

Влияние экологических факторов на популяционно-онтогенетические параметры *Vaccinium vitis-idaea* L. в лесных экосистемах Евро-Северо-Востока России

Н. Ю. ЕГОРОВА

Всероссийский научно-исследовательский институт охотничьего хозяйства
и звероводства им. проф. Б. М. Житкова
610000, Киров, ул. Преображенская, 79
E-mail: n_chirkova@mail.ru

Статья поступила 10.12.2019

После доработки 24.02.2020

Принята к печати 27.02.2020

АННОТАЦИЯ

Vaccinium vitis-idaea L. – широко распространенный и доминирующий вид бореальных лесов, играет важную экологическую роль в качестве ресурсного источника для человека, многих видов зверей и птиц. Цель настоящего исследования – определение экологических параметров и их влияние на онтогенетическую структуру популяций *V. vitis-idaea* в лесных экосистемах южной тайги (Кировская обл., Россия). Амплитуда экологического пространства исследованных ценопопуляций (ЦП) *V. vitis-idaea* в условиях Кировской области не выходит за пределы диапазонов экологического ареала по шкалам Д. Н. Цыганова [1983]. Рассчитанный на основе данных фитоиндикации для всех изученных местообитаний вида индекс дискомфорта позволил определить степень их благоприятствования. Установлено, что в большей степени соответствуют оптимальным экологическим показателям для произрастания вида условия сосняков долгомошных (ЦП 2, 5). Наименее благоприятные условия для развития складываются в березняке травяного типа и ельнике зеленомошнике (ЦП 4, 10), здесь отмечены наибольшие значения индекса дискомфорта – 1,08. Все изученные популяции являются нормальными, неполночленными. Особи прегенеративного онтогенетического состояния являются стабильными и доминируют. Менее постоянны генеративные растения, которые отсутствуют в некоторых ценопопуляциях (ЦП 10). Доминирующий тип онтогенетического спектра – бимодальный. Выявлено, что все рассматриваемые ценопопуляции характеризуются как эффективно самоподдерживающиеся. По классификации с использованием индекса замещения среди изученных ценопопуляций отмечается преобладание перспективных ценопопуляций (за исключением ЦП 3), а по классификации “дельта-омега” – молодых ценопопуляций. Установлены достоверные связи популяционно-онтогенетических параметров *V. vitis-idaea* с экологическими режимами фитоценозов. Доля молодых генеративных особей достоверно зависит от увлажнения ($r = 0,76$) и переменной увлажнения почвы ($r = -0,68$), прегенеративной группы от интенсивности инсоляции ($r = 0,74$). Выявлены связи высокого уровня значимости между индексом возрастности, индексом замещения, коэффициентом вегетативного самоподдержания и освещенностью местообитания.

Ключевые слова: брусника обыкновенная, ценопопуляция, индекс замещения, индекс восстановления, Кировская область, южная тайга.

Для оценки состояния популяций и прогнозирования их дальнейшего развития в настоящее время достаточно широко применяется популяционно-онтогенетический подход [Жу-

кова, Полянская, 2013]. Определение популяционных параметров и их динамики в различных эколого-фитоценологических условиях позволяет выявлять и прогнозировать направления изменений особей и популяций под воздействием как природных, так и антропогенных факторов, что является особенно актуальным при разработке программ мониторинга, рационального использования и охраны хозяйственно-ценных видов дикорастущих растений.

Брусника обыкновенная (*Vaccinium vitis-idaea* L.) является важнейшим компонентом многих умеренных, бореальных и альпийских сообществ в Северном полушарии [Nestby et al., 2019]. За счет эрикоидной микоризы кустарничек выполняет весомую роль в формировании и поддержании их биологической устойчивости [Макаров и др., 2019]. Растение имеет большое пищевое, лекарственное, кормовое значение [Bruun et al., 2008; Nestby et al., 2019].

Целью настоящего исследования явилось изучение на популяционном уровне показателей динамичности и устойчивости природных популяций *Vaccinium vitis-idaea* L. в условиях лесных экосистем в зависимости от экологических параметров среды.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования выполнены в южно-таежной подзоне Кировской области. Изучены в природных условиях 10 ценопопуляций (ЦП) *V. vitis-idaea*, которые отличаются по градиентам увлажнения, обеспеченности питательными веществами, освещенности, видовому составу фитоценозов (табл. 1).

Оценка экологических условий местообитаний проведена по составу видов в сообществах с использованием метода средне-взвешенной середины интервала по десяти амплитудным шкалам Д. Н. Цыганова [1983]: Tm – термоклиматической, Kn – континентальности климата, Om – омброклиматической аридности-гумидности, Cr – криоклиматической, Hd – увлажнения почвы, Tr – солевого режима почв, Nt – богатства почв азотом, Rc – кислотности почв, fH – переменности увлажнения, Lc – освещенности-затенения. Для выявления количественной оценки использования каждого фактора

исследуемым видом применяли методические разработки и подходы Л. А. Жуковой с соавторами [2010]. Для всех местообитаний вида определено значение индекса экологического дискомфорта D [Клименко, 2012].

Основой для выявления роли факторов среды в формировании онтогенетической структуры ЦП исследуемого вида послужили установленные ранее автором демографические характеристики *V. vitis-idaea* [Чиркова, Егошина, 2007]. В рамках поставленной цели проанализированы следующие показатели: индекс возрастности ($I_{\text{воз}}$, Δ -дельта) [Уранов, 1975], индекс восстановления ($I_{\text{в}}$), индекс старения ($I_{\text{с}}$) [Глотов, 1998], индекс замещения ($I_{\text{з}}$) [Жукова, 1995], индекс эффективности ($I_{\text{эфф}}$, ω -омега) [Животовский, 2001], коэффициент вегетативного самоподдержания (КВС, %) [Тимошок, 2006]. За счетную единицу принято парциальное образование (ПО). В данной работе ПО рассматривается как аналог особи.

Статистическая обработка данных проведена в соответствии с общепринятыми методами и подходами. Данные достоверны при уровне значимости $p \leq 0,05$. Для оценки влияния условий произрастаний на популяционно-онтогенетические показатели *V. vitis-idaea* применен регрессионно-корреляционный и дисперсионный анализы.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В Кировской области *V. vitis-idaea* обитает в термоклиматических условиях от бореального до суббореального (5–7 баллов) типа режима, что соответствует исследуемому участку ареала вида (табл. 2). По шкале континентальности климата (Kn) исследуемые местообитания находятся в субматериковой и материковой климатических зонах (8–9 баллов). По омброклиматической (Om) шкале, показывающей соотношение осадков и испарения, ЦП разместились в условиях от субгумидного до гумидного климата (8,6–9,7 балла). По криоклиматической шкале (Cr) вид произрастает в условиях суровых и умеренных зим (5,8–6,8 балла). Анализ потенциальной экологической валентности (РЕВ) показал, что по климатическим факторам вид эврибионтен (балл 0,70). Коэффициент экологической эффективности изученных ЦП колеблется от 2,6

Т а б л и ц а 1
Характеристика исследованных фитоценозов

№ ЦП	Тип фитоценоза	Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса, %	Вид травяно-кустарничкового яруса	Индекс экологического дискомфорта (D)
1	Сосняк бруснично-зелено-мошный	60	<i>Vaccinium vitis-idaea</i> ; <i>Melampyrum sylvaticum</i> ; <i>Vaccinium myrtillus</i> ; <i>Solidago virgaurea</i> ; <i>Antennaria dioica</i> ; <i>Pyrola rotundifolia</i> ; <i>Diphysastrum complanatum</i> ; <i>Carex leporine</i> ; <i>Calamagrostis epigeios</i> ; <i>Hieracium umbellatum</i>	0,94
2	Сосняк с примесью березы бруснично-чернично-долго-мошный	60	<i>Vaccinium vitis-idaea</i> ; <i>Vaccinium myrtillus</i> ; <i>V. uliginosum</i> ; <i>Ledum palustre</i> ; <i>Eriophorum vaginatum</i> ; <i>Melampyrum sylvaticum</i>	0,57
3	Сосняк бруснично-лишайниково-зеленомошный	45	<i>Vaccinium vitis-idaea</i> ; <i>Arctostaphylos uva-ursi</i> ; <i>Pyrola rotundifolia</i> ; <i>Hieracium umbellatum</i>	1,00
4	Березняк вейниково-бруснично-костяничный	80	<i>Vaccinium vitis-idaea</i> ; <i>Rubus saxatilis</i> ; <i>Calamagrostis epigeios</i> ; <i>Solidago virgaurea</i>	1,08
5	Сосняк бруснично-сфагновый	50	<i>Vaccinium vitis-idaea</i> ; <i>Vaccinium myrtillus</i> ; <i>Vaccinium uliginosum</i> ; <i>Ledum palustre</i> ; <i>Eriophorum vaginatum</i>	0,41
6	Сосняк брусничный	60	<i>Vaccinium vitis-idaea</i> ; <i>Arctostaphylos uva-ursi</i> ; <i>Melampyrum sylvaticum</i> ; <i>Festuca ovina</i> ; <i>Vaccinium myrtillus</i>	0,90
7	Сосняк бруснично-зеленомошный с пятнами кладонии	30	<i>Vaccinium vitis-idaea</i> ; <i>Melampyrum sylvaticum</i> ; <i>Diphysastrum complanatum</i> ; <i>Vaccinium myrtillus</i> ; <i>Arctostaphylos uva-ursi</i> ; <i>Pyrola rotundifolia</i> ; <i>Linnaea borealis</i> ; <i>Antennaria dioica</i>	0,82
8	Елово-пихтово-сосновый бруснично-зеленомошный лес	45	<i>Vaccinium vitis-idaea</i> ; <i>Vaccinium myrtillus</i> ; <i>Rubus saxatilis</i> ; <i>Orthilia secunda</i> ; <i>Melampyrum sylvaticum</i> ; <i>Luzula pilosa</i> ; <i>Linnaea borealis</i> ; <i>Solidago virgaurea</i>	0,89
9	Сосняк чернично-брусничный	80	<i>Vaccinium vitis-idaea</i> ; <i>Vaccinium myrtillus</i> ; <i>Rubus saxatilis</i> ; <i>Fragaria vesca</i> ; <i>Linnaea borealis</i> ; <i>Maianthemum bifolium</i>	0,93
10	Ельник чернично-бруснично-зеленомошный	35	<i>Vaccinium vitis-idaea</i> ; <i>Vaccinium myrtillus</i> ; <i>Linnaea borealis</i> ; <i>Carex sylvatica</i> ; <i>Oxalis acetosella</i> ; <i>Orthilia secunda</i> ; <i>Melampyrum sylvaticum</i> ; <i>Luzula pilosa</i> ; <i>Solidago virgaurea</i> ; <i>Maianthemum bifolium</i>	1,08

до 15,7 %. Максимально реализует свои потенции *V. vitis-idaea* по термоклиматической шкале.

По шкале увлажнения почв (Hd) вид встречается в условиях от сухо-лесолугового и влажно-лесолугового до сыро-лесолугового. По фактору солевого режима почв (Tr) наблюдается достаточно узкий диапазон значений шкалы: от 4,0 до 5,2 балла, что соответствует бедным и небогатым почвам. По шкале богатства почв азотом (Nt)

вид в пределах рассматриваемого фрагмента ареала произрастает в условиях от очень бедных до бедных азотом почв (баллы от 3,5 до 5,0). По шкале переменности увлажнения (fH) ЦП разместились в экологических условиях от слабо переменного до устойчивого увлажнения (2,7–4,8 балла).

В обобщенном спектре почвенных шкал вид выступает как гемистенобионт (It – 0,43) и, следовательно, имеет узкие диапазоны адаптации к почвенным факторам. Коэффици-

ент экологической эффективности изученных ЦП колеблется от 16,9 до 34,8 %. Наибольший коэффициент экологической эффективности наблюдается по шкалам богатства почв азотом и переменности увлажнения почв. Меньше всего реализует свои потенции *V. vitis-idaea* по шкале солевого режима почв.

По шкале освещенности-затенения (Lc) *V. vitis-idaea* растет в условиях полуткрытых пространств и светлых лесов (балл 4,0–5,2). По фактору освещенности вид эвривалентен (0,89).

Геометрический образ потенциальной и реализованной экологических валентностей *V. vitis-idaea* представлен на рис. 1.

В целом, в пределах рассматриваемого фрагмента ареала вид использует весьма незначительную часть экологической ниши климатических и почвенных шкал ($REV = 0,02–0,19$) при достаточно широкой их потенциальной амплитуде ($PEV = 0,35–0,89$).

Рассчитанный на основе экологических шкал и результатов фитоиндикации индекс дискомфорта для *V. vitis-idaea* находится в диапазоне от 0,41 до 1,08 (см. табл. 1). В соответствии с полученными значениями данного индекса изученные ЦП распределились следующим образом (по уменьшению значения индекса

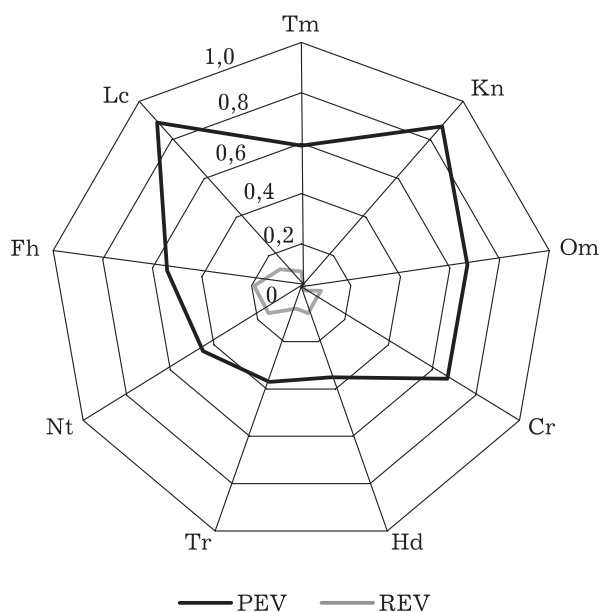


Рис. 1. Потенциальная и реализованная экологические валентности изученных ценопопуляций *Vaccinium vitis-idaea* L.

PEV – потенциальная экологическая валентность; REV – реализованная экологическая валентность

Т а б л и ц а 2
Экологические характеристики ценопопуляций *Vaccinium vitis-idaea* L. в Кировской области по шкалам Д. Н. Цыганова (1983)

Экологические шкалы	Экологическая позиция вида по шкале фактора	Потенциальная экологическая валентность (PEV)	Реализованная экологическая позиция изученных ЦП	Реализованная экологическая валентность (REV)	Коэффициент экологической эффективности, %
Климатические шкалы	Tm	1–10	5,66–7,22	0,09	15,70
	Kn	3–15	8,76–9,09	0,02	2,62
	Om	6–15	8,61–9,73	0,08	11,30
	Cr	1–10	5,88–6,84	0,06	9,70
	Hd	10–17	12,40–14,30	0,08	23,88
Почвенные шкалы	Tr	1–7	4,04–5,21	0,06	16,86
	Nt	1–5	3,35–5,02	0,15	33,60
	Rc	–	3,56–5,66	0,16	–
	Fh	1–6	2,73–4,81	0,19	34,83
	Lc	1–8	4,00–5,20	0,13	15,13

Примечание. Прочерк означает отсутствие данных.

дискомфорта – в скобках): ЦП 4, 10 (1,08) – ЦП 3 (1,00) – ЦП 1 (0,94) – ЦП 9 (0,93) – ЦП 6 (0,90) – ЦП 8 (0,89) – ЦП 7 (0,82) – ЦП 2 (0,57) – ЦП 5 (0,41). Максимальные показатели дискомфорта установлены для ЦП 4, 10. Условия для произрастания вида в данных типах местообитания в меньшей степени соответствуют его потребностям. Наиболее благоприятными условиями характеризуются фитоценозы, в которых исследованы ЦП 2 и 5.

Обобщение и анализ результатов предшествующих исследований демографических параметров *V. vitis-idaea* [Чиркова, Егошина, 2007] показали следующее (табл. 3): все рассматриваемые ЦП – нормальные, неполночленные, наиболее устойчивыми группами являются имматурные и виргинильные особи, часто доминирующие, а также ПО постгенеративного периода. Менее постоянны в онтогенетических спектрах генеративные особи, отсутствующие в некоторых ЦП (ЦП 10). В прегенеративной части спектра преобладают виргинильные особи – 35,2–58,2 %. Содержание имматурных особей варьирует от 11,8 до 27,3 %. Проростки и ювенильные растения ни в одной из исследуемых ЦП не зафиксированы. Доля участия генеративной фракции варьирует от 0 до 16,6 %. Постгенеративная фракция представлена достаточно многочисленными особями – от 22,4 до 37,4 %.

Как показано ранее [Чиркова, Егошина, 2007], бимодальный тип онтогенетического

спектра является наиболее характерным для исследуемых ЦП *V. vitis-idaea*. На бимодальность онтогенетического спектра указывают и исследователи из других регионов [Прокопьева, 2006; Тимошок, 2006; Мазная, Лянгузова, 2010]. По данным Е. А. Мазной, И. В. Лянгузовой [2010], данный тип спектра сохраняется независимо от возраста древостоя и степени повреждения лесных экосистем.

Для оценки скорости и направления динамических процессов онтогенетического состава в ЦП проведено сравнение индексов восстановления (I_v) и старения ($I_{ст}$). Индекс восстановления, оценивающий количество потомков, приходящихся на одну генеративную особь, варьирует от 0,79 до 1,0 (см. табл. 3). Наиболее высокие показатели этого индекса зафиксированы в ЦП 1, 6, 7, 10, что свидетельствует о довольно хорошем пополнении данных ЦП молодыми особями. Индекс старения достаточно низкий и не превышает 0,37. Минимальные темпы старения отмечены в ельнике чернично-бруснично-зеленомошном – ЦП 10 ($I_{ст} = 0,14$), максимальные – в ЦП 1, 3, 4 ($I_{ст} = 0,32$ – $0,37$). В последних зарегистрировано наличие большого числа немолдых особей.

Индекс замещения, выражающий отношение плотности подростка ко всей взрослой части ценопопуляции, изменяется от 0,9 до 5,9. По индексу замещения [Жукова, Полянская, 2013] среди исследуемых ЦП выделены 2 типа:

Т а б л и ц а 3

Популяционно-демографические параметры ценопопуляций *Vaccinium vitis-idaea* L.

№ ЦП	Онтогенетические группы, %			КВС, %	I_v	I_z	$I_{ст}$	$I_{воз} (\Delta)$	$I_{эфф} (\omega)$
	im → v	$g_1 \rightarrow g_3$	ss → sc						
1	64,5	3,2	32,3	43,6	0,95	1,8	0,32	0,38	0,37
2	61,0	16,6	22,4	40,1	0,79	1,6	0,22	0,32	0,43
3	47,0	15,6	37,4	35,2	0,75	0,9	0,37	0,46	0,44
4	61,6	4,1	34,3	46,3	0,94	1,6	0,34	0,39	0,38
5	60,4	15,1	24,5	41,1	0,80	1,5	0,24	0,34	0,43
6	67,5	3,9	28,6	46,4	0,95	2,1	0,28	0,34	0,37
7	71,8	3,6	24,6	51,4	0,95	2,5	0,24	0,31	0,37
8	66,7	7,3	26,0	54,8	0,90	2,0	0,26	0,33	0,41
9	66,4	8,2	25,4	54,1	0,89	1,9	0,25	0,33	0,41
10	86,2	0	13,8	58,2	1,00	5,9	0,14	0,21	0,33

П р и м е ч а н и е. im → v – прегенеративная онтогенетическая группа (включает особи имматурного (im) и виргинильного (v) онтогенетического состояния); $g_1 \rightarrow g_3$ – генеративная онтогенетическая группа (включает особи молодого (g_1), зрелого (g_2) и старого (g_3) генеративного онтогенетического состояния); ss → sc – постгенеративная онтогенетическая группа (включает субсенильные (ss), сенильные (s) и отмирающие (sc) особи).

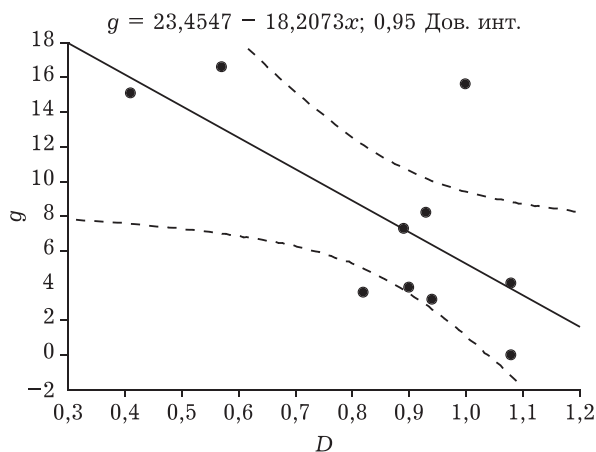


Рис. 2. Изменчивость доли генеративных особей *Vaccinium vitis-idaea* L. в ряду изменения эколого-ценотических условий.

По оси ординат – доля генеративных особей (%), по оси абсцисс – эколого-ценотический градиент, построенный по индексу дискомфорта

неустойчивые ($I_3 < 1$) и перспективные ($I_3 > 1$). Популяции угасающего типа ($I_3 = 0$) не выявлены. Все рассматриваемые ЦП, за исключением ЦП 3, характеризуются как перспективные. ЦП 3 можно назвать как неустойчивую.

Величина индекса возрастности варьирует от 0,21 до 0,46, значения индекса эффективности находятся в пределах от 0,33 до 0,44. На основе соотношения значений индексов возрастности (Δ) и эффективности (ω) большинство рассматриваемых ЦП *V. vitis-idaea* относится к молодому типу ($\Delta = 0,21-0,34$, $\omega =$

$= 0,33-0,43$). ЦП 1, 3, 4 характеризуются как переходные ($\Delta = 0,38-0,46$, $\omega = 0,37-0,44$) и представляют местообитания, которые в соответствии со значением индекса дискомфорта отличаются менее благоприятными показателями биотопа ($D = 0,94-1,08$). Их характеризует высокая освещенность (полнота древесного яруса от 0,1 до 0,4), ксероморфность. В этих условиях накопление старых особей (32–37 %) идет более интенсивно.

На градиенте ухудшения условий местообитания *V. vitis-idaea*, построенному по индексу дискомфорта, отмечены определенные закономерности участия в онтогенетической структуре особей разных групп. Так, с ухудшением условий обитания (увеличением значения индекса дискомфорта) наблюдается достоверное снижение доли ПО генеративной группы, при этом увеличивается содержание виргинильных особей и особей постгенеративной группы (рис. 2–4). В менее благоприятных для произрастания вида типах фитоценозов процессы вегетативного самоподдержания ЦП протекают более активно (рис. 5), что выражается в повышении значений КВС.

Для оценки воздействия условий местопроизрастания вида на популяционно-онтогенетические параметры применен регрессионно-корреляционный анализ. Выявленные зависимости носят линейный характер и описываются простыми регрессионными уравне-

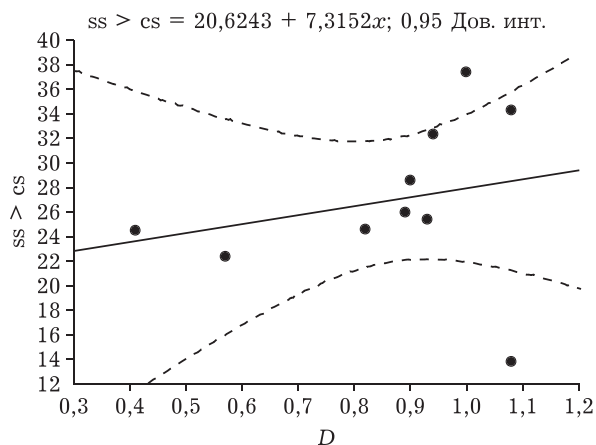


Рис. 3. Изменчивость доли постгенеративных особей *Vaccinium vitis-idaea* L. в ряду изменения эколого-ценотических условий.

По оси ординат – доля постгенеративных особей (%), по оси абсцисс – эколого-ценотический градиент, построенный по индексу дискомфорта

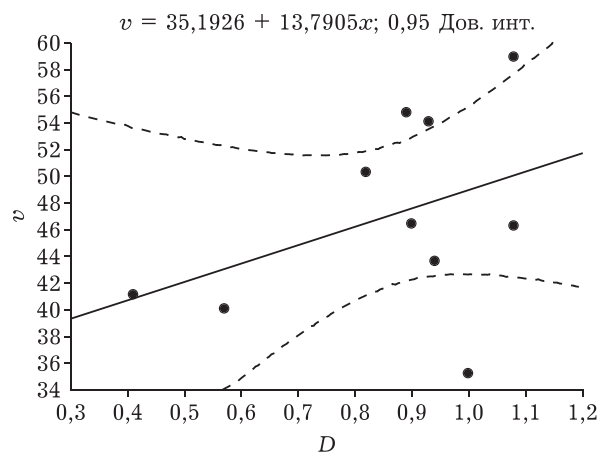


Рис. 4. Изменчивость доли виргинильных особей *Vaccinium vitis-idaea* L. в ряду изменения эколого-ценотических условий.

По оси ординат – доля виргинильных особей (%), по оси абсцисс – эколого-ценотический градиент, построенный по индексу дискомфорта

ниями. В работе представлены регрессионные модели с наиболее высокими показателями R-квадрата (табл. 4).

Установлена достоверная положительная зависимость доли участия особей молодого генеративного онтогенетического состояния от увлажнения ($r = 0,76$; $p < 0,05$) и переменности увлажнения ($r = -0,68$; $p < 0,05$) почвы. С переменностью увлажнения также связан индекс старения ($r = 0,70$; $p < 0,05$): в условиях контрастного водообеспечения процессы старения протекают значительно более быстрыми темпами. Наличие зависимости прегенеративной и молодой генеративной онтогенетических групп от увлажнения почвы в условиях светлостойных лесов Икатского хребта (Северное Прибайкалье) отмечали и Л. В. Афанасьева с соавторами [2017]. О. Eriksson, Н. Fröborg [1996], О. Eriksson [2002], Alistair G. Auffret et al. [2010] также обращали внимание на влияние эдафических условий местообитаний на соотношение в популяциях *V. vitis-idaea* различных онтогенетических “ниш”. Так, по их мнению, наличие проростков связано с увлажнением почв и характерно для влажных фитоценозов.

Фактор освещенности оказывает положительное влияние на виргинильную фракцию ($r = 0,74$; $p < 0,05$): с увеличением полноты древесного полога происходит омоложение особей генеративной группы и повышение доли прегенеративных ПО, а соответственно, и интенсивности вегетативного самоподдержания ЦП. Это, в свою очередь, демонстрирует связь КВС с баллом освещенности ($r = 0,74$; $p < 0,05$).

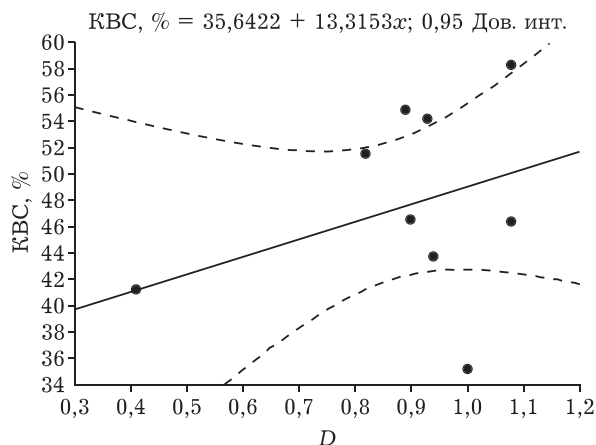


Рис. 5. Изменчивость коэффициента вегетативного самоподдержания *Vaccinium vitis-idaea* L. в ряду изменения эколого-ценотических условий.

По оси ординат – КВС (%), по оси абсцисс – эколого-ценотический градиент, построенный по индексу дискомфорта

Согласно данным дисперсионного анализа установлено, что достоверно значимое влияние на виргинильную онтогенетическую группу оказывают освещенность ($F = 17,7$; $p < 0,003$) и обеспеченность почв азотом ($F = 6,79$; $p < 0,03$). Молодая генеративная фракция в большей степени связана с увлажнением ($F = 7,10$; $p < 0,03$) и переменностью увлажнения ($F = 5,53$; $p < 0,04$) почвы, а также кислотностью ($F = 5,69$; $p < 0,04$). Тогда как участие средневозрастной генеративной группы определяется только кислотностью почвы ($F = 6,55$; $p < 0,03$), а старых генеративных ПО – солевым режимом ($F = 5,94$; $p < 0,04$). Доля участия в онтогенетической структуре ЦП постгенератив-

Т а б л и ц а 4
Зависимость между популяционно-онтогенетическими параметрами и экологическими характеристиками ценопопуляций *Vaccinium vitis-idaea* L.

Экологический фактор	Параметр	Регрессионное уравнение	R^{2*}
Hd	g_1	$y = -34,08 + 2,8617 \times Hd$	0,58
Tr	g_2	$y = 26,316 - 4,897 \times Tr$	0,46
fH	g_1	$y = 14,716 - 2,704 \times fH$	0,46
	$I_{ст}$	$y = 0,06427 + 0,04799 \times fH$	0,48
Lc	v	$y = -21,26 + 15,167 \times Lc$	0,56
	КВС	$y = -19,67 + 14,823 \times Lc$	0,70

П р и м е ч а н и е. v – виргинильное онтогенетическое состояние; g_1 – молодое генеративное онтогенетическое состояние; g_2 – зрелое генеративное онтогенетическое состояние.

* Уровень значимости коэффициента: $p \leq 0,05$.

ной фракции определяется интенсивностью освещенности ($F = 5,80$; $p < 0,04$) и обеспеченностью почв азотом ($F = 5,85$; $p < 0,04$). Популяционные показатели: индекс возрастной ($F = 5,82$; $p < 0,04$), индекс замещения ($F = 6,13$; $p < 0,03$), коэффициент вегетативного самоподдержания ($F = 16,17$; $p < 0,004$) находятся в зависимости от освещенности местообитания.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Vaccinium vitis-idaea является гемизврибионтом с редкими проявлениями гемистеновалентности. Норма реакции к рассмотренным факторам среды находится в достаточно широких диапазонах. Это обеспечивает *V. vitis-idaea* значительное преимущество в межвидовой конкуренции и позволяет сохранять устойчивость при антропогенных и экологических стрессах.

Биотопические особенности местообитания оказывают значимое воздействие на онтогенетическую структуру ЦП *V. vitis-idaea*. На эколого-ценоотическом градиенте отмечена тенденция увеличения доли особей генеративной группы в благоприятных условиях среды и, напротив, при ухудшении средовых факторов наблюдается рост числа виргинильных и постгенеративных ПО.

Установлены достоверные зависимости доли молодых генеративных особей от увлажнения и переменности увлажнения почвы, средневозрастных генеративных ПО от солевого режима почвы. Выявлены связи высокого уровня значимости между интенсивностью инсоляции и участием в онтогенетической структуре ценопопуляций особей виргинильной группы и активностью вегетативного самоподдержания ($r = 0,74$; $p < 0,05$).

ЛИТЕРАТУРА

- Афанасьева Л. В., Рупышев Ю. А., Харпухаева Т. М. Структура и продуктивность ценопопуляций *Vaccinium vitis-idaea* (Ericaceae) в светлых лесах Икатского хребта (Северное Прибайкалье) // Раст. ресурсы. 2017. Т. 53, № 4. С. 495–513.
- Глотов Н. В. Об оценке параметров возрастной структуры популяций растений // Жизнь популяций в гетерогенной среде. Йошкар-Ола: Периодика Марий Эл, 1998. Ч. 1. С. 146–149.
- Животовский Л. А. Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций растений // Экология. 2001. № 1. С. 3–7. [Zhivotovskiy L. A. Ontogenetic states, effective density and classification of plant populations // Rus. J. Ecol. 2001. Vol. 32, N 1. P. 1–5.]
- Жукова Л. А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола: РИИК “Ланар”, 1995. 224 с.
- Жукова Л. А., Дорогова Ю. А., Турмухаметова Н. В., Гаврилова М. Н., Полянская Т. А. Экологические шкалы и методы анализа экологического разнообразия растений / Мар. гос. ун-т. Йошкар-Ола, 2010. 368 с.
- Жукова Л. А., Полянская Т. А. О некоторых подходах к прогнозированию перспектив развития ценопопуляций растений // Вестн. Тверс. гос. ун-та. Серия. Биология и экология. 2013. № 32. С. 160–171.
- Клименко Г. О. Особливості екологічних умов у місцезростаннях рідкісних видів рослин // Рослинний світ у Червоній книзі України: впровадження глобальної стратегії збереження рослин: II Міжнародна наукова конференція, 9–12 жовтня 2012 р. (Національний дендрологічний парк “Софіївка” НАН України): матеріали конф. Умань, 2012. С. 107–110.
- Мазная Е. А., Лянгузова И. В. Эколого-популяционный мониторинг ягодных кустарничков при аэротехногенном загрязнении. СПб., 2010. 195 с.
- Макаров М. И., Кадулин М. С., Турчин С. Р., Малышева Т. И., Аксенова А. А., Онипченко В. Г., Меньяйло О. В. Влияние *Vaccinium vitis-idaea* на свойства горно-луговой почвы альпийской лишайниковой пустоши // Экология. 2019. № 4. С. 270–275. [Makarov M. I., Kadulin M. S., Turchin S. R., Malysheva T. I., Aksanova A. A., Onipchenko V. G., Menyailo O. V. The Effect of *Vaccinium vitis-idaea* on Properties of Mountain-Meadow Soil under Alpine Lichen Heath // Rus. J. Ecol. 2019. Vol. 50, N 4. P. 337–342.]
- Прокопьева Л. В. Экологические особенности популяций брусники *Vaccinium vitis-idaea* L. в условиях подтаежных лесов Марийской низменности: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Нижний Новгород, 2006. 22 с.
- Тимошок Е. Е. Экология и биология брусничных в Сибири. Томск, 2006. 216 с.
- Уранов А. А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки. 1975. № 2. С. 3–34.
- Цыганов Д. Н. Фитоиндикация режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М.: Наука, 1983. 198 с.
- Чиркова Н. Ю., Егущина Т. Л. Демографические характеристики ценопопуляций *Vaccinium vitis-idaea* L. в условиях южно-таежных лесов Кировской области // Вестн. ОГУ. 2007. № 12. С. 96–101.
- Auffret A. G., Meineri E., Bruun H. H., Ejrnæs R., Graae B. J. Ontogenetic niche shifts in three *Vaccinium* species on a sub-alpine mountain side // Plant Ecol. & Diversity. 2010. Vol. 3, N 2. P. 131–139. doi: 10.1080/17550874.2010.498063
- Bruun H. H., Lundgren R., Philipp M. Enhancement of local species richness in tundra by seed dispersal through guts of musk ox and barnacle goose // Oecologia. 2008. Vol. 155. P. 101–110.
- Eriksson O., Fröberg H. “Windows of opportunity” for recruitment in long-lived clonal plants: Experimental studies of seedling establishment in *Vaccinium* shrubs // Can. J. Botany-Revue Canadienne De Botanique. 1996. Vol. 74. P. 1369–1374.
- Eriksson O. Ontogenetic niche shifts and their implications for recruitment in three clonal *Vaccinium* shrubs: *Vaccinium myrtillus*, *Vaccinium vitis-idaea*, and *Vaccinium oxycoccos* // Can. J. Botany-Revue Canadienne De Botanique. 2002. Vol. 80. P. 635–641.
- Nestby R., Hykkerud A. L., Martinussen I. Review of botanical characterization, growth preferences, climatic adaptation and human health effects of Ericaceae and Empetraceae wild dwarf shrub berries in boreal, alpine and arctic areas // J. Berry Res. 2019. Vol. 9. P. 515–547. doi: 10.3233/JBR-190390

Influence of ecological factors on population-ontogenetic parameters of *Vaccinium vitis-idaea* L. in forest ecosystems of Euro-North-East of Russia

N. Yu. EGOROVA

*Professor Zhitkov Russian Research Institute of Game Management and Fur Farming
610000, Kirov, Preobrazhenskaya str., 79
E-mail: n_chirkova@mail.ru*

Vaccinium vitis-idaea L. is a widespread and dominant species of the boreal forests. It has an important ecological role as food source for human, many animal and birds species. The aim of this study was to determine ecological features, ontogenetic structure of *V. vitis-idaea* populations in forest ecosystems of the southern taiga (Kirov region, Russia). *V. vitis-idaea* is a gemyeurybiotic species which ecological space amplitude in Kirov Region does not exceed the limits of Tsyganov's scales ecological range [1983]. Discomfort index calculated with phytoindication data allowed determining the level of favour. We have determined that conditions of swampy pine forest (CP 2, 5) with optimum ecological parameters for the species growth. The least favourable conditions for *V. vitis-idaea* development are formed in the herbaceous birch forests and green moss spruce forest (CP 4, 10) where maximum discomfort indices are marked: 1.08. All studied populations are normal and incomplete. Pre-generative individuals are stable and often dominate. Less constant are generative plants which are absent in some populations (CP 10). Dominating spectre type of the populations is bimodal. Index of substitution states that prospective populations prevail in the study, excluding population 3 which was unstable and ineffective in self-renewal. Delta-omega classification shows that young populations prevail in the study. The ecological conditions of the studied phytocoenoses affect the ontogenetic parameters of *V. vitis-idaea* plants. The quantity of the young generative age group depends on the soil moisture ($r = 0.76$) and the soil moisture variability ($r = -0.68$); pregenerative age groups depend on illumination ($r = 0.74$). The significant effect on the age index replacement index, coefficient of vegetative self-support have such parameters as illumination.

Key words: cowberry; coenopopulation; replacement index; recovery index; Kirov region; southern taiga.