

ISSN 0033–9946

Российская академия наук

Растительные ресурсы

том 43

выпуск 3

2007



Санкт-Петербург
„НАУКА”

СТАТЬИ И СООБЩЕНИЯ

БИОЛОГИЯ И МОРФОЛОГИЯ РЕСУРСНЫХ ВИДОВ

ВЛИЯНИЕ КАЛЕНДАРНОГО И БИОЛОГИЧЕСКОГО ВОЗРАСТА
ПАРЦИАЛЬНЫХ КУСТОВ *VACCINIUM VITIS-IDAEA* (*ERICACEAE*)
НА УРОЖАЙНОСТЬ ЯГОД

© Н. В. Готов, Л. В. Прокопьева

Имеется много публикаций, касающихся изучения урожайности ягод брусники обыкновенной *Vaccinium vitis-idaea* L. Выявлена ее зависимость от различных факторов: от параметров древостоя (состава, полноты, сомкнутости, густоты и т. д.), от географической зоны, от погодных и почвенно-гидрологических условий, проективного покрытия растения, антропогенного воздействия и т. д. (Смирнов и др., 1967; Колупаева, 1972, 1980; Миронов, 1981; Пааль и др., 1981; Саковец, 1983; Брусника..., 1986). Однако изучения влияния возраста парциального куста на его продуктивность ранее не проводилось.

Цель данного исследования — оценить влияние календарного и биологического возраста парциальных кустов брусники на урожайность ягод.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в 1999—2000 и 2003 гг. на территории государственного природного заповедника «Большая Кокшага» Республики Марий Эл в 6 ценопопуляциях *V. vitis-idaea* на постоянных пробных площадях (см. таблицу). Ниже приведена краткая характеристика исследованных ценопопуляций.

Ценопопуляция 1. Сосняк зеленомошно-брусничный. Возобновление отсутствует. В подлеске — *Juniperus communis*, подрост *Picea abies*. В нижних ярусах преобладают *V. vitis-idaea* (проективное покрытие 70 %), зеленые мхи (70 %) и *Pteridium aquilinum* (40 %).

Ценопопуляция 2. Сосняк бруснично-лишайниковый. Находится в охранной зоне заповедника. В 1972 г. в этом местообитании прошел пожар, при котором были уничтожены как травянистый, так и древесный ярус. Возобновление отсутствует. В подлеске присутствуют *Sorbus aucuparia*, *Betula pendula*, подрост *Picea abies*. В нижних ярусах преобладают *V. vitis-idaea* (34.4 %), лишайники (29.4 %) и зеленые мхи (26.1 %).

Ценопопуляция 3. Сосняк брусничный, послепожарный (1972 г.). Возобновление отсутствует. В подлеске *Sorbus aucuparia*, подрост *Picea abies*. В нижних ярусах преобладают *V. vitis-idaea* (34.8 %), лишайники (9.9 %), *Melampyrum pratense* (8.5 %), зеленые мхи (6.6 %).

Основные таксационные характеристики пробных площадей (ПП)

| Номер ПП | Состав древостоя | Средний возраст, лет | Класс возраста | Бонитет | Полнота | Сомкнутость |
|----------|------------------|----------------------|----------------|---------|---------|-------------|
| 1 | 10С+Б | 80 | 4 | 1 | 0.6 | 0.6 |
| 2 | 2С+2Б | 20 | 3 | 1 | 0.4 | 0.6 |
| 3 | 9С+1Б | 66 | 3 | 1 | 0.5 | 0.7 |
| 4 | 10С+Б | 55 | 3 | 3 | 0.8 | 0.7 |
| 5 | 10С+Б | 85 | 5 | 2 | 0.8 | 0.7 |
| 6 | 7С+3Б | 55 | 3 | 3 | 0.6 | 0.6 |

Ценопопуляция 4. Сосняк зеленомошно-брусничный, послепожарный (1921 г.). Возобновление отсутствует. В подлеске *Juniperus communis*. В нижних ярусах преобладают зеленые мхи (59.7 %), *V. vitis-idaea* (16.9 %).

Ценопопуляция 5. Сосняк зеленомошно-брусничный. Представляет собой посадки начала XX в. после пожара. Возобновление отсутствует. В подлеске подрост *Picea abies*. В нижних ярусах преобладают зеленые мхи (51.3 %), *V. vitis-idaea* (18.1 %).

Ценопопуляция 6. Сосняк зеленомошно-брусничный. Возобновление отсутствует. В подлеске *Juniperus communis*, *Frangula alnus*, *Sorbus aucuparia*, подрост *Picea abies*. В нижних ярусах преобладают зеленые мхи (35 %), *V. vitis-idaea* (33 %), *Molinia caerulea* (11 %), *V. myrtillus* (11 %).

Ценопопуляции отличаются друг от друга по флористическому составу: коэффициент общности Жаккара для всех сравниваемых пар не превышает 40 % (Зайцев, 1984). Согласно экологическим шкалам Д. Н. Цыганова (1983), наиболее влажными (сыролесолуговой тип увлажнения или переходный к нему) и относительно устойчивыми по переменной увлажнению являются ценопопуляции 1 и 6; ценопопуляция 2 имеет переходное к сухолесолуговому увлажнению. Изученные местообитания характеризуются в основном небогатыми или переходными к довольно богатым, бедными азотом почвами. В основном это слабокислые (ценопопуляции 4 и 5) или переходные от слабокислых к кислым (ценопопуляции 2, 3 и 6) почвы, только ценопопуляция 1 имеет кислые почвы.

Календарный возраст парциальных кустов брусники определяли по совокупности морфологических признаков (Солоневич, 1956; Жуйкова, 1959, 1972; Серебряков, 1962). На основании комплекса качественных морфологических и биологических признаков (Ценопопуляции..., 1976) были выделены онтогенетические состояния парциальных кустов брусники (Прокопьева и др., 2000).

Оценку урожайности ягод брусники определяли на 30 постоянных учетных площадках размером 1 × 1 м. На площадках собирали ягоды отдельно с каждого парциального куста с указанием его календарного возраста и онтогенетического состояния. Ягоды классифицировали на качественные (зрелые, красные или розоватые) и некачественные (гнилые, сухие, зеленые). Белые ягоды относили к первым, поскольку плоды брусники созревают после сбора. В лабораторных условиях свежие ягоды взвешивали на электронных весах с точностью до 0.01 г.

При оценке урожайности ягод брусники большое значение имеет определение частоты завязывания плодов и их сохранности. Для этого у замаркированных генеративных парциальных кустов (свыше 1200) в ценопопуляции

ях 3—6 определяли онтогенетическое состояние, календарный возраст, число цветков, число завязавшихся плодов, число зрелых плодов.

Число цветков на парциальный куст определяли во время массового цветения растений в середине июня, число завязавшихся плодов — в конце июня—начале июля, число зрелых плодов — во время массового созревания ягод в середине—конце августа.

При анализе полученных данных использовали различные статистические методы (Закс, 1976; Глотов и др. 1982; Sokal, Rohlf, 1995). Так как многие признаки имеют ненормальное распределение, проводили преобразование данных в логарифмическую шкалу. Статистический анализ проводили с применением пакета компьютерных программ «STATISTICA».

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Ранее нами было установлено, что диапазон изменчивости календарного возраста генеративных парциальных кустов составляет от 3 до 8 лет и более (Прокопьева, Глотов, 2004; Прокопьева, 2006). Диапазон изменчивости календарного возраста у генеративных парциальных кустов составляет от 3 до 8 лет и более. Интервал для молодых генеративных парциальных кустов составляет 3.4—3.5 года, для средневозрастных генеративных — 4.3—4.4 года и для старых генеративных — 5.0—5.4 лет.

Урожайность ягод брусники существенно варьировала как в разных ценопопуляциях в пределах одного года, так и по годам в пределах одной ценопопуляции. Наибольшей урожайностью ягод характеризовались ценопопуляции 1 и 2 в 2000 г. — более 6 г/м². В 2003 г. урожайность ягод брусники была наименьшей (0.4—1.5 г/м²) по сравнению с другими изученными годами.

Двухфакторный дисперсионный анализ массы ягод в ценопопуляциях 3—6, где факторами выступали год и ценопопуляция, выявил влияние обоих факторов (для фактора ценопопуляция $P = 4.1 \times 10^{-8}$, для фактора год $P = 3.7 \times 10^{-11}$) и их взаимодействие ($P = 5.9 \times 10^{-7}$) (рис. 1). Множественные сравнения с помощью различных тестов (Шеффе-тест, Duncan's multiple range test, LSD test, Newman-Keuls test) позволяют заключить, что ценопопуляция 5 имеет систематически низкие значения урожайности, не разли-

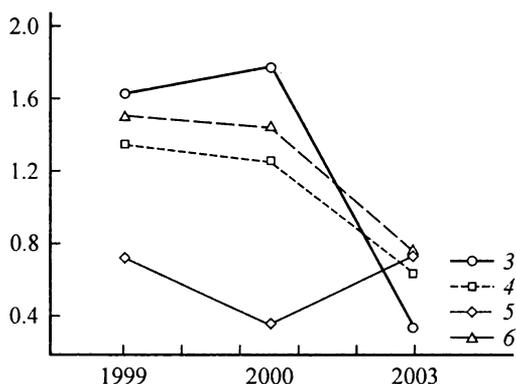


Рис. 1. Средняя масса ягод в ценопопуляциях *Vaccinium vitis-idaea* в Республике Марий Эл.

3—6 — номера ценопопуляций. По оси абсцисс — год; по оси ординат — масса ягод, шт./м².

чающиеся от года к году, что объясняется небольшой частотой встречаемости цветущих парциальных кустов по сравнению с другими ценопопуляциями. В ценопопуляциях 3, 4 и 6 в 1999 и 2000 гг. урожайность ягод не различалась и составляла 4.2 и 4.9, 2.0 и 2.6, 3.5 и 3.3 г/м² соответственно. В 2003 г. в этих ценопопуляциях урожайность ягод резко снижается, особенно в ценопопуляции 3 (до 0.4 г/м²). Низкую урожайность ягод брусники в этом году можно объяснить низкими температурами и большим количеством осадков в первой и второй декаде июня.

Наибольший вклад в урожайность ягод во всех исследованных ценопопуляциях вносят средневозрастные генеративные парциальные кусты 60.1 ± 2.2 %, наименьший — старые генеративные — 13.1 ± 1.4 %. Трехфакторный дисперсионный анализ (факторы: год, ценопопуляция и онтогенетическое состояние парциальных кустов) показал, что значимыми являются факторы ценопопуляция ($P < 10^6$) и онтогенетическое состояние парциальных кустов ($P = 0.004$), а также взаимодействие факторов год—ценопопуляция ($P = 0.00004$).

Масса ягод на парциальном кусте не зависит от условий года, за исключением ценопопуляции 3 (в 1999 г. она составила 0.30 г, в 2000 г. — 0.44 г), и существенно не различается в исследованных ценопопуляциях. Максимальные значения этого показателя характерны для ценопопуляции 6 (0.70 г), минимальные значения — для ценопопуляции 5 (0.25 г). Масса ягод с одного парциального куста выше у молодых и средневозрастных генеративных парциальных кустов (0.45 г) по сравнению со старыми генеративными кустами (0.37 г).

Наиболее важными показателями, определяющими массу ягод с одного парциального куста, являются число ягод и цветков, образующихся на нем, частота завязывания плодов, их сохранность, а также частота встречаемости качественных ягод. Анализ этих компонент урожайности ягод брусники проводили трехфакторным дисперсионным анализом, где факторами выступали год наблюдения, ценопопуляция и онтогенетическое состояние парциальных кустов. Анализ числа цветков показал, что значимы факторы ценопопуляция ($P = 5.1 \times 10^{-7}$) и онтогенетическое состояние ($P = 0.0005$), третий фактор — год и все взаимодействия незначимы. В качестве ковариаты был учтен календарный возраст парциального куста, он оказался значимым ($P = 3.6 \times 10^{-3}$), т. е. чем больше календарный возраст парциального куста, тем больше цветков на нем формируется. В ценопопуляции 2 наибольшее число цветков приходится на пяти-шестилетние парциальные кусты (8.1 шт.), в ценопопуляции 3 — на семилетние (8.9), в ценопопуляции 4 — на восьмилетние (8.4), а в ценопопуляции 5 — на пятилетние (5.5). Максимальное число цветков формируется на средневозрастных парциальных кустах — 5.8, чуть меньше на молодых генеративных парциальных кустах (5.4) и минимальное — на старых генеративных парциальных кустах — 5.0.

Анализ частоты завязывания плодов показал, что значим только фактор ценопопуляция ($P = 0.026$), остальные факторы и все взаимодействия факторов незначимы. Ковариата — возраст парциального куста — значима ($P = 0.01$).

В ценопопуляциях наблюдается различная зависимость завязывания плодов от календарного возраста парциального куста (рис. 2). Для ценопопуляции 2 характерно небольшое колебание данного показателя — от 55 до 62 %. В ценопопуляциях 4 и 5 наблюдается большее варьирование частоты завязывания: 44—65 % и 33—46 % соответственно. Для ценопопуляции 3 характерна низкая частота завязывания плодов у двух- и восьмилетних парциальных

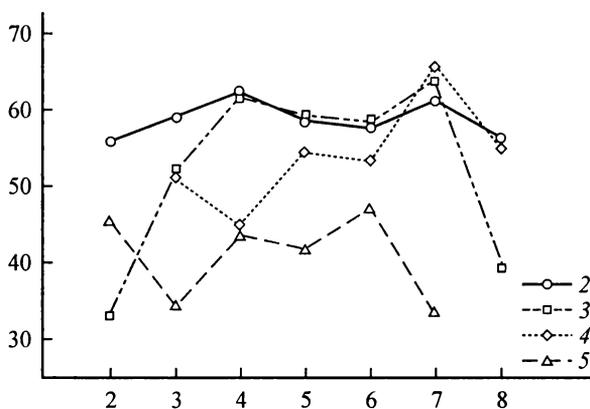


Рис. 2. Частота завязывания ягод у парциальных кустов *Vaccinium vitis-idaea* разного календарного возраста.

2—5 — номера ценопопуляций. По оси абсцисс — календарный возраст парциального куста, лет; по оси ординат — частота завязывания ягод, %.

кустов — 33 и 39 % соответственно; для парциальных кустов 3—7-летнего возраста частота завязывания плодов составляет 51—61 %.

Если рассматривать ценопопуляции в целом, то зависимость частоты завязывания плодов от календарного возраста парциального куста будет выглядеть следующим образом. Низкая частота завязывания плодов характерна для двухлетних (41.9 %) и трехлетних парциальных кустов (50.4 %), далее она возрастает до 61.5 % (у семилетних парциальных кустов) и снижается у более старых парциальных кустов.

Даже если плоды завязались, не все они сохраняются до полного созревания. Анализ сохранности плодов (учитывалась также ковариата — календарный возраст парциального куста) показал, что являются значимыми фактор ценопопуляция ($P = 0.009$) и взаимодействие факторов ценопопуляция—год ($P = 0.0002$); остальные факторы и взаимодействия являются незначимыми. Ковариата — возраст парциального куста — незначима ($P = 0.67$). В разных ценопопуляциях и в разные годы сохранность ягод варьирует от 37 до 75 %.

Оценка связи между частотой завязывания и частотой сохранности ягод с помощью коэффициента корреляции Спирмена не выявила значимой связи ($r = 0.09$; $P > 0.1$). На частоту завязывания и сохранность плодов оказывают влияние, скорее всего, метеорологические условия года. Июнь 1999 г. был жарким и сухим. В 2000 г. температура воздуха в июне не отличалась от среднееголетней нормы, а количество выпавших осадков было намного больше нормы. В июле температура воздуха в исследуемые годы была обычной, а количество осадков в 1999 г. было намного ниже нормы. Кроме того, на частоту завязывания и сохранность ягод оказывают влияние и экологические условия местообитания.

Анализ числа сохранившихся ягод (к моменту созревания) на одном парциальном кусте показал, что значимы факторы ценопопуляция ($P = 2.6 \times 10^{-6}$) и год наблюдения ($P = 1.4 \times 10^{-14}$), а также значимо взаимодействие этих факторов ($P = 8.5 \times 10^{-8}$). Третий фактор — онтогенетическое состояние парциальных кустов — и все остальные взаимодействия незначимы ($P > 0.08$). Число ягод, сохранившихся к моменту созревания, варьирует от 77 до 97 %.

Оценка частоты встречаемости качественных ягод из общего числа ягод с помощью трехфакторного дисперсионного анализа показала, что значимы

все три фактора: год ($P = 3.85 \times 10^{-6}$), ЦП ($P = 0.0002$) и онтогенетическое состояние парциальных кустов ($P = 0.004$), а также значимо взаимодействие факторов год—ЦП ($P = 0.0002$). Остальные взаимодействия факторов незначимы. Частота встречаемости качественных ягод выше у молодых генеративных парциальных кустов — около 90 %. Низкая частота встречаемости качественных ягод (85 %) характерна для старых генеративных парциальных кустов. В исследованных ценопопуляциях и в разные годы величина этого показателя варьирует в интервале от 77 до 97 %. Наибольшая изменчивость наблюдалась в ценопопуляции 4, где в разные годы частота встречаемости качественных ягод может изменяться на 15 %. Следует отметить, что в 1999 и 2000 гг. частота встречаемости качественных ягод в разных ценопопуляциях была примерно одинаковой. В 2003 г. ценопопуляция 6 отличалась наибольшей частотой встречаемости качественных ягод (97 %). Это может быть связано с тем, что в ней формируется в целом небольшое число ягод — не более 1.5 на одном парциальном кусте.

Трехфакторный дисперсионный анализ числа качественных ягод, из которых реально складывается урожайность ягод брусники, показал, что значимы только два фактора: год ($P = 0.0008$) и ценопопуляция ($P = 0.007$), третий фактор — онтогенетическое состояние парциальных кустов — и все взаимодействия незначимы. Минимальное число качественных ягод на парциальном кусте составило 2.1 (ЦП 5), 2.7 (ЦП 3), 2.8 (ЦП 4) и 2.5 (ЦП 6).

Даже если на парциальных кустах формируется одинаковое число качественных ягод, масса их будет различна: масса одной ягоды может сильно варьировать в зависимости от экологических условий местообитания. Трехфакторный дисперсионный анализ массы одной ягоды показал, что являются значимыми все три фактора: год ($P < 10^{-6}$), ценопопуляция ($P < 10^{-6}$) и онтогенетическое состояние парциального куста ($P = 0.004$), а также значимо взаимодействие факторов год—ЦП ($P = 9.4 \times 10^{-15}$) и тройное взаимодействие ($P = 0.024$). Наибольшая масса одной ягоды характерна для молодых и средневозрастных генеративных парциальных кустов — 0.20 г., наименьшая — для старых генеративных парциальных кустов — 0.18 г.

Во всех ценопопуляциях наблюдается небольшая изменчивость массы одной ягоды по годам (рис. 3). Исключение составляет ценопопуляция 3, в

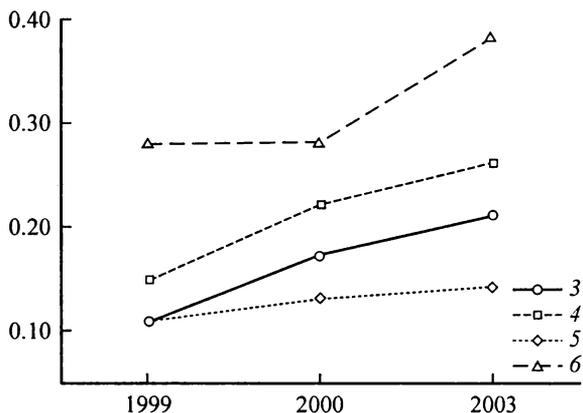


Рис. 3. Масса одной ягоды в ценопопуляциях *Vaccinium vitis-idaea* в Республике Марий Эл.

3—6 — номера ценопопуляций. По оси абсцисс — год; по оси ординат — масса одной ягоды, г.

которой масса одной ягоды увеличилась в 2003 г. до 0.21 г. Следует отметить, что наибольшей массой характеризуются ягоды в ценопопуляции 6 — от 0.28 г до 0.38 г, что связано с наибольшей увлажненностью данного местообитания.

В целом наибольшей урожайностью ягод характеризовались ценопопуляции 1 и 2 (6.7—9.6 г/м²), но средняя масса одной ягоды в них существенно не отличалась от таковой в других исследованных ценопопуляциях и составляла 0.23 и 0.26 г соответственно. Следовательно, высокая урожайность ягод в этих местообитаниях обусловлена высокой плотностью генеративных парциальных кустов в исследуемые годы, высокой частотой завязывания и сохранности плодов, низкой частотой встречаемости некачественных ягод. Число цветков на исследованных ценопопуляциях было наименее изменчиво по годам.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изучение урожайности ягод брусники обыкновенной *Vaccinium vitis-idaea* L. в 6 ценопопуляциях государственного природного заповедника «Большая Кокшага» (Республика Марий Эл) выявило следующее. Формирование урожая ягод брусники обыкновенной зависит не только от условий местообитания ягодника, погодных условий вегетационного периода и др., но и календарного и биологического возраста парциального куста.

Календарный возраст парциальных кустов влияет на число цветков и частоту завязывания плодов. Наибольшие средние значения числа цветков (5.4—6.5) приходятся на 5—8-летние парциальные кусты. В среднем низкая частота завязывания плодов отмечается для двухлетних (41.9 %) и трехлетних парциальных кустов (50.4 %), далее она возрастает до 61.5 % (у семилетних парциальных кустов) и опять снижается. Сохранность ягод и частота встречаемости качественных ягод не зависит от календарного возраста парциального куста.

Биологический возраст (онтогенетическое состояние) оказывает влияние на массу ягод на одном парциальном кусте, на формирование цветков, на частоту встречаемости качественных ягод и на массу одной ягоды. Молодые и средневозрастные генеративные парциальные кусты имеют максимальную массу одной ягоды и урожайность ягод на куст. Наибольшее число цветков образуется на средневозрастных генеративных парциальных кустах. На молодых генеративных парциальных кустах наблюдается максимальная частота встречаемости качественных ягод.

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ «Исследование внутривидовой эколого-генетической гетерогенности (на примере некоторых видов растений и лишайников)» (грант № 06-04-49191-а) и гранта Марийского государственного университета (задание Минобрнауки РФ).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Брусника: Морфология и анатомия. Фитоценотическая приуроченность. Урожайность. Хранение и переработка. Химический состав ягод / В. Ф. Юдина, Т. В. Белоногова, К. Г. Колупаева и др. М., 1986.
- Глотов Н. В., Животовский Л. А., Хованов Н. В., Хромов-Борисов Н. Н. Биометрия. Л., 1982.
- Жуйкова И. В. О некоторых особенностях роста и развития видов *Vaccinium* в условиях Хибинских гор // Бот. журн. 1959. Т. 44, № 3. С. 322—332.
- Жуйкова И. В. Особенности формирования морфологической структуры куста черники, голубики и брусники в условиях горных тундр Хибин // Продуктивность дикорастущих ягодников и их хозяйственное использование. Киров, 1972. С. 21—25.
- Зайцев Г. Н. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. М., 1984.
- Закс Л. Статистическое оценивание. М., 1976.
- Колупаева К. Г. Ресурсы брусники в Кировской области и их хозяйственное использование // Продуктивность дикорастущих ягодников и их хозяйственное использование. Киров, 1972. С. 89—91.
- Колупаева К. Г. Динамика урожайности лесных ягодных и плодовых растений Кировской области // Раст. ресурсы. 1980. Т. 16, вып. 1. С. 139—145.
- Мионов К. А. Некоторые особенности плодоношения дикорастущих видов семейства брусничных в Горьковской области // Раст. ресурсы. 1981. Т. 17, вып. 3. С. 338—345.
- Пааль Т. В., Пааль Я. Л., Харин В. Н. Влияние фитогенных полей деревьев на урожайность брусники // Раст. ресурсы. 1981. Т. 17, вып. 1. С. 68—74.
- Прокопьева Л. В. Экологические особенности популяции брусники *Vaccinium vitis-idaea* L. в условиях подтаежных лесов Марийской низменности: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Н. Новгород, 2006.
- Прокопьева Л. В., Глотов Н. В. Календарный и биологический возраст парциальных кустов брусники *Vaccinium vitis-idaea* L. // Методы популяционной биологии: Сб. материалов VII Всерос. популяционного семинара (Сыктывкар, 16—21 февр. 2004 г.). Сыктывкар, 2004. Ч. 2. С. 166—167.
- Прокопьева Л. В., Жукова Л. А., Глотов Н. В. Онтогенез брусники обыкновенной (*Vaccinium vitis-idaea* L.) // Онтогенетический атлас лекарственных растений. Т. II. Йошкар-Ола, 2000. С. 39—46.
- Саковец В. И. Ресурсы недревесной продукции лесов Южной Карелии и их связь с таксационными признаками насаждений // Растительные ресурсы в связи с побочными пользованиями в лесах Карелии. Петрозаводск, 1983. С. 4—36.
- Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений. М., 1962.
- Смирнов А. В., Григоруца Е. Е., Саалтымакова Г. И. Изменение обилия урожайности брусничников в лесах Сибири под влиянием антропогенных факторов // Раст. ресурсы. 1967. Т. 3, вып. 4. С. 561—567.
- Солоневич Н. Г. Материалы и эколого-биологическая характеристика болотных трав и кустарников. Вып. 2. М.; Л., 1956. С. 307—497.
- Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М., 1976.
- Цыганов Д. Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М., 1983.
- Sokal R. R., Rohlf F. J. Biometry. N. Y., 1995.

Марийский государственный университет
г. Йошкар-Ола

Поступило 20 XII 2006