



УДК 574.3:574.22 (571.56)

ВЛИЯНИЕ ЗООГЕННЫХ ФАКТОРОВ НА ПАРАМЕТРЫ ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИХ СОСТОЯНИЙ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *PYROLA INCARNATA* (DC.) FREYN В ЛЕНО-АМГИНСКОМ МЕЖДУРЕЧЬЕ (ЦЕНТРАЛЬНАЯ ЯКУТИЯ)

А.А. Никифорова¹**М.М. Черосов²**

¹⁾ Северо-Восточный федеральный университет им. М.К. Аммосова, 677000, г. Якутск, ул. Кулаковского 48,

e-mail: aanikif@yandex.ru

²⁾ Институт биологических проблем криолитозоны АН РФ, 677000, г. Якутск, пр. Ленина 41

e-mail: cherosov@mail.ru

Приводятся особенности биоморфологии и онтогенеза *Pyrola incarnata* в условиях лесных сообществ Центральной Якутии. Выявлена зависимость параметров онтогенетических состояний от зоогенных факторов.

Ключевые слова: *Pyrola incarnata*, популяционно-биологические параметры, экологическое состояние

Целью работы было изучение экологических особенностей и влияния зоогенных факторов на параметры онтогенетических состояний ценопопуляций грушанки красной (*Pyrola incarnata*) в лесных сообществах Лено-Амгинского междуречья. Для изучения онтогенетического состава ЦП закладывались площадки (1 x 1 м), в среднем по 3 площадки на каждом участке, число площадок зависело от плотности парциальных образований.

В работе использованы общепринятые популяционно-онтогенетические, и геоботанические методы [6; 9; 10]. В фитоценозах с *Pyrola incarnata* сделаны стандартные геоботанические описания с применением шкалы Браун-Бланке [2]. Онтогенетические состояния выделены в соответствии с принципами Т.А. Работнова [6], А.А. Уранова [7]. Онтогенетическая структура ценопопуляций грушанки красной оценивалась несколькими показателями индексами восстановления и замещения, которых вычисляли по Л.А. Жуковой [1], также вычислениями плотности и надземной фитомассы.

Грушанка красная на территории Центральной Якутии широко распространенный вид из семейства грушанковых (*Pyrolaceae*). Это длиннокорневищное травянистое растение чаще с розеточным побегом. Размножается, в основном, вегетативно и по классификации жизненных форм имеет явнополицентрическую биоморфу [10]. В качестве счетной единицы выбрана рамета. Ее онтогенез, по классификации типов онтогенеза Л.А. Жуковой относится к Γ_2 – подтипу, так как имеет разновозрастные партикулы, которые омолаживаются до ювенильного состояния [1]. На территории Лено-Амгинского междуречья грушанка красная встречается почти повсеместно. Лесные сообщества объединены в союз *Vaccinio-Laricion cajanderi* Pestrjakov et al. 1992. Нами исследованы сообщества ассоциации *Vaccinio-Laricetum cajanderi* Gogl. in Pestrjakov et al. 1992, где грушанка красная является одним из доминантов в травяно-кустарничковом покрове [3].

Сбор материала проводилась в 2009 и 2010 годах в окрестностях села Таттинского улуса Республики Саха (Якутия). Нами было изучено 12 ценопопуляций (ЦП), расположенных в различных по степени нагрузки зоогенного фактора: в 2009 году было исследовано 5 ЦП (ЦП1-ЦП5), в 2010 году измерения по этим 5 ЦП и дополнительно исследовали 7 ЦП (ЦП6-ЦП12).

Основное воздействие на ЦП оказывает крупный рогатый скот, так как население Лено-Амгинского междуречья в основном занимается сельским хозяйством. Кроме того, в последние годы, ослабленные антропогенным влиянием леса этого района,



подвергаются нашествиям насекомых – вредителей леса: сибирского шелкопряда и листовенничной чехлоноски.

Анализ геоботанических описаний позволил выявить 4 группы ЦП по степени нарушенности: 1) самые нарушенные (ЦП2,11) 2) ЦП 1,4,5,6,8 3) ЦП 3 4) самые ненарушенные ЦП 7,9,10,12

ЦП 2 и ЦП 11 встречаются в наиболее нарушенные участки, в разнотравных листовенничных лесах, которые подвергается сильному вытаптыванию скота. Дополнительно, к этому на ЦП2 воздействует также дополнительный антропогенный пресс (автотрасса, рекреация, рубка и т.д.), а ЦП11 находится на самовосстанавливающейся гари на стадии разнотравного березняка, после пожара в начале 90-х прошлого столетия.

Следующие 6 ЦП характеризуется умеренным выпасом скота. ЦП 4, ЦП5 и ЦП8 находятся в лесах, которые были подвержены вспышкам насекомых-вредителей (ЦП4 – листовенничная чехлоноски в 2010 г.; ЦП5 и ЦП8 – сибирский шелкопряд в 2000 г.).

Третья группа ЦП по степени нарушенности представлена ЦП3 в сообществе разнотравных листовенничных лесов, ЦП3 в 2010 году подвергся вспышке сибирского шелкопряда.

Остальные ЦП могут считаться контрольными, которые почти не вытаптываются скотом. ЦП 10 стоит отдельно, так как участок находится на активно самовосстанавливаемом лесном участке, после пожара в середине 80-х годов прошлого столетия. ЦП7 и ЦП 9 это типичные брусничные и бруснично-зеленомошнные листовенничные леса с хорошо развитым моховым покровом и с доминированием в травяно-кустарничковом ярусе *Vaccinium vitis-idaea*, *Pyrola incarnata*, *Linnaea borealis* и *Arctous arctostofilos*. ЦП 12 находилась в среднеувлажненном разнотравном листовенничном лесу, с довольно богатым видовым разнообразием.

Плотность грушанки в ЦП существенно меняется, хотя является, в целом, очень высокой. Наименьшая плотность была в ценопопуляциях 2, 12 и 11, где она не превышала 100 рамет на 1 м². Наибольшая плотность была на ЦП 8, 359 рамет/м², а средняя плотность по району исследования составила 184 штук на 1 м².

Индекса замещения в годы исследования меняется от 0,87 до 2,50. Низкое значение имеют ЦП с бимодальным спектром (ЦП 6, 7 и 9), где показатели замещения меньше 1. Самый лучший показатель имеет ЦП1 (2,5) (табл.1).

Во всех ЦП грушанка размножается только вегетативным путем. Возрастной спектр ЦП левосторонний с максимумом в виргинильном и минимумом в генеративном возрастных состояниях, кроме ЦП6, 7, 9 и 11, где возрастной спектр бимодальный, с максимумами в ювенильном, виргинильном и субсенильном возрастных состояниях. Все ЦП молодые, полночленные. Только в ЦП4 в 2010 году после вспышки листовенничной чехлоноски резко сократилось количество постгенеративных особей и не были обнаружены сенильные особи, а у ЦП2 и ЦП 11 отсутствовали особи старого генеративного возраста.

В онтогенезе грушанки красной, условиях Лено-Амгинского междуречья выделено 3 возрастных периода и 8 возрастных состояний, биометрические показатели которых представлены в таблице 2.

Ювенильные раметы однопобеговые, нарастающие моноподиально. Высота стебля $0,95 \pm 0,35$ см. Имеются 1-2 листа общей длиной $4,73 \pm 1,14$ см. Длина листовой пластинки $2,54 \pm 0,52$ см, ширина $2,21 \pm 0,56$ см. Придаточные корни светлые.

Имматурные раметы также имеют моноподиальный побег с высотой стебля $1,28 \pm 0,36$ см. Имеют розетки из 3-4 листьев, длина которых с черешком $5,54 \pm 1,23$ см. Длина листовой пластинки $2,56 \pm 0,54$ см, ширина $2,35 \pm 0,52$ см.



Таблица 1

Популяционные характеристики изученных ценопопуляций

| № ЦП | Онтогенетический спектр | I _{восстан.} | I _{замещ.} | Плотность | Надземная фитомасса | Доля участия возрастных фракций, % | | |
|------|-------------------------|-----------------------|---------------------|-----------|---------------------|------------------------------------|--------------|------------------|
| | | | | | | Прегенеративные | Генеративные | Постгенеративные |
| 1 | левосторонний | 2,73 | 2,50 | 183,75 | 49,60 | 88,84 | 1,36 | 9,80 |
| 2 | левосторонний | 1,33 | 1,26 | 91,25 | 8,70 | 74,59 | 0,55 | 24,32 |
| 3 | левосторонний | 1,27 | 1,24 | 252,50 | 60,15 | 74,85 | 2,38 | 22,77 |
| 4 | левосторонний | 1,59 | 1,59 | 115,50 | 45,40 | 92,64 | 4,33 | 3,03 |
| 5 | левосторонний | 1,28 | 1,20 | 258,00 | 80,10 | 71,71 | 14,74 | 13,55 |
| 6 | бимодальный | 1,19 | 0,87 | 212,33 | 79,10 | 56,67 | 4,08 | 39,25 |
| 7 | бимодальный | 1,06 | 0,90 | 246,00 | 89,85 | 56,10 | 10,37 | 33,54 |
| 8 | левосторонний | 1,38 | 1,29 | 359,50 | 149,70 | 76,36 | 4,03 | 19,61 |
| 9 | бимодальный | 1,11 | 0,94 | 265,50 | 64,25 | 53,86 | 2,26 | 35,78 |
| 10 | левосторонний | 1,20 | 1,19 | 128,00 | 34,03 | 72,92 | 17,19 | 9,90 |
| 11 | бимодальный | 1,36 | 1,21 | 82,33 | 10,40 | 62,37 | 2,43 | 34,83 |
| 12 | левосторонний | 1,55 | 1,48 | 79,50 | 27,35 | 77,99 | 13,84 | 8,18 |

Виргинильные раметы продолжают нарастать моноподиально. Высота побега увеличивается, достигая длины до $2,52 \pm 1,23$ см. Количество листьев 5-10 шт. Высота листьев вместе с черешком $6,58 \pm 1,33$ см. Длина листовой пластинки $3,18 \pm 0,76$ см, ширина $2,71 \pm 0,62$ см. В этом этапе развития начинается процесс омертвения первых листьев. Количество придаточных корней увеличивается.

Молодые генеративные раметы. Высота достигает $22,34 \pm 1,94$ см. В прикорневой розетке 3-7 листа, общей длиной $6,43 \pm 1,42$ см, длина листовой пластинки $3,35 \pm 0,72$ см, ширина $2,41 \pm 0,98$ см. Высота соцветия $5,72 \pm 1,73$ см, количество цветов 6-11 штук. Соцветие сравнительно рыхлое. В этом возрастном состоянии у многих особей закладываются дополнительные вегетативные почки.

Зрелые вегетативные раметы имеют самые мощные показатели вегетативного и генеративного побега. Высота которого, достигает $25,74 \pm 2,65$ см. В прикорневой розетке от 2 до 10 листьев, длина которых $7,44 \pm 0,98$ см. Длина листовой пластинки $3,72 \pm 0,75$ см, ширина $3,08 \pm 0,76$ см. Высота соцветия $9,35 \pm 3,46$ см, количество цветов в соцветии - 7-16 штук.

Старые генеративные раметы менее мощные растения, высотой $19,45 \pm 3,26$ см. Увеличивается количество отмерших листьев, и в прикорневой розетке остается от 1 до 5 листьев, длиной $6,25 \pm 1,64$ см. Длина листовой пластинки $3,36 \pm 0,75$ см, а ширина $2,84 \pm 0,97$ см. Высота соцветия $5,78 \pm 1,76$ см, количество цветов - 5-14 штук. Соцветия более плотные. Придаточные корни темной расцветки.

Субсенильные раметы утрачивают способность к цветению. Высота стебля $3,4 \pm 0,86$ см. Количество листьев 1-5. Размеры листьев уменьшаются, высота с черешком $5,34 \pm 0,38$ см, длина листовой пластинки $2,68 \pm 0,53$ см, ширина $2,34 \pm 0,47$ см. Корневище старое, темное, с черными отмирающими участками.

Сенильные раметы прекращают вегетативный рост. Высота стебля достигает своих максимальных размеров - $4,28 \pm 1,55$ см. Количество листьев 1-5. Размеры листьев еще более уменьшаются: высота с черешком $4,72 \pm 1,76$ см, длина листовой пластинки $2,52 \pm 1,14$ см, ширина $1,88 \pm 1,13$ см. Корневище почти черное, сильно разрушающееся.

Как видно из таблицы, своих наибольших показателей грушанка красная достигает в среднегенеративном возрастном состоянии (g2). За период жизни высота стебля все время равномерно повышается, лишь замедляя темп роста в постгенеративном состоянии. Остальные биометрические показатели, достигая своих наивысших показателей в среднегенеративном состоянии, затем уменьшаются в более быстром темпе.



Таблица 2

Биометрические показатели по возрастным состояниям *Pyrola incarnata*

| | j | Im | v | g1 | g2 | g3 | Ss | S |
|-------------------------------------|-----------|-----------|-----------|------------|------------|------------|-----------|-----------|
| Высота стебля | 0,95±0,35 | 1,28±0,36 | 2,52±1,23 | 22,34±1,94 | 24,74±2,65 | 19,45±3,26 | 3,4±0,86 | 4,28±1,55 |
| Количество листьев | 1-2 | 3-4 | 5-10 | 3-7 | 2-8 | 1-5 | 1-5 | 1-5 |
| Длина черешка (средняя) | 2,19±0,64 | 2,88±0,71 | 3,4±0,67 | 3,08±0,7 | 3,62±0,98 | 2,89±0,89 | 2,66±0,38 | 2,2±0,62 |
| Длина листовая пластинки (средняя) | 2,54±0,52 | 2,56±0,54 | 3,28±0,76 | 3,25±0,72 | 3,72±0,75 | 3,36±0,75 | 2,68±0,53 | 2,52±1,14 |
| Ширина листовая пластинки (средняя) | 2,21±0,56 | 2,35±0,52 | 2,61±0,62 | 2,41±0,98 | 3,08±0,76 | 2,84±0,97 | 2,34±0,47 | 1,88±1,13 |
| Высота соцветия | | | | 5,72±1,73 | 9,35±3,46 | 5,78±1,76 | | |
| Количество цветов | | | | 6-11 | 7-16 | 5-14 | | |

Анализ биометрических показателей рамет 12 ценопопуляций *Pyrola incarnata*, показал что, в условиях уплотнения почвы, в результате вытаптывания, биометрические показатели рамет прегенеративного и постгенеративного периодов имеют наименьшие показатели.

Почва на этих участках уплотнена, мощность мертвого покрова минимальна, около 2 см, моховой покров отсутствует, стебель всех рамет укороченный не достигает 3 см в старовозрастном состоянии, только в генеративном состоянии дает довольно хорошие показатели, за счет удлинения генеративного побега. В отличие от них на контрольных ЦП, где мощность мертвого слоя достигала до 5 см и на некоторых участках с хорошо выраженным моховым покровом, раметы имели удлиненный стебель и образовывали форму близкую к полурозеточному типу побега. Известно, что грушанки в молодых возрастных состояниях питаются за счет микоризного симбиоза. Но в условиях уплотнения почвы и отсутствия мохового покрова, при визуальном сравнении, на участках количество микоризных корней резко сокращается.

Массовое размножение вредителей лиственницы вызывает изменение климатических факторов лесного сообщества. Это, прежде всего, температурный режим, освещенность и степень увлажнения почвы. Известно, что каждый балл сомкнутости древостоя в лиственничных лесах Якутии снижает количество лучистой энергии, проникающей сквозь крону деревьев, на 8-10%. После уничтожения крон деревьев и гибели древостоя в шелкопрядниках увеличивается поступление света и тепла на поверхность почвы [5].

В ЦП 5 и 8, в которых идет довольно активный процесс восстановления лесного сообщества после поражения сибирским шелкопрядом, биометрические показатели генеративных состояний являются максимальными среди всех изученных, к ним близки показатели ценопопуляций (ЦП9 и ЦП 11), находящиеся на горяч. На ЦП 3 и ЦП4, в которых произошло поражение лиственницы в 2010 году больших биометрических отклонений не наблюдается, изменения произошли в онтогенетическом спектре, причем в ЦП4, который был поражен лиственничной чехлоносой это выражено сильнее. Так в 2009 году доля прегенеративных рамет на ЦП 3 составляла 68%, генеративных - 7,08% и постгенеративных - 25,34%, а в 2010 году эти показатели имели 75%; 2,61% и 23,26% соответственно, т.е. сократилось количество генеративных рамет. Плотность ЦП при этом не изменилась. В 2009 году на ЦП4 доля прегенеративных рамет составляла 78%, генеративных - 2,61% и постгенеративных - 19,58%, а в 2010 году эти же показатели имели такие значения: прегенеративные – 93%;, генеративные – 1,33% и постгенеративные – 6,03, раметы сенильного возрастного состояния на участке не обнаружены. Плотность ценопопуляции сократилось с 198 шт/м² до 115,5 шт/м².

ЦП грушанки круглолистной довольно устойчивы. Онтогенетические спектры - левосторонний и бимодальный, которые являются характерными для длиннокорневых видов растений.



Умеренный выпас скота не сказывается существенного отрицательного воздействия на параметры ЦП, снижает ее конкуренцию с другими растениями, но и приводит к образованию свободных мест для роста. Интенсивный выпас может иметь негативное влияние, поскольку приводит к повреждению и гибели розеточных побегов и корневищ. Уплотнение почвы нарушает физические параметры условий почв, что вызывает сокращение количества микоризных грибов. Ответной реакцией ценопопуляций на такое воздействие является увеличение количества ювенильных особей и увеличение биометрических показателей генеративного возрастного состояния.

Поражение средообразующей листовенницы Каяндера сибирским шелкопрядом и листовенничной чехлоносой также вызывает изменения климатических условий лесного сообщества. В первый год поражения резко увеличилось количество виргинильных рамет и сократилось плотность особей прегенеративных возрастных состояний. Причем реакция ЦП зависит и от биологии развития насекомых вредителей.

Список литературы

1. Жукова Л.А. Популяционная жизнь луговых трав. – Йошкар-Ола: РИИК «Ланар», - 1995. -224 с.
2. Миркин Б.М. Метод классификации растительности по Браун_Бланке и современная отечественная фитоценология //Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1978. Т. 83. Вып. 3. С. 77-88.
3. Никифорова А.А. Антропогенное влияние на типологический состав листовенничных лесов верховья бассейна р. Татта. //Мат. регион. Научно-практ. конференции «Лесные исследования в Якутии: итоги, состояние и перспективы. Якутск, 23-24 ноября 2006 г. Т. Мерзлотное лесоведение и лесоводство. Лесная экология. С.66-71
4. Никифорова А.А. Некоторые параметры онтогенеза *Pyrola incarnata* Fisch. Как индикатор нагрузки на листовенничные фитоценозы Лено-Амгинского междуречья (Центральная Якутия). // Видовые популяции и сообщества в антропогенно трансформированных ландшафтах: состояние и методы его диагностики. Мат-лы XI межд. науч.-практ. экол. конф. 20-25 сентября 2010 г.г. Белгород. – Белгород: ИПЦ Политехпра, 2010, -231 с. - С. 212-213 с.
5. Оконешикова М.В., Десяткин Р.В., Исаев А.П. Влияние вспышек массового размножения сибирского шелкопряда на состав и свойства мерзлотных палевых почв. // Мат. регион. Научно-практ. конференции «Лесные исследования в Якутии: итоги, состояние и перспективы. Якутск, 23-24 ноября 2006 г.. Т.1. Мерзлотное лесоведение и лесоводство. Лесная экология. – Якутск: изд-во ЯГУ, 2006. С. 76-83.
6. Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Труды БИН АН СССР. Сер.3. Геоботаника. М., 1950. С. 7-204.
7. Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов //Биол. науки. 1975. №2. С. 7-34.
8. Флора Сибири, 11, *Ryrolaceae* - *Lamiaceae* (*Labiatae*), Новосибирск, 1997, 296.
9. Ценопопуляции растений (Основные понятия и структура). – М.: Наука, 1976. – 214с.
10. Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии) / Л.Б. Заугольнова, Л.А. Жукова, А.С. Комаров, О.В. Смирнова. - М.: Наука, 1988. - 236 с.

INFLUENCE OF ZOOGENE FACTORS ON ONTOGENETIC PARAMETERS CONDITIONS COENOPOPULATIONS *PYROLA INCARNATA* (DC.) FREYNI IN LENO-AMGINSKI INTERFLUVES (THE CENTRAL YAKUTIA)

A.A. Nikiforova¹

M.M. Cherosov²

¹⁾ North-Eastern Federal University,
677000, St. Yakutsk, 48 Kulavskiy st.

e-mail: aanikif@yandex.ru

²⁾ Institute for Biological Problems of
Cryolithozone Siberian Branch of RAS.
677980, Yakutsk, 41, Lenina ave.

e-mail: cherosov@mail.ru

Features of biomorphology and ontogenesis *Pyrola incarnata* in the conditions of wood communities of the Central Yakutia are resulted. Dependence of parameters ontogenetic conditions from zoogenic factors is revealed.

Key words: *Pyrola incarnata*, population-biological parameters, coenopopulaiton,