

На правах рукописи

Прокопьева Людмила Валерьяновна

**ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИЙ  
БРУСНИКИ *VACCINIUM VITIS-IDAEA* L. В УСЛОВИЯХ  
ПОДТАЕЖНЫХ ЛЕСОВ МАРИЙСКОЙ НИЗМЕННОСТИ**

03.00.16 – экология

**АВТОРЕФЕРАТ**

диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Нижний Новгород – 2006

Диссертация выполнена на кафедре биологии растений Марийского государственного университета

Научный руководитель: доктор биологических наук, профессор  
Глотов Николай Васильевич

Официальные оппоненты: доктор биологических наук, профессор  
заслуженный деятель науки РФ  
Туганаев Виктор Васильевич

кандидат биологических наук, доцент  
Сидоренко Михаил Владимирович

Ведущая организация: Институт экологии растений и животных  
Уральского отделения РАН

Защита состоится «13» сентября 2006 г. в 15 час. на заседании диссертационного совета Д 212.166.12 в Нижегородском государственном университете им. Н.И.Лобачевского

по адресу: 603950 г. Нижний Новгород, пр. Гагарина, 23, корп. 1,  
биологический факультет.

Факс: (8312) 65-85-92;

E-mail: [ecology@bio.unn.ru](mailto:ecology@bio.unn.ru)

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Нижегородского государственного университета им. Н.И.Лобачевского.

Автореферат разослан «10» августа 2006 г.

Ученый секретарь  
диссертационного совета,  
кандидат биологических наук

Кравченко Г.А.

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность темы.** Изучение динамики численности популяций и их демографической структуры является актуальной проблемой популяционной экологии. Брусника обыкновенная (*Vaccinium vitis-idaea* L.) является важным составляющим компонентом, часто доминантом, травяно-кустарничкового яруса лесных сообществ, а также ценным пищевым и лекарственным растением. Для понимания роли брусники в фитоценозе и рационального использования ее ресурсов необходимы не только данные по продуктивности, но, в первую очередь, сведения о структуре и динамике ценопопуляций. Изучению разных аспектов популяционной биологии брусники в разных частях ареала посвящены многочисленные исследования (Ritchie, 1955; Баландина, Вахрамеева, 1978; Богданова, 1980; Брусника..., 1986; Мазная, Лянгузова, 1997; Тимошок, 1998; Vozenna, 1986; Eriksson, Froberg, 1996 и др.). В Республике Марий Эл проводилась оценка урожайности ягодных кустарничков, в том числе и брусники (Данилов, 1943; 1964; 1973; Скрябина, 1978), однако вопросы комплексной характеристики популяционной биологии вида на южном пределе эколого-географического ареала брусники остаются не изученными.

**Цель и задачи исследования.** Целью настоящей работы является комплексное исследование популяционной экологии брусники обыкновенной в условиях подтаежных лесов на территории Республики Марий Эл.

В работе были поставлены следующие задачи:

1. Уточнить критерии и описать онтогенетические состояния парциальных кустов брусники на основе анализа литературы и собственных материалов, сопоставить календарный и биологический возраст парциальных кустов.
2. Охарактеризовать онтогенетические пути парциальных кустов на основе маркировки парциальных кустов и многолетних наблюдений за ними.
3. Оценить изменчивость морфометрических признаков парциальных кустов разных онтогенетических состояний в разных ценопопуляциях.
4. Охарактеризовать структуру полицентрических особей в разных ценопопуляциях.
5. Охарактеризовать демографическую структуру ценопопуляций брусники в различных местообитаниях.
6. Оценить урожайность ягод и семенную продуктивность ценопопуляций.

**Научная новизна.** Уточнены онтогенетические состояния парциальных кустов брусники. Приведены доказательства согласия оценок календарного возраста парциальных кустов, определенного морфологическим и анатомическим методами. Показаны соотношения между биологическим и календарным возрастом парциальных кустов. На примере природных популяций брусники на территории Республики Марий Эл впервые, благодаря четырехлетним наблюдениям за маркированными парциальными кустами, дана комплексная характеристика ценопопуляций: смертность парциальных кустов разных онтогенетических состояний, разнообразие онтогенетических путей парциальных кустов, изменчивость морфометрических признаков, структура полицентрических особей, возрастная структура ценопопуляций, оценка урожайности ягод и семенной продуктивности ценопопуляций.

**Теоретическая и практическая значимость.** Полученные результаты могут быть использованы при планировании исследований по популяционной экологии вегетативно подвижных видов растений. Результаты по урожайности ягод брусники использованы в мониторинге ягодников на территории заповедника «Большая Кокшага» (Летопись природы, 2002а, б, в; 2004). Материалы диссертации используются в лекционных курсах и практикумах «Фитоценология», «Морфология растений», «Биометрия» на биолого-химическом факультете Марийского государственного университета.

**Основные положения, выносимые на защиту:**

1. Биологический возраст парциальных кустов брусники в значительной степени определяет их дальнейшую судьбу, однако различия в календарном возрасте парциальных кустов определенного онтогенетического состояния могут вносить существенные коррективы.

2. В условиях подтаежных лесов южной части эколого-географического ареала вида брусника расселяется вегетативно путем интенсивного роста и ветвления корневищ при широком и варьирующем спектре онтогенетических путей парциальных кустов.

3. Сложная структура полицентрических особей брусники определяется условиями местообитания, в том числе антропогенными воздействиями.

4. Урожайность ягод, семенная продуктивность и определяющие их компоненты варьируют в широких пределах в разные годы в разных ценопопуляциях.

**Апробация работы.** Результаты диссертации были доложены на Третьих Вавиловских чтениях (Йошкар-Ола, 1999); на III Всероссийском популяционном семинаре «Онтогенез и популяция» (Йошкар-Ола, 2000); на VI Всероссийском популяционном семинаре «Фундаментальные и прикладные проблемы популяционной биологии» (Нижний Тагил, 2002); на VII Всероссийском популяционном семинаре «Методы популяционной биологии» (Сыктывкар, 2004); на научных конференциях преподавателей МарГУ по итогам научно-исследовательской работы за 2003 и 2004 гг. (Йошкар-Ола, 2004, 2005); на Всероссийской научной конференции «Принципы и способы сохранения биоразнообразия» (Йошкар-Ола, 2004); на VIII Всероссийском популяционном семинаре «Популяции в пространстве и времени» (Нижний Новгород, 2005), на II Всероссийской научной конференции «Принципы и способы сохранения биоразнообразия» (Йошкар-Ола, 2006); на Межрегиональной научно-практической конференции «Проблемы экологии и природопользования в бассейнах рек Республики Марий Эл и сопредельных регионов» (Йошкар-Ола, 2006).

**Публикации.** По теме диссертации опубликовано 15 работ.

**Структура и объем работы.** Диссертация состоит из введения, 7 глав, заключения, выводов, списка литературы и приложения. Общий объем работы 196 страниц. В тексте диссертации приведены 21 таблица и 52 рисунка. Список литературы содержит 234 источника, из них 23 на иностранных языках.

Проведение исследований поддержано грантами РФФИ «Пространственно-временная организация природных популяций растений» (98-04-49294-а), «Поливариантность онтогенеза и гетерогенность популяций растений» (01-04-48949-а), «Исследование внутривидовой популяционной эколого-генетической гетерогенности (на примере некоторых видов

растений и лишайников)» (06-04-49191-а), Научной Программы «Университеты России» «Структура популяционной изменчивости признаков некоторых видов растений» (7-1645), «Внутрипопуляционная структурированность и изменчивость признаков у растений и лишайников» (УР.07.01.012) и грантами МарГУ (задание Минобразования РФ, 2001-2006).

## **ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ**

### **ГЛАВА 1. ОБЪЕКТ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ**

В главе дается характеристика брусники: систематическое положение, морфолого-биологические особенности, морфологическое строение полицентрических особей, внутривидовая изменчивость, распространение и фитоценотическая приуроченность, применение и значение.

Брусника – вечнозеленый длиннокорневищный кустарничек, по типу биоморф относится к явнополицентрическим растениям. В структуре полицентрических особей брусники можно выделить побеги трех типов: 1) почвенные (геофильные) побеги, которые нарастают в течение нескольких лет, никогда не выходят на поверхность, образуют гипогеогенное корневище; 2) почвенно-воздушные побеги, имеющие подземную и надземную части; 3) воздушные побеги, формирующие надземные системы побегов. Почвенные и почвенно-воздушные побеги формируются из спящих почек и почек регулярного возобновления корневища. Можно выделить следующие типы побегов, являющихся центрами воздействия особи на среду (Савиных, Прокопьева, 2006): одноосные однолетние геофильные побеги; одноосные двухлетние побеги с геофильной частью и вторым годовым приростом, верхушка которого к концу лета располагается в лесной подстилке или моховом покрове; одноосные однолетние (и более) почвенно-воздушные побеги; двухосные почвенно-воздушные побеги; симподии моно- и дихазии; парциальные кусты. В составе полицентрической особи имеются объединения вышеуказанных типов, образующиеся в результате развития побегов из пазушных почек, следующих друг за другом 2-7 метамеров.

Почвенные побеги сначала нарастают моноподиально, в среднем их длина составляет 0,6-0,8 м, иногда они могут достигать достаточно больших размеров. Так, у одной полицентрической особи длина одной оси составила 157,3 см, число метамеров в ее составе – 184. Из спящих почек и почек регулярного возобновления корневища в дальнейшем формируется побег замещения следующего порядка или боковые почвенные и почвенно-воздушные побеги. Иногда моноподиально нарастающая ось может составлять всего несколько сантиметров, и перевершинивание происходит значительно чаще. Общие размеры подземных частей особи могут быть достаточно велики. Например, одна из изученных нами особей имела суммарную длину корневища 114,4 м (Прокопьева, 2004б), в результате симподиального нарастания корневище этой особи имеет 19 порядков ветвления.

В зависимости от структуры надземное образование может быть парциальным побегом или парциальным кустом. Однако в ряде случаев их трудно различить. Парциальный куст формируется в течение нескольких лет, претерпевая последовательные

этапы развития. Не подчеркивая различные стадии развития парциального образования, мы используем для обозначения надземных элементов в составе ценопопуляций понятие «парциальный куст».

Исследования проводились в 1998-2003 гг. в Республике Марий Эл на территории государственного природного заповедника «Большая Кокшага», в окрестностях посёлка Пемба и садов «Новотроицк» вблизи г. Йошкар-Ола. В главе дается характеристика рельефа, климата, почвенного покрова, растительности, погодных условий в исследуемые годы.

Всего в 14 местообитаниях исследованы ценопопуляции (ЦП) брусники: № 1-10 – в заповеднике и № 11-14 – в окрестностях г. Йошкар-Олы и п. Пемба. В главе дается характеристики изученных местообитаний.

Для местообитаний приводятся данные класса возраста и бонитета древостоя, указаны виды растений, имеющие наибольшее проективное покрытие. По экологическим шкалам Д.Н.Цыганова (1983) изученные местообитания характеризуются увлажнением почв от сухолесолугового до сыролесолугового, от относительно устойчивого до слабо переменного; почвами небогатыми или переходными к довольно богатым, бедными азотом, слабокислыми или переходными к кислым.

Определение календарного возраста проводили по морфологическим и анатомическим признакам. Для выделения онтогенетических состояний парциальных кустов брусники нами принята классификация, разработанная Т.А.Работновым (1950а, 1950б) и дополненная А.А.Урановым (1967, 1975) и его учениками (Ценопопуляции растений, 1976; 1988). Определение онтогенетических состояний растений проводится на основании комплекса качественных морфологических признаков.

Для изучения онтогенетических путей парциальных кустов брусники в 1999 году в четырех ценопопуляциях было замаркировано около 2300 парциальных кустов брусники разных онтогенетических состояний (от имматурного до сенильного), за которыми велось наблюдение в течение 4 лет. Онтогенетическое состояние определяли один раз в сезон, в августе.

Измерение морфометрических признаков проводили в июле-августе, когда листья весенне-летней генерации имели окончательно сформированную листовую пластинку. Для характеристики полицентрических систем брусники в пределах каждой ЦП случайным образом были выкопаны по 10-20 растений. Зарисована схема полицентрической особи: корневище со всеми ответвлениями, измерена его длина, отмечен порядок ветвления, подсчитано число метамеров, указано расположение на корневище всех парциальных кустов, определено их онтогенетическое состояние.

Определение плотности ЦП проводили путем подсчета числа парциальных кустов на 30 (или более) учетных площадках размером 1 м<sup>2</sup>. Для определения насыщенности почвы корневищами на пяти учетных площадках выкапывали все корневища, определяли их общую протяженность (включая все ответвления) отдельно по каждой учетной площадке. Для характеристики возрастной структуры ЦП брусники определяли следующие демографические показатели: индекс возрастности (Уранов, 1975), индекс восстановления (Жукова, 1987; Глотов, 1998), индекс замещения (Жукова, 1987), индекс старения (Глотов,

1998). Классификацию типов нормальных (Работнов, 1950а) популяций проводили по индексу возрастности и средней эффективности (Животовский, 2001).

Оценку урожайности ягод брусники определяли на 30 постоянных учетных площадках. Качественные ягоды взвешивали отдельно по парциальным кустам на электронных весах с точностью до 0,01 г. Урожайность ягод брусники определяли как среднюю массу ягод, собранных с площадки 1 м<sup>2</sup>. Для оценки компонент урожайности ЦП брусники было замаркировано свыше 1200 цветущих парциальных кустов, для которых определено онтогенетическое состояние, календарный возраст, число цветков, число завязавшихся плодов, число зрелых плодов. Число цветков на парциальном кусте определяли во время массового цветения брусники в середине июня. Число завязавшихся плодов подсчитывали в конце июня-начале июля. Число зрелых плодов подсчитывали во время массового созревания ягод брусники в середине-конце августа.

Для 808 парциальных кустов определена семенная продуктивность. Учитывали следующие показатели: потенциальную – ПСП (произведение числа семязачатков и числа цветков) и фактическую – ФСП (произведение числа семян и числа ягод) семенную продуктивность, процент сенификации (частота образования семян из семязачатков), процент реализации потенциальных возможностей семенной продуктивности – ПРПВ (ФСП/ПСП) и урожайность семян (шт./м<sup>2</sup>).

При анализе данных применяли следующие статистические методы: оценка параметров нормального распределения, анализ таблиц сопряженности RxC (критерий  $\chi^2$ , точный критерий с помощью компьютерной программы RCEХАСТ), ранговый коэффициент корреляции Спирмена, оценка и сравнение коэффициентов корреляции и регрессии, одно- и многофакторный дисперсионный анализ (с перекрестной и иерархической схемой), кластерный анализ (Sokal, Rohlf, 1995). Статистический анализ проводили с помощью пакета компьютерных программ «STATISTICA» (версия 5.11).

## **ГЛАВА 2. КАЛЕНДАРНЫЙ И БИОЛОГИЧЕСКИЙ ВОЗРАСТ ПАРЦИАЛЬНЫХ КУСТОВ БРУСНИКИ**

В главе приводится обзор способов определения календарного возраста у растений разных жизненных форм. Несоответствие между календарным возрастом, определенным по морфологическим и анатомическим признакам для древесных видов, объясняется образованием нескольких приростов за год, удвоением или выпадением годичных колец (Корчагин, 1960). Приводятся данные литературы о календарном возрасте парциальных кустов брусники в природных сообществах.

У 234 парциальных кустов брусники был определен календарный возраст двумя способами: по морфологическим и анатомическим признакам. Проверка таблицы сопряженности на симметрию с помощью критерия, предложенного А.Боукером (Закс, 1976), показала не значимость отклонения от симметрии ( $P > 0,05$ ). Морфологический возраст совпадает с анатомическим возрастом у 76% парциальных кустов (178/234). Средняя разность, равная -0,05 года, в сторону завышения анатомического возраста, значимо не отличается от 0 (критерий  $\chi^2$ ;  $P > 0,1$ ). Полученное распределение отличается от

нормального: кривая симметрична (асимметрия  $0,28 \pm 0,160$ ), но имеет выраженный положительный эксцесс ( $3,49 \pm 0,272$ ).

Таким образом, значение календарного возраста, определенного двумя способами – по морфологическим и анатомическим признакам – статистически не различается и возможно определение его по одному из них. При популяционных исследованиях календарный возраст парциальных кустов брусники, естественно, проще определять по морфологическим признакам.

Анализ данных литературы и собственных наблюдений за маркированными парциальными кустами брусники в течение длительного времени показал, что имеющиеся в литературе данные об онтогенетических состояниях парциальных кустов брусники недостаточны, а в некоторых случаях и не совсем корректны. Группа «потенциально генеративных» ( $gp$ ) и взрослых виргинильных ( $v_2$ ) кустов, выделяемых авторами (Тимошок, Паршина, 1992; Тимошок, 1998а; Мазная, 2001а, б) является, по сути, сборной. В эту группу авторы включают все взрослые растения, которые не цветут, но по морфологическим признакам не относятся ни к имматурным, ни к субсенильным парциальным кустам. Однако мы неоднократно наблюдали перерывы в цветении и плодоношении отдельного генеративного парциального куста. На основании этого в генеративном периоде необходимо выделение по морфологическим признакам молодых, средневозрастных и старых генеративных парциальных кустов с добавлением словосочетания «не цветущие». Генеративные не цветущие парциальные кусты обозначают как  $g_1v$ ,  $g_2v$  и  $g_3v$  (Жукова, Шестакова, 1997).

При выделении онтогенетических состояний парциальных кустов учитывали следующие признаки-маркеры: наличие побегов ветвления (побегов 2-го и более порядков), наличие опушения стебля, форма листьев, развитие и окраска корневой системы, соотношение новообразований и отмерших частей, возраст парциальных кустов и листьев. Уточнены и описаны 8 онтогенетических состояний парциальных кустов брусники (рис. 1): имматурное ( $im$ ), виргинильное ( $v$ ), молодое генеративное ( $g_1$  и  $g_1v$ ), средневозрастное генеративное ( $g_2$  и  $g_2v$ ), старое генеративное ( $g_3$  и  $g_3v$ ), субсенильное ( $ss$ ), сенильное ( $s$ ) и отмирающее ( $sc$ ).



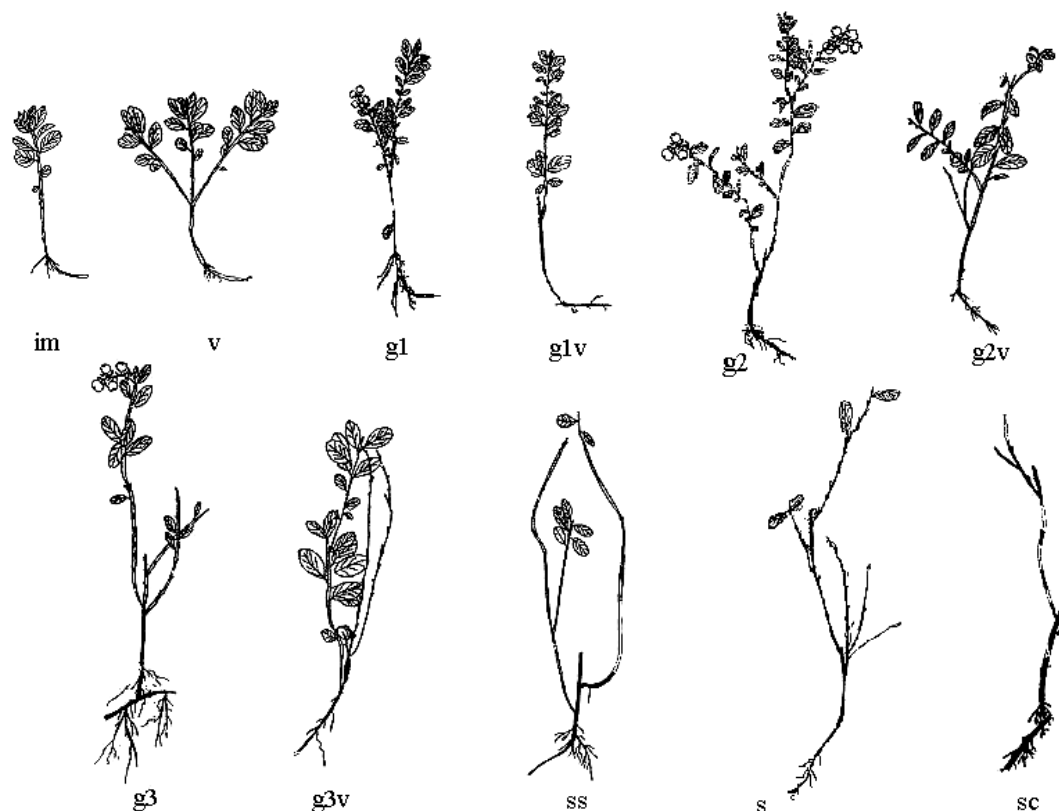


Рис. 1. Онтогенетические состояния парциальных кустов брусники.

Результаты сопоставления календарного и биологического возраста парциальных кустов приведены в таблице 1. Средние значения календарного возраста, естественно, возрастают от начальных к поздним онтогенетическим состояниям. Дисперсия (в логарифмической шкале) практически не изменяется; явно большее значение дисперсии для имматурных растений связано с тем, что календарный возраст принимает для них только два значения, и аппроксимация нормальным распределением является слишком грубой. Вследствие больших объемов выборок 95%-е доверительные интервалы средних, как правило, очень узкие, хотя диапазоны изменчивости календарного возраста для парциальных кустов, начиная со средневозрастного генеративного состояния, очень широкие (3-8 лет).

Таблица 1

Календарный возраст (годы) парциальных кустов разных онтогенетических состояний

Онтогенетическое состояние	Объем выборки	Среднее	Дисперсия ( $\ln \times 10^2$ )	95%-й доверительный интервал среднего	Пределы изменчивости
Имматурное	1041	1,53	11,45	1,49-1,56	1-2
Виргинильное	668	2,92	4,24	2,87-2,96	2-4
Молодое генеративное	1075	3,47	4,07	3,43-3,51	2-5
Средневозрастное	1280	4,37	4,69	4,32-4,42	3-8

генеративное					
Старое генеративное	524	5,13	6,46	5,02-5,40	3-8
Субсенильное	175	5,22	6,48	5,03-5,42	3-8
Сенильное	67	5,57	5,12	5,28-5,88	3-8

Для генеративных парциальных кустов был проведен трехфакторный дисперсионный анализ календарного возраста (факторы – ЦП, онтогенетическое состояние, цветение). Статистически значима разница календарного возраста парциальных кустов в разных ЦП ( $P < 0,001$ ), в разных онтогенетических состояниях ( $P < 10^{-16}$ ), а также во всех парных взаимодействиях факторов ( $P < 0,01-0,001$ ). Календарный возраст цветущих и не цветущих парциальных кустов статистически значимо не различается ( $P > 0,1$ ).

### ГЛАВА 3. ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ПУТИ ПАРЦИАЛЬНЫХ КУСТОВ БРУСНИКИ

В главе рассматривается понятие темпа развития растений как одного из существенных признаков популяции, одного из механизмов регуляции численности и возрастного состава ценопопуляции. Приведены примеры вариантов темпов развития для разных видов растений и указаны причины их возникновения. Для брусники в литературе указаны нормальный, ускоренный и замедленный пути развития парциальных кустов.

Изучение темпов развития парциальных кустов брусники проводили в 1999-2002 гг. в ЦП 1, 3 4 и 5. Выявлено множество путей онтогенеза парциальных кустов брусники. Например, у парциальных кустов, зарегистрированных в имматурном онтогенетическом состоянии, обнаружено 102 варианта онтогенетических путей, в виргинильном – 71. Во всех ЦП наблюдались гибель отдельных парциальных кустов, переходы с последовательным прохождением всех онтогенетических состояний, пребывание в одном онтогенетическом состоянии более одного года, пропуск онтогенетических состояний.

Таблица 2

Частота гибели имматурных парциальных кустов (ПК), %

Календарный возраст (год жизни ПК)	Ценопопуляция				Всего
	1	3	4	5	
Однолетние	8,0	34,5	31,7	16,7	22,7
Двухлетние	0,0	20,7	5,8	8,0	7,9

В таблице 2 приведена частота гибели имматурных парциальных кустов. К однолетним мы относим парциальные кусты, которые образовались в год начала наблюдений, к двухлетним – парциальные кусты, которые успешно перезимовали зиму 1998-1999 гг.

Частота гибели различается в разных ЦП как у однолетних ( $P < 0,005$ ), так и у двухлетних кустов ( $P < 0,0005$ ). Наибольшая смертность однолетних имматурных парциальных кустов наблюдается в ЦП 3 и 4 – свыше 30%, двухлетних в ЦП 3 – более 20%. Средняя частота гибели (суммарно по всем ЦП) выше у однолетних (22,7%), чем у двухлетних (7,9%) ( $P < 0,001$ ), т.е. естественно предположить, что наиболее важным для

вновь образовавшихся парциальных кустов является первая зима. Календарный возраст парциальных кустов других онтогенетических состояний не влияет на их смертность в пределах определенной ЦП, онтогенетического состояния и года.

Трехфакторный дисперсионный анализ смертности парциальных кустов других онтогенетических состояний (факторы – ЦП, онтогенетическое состояние, год) показал, что значимыми являются факторы ЦП ( $P < 10^{-4}$ ) и онтогенетическое состояние ( $P < 10^{-6}$ ), а также взаимодействие факторов ЦП-год и онтогенетическое состояние-год ( $P < 10^{-4}$ ). Наибольшая смертность характерна для ЦП 3, а наименьшая для ЦП 1, что отмечается и для имматурного онтогенетического состояния. Во все годы наблюдается естественное возрастание смертности парциальных кустов от молодого к старому онтогенетическому состоянию.

Частота однолетних имматурных парциальных кустов, оставшихся в этом же онтогенетическом состоянии более одного года, составляет 39,5%, двухлетних – 8,3%. Причем самая низкая частота в ЦП 3 – 7,9% для однолетних и 1,7% для двухлетних парциальных кустов. Таким образом, ЦП 3 характеризуется высокой смертностью парциальных кустов и более быстрым их переходом в другое онтогенетическое состояние, что связано, возможно, с опушечным положением этой ЦП.

Календарный возраст парциальных кустов других онтогенетических состояний не влияет на пребывание парциального куста в определенном онтогенетическом состоянии более одного года. Такая зависимость не выявлена в пределах определенного онтогенетического состояния, определенной ЦП и в определенный год. Частота виргинильных парциальных кустов, оставшихся в этом же состоянии на следующий год, не различается в разных ЦП и в разные годы и составляет в среднем 6,5%.

Для парциальных кустов, начиная с молодого генеративного онтогенетического состояния, был проведен трехфакторный дисперсионный анализ частоты парциальных кустов, оставшихся в определенном онтогенетическом состоянии более одного года. Анализ показал, значимыми являются только два фактора – ЦП ( $P = 6 \times 10^{-4}$ ) и онтогенетическое состояние ( $P = 10^{-6}$ ). В ЦП 3 доля кустов, оставшихся в определенном онтогенетическом состоянии ниже по сравнению с другими ЦП и составляет 25%. ЦП 1, 4 и 5 отличаются наибольшими показателями – 43-49%.

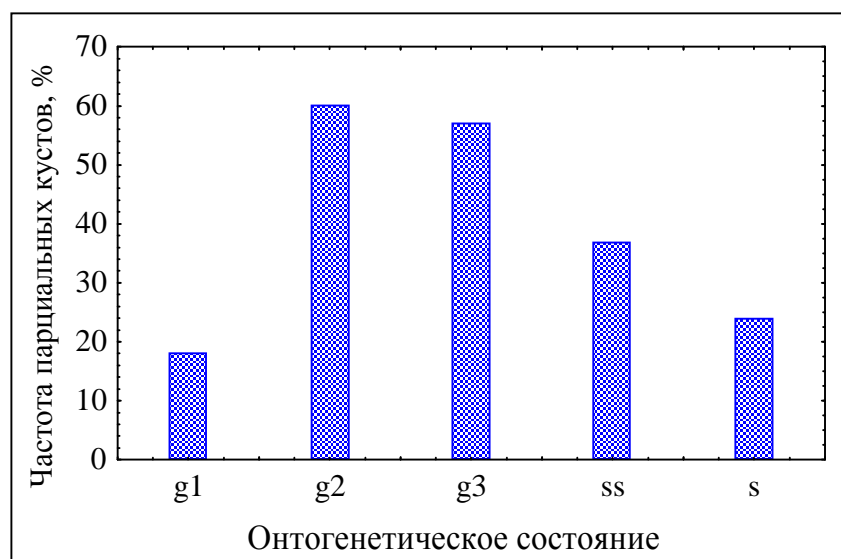


Рис. 3. Частота парциальных кустов, оставшихся в определенном онтогенетическом состоянии более одного года.

На рисунке 3 представлена частота парциальных кустов разных онтогенетических состояний, оставшихся в определенном онтогенетическом состоянии более одного года. Достаточно четко прослеживается следующая тенденция: максимальная частота приходится на средневозрастные и старые генеративные парциальные кусты (57,0-59,7%), а чем моложе или чем старше парциальный куст, тем длительность его пребывания в определенном онтогенетическом состоянии снижается. Нужно отметить, что частота парциальных кустов постгенеративного периода, остающихся в своем состоянии, выше (23,6-37,0%), чем у молодых генеративных парциальных кустов (18,2%).

Для того чтобы отобразить разнообразие переходов парциальных кустов в другие онтогенетические состояния, были построены онтогенетические (возрастные) спектры для этих переходов.

Большая часть однолетних имматурных парциальных кустов на второй год переходит в следующее – виргинильное онтогенетическое состояние (46,3%). Намного меньше кустов пропускают одно-два онтогенетических состояния и переходят в молодое генеративное (28,4%) или в средневозрастное генеративное (12,6%) онтогенетическое состояние, либо сразу в постгенеративный период (11,1%). Двухлетние имматурные парциальные кусты развиваются в среднем быстрее: доля молодых генеративных парциальных кустов составляет 38,9%, средневозрастных и старых генеративных парциальных кустов – 31,2%, т.е. у них наблюдается сдвиг в более старшие онтогенетические состояния по сравнению с однолетними имматурными парциальными кустами ( $P < 0,005$ ). На третий год наблюдения возрастные спектры для всех имматурных парциальных кустов разного календарного возраста (двухлетние и трехлетние парциальные кусты) однородны ( $P = 0,93$ ).

Для остальных онтогенетических состояний, начиная с виргинильного, календарный возраст парциального куста не влияет на его переход в какое-то определенное онтогенетическое состояние. Также на изменение онтогенетического состояния не влияет то, в каком онтогенетическом состоянии находился парциальный куст в предыдущем году. Для парциальных кустов определенной онтогенетической группы мы сравнивали возрастные спектры переходов в разных ЦП в пределах одного года, а также возрастные спектры переходов в пределах одной ЦП в разные годы. В пределах одного года ЦП, не различающиеся по возрастным спектрам, были объединены. В качестве меры, которая бы учитывала распределение парциальных кустов по онтогенетическим группам в последующие годы, нами был использован индекс возрастности  $\Delta$  (Уранов, 1975).

На рисунках 4 и 5 в качестве примера представлены возрастные спектры переходов виргинильных (1999) парциальных кустов в 2000 и 2001 гг. Можно видеть, что, виргинильные парциальные кусты дают различные возрастные спектры в разные годы и в разных ЦП. В 2000 г. выделяются 3 группы однородных по возрастному спектру ЦП: ЦП 4, ЦП 1+5 и ЦП 3. В 2001 г. таких групп только две – ЦП 1+4+5 и ЦП 3. В ЦП 3 в обоих случаях преобладают парциальные кусты более старых онтогенетических состояний.

Индекс возрастности очень высок – 0,611 и 0,532, т.е. в ЦП 3 парциальные кусты проходят свой онтогенез быстрее, по сравнению с другими ЦП. Возможно, это связано с тем, что в данной ЦП наблюдается высокая смертность парциальных кустов всех онтогенетических состояний по сравнению с другими ЦП. Аналогичные результаты были получены и для других онтогенетических состояний.

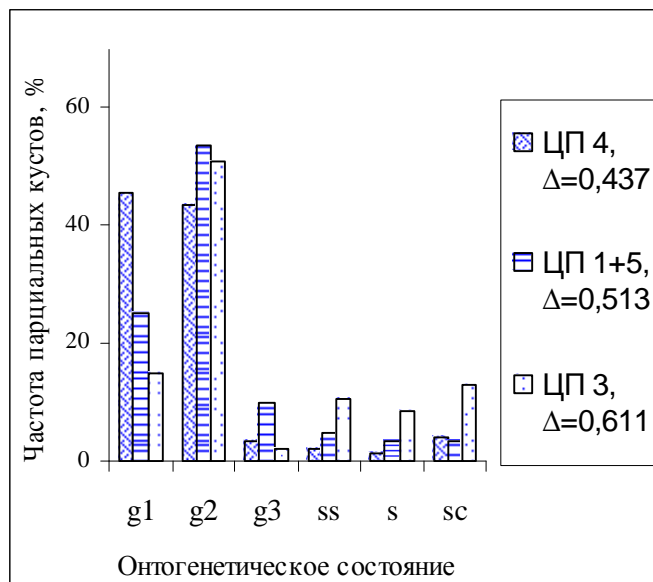


Рис. 4. Возрастные спектры переходов виргинильных (1999) парциальных кустов в 2000 г.

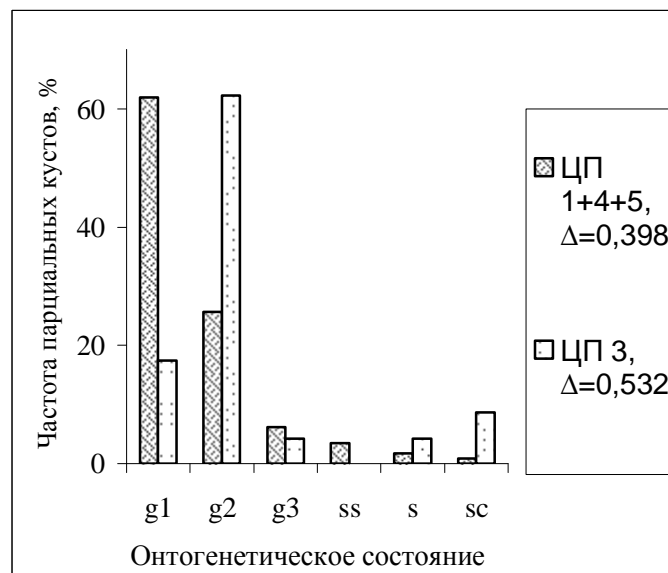


Рис. 5. Возрастные спектры переходов виргинильных (1999) парциальных кустов в 2001 г.

#### ГЛАВА 4. ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОРФОМЕТРИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ПАРЦИАЛЬНЫХ КУСТОВ БРУСНИКИ

В главе приводятся данные литературы о некоторых морфометрических признаках парциальных кустов брусники.

Для характеристики изменчивости морфометрических признаков в каждой ЦП было взято по 30 парциальных кустов онтогенетических состояний, имеющих наибольшую встречаемость: иммаурные, молодые и средневозрастные генеративные не цветущие парциальные кусты. В качестве анализируемых признаков были выбраны размерные признаки: высота парциального куста, длина листовой пластинки, и индексы, отражающие форму листовой пластинки – отношение ширины к длине листовой пластинки, отношение длины вершинки (расстояние от самой широкой части листа до вершины листа) к длине листовой пластинки.

Для признаков высота парциального куста, длина листовой пластинки, отношение ширины к длине листовой пластинки являются значимыми оба исследуемых фактора – ЦП и онтогенетическое состояние, а также взаимодействие этих факторов ( $P < 0,001$  во всех случаях). Средняя высота парциальных кустов брусники в разных ЦП сильно варьирует (от 5 до 20 см). Высота иммаурных парциальных кустов ниже, чем парциальных кустов генеративной фракции. Исключение составляет ЦП 14, в которой высота молодых и

средневозрастных генеративных не цветущих парциальных кустов практически совпадает с высотой имматурных. Это связано с тем, что данная ЦП находится в непосредственной близости от населенного пункта, в данном местообитании отмечены выборочные рубки деревьев, хорошо развита сеть тропинок, характерно низкое общее покрытие видов. Большие значения высоты парциальных кустов характерны для местообитаний, отличающихся наибольшим увлажнением: по экологическим шкалам Д.Н.Цыганова увлажнение почв сыролесолуговое или переходное к нему с относительно устойчивой переменностью увлажнения. Низкие по высоте парциальные кусты характерны для ЦП брусники, расположенных в старовозрастных (85-летних) сосняках зеленомошных (ЦП 1, 5) и в местообитаниях с ощутимой антропогенной нагрузкой (ЦП 14).

На основании индексов (отношение ширины к длине листовой пластинки, отношение длины вершинки к длине листовой пластинки) определяют основную форму листовой пластинки (Васильев и др., 1978). Анализ средних значений этих индексов, полученных для определенной ценопопуляции, позволяет выявить основную форму листовой пластинки парциальных кустов в определенной ЦП. В большинстве ЦП листовая пластинка имеет обычную для брусники обратнойцевидную или близкую к эллиптической форму. ЦП 8 характеризуется длинными узко-обратнойцевидными, ЦП 13 и 14 – узко-обратнойцевидными листьями, ЦП 6 и 10 – мелкими эллиптическими, обратно-широкойцевидными или почти округлыми, ЦП 1 – широко-обратнойцевидными. Нужно отметить, что основная форма листовой пластинки парциальных кустов может быть различной как в разных сообществах, так и в сходных. По-видимому, это обусловлено не только экологическими условиями данных ценопопуляций, но и другими факторами (возможно, плотностью популяции, возрастом, полнотой и сомкнутостью древостоя и т.п.).

## **ГЛАВА 5. СТРУКТУРА ЯВНОПОЛИЦЕНТРИЧЕСКИХ ОСОБЕЙ БРУСНИКИ**

В главе обсуждается понятие явнополицентрического типа биоморфы у растений, понятие клона.

Кроме описания морфологической структуры (глава 1), для явнополицентрических особей брусники определяли следующие морфометрические параметры: длина корневища особи, число парциальных кустов на особь, число парциальных кустов на 1 м корневища, соотношение парциальных кустов разных онтогенетических состояний.

Явнополицентрические особи брусники в разных ЦП различаются как по длине корневища, так и по числу парциальных кустов ( $P < 0,0005$ ). Диапазон изменчивости длины корневища составляет от 0,64 до 21,24 м. Особи с самыми длинными корневищами были обнаружены в сообществах, где брусника имеет небольшое проективное покрытие: в ельнике чернично-зеленомошном (21,2 м), березняке разнотравном (13,4 м), сосняке черничном (12,6 м) и молодом сосняке березово-орляковом (11,5 м). В остальных сообществах (это сосняки зеленомошной группы ассоциаций) максимальная длина корневища у особей брусники не превышала 8 м.

Среднее число парциальных кустов брусники на 1 м корневища варьирует в разных ЦП от 1,6 до 4,4, причем наибольшими значениями характеризуются ЦП 12 и 13 (4,4 и 3,5 парциальных куста, соответственно). Высокие показатели числа парциальных кустов на 1 м корневища и большую длину корневищ явнополицентрических особей брусники в этих антропогенно нарушенных местообитаниях можно объяснить следующими причинами. Умеренные непрерывные и редкие стрессовые нагрузки активизируют вегетативную подвижность брусники. Повреждение парциальных кустов и одревесневших частей корневищ стимулирует прорастание на них спящих почек (Кучко, Кравченко, 1988). Наименьшее число парциальных кустов на 1 м корневища характерно для ЦП 8, в которой обнаружена особь с максимальной длиной корневища 21,2 м. Вероятно, в неблагоприятных условиях, в не типичных для нее ассоциациях, брусника представлена в большей степени подземными побегами, чем надземными.

Возрастные спектры полицентрических особей брусники в пределах одной ЦП то однородны ( $P > 0,1-0,05$ ), то гетерогенны ( $P < 0,01-0,001$ ). Степень гетерогенности, характеризуемая отношением  $\chi^2/v$ , составляет 0,96-1,98. Сравнение возрастных спектров полицентрических особей разных ЦП, как правило, выявляет различие между ними. Спектры отличаются то очень высокой частотой имматурных парциальных кустов (ЦП 1), то – средневозрастных генеративных (ЦП 11), то – отмирающих парциальных кустов (ЦП 5, 6). Однородными могут быть возрастные спектры ЦП как сходных ассоциаций, так и сильно различающихся. По-видимому, тип возрастных спектров парциальных кустов явнополицентрических особей брусники обусловлен не фитоценоотическими условиями, а историей становления соответствующих ЦП.

## **ГЛАВА 6. СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ БРУСНИКИ**

В разделе приводятся данные литературы о плотности парциальных кустов в разных сообществах, географических зонах, в разных экологических условиях, о возрастной структуре ЦП брусники.

ЦП брусники различаются как по плотности парциальных кустов, так и по насыщенности почвы корневищами ( $P < 0,00001$ ). Наибольшей плотностью парциальных кустов отличаются ЦП 2, 3, 5, 6 и 10 (сосняки бруснично-лишайниковые и зеленомошно-брусничные) – более 100 экз./м<sup>2</sup>, а минимальной – менее 20 экз./м<sup>2</sup> – ЦП 7 и 8 (сосняк берёзово-зеленомошный и ельник чернично-зеленомошный). Все эти ЦП расположены в заповеднике. ЦП, подвергающиеся антропогенным нагрузкам (ЦП 11-14), занимают промежуточное положение, плотность парциальных кустов колеблется от 57 до 76 экз./м<sup>2</sup>, причём разница между ЦП не значима. По насыщенности почвы корневищами наблюдается такая же картина. Максимальные значения характерны для сосняков лишайниковых и зелёномошных – ЦП 2-3, 5-6, 10-12 – от 35,7 до 64,0 м/м<sup>2</sup>, минимальные – в ельнике чернично-зеленомошном (ЦП 8) и сосняке берёзово-зеленомошном (ЦП 7) – не более 3 м/м<sup>2</sup>. Наблюдается следующая тенденция: с увеличением плотности парциальных кустов увеличивается и насыщенность почвы корневищами в данных ЦП

( $r_s=0,96$ ,  $P<0,001$ ). Максимальная насыщенность почвы корневищами брусники на 1 м<sup>2</sup> составляет свыше 160 метров.

Для ЦП брусники была изучена возрастная структура. Во всех ценопопуляциях наблюдается большая частота имматурных и генеративных парциальных кустов. Виргинильное онтогенетическое состояние и постгенеративный период во всех ЦП представлены небольшим числом особей. В ЦП 11-14, расположенных в зоне повышенной антропогенной нагрузки, постгенеративная фракция преобладает над прегенеративной. Высокая частота имматурных парциальных кустов свидетельствует о том, что в популяциях брусники идет интенсивное вегетативное возобновление и образование молодых побегов. Низкая частота парциальных кустов виргинильного онтогенетического состояния, не более 8%, объясняется небольшой длительностью виргинильного состояния (всего 6,5% парциальных кустов находятся в виргинильном онтогенетическом состоянии более одного года), а также тем, что довольно большое число имматурных парциальных кустов пропускает данное онтогенетическое состояние (до 20%). Высокая частота генеративных парциальных кустов (до 48%) обусловлена тем, что для них характерно длительное пребывание в данном онтогенетическом состоянии: частота средневозрастных генеративных парциальных кустов, находящихся в определенном онтогенетическом состоянии более одного года, составляет около 60%, старых генеративных – 58%. Низкая частота парциальных кустов постгенеративного периода (субсенильного, сенильного и отмирающего состояний) связана с высокой смертностью парциальных кустов в данных возрастных состояниях – более 20%. Таким образом, возрастная структура ЦП брусники обусловлена онтогенетическими путями парциальных кустов, что отмечается и для других видов растений.

Несмотря на довольно близкие частоты парциальных кустов определенных онтогенетических состояний в разных ЦП, все они характеризуются своим собственным возрастным составом ( $P<10^{-10}$ ). Нельзя выделить ни одну пару ЦП, возрастные спектры которых не различаются.

По классификации Т.А.Работнова (1950а), все ценопопуляции являются нормальными; 12 ценопопуляций – полночленные и 2 ценопопуляции (ЦП 7 и 8) – неполночленные, в них отсутствуют парциальные кусты виргинильного онтогенетического состояния. Полночленными, в данном случае, мы называем ценопопуляции, в которых присутствуют парциальные кусты всех выделенных нами онтогенетических состояний от имматурного до отмирающего.

Возрастные спектры в большинстве случаев двухвершинные с максимумами на имматурных и на молодых или средневозрастных генеративных онтогенетических состояниях. По классификации Л.А.Животовского (2001), выделены молодая, зреющая, переходные и зрелые ценопопуляции.

Индекс возрастности для ЦП из заповедника довольно сильно варьирует – от 0,21 до 0,48. Для ЦП, расположенных вблизи населенных пунктов, индекс возрастности достаточно высок и стабилен (0,49-0,51). Наименьшее значение индекса возрастности (0,21) характерно для ценопопуляции в березняке разнотравном. Наибольшие значения



индекса восстановления характерны для популяций брусники в сосняках зеленомошных в заповеднике; наименьшие – для популяций брусники в ельнике, в сосняках березовых, в березняках и в сосняках зеленомошных, расположенных вблизи населенных пунктов.

## ГЛАВА 7. ПРОДУКТИВНОСТЬ ПОПУЛЯЦИЙ БРУСНИКИ

В главе приводятся данные литературы об урожайности ягод брусники в разных типах сообществ, зависимости ее от метеорологических условий, а также сведения о семенной продуктивности брусники.

В 1999-2000 и 2003 гг. была изучена урожайность ЦП брусники (табл. 3). Она довольно сильно варьирует как в разных ЦП в пределах одного года, так и в разные годы в пределах одной ЦП.

Таблица 3

Урожайность ягод брусники в ГПЗ «Большая Кокшага» (г/м<sup>2</sup>)

ЦП	Год		
	1999	2000	2003
2	—	6,67	1,45
3	4,15	4,91	0,42
4	2,9	2,55	0,90
5	1,07	0,44	1,11
6	3,53	3,31	1,17
10	—	9,61	—

Мы провели более подробный анализ для четырех ЦП, для которых имеются данные за все три года – ЦП 3, 4, 5 и 6.

Двухфакторный дисперсионный анализ массы ягод на учетной площадке (1 м<sup>2</sup>) показал, что являются значимыми оба фактора год ( $P=3,7 \times 10^{-11}$ ) и ЦП ( $P=4,1 \times 10^{-8}$ ), а также значимо взаимодействие этих факторов ( $P=5,9 \times 10^{-7}$ ). Множественные сравнения средних массы ягод на учетной площадке выявили, что ЦП 5 характеризуется систематически низкими значениями, не различающимися от года к году. В ЦП 3, 4 и 6 в 1999 и 2000 гг. урожайность не различается и составляет в среднем 1,6 г. В 2003 г. в этих трех ЦП урожайность резко падает, особенно в ЦП 3 (до 0,42 г), которая значимо отличается от трех других ЦП. Низкую урожайность ягод брусники в 2003 году можно объяснить неблагоприятными погодными условиями во время цветения (низкая температура в первой и второй декадах июня, большое количество осадков). Низкая урожайность в ЦП 5 объясняется низкой долей цветущих парциальных кустов.

Урожайность ягод определяется плотностью цветущих парциальных кустов в ЦП. Для всех ЦП характерна низкая доля цветущих парциальных кустов – не более 20%, и только в ЦП 10 частота достигает 30%. Цветение парциального куста зависит от того, цвел он или не цвел в прошлом году, причем в отдельные годы эта тенденция может не выявляться, либо выявляться с обратной зависимостью. Так, в 2000 г. цветущий в прошлом году парциальный куст с меньшей вероятностью (13,9%) зацветет в текущем году, чем не

цветущий (19,2%) ( $P < 0,05$ ). В 2001 г. эта зависимость не наблюдается ( $P > 0,1$ ), в 2002 г. она опять выявляется, но уже с обратной тенденцией: цветущий в прошлом году парциальный куст с большей вероятностью (19,1%) зацветет в текущем году, чем не цветущий (6,2%) ( $P < 0,002$ ). Средняя плотность цветущих парциальных кустов брусники, таким образом, варьирует от 1,1 шт./м<sup>2</sup> (ЦП 5) до 6,7 шт./м<sup>2</sup> (ЦП 3). Во всех случаях наибольшая плотность цветущих парциальных кустов характерна для средневозрастного генеративного состояния.

К компонентам формирования урожайности брусники относятся масса ягод с одного парциального куста, число ягод, частота завязывания плодов, сохранность плодов, частота качественных ягод. Анализ этих компонент проводили с помощью трехфакторного дисперсионного анализа, факторами выступали год наблюдения, ЦП и онтогенетическое состояние.

Анализ массы ягод на одном парциальном кусте показал, что являются значимыми факторы ЦП ( $P < 10^{-6}$ ), онтогенетическое состояние ( $P = 0,004$ ) и взаимодействие этих факторов ( $P = 0,00004$ ). Изменение массы ягод с одного парциального куста по годам характерно только для ЦП 3 (от 0,30 до 0,44 г). Во всех остальных ЦП масса ягод с парциального куста не изменяется по годам, но она различается во всех ЦП. Наибольшие значения характерны для ЦП 6 (0,70 г), самые низкие значения – в ЦП 5 (0,25 г).

Для числа цветков оказываются значимыми факторы ЦП ( $P = 5,1 \times 10^{-7}$ ) и онтогенетическое состояние ( $P = 0,0005$ ). Кроме того, число цветков на парциальном кусте зависит от его календарного возраста ( $P = 3,55 \times 10^{-5}$ ). Наибольшие средние значения числа цветков (от 5,4 до 6,5) в разных ЦП приходится на 5-8 летние парциальные кусты.

Частота завязывания плодов зависит от ЦП ( $P = 0,026$ ) и календарного возраста парциального куста ( $P = 0,01$ ) (рис.6). Для ЦП 2 характерно небольшое варьирование данного показателя – от 55 до 62%. Большие колебания частоты наблюдаются в ЦП 4 (от 44 до 65%) и в ЦП 5 (от 33 до 46%). Для ЦП 3 частота завязывания плодов у двух- и восьмилетних парциальных кустов составляет 33 и 39%, соответственно, у трехлетних – 52%, у 4-7-летних около 60%. Частота сохранности плодов не зависит от календарного возраста парциального куста ( $P = 0,67$ ), но зависит от взаимодействия факторов ЦП-год ( $P = 0,0002$ ) и изменяется от 37 до 75%.

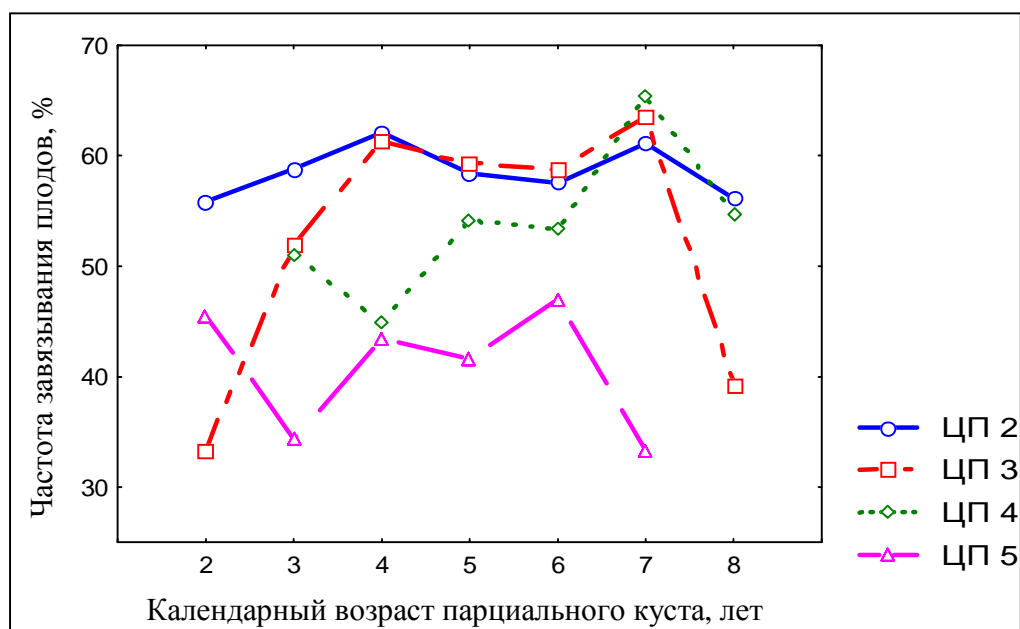


Рис. 6. Частота завязывания плодов у парциальных кустов  
разного календарного возраста в разных ЦП.

Число ягод, сохранившихся к моменту созревания, варьирует от 1,3 до 3,2 ягод, причем частота качественных ягод варьирует от 77% до 97%. Наибольшая изменчивость характерна для ЦП 4, в которой в разные годы частота качественных ягод может изменяться на 15%. Наибольшая масса одной ягоды характерна для молодых и средневозрастных генеративных парциальных кустов – 0,20 г., низкая – у старых генеративных парциальных кустов – 0,18 г. В целом во всех ЦП наблюдается небольшая изменчивость массы одной ягоды по годам. Масса одной ягоды максимальна в ЦП 6 (от 0,28 до 0,38 г в разные годы), что связано с наибольшей увлажненностью данного местообитания; минимальна в ЦП 5 – от 0,11 до 0,14 г.

Высокая урожайность в ЦП 2 и 10 обусловлена высокой плотностью генеративных парциальных кустов в исследуемые годы, высокой частотой завязывания и сохранности ягод, низкой частотой некачественных ягод.

Изучение семенной продуктивности брусники проводили в 1999-2000 гг. в ЦП 2, 3 и 4. Всего проанализировано 808 парциальных кустов. В таблице 4 приведены основные показатели семенной продуктивности брусники.

Таблица 4

Показатели семенной продуктивности брусники

Показатели	ЦП 2		ЦП 3		ЦП 4	
	1999	2000	1999	2000	1999	2000
Число цветков на парциальном кусте	6,5		5,9		5,4	
Число семязачатков в одном цветке	39,6	40,6	34,8	35,2	32,3	41,3
Потенциальная семенная продуктивность, шт./парциальный куст	257,4	263,9	205,3	207,7	174,4	223,0
Число семян в одной ягоде	10,0	19,7	8,6	22,1	13,1	17,1
Фактическая семенная продуктивность, шт./парциальный куст	30,0	59,0	26,7	59,0	44,5	45,3
Процент семенификации, %	25,3	48,5	24,7	62,7	40,5	41,3
Процент реализации потенциальных возможностей, %	11,7	22,4	13,0	28,4	25,5	20,3
Урожайность семян, шт./м <sup>2</sup>	324,0	637,2	355,1	784,7	422,8	430,4

Число семязачатков в одном цветке зависит от года наблюдения ( $P=0,00007$ ) и от ЦП

( $P=0,0001$ ). Значимым также является взаимодействие этих факторов ( $P=0,028$ ). Число семязачатков в ЦП 2 и 3 в разные годы оказывается практически одинаковым, колебания этого признака незначительны. В ЦП 4 в 1999 году число семязачатков было ниже (32,3 шт.), чем в 2000 году (41,3 шт.).

Число семян в ягоде зависит от влияния двух факторов: год и ЦП ( $P<10^{-5}$ ). Фактическая семенная продуктивность изменяется от 26 до 59 семян на один парциальных куст, что составляет 11-28% от потенциальной семенной продуктивности. Во многом это связано с небольшим числом зрелых ягод, которое обусловлено низкой частотой завязывания и плохой сохранностью ягод. Низкие значения процента семенификации можно объяснить низким числом цветков и семян в одной ягоде (ЦП 2); – низким числом цветков, небольшим числом семязачатков, низким числом семян в одной ягоде, низкой частотой завязывания плодов (ЦП 3).

## **ЗАКЛЮЧЕНИЕ**

В Заключении приведены основные результаты изучения популяционной биологии брусники в условиях подтаежных лесов на территории Республики Марий Эл и намечены основные пути дальнейших исследований.

## **ВЫВОДЫ**

1. Уточнены критерии и описаны 8 онтогенетических состояний парциальных кустов брусники: от имматурного до отмирающего. Календарный возраст парциальных кустов брусники можно определять по морфологическим признакам. Парциальные кусты разных онтогенетических состояний имеют достаточно широкие диапазоны календарного возраста.

2. Онтогенетические пути парциальных кустов брусники чрезвычайно изменчивы и связаны с целым рядом причин: календарным возрастом парциального куста (для имматурного онтогенетического состояния), смертностью парциальных кустов в данной ценопопуляции, экологическими условиями данного местообитания. Наибольшая частота гибели парциальных кустов брусники (от 8 до 35%) характерна для однолетних имматурных парциальных кустов. Наблюдается естественное увеличение смертности парциальных кустов по мере старения. Чаще остаются в своем онтогенетическом состоянии однолетние имматурные парциальные кусты, средневозрастные и старые генеративные парциальные кусты. Парциальные кусты других онтогенетических состояний чаще пропускают одно или более онтогенетических состояний.

3. Большая изменчивость морфометрических признаков (высота парциального куста, размер и форма листовой пластинки) обусловлена особенностями среды обитания (увлажнение и переменность увлажнения почвы, возраст древостоя, антропогенные воздействия).

4. Полицентрические особи брусники обладают достаточно сложной структурой, варьирующей в разных ценопопуляциях: они различаются по степени ветвления корневища, по средней длине корневища (от 1,52 до 8,01 м), по числу парциальных кустов

на особь (от 4,4 до 28,0 шт.), по числу парциальных кустов на 1 м корневища (от 1,6 до 4,4).

5. Плотность и насыщенность почвы корневищами в ценопопуляциях брусники определяется в большей степени типом сообщества, возрастом древостоя, давностью пожара, флористическим составом, в меньшей степени – антропогенной нагрузкой. В сообществах с низкой плотностью парциальных кустов брусники и, соответственно, с низкой насыщенностью почвы корневищами, число полицентрических особей, по видимому, невелико, однако отдельные особи имеют длинные корневища и поэтому представлены преимущественно подземными побегами.

6. Для возрастных спектров ценопопуляций характерны максимумы на имматурных и генеративных парциальных кустах (молодых и/или средневозрастных). Возрастная структура ценопопуляций брусники обусловлена онтогенетическими путями парциальных кустов. По возрастной структуре и популяционным параметрам сходны ценопопуляции из местообитаний, типичных для брусники (в основном сосняки зеленомошные).

7. Компоненты формирования урожайности ягод (число цветков, частота завязывания и сохранность плодов, число сохранившихся ягод, частота качественных ягод, масса одной ягоды) довольно изменчивы в разных условиях, оказывая разное влияние на урожайность ягод: от 4,2 до 96,1 кг/га. Отношение фактической семенной продуктивности к потенциальной не превышает 28%, что связано с низкой фактической семенной продуктивностью, которая в свою очередь, определяется низким числом сохранившихся ягод к моменту созревания. Урожайность семян брусники, тем не менее, довольно высока и составляет от 324 до 785 шт./м<sup>2</sup>.

### **СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ**

1. Прокопьева, Л.В. Оценка урожая ягод и семенной продуктивности ценопопуляций брусники обыкновенной (*Vaccinium vitis-idaea* L.) / Л.В.Прокопьева, Н.В. Глотов // Молодежь и охрана природы. Матер. респуб. науч.-практич. конф. – Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-т, 1999. – С. 75-77.

2. Прокопьева, Л.В. Возрастные состояния и абсолютный возраст парциальных кустов брусники обыкновенной (*Vaccinium vitis-idaea* L.) / Л.В. Прокопьева, Е.В. Пичушкина // Третьи Вавиловские чтения. Матер. постоянно действующей Всерос. междисциплинарной науч. конф. Ч. II. – Йошкар-Ола, 1999. – С. 191-192.

3. Прокопьева, Л.В. Некоторые особенности организации подземных побегов брусники обыкновенной *Vaccinium vitis-idaea* L. / Л.В. Прокопьева // Морфофизиология специализированных побегов многолетних травянистых растений. Программа и тез. докл. Всерос. совещания. – Сыктывкар, 2000. – С. 130-131.

4. Прокопьева, Л.В. Онтогенез брусники обыкновенной (*Vaccinium vitis-idaea* L.) / Л.В. Прокопьева, Л.А. Жукова, Н.В. Глотов // Онтогенетический атлас лекарственных растений. Т. II. – Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-т, 2000. – С. 39-46.

5. Особенности возрастной структуры ценопопуляций лекарственных растений разных типов стратегий / Л.А. Жукова [и др.] // Популяция, сообщество, эволюция. Матер.

V Всерос. популяционного семинара. Ч. 1. – Казань: ЗАО «Новые знания», 2001. – С. 42-45.

6. Прокопьева, Л.В. Возрастная структура ценопопуляций и структура полицентрических особей брусники (*Vaccinium vitis-idaea* L.) / Л.В. Прокопьева, Е.В. Пичушкина // Онтогенез и популяция. Сб. матер. III Всерос. популяционного семинара. – Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-т, 2001. – С. 159-161.

7. Прокопьева, Л.В. Некоторые особенности организации ценопопуляций брусники обыкновенной (*Vaccinium vitis-idaea* L.) и черники (*Vaccinium myrtillus* L.) / Л.В. Прокопьева, Т.А. Полянская // Труды Международ. конф. по фитоценологии и систематике высших растений, посвященной 100-летию со дня рождения А.А.Уранова. – М., 2001. – С. 135-136.

8. Прокопьева, Л.В. Семенная продуктивность брусники обыкновенной (*Vaccinium vitis-idaea* L.) / Л.В. Прокопьева // Ботанические исследования в Азиатской России. Матер. XI съезда Русского ботанического общества. Т.3. – Барнаул: АзБука, 2003. – С. 47-48.

9. Прокопьева, Л.В. Изменчивость генеративной сферы брусники *Vaccinium vitis-idaea* L. / Л.В. Прокопьева // Труды VII Международ. конф. по морфологии растений, посвященной памяти И.Г. и Т.И.Серебряковых. – Москва: МПГУ, 2004. – С.205.

10. Прокопьева, Л.В. Структура явнополицентрических особей брусники *Vaccinium vitis-idaea* L. / Л.В. Прокопьева // Нижнетагильская гос. соц.-педагогич. академия. Уч. записки. Матер. VI Всерос. популяционного семинара. – Нижний Тагил, 2004. – С. 200-203.

11. Прокопьева, Л.В. Некоторые методические аспекты изучения подземной структуры вегетативно-подвижных растений на примере брусники обыкновенной / Л.В. Прокопьева // Методы популяционной биологии. Сб. матер. VII Всерос. популяционного семинара. – Сыктывкар, 2004. Ч.1. – С. 172-173.

12. Прокопьева, Л.В. Темпы развития парциальных кустов брусники (*Vaccinium vitis-idaea* L.) / Л.В. Прокопьева // Принципы и способы сохранения биоразнообразия. Сб. матер. Всерос. науч. конф. – Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-т, 2004. – С. 51-53.

13. Прокопьева, Л.В. Календарный возраст парциальных кустов брусники *Vaccinium vitis-idaea* L. / Л.В. Прокопьева, Н.В. Глотов // Методы популяционной биологии. Сб. матер. VII Всерос. популяционного семинара). Ч. 2. – Сыктывкар, 2004. – С. 166-167.

14. Савиных, Н.П. Структура полицентрических особей брусники / Н.П. Савиных, Л.В. Прокопьева // Принципы и способы сохранения биоразнообразия. Сб. матер. Всерос. науч. конф. – Йошкар-Ола, Марийский гос. ун-т, 2006. – С. 275-277.

15. Прокопьева, Л.В. Урожайность ягод в ценопопуляциях брусники / Л.В. Прокопьева, Н.В. Глотов // Проблемы экологии и природопользования в бассейнах рек Республики Марий Эл и сопредельных регионов. Сб. матер. межрегиональной науч.-практич. конф. – Йошкар-Ола, 2006. – С. 119-122.