

На правах рукописи

ЕФИМОВА
Мария Александровна

**БИОМОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ *VACCINIUM*
MYRTILLUS L. И *VACCINIUM VITIS-IDAEA* L. В ЕСТЕСТ-
ВЕННЫХ И АНТРОПОГЕННО НАРУШЕННЫХ ЛЕСНЫХ
СООБЩЕСТВАХ КОЛЬСКОГО ПОЛУОСТРОВА**

03.00.16 – «Экология»

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Санкт-Петербург
2007

Работа выполнена в Лаборатории экологии растительных сообществ
Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН

Научный руководитель: кандидат биологических наук,
старший научный сотрудник
Мазная Елена Александровна

Официальные оппоненты: доктор биологических наук,
старший научный сотрудник
Мазуренко Мая Тимофеевна

кандидат географических наук, доцент
Опекунова Марина Германовна

Ведущая организация: Институт проблем промышленной экологии Севера
Кольского НЦ РАН

Защита состоится «30» мая 2007 г. в 14⁰⁰ часов на заседании диссер-
тационного совета К 002.211.01 при Ботаническом институте им. В.Л. Ко-
марова РАН по адресу: 197376, Санкт-Петербург, ул. Профессора Попова,
2. Тел.: (812) 246-37-42, факс: (812) 234-45-12

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Ботанического
института им. В.Л. Комарова РАН.

Автореферат разослан «27» апреля 2007 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
кандидат биологических наук



О. С. Юдина

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. Черника обыкновенная *Vaccinium myrtillus* L. и брусника обыкновенная *V. vitis-idaea* L. широко представлены в различных растительных сообществах бореальной зоны, а также в арктических и горных тундрах. Они являются основными доминантами травяно-кустарничкового яруса северо-таежных хвойных лесов Кольского полуострова, одного из наиболее индустриально развитых регионов Российской Федерации. Основным источником аэротехногенного загрязнения окружающей среды в центральной части полуострова является крупнейший в Европе комбинат цветной металлургии ОАО «Комбинат Североникель» (г. Мончегорск), главными компонентами выбросов которого являются диоксид серы и полиметаллическая пыль (Ni, Cu, Co).

Наиболее устойчивыми компонентами растительных сообществ, которые сохраняются вблизи комбината, являются ягодные кустарнички *V. myrtillus* и *V. vitis-idaea*. Изучению особенностей морфологической структуры парциальных кустов *V. myrtillus* и *V. vitis-idaea* в экстремальных природных условиях и при антропогенных нарушениях посвящено значительное число работ. Однако данные об их росте и развитии в условиях промышленного загрязнения крайне немногочисленны. В связи с этим, изучение состояния *V. myrtillus* и *V. vitis-idaea* в лесных сообществах, подвергающихся загрязнению тяжелыми металлами и диоксидом серы, является актуальным, поскольку позволяет выявить ответные реакции организма на техногенный стресс.

Цели и задачи исследования. Целью настоящей работы является сравнительное исследование биоморфологических особенностей *V. myrtillus* и *V. vitis-idaea* в фоновых северо-таежных сосновых и еловых лесах и в условиях различного уровня промышленного загрязнения.

В связи с этим были поставлены следующие задачи:

1. охарактеризовать онтогенез парциальных кустов *V. myrtillus* и *V. vitis-idaea* в естественных и антропогенно нарушенных северо-таежных лесных сообществах;
2. изучить морфогенез парциальных кустов *V. myrtillus* и *V. vitis-idaea* в еловых и сосновых лесах, расположенных на разном расстоянии от источника загрязнения;
3. провести сравнительный анализ накопления тяжелых металлов в различных органах *V. myrtillus* и *V. vitis-idaea*, произрастающих по градиенту загрязнения, и оценить взаимосвязь между степенью повреждения ассимиляционных органов и содержанием в них Ni и Cu;
4. выявить взаимосвязь параметров ценопопуляций изучаемых видов с уровнем атмосферного загрязнения, характеристиками нижних ярусов лесных сообществ и толщиной лесной подстилки;

5. провести сравнительный анализ механизмов устойчивости *V. myrtillus* и *V. vitis-idaea* к промышленному загрязнению.

Научная новизна. Впервые исследованы особенности роста и развития *V. myrtillus* и *V. vitis-idaea* в естественных северо-таежных сосновых и еловых лесах и в условиях промышленного загрязнения. Впервые детально охарактеризованы особенности онтогенеза парциальных кустов изученных видов в районе исследования. Впервые в северо-таежных лесных сообществах на большом количественном материале изучено формирование морфоструктуры парциальных кустов исследуемых видов в процессе онтогенеза. Впервые выявлены особенности морфогенеза *V. myrtillus* и *V. vitis-idaea* в условиях промышленного загрязнения. Впервые установлено изменение формы роста *V. myrtillus* в хвойных лесах, подвергающихся воздействию аэротехногенного загрязнения. Дана оценка устойчивости *V. myrtillus* и *V. vitis-idaea* в условиях техногенного стресса. Установлены взаимосвязи между основными параметрами ценопопуляций изученных видов и характеристиками северо-таежных лесных экосистем (проективное покрытие травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов, уровень содержания тяжелых металлов в подстилке, толщина подстилки).

Практическое значение. Результаты исследований могут быть использованы для оценки состояния ценопопуляций *V. myrtillus* и *V. vitis-idaea*, являющихся важными лекарственными и пищевыми видами, разработки системы мероприятий по их восстановлению после нарушения под влиянием различных антропогенных факторов и проведения экологического мониторинга лесных сообществ.

Апробация работы. Основные положения работы докладывались на международной конференции «Экологические проблемы северных регионов и пути их решения» (Апатиты, 2004); на X школе по теоретической морфологии растений «Конструкционные единицы в морфологии растений» (Киров, 2004); на VII международной конференции по морфологии растений, посвященной памяти Ивана Григорьевича и Татьяны Ивановны Серебряковых (Москва, 2004); на VIII Молодежной конференции ботаников в Санкт-Петербурге (Санкт-Петербург, 2004); на конференции молодых ученых «Экология: от генов до экосистем» (Екатеринбург, 2005); на IX Всероссийском популяционном семинаре «Особь и популяция – стратегии жизни» (Уфа, 2006).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 14 работ, в том числе две в рецензируемых журналах.

Объем и структура диссертации. Диссертация состоит из введения, 7 глав, заключения и выводов. Работа изложена на 150 страницах, иллюстрирована 15 таблицами, 39 рисунками и фотографиями. Список литературы содержит 343 источника, из них 47 на иностранных языках. Исследования поддержаны грантами РФФИ № 01-04-49814 и № 04-04-49525.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. ХАРАКТЕРИСТИКА *VACCINIUM MYRTILLUS* L. И *V. VITIS-IDAEA* L. В ЕСТЕСТВЕННЫХ УСЛОВИЯХ И УСЛОВИЯХ АНТРОПОГЕННОГО СТРЕССА

Анализ литературных данных показал, что *V. myrtillus* и *V. vitis-idaea* характеризуются широкой экологической амплитудой. Наиболее часто они произрастают в светло- и темно-хвойных, а также мелколиственных лесах бореальной зоны, где занимают господствующее положение в травяно-кустарничковом ярусе (Сукачев, 1938; Кирикова, 1975; Рысин, 1975; Баландина, Вахрамеева, 1978, 1980 и др.). Многими авторами подчеркивается их устойчивость к неблагоприятным природным условиям и к значительным антропогенным нагрузкам, которая определяется адаптационными механизмами, действующими как на организменном уровне (лабильность морфологических характеристик жизненной формы), так и на популяционном (пластичность онтогенетической и пространственной структур). Достаточно подробно изучены особенности ягодных кустарничков в условиях природного (Жуйкова, 1959, 1964; Берко, Колищук, 1970; Малышев, 1973; Хохряков, 1976; Васильев и др., 1978; Мазуренко, 1982; Шиятов и др., 2005 и др.) и антропогенного (сплошные и выборочные рубки, пожары, рекреационная нагрузка и др.) стресса (Сахаров, 1951; Корчагин, 1954; Мелехов и др., 1965; Михалева, Чугунова, 1971; Краснов, 1980; Юферева, Токмакова, 1984; Тюлин, Мазная, 1987; Черкасов и др., 1988; Кравченко, 1990; Шутов, 2000; Strengbom et al., 2003; Olofsson et al., 2004 и др.). Сведения о биоморфологических особенностях *V. myrtillus* и *V. vitis-idaea* в условиях промышленного загрязнения немногочисленны (Деева, Мазная, 1990; Мазная, 2001, 2003), что определило цель и задачи настоящего исследования.

Глава 2. ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЙ

Исследования проводили в Апатитском и Мончегорском административных районах Мурманской области, расположенных в центральной части Кольского полуострова, на территории, относящейся к подзоне северо-таежных лесов Карельско-Кольской подпровинции Североевропейской таежной провинции (Геоботаническое..., 1989). Приводится подробная характеристика природных условий района исследования (рельеф и гидрология, климат, температура, влажность, роза ветров, осадки, почвы, растительность), а также представлена динамика атмосферных выбросов твердых веществ и диоксида серы ОАО «Комбинат Североникель» (г. Мончегорск, Мурманская обл.) за период 1990–2000 гг.

Глава 3. ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Объектами настоящего исследования служили *V. myrtillus* и *V. vitis-idaea* – основные доминанты травяно-кустарничкового яруса сосновых и еловых лесов Кольского полуострова. При изучении биоморфологических особенностей *V. myrtillus* и *V. vitis-idaea* использовали фитоценотический подход, при котором центром воздействия на среду и элементарным источником фитогенного поля является парциальный куст (Уранов, 1965). Каждый из парциальных кустов имеет систему придаточных корней, вследствие чего обладает значительной автономностью, т.е. может самостоятельно существовать и давать новые центры разрастания (Смирнова, 1976; 2002).

Исследования проводили в 2001–2005 гг. на 9 постоянных пробных площадях в сосняках кустарничково-лишайниковых (средний возраст древостоя 60 и 200–220 лет) и ельниках зеленомошных (средний возраст древостоя 200 лет), которые были заложены сотрудниками лаборатории экологии растительных сообществ БИН РАН для проведения многолетнего мониторинга за состоянием лесных экосистем. Пробные площади располагались в 65–75 (фоновый район), 18–30 (буферная зона) и 8–11 км (импактная зона) от ОАО «Комбинат «Североникель» и были сопоставимы по положению в рельефе, таксационным показателям древостоя, видовому составу напочвенного покрова и физико-химическим характеристикам Al-Fe гумусовых подзолистых почв, а также времени последнего пожара (Влияние ..., 1990; Методы..., 2002).

Для характеристики основных параметров ценопопуляций *V. myrtillus* и *V. vitis-idaea*, в которых проводили исследования, использовали общепринятые методики (Ценопопуляции ..., 1976, 1988; Методы..., 2002).

На каждой пробной площадке было заложено по 30 шт. площадок размером 0.5×0.5 м, которые располагали на трансектах, равномерно пересекающих площадь ценоза. На площадках определяли проективное покрытие исследуемых видов, а также травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов в целом и измеряли толщину подстилки. Для характеристики онтогенеза и морфометрических параметров *V. myrtillus* и *V. vitis-idaea*, на площадках срезали все парциальные кусты, у которых определяли календарный и биологический возраст, общую высоту, диаметр и протяженность (высоту) его кроны, длину побега текущего года и площадь листа. Для изучения морфогенеза случайным образом было отобрано по 30–50 парциальных кустов каждого календарного и биологического возраста, на которых определяли общее число побегов, порядок ветвления побега и его тип в соответствии с классификацией, разработанной М.Т. Мазуренко и А.П. Хохряковым (1977), продолжительность жизни побега и его линейные размеры. В каждой ценопопуляции было проанализировано не менее 2000 шт. парциальных кустов. Кроме того, на каждой пробной площадке было раскопано не менее 15 отрезков корневищ (длиной до 5–10 м) каждого вида. На отрезках определяли число боковых подземных побегов

и спящих почек на них, число парциальных кустов, их календарный возраст и расстояние между ними.

Степень повреждения листьев токсикантами определяли по площади, занимаемой пятнами осенней окраски, относительно общей площади листа и разделяли на следующие градации: листья нормальной окраски (здоровые); менее 25%; 26–50%; 51–75%; свыше 75% листа приобрело патологическую окраску.

Изучение накопления элементов-загрязнителей в различных органах исследуемых видов и в органогенном горизонте почвы проводили методом атомно-абсорбционной спектрофотометрии (Методы..., 2002).

Статистическая обработка полученных результатов выполнена на основе дисперсионного и корреляционного анализов с помощью стандартных пакетов программ Excel и Statistica.

Глава 4. ВОЗДЕЙСТВИЕ ПРОМЫШЛЕННОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ НА АССИМИЛЯЦИОННЫЙ АППАРАТ И НАКОПЛЕНИЕ ТЯЖЕЛЫХ МЕТАЛЛОВ В РАЗЛИЧНЫХ ОРГАНАХ *VACCINIUM MYRTILLUS* И *V. VITIS-IDAEA*

В условиях промышленного загрязнения происходит ускоренное старение ассимиляционных органов *V. myrtillus*, что выражается в увеличении площади преждевременного осеннего раскрашивания листьев (табл. 1). Ассимиляционный аппарат *V. vitis-idaea* обладает большей устойчивостью к воздействию атмосферных выбросов по сравнению с *V. myrtillus*, что связано с различиями в анатомо-морфологическом строении листьев исследуемых видов кустарничков (Баккал и др., 1990; Кравкина, 1997).

Таблица 1

Относительное распределение (в %) листьев *Vaccinium myrtillus* и *V. vitis-idaea* с разной степенью повреждения

Степень повреждения, % от площади листа	Фоновый район	Буферная зона	Импактная зона
<i>Vaccinium myrtillus</i>			
0 (здоровые)	24.7	5.3	0
<25	42.2	34	14.9
26–50	8.7	15.5	13.8
51–75	7.2	10.8	13.9
>75	17.7	34.4	57.2
<i>V. vitis-idaea</i>			
0 (здоровые)	80 (62.9)	65 (33)	21.2 (9.6)
<25	16.1 (33)	32.3 (60.7)	51.8 (55.7)
26–50	2.2 (2.5)	1.3 (4.0)	8.7 (12.0)
51–75	0.8 (1.3)	0.8 (0.8)	8.6 (6.8)
>75	0.9 (0.3)	0.6 (1.5)	9.7 (15.9)

Примечание. В скобках приведены данные для многолетних листьев.

В пределах конкретного местообитания (буферная или импактная зона) между степенью повреждения листьев обоих видов кустарничков и накоплением в них металлов-загрязнителей (Ni, Cu) взаимосвязь отсутствует, хотя по градиенту загрязнения такая связь существует ($r=0.86-0.99$, $p<0.05$).

В фоновом районе концентрации Ni и Cu в различных органах *V. myrtillus* сопоставимы между собой (рис. 1). С увеличением содержания тяжелых металлов в лесной подстилке по градиенту загрязнения во всех органах исследуемых видов также возрастают концентрации Ni и Cu, коэффициенты корреляции между этими показателями составляют от 0.91 до 0.99 ($p<0.05$). В импактной зоне содержания Ni и Cu располагаются в убывающем ряду: корень>побег>лист>плод (ягода) (рис. 1). Аналогичные закономерности отмечены и для *V. vitis-idaea*.

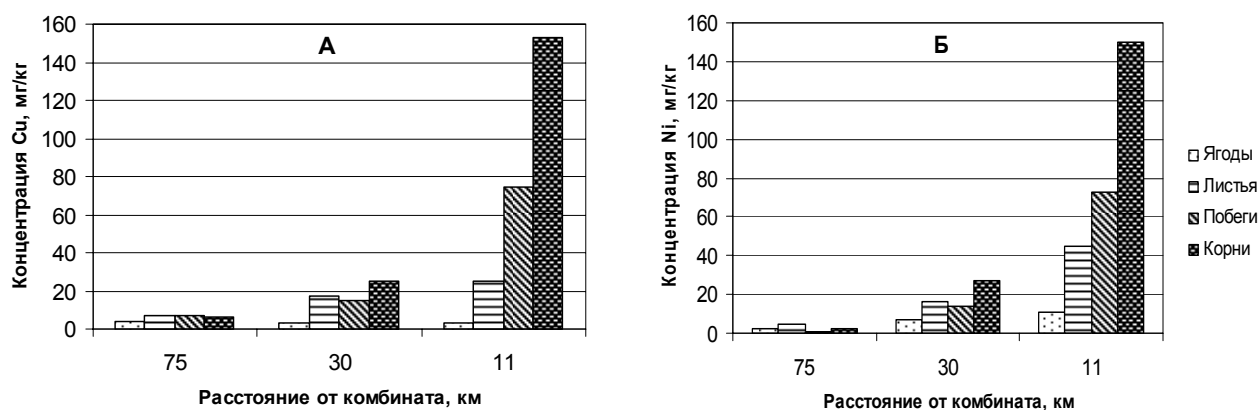


Рис. 1. Содержание Cu (А) и Ni (Б) в различных органах *Vaccinium myrtillus* по градиенту загрязнения

Глава 5. ВЛИЯНИЕ ПРОМЫШЛЕННОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ НА ЭКОЛОГО-ЦЕНОТИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ МЕСТООБИТАНИЯ ЯГОДНЫХ КУСТАРНИЧКОВ

Под воздействием промышленного загрязнения происходит изменение эколого-ценотической обстановки в исследованных фитоценозах: снижение общего проективного покрытия травяно-кустарничкового и разрушение мохово-лишайникового ярусов, деградация лесной подстилки. Одновременно в верхних горизонтах подзолистых почв накапливаются высокие содержания тяжелых металлов, так, в импактной зоне концентрации подвижных форм Ni и Cu в лесной подстилке разных типов фитоценозов составляют от 850 до 2665 мг/кг, что в 110–210 раз выше, чем в фоновом районе. Между характеристиками исследуемых лесных экосистем и параметрами ценопопуляций (ЦП) *V. myrtillus* и *V. vitis-idaea* существуют тесные взаимосвязи (табл. 2), поэтому изменение условий местообитания, а также высокое содержание тяжелых металлов в корнеобитаемом слое поч-

вы являются основными причинами, приводящими к ухудшению состояния исследуемых видов.

Таблица 2

Коэффициенты корреляции между расстоянием от источника загрязнения, проективным покрытием травяно-кустарничкового яруса (ПП ТКЯ), проективным покрытием мохово-лишайникового яруса (ПП МЛЯ), проективным покрытием *V. myrtillus* (ПП *V. myrtillus*), проективным покрытием *V. vitis-idaea* (ПП *V. vitis-idaea*) и толщиной лесной подстилки

№ показателя	Показатель	Расстояние от комбината	2	3	4	5
2	ПП ТКЯ	<u>0.49</u> 0.41	1			
3	ПП МЛЯ	<u>0.75</u> 0.86	<u>0.60</u> 0.56	1		
4	ПП <i>V. myrtillus</i>	<u>0.33</u> 0.36	<u>0.75</u> 0.78	<u>0.51</u> 0.54	1	
5	ПП <i>V. vitis-idaea</i>	<u>0.68</u> 0.69	<u>0.38</u> 0.68	<u>0.49</u> 0.75	<u>0.16*</u> 0.36	1
6	Толщина подстилки	<u>0.73</u> 0.20*	<u>0.64</u> 0.15*	<u>0.64</u> 0.14*	<u>0.54</u> -0.22*	<u>0.52</u> 0.26*

Примечание. Над чертой – ельники зеленомошные, под чертой – сосняки кустарничково-лишайниковые.* – коэффициенты корреляции не значимы.

В фоновых условиях проективное покрытие *V. myrtillus* и *V. vitis-idaea* составляет в разных типах сообществ 18.5–23.6% и 13.4–16.7% соответственно. По градиенту загрязнения проективное покрытие обоих видов кустарничков снижается и в импактной зоне составляет в исследуемых типах фитоценозов 2.7–7.7% (*V. myrtillus*) и 0.4–2.9% (*V. vitis-idaea*). В фоновом ельнике зеленомошном плотность ЦП *V. myrtillus* составляет 431 экз./м², а *V. vitis-idaea* – 287 экз./м², что в 3–4 раза превышает таковую в сосняках кустарничково-лишайниковых. Максимальной плотностью характеризуются ЦП *V. myrtillus* в буферной зоне: число кустов на 1 м² в ельниках зеленомошных достоверно не отличается от фонового значения этого показателя, а в сосняках кустарничково-лишайниковом более чем в 3 раза превышает таковую в незагрязненном фитоценозе. В этой зоне плотность ЦП *V. vitis-idaea* в сосновых лесах существенно не изменяется, а в еловых сообществах сокращается более чем в 2 раза по сравнению с фоновым районом. В ельнике зеленомошном импактной зоны плотность ЦП обоих видов составляет 31–34 экз./м², что в среднем в 10 раз ниже показателей в незагрязненных сообществах. В сосняке кустарничково-лишайниковом этой зоны число кустов *V. myrtillus* на 1 м² даже несколько увеличивается по сравнению с фоном, а парциальные кусты *V. vitis-idaea* почти полностью отсутствуют. Проективное покрытие видов и плотность их ЦП в северо-таежных хвойных лесах достаточно тесно связаны ($r=0.66$ –

0.97, $p < 0.05$), и эти связи не нарушаются даже в условиях сильного промышленного загрязнения.

Уровень толерантности различных видов растений к воздействию стрессовых факторов зависит от многих причин как эндогенных, так и экзогенных. В частности, для исследуемых видов он связан с типом сообщества, в котором они произрастают. Наиболее благоприятные условия для выживания ягодных кустарничков при промышленном загрязнении окружающей среды отмечаются в ельниках зеленомошных по сравнению с сосняками кустарничково-лишайниковыми. Поскольку в фоновом районе они характеризуются мощным моховым покровом, существенно большей толщиной лесной подстилки, то процессы ксерофитизации в них происходят за более длительный срок (Ипатов, Тархова, 1982; Ипатов, Трофимец, 1988).

Глава 6. ОСОБЕННОСТИ РОСТА И РАЗВИТИЯ *VACCINIUM MYRTILLUS* В ФОНОВЫХ И НАРУШЕННЫХ ФИТОЦЕНОЗАХ

Онтогенез *V. myrtillus* в фоновых сосновых и еловых сообществах. В онтогенезе парциальных кустов (рамет) выделяется 3 периода (прегенеративный, генеративный и постгенеративный) и 9 возрастных состояний (ювенильное, имматурное, молодое и взрослое виргинильное, молодое, среднее и старое генеративное, субсенильное и сенильное), что характерно для этого вида, произрастающего и в других частях ареала (Шутов, 1983; Тимошок и др., 1992; Полянская и др., 2000). По мере старения парциальных кустов происходит уменьшение длины годичного побега и площади листа. Увеличение общей высоты наблюдается до старого генеративного возрастного состояния (табл. 3). Между онтогенетическим состоянием и длиной побега текущего года, длиной и шириной листа, а также календарным возрастом куста существуют тесные взаимосвязи [соответственно $r = -(0.40-0.63)$, $r = -(0.54-0.60)$, $r = +0.77-0.81$, $p < 0.05$].

Морфогенез *V. myrtillus* в фоновых сосновых и еловых сообществах. *V. myrtillus* представляет собой рыхлый геоксильный кустарничек, состоящий из пространственно разобщенных парциальных кустов, которые соединены между собой длинными подземными побегами, и относится к явнополицентрическому типу биоморф (Смирнова, 1976; Ценопопуляции..., 1988). Такая форма роста обеспечивает вегетативную подвижность вида, освоение им новых территорий и самоподдержание его ценопопуляций в различных типах фитоценозов. В морфоструктуре парциальных кустов участвуют побеги формирования, ветвления и дополнения. Нарастание побега формирования (главной оси) продолжается в течение 4–5 лет независимо от типа фитоценоза. Образование боковых побегов начинается на втором году жизни, II–III порядка – продолжается до 6–8-ми летнего возраста. У кустов старшего возраста начинаются процессы отмирания побегов, в то же время возрастает число побегов более высоких порядков ветвления, формирующих крону кустарничка. В целом ветвление парциальных

кустов происходит до VIII, редко более высоких порядков. Продолжительность жизни и длина этих побегов достоверно снижаются с увеличением порядка ветвления. Общее число побегов на парциальном кусте в среднем составляет от 20.6 ± 1.4 (в сосняках кустарничково-лишайниковых) до 27.9 ± 2.5 шт./куст (в ельнике зеленомошном).

Таблица 3

Морфометрические показатели и календарный возраст парциальных кустов *Vaccinium myrtillus* разного возрастного состояния в ценопопуляциях в сосняках кустарничково-лишайниковых (над чертой) и ельниках зеленомошных (под чертой), расположенных на различном расстоянии от комбината «Североникель»

Показатель	Зона	Возрастное состояние						
		V ₁	V ₂	g ₁	g ₂	g ₃	SS	S
1*	Фон	<u>11.8±0.3</u>	<u>16.2±0.4</u>	<u>18.2±0.8</u>	<u>21.5±0.7</u>	<u>24.2±0.5</u>	<u>19.9±0.5</u>	<u>16.8±0.7</u>
		12.7±0.4	15.5±0.5	19.7±0.6	21.9±0.7	22.4±0.7	17.1±0.4	15.2±0.8
	Буферная	<u>7.9±0.4</u>	<u>11.7±0.4</u>	<u>13.3±1.6</u>	<u>15.5±1.1</u>	<u>15.5±1.1</u>	<u>12.4±0.4</u>	<u>11.4±0.4</u>
2	Фон	<u>37.4±1.7</u>	<u>15.5±0.5</u>	<u>19.0±1.0</u>	<u>16.6±0.7</u>	<u>12.4±0.5</u>	<u>12.2±0.9</u>	<u>7.9±0.7</u>
		38.2±1.8	14.0±0.6	24.2±1.4	13.0±0.8	7.9±0.6	8.3±0.4	5.8±0.8
	Буферная	<u>33.9±1.6</u>	<u>14.3±0.7</u>	<u>26.7±1.8</u>	<u>13.7±1.4</u>	<u>7.4±1.0</u>	<u>8.3±0.4</u>	<u>6.4±0.4</u>
3	Фон	<u>72.4±3.4</u>	<u>45.5±1.9</u>	<u>73.7±3.8</u>	<u>69.9±3.4</u>	<u>48.8±2.9</u>	<u>37.5±2.4</u>	<u>25.3±2.1</u>
		67.9±2.6	42.3±1.9	77.8±4.0	50.0±3.3	32.5±3.4	28.3±1.3	18.8±2.5
	Буферная	<u>47.3±3.3</u>	<u>33.3±1.9</u>	<u>63.8±5.8</u>	<u>40.9±5.4</u>	<u>24.4±2.8</u>	<u>19.9±1.1</u>	<u>14.2±1.2</u>
4	Фон	<u>42.7±3.9</u>	<u>35.6±2.5</u>	<u>63.6±6.0</u>	<u>40.8±5.4</u>	<u>34.4±2.4</u>	<u>26.7±1.4</u>	<u>20.0±2.2</u>
		29.0±3.0	36.6±5.6	–	36.6±2.2	36.8±3.3	27.5±2.1	19.7±8.3
	Буферная	<u>2.3±0.1</u>	<u>5.3±0.1</u>	<u>4.2±0.3</u>	<u>6.2±0.2</u>	<u>8.3±0.4</u>	<u>6.4±0.1</u>	<u>6.2±0.1</u>
4	Фон	<u>3.5±0.1</u>	<u>6.8±0.1</u>	<u>5.1±0.2</u>	<u>7.1±0.1</u>	<u>9.2±0.1</u>	<u>8.3±0.1</u>	<u>8.3±0.1</u>
		3.3±0.1	6.1±0.1	4.4±0.1	6.5±0.2	8.8±0.3	7.5±0.1	8.2±0.4
	Буферная	<u>2.3±0.1</u>	<u>5.3±0.1</u>	<u>4.2±0.3</u>	<u>6.2±0.2</u>	<u>8.3±0.4</u>	<u>6.4±0.1</u>	<u>6.2±0.1</u>
4	Фон	<u>2.9±0.2</u>	<u>5.5±0.1</u>	<u>4.1±0.2</u>	<u>5.6±0.2</u>	<u>7.8±0.4</u>	<u>6.8±0.1</u>	<u>7.4±0.2</u>
		2.3±0.2	3.9±0.3	3.5±0.5	5.5±0.3	7.1±0.5	6.2±0.3	6.7±0.4
	Буферная	<u>2.3±0.1</u>	<u>5.3±0.1</u>	<u>4.2±0.3</u>	<u>6.2±0.2</u>	<u>8.3±0.4</u>	<u>6.4±0.1</u>	<u>6.2±0.1</u>
4	Фон	<u>2.9±0.2</u>	<u>5.5±0.1</u>	<u>4.1±0.2</u>	<u>5.6±0.2</u>	<u>7.8±0.4</u>	<u>6.8±0.1</u>	<u>7.4±0.2</u>
		2.3±0.2	3.9±0.3	3.5±0.5	5.5±0.3	7.1±0.5	6.2±0.3	6.7±0.4
	Буферная	<u>2.3±0.1</u>	<u>5.3±0.1</u>	<u>4.2±0.3</u>	<u>6.2±0.2</u>	<u>8.3±0.4</u>	<u>6.4±0.1</u>	<u>6.2±0.1</u>
4	Фон	<u>2.9±0.2</u>	<u>5.5±0.1</u>	<u>4.1±0.2</u>	<u>5.6±0.2</u>	<u>7.8±0.4</u>	<u>6.8±0.1</u>	<u>7.4±0.2</u>
		2.3±0.2	3.9±0.3	3.5±0.5	5.5±0.3	7.1±0.5	6.2±0.3	6.7±0.4
	Буферная	<u>2.3±0.1</u>	<u>5.3±0.1</u>	<u>4.2±0.3</u>	<u>6.2±0.2</u>	<u>8.3±0.4</u>	<u>6.4±0.1</u>	<u>6.2±0.1</u>

*Примечание. 1 – высота куста, см; 2 – длина побега текущего года, мм; 3 – площадь листа, мм²; 4 – календарный возраст, лет. Прочерк означает отсутствие данных.

Максимального развития по числу побегов парциальные кусты достигают к 6-летнему возрасту и средневозрастному и/или старому генеративному состояниям.

Вегетативное возобновление начинается на 4–5 году жизни парциального куста, когда из спящей почки развивается побег замещения (редко два), из которого в течение 6–8 лет формируется куст замещения. Одновременно начинается отмирание главной оси старого куста, он постепенно полегает в подстилку и укореняется. В условиях северной тайги мы наблюдали формирование кустов замещения IV поколения, т.е. общая продолжительность жизненного цикла парциального куста может составлять более 20 лет.

В исследованных типах фитоценозов морфогенез парциальных кустов *V. myrtillus* не имеет принципиальных отличий. Однако кусты из ельника зеленомошного характеризуются достоверно большим числом побегов (в 1.4 раза) и меньшей их длиной (в 1.2–1.8 раза) по сравнению с таковыми из сосняков кустарничково-лишайниковых, т.е. имеют более разветвленную крону. Развитие парциальных кустов *V. myrtillus*, произрастающих в исследованных северо-таежных хвойных лесах и существенно не отличалось от изученного ранее И.Г. Серебряковым (1962) в подзоне южной тайги.

Влияние уровня атмосферного загрязнения на рост и развитие *V. myrtillus*. Как и в фоновом районе, в онтогенезе *V. myrtillus* 3 периода и 9 возрастных состояний. Однако в условиях промышленного загрязнения происходит ускорение развития, о чем свидетельствует достоверное снижение среднего календарного возраста у парциальных кустов, находящихся в различных возрастных состояниях (табл. 3). Одновременно наблюдается уменьшение их основных морфометрических показателей по градиенту загрязнения. Продолжительность жизни главной оси у парциальных кустов *V. myrtillus* снижается в 2 раза, сокращается общее число (в 1.3–1.5 раза) и продолжительность жизни боковых побегов разных порядков, уменьшается ветвление кустов (до VI порядка). Все это свидетельствует об упрощении морфоструктуры парциальных кустов и интенсификации смен надземных побеговых систем под воздействием техногенного стресса, что отмечается в обоих типах фитоценозов.

В условиях загрязнения с началом отмирания главной оси в основании парциального куста формируются побеги дополнения, которые выполняют функцию омоложения стареющих кустов, но в отличие от побегов замещения, характерных для фоновых фитоценозов, не обладают усиленным ростом. Побеги дополнения в результате геофитизации через 2–3 года погружаются в субстрат и укореняются, формируя самостоятельные парциальные кусты.

В буферной и импактной зонах наблюдается увеличение числа спящих почек на подземных побегах более чем в 1.5 раза по сравнению с фоновыми сообществами и сокращение периода их покоя, увеличение числа укороченных ксилоризом и усиление их ветвления, сокращение расстояния между парциальными кустами (табл. 4).

Таблица 4

Средние значения морфологических показателей надземных и подземных побегов *Vaccinium myrtillus*, произрастающей в сосняках кустарничково-лишайниковых (над чертой) и ельниках зеленомошных (под чертой) на различном удалении от ОАО «Комбинат Североникель»

Показатель	Фоновый район	Буферная зона	Импактная зона
Число боковых подземных побегов разного порядка ветвления, шт./м корневища	8.1 ± 1.2	26.1 ± 5.2	31.5 ± 3.5
	6.0 ± 1.1	8.3 ± 1.3	21.3 ± 3.0
Число парциальных кустов, шт./м корневища	9.1 ± 0.8	155 ± 67	67.7 ± 13
	3.6 ± 1.1	7.4 ± 1.0	21.0 ± 3.9
Число спящих почек, шт./м корневища	76.4 ± 8.4	123 ± 16	112 ± 12
	77.5 ± 10.6	112 ± 8.6	116 ± 5.9
Расстояние между парциальными кустами, см	19.2 ± 3.9	2.2 ± 0.6	2.4 ± 0.4
	17.7 ± 5.1	12.6 ± 2.9	3.8 ± 0.4

В результате выявленных морфоструктурных преобразований в условиях промышленного загрязнения происходит изменение формы роста *V. myrtillus* что, в конечном итоге, обуславливает формирование плотнокустовой подушковидной экобиоморфы. Особь данной экобиоморфы представляет собой геоксильный кустарничек, состоящий из компактно произрастающих более или менее равноценных парциальных образований («скоплений»), которые соединяются в подземной сфере укороченными подземными побегами (рис. 2, 3).

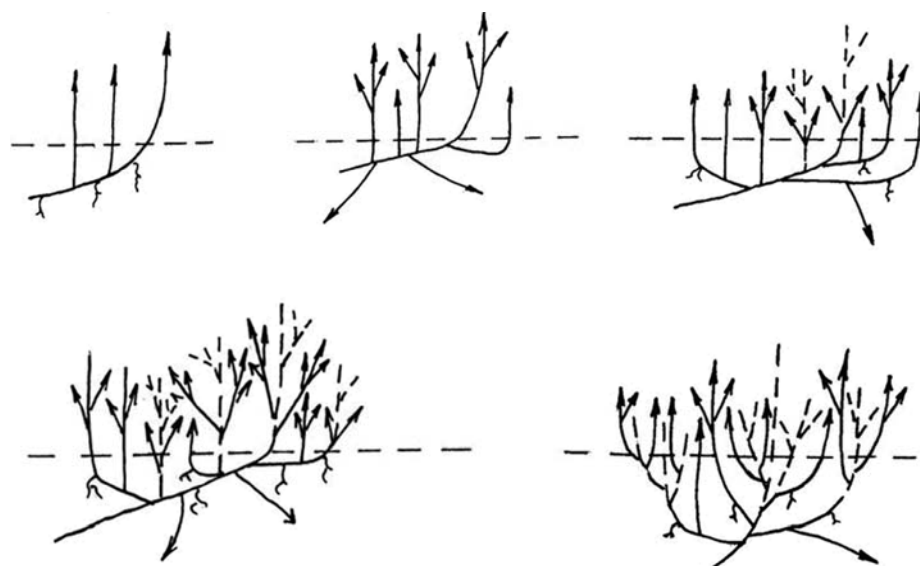


Рис. 2. Этапы формирования подушковидной экобиоморфы *Vaccinium myrtillus*

Таким образом, формирование плотнокустовой подушковидного типа экобиоморфы *V. myrtillus* обеспечивает выживание этого вида даже в условиях высокого уровня техногенной нагрузки, т.к. внутри «скопления» создаются более благоприятные локальные почвенно-грунто-

вые условия (накопление влаги, мелкозема и гумуса) (Хохряков, 1994; Горчаковский, Степанова, 1995) (рис.3).



Рис. 3. «Скопления» парциальных кустов *Vaccinium myrtillus* в сосняке кустарничково-лишайниковом в буферной зоне

ном распределении кустов и близком к равновесному состоянию особей (рис. 4).

Однако в условиях максимального загрязнения у *V. myrtillus* процессы отмирания преобладают над процессами новообразования, что в будущем приведет к гибели особи. Тогда как, в фоновых сообществах соотношение активно фотосинтезирующих и отмирающих парциальных кустов у особей *V. myrtillus* независимо

от удаленности от центра разрастания составляет 60 к 40 %, что свидетельствует о диффузном

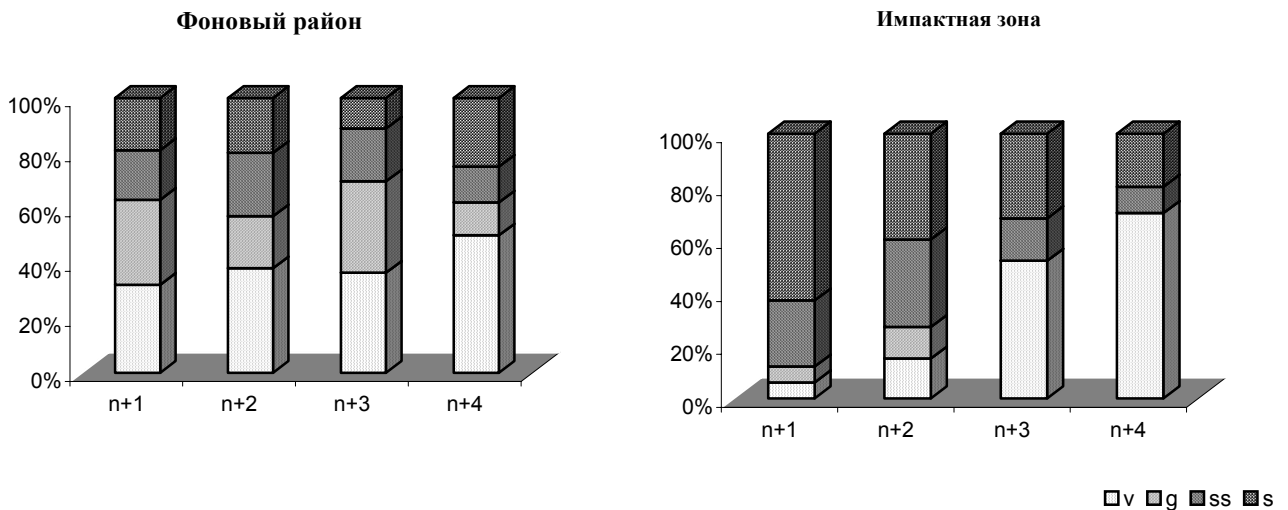


Рис. 4. Соотношение парциальных кустов разного возрастного состояния у особей *V. myrtillus* рыхлокустовой и плотнокустовой экобиоморф. По горизонтали: порядок ветвления подземного побега; по вертикали: число парциальных образований разного онтогенетического состояния, %. v – молодые и взрослые виргинильные, g – молодые, средневозрастные, старые генеративные, ss – субсенильные, s – сенильные кусты

Глава 7. ОСОБЕННОСТИ РОСТА И РАЗВИТИЯ *VACCINIUM VITIS-IDAEA* L. В ФОНОВЫХ И НАРУШЕННЫХ ФИТОЦЕНОЗАХ

Онтогенез *Vaccinium vitis-idaea* в фоновых сосновых и еловых сообществах. В онтогенезе *V. vitis-idaea* нами было выделено 3 периода (прегенеративный, генеративный и постгенеративный) и 9 возрастных состояний (ювенильное, имматурное, молодое и взрослое виргинильное, мо-

лодое, среднее и старое генеративное, субсенильное и сенильное). Ряд авторов выделяет также генеративные «временно не цветущие» парциальные кусты, у которых наблюдаются перерывы в цветении и плодоношении (Прокопьева и др., 2000; Прокопьева, 2006). У парциальных кустов *V. vitis-idaea* по мере их старения происходит уменьшение длины годичного побега и увеличение общей высоты до старого генеративного состояния (табл. 5).

Таблица 5

Морфометрические показатели и календарный возраст парциальных кустов *Vaccinium vitis-idaea* разного возрастного состояния в ценопопуляциях в сосняках кустарничково-лишайниковых (над чертой) и ельниках зеленомошных (под чертой), расположенных на различном расстоянии от комбината «Североникель»

Показатель	Зона	Возрастное состояние						
		V ₁	V ₂	g ₁	g ₂	g ₃	SS	S
1*	Фон	<u>10.0±0.6</u>	<u>14.0±0.5</u>	=	=	<u>17.0±0.9</u>	<u>14.0±0.6</u>	<u>13.0±1.3</u>
		11.3±0.4	16.8±0.5	13.9±1.7	14.8±0.8	17.0±0.0	14.3±0.5	17.2±2.4
	Буферная	<u>6.3±0.4</u>	<u>9.1±0.4</u>	<u>6.6±0.5</u>	<u>14.0±0.5</u>	<u>13.0±1.1</u>	<u>8.8±0.5</u>	<u>7.5±1.1</u>
		9.9±0.5	12.9±0.7	12.3±1.1	13.6±0.6	13.7±0.6	14.5±0.4	15.2±0.5
	Импактная	<u>6.3±0.5</u>	<u>9.1±0.5</u>	<u>7.9±0.5</u>	<u>17.0±7.9</u>	<u>11.0±0.3</u>	<u>8.3±0.5</u>	<u>7.9±0.4</u>
		4.9±0.3	8.6±0.4	7.1±0.8	9.1±0.9	9.6±0.5	10.4±0.5	11.3±1.7
2	Фон	<u>53.0±3.8</u>	<u>28.0±1.4</u>	=	=	<u>21.0±0.0</u>	<u>22.0±2.1</u>	<u>18.0±4.2</u>
		50.7±2.1	27.3±1.1	31.3±4.5	29.2±3.3	–	22.6±2.2	25.0±5.0
	Буферная	<u>35.0±1.6</u>	<u>23.0±1.2</u>	<u>23.0±3.5</u>	<u>26.0±0.0</u>	<u>26.0±5.8</u>	<u>17.0±1.9</u>	<u>10.0±0.1</u>
		41.1±1.6	26.3±1.7	35.2±4.6	33.6±3.4	26.7±2.1	20.3±1.2	17.1±3.4
	Импактная	<u>32.0±1.6</u>	<u>21.0±1.7</u>	<u>29.0±3.4</u>	<u>23.0±1.7</u>	<u>22.0±3.5</u>	<u>16.0±1.9</u>	=
		20.3±1.6	14.0±0.8	16.0±3.0	11.6±0.5	14.1±1.4	12.8±0.9	8.2±1.4
3	Фон	<u>82.0±6.2</u>	<u>95.0±6.7</u>	=	=	<u>150±34</u>	<u>55.0±5.3</u>	<u>28.0±8.4</u>
		64.8±2.7	63.0±2.8	125±17	62.9±6.3	64.7±0.0	51.9±3.7	33.4±3.2
	Буферная	<u>50.0±3.1</u>	<u>50.0±2.2</u>	<u>52.0±9.1</u>	<u>94.0±11</u>	<u>53.0±6.9</u>	<u>46±3.8</u>	<u>22.0±3.3</u>
		61.2±3.1	56.1±3.4	75.8±8.7	72.8±4.2	65.9±4.9	56.4±2.7	43.9±4.3
	Импактная	<u>49.0±4.0</u>	<u>51.0±4.9</u>	<u>71.0±15</u>	<u>52.0±8.5</u>	<u>56.0±6.4</u>	<u>40.0±2.4</u>	<u>46.0±6.1</u>
		36.8±6.5	43.1±7.6	46.3±3.0	37.4±2.2	46.3±3.5	41.3±6.2	39.3±2.7
4	Фон	<u>1.9±0.1</u>	<u>4.1±0.1</u>	=	=	<u>5.0±0.1</u>	<u>4.8±0.1</u>	<u>4.4±0.2</u>
		2.3±0.1	5.5±0.2	4.5±0.2	5.9±0.2	–	7.0±0.2	6.0±0.0
	Буферная	<u>1.6±0.1</u>	<u>3.5±0.1</u>	<u>3.0±0.1</u>	<u>4.0±0.1</u>	<u>6.0±0.3</u>	<u>3.7±0.1</u>	<u>4.1±0.1</u>
		2.5±0.1	5.0±0.2	3.8±0.1	5.3±0.2	7.3±0.3	7.6±0.2	7.7±0.4
	Импактная	<u>1.9±0.1</u>	<u>3.9±0.1</u>	<u>2.8±0.2</u>	<u>3.8±0.2</u>	<u>5.0±0.1</u>	<u>4.2±0.2</u>	<u>3.7±0.2</u>
		2.1±0.1	5.0±0.2	3.8±0.2	5.6±0.3	7.6±0.4	7.7±0.3	7.7±1.3

*Примечание. 1 – высота куста, см; 2 – длина побега текущего года, мм; 3 – площадь листа, мм²; 4 – календарный возраст, лет. Прочерк означает отсутствие данных.

Корреляционный анализ показал, что между биологическим и календарным возрастом кустов существуют значимые тесные взаимосвязи ($r=+0.61-0.76$, при $p<0.001$).

Морфогенез *V. vitis-idaea* в фоновых сосновых и еловых сообществах. Подобно *V. myrtillus* в фоновых сообществах *V. vitis-idaea* формирует рыхлый геоксильный кустарничек, состоящий из пространственно разобщенных парциальных кустов, объединенных под землей длинными подземными побегами (Серебряков, Чернышева, 1955; Жуйкова, 1959; Мазуренко, 1982).

Формирование парциального куста происходит в результате ортотропного моноподиального нарастания главной оси (побега формирования), которое продолжается в течение 3-х лет не зависимо от типа фитоценоза, длина в среднем достигает в сосняках кустарничково-лишайниковых – 12.7 ± 0.4 см, в ельниках – 11.7 ± 0.3 см. На 2–3 году жизни побег формирования начинает ветвиться. В его основании образуется боковой побег II порядка, который моноподиально нарастает в течение 2-х лет. С прекращением роста побега II порядка аналогичным образом формируются побеги III и более высоких порядков ветвления. Такая цикличность смен побегов в течение жизни парциального куста может наблюдаться до 5-ти раз. С увеличением порядка ветвления наблюдается постепенное снижение длины побегов. В исследуемых сообществах часто встречаются парциальные образования, которые не имеют боковых побегов, поэтому среднее число побегов на парциальных кустах невелико и составляет в сосняке кустарничково-лишайниковом 2.0 ± 0.2 шт./куст, в ельнике зеленомошном – 1.2 ± 0.1 шт./куст. Максимального развития по числу побегов кусты достигают к средневозрастному и/или старому генеративному состоянию и к 5-6-летнему возрасту, после чего интенсивность образования новых побегов снижается.

Морфогенез парциальных кустов *V. vitis-idaea*, произрастающих в изученных сосновых и еловых сообществах, не различался. Однако кусты из ельника зеленомошного обладают достоверно меньшим числом побегов (в 2 раза) и меньшей их длиной (в 1.2 – 2 раза) по сравнению с таковыми из сосняков кустарничково-лишайниковых.

Влияние уровня атмосферного загрязнения на рост и развитие *V. vitis-idaea*. Онтогенез парциальных кустов *V. vitis-idaea* в условиях промышленного загрязнения принципиально не изменяется по сравнению с фоновыми сообществами. Однако достоверное снижение среднего календарного возраста субсенильных и сенильных парциальных кустов свидетельствует об его ускорении (табл. 5). Большинство морфометрических показателей парциальных кустов разного возрастного состояния снижается, особенно длина побега текущего года, которая в импактной зоне сокращается в 2.5 раза по сравнению с фоновым значением (табл. 5).

Продолжительность нарастания главной оси парциальных кустов независимо от типа фитоценоза и уровня загрязнения так же, как и фоновом районе, составляет в среднем 3 года, однако ее длина достоверно снижает-

ся в 1.3–1.8 раза по сравнению с фоновыми значениями. Общее число побегов у парциальных кустов *V. vitis-idaea* в сосняках кустарничково-лишайниковых достоверно не отличается от фоновых значений, а в ельниках зеленомошных с усилением загрязнения наблюдается достоверное увеличение этого показателя. При максимальном уровне атмосферного загрязнения (импактная зона) происходит достоверное снижение длины побегов всех порядков ветвления по сравнению с таковой в фоновом районе.

Таблица 6

Средние морфологические показатели надземных и подземных побегов *V. vitis-idaea*, произрастающей в сосняках кустарничково-лишайниковых (над чертой) и ельниках зеленомошных (под чертой) на различном удалении от ОАО «Комбинат Североникель»

Показатель	Фоновый район	Буферная зона	Импактная зона
Число боковых подземных побегов разного порядка ветвления, шт./м корневища	<u>11.3±1.9</u>	<u>19.8±4.7</u>	<u>8.9±2.2</u>
	7.9±0.9	9.1±2.2	21.5±3.6
Число парциальных кустов, шт./м корневища	<u>13.2±1.5</u>	<u>25.3±3.6</u>	<u>20.7±5.6</u>
	4.9±0.6	5.6±1.0	10.2±4.4
Число спящих почек, шт./м корневища	<u>92.7±8.4</u>	<u>138±10</u>	<u>56.2±10.6</u>
	92.9±5.7	72.3±5.4	70.7±10.3
Расстояние между парциальными кустами, см	<u>11.5±1.9</u>	<u>6.8±2.0</u>	<u>9.6±1.4</u>
	18.0±2.2	13.5±3.4	13.2±3.3



Рис. 5. Часть подземного побега *Vaccinium vitis-idaea*

По градиенту техногенной нагрузки наблюдаются различия в морфологических показателях надземных и подземных побегов *V. vitis-idaea*, которые зависят от типа фитоценоза, в котором произрастает вид. В более сухих сосняках кустарничково-лишайниковых уже в буферной зоне отмечено увеличение числа боковых подземных побегов, спящих почек, парциальных кустов, а также сокращение расстояния между парциальными кустами. Нередко парциальные кусты могут

отстоять друг от друга на расстоянии междоузлий спящих почек 0.5 – 1 см (рис. 5). В то же время в более влажных ельниках зеленомошных аналогичные изменения отмечаются лишь в импактной зоне (табл. 6).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Реакция двух родственных видов на аэротехногенное загрязнение имеет как общие черты, так и различия. В условиях загрязнения у *V. myrtillus* наблюдается упрощение морфоструктуры парциальных кустов и формирование подушковидной экобиоморфы. В отличие от *V. myrtillus* принципиальных изменений в морфоструктуре парциальных кустов и преобразования экобиоморфы *V. vitis-idaea* под влиянием промышленного загрязнения не происходит. Морфологическая пластичность *V. myrtillus* способствует ее выживанию даже в условиях максимального уровня техногенной нагрузки, тогда как у *V. vitis-idaea* происходит массовое усыхание парциальных кустов, и вид практически выпадает из состава растительных сообществ вблизи комбината. Выявленные биоморфологические особенности *V. myrtillus* и *V. vitis-idaea* в условиях промышленного загрязнения не являются специфичными. Сходные ответные реакции этих видов на стресс как природного, так и антропогенного происхождения наблюдали многие исследователи (Сахаров, 1951; Стешенко, 1959; Жуйкова, 1959, 1964; Ляшенко, 1964; Берко, Колищук, 1970; Краснов, 1980; Мазуренко, 1982; Хохряков, 1983; Юферева, Токмакова, 1984; Черкасов и др., 1988; Кравченко, 1990; Шутов, 2000; Strengbom et al., 2003; Olofsson et al., 2004 и др.).

ВЫВОДЫ

1. В северо-таежных лесных сообществах, независимо от их типа и степени нарушенности под влиянием промышленного загрязнения, в ценопопуляциях *Vaccinium myrtillus* L. и *V. vitis-idaea* L. представлены парциальные кусты всех онтогенетических состояний – от ювенильных до сенильных. Основные морфометрические показатели и календарный возраст кустов всех онтогенетических состояний достоверно снижаются по градиенту промышленного загрязнения. Средний возраст кустов сокращается на 1 год, средняя высота – на 30–55%, длина побега текущего года – на 35–55%, площадь листа – на 30–40%.
2. Выявленные особенности онтогенеза парциальных кустов *V. myrtillus* и *V. vitis-idaea* свидетельствуют об их ускоренном развитии и сокращении средней продолжительности жизненного цикла изученных видов при высоком уровне промышленного загрязнения в среднем на 1–2 года.
3. В фоновых северо-таежных лесах нарастание главной оси парциальных кустов *V. myrtillus* продолжается в течение 4–5 лет, формирование боковых побегов начинается на 2-ом году жизни, ветвление продолжается до VIII–IX порядков, общее число боковых побегов составляет 20–30. Нарастание главной оси парциальных кустов *V. vitis-idaea* продолжается в течение 3 лет, ветвление начинается на 2–3-ий год и продолжается до III (редко IV) порядка, общее число боковых побегов составляет 1–2.

Максимального развития кусты обоих видов достигают к 5–6-летнему возрасту (средневозрастному и/или старому генеративному состоянию).

4. В условиях промышленного загрязнения у особей *V. myrtillus*, развивающихся на участках с разрушенным напочвенным покровом и лесной подстилкой, происходит изменение типа экобиоморфы с рыхлокустовой, характерной для фоновых территорий, на плотнокустовую подушковидного типа. Механизм формирования плотнокустовой экобиоморфы связан с увеличением числа спящих почек на надземных и подземных побегах и их активизацией, увеличением числа укороченных ксилоризом и усилением их ветвления, интенсификацией смен надземных побеговых систем и усилением их геофитизации.
5. Изменение типа биоморфы у *V. myrtillus* сопровождается упрощением морфоструктуры парциальных кустов: продолжительность жизни главной оси снижается в 2 раза, общее число побегов – в 1.5–2 раза, длина побегов – в 1.3–1.7 раза, максимальный порядок ветвления – с IX до VI.
6. У особей *V. vitis-idaea* в условиях промышленного загрязнения изменения типа биоморфы не происходит; отмечается лишь активизация спящих почек, которая приводит к усилению ветвления подземных побегов. Изменение морфоструктуры парциальных кустов у *V. vitis-idaea* выражено в меньшей степени, чем у *V. myrtillus* и состоит в сокращении длины главной оси и боковых побегов в 1.3–1.8 раза.
7. Содержание тяжелых металлов (Ni, Cu) в разных органах изученных видов кустарничков в фоновых условиях примерно одинаково и составляет в среднем менее 5 мг/кг сухого вещества. В условиях промышленного загрязнения концентрация тяжелых металлов в разных органах различается в 5–20 раз: максимальное количество Ni и Cu накапливается в корнях (150–230 мг/кг), минимальное – в ягодах – менее 10 мг/кг.
8. Прямая связь между степенью повреждения ассимиляционных органов кустарничков и содержанием в них тяжелых металлов отсутствует. По градиенту загрязнения среды степень повреждения листьев кустарничков достоверно возрастает: суммарная доля поврежденных листьев у *V. myrtillus* возрастает до 100%, у *V. vitis-idaea* – до 80%.
9. В условиях промышленного загрязнения происходит изменение характеристик всех компонентов лесных экосистем и изменение среды обитания ценопопуляций *V. myrtillus* и *V. vitis-idaea*. Установлена отрицательная связь основных параметров ценопопуляций изученных видов – проективного покрытия и плотности с уровнем промышленного загрязнения и положительная связь – с покрытием травянокустарничкового и мохово-лишайникового ярусов и толщиной лесной подстилки. Более благоприятные условия для выживания *V. myrtillus* и *V. vitis-idaea* при техногенной нагрузке создаются в более увлажненных местообитаниях. В сообществах зеленомошного типа по сравнению с

лишайниковыми типами изученные виды характеризуются более высоким уровнем толерантности к атмосферному загрязнению.

10. Два изученных близкородственных вида кустарничков существенно различаются по морфоструктурным реакциям и уровню устойчивости к промышленному загрязнению. *V. myrtillus* обладает большей морфологической пластичностью, способностью к изменению формы роста и отличается более высокой устойчивостью. *V. vitis-idaea* характеризуется меньшей морфологической пластичностью и практически полностью выпадает из состава растительных сообществ в условиях максимального уровня техногенной нагрузки и неблагоприятной эколого-ценотической обстановки.

СПИСОК ПУБЛИКАЦИЙ

1. Ефимова М.А. Особенности побегообразования *Vaccinium myrtillus* L. в условиях атмосферного загрязнения (Кольский полуостров) // Раст. ресурсы. 2003. Т. 39, вып. 3. С. 82–88.
2. Мазная Е.А., Ефимова М.А. Адаптационная способность дикорастущих ягодников к условиям антропогенного стресса // Тез. докл. междунациональной конференции «Экологические проблемы северных регионов и пути их решения» (Апатиты, 2004). Апатиты, 2004. Т. 1. С. 114–115.
3. Лянгузова И.В., Ефимова М.А. Распределение Ni и Cu по органам черники обыкновенной и брусники обыкновенной, произрастающих в районе действия комбината цветной металлургии // Актуальные проблемы сохранения биоразнообразия растительного и животного мира Северной Фенноскандии и сопредельных территорий: Мат-лы междунациональной конф. Апатиты 26-28 ноября 2002. М., 2005. С. 254–257.
4. Лянгузова И.В., Мазная Е.А., Ефимова М.А. Количественная оценка морфоструктуры парциальных кустов *Vaccinium myrtillus* L. в условиях техногенной нагрузки // Конструкционные единицы в морфологии растений: Мат-лы X шк. по теорет. морфологии растений. Киров, 2004. С. 194–195.
5. Мазная Е.А., Ефимова М.А., Лянгузова И.В. Биологическая морфологическая особенность *Vaccinium myrtillus* L. в условиях атмосферного загрязнения // Конструкционные единицы в морфологии растений: Мат-лы X шк. по теорет. морфологии растений. Киров, 2004. С. 195–196.
6. Ефимова М.А. Поливариантность жизненной формы *Vaccinium myrtillus* в условиях антропогенного стресса // VII междунациональная конф. по морфологии растений, посвященная памяти Ивана Григорьевича и Татьяны Ивановны Серебряковых: Тр. Москва, 2004. С. 93–94.
7. Ефимова М.А., Мазная Е.А. Стратегия выживания *Vaccinium myrtillus* L. и *V. vitis-idaea* L. в условиях промышленного загрязнения // Экология от генов до экосистем: Мат-лы Всерос. конф. молодых ученых. Екатеринбург, 2005. С. 82–90.
8. Лянгузова И.В., Ефимова М.А. Взаимосвязь жизненного состояния растений и содержания в них тяжелых металлов при промышленном загрязнении // Проблемы экологии растительных сообществ Севера. СПб., 2005. С. 190–202.
9. Ефимова М.А., Мазная 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.
10. Мазная Е.А., Лянгузова И.В., Ефимова М.А. Взаимосвязи абиотических и биотических факторов с проективным покрытием *Vaccinium myrtillus* и *V. vitis-idaea* при разном уровне атмосферного загрязнения // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: Мат-лы II Всерос. научн. конф. Йошкар-Ола, 2006. С. 263–264.

11. Лянгузова И.В., Мазная Е.А., Ефимова М.А. Горизонтальная структура ценопопуляций *Vaccinium myrtillus* и *V. vitis-idaea* в условиях атмосферного загрязнения // Особь и популяция – стратегии жизни: Мат-лы докл. IX Всерос. популяц. семинара. Уфа, 2006. Ч.2. С. 230–236.
12. Мазная Е.А., Лянгузова И.В., Ефимова М.А. О строении клонов *Vaccinium myrtillus* L. в условиях атмосферного загрязнения // Особь и популяция – стратегии жизни: Мат-лы докл. IX Всерос. популяц. семинара. Уфа, 2006. Ч.1. С. 367–370.
13. Ефимова М.А., Мазная Е.А. Структура подушковидной биоморфы *Vaccinium myrtillus* L. в условиях атмосферного загрязнения // Особь и популяция – стратегии жизни: Мат-лы докл. IX Всерос. популяц. семинара. Уфа, 2006. Ч.2. С. 141–145.
14. Лянгузова И.В., Мазная Е.А., Ефимова М.А. Оценка пространственной структуры ценопопуляций на примере *Vaccinium myrtillus* и *V. vitis-idaea* (*Ericaceae*) в сосновых лесах Кольского полуострова // Растит. ресурсы. 2007. Т. 43, вып. 1. С. 67–86.