

## СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ РАСТЕНИЙ

ПРОСТРАНСТВЕННО-ОНТОГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА  
ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *VACCINIUM MYRTILLUS* (ERICACEAE)  
БЛИЗ ЮЖНОЙ ГРАНИЦЫ АРЕАЛА (РЕСПУБЛИКА ТАТАРСТАН)© М. Б. Фардеева, Г. Р. Исламова,<sup>1</sup> Н. А. Чижикова

Охарактеризованы методы исследования пространственной и возрастной структуры ценопопуляций *Vaccinium myrtillus* L. в условиях заповедного и рекреационного использования территорий на юге лесной зоны. Анализ внутривидовых пространственных взаимоотношений парциальных кустов черники был проведен с помощью электронных карт, баз данных и программного пакета R, где рассчитывались статистики взаиморасположения парциальных кустов разных классов (онтогенетических групп) с помощью функции Рипли, измерена плотность и размер агрегаций. Проанализирована пространственно-онтогенетическая структура ценопопуляций черники в различных эколого-фитоценологических условиях произрастания. Выявлены пространственные закономерности в распределении онтогенетических групп кустов черники.

Ключевые слова: *Vaccinium myrtillus*, ценопопуляция, пространственно-онтогенетическая, возрастная структура, функция Рипли, агрегация, клинально-контагиозная структура.

Динамика численности, плотности и тип распределения индивидуумов в популяции являются фундаментальными понятиями в демографии растений (Harper, 1977). Определенные закономерности пространственного распределения объектов могут быть выявлены при визуальном наблюдении, другие же настолько сложны, что для их выявления требуется использование математических методов, позволяющих выполнить пространственный анализ и подтвердить значимость выявленных пространственных закономерностей. В течение последнего десятилетия анализ пространственной структуры популяций часто сводился к созданию математических моделей, которые представляют собой новое средство для понимания демографии и функционирования популяции растений в пространстве и времени (Silvertown & Lovett Doust, 1993; Haase, 1995; Caswell, 2001). В настоящее время для анализа пространственной организации фитоценозов и популяций широко используются ГИС-технологии, позволяющие генерализировать разнородную информацию и представить ее в форме, удобной для дальнейшего анализа и построения различных

<sup>1</sup> E-mail: guzel@pisem.net

моделей. Все первичные данные сводятся в одну систему в соответствии с требованиями той или иной программы, из обобщенной базы данных создаются слои, отражающие необходимую информацию (Комаров, 2006; Грабарник, 2008).

Изучение пространственной динамики особенно трудоемко при исследовании многолетних клональных (clonal) растений, характеризующихся двухуровневой организацией их популяции — генетами (genets) и раметами (ramets). Исследование пространственной структуры популяции с учетом онтогенетических групп дает возможность выявить закономерности распределения каждой из них, судить об их взаимоотношениях и выявлять пространственную специфику. Это позволяет рассматривать пространственно-онтогенетическую структуру как важный диагностический признак популяции.

Под *пространственно-онтогенетической* структурой ценопопуляции нами понимается иерархическая система пространств распределения («рисунков», «паттерн») онтогенетических групп, специфика которых задается генеративными особями, достигшими морфоструктурной реализации жизненной формы, а окончательно определяется внутривидовыми и межвидовыми отношениями растений и абиотическими факторами среды.

На пространстве, занимаемом ценопопуляционными локусами I (редко II) порядка, микроусловия среды, фито-, зоо- и антропогенные факторы остаются более или менее однородными и пространственная структура, как нам кажется, определяется в основном эндогенными факторами, т. е. особенностями роста, размножения, онтогенетическим состоянием и в целом самой биоморфой растения.

Занимаясь пространственным анализом разных видов растений (деревьев, кустарничков, трав), мы пытались выяснить: 1) какова первичная причина рисунка пространственного размещения тех или иных элементов ценопопуляций — биолого-экологические особенности видов и их биоморф или эколого-фитоценотические особенности местообитаний; 2) как распределяются в пространстве разные онтогенетические группы, какие из них являются основой пространственного «рисунка». В связи с этим изучались ценопопуляции в разных эколого-фитоценотических условиях, на участках различного природопользования.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объектом нашего исследования является черника *Vaccinium myrtillus* L. В хвойных и производных хвойно-лиственных лесах таежной и подтаежной зон *V. myrtillus* часто выступает в качестве доминанта травяно-кустарничкового яруса. Исследования черники были связаны в основном с изучением морфогенеза (Серебряков, 1962), морфологии надземных и подземных органов (Ефимова, Мазная, 2005), онтогенеза (Полянская и др., 2000; Ефимова, 2007), динамики возрастной структуры, плотности, проективного покрытия в различных условиях произрастания и семенной продуктивности (Мазная, 2001, 2003; Лянгузова и др., 2006). По данным некоторых авторов, в экстремальных условиях севера и азротехногенного загрязнения у черники отмечается подавление ростовой активности и измельчание парциальных кустов либо упрощение морфологической структуры или образование особой подушковой экибиоморфы (Ярмишко, 2012; Ефимова, 2007). Однако работ, посвященных анализу пространственной структуры черники, проводилось мало. Поэтому нам представлялось важным выработать наиболее подходящие методы анализа простран-

венно-онтогенетической структуры для определения состояния ценопопуляций *V. myrtillus* в разных условиях произрастания.

*V. myrtillus* — листопадный, симподиально нарастающий, вегетативно-подвижный кустарничек. На определенном этапе онтогенеза вид начинает размножаться вегетативно, что затрудняет определение происхождения надземного многолетнего побега: он может быть либо семенного, либо вегетативного происхождения. Поэтому в качестве основной счетной единицы был выбран парциальный куст (Серебряков, 1962; Заугольнова, Смирнова, 1978). С фитоценологической точки зрения, счетная единица, представляющая собой центр воздействия на среду ценоза, может использоваться в популяционных исследованиях (Заугольнова, 1994). Для определения онтогенетических групп парциальных кустов черники использовались материалы Т. А. Полянской с соавторами (2000) и М. А. Ефимовой (2007), описавшими онтогенез этого вида.

Полевые исследования проводились в 2004—2006 гг. Геоботанические описания сообществ с участием черники выполняли на пробных площадях размером 50 × 50 м, которые были заложены в разных типах лесных сообществ. Пять площадей было заложено на территории Волжско-Камского заповедника и столько же в пригородной зоне г. Казани, лесопарке «Лебяжье», подверженной значительной рекреационной нагрузке. Описание сообществ проводили по общепринятым геоботаническим методам; на пробной площади картировали древостой, чернику и бруснику. Ценопопуляции черники изучали в следующих сообществах: ценопопуляция 1 (ЦП 1) — сосняк бруснично-вейниково-кислично-мшистый (10С + Б, заповедник); ценопопуляция 2 (ЦП 2) — сосняк лишайниково-бруснично-вейниково-мшистый (10С, заповедник), ценопопуляция 3 (ЦП 3) — сосняк чернично-вейниково-ландышевый (10С, лесопарк); ценопопуляция 4 (ЦП 4) — сосняк лишайниково-чернично-бруснично-вейниковый (10С, лесопарк), ценопопуляция 5 (ЦП 5) — сосняк кислично-волосистоосоковый с елью и липой (4С4Е2Л + Д, заповедник), ценопопуляция 6 (ЦП 6) — ельник кислично-чернично-зеленомошный с сосной (5Е4С1Б1Л, заповедник), ценопопуляция 7 (ЦП 7) — сосняк бруснично-чернично-кислично-зеленомошный с елью (7С3Е, заповедник), ценопопуляция 8 (ЦП 8) — сосняк костянично-снытевый с березой и липой (5С5Б + Л, лесопарк), ценопопуляция 9 (ЦП 9) — ельник чернично-ландышево-мшистый с сосной и березой (5С3Е2Б, лесопарк), ценопопуляция 10 (ЦП 10) — сосняк чернично-вейниково-разнотравный с березой (5С5Б, лесопарк).

Картирование кустарничкового яруса проводили на трансектах 4 × 25 м, которых на каждой пробной площади закладывали по три. У черники определяли численность, плотность, возрастную и пространственную структуры.

Популяционные системы в пространстве организованы иерархически. По Л. Б. Заугольновой (1994), система иерархически соподчиненных популяционных единиц выглядит следующим образом: ценопопуляция (ЦП) — экологическая популяция (ЭП) — катенная популяция (КП) — популяция речного бассейна (ПБ) — региональная популяция (РП). ЦП выделяется в границах ассоциации; ЭП — в границах однотипного энтопия; КП — в границах нескольких разнотипных энтопиев, образующих полночленную катену; ПБ представляет собой население вида в пределах речного бассейна одного порядка, а объединение таких популяций в границах ботанико-географической провинции образует РП вида. В соответствии с нашим подходом и алгоритмом исследований (Фардеева, Рогова, 2012), учитывая также классификацию Л. Б. Заугольновой, изученные популяции можно представить в виде следующей схемы соподчиненных единиц (рис. 1).

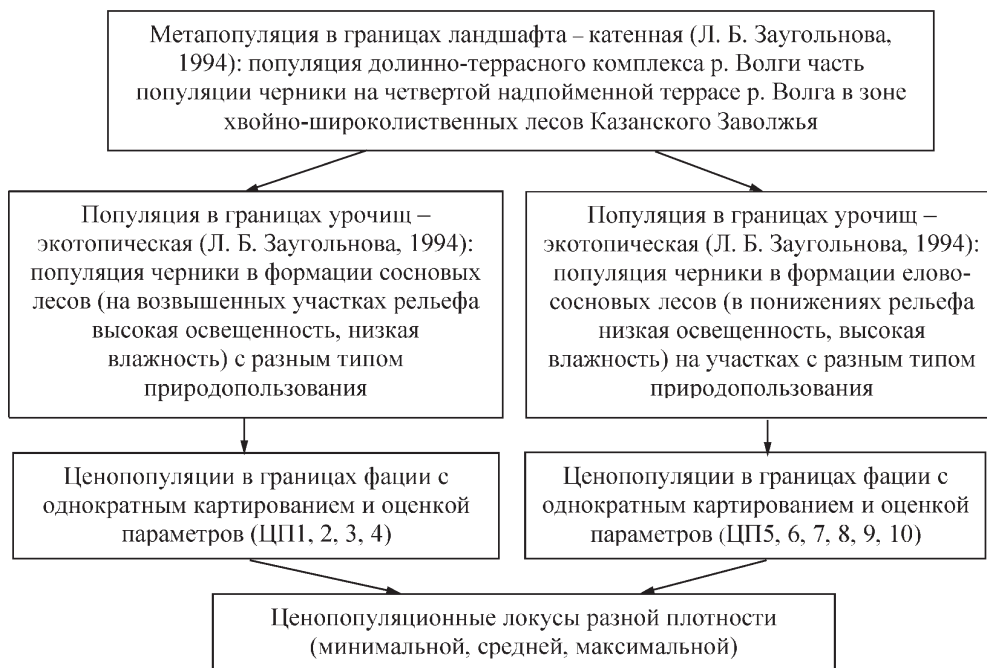


Рис. 1. Алгоритм исследований популяций *Vaccinium myrtillus* L.

Сами ценопопуляции представляют собой неоднородные образования. В их составе выделяются локусы различной плотности. В связи с этим на каждой пробной площади закладывали три трансекты на участках с наименьшим, средним и наибольшим проективным покрытием черники (минимальной, средней и максимальной плотностью), отличающихся микроусловиями среды. Пространственно-онтогенетическая структура на уровне ценопопуляционного локуса рассматривается нами как микроструктура ценопопуляции, а пространственно-онтогенетическая структура популяции в границах фитоценоза (в границах фации) — как макроструктура ценопопуляции. В этом случае пространственную структуру ЦП обозначаем как тип, на уровне ценопопуляционного локуса — как подтип пространственного размещения разных онтогенетических групп.

В данной работе мы остановимся только на методах изучения микроструктуры ценопопуляции, а именно — на построении карт локальных плотностей с помощью радиальной функции и оценки масштабов неоднородности с помощью функции Рипли (Ripley, 1976). Использование этих методов предполагает создание соответствующей базы данных. В 2005 г. была создана популяционная база данных, включающая в себя характеристики счетных единиц ценопопуляций и их пространственное размещение. По занесенным в компьютер координатам закартированных счетных единиц с помощью программы MapInfo строили электронные карты-схемы (Фардеева и др., 2009).

На основе электронных карт-схем в масштабе 1 : 10 были выявлены закономерности пространственного распределения особей и парциальных кустов черники с использованием  $K(r)$  функции Рипли, реализованной в пакете spatstat (Baddeley et al., 2005) среды статистического программирования R (R Development Core Team, 2006). Описание метода можно найти в ранее опубликованных работах (Фардеева, Чижикова и др., 2009, 2010).

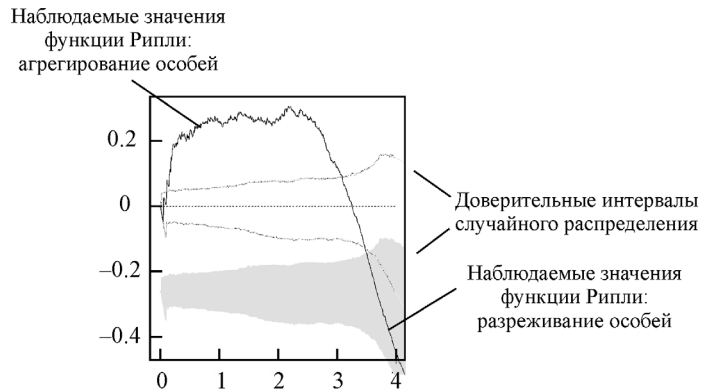


Рис. 2. Графическое представление поведения функции Рипли.

По оси абсцисс — расстояние, для которого рассчитывалось значение функции Рипли,  $m$ ; по оси ординат — значения  $L(r) - r$  функции.

$K(r)$  показывает среднее число счетных единиц вида (в нашем случае — парциальных кустов либо особей), находящихся на расстоянии  $r$  от любой случайно выбранной счетной единицы. Для вычисления значения функции вокруг каждой счетной единицы условно очерчивают круг радиусом  $r$ , центр которого задается координатами местоположения счетной единицы. Затем подсчитывается количество счетных единиц, находящихся внутри окружностей и полученное число делится на произведение площади картированной площадки на плотность счетных единиц, находящихся в центрах условных окружностей и плотность особей, попавших в окружности.

В случае полной пространственной случайности (complete spatial randomness, CSR), когда счетные единицы распределены в пространстве случайным образом и не наблюдается их значительных скоплений или стремления к регулярному расположению, значение функции Рипли равно площади круга с радиусом равным  $r$ :  $K_{CSR}(r) = \pi r^2$ . По отклонению значений  $K(r)$ , вычисленных на исследуемой точечной мозаике, от значений  $K_{CSR}(r)$ , ожидаемых при пространственной случайности, судят о пространственной кластеризации или регулярности наблюдаемого расположения особей для данного радиуса. Превышение функции  $K(r)$  над  $K_{CSR}(r)$  свидетельствует о том, что на данном расстоянии  $r$  или на чуть меньшем расстоянии встречается больше счетных единиц, чем могло бы быть при их случайном, независимом пространственном распределении, что свидетельствует о наличии скоплений радиусом  $r$ . Если кривая функции  $K(r)$  проходит ниже значений  $K_{CSR}(r)$ , то это означает, что приблизительно на данном расстоянии  $r$  было встречено меньше счетных единиц, чем могло бы быть при их случайном распределении, что свидетельствует о регулярности расположения точек или их разрежении. Расстояния  $r$ , на которых наблюдаются эти отклонения, называются размером (масштабом) наблюдаемого вида неоднородности.

Графически функцию Рипли представляют в виде функции  $L(r) - r$ , при этом  $L(r)$  вычисляется как:  $L(r) = \sqrt{K(r) / \pi}$ . В случае полной пространственной случайности  $L_{CSR}(r) - r = 0$  при любых расстояниях  $r$  (рис. 2). Для определения значимости отклонений поведения  $L(r)$  функции Рипли от  $L_{CSR}(r)$  функции Рипли, соответствующей случайному пространственному распределению счетных единиц, использован метод симуляций Монте-Карло (Baddeley et al.,

2005). Для анализа пространственных закономерностей между расположением двух классов особей используется кроссфункция Рипли. Анализ точечных мозаик был проведен с помощью пакета spatstat (Baddeley et al., 2005). В данной работе взято число симуляций  $m = 999$ . При использовании данного метода число счетных единиц каждой онтогенетической группы должно быть не менее 20; если их меньше, то рассчитать статистику пространственного распределения счетных единиц невозможно. Поскольку размеры выделенных областей меньше ширины учетной трансекты, максимальное расстояние, для которого проводился анализ функций Рипли, составило чуть менее 4 м.

Для каждой области вычислялось семь видов функций и кроссфункций Рипли: а — на основе пространственного размещения особей семенного происхождения прегенеративного состояния (проростки и ювенильные); б — на основе пространственного размещения особей и парциальных кустов прегенеративного состояния (ювенильные, имматурные и виргинильные); в — на основе пространственного размещения особей и парциальных кустов генеративного состояния (молодые, средневозрастные или зрелые и старые генеративные), а также субсенильных и сенильных; г — на основе взаиморасположения особей и парциальных кустов прегенеративного состояния ( $p, j, im, v$ ); д — на основе взаиморасположения особей семенного происхождения прегенеративного ( $p, j$ ) и парциальных кустов генеративных ( $g_1, g_2, g_3$ ) состояний; е — на основе взаиморасположения особей и парциальных кустов прегенеративного ( $j, im, v$ ) и генеративных ( $g_1, g_2, g_3$ ) состояний; ж — на основе пространственного размещения всей совокупности счетных единиц черники.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Анализ пространственной структуры *V. myrtillus* был начат с выделения ее микрогруппировок, при этом внимание акцентировалось на их форме. Взрослые особи черники представлены явнополицентрическим типом биоморфы. В процессе морфо- и онтогенеза формируется полицентрическая система, состоящая из парциальных кустов разных возрастных состояний, т. е. черника характеризуется наличием нескольких четко выраженных центров разрастания особи, являющихся и центрами воздействия на среду — парциальные кусты являются местом сосредоточения корней, побегов и почек возобновления и обладают относительной автономностью (Ценопопуляции..., 1976; Марков, 2012).

По И. Г. Серебрякову (1962), особь черники нарастает радиально. Молодая куртина, образовавшаяся из центра материнского первичного куста, имеет диаметр от 0.5 до 1.0 м, поскольку длина ее подземных побегов составляет 15—40 см. Далее происходит процесс «расползания куртины, так как большинство подземных ползучих побегов в пределах куртины растет радиально от центра к периферии, то уже в 60—70-летнем возрасте диаметр куртины может составлять 6—8 м» (Серебряков, 1962).

Вследствие этого скопления растений должны иметь в очертании, по-видимому, более или менее округлую форму; сильная изрезанность скоплений скорее указывает на нарушение морфо- и онтогенеза черники. Сравнение микрогруппировок черники на заповедном и рекреационном участках показало, что в нарушенных сообществах возрастает расстояние между микрогруппировками, сокращается их площадь, увеличивается периметр, т. е. более выраженными становятся фрагментарность и изрезанность.

Средняя плотность счетных единиц черники на территории заповедника составила 6.4 на 1 м<sup>2</sup>, на рекреационной территории — 4.3. Средняя площадь

микрогруппировок в заповеднике составила 18.35 м<sup>2</sup>, средний периметр — 15.25 м, тогда как на рекреационной территории — 16.6 м<sup>2</sup> и 17.25 м соответственно. Средний индекс кругообразности микрогруппировок, изменяющийся от 0 до 1 (чем выше значение индекса, тем ближе фигура к кругу), на территории заповедника составил 0.65, на рекреационной территории — 0.51. Материала для статистической обработки было собрано недостаточно, и исследования в этом направлении должны быть продолжены.

Анализ возрастного состава черники показал, что в заповеднике около 45 % ее микрогруппировок являются полночленными, 25 — состоят только из генеративных парциальных кустов, 35 — из генеративных и постгенеративных. Различие онтогенетических спектров ценопопуляционных локусов — микрогруппировок говорит об асинхронности их развития, что является механизмом экологической устойчивости вида. Напротив, на территории, подверженной рекреации, 80 % микрогруппировок включали генеративные и постгенеративные парциальные кусты, и только 20 %, приуроченные к малодоступным для человека местам, являлись полночленными.

На основе проведенного анализа установлено, что пространственная макроструктура ценопопуляций черники относится к контагиозному типу, вариантом которого является клинально-контагиозный с изменением плотности по градиенту фактора (Ипатов и др., 1997), и случайному типу, вариантом которого при низкой плотности является разреженный. Для ценопопуляционных локусов (в размерах заложенных трансект) выделяли подтипы пространственной структуры: *континуально-дискретный* (А), *дискретный* (Б), *дискретно-континуальный* (В) и *континуальный* (Г), в пределах которых в свою очередь были выделены варианты по плотности счетных единиц в пределах ценопопуляционных локусов-трансект: 1 — максимальная, 2 — средняя, 3 — низкая. Характеристика выделенных типов, подтипов и вариантов пространственной структуры приводится в табл. 1—4.

Во всех исследованных фитоценозах проростков и ювенильных особей семенного происхождения было мало; как в заповеднике, так и на рекреационной территории они зафиксированы преимущественно на трансектах с наибольшим проективным покрытием черники. Вследствие этого выявить закономерности распределения проростков и ювенильных особей сложно. Только на четырех трансектах была возможность собрать статистически достоверный материал. Распределение проростков и ювенильных особей черники в целом носит контагиозный характер, что, по-видимому, обусловлено радиусом репродуктивной активности вида — расстоянием рассеивания семян. Радиус скоплений (агрегации) проростков и ювенильных особей в сухих и светлых лишайниковых сосняках варьирует от 0.5 до 1.0 м, далее их распределение становится случайным. В более влажных и затененных мшистых ельниках радиус агрегаций проростков и ювенильных особей увеличивается до 1.0 м, далее эти агрегации образуют агрегацию второго порядка радиусом 2.5—3.0 м. Такая закономерность наблюдалась в сосняке лишайниково-чернично-бруснично-вейниковом (ЦП 4) в условиях лесопарка (рис. 3, 1) и в ельнике кислично-чернично-зеленомошном с сосной (ЦП 6) на территории заповедника (рис. 3, 2).

Таким образом, в мшистых ельниках складываются наиболее благоприятные условия для прорастания семян и формирования проростков черники. Тогда как в сосняках, и в заповеднике, и на рекреационной территории наряду с недостатком влаги на семенное возобновление черники отрицательное воздействие оказывают произрастающие здесь луговые и сорные виды трав, выступающие в отношении проростков и ювенильных особей черники в качестве конкурентов.

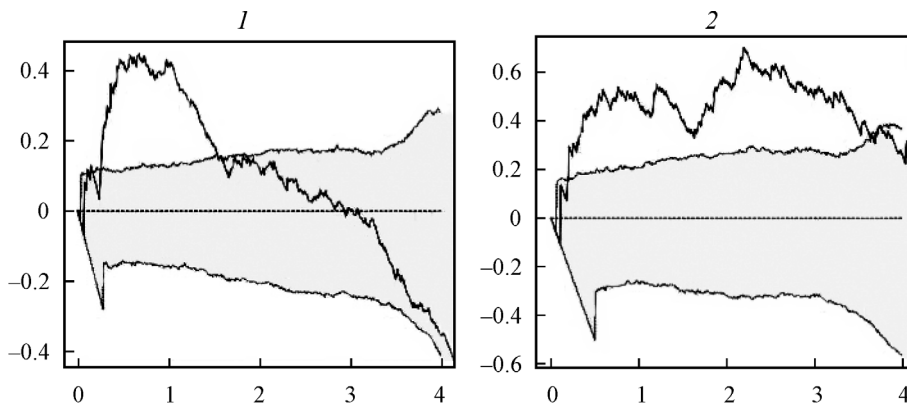


Рис. 3. Графики поведения функции Рипли распределения проростков ( $p$ ) и ювенильных ( $j$ ) особей черники семенного происхождения в сосняке лишайниково-чернично-бруснично-вейниковом — ЦП 4 (1) и ельнике кислично-чернично-зеленомошном с сосной и березой (ЦП 6) на территории лесопарка (2).

Остальные обозначения те же, что и на рис. 2.

При анализе взаимного расположения прегенеративных особей семенного происхождения ( $p, j$ ) и генеративных ( $g$ ) парциальных кустов черники были выявлены два подтипа распределения (микроструктуры): подтип А — формируются агрегации радиусом от 2 до 3 м, при этом первоначально фиксируется «зона отталкивания—низкая плотность» радиусом 20—40 см (рис. 4, 1, 2), и подтип Г — проростки и ювенильные особи распределены относительно генеративных парциальных кустов равномерно (на графике фиксируется значимое «разреживание») (рис. 4, 3, 4).

Генеративные особи представляют собой куртины радиусом до 2—3 м, состоящие из первичного куста либо куста замещения и парциальных кустов. При этом семена черники прорастают в благоприятных условиях свободных участков, в связи с чем, по-видимому, распределение проростков и ювенильных особей по территории носит чаще равномерный характер.

В отношении парциальных кустов в составе ценопопуляций черники выполненный анализ выявил четыре типа пространственной структуры: контактный, клинально-контактный, редко — случайный и разреженный. Последний характерен только для прегенеративных и генеративных парциальных кустов и только в рекреационной зоне. С учетом возрастной структуры ценопопуляционных локусов были выявлены различные подтипы, которые отражают морфогенез и онтогенез *V. myrtillus*, стадии развития куртин, их нарушения в различных условиях произрастания и природопользования.

Первоначально был проведен анализ пространственного распределения всей совокупности парциальных кустов и побегов ( $p, j$ ) черники без учета онтогенетических групп. В результате этого анализа выявили 2 типа и 3 подтипа микроструктуры (табл. 1, рис. 5).

Пространственная структура ценопопуляций черники без учета онтогенетических групп, имеет преимущественно клинально-контактный тип. В разных фитоценозах формируются куртины различного диаметра: в елово-сосновых сообществах диаметр куртин достигает 6—7 м, в сосняках — 3 м. Куртины распределяются по всей трансекте, однако их плотность и размер варьируют, что связано с изменением влажности почвы, реже — освещенности территории. Иногда как в ельниках, так и сосняках скопления могут разли-



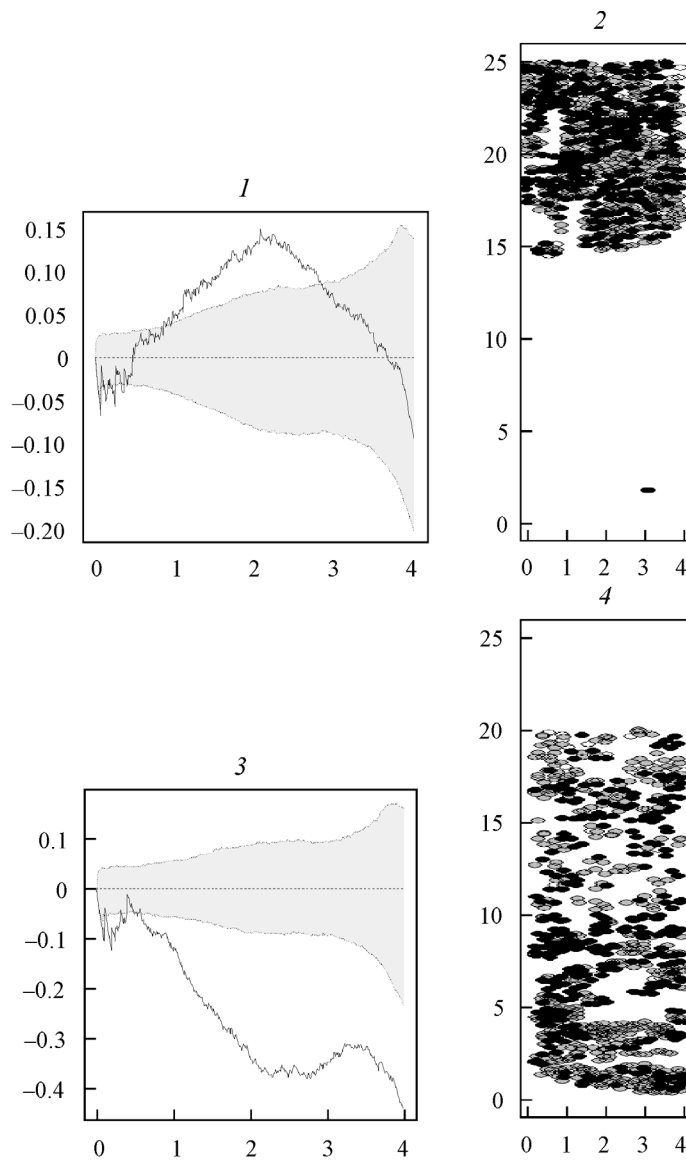


Рис. 4. График поведения функции Рипли (1, 3) и карты-схемы (2, 4) взаимного пространственного распределения особей черники семенного происхождения ( $p, j$ ) и генеративных парциальных кустов ( $g$ ) на территории лесопарка в сосняке лишайниково-чернично-бруснично-вейниковом — ЦП 4 (1, 2) и ельнике чернично-ландышево-мшистом с сосной и березой — ЦП 9 (3, 4).

На графиках: по оси абсцисс — расстояние, для которого рассчитывалось значение функции Рипли, м; по оси ординат — значения  $L(r) - r$  функции. На картах-схемах: кружки белого цвета — прегенеративные ( $p, j, im, v$ ), серого — генеративные ( $g_1, g_2, g_3$ ), черного — постгенеративные ( $s, sc$ ) особи. По горизонтали и по вертикали — расстояние, м.

ТАБЛИЦА 1

**Анализ пространственного распределения всей совокупности парциальных кустов и побегов *Vaccinium myrtillus* без выделения онтогенетических групп**

Тип микроструктуры	Подтип микроструктуры	Численность и плотность парциальных кустов	Фитоценоз
<b>1. Клинально-контагиозный</b> , формирование скоплений с постепенным изменением их числа и размеров	1. <i>Континуально-дискретный</i> — крупные агрегации I порядка радиусом 2.5—4.5 м со значимым отталкиванием в 15—25 см (рис. 5, подтип А)	1. Плотность максимальная, процессы возобновления, замещения и «расползания» куртины не ограничиваются средой (А1) 2. Плотность максимальная, процессы возобновления снижены (А2)	1. Ельник с сосной чернично-кислично-зеленомошный (ЦП 6) 2. Сосняк чернично-вейниково-ландышевый (ЦП 3)
	2. <i>Дискретный</i> — мелкие агрегации I уровня радиусом 0.6—2 м с незначительным отталкиванием в 15 см, распределяются случайно, редко — равномерно (рис. 5, подтип Б)	1. Плотность максимальная, процессы возобновления не нарушены (Б1) 2. Плотность средняя или минимальная, процессы возобновления снижаются (Б3) 3. Плотность средняя, формирование молодой и/или новой куртины (Б2)	1. Сосняк с елью и липой кислично-осоковый (ЦП 5), сосняк бруснично-вейниково-ландышево-лишайниковый (ЦП 2) 2. Сосняк с елью бруснично-чернично-кислично-мшистый (ЦП 7), сосняк чернично-вейниково-ландышевый (ЦП 3) 3. Сосняк кислично-бруснично-вейниково-лишайниковый (ЦП 1)
<b>2. Контагиозный</b> , формирование ограниченных скоплений. Отмечается только в условиях рекреации	3. <i>Дискретно-континуальный</i> — агрегации двух уровней: агрегации I порядка радиусом 0.5—1.5 м со значимым отталкиванием до 25 см образуют агрегацию второго порядка радиусом 3—4 м (подтип В)	1. Плотность максимальная или средняя, процессы возобновления не нарушены (В1 и В2)	1. Сосняк с березой и липой костянично-осоково-снытевый (ЦП 8), сосняк с елью и липой кислично-осоковый (ЦП 5), ельник с сосной и березой чернично-ландышево-мшистый (ЦП 9)
	4. <i>Континуально дискретный</i> — крупные агрегации I порядка радиусом 2.5—3 м со значимым отталкиванием в 15—25 см и мелкие агрегации I порядка радиусом 0.8—1.2 м со значимым отталкиванием 25—35 см (подтип А)	1. Плотность максимальная, процессы возобновления не нарушены (только в условиях рекреации) (А1) 2. Плотность средняя, процессы возобновления не нарушены (А2) 3. Плотность минимальная, процессы возобновления нарушены (в условиях рекреации) (А3)	1. Сосняк чернично-бруснично-вейниково-лишайниковый (ЦП 4) 2. Сосняк чернично-бруснично-вейниково-лишайниковый (ЦП 4) 3. Сосняк чернично-бруснично-вейниково-лишайниковый (ЦП 4), сосняк с березой чернично-вейниково-разнотравный (ЦП 10)

Примечание. Здесь и далее: ЦП — ценопопуляция.

чатся по размеру, при этом крупные скопления могут включать несколько более мелких, т. е. возникают агрегации II порядка. Формирование подобных скоплений заложено в самом типе биоморфы черники. При максимальной и средней плотности черники практически всегда формируются скопления, радиус которых варьирует от 0.8 до 4.5 м, с незначительным отталкиванием между парциальными кустами (в 15—25 см).

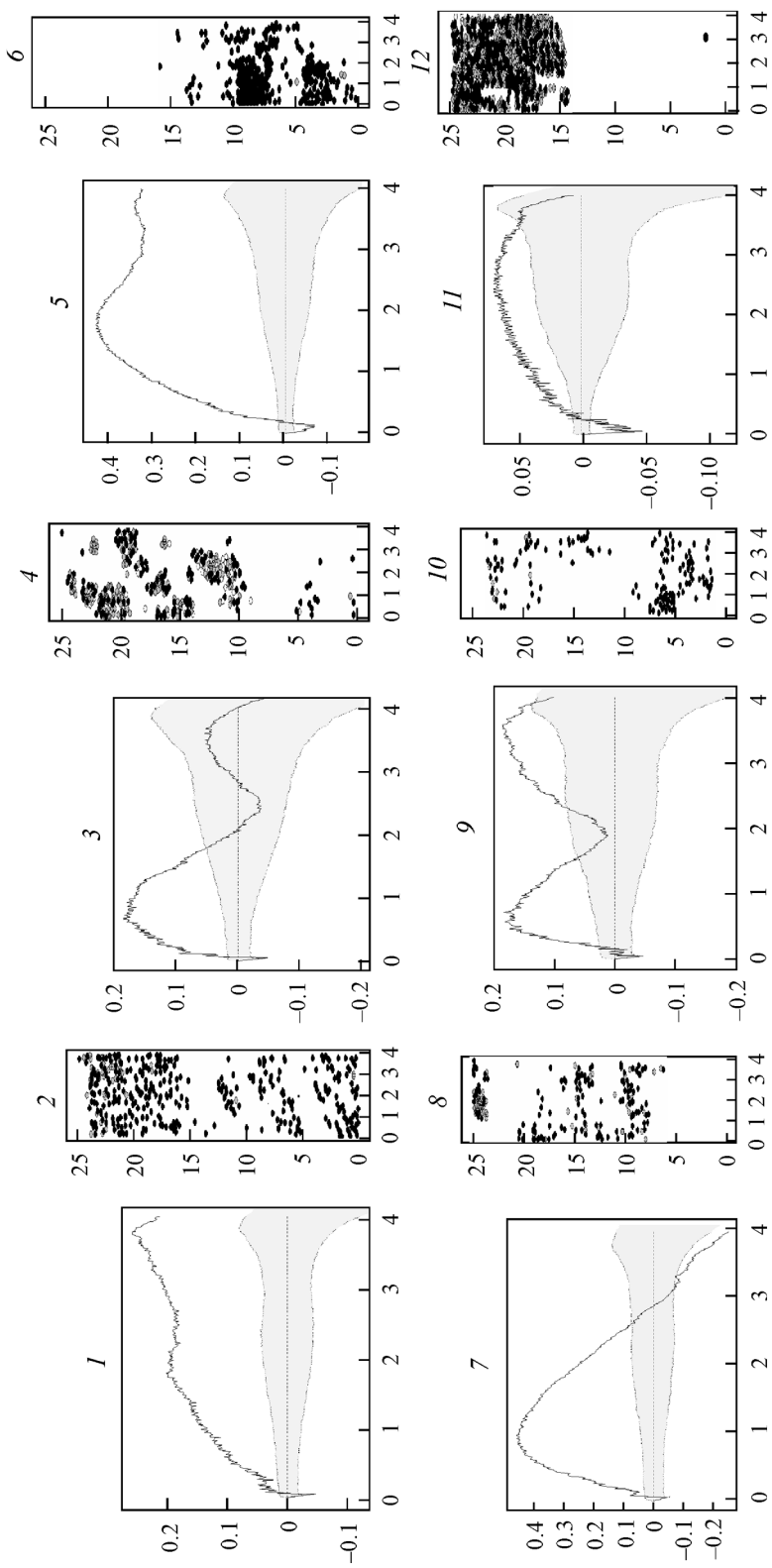


Рис. 5. Графики поведения функции Рипли ( $1, 3, 5, 7, 9, 11$ ) и карты-схемы пространственного распределения парциальных кустов и побегов черники без учета онтогенетических групп ( $2, 4, 6, 8, 10, 12$ ).

$1-10$  — клинально-контагиозный тип пространственного распределения.  
 $1-6$  — подтип А:  $1, 2$  — вариант А1;  $3, 4$  — вариант А2;  $5, 6$  — вариант А1.  $7, 8$  — подтип Б: вариант Б3;  $9, 10$  — подтип В: вариант В2.  $11, 12$  — контагиозный тип пространственного распределения, подтип А: вариант А1. Кружки белого цвета — прегенеративные особи ( $j, im, v$ ). Остальные обозначения те же, что и на рис. 4.

Если скопление имеет большой радиус (2.5—4.5 м), то оно, по-видимому, соответствует одной генеративной особи или одной полночленной куртине черники, которая представлена прегенеративными, генеративными и постгенеративными парциальными кустами, а процессы возобновления, замещения и «расползания» куртины не ограничиваются средой. Если радиус скопления небольшой (0.8—1.5 м) и скопления распределяются случайно (реже — равномерно), то они, по-видимому, соответствуют молодым (при высокой доле прегенеративных парциальных кустов) или старым (в этом случае доля прегенеративных снижается до 10 % или они вообще отсутствуют) куртинам. Радиус скоплений черники в заповеднике, как правило, составлял 3.5—4.0 м, тогда как в рекреационной зоне — от 0.8—1.0 до 2.5—3.5 м.

При минимальной плотности растений пространственный анализ провести было практически невозможно. И в заповеднике, и в рекреационной зоне черника в этом случае представлена единичными парциальными кустами (генеративными либо постгенеративными), удаленными друг от друга на 3—5 м; при этом процессы возобновления растений полностью нарушены — это, как правило, остатки отмирающих разрозненных куртин.

Контагиозный тип пространственной структуры у черники встречался крайне редко и только в рекреационной зоне. Он отмечен в бугристо-западном ландшафте боровых террас рек, для которого характерно резкое изменение режима влажности на песчаных буграх и в западинах, а также в сложных сосняках, в которых черника испытывает конкуренцию со стороны видов неморального разнотравья: осоки волосистой, сныти обыкновенной и костяники. Таким образом, контагиозная структура ценопопуляции обусловлена резко выраженной гетерогенностью среды.

При анализе пространственного размещения прегенеративных парциальных кустов ( $j$ ,  $im$ ,  $v$ ) были выделены 3 типа макроструктуры и 4 подтипа микроструктуры (табл. 2, рис. 6).

Случайное распределение прегенеративных парциальных кустов отмечается редко (рис. 6, 7, 8); оно обусловлено, по-видимому, отсутствием конкуренции, когда в ходе «расползания» куртины черники прегенеративные особи располагаются по ее периферии. Чаще пространственное распределение прегенеративных парциальных кустов носит клинально-контагиозный характер; при этом наблюдается значимое отталкивание особей примерно в радиусе 10—15 см, соответствующее фактическому расстоянию между кустами. По данным И. Г. Серебрякова (1962), размер подземных горизонтальных побегов варьирует от 10 до 40 см, при формировании старых куртин длина подземных побегов может достигать 100—150 см. В последнем случае формируются агрегации II порядка (рис. 6, 5, 6). Скопления прегенеративных особей радиусом до 1 м соответствует I возрастному этапу формирования молодой куртины (рис. 6, 3, 4). Формирование скоплений радиусом до 2—3 м, очевидно, соответствует II возрастному этапу — разрастающейся куртине либо стареющей, когда доля прегенеративных особей менее 10 % и процессы возобновления уже нарушены (рис. 6, 1, 2).

При анализе пространственного размещения генеративных ( $g_1$ ,  $g_2$ ,  $g_3$ ) и постгенеративных парциальных кустов был выявлен 1-й тип пространственной структуры — клинально-контагиозный и 3 подтипа микроструктуры в границах ценопопуляционных локусов (табл. 3, рис. 7).

Преобладает континуально-дискретный подтип (A) — первоначально отмечается значимое отталкивание особей примерно в радиусе 25—35 см, что соответствует расстоянию между парциальными кустами и физическому их исключению. По нашим данным, средний диаметр генеративных парциальных

ТАБЛИЦА 2

**Анализ пространственного распределения прегенеративных парциальных кустов (ПК) и побегов *Vaccinium myrtillus***

Тип микроструктуры	Подтип микроструктуры	Численность и плотность парциальных кустов	Фитоценоз
<b>1. Клинально-контагиозный</b> , формирование скоплений с постепенным изменением их числа и размеров	1. <i>Континуально-дискретный</i> — агрегация радиусом 2.5—3.5 м со значимым отталкиванием в 15—25 см, рис. 6 (подтип А)	1. Плотность максимальная, процессы возобновления, замещения не ограничиваются средней, но могут быть снижены (А1 и А2)	1. ЦП 1 Сосняк кислично-бруснично-вейничково-лишайниковый, ЦПЗ Сосняк чернично-вейничково-ландышевый, ЦП 6 Ельник с сосной чернично-кислично-мшистый
	2. <i>Дискретный</i> — агрегации радиусом 0.8—1.5 с незначительным отталкиванием в 15 см распределяются случайно (подтип Б)	1. Плотность максимальная, процессы возобновления не нарушены (Б1) 2. Плотность средняя, процессы возобновления снижаются (Б2)	1. ЦП 5 Сосняк с елью и липой кислично-осоковый 2. ЦП 2 Сосняк бруснично-вейничково-ландышево-лишайниковый, ЦП 3 Сосняк чернично-вейничково-ландышевый
	3. <i>Дискретно-континуальный</i> — агрегации первого порядка радиусом 0.5—0.6 м со значимым отталкиванием в 15 см образуют агрегацию второго порядка радиусом 3—4 м (подтип В)	1. Плотность максимальная, процессы возобновления не нарушены (В1) 2. Средняя плотность, процессы возобновления не нарушены (В2)	1. ЦП 8 Сосняк с березой и липой костянично-осоково-снытевый 2. ЦП 2 Сосняк бруснично-вейничково-ландышево-лишайниковый, ЦП 5 Сосняк с елью и липой кислично-осоковый
<b>2. Контагиозный</b> , формируются ограниченные скопления	4. <i>Дискретный</i> — агрегации радиусом 0.8—1.5 м с незначительным отталкиванием в 15 см — (подтип Б)	1. Плотность минимальная, процессы возобновления снижаются, отмечается только в условиях рекреации (Б3)	1. ЦП 8 сосняк с березой и липой костянично-снытевый, ЦП 3 сосняк чернично-вейничково-ландышевый
	5. <i>Континуально дискретный</i> — агрегация радиусом 1.5—2.5 м со значимым отталкиванием в 15—25 см (подтип А)	1. Плотность средняя, процессы возобновления снижаются, отмечается только в условиях рекреации (А2)	1. ЦП 4 Сосняк чернично-бруснично-вейничково-лишайниковый
<b>3. Случайный</b>	6. <i>Континуальный</i> — агрегации не образуются, распределение прегенеративных особей носит случайный характер (подтип Г)	1. Плотность максимальная, процессы возобновления возрастают (подтип Г1) 2. Средняя плотность, процессы возобновления снижаются (подтип Г2)	1. ЦП 4 Сосняк чернично-бруснично-вейничково-лишайниковый 2. ЦП 7 Сосняк с елью бруснично-чернично-кислично-зеленомошный

кустов составляет 25.3—28.1 см. При максимальной плотности черники, т. е. в благоприятных условиях произрастания, как в сосняках вейничково-лишайниковых, так и в сосново-еловых зеленомошных ценозах отмечаются самые крупные скопления радиусом 3—4 м. По-видимому, происходит нормальное «расползание» куртины. При ухудшении микроусловий (высокая освещенность в сосняках, переувлажнение в елово-сосновых ценозах, конкуренция)

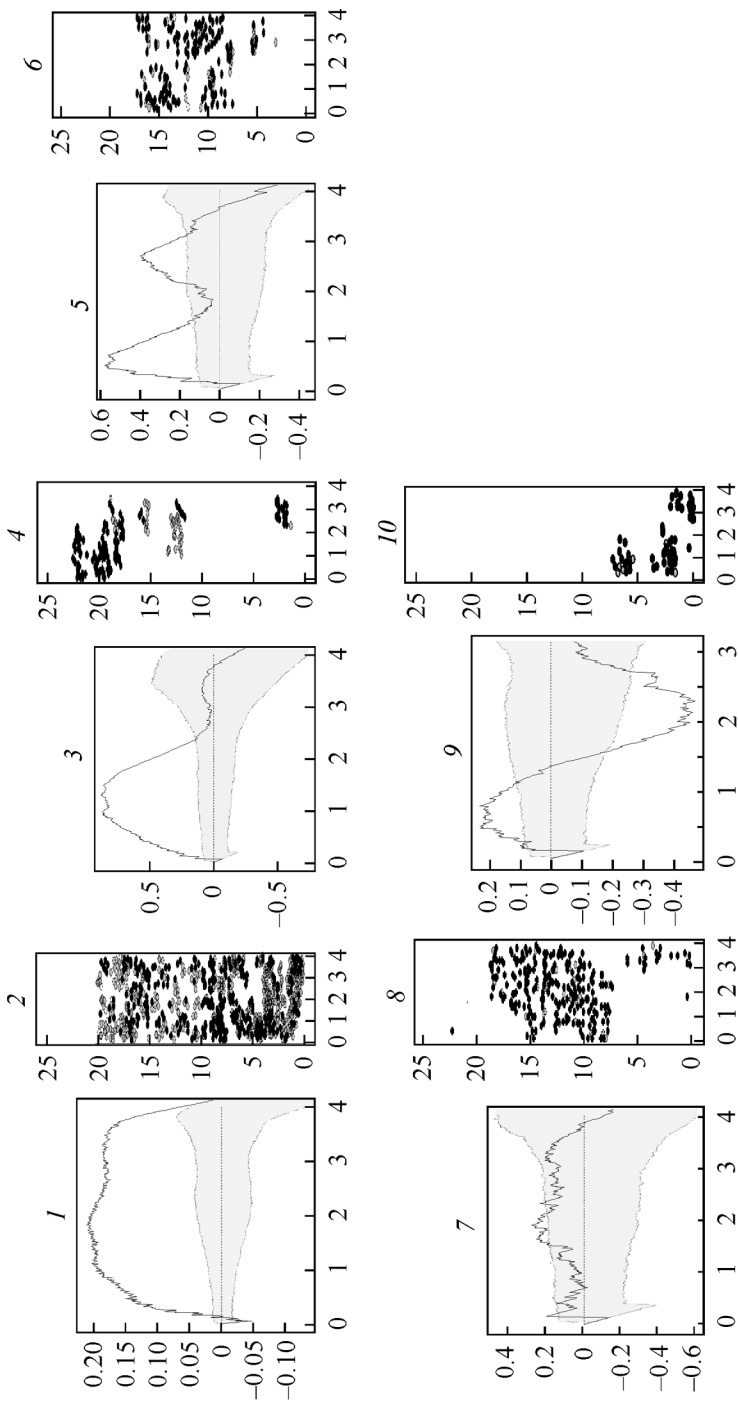


Рис. 6. Графики поведения функции Рипли ( $1, 3, 5, 7, 9$ ) и карты-схемы пространственного распределения прегенеративных парциальных кустов и побегов черники ( $2, 4, 6, 8, 10$ ).

$1-6$  — клинально-контагиозный тип пространственного распределения.  $1, 2$  — подтип А: вариант А1;  $3, 4$  — подтип Б: вариант Б2;  $5, 6$  подтип В: вариант В2.  $7, 8$  — случайный тип пространственного распределения, подтип Г: вариант Г2.  $9, 10$  — контагиозный тип пространственного распределения, подтип Б: вариант Б3. Остальные обозначения те же, что и на рис. 5.

ТАБЛИЦА 3

**Анализ пространственного распределения генеративных  
и постгенеративных парциальных кустов (ПК) *Vaccinium myrtillus***

Тип пространственной структуры	Подтип микроструктуры	Численность и плотность ПК	Фитоценоз
<b>1. Клинально-контагиозный</b> , формирование агрегаций с постепенным изменением их числа и размеров	1. <i>Континуально-дискретный</i> — агрегации радиусом 3—4 м со значимым отталкиванием в 15—20 см, рис. 7 (подтип А)	1. Плотность максимальная и средняя, процессы возобновления, замещения не ограничиваются средой, но могут быть снижены (подтип А1 и А2)	1. ЦП 7 Сосняк с елью бруснично-чернично-кислично-зеленомошный, ЦП3 Сосняк чернично-вейниково-ландышевый, ЦП6 Ельник с сосной чернично-кислично-мшистый
	2. <i>Дискретный</i> — агрегации радиусом 1—2 м с незначительным отталкиванием в 15 см распределяются случайно рис. 7 (подтип Б)	1. Плотность максимальная или средняя, процессы возобновления не нарушены (подтип Б1) 2. Плотность средняя, или минимальная, процессы возобновления снижаются (подтип Б2)	1. ЦП 5 Сосняк с елью и липой кислично-осоковый, ЦП2 Сосняк бруснично-вейниково-ландышево-лишайниковый 2. ЦП 3 Сосняк чернично-вейниково-ландышевый, ЦП 7 Сосняк с елью бруснично-чернично-кислично-зеленомошный
	3. <i>Дискретно-континуальный</i> — повторяющиеся агрегации I порядка радиусом 0.6—1.0 м, распределяясь случайно в радиусе 2.0—2.5 м образуют агрегацию второго порядка радиусом 4 м (подтип В) рис. 7	1. Средняя плотность, процессы возобновления не нарушены (подтип В1) 2. Плотность максимальная, процессы возобновления не нарушены (подтип В2)	1. ЦП 2 Сосняк бруснично-вейниково-ландышево-лишайниковый, ЦП 5 Сосняк с елью и липой кислично-осоковый 2. ЦП8 Сосняк с березой и липой костянично-осоково-снытевый

плотность черники становится средней или минимальной, размер скоплений резко сокращается до 1—2 м, нарушаются процессы замещения и в онтогенетическом спектре преобладают генеративные и постгенеративные группы.

В неблагоприятных условиях рекреации (средняя или минимальная плотность) происходит резкое сокращение радиуса куртины до 0.6—1.0 м. Расползание куртины ограничивается экзогенными и эндогенными процессами. С одной стороны, это вызвано конкуренцией с лесо-луговым и неморальным разнотравьем в сложных сосняках с липой и березой (ЦП 8) либо резким снижением влажности в сухих вейниковых сосняках (ЦП 4). С другой — биологическими процессами: старением куртины, отсутствием процессов замещения и формирования молодых побегов; в этом случае в возрастной структуре практически отсутствуют прегенеративные группы парциальных кустов.

Во взаимном распределении прегенеративных и генеративных особей было отмечено 3 типа макроструктуры и 4 подтипа микроструктуры (табл. 4, рис. 8).

В целом пространственное распределение прегенеративных и генеративных парциальных кустов также носит контагиозный характер. Первоначально отмечается значимое отталкивание особей в радиусе от 25 до 60 см, что соот-

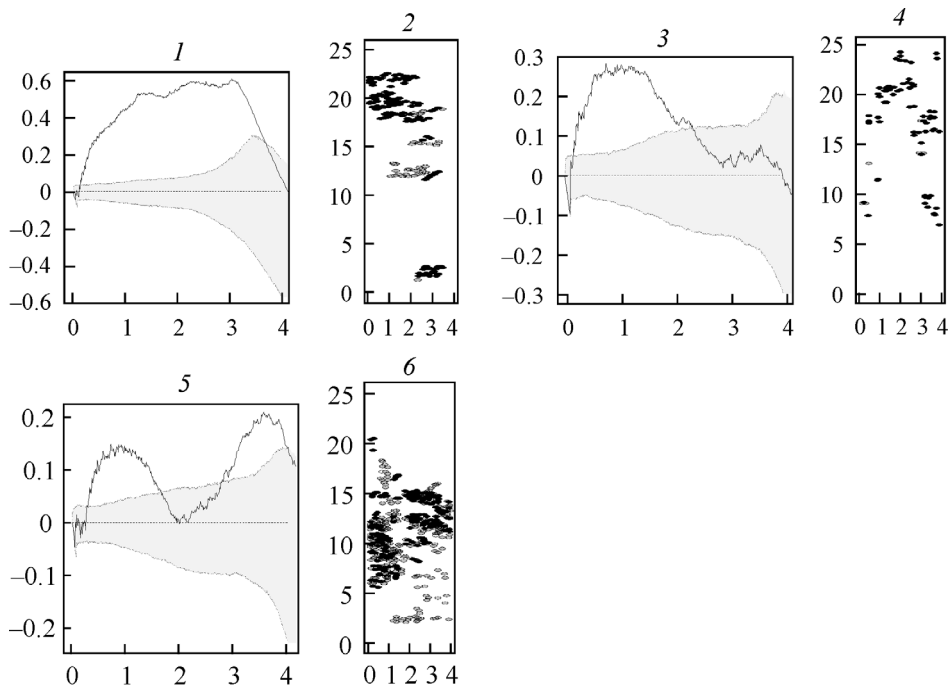


Рис. 7. График поведения функции Рипли (1, 3, 5) и карты-схемы (2, 4, 6) пространственного распределения генеративных и постгенеративных парциальных кустов черники.

1—6 — клинально-контагиозный тип пространственного распределения. 1, 2 — подтип А: вариант А2; 3, 4 — подтип Б: вариант Б2; 5, 6 — подтип В: вариант В2. Остальные обозначения те же, что и на рис. 5.

ветствует длине подземных горизонтальных корневищ, а далее формируются агрегации разного радиуса от 1 до 4 м, соответствующие по сути одной куртине (молодой либо взрослой).

При максимальной плотности (иногда средней), в благоприятных условиях отмечаются крупные скопления радиусом 3.5—4.0 м, которые характеризуются полночленной возрастной структурой с преобладанием генеративных парциальных кустов; по сути куртина соответствует одной генеративной особи. Скопления меньшего радиуса (1—2 м) характерны либо для молодых куртин, где отсутствуют постгенеративные группы и идет процесс формирования новых куртин (например, с материнским первичным кустом). Либо мелкие агрегации образуют крупные скопления (радиусом до 4 м), что обусловлено распадом старой куртины или «расползанием» молодой: в этом случае возрастная структура, как правило, неполночленная, отсутствуют либо прегенеративные, либо постгенеративные группы. Во всех фитоценозах на участках минимальной плотности (неблагоприятные микроусловия) отмечена одна и та же закономерность — скопления имеют радиус 0.8—1.0 м, онтогенетическая структура неполночленная, отсутствуют (или очень низкая доля) прегенеративные группы. В этом случае куртины состоят либо только из генеративных, либо из генеративных и постгенеративных групп парциальных кустов.

И наконец, только в рекреационной зоне отмечается разреживание прегенеративных и генеративных парциальных кустов, т. е. значимое простран-



ТАБЛИЦА 4

**Анализ пространственного распределения прегенеративных  
и генеративных парциальных кустов (ПК) *Vaccinium myrtillus***

Тип пространственной структуры	Подтип микроструктуры	Численность и плотность ПК	Фитоценоз
<b>1. Клинально-контагиозный</b> , с формированием агрегаций с постепенным изменением их числа и размеров	1. <i>Континуально-дискретный</i> — агрегации радиусом 3—4 м, либо 1—2 м, со значимым отталкиванием в 20—60 см (рис. 8, подтип А)	1. Плотность максимальная и средняя, процессы возобновления, замещения не ограничиваются средой, но могут быть снижены (А1, А2)	1. ЦП 5 Сосняк кислично-волосистоосоковый с елью и липой (заповедник), ЦП 6 Ельник с сосной чернично-кислично-мшистый (заповедник, максимальная плотность), ЦП 3 Сосняк чернично-вейниково-ландышевый (лесопарк, максимальная плотность)
	2. <i>Дискретный</i> — агрегации радиусом 1—2 м с незначительным отталкиванием в 15 см распределяются случайно (рис. 8, подтип Б)	3. Плотность максимальная и средняя процессы возобновления не нарушены (Б1, Б2)	ЦП 7 Сосняк с елью бруснично-чернично-кислично-зеленомошный (заповедник), ЦП 8 Сосняк с березой и липой осоково-снытевый (лесопарк, средняя плотность)
	3. <i>Дискретно-континуальный</i> — повторяющиеся агрегации первого порядка радиусом 0,8—1 м, образуют агрегацию второго порядка радиусом 3—4 м (рис. 8, подтип В)	Плотность максимальная и средняя, процессы возобновления не нарушены и мелкие агрегации формируют более крупные (В1, В2)	ЦП 8 Сосняк с березой и липой костянично-осоково-снытевый (лесопарк, максимальная плотность), ЦП 6 Ельник кислично-чернично-зеленомошный с сосной (заповедник, средняя плотность)
<b>2. Контагиозный</b>	4. <i>Дискретный</i> — агрегации радиусом 0,8—1,5 м с незначительным отталкиванием в 20—25 см распределяются случайно (подтип Б)	1. Плотность максимальная, процессы возобновления не нарушены (Б1), плотность средняя, возобновление снижается (Б2)	1. ЦП 4 Сосняк чернично-бруснично-вейниково-лишайниковый (лесопарк) 2. ЦП 7 Сосняк с елью бруснично-чернично-кислично-зеленомошный (заповедник, средняя плотность)
<b>3. Случайный (разреженный)</b>	5. <i>Континуальный</i> — агрегации не образуются, распределение носит случайный или разреженный характер (подтип Г), иногда при явном отталкивании, происходит разреживание особей друг от друга на расстоянии 2—3 м и только затем формируется агрегация, радиусом 3,5—4,0 м	1. Максимальная и средняя плотность, процессы возобновления не нарушены (Г1) 2. Плотность средняя и минимальная, процессы возобновления нарушены (Г2)	1. ЦП 9 Ельник чернично-ландышево-мшистый (максимальная плотность) 2. ЦП 3 Сосняк чернично-вейниково-ландышевый (средняя плотность)

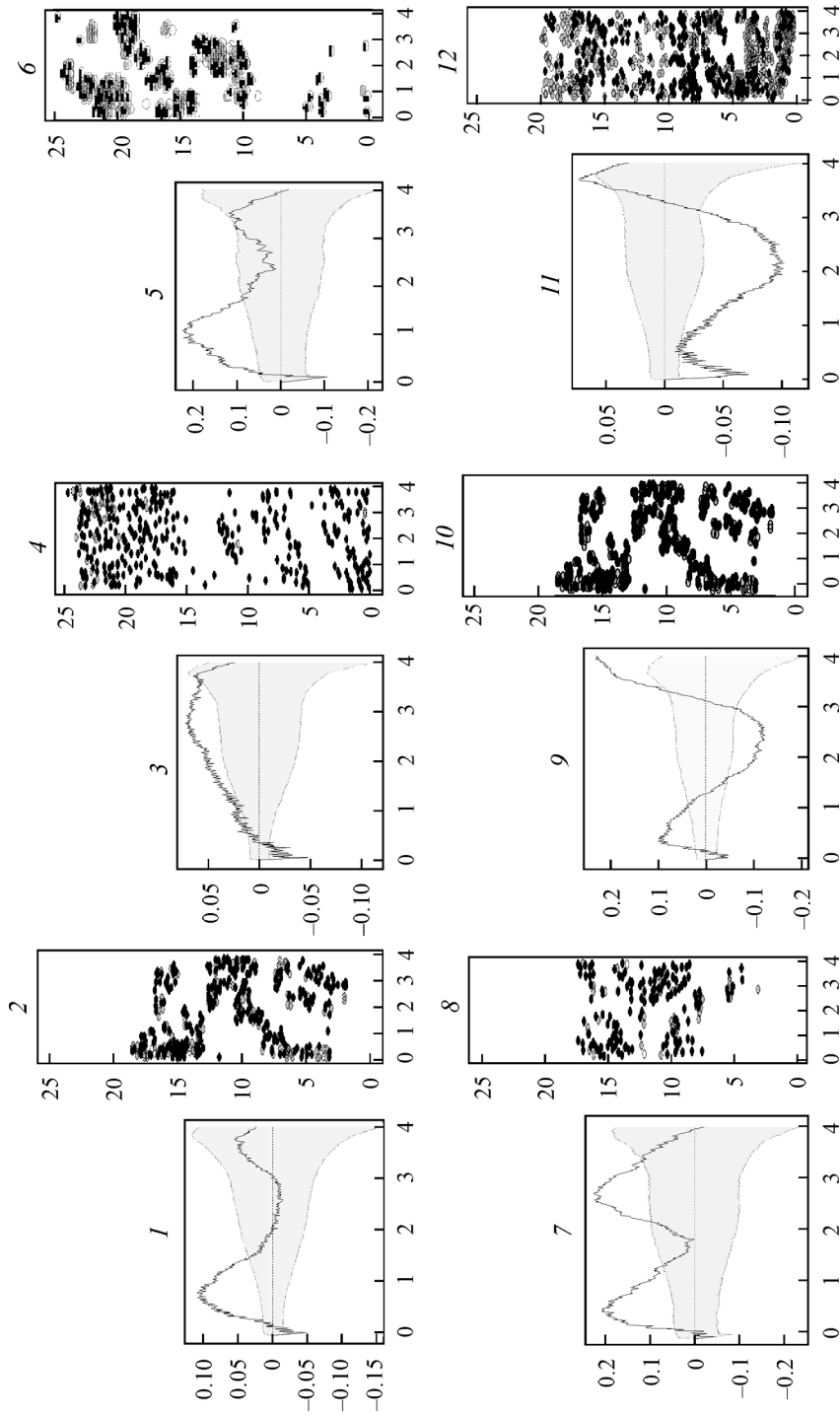


Рис. 8. Графики поведения функции Рипли ( $1, 3, 5, 7, 9, 11$ ) и карты-схемы ( $2, 4, 6, 8, 10, 12$ ) пространственного распределения прегенеративных и генеративных парциальных кустов черники.

$1-10$  — клинально-контагиозный тип пространственного распределения.  $1-4$  — подтип А:  $1, 2$  — вариант А1;  $3, 4$  — вариант А2;  $5, 6$  — подтип Б: вариант Б1;  $7-10$  — подтип В:  $7, 8$  — вариант В2;  $9, 10$  — случайный тип пространственного распределения, подтип Г: вариант Г1. Ос- тальные обозначения те же, что и на рис. 5.

венное разделение особей (парциальных кустов) и формирование равномерной структуры (рис. 8, 11, 12). Мшистый сосняк с елью (ЦП 9) — участок, удаленный от мест отдыха лесопарка, это исходный тип фитоценоза, который преобладал еще 50—100 лет назад (Тюрин, 1922), впоследствии практически исчезнувший с территории лесопарка в результате антропогенной трансформации сообществ (Прохоров, Фардеева, 2005). По эколого-фитоценологическим условиям соответствует елово-сосновым мшистым лесам заповедника, абиотические и биотические условия здесь наиболее подходящие для произрастания черники. Первоначально равномерное пространственное распределение прегенеративных и генеративных парциальных кустов в радиусе до 2 м с увеличением плотности приводит к постепенному формированию скопления радиусом в 3.5 м и соответствует нормальному расползанию крупной куртины. Нарушения биоморфы черники нет по-прежнему, формируется агрегация в виде куртины, причем в возрастном спектре представлены как генеративные, так и прегенеративные парциальные кусты. Отмечается нормальный процесс разрастания, что способствует закреплению черники на территории сообщества и укреплению ценопопуляции по отношению к другим видам экосистемы. Напротив, в бугристо-западинном ландшафте борových террас, где отмечаются резкие изменения режима влажности на песчаных буграх и увеличение доли лугового разнотравья (ЦП 3), нарушены процессы роста и расползания куртин, черника отмечается фрагментарно, в этом случае формируются мелкие разновозрастные скопления парциальных кустов. Можно предположить как положительный вариант, что при дегрессии растительных сообществ в условиях рекреации такой мощный вегетативно-подвижный вид, как черника, включает все возможные механизмы для устойчивого развития, поэтому увеличиваются вариации пространственного распределения особей за счет вегетативного размножения. Однако из-за фрагментации скоплений, уменьшения их размеров, снижения эффективности использования ресурсов нарушаются процессы морфо- и онтогенеза жизненной формы кустарничка. Доминантный вид мшистых елово-сосновых и сосновых сообществ не выдерживает конкуренции с лесо-луговым разнотравьем и задернением почвы в нарушенных сосняках. Таким образом, разреженная или равномерная пространственная структура — это признак критического состояния популяции черники, который предшествует последующему исчезновению вида в фитоценозе.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На основе использования *K*-функции Рипли и анализа взаимного расположения парциальных кустов разных онтогенетических групп можно отметить следующее.

Для черники *Vaccinium myrtillus* L., как и для большинства лесных видов, при недостатке освещенности, почвенного довольствия, высокой конкуренции наиболее характерно вегетативное размножение. Семена прорастают на свободных от парциальных кустов участках в благоприятных условиях.

Пространственное размещение всех прегенеративных, а также прегенеративных и генеративных групп парциальных кустов или всей совокупности парциальных кустов *V. myrtillus* без учета онтогенетического состояния носит контактиозный характер, в благоприятных условиях преобладает вариант клинально-контактиозный. Образуются агрегации 3 типов: мелкие — от 0.6 до 1.5 м; крупные — от 3 до 4 м и двухуровневые агрегации I и II порядков —

крупные скопления радиусом 3—4 м могут включать несколько более мелких радиусом 0.6—1.5 м.

Образование скоплений различных радиусов либо различных уровней агрегированности обусловлено морфогенезом и онтогенезом черники обыкновенной, когда при вегетативном размножении формируются куртины разного возраста, разных размеров, состоящие из разного числа парциальных кустов. Радиус скоплений соответствует возрасту куртины *V. myrtillus*. Более молодые куртины имеют радиус 1—2 м (I возрастной этап). Зрелые куртины радиусом 3—4 м иногда состоят из агрегаций 2 уровней (II возрастной этап «разрастающейся» куртины). При старении куртины и отмирании части подземных побегов образуются мелкие скопления радиусом 0.8—1.0 м, образованные разными онтогенетическими группами парциальных кустов, формирующие затем агрегацию 2-го уровня. Асинхронность развития подобных агрегаций, по-видимому, способствует устойчивости популяции в разных экологических условиях.

В целом пространственно-возрастная структура черники обыкновенной как в заповедной, так и в рекреационной зоне однотипна и соответствует процессам морфо- и онтогенеза структуры самой биоморфы, однако размер и радиус скоплений *V. myrtillus* в рекреационно-нарушенных фитоценозах лесопарка несколько меньше (иногда в 2 раза). Равномерное распределение парциальных кустов приводит к процессам разреживания, фрагментации и уменьшению размеров скоплений, снижению конкурентных позиций и является признаком пессимального или критического состояния популяции черники. В антропогенно-нарушенных фитоценозах динамика травяно-кустарничкового яруса приводит к его полной деградации, доминированию паркового сорно-лугового разнотравья, что является причиной «вынужденной» фрагментации ценопопуляционных локусов *V. myrtillus*, снижает процессы замещения и вегетативного «расползания» куртин, является причиной старения и в конечном итоге выпадения вида (как и большинства других лесных видов) из состава сообществ.

В основе пространственной структуры лежат эволюционно-закрепленные биологические особенности вида, формирующие определенный тип жизненной формы (в данном случае полицентрического вегетативно-подвижного кустарничка), который и определяет контактирующий пространственный «рисунок» черники. Анализ пространственной структуры *V. myrtillus* на основе разных методов исследования, позволяющий выявить особенности популяционной организации этого вида, требует продолжения.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Гр аб ар ник П. Я. Пространственная статистика в экологии: концепции, модели, методы // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: Материалы III Всерос. науч. конф. Йошкар-Ола; Пушино, 2008. С. 467.
- Гр ей г-С м и т П. Количественная экология растений. М., 1967. 359 с.
- Гр и г о р ь е в а Н. М. Возрастная и пространственная структура ценопопуляций желтой люцерны: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1975. 24 с.
- Е ф и м о в а М. А. Биоморфологические особенности *Vaccinium myrtillus* L. и *V. vitis-idaea* L. в естественных и антропогенно нарушенных лесных сообществах Кольского полуострова // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 2007. 22 с.
- Е ф и м о в а М. А., М а з н а я Е. А. Особенности морфологической структуры подземных и надземных органов *Vaccinium myrtillus* L. и *V. vitis-idaea* L. в условиях атмосферного загрязнения // Проблемы экологии растительных сообществ Севера. СПб., 2005. С. 161—174.

- Заугольнова Л. Б. Неоднородность строения ценопопуляций во времени и пространстве // Бот. журн. 1976. Т. 61, № 2. С. 187—196.
- Заугольнова Л. Б., Смирнова О. В. Возрастная структура ценопопуляций многолетних растений и ее динамика // Журн. общ. биол. 1978. Т. 39, № 6. С. 849—858.
- Заугольнова Л. Б. Структура популяций семенных растений и проблемы их мониторинга: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 1994. 70 с.
- Заугольнова Л. Б., Михайлова Н. Ф. Структура фитогенного поля особей у некоторых плотнoderновинных злаков // Бюл. МИОП. Отд. биол. 1978. Т. 83, вып. 6. С. 79—88.
- Злобин Ю. А. Исследования механизмов, определяющих межвидовые ассоциированности и фитоценологическую структуру растительного покрова // Бот. журн. 1976. Т. 61, № 4. С. 466—479.
- Ипатов В. С., Кирикова Л. А. Фитоценология. СПб., 1997. 316 с.
- Комаров А. С. Стационарные и динамические модели биоразнообразия напочвенного покрова лесных экосистем // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: Материалы II Всерос. науч. конф. Йошкар-Ола, 2006. С. 11—13.
- Лянгузова И. В., Мазная Е. А. Возрастная структура ценопопуляций *Vaccinium myrtillus* L. и *V. vitis-idaea* L. в условиях хронического промышленного загрязнения // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: Материалы II Всерос. науч. конф. Йошкар-Ола, 2006. С. 261—262.
- Мазная Е. А. Сравнительная характеристика ценопопуляций *Vaccinium myrtillus* в условиях длительного атмосферного загрязнения (Кольский полуостров) // Раст. ресурсы. 2003. Т. 39, вып. 4. С. 36—47.
- Мазная Е. А. Влияние промышленных выбросов на состояние и структуру ценопопуляций *Vaccinium myrtillus* и *V. vitis-idaea* (Кольский полуостров) // Раст. ресурсы. 2001. Т. 37, вып. 3. С. 1—12.
- Марков М. В. Популяционная биология растений. М., 2012. 392 с.
- Полянская Т. А., Жукова Л. А., Шестакова Э. В. Онтогенез черники обыкновенной (*Vaccinium myrtillus* L.) // Онтогенетический атлас лекарственных растений. Т. 2. Йошкар-Ола, 2000. С. 51—61.
- Популяционная экология растений / Л. А. Жукова, О. П. Ведерникова, О. В. Смирнова и др. Йошкар-Ола, 1994. 86 с.
- Прохоров В. Е., Фардеева М. Б. Общая характеристика наземной растительности города и его рекреационной зоны (на примере лесопарка «Лебяжье») // Экология города Казани (коллективная монография). Казань, 2005. С. 148—158.
- Смирнова О. В., Чистякова А. А., Попадюк Р. В. и др. Популяционная организация растительного покрова лесных территорий (на примере широколиственных лесов европейской части СССР). Пущино, 1990. 88 с.
- Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений. М., 1962. 377 с.
- Титов Ю. В., Шереметьев С. Н. Пространственное размещение растений в ценопопуляциях некоторых видов // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1984. Т. 89, вып. 6. С. 40—51.
- Тюрин И. В. Песчаные почвы сосновых лесов в окрестностях Казани // ВКСХОС. 1922. № 2. С. 1—14.
- Уранов А. А. Фитогенное поле // Проблемы современной ботаники. М.; Л., 1965. Т. 2. С. 251—254.
- Уранов А. А. Вопросы изучения структуры фитоценозов и видовых ценопопуляций // Ценопопуляции растений. М., 1977. С. 8—20.
- Фардеева М. Б., Чижикова Н. А., Бирючевская Н. В., Рогова Т. В., Савельев А. А. Математические подходы к анализу пространственно-возрастной структуры популяций дерновинных видов трав // Экология. 2009. № 4. С. 249—257.
- Фардеева М. Б., Чижикова Н. А., Красильникова О. В. Многолетняя динамика онтогенетической и пространственной структуры ценопопуляций *Cypripe-*

- dium calceolus* L. // Уч. зап. Казанского ун-та. Сер. «Естественные науки». 2010. Т. 152, кн. 3. С. 159—173.
- Фардеева М. Б., Рогова Т. В. Методы изучения пространственно-возрастной структуры популяций растений // Раст. ресурсы. 2012. Т. 48, вып. 4. С. 597—613.
- Ценопопуляции растений: основные понятия и структура. М., 1976.
- Ценопопуляции растений (развитие и взаимоотношения). М., 1977.
- Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). М., 1988.
- Ярмишко В. Т. Состояние и продуктивность растений напочвенного покрова сосновых лесов в условиях аэротехногенного загрязнения на европейском Севере // Успехи современного естествознания. 2012. № 11, ч. 1. С. 18—21.
- Baddeley A., Turner R., van Lieshout M. SPATSTAT: Spatial Point Pattern analysis, model-fitting and simulation. R package version 1. 2005. P. 8—3. URL <http://www.spatstat.org>.
- Caswell H. Matrix population models: construction, analysis and interpretation. 2nd ed. Sunderland MA, 2001.
- Ripley B. D. The second-order analysis of stationary point processes // J. of Applied Probability. 1976. Vol. 13. P. 255—266.
- Haase P. Spatial pattern analysis in ecology based on Ripley's function: introduction and methods of edge correction // J. Veg. Sci. P. 575—582.
- Harper J. L. Population biology of plants. London, 1977.
- R Development Core Team. R: A language and environment for statistical computing. Vienna Austria (2006). ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>.
- Silvertown J. W., Lovett Doust J. Introduction to plant population biology. 3rd ed. Oxford, 1993. 210 p.

---

SPATIAL AND ONTOGENETIC STRUCTURE OF COENOPOPOPULATIONS  
OF *VACCINIUM MYRTILLUS* (ERICACEAE)  
ON THE SOUTHERN BORDER OF THE AREA (TATARSTAN REPUBLIC)

*M. B. Fardeeva, G. R. Islamova, N. A. Chizhova*

SUMMARY

The article describes the methods for study of spatial and age structure of populations of *Vaccinium myrtillus* L. under reserve and recreational use areas in the south of the forest zone. Analysis of intrapopulation spatial relationships of *V. myrtillus* partial bushes was conducted using electronic maps, databases and software package R, where statistics of relative position of partial bushes for different classes (ontogenetic groups) were calculated using the Ripley function, density and size of aggregations were measured. Spatial and ontogenetic structure of blueberry's populations under different ecological and phytocenological growing conditions was analyzed. The spatial patterns in the distribution of ontogenetic groups of blueberry's partial bushes were revealed.

Key words: *Vaccinium myrtillus*, coeopopulation, spatial and ontogenetic structure, age structure, Ripley function, aggregation, cline-contagious spatial structure, Tatarstan Republic.