

4. Ковешникова, Н.М. Распределение пыльцы по семяпочкам и эффективность оплодотворения у сосны обыкновенной в условиях различного пыльцевого режима / Н.М. Ковешникова, И.В. Седельникова // Мат-лы 5 науч.-практ. конф. мол. уч., Воронеж, 10-11 марта 1982. – Воронеж, 1983. – С. 15–18. – Рукопись деп. в ЦБНТИ-лесхоз 11.08.84. № 319лх-84.
5. Некрасова, Т.П. Пыльца и пыльцевой режим хвойных Сибири / Т.П. Некрасова. – Новосибирск: Наука (Сиб. отд-е), 1983. – 169 с.
6. Подгорный, Ю.К. О продолжительности периода рассеивания и фертильности пыльцы сосен / Ю.К. Подгорный // Науч. докл. высш. школы: Биол. науки, 1981. – № 1. – С. 74–78.
7. Поздняков, Л.К. Даурская лиственница / Л.К. Поздняков. – М.: Наука, 1975. – 312 с.
8. Санников, С.Н. Распространение пыльцы сосны от изолированного лесного массива / С.Н. Санников, И.В. Петрова, Н.С. Санникова. – Свердловск: Ин-т леса УрО АН СССР, 1989. – 8 с. – Ил. . Библиогр. 13 назв. – Рукопись деп. в ВИНТИ 18.10.89. № 6361–889.
9. Седельникова, И.В. Влияние количества пыльцы на сохранность макростробилов сосны обыкновенной / И.В. Седельникова // Селекц. основы повышения продуктивности лесов. – Воронеж, 1979. – С. 40–43.
10. Chamberlain C.J. Gymnosperms: Structure and evolution. Chicago, 1935. 484 p.
11. Niklas K.J., Paw U K.T. Conifer ovulate cone morphology: implications on pollen impaction patterns// Amer. J. Bot., 1983. Vol. 70, № 4. P. 568–577.
12. Sarvas R. Investigations on the flowering and seed crop of *Pinus sylvestris*// Commun. Inst. For. Fenn., 1962. Vol.53, №4. P. 1–198.

СОСТОЯНИЕ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *OXALIS ACETOSSELLA* L. В НАЦИОНАЛЬНОМ ПАРКЕ «МАРИЙ ЧОДРА»

Т.А. ПОЛЯНСКАЯ, докторант кафедры экологии МарГУ, канд. биол. наук

marchodra@mari-el.ru

Выявление основных закономерностей популяционной жизни растений необходимо для понимания структуры и динамики растительных сообществ, для сохранения биоразнообразия. От структурной организации зависит способность популяции к самоподдержанию и ее устойчивость.

Объектом исследования выбрано многолетнее травянистое растение – кислица обыкновенная (*Oxalis acetosella* L.) – короткокорневищный поликарпик. Цель работы: описать онтогенетическую структуру и определить фитомассу ценопопуляций (ЦП) кислицы обыкновенной в лесных сообществах. Исследования проводили на территории национального парка «Марий Чодра» (Республика Марий Эл). В национальном парке это растение встречается в хвойных (чаще еловых), хвойно (елово)-широколиственных и смешанных (с елью) лесах [1].

Национальный парк «Марий Чодра» расположен в юго-восточной части Республики Марий Эл и занимает 36,8 тыс. га. Парк находится в южном природном районе республики, включающем древние долины рек Волги и Илети, островные возвышения южных оконечностей Марийско-Вятского Увала с карстовыми

формами рельефа. В ботанико-географическом отношении территория национального парка «Марий Чодра» относится к подзоне южной тайги (северо-восточная часть) и смешанных (широколиственно-хвойных и хвойно-широколиственных) лесов, граничащих с лесостепью. Из-за многообразия ландшафтов здесь складывается своеобразие и богатство растительности и флоры. На территории парка преобладает лесная растительность, где наибольшую долю составляют сосновые леса (46 %). На средне- и сильноподзолистых почвах располагаются еловые леса и их производные (ельники зеленомошные, черничные, липово-широколиственные, сфагново-черничные), они занимают всего 4,1 % территории парка. Мягколиственные породы (липа, осина, береза) занимают также значительную часть территории парка (березовые леса занимают 25,04 %, осинники – 4,65 %, липняки – 7,5 %). На возвышенных участках распространены дубравы с кленом, липы с елью, в долинах рек – смешанные леса из ели, сосны, липы, дуба, клена, осины, вяза, а также пойменные дубравы.

Сбор материала для изучения структуры ценопопуляций (ЦП) и определения фитомассы проводили в 18 лесных сообществах: в

ельниках – зеленомошном (ЦП 1), черничном (ЦП 2-4), липово-разнотравном (ЦП 5), кисличном (ЦП 6), волосисто-осоковом (ЦП 7); *сосняках* – малиново-кисличном (ЦП 8), черничных (ЦП 9-12), малиново-крапивном (ЦП 13); *мелколиственных лесах* – в березняках: орляково-вейниковом (ЦП 14), сфагновом (ЦП 15), в осинниках: липово-снытевом (ЦП 16-18). В каждом фитоценозе были сделаны стандартные геоботанические описания с учетом обилия видов по Браун-Бланке. Флористические списки видов растений были обработаны по экологическим шкалам Д.Н.Цыганова [2]: климатическим – термоклиматической (Тм), континентальности климата (Кп), омброклиматической (Ом), криоклиматической (Ср); почвенным увлажнения почв (Нд), солевого режима почв (Tr), богатства почв азотом (Nt), кислотности почв (Rc), переменности увлажнения почв (Fh), шкале освещенности – затенения (Lc) с использованием компьютерного комплекса «Ecoscale» [3]. Оценка экологических особенностей местообитаний ЦП проведена по методике Л.А. Жуковой [4, 5] с применением диапазонных экологических шкал Д.Н. Цыганова [2]. Для обследования ЦП в пределах каждого ценоза методом случайных чисел закладывали по 10 временных площадок размером 0,25 м². С этих площадок особи *O. acetosella* выкапывали, гербаризировали, а в лабораторных условиях определяли онтогенетическое состояние особей [6]. В ходе работы вычислены общепринятые популяционные характеристики: плотность особей на м², коэффициент возрастности (Δ) по А.А. Уранову [7], индексы восстановления и замещения, скорость развития по Л.А. Жуковой [8], коэффициент эффективности популяции [9]. Классификация ЦП проведена с использованием работ Т.А. Работнова [10], А.А. Уранова и О.В. Смирновой [11]. Для определения продуктивности надземной и подземной фитомассы парциальные побеги высушивали и взвешивали. Для каждого онтогенетического состояния было взвешено по 10–15 парциальных кустов. Далее этот показатель умножали на количество особей данного онтогенетического состояния и рассчитывали фитомассу на единицу продуктивности всех онтогенетических групп на единице площади.

Фитоиндикация – совокупность экологических методов, позволяющих по изменению характеристик растительного покрова определить величину и направление изменения факторов среды. Каждый вид организмов характеризуется экологической амплитудой – диапазоном значений экологического фактора, при котором возможно существование данного вида. Индикационные экологические шкалы позволяют по составу растительности определить богатство и кислотность почв, увлажнение, условия освещенности и др.

Кислица обыкновенная обладает широкой экологической амплитудой. В системе эдафо-фитоценологических рядов, предложенной В.Н. Сукачевым [12], леса, где кислица обыкновенная доминирует в травяно-кустарничковом ярусе, располагаются в центре и приурочены к средним условиям богатства и влажности почвы. Этот вид распространен на бедных и богатых почвах, наилучший рост ее отмечают на подзолистых почвах, особенно на почвах, богатых минеральным азотом [13]. *O. acetosella* встречается при рН от 4,0 до 6,0 но может хорошо расти как при более низком, так и более высоком значении рН (3,2–8,0) [14]. В отношении освещения этот вид также обладает широкой амплитудой. Для улавливания лучей света у него выработались такие важные приспособления, как способность постепенно изменять ориентацию листьев, в соответствии с направлением источника света, формировать конусообразную форму клеток столбчатой паренхимы, изменять число и размеры хлоропластов, образовывать большое количество хлорофилла в листьях [15].

Анализ экологического разнообразия исследованного вида по климатическим шкалам показал, что достаточно узок диапазон у кислицы обыкновенной по омброклиматической (ОМ) шкале – 0,40 (вид гемистеновалентен) (табл. 1), мезовалентен вид по криоклиматической шкале (Ср) – (0,47); по шкале континентальности климата (Кп) *O. acetosella* эвривалентна (0,73), а по термоклиматической (Тм) шкале занимает гемиевривалентную позицию (0,59). Показания индекса толерантности по климатическим шкалам показывают, что кислица обыкновенная мезобионтна (0,55). Позиции изученного

вида по почвенным шкалам показывают несколько другую картину: этот таежный вид стеновалентен по шкале увлажнения почв (Hd) – (0,30), мезовалентен по шкалам: солевого режима почв (Tr) – 0,37, богатства почв азотом (Nt) – 0,55, переменности увлажнения почв (Fh) – 0,45. По шкале кислотности почв (Rc) занимает эвривалентную позицию (0,85). Индекс толерантности по почвенным шкалам показывает, что *O.acetosella* мезобионтен (0,50). Можно предположить, что именно эти экологические факторы являются лимитиру-

ющими при распространении вида. По шкале освещенности-затененности (Lc) кислица обыкновенная эвривалентна (0,78). По обобщенному индексу толерантности *O.acetosella* является мезобионтным видом (0,55). Показатели коэффициента экологической эффективности показывают, что для этого вида экологические возможности реализованы от 0,10 до 0,29. Максимальные показатели получены для *O.acetosella* по шкале увлажнения почв (Hd) – 21 % и по шкале освещенности-затененности (Lc) – 29 %.

Т а б л и ц а 1

Характеристика местообитаний *O.acetosella* по экологическим шкалам Д.Н. Цыганова [2]

| Диапазон шкалы | Экологическая позиция вида по шкале фактора | Потенциальная экологическая валентность (PEV) | Экологическая позиция изученных ЦП | Реализованная экологическая валентность (REV) | Коэффициент экологической эффективности |
|----------------|---|---|------------------------------------|---|---|
| Tm (1–17) | 4–13 | 0,59 | 7,15–8,04 | 0,06 | 0,10 |
| Kn (1–15) | 3–13 | 0,73 | 8,19–8,69 | 0,11 | 0,15 |
| Om (1–15) | 5–10 | 0,40 | 8,16–8,92 | 0,06 | 0,14 |
| Cr (1–15) | 3–11 | 0,47 | 6,44–7,22 | 0,06 | 0,12 |
| Hd (1–23) | 10–16 | 0,30 | 12,66–14,06 | 0,06 | 0,21 |
| Tr (1–19) | 2–8 | 0,37 | 4,56–5,63 | 0,06 | 0,16 |
| Nt (1–11) | 5–10 | 0,55 | 4,62–5,63 | 0,10 | 0,19 |
| Rc (1–13) | 1–11 | 0,85 | 5,38–6,59 | 0,10 | 0,12 |
| fH (1–11) | 3–7 | 0,45 | 3,48–5,27 | 0,18 | 0,4 |
| Lc (1–9) | 3–9 | 0,78 | 4,25–5,07 | 0,10 | 0,13 |

Т а б л и ц а 2

Некоторые популяционные характеристики *O. acetosella* в изученных фитоценозах

| Фитоценозы | Доля участия фракций, в % | | | Плотность, м ² | Δ | J _v | J _з | J _{эф} |
|------------------------------------|---------------------------|--------------------------------|-------|---------------------------|-------|----------------|----------------|-----------------|
| | p-v | g ₁ -g ₃ | ss-s | | | | | |
| 1. Ельник зеленомошный | 80,22 | 14,26 | 5,49 | 77,6 | 0,211 | 89,05 | 44,28 | 0,376 |
| 2. Ельник черничный (1996) | 67,31 | 12,5 | 19,82 | 86,6 | 0,29 | 118,0 | 23,8 | 0,366 |
| 3. Ельник черничный (1997) | 53,87 | 6,22 | 38,67 | 122,0 | 0,411 | 121,17 | 11,76 | 0,347 |
| 4. Ельник черничный (1998) | 69,09 | 1,8 | – | 44,4 | 0,326 | 542,0 | 18,20 | 0,283 |
| 5. Ельник липово-разнотравный | 78,52 | 8,25 | 13,22 | 48,4 | 0,22 | 189,02 | 47,38 | 0,388 |
| 6. Ельник кисличный | 70,86 | 27,22 | 2,0 | 121,2 | 0,188 | 7,93 | 1,55 | 0,445 |
| 7. Ельник волосисто-осоковый | 73,21 | 17,22 | 19,22 | 83,6 | 0,284 | 117,85 | 24,39 | 0,284 |
| 8. Сосняк малиново-кисличный | 53,31 | 39,65 | 7,05 | 90,8 | 0,286 | 21,83 | 16,23 | 0,754 |
| 9. Сосняк черничный-1 (1996) | 52,69 | 30,65 | 16,67 | 74,4 | 0,32 | 36,97 | 16,06 | 0,459 |
| 10. Сосняк черничный-1 (1997) | 67,97 | 6,89 | 25,35 | 111,6 | 0,28 | 60,92 | 8,59 | 0,396 |
| 11. Сосняк черничный-1 (1998) | 90,67 | 0,85 | 8,48 | 47,2 | 0,166 | 2005,0 | 105,5 | 0,344 |
| 12. Сосняк черничный -2 | 75,90 | 5,69 | 18,41 | 179,2 | 0,273 | 185,20 | 36,72 | 0,527 |
| 13. Сосняк малиново-крапивный | 72,10 | 27,5 | – | 17,2 | 0,18 | 35,16 | 35,16 | 0,443 |
| 14. Березняк орляково-вейниковый | 85,32 | 1,32 | 13,32 | 30,0 | 0,16 | 2112,0 | 61,49 | 0,333 |
| 15. Березняк сфагновый | 70,47 | 10,84 | 18,64 | 66,4 | 0,24 | 62,54 | 25,14 | 0,339 |
| 16. Осинник липово-снытевый (1996) | 58,69 | 30,60 | 10,66 | 67,6 | 0,26 | 14,52 | 7,97 | 0,441 |
| 17. Осинник липово-снытевый (1997) | 75,66 | 14,84 | 20,33 | 95,6 | 0,323 | 81,26 | 24,18 | 0,426 |
| 18. Осинник липово-снытевый (1998) | 63,15 | 10,05 | 26,36 | 57,6 | 0,35 | 102,80 | 17,41 | 0,356 |

Фитомасса кислицы обыкновенной в исследованных фитоценозах

| Фитоценозы | Фитомасса | | |
|--|-----------------------------|-----------------------------|-------------------------|
| | надземная, г/м ² | подземная, г/м ² | общая, г/м ² |
| 1. Ельник зеленомошный | 5,36 ± 1,12 | 3,44 ± 0,80 | 8,80 ± 1,92 |
| 2. Ельник черничный (1996) | 5,64 ± 1,00 | 4,24 ± 1,20 | 9,88 ± 2,20 |
| 3. Ельник черничный (1997) | 8,72 ± 2,00 | 8,20 ± 1,92 | 16,92 ± 3,92 |
| 4. Ельник черничный (1998) | 2,64 ± 0,24 | 2,08 ± 0,16 | 4,72 ± 0,40 |
| 5. Ельник липово-разнотравный | 3,68 ± 0,92 | 2,40 ± 0,72 | 6,08 ± 1,64 |
| 6. Ельник кисличный | 9,92 ± 2,72 | 8,60 ± 1,80 | 18,52 ± 4,52 |
| 7. Ельник волосисто-осоковый | 6,36 ± 1,00 | 4,16 ± 1,04 | 10,52 ± 2,04 |
| 8. Сосняк малиново-вейниково-кисличный | 11,60 ± 2,04 | 6,6 ± 1,04 | 18,2 ± 3,08 |
| 9. Сосняк черничный-1 (1996) | 4,2 ± 1,00 | 4,44 ± 1,2 | 8,24 ± 2,2 |
| 10. Сосняк черничный-1 (1997) | 4,96 ± 1,12 | 8,8 ± 2,12 | 13,76 ± 3,24 |
| 11. Сосняк черничный-1 (1998) | 3,68 ± 1,00 | 2,16 ± 0,2 | 5,84 ± 1,2 |
| 12. Сосняк черничный -2 | 12,2 ± 2,24 | 10,0 ± 1,32 | 22,2 ± 3,66 |
| 13. Сосняк малиново-крапивный | 1,68 ± 0,16 | 1,00 ± 0,2 | 2,68 ± 0,36 |
| 14. Березняк орляково-вейниковый | 2,28 ± 0,4 | 1,56 ± 0,28 | 3,84 ± 0,68 |
| 15. Березняк сфагновый | 5,52 ± 1,04 | 4,76 ± 1,00 | 10,28 ± 2,04 |
| 16. Осинник липово-снытевый (1996) | 4,96 ± 1,04 | 5,76 ± 1,32 | 13,72 ± 2,36 |
| 17. Осинник липово-снытевый (1997) | 8,72 ± 1,0 | 7,72 ± 1,04 | 16,44 ± 2,04 |
| 18. Осинник липово-снытевый (1998) | 3,92 ± 0,72 | 3,2 ± 0,36 | 4,28 ± 1,08 |

Таким образом, полученные результаты свидетельствуют о том, что основные позиции *O.acetosella* в лесных фитоценозах по экологическим шкалам Д.Н. Цыганова [2] укладываются в диапазоны, приводимые автором. Только шкала Nt (богатства почв азотом) показала уменьшение азота (4,62).

Нами изучена онтогенетическая структура 18 ЦП кислицы обыкновенной. Базовый спектр характеризуется абсолютным максимумом на особях виргинильного онтогенетического состояния, локальный – на особях субсенильного состояния. Большинство ЦП нормальные. ЦП *O.acetosella* молодые, половина из них – полночленные, половина – неполночленные, что зависит от семенного пополнения. В течение одного периода вегетации в популяциях кислицы закономерно меняется доля участия групп семенного происхождения. В мае–июне преобладают проростки, в июле наряду с проростками заметную роль играют ювенильные и иматурные растения, к сентябрю сохраняются преимущественно виргинильные, отчасти иматурные растения [6]. Автор объясняет это биологическими особенностями вида: однократным семенным пополнением популяции и быстрыми темпами развития молодежи, т.к. проростки в первый же вегетационный сезон достигают взрослого

состояния. В процессе вегетативного размножения возникают главным образом средневозрастные и старые генеративные растения. Наиболее многочисленной группой в исследованных нами ЦП кислицы являются особи прегенеративного периода, их доля достигает 90,67 % (сосняк черничный – 1 (1998 г.). В 11 ЦП меньше других генеративных растений, их доля колеблется от 1,3 % в березняке орляково-вейниковом и достигает 39,7 % в сосняке малиново-кисличном (табл. 2). Возрастность ЦП изменяется от 0,16 до 0,41 и свидетельствует о том, что в разных ЦП неодинаково идут процессы омоложения и старения. В широких пределах изменялись показатели индекса восстановления: от 14,52 % в осиннике липово-снытевом в 1996 г. до 2112,0 % в березняке орляково-вейниковом, что связано с хорошим семенным возобновлением весной [6]. В зависимости от фитоценоза изменяются и показатели индекса замещения (от 7,97 % в осиннике липово-снытевом в 1996 г. до 105,47 % в сосняке черничном – I в 1998 г.) и индекса эффективности (от 0,283 в ельнике черничном в 1998 г. до 0,754 в сосняке малиново-кисличном), показывающего энергетическую нагрузку на среду, вызываемую средним растением [9]. Варьирование индексов восстановления и замещения в широком диапазоне свидетель-

**Показатели скорости
развития исследованных
ценопопуляций *O. acetosella***

| Годы | Осинник липово-снытевый | Сосняк черничный | Ельник черничный |
|------|----------------------------|---------------------|---------------------|
| 1996 | – | – | – |
| 1997 | 0,06 | –0,4 | 0,12 |
| 1998 | 0,03 | –0,11 | –0,8 |

ствуется о гетерогенности условий существования ЦП в различных экологических нишах этого вида в данных сообществах. Плотность ЦП различна и колеблется значительно (от 17,2 шт./м² до 179,2 шт./м²).

Продуктивность кислицы обыкновенной была изучена нами в различных типах леса (табл. 3). Надземная фитомасса колеблется от 1,68 г/м² в сосняке малиново-крапивном до 11,6 г/м² в сосняке вейниково-кисличном. В 14 ЦП надземная фитомасса преобладает над подземной и изменяется от 1,00 г/м² в сосняке малиново-крапивном до 10,0 г/м² в сосняке черничном – 2. Полученные результаты (табл. 3) указывают, что наиболее благоприятными оказались эколого-фитоценотические условия в сосняке черничном – 2 (22,2 г/м²), что несколько меньше, чем результаты, полученные Т.В. Черненьковой и Н.И. Шориной [12] в лесхозе «Красная Пахра» Московской области, где воздушно-сухая надземная фитомасса в сосняке кисличном составляла 30,7 г/м². В ельнике кисличном фитомасса составила 25,2 г/м², в ельнике лещиново-волосистоосоковом – 9,5 г/м², а в березняке лещиново-волосистоосоковом – 0,31 г/м².

Особенности динамики ЦП кислицы обыкновенной прослежены нами на трех стационарных площадках в 3-х фитоценозах: осиннике липово-снытевом, сосняке черничном и ельнике черничном в течение 3-х лет: с 1996 по 1998 г.

В осиннике липово-снытевом абсолютные максимумы в эти годы приходились на группу имматурных особей (в 1996 и 1998 гг.) и виргинильную группу (1997 г.) (табл. 4). Доля растений генеративного периода в этот период уменьшилась от 30,6 % (1996 г.) до 10,1 %, (1998 г.), т.е. снизилась в 3 раза, но возросла доля старых растений (от 10,7 % в 1996 г. до 26,4 % в 1998 г.). Индекс восстановления увеличился от 14,5 % в 1996 г. до 102,8 % в 1998 г., а индекс замещения увеличился от 7,8 % в 1996 г. до 24,2 % в 1997 г. и уменьшился до 17,4 % в 1998 г. Сравнение показателей возрастной указывает на старение ЦП (табл.4). Плотность также уменьшилась от 87,6 шт./м² в 1996 г. до 57,6 шт./м² в 1998 г. В этой ЦП отмечены незначительные изменения общей фитомассы (от 4,7 до 16,9 г/м²).

В сосняке черничном абсолютные максимумы на онтогенетическом спектре в наблюдаемые годы приходились на особи прегенеративной фракции. В течение трех лет произошло уменьшение доли генеративных растений от 30,65 % до 0,85 %. Доля растений постгенеративной фракции в наблюдаемые годы не превышала 1/3 от общего количества. Плотность ЦП колебалась от 16,6 шт./м² в 1996 г. до 47,2 шт./м² в 1998 г. с повышением до 111,6 шт./м² в 1997 г. Показатели скорости развития ЦП говорят о ее старении.

В ельнике черничном максимумы на онтогенетических спектрах в эти годы приходились на группу виргинильных растений. Доля генеративных растений все годы была незначительной и не превышала 12,5 %, снизилась в 1998 г. до 1,84 %. Плотность этой ЦП была больше других ЦП в 1997 г. и составила 122,0 шт./м², это говорит о том, что в данных условиях растения *O. acetosella* находились в наиболее благоприятных экологических условиях. Скорость развития сначала увеличивалась, а затем уменьшилась. Индекс восстановления в течение 3-х лет увеличивался (от 118,0 % до 542,0 %). Показания индекса замещения колебались сначала в сторону уменьшения, затем в сторону увеличения (от 23,8 % в 1996 г. до 18,2% в 1998 г.). Общая фитомасса ЦП также изменялась то в сторону увеличения до 16,8 г/м² в 1997 г., то в сторону уменьшения – 4,72 г/м² в 1998 г.

Таким образом, для ЦП кислицы обыкновенной отмечены незначительные колебания демографических параметров и показателей коэффициента возрастной, индекса восстановления и замещения, эффективности, плотности, фитомассы, изученные ЦП имеют сходную онтогенетическую структуру, которая зависит от биологических особенностей