

УДК 581.55 (470.343)

РИТМОЛОГИЧЕСКАЯ ПОЛИВАРИАНТНОСТЬ ОНТОГЕНЕЗА ТАЕЖНЫХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ

Т.А. Полянская¹, М.А. Полянская²

¹Национальный парк «Марий Чодра»

²Марийский государственный университет

В национальном парке «Марий Чодра» (Республика Марий Эл) в течение 7 лет изучены ритмы цветения и плодоношения доминантов лесных фитоценозов – *Vaccinium myrtillus* L., *Maianthemum bifolium* (L.) F. W. Schmidt, *Trientalis europaea* L. Установлено, что ритмологическая поливариантность данных видов проявляется по-разному: во-первых, на разных этапах онтогенеза, у растений в g₁-g₂-g₃ состояниях; во вторых – по годам; в третьих – в разных фитоценозах.

Ключевые слова: национальный парк «Марий Чодра», ритмологическая поливариантность, *Vaccinium myrtillus*, *Maianthemum bifolium*, *Trientalis europaea*.

Ритмологическая поливариантность онтогенеза проявляется в сдвигах фенологических состояний у особей одной ценопопуляции (ЦП) или разных локальных популяций [7; 8]. В настоящее время существует большое число наблюдений, отмечающих разновременность цветения в пределах одной ЦП [1; 6; 10–12; 17; 21 и др.]. Изучение ритмов цветения и плодоношения бореальных видов представляет определенный интерес. Для таежных видов характерно заложение генеративных органов в почках осенью предыдущего года, полное цветение весной, наличие невзрачных цветов, в основном, опыляемых насекомыми.

Цель исследования – выявление особенностей цветения и плодоношения кустарничка – *Vaccinium myrtillus* L., длиннокорневищного многолеиника – *Maianthemum bifolium* (L.) F. W. Schmidt, подземно-столоно-клубнеобразующего растения – *Trientalis europaea* L. в национальном парке «Марий Чодра».

Национальный парк «Марий Чодра» расположен в юго-восточной части Республики Марий Эл и занимает 36,8 тыс. га. Парк находится в южном природном районе Республики, включающим древние долины рек Волги и Илети, островные возвышения южных оконечностей Марийско-Вятского Увала с карстовыми формами рельефа. В ботанико-географическом отношении территория парка относится к подзоне южной тайги (северо-восточная часть) и смешанных (широколиственно-хвойных и хвойно-широколиственных) лесов, граничащих с лесостепью. Изучение ритмов сезонного развития

проводилось в ельнике черничном, сосняке черничном и осиннике липово-снытевом.

Ельник черничный. Исследуемый участок расположен в понижении рельефа, весной затопляется. Почвы супесчаные. Древесный ярус представлен елью финской (*Picea × fennica* (Regel.) Kom.) с примесью сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) Единично встречаются береза повислая (*Betula pendula* Roth.) и осина (*Populus tremula* L.). Сомкнутость крон – 0,9. Из кустарников отмечены единичные кусты бересклета бородавчатого (*Euonymus verrucosa* L.), калины *Viburnum opulus* L., крушины ломкой (*Frangula alnus* L.) и малины (*Rubus idaeus* L.). В травяно-кустарничковом ярусе – ЦП 14 видов растений. Моховой покров образован *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt. и *Hylocomium splendens* (Hedw.) B.S.G. Проективное покрытие составляет 65%. В этом фитоценозе позже всего тает снег и преобладают летнезеленые растения (63,2%), вероятно, это связано с определенными экологическими факторами, равномерным освещением в течение всего вегетационного периода. По сравнению с другими фитоценозами здесь доминирует группа вечнозеленых растений (21,1%), в то же время отсутствуют ЦП коротковегетирующих видов.

Сосняк черничный расположен на плоском водоразделе с супесчаными почвами. Древесный ярус представлен сосной обыкновенной, к которой примешиваются единичные экземпляры *B. pendula*, *P. tremula* и рябины обыкновенной (*Sorbus aucuparia* L.). Сомкнутость крон – 0,5–0,6. Разреженный кустарниковый ярус состоит из можжевельника обыкновенного (*Juniperus communis* L.), бересклета бородавчатого и крушины ломкой. В окнах обильно возобновляется ель финская. Травяно-кустарничковый ярус образован ЦП 34 видов растений. Проективное покрытие травяного покрова составляет 90–95%. Доминирует черника, образующая сплошные заросли. Моховой покров образован *Dicranum polysetum* Sw., *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*. Под кронами хвойных деревьев весеннее таяние снега и прогревание почвы происходит медленнее, чем в мелколиственных лесах. Медленный весенний прогрев почвы и напочвенного слоя влечет за собой задержку в развитии травяного покрова, особенно заметную при сравнении исследуемых ЦП в сосняке черничном и в осиннике липово-снытевом. Преобладающими феноритмогруппами в сосняке черничном являются летнезеленые (72,2%) и вечнозеленые (15,9%) растения, но в отличие от ельника черничного здесь встречаются коротковегетирующие растения, что, вероятно, связано с более благоприятным световым режимом.

Осинник липово-снытевый. Участок расположен на плоском водоразделе с супесчаными почвами. В древесном ярусе встречаются осина, береза повислая, единично – ель финская. Сомкнутость крон – 0,8. Подлесок образован липой сердцелистной (*Tilia cordata* Mill.),

рябиной обыкновенной, кленом остролистным (*Acer platanoides* L.), крушиной ломкой, черемухой обыкновенной (*Padus avium* L.), калиной. Травяно-кустарничковый ярус мозаичного сложения, состоит из ЦП 30 видов трав. Доминирующим видом является *Aegopodium podagraria* L. Проективное покрытие – 85%.

В работе использовались методы, предложенные И.Г. Серебряковым [15] и Н.В. Бейдеман [2]. Периодизация онтогенеза была проведена по методике А.А. Уранова [19]. Для более детальных наблюдений в данных фитоценозах были помечены по 10 растений средневозрастного генеративного состояния.

Vaccinium myrtillus. Среди многочисленных работ, посвященных биологии *V. myrtillus*, имеются только отдельные сведения по ритмам сезонного развития черники [3; 12–14; 18; 20; 22–26].

Фенологические наблюдения за цветением и плодоношением g_2 особей черники были проведены в течение 1996–1998 гг. и продолжены в 2007–2009 гг. Проведенный мониторинг показал, что 22 мая особи черники одновременно могут находиться в 6-ти фенофазах: от начала бутонизации (Б1) до начала созревания плодов (П1) (табл. 1). За все годы наблюдений более однородными были ЦП черники в осиннике липово-снытевом, разнородными (одновременное наличие генеративных побегов в 4–5 фенофазах) в сосняке черничном и ельнике черничном. Вероятно, это связано с более поздним стаиванием снега. В следующий срок наблюдений (5 июня) нами выделены цветки черники, находящиеся в фенофазах от завершения бутонизации (Б2) до полного созревания плодов (П3). В 1996 г. цветки черники во всех фитоценозах находились в 3-х или в 4-х фенофазах, в осиннике и ельнике часть цветков была повреждена заморозками. Более однородным было сочетание фенофаз в другие годы: в 2008 и в 2009 гг. все генеративные органы черники находились в фенофазе «начало созревания плодов» (П1). Больше всего ягод было повреждено весенними заморозками в 1997 г. в осиннике липово-снытевом – 95,8% (табл. 1). В более поздний срок наблюдения – 6 июля в данных фитоценозах мы наблюдали генеративные органы черники находящиеся в трех фенофазах плодоношения. Наблюдения, проведенные в течение 6 лет 6 июля показали, что в изученных фитоценозах такие неблагоприятные условия, как заморозки [13], недостаток осадков, вызывают значительный отпад цветков черники. Наиболее неблагоприятными были 1997 и 2008 гг., когда значительная часть цветков была повреждена заморозками и засохла. В этот срок наблюдений в 2007 г. в сосняке черничном сохранилось больше всего ягод (100,0%), что, возможно, связано с особыми экологическими условиями в этом фитоценозе (расположение черничником под пологом ели финской). В 2007 и 2008 гг. заморозков не было, но до 100% ягод в осиннике липово-снытевом в 2009 г. высохло.

Таблица 1

Феноспектры цветения и плодоношения *Vaccinium myrtillus* (в %)

Фенофазы	22.V 1996			22.V 1997			22.V 1998			22.V 2007			22.V 2008			22.V 2009		
	О	С	Е	О	С	Е	О	С	Е	О	С	Е	О	С	Е	О	С	Е
Б1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1,3	–
Б2	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1,3	–
Ц1	–	–	–	–	4,0	0,7	–	9,5	1,1	–	–	1,5	–	–	–	–	2,6	55,8
Ц2	–	–	3,1	–	26,4	22,7	23,1	23,1	2,3	–	61,8	5,9	100,0	100,0	85,4	–	63,9	44,2
Ц3	90,9	44,1	3,1	–	16,2	10,0	61,5	28,9	89,8	7,8	38,2	91,2	–	–	100,0	31,2	–	–
П1	9,1	55,6	93,8	100,0	53,4	66,6	15,4	38,5	6,8	92,3	–	1,5	–	–	–	–	–	–
	5.VI 1996			5.VI 1997			5.VI 1998			5.VI 2007			5.VI 2008			5.VI 2009		
Б2	–	–	–	–	0,7	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Ц1	–	–	–	–	–	1,3	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Ц2	–	–	9,2	–	–	46,7	–	–	1,2	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Ц3	27,3	–	33,3	–	14,2	–	–	7,6	12,4	–	–	–	–	–	–	–	–	–
П1	27,3	55,6	24,2	4,2	65,5	–	46,1	–	50,5	72,2	20,0	88,2	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0
П2	9,1	33,3	33,3	–	–	–	–	–	–	27,8	80,0	21,8	–	–	–	–	–	–
П3	–	11,1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Повр.	36,4	–	33,3	95,8	19,6	51,9	53,9	46,2	35,9	–	–	–	–	–	–	–	–	–
	6.VII 1996			6.VII 1997			6.VII 1998			6.VII 2007			6.VII 2008			6.VII 2009		
П1	9,1	–	–	–	41,2	18,0	7,7	3,8	46,1	–	–	–	–	–	–	–	–	–
П2	–	–	–	–	1,4	14,7	23,1	11,6	–	–	–	–	–	15,0	30,0	–	–	70,0
П3	–	38,9	12,1	–	2,7	–	7,7	–	–	80,0	98,2	95,5	10,0	75,0	50,0	–	100,0	30,0
Повр.	90,9	61,1	87,9	100,0	54,7	67,3	61,5	84,6	53,9	20,0	1,8	4,5	90,0	–	20,0	100,0	–	–

Примечание. Б1 – начало цветения; Б2 – завершение бутонизации; Ц1 – начало цветения; Ц2 – полное цветение; Ц3 – окончание цветения; П1 – образование плодов; П2 – окрашивание плодов; П3 – полное созревание плодов; Повр. – поврежденные плоды; О – осинник липово-снытевый; С – сосняк черничный; Е – ельник черничный.

В 1998 г. исследована ритмологическая поливариантность цветения и плодоношения особей черники в разных онтогенетических состояниях (g_1 , g_2 и g_3) в трех лесных фитоценозах: березняке ландышевом, осиннике орляково-ландышевом и осиннике ландышево-черничном. Сравнение фенофаз развития особей черники по онтогенетическим группам в данных фитоценозах показало, что 22 мая у этих групп растений обнаружены цветки, находящиеся в 5-ти фенофазах: от начала бутонизации до окончания цветения (табл.2). Наиболее разнородны по фенологическому состоянию были цветки черники в группе g_2 в осиннике орляково-ландышевом и в осиннике ландышево-черничном; у растений g_3 группы было по 3 фенофазы. Более однородна группа g_1 растений. В этой группе в разные годы отмечены только три фенофазы цветения. 4 июня выделены растения в следующих фенофазах: полное цветение (только в березняке ландышевом у g_2 растений) и в осиннике орляково-ландышевом у g_3 растений), окончание цветения и начало плодоношения (табл. 2). У всех растений черники в генеративном периоде развитие плодов растянуто. Более синхронно и быстро развиваются плоды черники всех генеративных состояний в березняке ландышевом, где, вероятно, лучшее освещение.

Таблица 2
Феноспектры бутонизации, цветения и плодоношения
разновозрастных особей *Vaccinium myrtillus* (в %)

Фенофазы	22.V 1996			22.V 1997			22.V 1998		
	g_1			g_2			g_3		
	Бл	Оол	Олч	Бл	Оол	Олч	Бл	Оол	Олч
Б1	–	2,8	–	–	6,3	2,3	2,4	2,6	–
Б2	14,3	–	–	18,7	6,3	11,6	11,6	10,3	8,0
Ц1	6,1	2,8	21,4	4,9	81,3	20,9	20,9	–	10,5
Ц2	79,6	94,3	78,6	76,4	6,3	65,1	65,1	84,5	81,5
Ц3	–	–	–	–	–	–	–	2,6	–
	27.V 1996			27.V 1997			27.V 1998		
Б2	–	–	–	2,4	–	–	2,3	5,2	7,9
Ц1	–	–	21,4	–	–	3,9	–	–	10,5
Ц2	59,2	85,7	78,6	56,1	71,8	96,2	74,4	76,9	81,6
Ц3	40,8	14,3	–	40,7	28,2	–	23,3	17,9	–
П1	–	–	–	0,8	–	–	–	–	–
	4.VI 1996			4.VI 1997			4.VI 1998		
Ц2	–	–	–	0,8	–	–	–	33,3	–
Ц3	6,1	11,4	14,3	12,2	25,0	23,1	14,0	12,8	5,3
П1	93,9	80,0	85,7	84,6	62,5	48,1	86,0	23,1	36,8
Засох.	–	8,6	–	2,4	12,5	28,8	–	30,8	28,9

Примечание. Обозначения такие же как в табл. 1. Бл – березняк ландышевый, Оол – осинник орляково-ландышевый, Олч – осинник ландышево-черничный, засох – засохшие плоды.

Таким образом, наибольшим ритмологическим разнообразием отличаются g_2 растения в осиннике орляково-ландышевом 22 мая и в березняке ландышевом 27 мая и 4 июня. Развитие молодых и старых генеративных растений протекает более синхронно.

Для цветков черники в исследованных фитоценозах характерна большая гетерогенность цветения и плодоношения, что зависит как от эколого-фитоценологических условий, так и от онтогенетического состояния наблюдаемых растений. Для сравнения изменчивости спектров фенофаз черники в разных фитоценозах в разные годы наблюдений строились таблицы сопряженности, минимальное ожидаемое брали >1 , вычисляли значение χ^2 [9]. Чтобы значения χ^2 были сравнимы при разном числе степеней свободы, в качестве меры изменчивости использовали соотношение χ^2/v . Можно видеть, что различие между фенофазами в ЦП черники в разных фитоценозах велики во все годы 22 мая и 6 июля, меньше различий отмечено 3 июля. Различия между разными онтогенетическими группами в пределах фитоценозов в разные годы велики и в ельнике черничном и сосняке черничном, меньше – в осиннике липово-снытевом.

Maianthemum bifolium. И.Г. Серебряков [16] отмечает, что у этого вида весной, помимо развертывания заложенных заранее элементов генеративного побега происходит образование еще и новых цветков. В наших условиях майник двулистный зацветает во второй половине мая и цветет почти весь июнь. Наши наблюдения 3 июня показали, что в разные годы в изученных фитоценозах отмечались цветки *M. bifolium*, находящиеся в 6 фенофазах: от начала бутонизации до начала плодоношения. Общее запаздывание развития цветков майника двулистного в течение трех лет отмечено в ельнике черничном. По-видимому, это связано с более поздним таянием снега в этом фитоценозе и поздним началом вегетации. 11 июня в 1996–1998 гг. отмечалось более разнообразное сочетание феногрупп по сравнению с предыдущим сроком – 3 июня (табл.3). В этот период нами отмечен фенофаза от начала бутонизации до цветения. В 2007–2009 гг., в более поздний срок наблюдения – 27 июня нами зафиксированы только фазы окончания цветения и начало плодоношения. В этот срок наблюдений отмечается большое количество высохших плодов *M. bifolium*.

Статистический анализ показал, что различия между ЦП *M. bifolium* в разных фитоценозах велики во все годы наблюдений 3 июня и заметно снижаются, особенно 11 июня в 1997 и в 1998 г. Различия между ЦП в пределах фитоценоза в разные годы велики в осиннике липово-снытевом и сосняке черничном, относительно меньше – в ельнике черничном.

Таблица 3

Феноспектры бутонизации, цветения и плодоношения *Maianthemum bifolium* (в %)

Фенофазы	3.VI 1996			3.VI 1997			3.VI 1998			3.VI 2007			3.VI 2008			3.VI 2009		
	О	С	Е	О	С	Е	О	С	Е	О	С	Е	О	С	Е	О	С	Е
Б1	–	–	80,0	–	–	100,0	–	–	100,0	0,4	–	–	43,3	49,1	–	–	–	–
Б2	–	–	20,0	–	–	–	100,0	–	–	3,0	0,5	–	19,4	21,5	–	0,7	2,7	17,4
Ц1	–	100,0	–	–	–	–	–	–	–	–	11,4	–	–	1,3	10,0	–	–	–
Ц2	100,0	–	–	–	100,0	–	–	–	–	21,3	2,0	–	37,3	28,1	65,2	17,0	97,3	82,6
Ц3	–	–	–	–	–	–	–	100,0	–	75,2	86,1	100,0	–	–	23,6	82,3	–	–
	11.VI 1996			11.VI 1997			11.VI 1998			27.VI 2007			27.VI 2008			27.VI 2009		
Б1	–	–	10,0	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Б2	–	–	20,0	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Ц1	–	90,0	70,0	–	–	–	100,0	80,0	90,0	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Ц2	100,0	10,0	–	100,0	100,0	85,0	–	20,0	10,0	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Ц3	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	0,5	–	–	–	–	–	–	–
П1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	16,5	8,5	23,7	20,0	10,0	15,5	16,8	20,0	10,0
Засох.	–	–	–	–	–	–	–	–	–	83,5	–	76,3	80,0	90,0	84,5	83,2	80,0	90,0

Примечание :Условные обозначения такие же, как в табл. 1.

Таблица 4

Феноспектры бутонизации, цветения и плодоношения *Trientalis europaеа* (в %)

Фенофазы	22.V 1996			22.V 1997			22.V 1998			22.V 2007			22.V 2008			22.V 2009		
	О	С	Е	О	С	Е	О	С	Е	О	С	Е	О	С	Е	О	С	Е
Б1	40,0	45,5	33,3	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	90,0	35,0	30,0	40,0	2,7	12,8	30,0	50,0	20,0
Б2	50,0	36,4	16,7	–	–	–	–	–	–	10,0	65,0	70,0	60,0	97,3	87,2	70,0	50,0	80,0
Ц1	10,0	18,1	50,0	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
	3.VI 1996			3.VI 1997			3.VI 1998			5.VI 2007			5.VI 2008			5.VI 2009		
Б1	–	–	–	18,2	30,8	46,2	16,7	15,4	25,0	–	–	–	–	18,2	–	–	–	–
Б2	–	–	16,7	18,2	53,8	23,1	25,0	30,7	16,6	–	–	–	–	9,1	–	–	–	–
Ц1	25,0	50,0	41,6	36,4	15,4	23,1	8,3	23,1	25,0	–	–	–	–	9,1	–	–	9,09	–
Ц2	50,0	40,9	16,7	22,7	–	7,6	41,7	30,8	16,7	–	–	–	60,0	63,6	72,7	10,0	90,1	25,0
Ц3	25,0	9,1	–	4,5	–	–	8,3	–	16,7	100,0	100,0	83,3	40,0	–	18,2	70,0	–	66,7
П1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	16,9	–	–	9,1	20,0	–	8,3
	11.VI 1996			11.VI 1997			11.VI 1998			11.VI 2007			11.VI 2008			11.VI 2009		
Ц1	–	–	–	–	7,8	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	16,6
Ц2	50,0	–	12,5	–	15,5	53,9	–	–	58,3	–	–	–	–	10,0	–	–	54,5	41,7
Ц3	30,0	13,6	–	45,5	46,2	46,1	–	69,0	20,8	–	–	–	10,0	80,0	9,1	10,0	45,5	41,7
П1	20,0	72,7	41,6	54,5	30,5	–	100,0	30,8	20,8	20,0	50,0	50,0	90,0	10,0	90,9	90,0	–	–
Засох.	–	13,6	45,8	–	–	–	–	–	–	80,0	50,0	50,0	–	–	–	–	–	–

Примечание. Условные обозначения такие же, как в табл. 1.

Trientalis europaea. У этого вида в почке возобновления сформированы все органы будущего побега, поэтому дальнейшее развитие надземных органов происходит быстро [4; 15]. Полное цветение наступает к моменту, когда рост вегетативных органов в основном закончен. В зависимости от условий местообитания сроки наступления отдельных фенофаз у седмичника сдвигаются на 1–6 дней. По наблюдениям О.В. Грызловой и М.Г. Вахрамеевой [5] наиболее раннее наступление фенофаз отмечено в березняке разнотравном, где выше освещенность, запаздывание большинства фенофаз – в заболоченном сосняке сфагновом, что, видимо, связано с низкой теплопроводностью толщи сфагнового мха, где находятся подземные органы седмичника.

22 мая в исследованных фитоценозах (ельнике черничном, сосняке черничном и осиннике липово-снытевом) в течение трех лет выявлены растения, цветки которых находились в следующих фенофазах: начало бутонизации, завершение бутонизации, начало цветения (табл. 4). Только для 1996 г. свойственно наиболее быстрое развитие цветов седмичника европейского и сочетание всех трех феногрупп в трех фитоценозах. Быстрее всех развивались генеративные органы седмичника европейского в ельнике черничном, где отмечены лучшие условия увлажнения (по шкале увлажнения Hd балл=13,55). В остальные годы наблюдается более синхронное развитие цветков седмичника европейского. 3 июня выявлены растения, цветки которых находились в различных сочетаниях фенофаз: от начала бутонизации до начало плодоношения (табл. 4). В 1996–1998 гг. можно видеть более растянутое созревание генеративных органов *T. europaea*. Наибольшее сочетание фенофаз характерно для осинника липово-снытевого в 1997 и 1998 г. (4) и для ельника черничного в 1998 г. (5), что вероятно, связано с условиями освещения в этих фитоценозах. 11 июня. В это время в разные годы наблюдались следующие сочетания феногрупп: начало цветения (только в 1997 году в сосняке черничном и в 2009 г. в ельнике черничном), полное цветение, окончание цветения (только в 1997 году в сосняке черничном) и начало плодоношения. В 1996 г. в сосняке черничном и в ельнике черничном, а в 2007 г. (во всех фитоценозах) отмечены засохшие плоды седмичника европейского.

Статистический анализ показал, что различия в феноспектрах седмичника европейского велики 12 июня, меньше различий 22 мая и 3 июня. В пределах фитоценозов различия велики в осиннике липово-снытевом и ельнике черничном, меньше различий в сосняке черничном. Проявления ритмологической поливариантности зависят как от эколого-фитоценологических условий года и метеорологических условий так и от особенностей самого вида.

Таким образом, у исследованных нами видов отмечена ритмологическая поливариантность онтогенеза. Она выражена у всех

изученных нами таежных видов, но проявлялась она по разному: во-первых, на разных этапах онтогенеза, у растений в g1-g2-g3 состояниях; во вторых – по годам; в третьих – в разных фитоценозах. Разновременность прохождения фенофаз носит приспособительный характер и увеличивает гетерогенность ЦП, что необходимо для ее выживания в неблагоприятных условиях среды и популяционных потоков в изучаемых экосистемах.

За всестороннюю помощь и консультации благодарим своих учителей: заслуженного деятеля науки РФ, д.б.н., профессора, Людмилу Алексеевну Жукову и к.б.н. Энессу Витальевну Шестакову.

Список литературы

1. Акшенцев Е.В. Ритмологическая поливариантность особей и ее роль в поддержании устойчивости ценопопуляций *Trollius europaeus* L. // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: материалы III Всерос. конф. Пущино, 2008. С. 301–303.
2. Бейдеман Н.В. Методика изучения фенологии растений и растительных сообществ. Новосибирск: Наука, 1974. 102 с.
3. Валова З.Г. Фенология и формирование урожая черники в Белоруссии в 1972–1973 гг. // Экология. 1976. № 4. С. 87–90.
4. Голубев В.Н. К онтогенезу седмичника (*T. europaea*) и о некоторых закономерностях развития корневищ травянистых растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1956. Т. 61, вып.1. С. 73–76.
5. Грызлова О.В., Вахрамеева М.Г. Седмичник европейский // Биологическая флора Московской области. М.: МГУ. 1990. Вып. 8. С. 198–209.
6. Жиляев Г.Г. Фенологическая неоднородность *Soldanella hungarica* (*Primulaceae*) в растительных сообществах Черногоры // Ботан. журн. 1986. Т. 71, № 8. С. 1097–1103.
7. Жукова Л.А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола: РИИК «Ланар», 1995. 224 с.
8. Жукова Л.А. Новый вариант классификации поливариантности развития организмов и популяций // Актуальные проблемы экологии, биологии и химии: материалы Всерос. конф. Йошкар-Ола, 2010. С. 76–84.
9. Закс Л. Статистическое оценивание. М.: Статистика, 1976. 598 с.
10. Паленова М.М. Эколого-генетический подход к исследованию искусственной популяции клевера ползучего // Популяции растений: принципы организации и проблемы охраны природы. Йошкар-Ола, 1991. С. 90.
11. Полянская Т.А. Популяционное разнообразие компонентов травяно-кустарничкового яруса лесных сообществ национального парка

- «Марий Чодра». Йошкар-Ола, 2006. 156 с.
12. Полянская Т.А. Ритмологическая поливариантность онтогенеза *Luzula pilosa* (L.) Willd. // Актуальные проблемы экологии, биологии и химии: материалы Всерос. конф. Йошкар-Ола, 2010. С. 113–116.
 13. Рождественский Ю.Ф. Ритм сезонного развития некоторых растений на полярном Урале. Свердловск, 1981. 44 с.
 14. Сентемов В.В. Сроки зацветания и созревания плодов некоторых дикорастущих плодово-ягодных растений в Удмуртии // Растительные ресурсы. 1971. Т. 7, вып. 4. С. 597–599.
 15. Серебряков И.Г. О ритме сезонного развития растений подмосковных лесов // Вестн. МГУ. 1947. № 6. С. 75–80.
 16. Серебряков И.Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М.: Советская наука, 1952. 391 с.
 17. Соловьева Н.В., Полянская Т.А., Шестакова Э.В. Влияние экологических факторов на феноритмы *Betula pendula* Roth. и *Vaccinium myrtillus* L. // Тр. междунар. конф. по фитоценологии и систематике высших растений, посвященных 100-летию со дня рождения А.А. Уранова. Москва, 2001. С. 160–161.
 18. Тяк Г.В. Формирование почек и плодоношение *V. myrtillus* (*Vacciniaceae*) // Ботан. журн. 1986. Т. 69, №2. С. 240–244.
 19. Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки. 1975. № 2. С. 7–34.
 20. Фриш Э.В. Опыт фенологических исследований *V. myrtillus* L. с помощью интегрального метода // Ботан. журн. 1974. Т. 59, № 12. С. 1221–1230.
 21. Ценопопуляции растений (основные понятия и структура) / отв. ред. Т.И. Серебрякова, А.А. Уранов. М.: Наука, 1976. 217 с.
 22. Шутов В.В. О сезонном развитии и урожайности *V. myrtillus* L. и *Oxycoccus palustris* (*Ericaceae*) // Ботан. журн. 1987. Т. 72, № 9. С. 1219–1224.
 23. Шутов В.В. Структура, динамика и плодоношение популяций кустарниковых растений: дис ... д-ра. биол. наук. Кострома, 2001. 32 с.
 24. Antkowiak L., Cybulko T. Związek między plonem jagod a niektórymi cechami pedow nadziemnych u borowki czarnej (*Vaccinium myrtillus* L.). // Roczn. AR Pozn. 1978. № 96. P. 21–28.
 25. Cybulko T., Antkowiak L. Ocena plonu jagod na podstawie niektórych cech pedow nadziemnych u borowki czarnej (*Vaccinium myrtillus* L.). // Roczn. AR Pozn. 1978. № 96. P. 29–35.
 26. Pearson L.C. Effect of temperature and moisture on phenology and productivity of Indian Ricergross // J. Range Manag. 1979. Vol. 32, № 2. P. 127–134.

RHYTHMS POLYALTERNATIVENESS ONTOGENY OF TAIGA KINDS OF PLANTS

Т.А. Poljanskaja¹, М.А. Poljanskaja²

¹National Park «Maria Chodra»

²Mari State University

In national park «Maria Chodra» (Maria El's Republic) within 7 years rhythms of flowering and fructification dominants wood vegetative communities – *Vaccinium myrtillus* L., *Maianthemum bifolium* (L.) F. W. Schmidt, *Trientalis europaea* L. are investigated. It is established, that ritmiqe the polyalternativeness of the given kinds is shown on miscellaneous: first, at different stages ontogeneze, at plants in g₁-g₂-g₃ conditions; in the second – on years; in the third – in different vegetative communities.

Keywords: *national park «Maria Chodra», rhythms polyalternativeness, Vaccinium myrtillus, Maianthemum bifolium, Trientalis europaea.*

Об авторах:

ПОЛЯНСКАЯ Татьяна Аркадьевна—кандидат биологических наук, заместитель директора по науке, ФГУ «Национальный парк «Марий Чодра», 425090, Республика Марий Эл, п. Красногорский, ул. Мира, д. 3, e-mail: zamnayki@mail.ru

ПОЛЯНСКАЯ Мария Александровна—студентка биолого-почвенного факультета, ФГБОУ ВПО «Марийский государственный университет».