рис. 1.

По оси абсцисс – возрастные группы; по оси ординат – минимальные, средние и максимальные доли парциальных кустов различных возрастных состояний, % от общего числа.

Индекс возрастности, являющийся количественной мерой молодости и старости популяций, колеблется от –0,19 до –0,78 и сви-

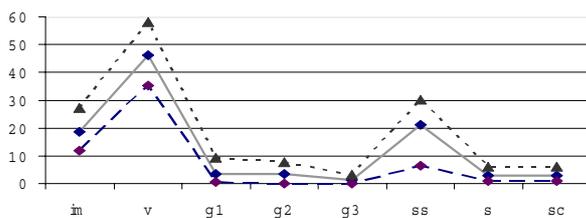


Рисунок 1. Базовый возрастной спектр ценопопуляций *Vaccinium vitis – idaea* L. в условиях южнотаежных лесов Кировской области

детельствует о молодости всех изученных ценопопуляций.

Индекс восстановления, показывающий, какую часть генеративной фракции после ее отмирания способен восстановить подрост или сколько потомков в данный момент времени приходится на одну генеративную особь, варьирует от 3,0 до 20,2. Достаточно низкий индекс восстановления указывает на то, что в изученных популяциях основным способом самоподдержания является вегетативное размножение. Коэффициент вегетативного самоподдержания в ценопопуляциях достаточно высокий и изменяется от 35,2 до 58,2%. Максимальное его значение отмечено в ЦП 10, где вегетативное размножение является единственным способом самоподдержания вследствие отсутствия особей генеративной группы.

Индекс старения достаточно низкий и не превышает 0,37. Минимальные темпы старения отмечены в ЦП 10 (индекс старения – 0,14), максимальные в ЦП 3.

По классификации Л.А. Животовского (2001) преимущественное большинство изу-

ченных ценопопуляций *V. vitis – idaea* можно охарактеризовать как молодые ($\Delta = 0,21-0,34$, $\omega = 0,33-0,43$), исключение составляют ЦП 1, 3 и 4, которые классифицируются как переходные ($\Delta = 0,38-0,46$, $\omega = 0,37-0,44$). Отличительной чертой популяций переходного типа является одновременное наличие значительной доли как молодых (моложе g2), так и старых растений (старше g2). Такие популяции могут представлять собой переход как от старой популяции к молодой, так и от молодой к зрелой, а затем стареющей и старой.

Выводы

1. Плотность ценопопуляций *V. vitis – idaea* сильно варьирует в зависимости от экологических и фитоценологических особенностей местообитания.

2. Генеративная группа особей в изученных ценопопуляциях весьма малочисленна. Коэффициент генеративности низкий и колеблется от 4,1% до 16,2%.

3. Базовый возрастной спектр *V. vitis – idaea* неполночленный, двувершинный, в котором максимумы приходятся на виргинильные и субсенильные особи.

4. Для всех ценопопуляций основным способом самоподдержания является вегетативное самоподдержание.

5. Большинство исследованных ценопопуляций можно классифицировать как молодые, лишь три характеризуются как переходные. Для этих ценопопуляций был отмечен самый высокий индекс старения.

Список использованной литературы:

1. Баландина Т. П., Вахрамеева М.Г. Брусника обыкновенная // Биологическая флора Московской области. Вып.4.М., 1978. С. 167-178.
2. Боровиков В. STATISTICA: искусство анализа данных на компьютере. Для профессионалов. – СПб.: Питер, 2001. – 656с.: ил.
3. Готов Н.В. Об оценке параметров возрастной структуры популяций растений // Жизнь популяций в гетерогенной среде. Ч. I. Йошкар-Ола, 1998. С. 146-149.
4. Егошина Т.Л., Колупаева К.Г., Рычкова Н.Н., Скопин А.Е., Скрябина А.А. Ресурсы *Vaccinium vitis-idaea* L. в Кировской области. Сообщение 1. Биологические особенности и запасы // Растит. ресурсы. 2005. Т.41. Вып.1. С.72-82.
5. Животовский Л.А. Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций растений // Экология. 2001. №1. С. 3-7.
6. Жукова Л.А. Динамика ценопопуляций луговых растений // Динамика ценопопуляций травянистых растений. – Киев: Наукова думка, 1987. С. 9-19.
7. Клирсова В.П. Растительность // Природа Кировской области. Киров, 1967. С. 235-280.
8. Мазная Е.А. Влияние промышленных выбросов на состояние и структуру ценопопуляций *Vaccinium myrtillus* L. и *Vaccinium vitis-idaea* L. (Кольский п-ов) // Растит. ресурсы. 2001. Т.37. Вып.3. С. 1-12.
9. Мазная Е.А. Структура и продуктивность надземной фитомассы ценопопуляций *Vaccinium myrtillus* L. и *Vaccinium vitis-idaea* L. в сосняках кустарничково-лишайниковых (Кольский п-ов) // Растит. ресурсы. 2001. Т.37. Вып.1. С.15-22.
10. Нечаев А.А. Брусничники Хабаровского края (природные особенности развития, продуктивность, рациональное освоение). Автореферат дисс. ...к.б.н. Владивосток, 1998.

11. Плохинский Н.А. Биометрия. М., 1970.
12. Прокопьева Л.В., Жукова Л.А., Глотов Н.В. Онтогенез брусники обыкновенной (*Vaccinium vitis-idaea* L.) // Онтогенетический атлас лекарственных растений. Т.П. Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-т, 2000. С. 39-46.
13. Прокопьева Л.В., Пичушкина Л.В. Возрастная структура ценопопуляций и структура полицентрических особей брусники (*Vaccinium vitis-idaea* L.) // Онтогенез и популяция. Сб. материалов III Всероссийского популяционного семинара. Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-т, 2001. С. 159-161.
14. Прокопьева Л.В., Полянская Т.А. Некоторые особенности организации ценопопуляций брусники обыкновенной (*Vaccinium vitis-idaea* L.) и черники (*Vaccinium myrtillus* L.) // Труды международной конференции по фитоценологии и систематике высших растений, посвященной 100-летию со дня рождения А.А. Уранова. М., 2001. С. 135-136.
15. Таргонский Л.Н. Семенное и вегетативное возобновление брусники обыкновенной в Полесье Украины // Брусничные в СССР. Новосибирск, 1990. – С. 114-119.
16. Терентьев П.В., Ростова Н.С. Практикум по биологии. Л., 1977.
17. Тимошок Е.Е. Семейство брусничные (*Vaccinium*) в Западной Сибири (распространение, экология, популяционная биология и охрана). Автореферат дисс. ...д.б.н. Томск, 1998.
18. Тимошок Е.Е., Паршина Н.В. Возрастная структура *Vaccinium vitis-idaea* L. в Западной Сибири // Растит. ресурсы. 1992. Вып.3. С. 1-14.
19. Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки. 1975. №2. С.7-34.
20. Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М., 1976.
21. Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). М., 1988.