

## **ВОЗРАСТНАЯ СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ МОРОШКИ (*RUBUS CHAMAEMORUS* L.) СПЛАВИНЫ ОЗЕРА КОШЕЕР**

О.Е. Сушенцов, Е.В. Мюхкюра

Представлены данные о возрастной структуре ценопопуляций морошки сплавины озера Кошеер. Исследования проводились в июле 2000 года. Морошка произрастает на территории 5 граничащих друг с другом фитоценозов. Для всех изученных ценопопуляций характерен левосторонний тип возрастного спектра. При рассмотрении ценопопуляций в разных фитоценозах выделяются две обособленные группы, различающиеся по возрастному составу. Первая группа характеризуется внутренней гетерогенностью. В возрастном спектре доминируют ювенильные и иматурные растения. Количество растений генеративного периода незначительно, средневозрастные генеративные растения отсутствуют. Для этой группы характерна относительно низкая плотность. Для второй группы характерна высокая плотность, преобладание иматурных растений, присутствие в составе ценопопуляции средневозрастных генеративных растений. Высказана гипотеза о связи возрастной структуры ценопопуляций с особенностями почвенного питания.

Одной из главных задач ботаники является изучение закономерностей распространения растений разных видов. Особое внимание обращают на себя местообитания, располагающиеся на значительном удалении от основного ареала. Примером такого изолированного местообитания является произрастающая на территории заповедника «Большая Кокшага» морошка (рис. 1). Особый интерес привлекает тот факт, что в данном местообитании обнаруживаются исключительно мужские растения. Это наряду с незначительными размерами местообитания заставляет предположить занос одного клона морошки. Таким образом, данное местообитание предоставляет уникальную возможность изучения механизмов адаптации популяций растений, в основе которых лежит изменение возрастной и пространственной структуры.

### **Характеристика местообитания**

Озеро Кошеер, одно из трех озер, расположенных на территории заповедника «Большая Кокшага», имеет длину 330 м, ширину 210 м, площадь зеркала воды 5,7 га, среднюю глубину 5,6 и максимальную – 18 м, глубина у края сплавины составляет 6-7 м. Озеро бессточное, окружено верховым болотом, подпитывается, главным образом, за счет атмосферных осадков. Оно имеет древний возраст, о чем свидетельствует нали-

чие значительной слявины, покрывающей около 42% исходной площади озера.



Рис. 1. Морошка приземистая (*Rubus chamaemorus* L.) Фото Г.А. Богданова.

Слявина располагается в виде пояса, примыкающего к болоту у берега озера (рис. 2, 3), и слагается различными видами сфагнума. На слявине местами произрастают сосны 120-летнего возраста, но в общем приозерные сосняки относительно молоды. Деревья в них не образуют сплошного древостоя, так как растут поодиночке или небольшими группами на большом расстоянии друг от друга.

Сосняк произрастает, главным образом, в олиготрофной части слявины, находящейся на расстоянии до 100 метров от границы с озером; ближе к берегу в мезотрофной части слявины, примыкающей к болоту, он переходит в редкостойные заросли березы повислой (*Betula pendula* Roth.), продолжающиеся на болоте.

Изученное местообитание морошки располагается в юго-западной области слявины, окружающей озеро, в пределах ее олиготрофной части. Протяженность местообитания составляет 140 м, ширина в средней части 45 м, а к крайним точкам она сужается до 7 м. В области, примыкающей к «берегу» слявины и в полосе, граничащей с мезотрофной частью, морошка произрастает сплошными массивами, а в центральной части – преимущественно в виде «пятен» – скоплений разнообразных форм и размеров. Границы сплошных массивов и скоплений весьма из-

вилисты и не обнаруживают каких-либо общих закономерностей в своем внешнем виде.



Рис. 2. Вид озера Кошеер. Фото А.И. Попова.  
(Эллипсом показано место произрастания морошки).

На территории местопроизрастания морошки были отмечены: багульник болотный (*Ledum palustre* L.), кассандра обыкновенная (*Chamaedaphne calyculata* (L.) Moench), голубика (*Vaccinium uliginosum* L.), калестания болотная (*Peucedanum palustre* (L.) Moench), клюква болотная (*Oxycoccus palustris* Pers.), очеретник белоцветковый (*Rhynchospora alba* (L.) Vahl), подбел обыкновенный (*Andromeola polifolia* L.), пушица влагалищная (*Eriophorum vaginatum* L.), росянка круглолистная (*Drosera rotundifolia* L.), сабельник болотный (*Comarum palustre* L.), сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.), сфагнум (*Sphagnum* sp.).

На основании анализа растительности в пределах изучаемого местообитания было выделено пять фитоценозов: подбелово-росянковый, сосняк миртовый, сосняк миртово-голубичный, сосняк подбелово-очеретниковый и сосняк подбеловый. Нужно отметить неоднородность в распределении этих фитоценозов. Сосняк подбеловый располагался вдоль «берега» сплавины, сосняк подбелово-очеретниковый занимает середину олиготрофной части, сосняк миртовый и сосняк миртово-

голубичный идут отдельными участками вдоль границы с мезотрофной частью, поочередно сменяя друг друга. Подбелово-росянковый фитоценоз образует полосу между сосняком подбелово-очеретниковым и сосняками миртовым и миртово-голубичным, вблизи границ местообитания подбелово-росянковый фитоценоз образует расширения к «берегу» сплавины, доходя до воды.



Рис. 3. Вид олиготрофной части сплавины озера Кошеер. Фото А.И. Попова.

### **Методика исследования**

Исследования проводились в июле 2000 года. В ходе работы производилось составление карты местообитания и закладка пробных площадей.

Картирование границ местообитания проводилось с точностью до 25 см. Была выбрана ось по направлению наибольшей протяженности местообитания, другая ось – перпендикулярно первой. Для удобства картирования на местности через каждые 5 м были забиты колья, образующие сеть с ячейкой 5×5 м. Картирование производилось на каждом квадрате в отдельности, в масштабе 1:50, позже на основе отдельных планов была получена общая карта местообитания в масштабе 1:500.

Для изучения возрастного состава и пространственной структуры местообитания использовался метод пробных площадей. Было заложено

24 пробных площадки размером 50×50 см. В пределах каждого из пяти фитоценозов было заложено по 2 блока площадок, каждый блок представлял собой две расположенных рядом площадки (исключение составляют один из блоков в подбелово-росянковом фитоценозе и один в сосняке миртовом, где блоки состояли из четырех площадок, расположенных квадратом). В пределах фитоценозов блоки располагались случайным образом. На пробных площадках производился учет, картирование и маркировка растений. Общее количество растений на них составило 953 раметы.

Выделение онтогенетических состояний проводилось на основе [2].

При статистической обработке результатов использовали критерий хи-квадрат для проверки однородности возрастных спектров [1] и процедуры коллапсирования для выявления близких по возрастным спектрам групп [4].

## Результаты

Были выявлены различия в возрастном составе и плотности ценопопуляций морошки в разных фитоценозах (табл. 1). Максимальная плотность наблюдалась в сосняке миртовом – 264,7 раметы на 1 м<sup>2</sup>, минимальная – в сосняке подбелово-очеретниковом – 38 рамет.

Таблица 1

**Возрастной состав и плотность ценопопуляций морошки**

Фитоценоз	j	im	v	g <sub>1</sub>	g <sub>2</sub>	Всего	Плотность
Подбелово-росянковый	65	38	10	1	0	114	76
Сосняк миртовый	79	211	87	16	4	397	264,7
Сосняк миртово-голубичный	30	113	50	19	6	218	218
Сосняк подбеловый	78	87	13	8	0	186	186
Сосняк подбелово-очеретниковый	24	14	0	0	0	38	38

Ценопопуляция подбелово-росянского фитоценоза является молодой нормальной неполночленной, в ней преобладают ювенильные растения. Растения генеративного периода малочисленны (рис. 4). Коэффициент возрастности 0,04. Индекс восстановления 113.



Рис. 4. Возрастной спектр ценопопуляции моршки в подбелово-росянковом фитоценозе.

В сосняке миртовом преобладают имматурные растения, из растений генеративного периода доминируют молодые генеративные растения (рис. 5). Коэффициент возражности 0,07. Индекс восстановления 18,5.



Рис. 5. Возрастной спектр ценопопуляции моршки в сосняке миртовом.

В сосняке миртово-голубичном также наблюдается максимум на имматурных растениях. Среди генеративных растений доминируют молодые генеративные (рис. 6). Ценопопуляция относится к тому же типу, что и предыдущие. Коэффициент возражности 0,09. Индекс восстановления 7,7.



Рис. 6. Возрастной спектр ценопопуляции морощки в сосняке миртово-голубичном.

В сосняке подбеловом картина распределения по возрастному составу несколько отличается от двух предыдущих ценопопуляций. Также доминируют имматурные растения, однако наблюдается значительное количество ювенильных растений (рис. 7). Ценопопуляция молодая, нормальная, неполноценная. Коэффициент возрастности 0,05. Индекс восстановления 22,3.



Рис. 7. Возрастной спектр ценопопуляции морощки в сосняке подбеловом.

В возрастном спектре сосняка подбелово-очеретникового доминируют ювенильные растения, как и в подбелово-росянковом фитоценозе, но в отличие от него, в сосняке подбелово-очеретниковом наблюдается полное отсутствие растений генеративного периода (рис. 8), поэтому ценопопуляция относится к инвазионному типу. Коэффициент возрастности 0,03.



Рис. 8. Возрастной спектр ценопопуляции морошки в сосняке подбелово-очеретниковом.

При рассмотрении ценопопуляций в разных фитоценозах выделяют- ся две обособленные группы, различающиеся по возрастному составу ( $P=7,2 \times 10^{-24}$ ).

Первая группа характеризуется внутренней гетерогенностью ( $P=0,016$ ). Различия между возрастными спектрами всех ценопопуляций статистически значимы. К этой группе относятся ценопопуляции под- белово-росянкового фитоценоза, сосняка подбелово-очеретникового и сосняка подбелового. В возрастном спектре доминируют ювенильные и имматурные растения. Количество растений генеративного периода не- значительно, средневозрастные генеративные растения отсутствуют. Для этой группы характерна относительно низкая плотность (76, 38 и 186 растений на  $1 \text{ м}^2$ , соответственно).

Ко второй группе относятся ценопопуляции сосняка миртового и со- сняка миртово-голубичного ( $P=0,62$ ). Для этой группы характерна вы- сокая плотность (264,7 и 218 растений на  $1 \text{ м}^2$ ), преобладание имматур- ных растений, присутствие в составе ценопопуляции средневозрастных генеративных растений.

Обращает на себя внимание тот факт, что для фитоценозов, ценопо- пуляции морошки которых относятся к первой группе, характерно до- минирование в травяно-кустарничковом ярусе подбела обыкновенного, а для фитоценозов, ценопопуляции которых относятся ко второй группе, доминантом является мирт обыкновенный. Это свидетельствует о том, что условия местообитания двух вышеуказанных групп ценопопуляций различны. На основании этого можно сделать вывод, что возрастная структура ценопопуляции морошки в значительной степени определя- ется внешними условиями. Анализ условий местообитания *Rubus chamaemorus* позволил выдвинуть гипотезу о том, что наиболее важным



фактором в данном случае являются условия минерального питания. Подбелово-росянковый фитоценоз, сосняк подбеловый и сосняк подбелово-очеретниковый находятся в олиготрофной части сплавины. Сосняк миртовый и сосняк миртово-голубичный располагаются на границе мезотрофной и олиготрофной частей сплавины, в связи с чем могут лучше снабжаться минеральными веществами, занесенными из более богатых в этом отношении соседних районов мезотрофной сплавины.

Кроме того, неоднородность распространения морошки в пределах местообитания, а именно, произрастание сплошными массивами по краям олиготрофной части сплавины и отдельными пятнами в центре олиготрофной части, также указывает на важность фактора заноса питательных веществ из прилегающих к олиготрофной части сплавины.

Таким образом, анализ возрастной структуры и распространения морошки в пределах местообитания позволяют высказать предположение об определяющей роли фактора почвенного питания на структуру местообитания. Адаптацией к неблагоприятным условиям питания является смещение возрастного спектра на более ранние онтогенетические состояния до полного исчезновения генеративных растений и изменение характера распределения особей в пространстве со сплошного распространения на произрастание в виде отдельных скоплений. Несомненный интерес представляет анализ распространения морошки по сплавине за прошедшие годы и молекулярно-генетическое доказательство принадлежности рамет к одному клону.

Авторы благодарят проф. Л.А. Жукову за консультации и Г.А. Богданова за помощь в проведении полевых работ.

### **Библиографический список**

1. Глотов Н.В., Животовский Л.А., Хованов Н.В., Хромов-Борисов Н.Н. Биометрия. – Л.: изд-во Ленингр. ун-та, 1982. 262 с.
2. Жукова Л.А., Закамская Е.С., Мюхкюра Е.В., Сушенцов О.Е. Онтогенез морошки приземистой (*Rubus chamaemorus* L.) // Онтогенетический атлас лекарственных растений. Т.3. – Йошкар-Ола, 2002. С. 56-59.
3. Мюхкюра Е.В. Сушенцов О.Е. Исследование локальной изолированной популяции морошки (*Rubus chamaemorus* L.) на южной границе ареала // Популяция, сообщество, эволюция. Ч. 1. (V Всеросс. популяционный семинар). – Казань: ЗАО «Новое издание», 2001. С. 69.
4. Khromov-Borisov N.N. Rogozin I.B, Henriques J.A.P., de Serres F.J. Similarity pattern analysis in mutational distributions // Mut. Res. 1999. V.430. P. 55–74.

**AGE STRUCTURE OF CLOUD-BERRY CENOPOPULATIONS (*RUBUS CHAMAEMORUS* L.) ON A TREMBLING BOG OF THE KOSHEER LAKE**

O.E. Sushentsov, E.V. Myuhkyurya

The report presents information on the age structure of cenopopulations of the cloud-berry growing on the trembling bog at the Kosheer lake, obtained by the study held in June of 2000. The cloud-berry was a member of 5 adjoining phytocenoses. For all the examined cenopopulations, left-side type of the age spectrum was characteristic. Revision of cenopopulations in different phytocenoses revealed two separate groups distinct by age structure. The first group was marked for internal heterogeneity. Juvenile and immature plants dominated in the age spectrum. Plants of the generative period were few, middle-aged generative plants missed. Relatively low density of plants was marked. The second group revealed high density values, domination of immature plants, and presence of middle-aged generative plants in cenopopulations. A hypothesis was proposed to relate features of a cenopopulation age structure with features of soil nutrition.