

На правах рукописи



Гудовских Юлия Владимировна

**ЭКОЛОГО-БИОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА RUBUS ARCTICUS L.
В УСЛОВИЯХ ЮЖНО-И СРЕДНЕТАЁЖНЫХ ЭКОСИСТЕМ**

1.5.15. Экология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени

кандидата биологических наук

Научный руководитель

доктор биологических наук

Егошина Татьяна Леонидовна

Санкт-Петербург

2022

Диссертация выполнена в Федеральном государственном бюджетном образовательном учреждении высшего образования «Вятский государственный агротехнологический университет»

Научный руководитель

доктор биологических наук
Егошина Татьяна Леонидовна

Официальные оппоненты:

Ишмуратова Майя Мунировна, доктор биологических наук, Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Башкирский государственный университет», профессор
Макеева Галина Юрьевна, кандидат биологических наук, Филиал Федерального бюджетного учреждения «Всероссийский научно-исследовательский институт лесоводства и механизации лесного хозяйства» «Центрально-Европейская лесная опытная станция», старший научный сотрудник
Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Уфимский федеральный исследовательский центр Российской академии наук»

Ведущая организация

Защита диссертации состоится 16 ноября 2022 г. в 14.00 часов на заседании диссертационного совета 24.1.002.02 при Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Ботаническом институте им. В.Л. Комарова Российской академии наук по адресу: 197376, г. Санкт-Петербург, ул. Профессора Попова, 2, тел. (факс.); e-mail: dissovet.24100202@binran.ru.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке и на сайте Федерального государственного бюджетного учреждения науки Ботанического института им. В.Л. Комарова Российской академии наук, dissovet.24100202@binran.ru.

Автореферат разослан « ____ » _____ 2022 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
доктор биологических наук

наук



Лянгузова Ирина Владимировна

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы исследования. Высокий уровень видового биоразнообразия играет важную роль в поддержании стабильности экосистем (Gilpin, Soule, 1986; Гагиева, 2020). Сохранение биоразнообразия невозможно без сохранения основных составляющих его компонентов (A Global Strategy on Invasive Alien Species, 2001), куда входят растительные сообщества и слагающие их ценопопуляции отдельных видов (Яблоков, Остроумов, 1985; Дегтева, Полетаева, 2011). Актуальны исследования, направленные на изучение механизмов устойчивости популяций в естественной среде (Смирнова, 1987; Злобин, 2009). Всестороннее изучение с использованием комплекса популяционных, онтогенетических и эколого-ценотических методов является важной частью исследований видов, имеющих лекарственную и пищевую ценность. К ним относится *Rubus arcticus* L., обладающая фитонцидными, жаропонижающими и противовоспалительными свойствами (Фруентов, 1974; Растительные ресурсы СССР ..., 1987; Кьосев, 2001; Макаров, 2002; Лапинский, Горбачев, 2006; Синельникова, Пахомов, 2015; Рождественский, 1981), характеризующаяся высоким содержанием биологически активных веществ (Kallio, 1975; Ruysalo, 1976; Tammissola, 1988; Дикорастущие полезные растения ..., 2001; Karp et al., 2004, Vool et al., 2007; Hukkanen et al., 2008). Княженика относится к категории редких растений в ряде республик и областей России, внесена в Изумрудную книгу РФ (Изумрудная книга ..., 2011-2013), в список IUCN (Red list of Threatened Species) (Least Concern ver. 3.1, 2019) и в информационную базу данных NatureServe Explorer, как вид, нуждающийся в охране.

Цель исследования – выявить эколого-биологические параметры ценопопуляций (ЦП) *Rubus arcticus* в растительных сообществах южно- и среднетаёжных экосистем на примере Кировской области. Для достижения данной цели были поставлены следующие задачи:

1. Определить популяционные параметры вида (демографическую, онтогенетическую и морфометрическую структуру) в растительных сообществах южно- и среднетаёжных экосистем.
2. Изучить влияние характеристик местообитания на ценопопуляционную структуру *R. arcticus* вблизи южной границы ценоареала.
3. Выявить степень изменчивости и фитоценотической пластичности морфометрических параметров вида в исследуемых сообществах.
4. Оценить жизнённость ценопопуляций *R. arcticus* с использованием индекса виталитета (IVC).

Научная новизна работы. Впервые дана эколого-биологическая оценка состояния вида и выявлена фитоценотическая приуроченность *R. arcticus* в условиях южно- и среднетаёжных лесов. Впервые установлены параметры экологического пространства вида по шкалам Д.Н. Цыганова (1983) и Г. Элленберга (Ellenberg, 1974). В естественных условиях обитания *R. arcticus* выявлены популяционные и морфобиологические особенности вида. Проведен анализ устойчивости вида к антропогенному влиянию в различных условиях местообитания. Впервые установлено наличие значимых отличий в морфоструктуре вида в пределах южно- и среднетаёжных подзон.

Теоретическая и практическая значимость. Впервые получены данные об онтогенезе *R. arcticus* и изменчивости морфометрических параметров в различных условиях местообитания. Выявленные фитоценотические и популяционные параметры вида позволяют оценить его текущее состояние и могут быть использованы в мониторинге популяций *R. arcticus* в исследуемом регионе. Полученные результаты исследований используются Министерством охраны окружающей среды Кировской области при разработке критериев и методов рационального природопользования и охраны растительного покрова на особо охраняемых территориях, а также при проведении занятий

по дисциплинам профиля «Экология» (бакалавриат, магистратура) на биологическом факультете в ФГБОУ ВО «Вятский государственный агротехнологический университет».

Положения, выносимые на защиту.

1. Оптимальные условия для произрастания вида складываются в среднебогатых и сырых сообществах на начальных этапах восстановительных сукцессий.

2. Основным способом самоподдержания в таёжных фитоценозах в пределах исследуемого фрагмента ценоареала является вегетативное размножение. Базовый онтогенетический спектр левостороннего типа, одновершинный, с абсолютным максимумом на виргинильных растениях.

3. Большинство анализируемых биоморфометрических параметров вида взаимосвязаны между собой и характеризуются средними и повышенными параметрами общей изменчивости, средней и высокой степенью фитоценотической пластичности.

Апробация работы. Результаты исследований были представлены на IV Spotkania Naukowego Koła Naukowego Leśników Instytutu Nauk Leśnych Politechniki Białostockiej (Białystok, 2021), Международной научно-практической конференции «Современные проблемы природопользования, охотоведения и звероводства», посвящённой 95-летию ВНИИОЗ им. проф. Б.М. Житкова (Киров, 2017), Международной научно-практической конференции «Современные научные тенденции в животноводстве, охотоведении и экологии» (Киров, 2018), XVI Всероссийской научно-практической конференции с международным участием «Биодиагностика состояния природных и природно-техногенных систем» (Киров, 2018), II Международной научно-практической конференции «Сохранение лесных экосистем: проблемы и пути их решения» (Киров, 2019), VI Всероссийской конференции с международным участием «Принципы и способы сохранения биоразнообразия» (Йошкар-Ола, 2015), Всероссийской конференции «Современные проблемы ботаники, микробиологии и природопользования в Западной Сибири» (Сургут, 2015), Международной научной конференции, посвященной 100-летию кафедры ботаники Тверского государственного университета «Биоразнообразие: Подходы к изучению и сохранению» (Тверь, 2017), III Всероссийской научно-практической конференции, посвященной 70-летию Самарского отделения Русского ботанического общества «Структурно-функциональная организация и динамика растительного покрова» (Самара, 2018), Международной научно-практической конференции, посвященной 100-летию института и 150-летию со дня рождения основателя и первого директора института, профессора Бориса Михайловича Житкова (Киров, 2022).

Личный вклад соискателя. Автором проанализирован литературный материал по тематике и методам исследований, собран и обработан полевой материал, выполнен статистический анализ эмпирических данных, сформулированы основные положения и выводы диссертации.

Публикации. По теме диссертации опубликовано 12 научных работ, в том числе 2 в журналах, включенных в список ВАК РФ, из них 1 индексируется в базе Scopus; 1 глава в коллективной монографии.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, 5 глав, заключения, выводов, списка литературы и 3 приложений на 4 страницах. Работа изложена на 178 страницах машинописного текста, содержит 56 таблиц, 124 рисунка. Список литературы включает 206 источников, в том числе 44 – иностранных.

Благодарности. Выражаю глубокую признательность научному руководителю, д.б.н., профессору Т.Л. Егошиной. Благодарю сотрудников отдела экологии и ресурсоведения растений ВНИИОЗ им. проф. Б.М. Житкова, сотрудников кафедры экологии и зоологии Вятского ГАТУ, особая благодарность сотрудникам Лаборатории экологии растительных сообществ ФГБУН Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН (Санкт-Петербург) и заведующему кафедрой биогеографии и охраны природы Санкт-Петербургского государственного университета (Санкт-Петербург) А.А. Егорову.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

ГЛАВА 1. ЛИТЕРАТУРНЫЙ ОБЗОР

1.1 Физико-географическая характеристика района исследований

Исследования проводили в условиях южной (Слободской, Зуевский, Кирово-Чепецкий районы Кировской области) и средней тайги (Подосиновский район Кировской области) Северо-Востока европейской части России в вегетационные сезоны 2016-2020 гг. Территория исследований располагается в полосах средне-и южнотаёжных лесов Кировской области, относящихся к Камско-Печорско-Западноуральской подпровинции Урало-Западносибирской таежной провинции (Геоботаническое районирование..., 1989).

Флора Кировской области очень разнообразна в видовом отношении. Растительность представлена, преимущественно, лесами. Лесистость территории составляет 63% (Лесной план Кировской области, 2018). Больше половины площади занимают хвойные лесные насаждения, в которых древесный полог представлен *Picea abies*, *Picea obovata* и *Pinus sylvestris*. Около 20% лесной площади приходится на сосновые боры, приуроченные к водно-ледниковым отложениям и речным долинам. Значительно превосходят основной зональный тип растительности большие площади производных осиновых и березовых лесов. Березняки играют ведущую роль в составе производных мелколиственных лесов области и занимают около 760 тыс. га (Лесной план Кировской области, 2018).

1.2 Эколого-биологическая характеристика *R. arcticus*

Изученность возрастного состава и морфологических особенностей вида недостаточна и фрагментарна (Жукова, Белова, 1997; Антропова, 1990; Conservation Assessment for ..., 2002; A Technical Conservation Assessment ..., 2006; Slaughter, 2012). Исследования эколого-фитоценологических параметров и ресурсного потенциала природных популяций *R. arcticus* малочисленны (Игошева, Шурова, 2003; Челпанова, Олешко, 2003; Stjernberg, 2010). По отношению к режиму увлажнения некоторые авторы относят *R. arcticus* к гигромезофитам (Тарасова, 2007; Мартыненко, Груздев, 2008; Иллюстрированный определитель растений Пермского края, 2007; Кравченко, 2007), либо к мезофитам (Ребристая, 2013). Согласно классификации жизненных форм растений (Raunkiaer, 1905), в разных регионах некоторые авторы относят его к гемикриптофитам (Синельникова, Пахомов, 2015), либо к хамефитам (Кравченко, 2007). В исследуемых условиях вид является хамефитом.

1.3 Географическая приуроченность *R. arcticus*

R. arcticus является бореально-гипарктическим циркумполярным видом (Hulten, 1971; Genberg, 1977; Куваев, 2006; Мартыненко, Груздев, 2008; Пospelова, Пospelов, 2007; Синельникова, Пахомов, 2015). Княженика арктическая распространена в Северной и Восточной Европе (Eichwald et al., 1962; Atlas Florae Europaeae, 2010; Hulten & Fries, 1986; Kuusk et al., 1996; Flora Europaea, 1968), в Северо-Восточной и Восточной Азии, Северной Америке и Канаде (Hulten, 1968; Stjernberg et al., 2010; Маевский, 2006; Синельникова, Пахомов, 2015; A Technical Conservation Assessment ..., 2006; Slaughter, 2012). В России *R. arcticus* произрастает на северо-западе, севере и северо-востоке Европейской части, в Западной и Восточной Сибири, на Урале и Дальнем Востоке (Флора Сибири, 198; Иллюстрированный определитель растений Карельского перешейка, 2000; Макаров, 2002; Кравченко, 2007; Пospelова, Пospelов, 2007; Мартыненко, Груздев, 2008; Сосудистые растения советского Дальнего Востока, 1996). Южная граница ареала вида в пределах России приближена к границам хвойно-широколиственных лесов, к горам и верхней границе горно-лесного пояса (Ареалы ..., 1990; Абрамов, 1995; Куваев, 2006; Иллюстрированный определитель растений ..., 2007; Баранова, Пузырев, 2012), северная – к границе гипарктических и арктических тундр (Кравченко, 2007; Пospelова, Пospelов, 2007;

Ребристая, 2013), восточная – к мелколиственным и хвойным лесам Тихоокеанского региона (Ареалы ..., 1990; Поспелова, Поспелов, 2007).

1.4. Эколого-фитоценотическая приуроченность *R. arcticus*

В таежной зоне вид относительно типичен (Раменская, Андреева, 1982; Сосудистые растения советского Дальнего Востока, 1996; Маевский, 2006; Поспелова, Поспелов, 2007; Иллюстрированный определитель растений Карельского перешейка, 2000), встречается в заболоченных или сыроватых лесах и на окраинах сфагновых болот (Мартыненко, Груздев, 2008; Абрамов, 1995; Кьосев, 2001; Баранова, Пузырев, 2012). На северо-западе Европейской части России достаточно обилен на вырубках (Гнатюк, Крышень, 2005; Кравченко, 2007). В зоне арктических тундр вид встречается единично (Ребристая, 2013). В Кировской области *R. arcticus* встречается довольно редко, в основном на окраинах переходных и верховых болот, в смешанных заболоченных лесах, на сырых лугах, зарастающих елово-мелколиственными лесами вырубках (Тарасова, 2007; Гудовских, Егорова, 2017).

1.5. Изученность *R. arcticus* в условиях культивирования

R. arcticus является важным и востребованным растением, обладающим ценными лекарственными и пищевыми свойствами. Опыт интродукции княженики в условиях таежной зоны Волго-Вятского региона (Гудовских и др., 2017; Gudovskikh et al., 2018) позволил установить, что вид является перспективной культурой для выращивания, растения княженики успешно произрастают и плодоносят в условиях региона, дают обильную вегетативную поросль, характеризуются высокой зимостойкостью; устойчивостью к кратковременным весенним и осенним подтоплениям. Урожайность вида на выработанных мезотрофных болотах достаточно высока (в зависимости от сорта варьировала от 1044+3 кг/га до 4088 + 9 кг/га).

ГЛАВА 2. ОБЪЕКТ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

Rubus arcticus L. (1753) – княженика арктическая или обыкновенная, относится к роду *Rubus* L., семейству *Rosaceae* Juss., является многолетним летнезеленым (листопадным) корневищным гипогеемным полукустарничком (Серебряков, 1952), явно полицентрическим с неспециализированной поздней морфологической дезинтеграцией.

Объектами исследований являлись 19 ценопопуляций (ЦП) *R. arcticus*, изученные в подзонах южной (ЮТ) и средней (СТ) тайги. Описание растительных сообществ и их характеристик проводилось на 19 временных площадях в вегетационные периоды 2016-2020 гг. Размер площади составлял 20x20 м. Для каждой площадки устанавливали её географические координаты (широта, долгота, высота над уровнем моря – h, м) с использованием радионавигационного устройства GPS. На каждой площадке выполняли геоботанические описания (Методы изучения ..., 2002). Общие характеристики растительных сообществ включали видовой состав древостоя, подлеска, травяно-кустарничкового (ТКЯ) и мохово-лишайниковых ярусов (МЛЯ); некоторые таксационные параметры (сомкнутость крон и возраст древостоя, сомкнутость подлеска); общее проективное покрытие ТКЯ (ОПП ТКЯ) и МЛЯ, проективное покрытие *R. arcticus* (ПП *R. arcticus*). Сомкнутость яруса подлеска определялась как доля площади проекций кустов от общей пробной площади, принимаемой за 1 (Методы изучения ..., 2002). Названия видов приведены в соответствии с базой данных The Plant List (<http://www.theplantlist.org/>).

Оценка экологических условий местообитаний проводилась по составу видов в растительных сообществах с использованием метода средневзвешенной середины интервала по 10 амплитудным шкалам Д.Н. Цыганова, а также с применением оптимумных шкал Г. Элленберга (Ellenberg, 1974). В амплитудных шкалах Д.Н. Цыганова (1983) использовали оценку значений экологического фактора по 10 шкалам: Tm – термоклиматической, Kп – континентальности климата, Om – омброклиматической аридности-гумидности, Cг – криоклиматической, Hd – увлажнения почвы, Tr – солевого режима почв, Nt – богатства почв

азотом, R_c – кислотности почв, fH – переменности увлажнения, L_c – освещенности-затенения. Для количественной оценки каждого фактора была рассчитана экологическая валентность (REV) как мера приспособленности ЦП к изменению одного экологического фактора. Величина REV равна доле диапазона ступеней вида от всей шкалы. REV рассчитывали по формуле:

$$REV=(A_{\max}-A_{\min}+1)/n, (1)$$

где A_{\max} и A_{\min} – максимальные и минимальные значения ступеней шкалы, занятых видом, n – общее число ступеней в шкале.

Реализованная экологическая валентность (REV) определена как доля суммы ступеней, занимаемых ЦП вида по шкале фактора от числа ступеней шкалы (Жукова и др., 2010).

$$REV=(A_{\max}-A_{\min}+0,01)/n, (2)$$

где A_{\max} и A_{\min} – максимальные и минимальные значения ступеней шкалы, занятых конкретными ценопопуляциями на шкале, n – общее число ступеней в шкале; 0,01 – добавляется как 1-е деление шкалы, с которого встречаются изученные ценопопуляции.

Для характеристики отношения вида к совокупному действию нескольких факторов вычислен индекс толерантности (It) или мера стено-эврибионтности как доля суммы REV по исследуемым факторам к числу шкал рассматриваемых факторов (Жукова и др., 2010).

Эффективность освоения экологического пространства вида конкретными ЦП оценивалась при помощи коэффициента экологической эффективности ($K_{ec,eff}$), который представляет соотношение REV/PEV, выраженное в процентах (Жукова и др., 2010).

Для оценки экологической приуроченности *R. arcticus* по Г. Элленбергу (Ellenberg, 1974) использовали средние значения экологических факторов по 6 оптимумным шкалам: освещенность (Light), термоклиматический режим (Temperature), континентальность климата (Continentality), характеристики почвы: влажность (Moisture), богатство азотом (Nutrient), кислотность (Reaction).

Для описания онтогенетической структуры ценопопуляций использованы методические подходы, рекомендуемые в работах ряда авторов (Ценопопуляции растений ..., 1976, Заугольнова, 1994). При выделении онтогенетических состояний использовали морфо-биологические критерии и описание онтогенеза *R. arcticus*, выполненные Л.А. Жуковой и С.А. Беловой (Жукова, Белова, 1997, С. 60-64). В качестве счетной единицы в ценопопуляционных исследованиях использовали надземный парциальный побег (НПП). Данная счетная единица представляет собой относительно обособленный побег, для которого свойственны особенности поведения как популяционной единицы (Жукова, 1995). Исследования структуры изученных ценопопуляций проведены на 19 временных трансектах, на которых закладывались по 10 учетных площадок размером 0,25 м². На каждой площадке проводился подсчет генеративных и вегетативных НПП. Полученный материал собран и гербаризирован для последующего изучения морфо-биологических и онтогенетических особенностей вида. В ходе изучения онтогенетической структуры выделяли следующие онтогенетические состояния НПП: проростки (p), ювенильные (j), имматурные (im), виргинильные (v), молодые генеративные (g1), зрелые генеративные (g2), старые генеративные (g3), субсенильные (ss), сенильные (s). Отмирающие НПП в исследуемых сообществах не обнаружены. Качественную оценку и краткий обзор состояния вида проводили с помощью индексов онтогенетических периодов: индекс молодости – I_v (Жукова, 1987, Жукова, 1995); индекс зрелости – I_g (Жукова, 1987, Жукова, 1995); индекс старения (I_c) (Глотов, 1998), которые определяли как пропорции молодых, зрелых и старых НПП по отношению к общей плотности ЦП. Для оценки эффективности самоподдержания ЦП использовали индексы восстановления (I_b) и замещения (I_3), рассчитываемые как отношение молодых к плотности зрелых НПП (I_b) и отношение молодых к плотности зрелых и старых НПП (I_3) (Жукова, 1987; Жукова, 1995; Животовский, Османова, 2019).

Тип ЦП определяли по классификации Т.А. Работнова (1950), А.А. Уранова и О.В. Смирновой (1969) и «дельта-омега» Л. А. Животовского (2001). Классификация Л.А. Животовского «дельта – омега» (2001) состоит из двух индексов: «дельта» – Δ и «омега» – ω .

«Дельта» (Δ) представляет собой индекс возрастности, разработанный А.А. Урановым (1975) и характеризует степень участия каждой онтогенетической группы в общей возрастности:

$$\Delta = \frac{\sum k_i * m_i}{N}, (3)$$

где k_i – численность i -той онтогенетической группы; m_i – возрастность одного растения i -той онтогенетической группы; N – численность ЦП. Весовые коэффициенты возрастности приведены для каждого онтогенетического состояния по А. А. Уранову (1975) с корректировкой Л.А. Животовского (2001): $j - 0,0180$; $im - 0,0474$; $v - 0,1192$; $g - 0,5000$; $s - 0,9820$.

«Омега» (ω) – индекс эффективности, или средняя энергетическая эффективность ЦП, оказываемая на среду (Животовский, 2001):

$$\omega = \frac{\sum n_i * e_i}{\sum n_i}, (4)$$

где n_i – это абсолютное число растений i -того возрастного состояния; e_i – эффективность растений i -того возрастного состояния (весовые коэффициенты эффективности: $j - 0,0707$; $im - 0,1807$; $v - 0,4200$; $g - 1,0000$; $s - 0,1807$); $\sum n_i$ – общее число растений.

Для оценки демографических характеристик также были рассчитаны коэффициент генеративности (КГ), определяемый как доля генеративных НПП от общего числа растений (%) (Коваленко, 2005), и коэффициент вегетативного самоподдержания (КВС) ценопопуляции, рассчитанный как отношение виргинильных растений к общей плотности ЦП (%).

В фазу цветения в наиболее типичных ЦП вида проведены измерения следующих 18 морфометрических параметров генеративных НПП: H – высота (см), I_{LP} – количество междоузлий (шт), I_1-I_{10} – длины 1-10 междоузлий (см), длина (L_{pet}) и ширина центральной доли листа (Wh_{pet}) третьего от основания НПП междоузлия (см), $N_{fol.pet}$ – длина черешка листа третьего от основания НПП междоузлия (см), N_{fol} – количество листьев (шт), N_L – длина цветоножки (см), N_1 – количество цветков на побеге (шт).

Для оценки разноразмерности морфологических параметров генеративных НПП рассчитывали общую изменчивость (CV) и фитоценоотическую пластичность (I_p). Оценку общей изменчивости изучаемых признаков проводили с использованием CV с учетом шкалы изменчивости для полукустарничковых жизненных форм: $CV < 7\%$ – очень низкий, $CV = 7-15\%$ – низкий, $CV = 16-25\%$ – средний, $CV = 26-35\%$ – повышенный, $CV = 36-50\%$ – высокий, $CV > 50\%$ – очень высокий уровень (Мамаев, Чуйко, 1975).

Для расчета индекса фитоценоотической пластичности (I_p) использовали формулу, предложенную Ю.А. Злобиным (1989):

$$I_p = (A - B) / A, (5)$$

где A – максимальное значение признака (амплитуда пластичности), B – минимальное значение признака (коэффициент свободного развития).

Оценка и определение класса виталитета НПП *R. arcticus* зрелого генеративного онтогенетического состояния в каждой ЦП осуществлялась на двумерном градиенте (по двум морфометрическим параметрам). В качестве детерминирующих виталитет признаков использовали 2 ключевых морфологических параметра вегетативной сферы, в наибольшей степени характеризующие вегетативно подвижные растения (Любарский, Полуянова, 1984) – высоту НПП (H) и ширину центральной доли листа третьего от основания НПП междоузлия (Wh_{pet}). Выборки по двум морфопараметрам представлены 242 особями. Распределения данных параметров хорошо аппроксимируются нормальным распределением. НПП

распределяли согласно методике Ю.А. Злобина (1989) по трем классам виталитета (а – высокий, b – средний (промежуточный), с – низкий) в соответствии с величинами индикаторных параметров. Границами деления служили числа в следующем интервале:

$$\bar{X}_r = \bar{X}_i \mp t_{0,05} S_{\bar{x}}, \quad (6)$$

где \bar{X}_i – среднее арифметическое, $S_{\bar{x}}$ – ошибка среднего арифметического, $t_{0,05}$ – значение критерия Стьюдента

Виталитетные типы ЦП определяли с использованием критерия Q согласно формулам, предложенным Ю.А. Злобиным (1989):

$$Q=1/2(a+b) > c \text{ – процветающие ЦП, (7)}$$

$$Q=1/2(a+b) = c \text{ – равновесные ЦП, (8)}$$

$$Q=1/2(a+b) < c \text{ – депрессивные ЦП, (9)}$$

Индекс виталитета (IVC) рассчитывался для каждой ЦП по размерным спектрам НПП зрелого генеративного онтогенетического состояния методом взвешивания средних (Ишмуратова, Ишбирдин, 2002; Ишбирдин, Ишмуратова, 2004).

$$IVC = \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N x_i / X_i, \quad (10)$$

где x_i – среднее значение i-го признака в ценопопуляции; X_i – среднее значение i-го признака для всех ценопопуляций; N – число признаков.

В качестве детерминирующей виталитет онтогенетической группы выбраны НПП зрелого генеративного онтогенетического состояния, в котором растения достигают максимального развития жизненной формы и проявляют индивидуальные свойства (Злобин, 1989; Чадаева, 2016). В качестве детерминирующего комплекса признаков виталитета ЦП использовали следующие показатели: H – высота (см), I_{LP} (шт.), I_1 - I_4 – длины 1-4 междоузлий (см), L_{pet} – длина центральной доли листа третьего от основания НПП междоузлия (см), Wh_{pet} – ширина центральной доли листа третьего от основания НПП междоузлия (см), $N_{fol.pet}$ – длина черешка листа третьего от основания НПП междоузлия (см), N_{fol} – количество листьев (шт), N_L – длина цветоножки (см), N_f – количество цветков (шт). Индекс размерной пластичности (ISP) рассчитывали как отношение максимального значения показателя IVC к его минимальному значению (Ишбирдин, Ишмуратова, 2004). Градиент ухудшения условий роста или усиления стресса (экоклин) выстраивался как ряд ЦП по убыванию значения индексов IVC.

Онтогенетическая стратегия и тактики вида оценивались по характеру варьирования общей изменчивости (CV) и показателя морфологической целостности растений (коэффициента детерминации – $r^2 m$) соответственно на установленном градиенте IVC.

В качестве критерия целостности и скоррелированности морфоструктуры *R. arcticus* принят индекс морфологической интеграции, который рассчитывали по формуле:

$$I = \frac{B}{(n^2 - n)/2} * 100, \quad (11)$$

где B – количество статистически существенных корреляций на уровне значимости $p < 0,05$ (за исключением диагональных элементов); n – общее число параметров.

В работе рассматривали 2 типа онтогенетических стратегий: защитную (увеличение морфологической целостности растений при усилении стресса) и стрессовую (уменьшение морфологической целостности при усилении стресса). Согласно рекомендациям Ю.А. Злобина (1989), с дополнениями А.Р. Ишбирдина с соавторами (2004) и Г.Г. Жилиева (2005) в работе выделены 4 варианта онтогенетических тактик: конвергентная, дивергентная, дивергентно-конвергентная, конвергентно-дивергентная.

Статистическую обработку полученных данных производили с использованием программ STATISTICA 12.0 и EXCEL. Средние значения исследуемых параметров НПП *R. arcticus* сравнивали с использованием однофакторного дисперсионного анализа, а также непараметрических U-критерия Манна-Уитни и H-критерия Краскела-Уоллиса (Методы изучения..., 2002; Ивантер, Коросов, 2011). Для оценки взаимосвязи параметров НПП

использовали корреляционный (Пирсона и Спирмена) и регрессионный анализы. Уравнения регрессии достоверны при уровне значимости $p \leq 0,05$. Аппроксимация эмпирических распределений исследуемых параметров теоретическими проводилась на основе нормального распределения. Достоверность аппроксимации эмпирических распределений исследуемых параметров теоретическими определяли по критериям Колмогорова-Смирнова – Лилиефорса (d) и Шапиро-Уилка (W).

ГЛАВА 3. ЭКОЛОГО-ФИТОЦЕНОТИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА МЕСТООБИТАНИЙ *R. ARCTICUS* В УСЛОВИЯХ ЮЖНО- И СРЕДНЕТАЁЖНЫХ ЭКОСИСТЕМ

3.1. Фитоценотическая приуроченность ценопопуляций *R. arcticus*

В южнотаежной подзоне в пределах изученного фрагмента ареала *R. arcticus* встречается в лесах с преобладанием в древостое *Betula pubescens*, *Picea abies*, *P. ×fennica*, *Pinus sylvestris* и *Populus tremula*; на разнотравно-сабельниковых, щучково-разнотравных и щучково-сабельниковых лугах. В среднетаёжной подзоне приурочена к елово-мелколиственным болотнотравным лесам, встречается на вырубках щучково-разнотравных и щучково-разнотравно-сфагновых на месте елово-мелколиственных лесов.

Местообитания вида условно объединены в 7 групп с учетом оценки основных, относительно стабильных характеристик местообитаний растительных сообществ (степени увлажнения и богатства почвы) с использованием подходов, предложенных в работах авторов (Федорчук и др., 2002; Федорчук, Нешатаев, Кузнецова, 2005) и давности нарушения (табл. 1). Давность нарушения определяли по возрасту древостоя.

3.1.1. Характеристика местообитаний ценопопуляций *R. arcticus* на основе эколого-фитоценологических шкал Д.Н. Цыганова

Анализ условий местообитаний *R. arcticus* в системе экологических шкал Д.Н. Цыганова (1983) показал следующее. По отношению к совокупности климатических факторов *R. arcticus* мезобионтен ($It=0,50$). По всем климатическим шкалам экологические условия изученных местообитаний являются средними от потенциально возможных, за исключением термоклиматической шкалы (Tm), значения которой приближены к верхней границе шкалы фактора (рис. 1), что обусловлено, вероятно, произрастанием вида на южной границе ценоареала. Коэффициент экологической эффективности ($K_{ec. eff.}$) изученных ЦП по отношению к климатическим факторам колеблется от 93 до 151%.

В обобщенном спектре почвенных шкал вид выступает как мезобионт ($It=0,54$) и реализует от 90 до 147% своих потенциальных возможностей. По шкале фактора переменности почвенного увлажнения (fH) диапазон изученных местообитаний выходит за потенциально возможные границы, приводимые Д.Н. Цыгановым для данного вида, на одну ступень в сторону увеличения значения фактора: ЦП разместились в экологических условиях от относительно устойчивого до умеренно переменного увлажнения (3,77-5,54 баллов). По остальным почвенным шкалам амплитуда экологического пространства исследованных ЦП *R. arcticus* не выходит за пределы диапазонов экологического ареала (рис. 1). По шкале освещенности-затенения ($It=0,67$; $K_{ec. eff.}=95\%$) вид эвривалентен: обитает в диапазоне условий от открытых/полукрытых пространств до светлых лесов (3,81-4,78 балла).

Установлено, что по отношению к факторам увлажнения ($PEV Hd=0,36$) и солевого режима почв ($PEV Tr=0,38$) вид можно охарактеризовать как гемистеновалентный (рис. 2), это может говорить о лимитирующем характере данных факторов для вида в исследуемом районе.

Таблица 1 – Эколого-фитоценотическая характеристика групп местообитаний *R. arcticus* в пределах средней и южной подзон тайги (выборочно)

№ЦП	Фитоценоз, подзональное положение	Формула древостоя	Сомкнутость крон древостоя	Возраст древостоя	ОПП ТКЯ, %	Доминирующие виды ТКЯ	ПП <i>R. arcticus</i> , %	ОПП МЛЯ, %	Сомкнутость подлеска
Достаточно богатые, сырые, начальный этап восстановления сообществ (давность нарушения менее 10 лет) (Б, С, I этап)									
5.	Разнотравно-сабельниковый луг, ЮТ	-	-	-	98	<i>Comarum palustre</i> , <i>Geum rivale</i> , <i>Calamagrostis epigejos</i> ,	2	1	0,2
10.	Вырубка щучково-разнотравно-сфагновая на месте елово-мелколиственного леса, СТ	-	-	-	60	<i>Pyrola rotundifolia</i> , <i>Poa nemoralis</i> , <i>Deschampsia cespitosa</i> , <i>Epilobium angustifolium</i>	15	60	0,2
Среднего богатства, сырые, начальный этап восстановления сообществ (давность нарушения менее 10 лет) (СБ, С, I этап)									
8.	Вырубка щучково-разнотравная на месте елово-мелколиственного леса, СТ	-	-	-	90	<i>Festuca gigantea</i> , <i>D. cespitosa</i> , <i>C. epigejos</i> , <i>C. palustre</i> ,	10	-	0,7
14.	Щучково-сабельниковый луг, ЮТ	-	-	-	85	<i>Stellaria nemorum</i> , <i>Gymnocarpium dryopteris</i>	5	-	0,7
Достаточно богатые, сырые, промежуточный этап восстановления сообществ (давность нарушения 10-50 лет) (Б, С, II этап)									
3	Осинник щучково-разнотравный, ЮТ	10Ос	0,4	20	95	<i>P. nemoralis</i> , <i>Comarum palustre</i> , <i>D. cespitosa</i> , <i>Calamagrostis epigejos</i> , <i>Scutellaria baicalensis</i>	5	-	0,3

Продолжение таблицы 1 – Эколого-фитоценотическая характеристика групп местообитаний *R. arcticus* в пределах средней и южной подзон тайги (выборочно)

Достаточно богатые, сырые, поздний этап восстановления сообществ (давность нарушения 50-150 лет) (Б, С, III этап)									
1	Березняк щучково-разнотравно-сфагновый, ЮТ	7Б2С1Ос	0,6-0,7	50	60	<i>D. cespitosa, Festuca rubra, Moehringia lateriflora, Carex nigra, C. palustre, C. epigejos, G. rivale, P. nemoralis, Maianthemum bifolium, Filipendula ulmaria, P. nemoralis</i>	5	30	0,2
Среднего богатства, сырые, поздний этап восстановления сообществ (давность нарушения 50-150 лет) (СБ, С, III этап)									
7.	Березняк (с елью) чернично-долгомошный, ЮТ	7Б3Е+С+Ос	0,5	60	50	<i>V. myrtillus, Viola palustris, Thelypteris palustris, Gymnocarpium dryopteris, R. saxatilis</i>	5	20	0,6
Среднего богатства, нормально дренированные, поздний этап восстановления сообществ (давность нарушения 50-150 лет) (СБ, НД, III этап)									
2.	Березняк разнотравно-зеленомошный, ЮТ	8Б1Ос1Е	0,6	60	60	<i>Lathyrus vernus, P. nemoralis, Luzula pilosa, V. vitis-idaea, V. myrtillus, Fragaria vesca, R. saxatilis, P. rotundifolia, Lycopodium annotinum</i>	3	20	0,5
6.	Елово-мелколиственный лес черничный, ЮТ	4Е4Б2Ос	0,5	50	70		5	1	0,2
18.	Сосняк (с елью) чернично-зеленомошный, ЮТ	6С3Е1Б	0,6	100	70		5	20	0,5
Среднего богатства, заболоченные, поздний этап восстановления сообществ (давность нарушения 50-150 лет) (СБ, З, III этап)									
9.	Елово-мелколиственный лес болотнотравный, СТ	4Е6Б	0,5-0,6	90	80	<i>Menyanthes trifoliata, Eriophorum vaginatum, Dryopteris filix-mas, Lysimachia thyrsiflora, Calla palustris, V. vitis-idaea, V. myrtillus, G. rivale, F. ulmaria</i>	1	10	0,5
19.	Сосняк (с елью) болотнотравный, ЮТ	6С4Е+Б	0,5	150	70		1	30	0,7

ГЛАВА 4. ЦЕНОПОПУЛЯЦИОННЫЕ ПАРАМЕТРЫ *R. ARCTICUS* В СРЕДНЕ- И ЮЖНО-ТАЁЖНЫХ УСЛОВИЯХ

В качестве показателей демографической структуры *R. arcticus* рассматривали плотность генеративных и вегетативных НПП, общую плотность НПП, коэффициенты вегетативного самоподдержания и генеративности (КВС и КГ); онтогенетической – параметры плотности НПП различных онтогенетических состояний и их долю участия в усредненных онтогенетических спектрах (%). Среди характеристик условий местообитаний рассматривали: группу местообитаний (комплекс условий почвенной влажности и богатства, положения сообщества в сукцессионном ряду); подзональное положение; видовое разнообразие ТКЯ, МЛЯ и яруса подлеска; общее проективное покрытие ТКЯ; уровень освещенности, выраженный через сомкнутость ярусов древостоя и подлеска.

4.1. Демографическая структура ценопопуляций *R. arcticus*

В исследуемых сообществах *R. arcticus* встречается преимущественно небольшими группами, расположенными рассеянно. Средний показатель **общей плотности НПП** *R. arcticus* варьировал от 32 ± 10 НПП/м² в сообществах на поздних этапах восстановительных сукцессий, произрастающих в среднебогатых и заболоченных местообитаниях, до 208 ± 32 НПП/м² – в среднебогатых и сырых, с давностью нарушения сообществ менее 10 лет ($N=185$ при $p \leq 0,05$). Следует отметить, что в рассматриваемом фрагменте ареала вида большинство кривых распределений общей плотности слабо аппроксимируются нормальным распределением, характеризуются выраженной правосторонней положительной асимметрией ($As=9,02-11,07$) и островершинностью (положительным эксцессом) ($E=2,78-3,07$). Средние показатели **плотности генеративных НПП** *R. arcticus* значимо выше в сообществах с давностью нарушения менее 10 лет в среднебогатых и сырых местообитаниях (50 ± 9 НПП/м²) по сравнению со среднебогатыми и заболоченными, в сообществах на поздних этапах восстановительных сукцессий (11 ± 4 НПП/м²) ($N=181$ при $p \leq 0,05$) (рис. 4). Средняя плотность **вегетативных НПП** варьировала от 23 ± 7 НПП/м² в сообществах на поздних этапах восстановления в среднебогатых и заболоченных местообитаниях до 169 ± 26 НПП/м² – в сообществах с давностью нарушения менее 10 лет, произрастающих в среднебогатых и сырых местообитаниях ($N=182$ при $p \leq 0,05$).

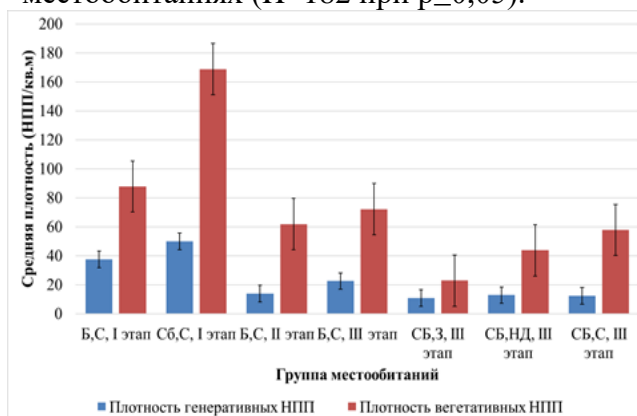


Рис. 4 – Средняя плотность генеративных и вегетативных НПП *R. arcticus* в различных группах местообитаний северной и южной подзон тайги

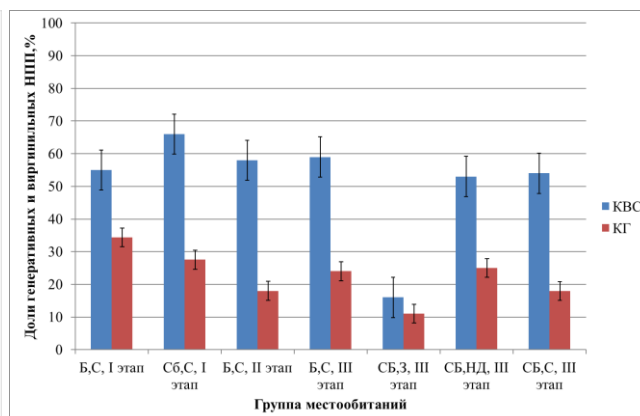


Рис. 5 – Усредненные коэффициенты генеративности (КГ) и вегетативного самоподдержания (КВС) *R. arcticus* в различных группах местообитаний северной и южной подзон тайги

Условные обозначения: Б,С, I этап – богатые, сырые, начальный этап восстановления; Сб,С, I этап – среднебогатые, сырые, начальный этап восстановления; Б,С, II этап – богатые, сырые, промежуточный этап восстановления; Б,С, III этап – богатые, сырые, поздний этап восстановления; Сб,С, III этап – среднебогатые, сырые, поздний этап восстановления; Сб,НД, III этап – среднебогатые, нормально дренированные, поздний этап восстановления; Сб,З, III этап – среднебогатые, заболоченные, поздний этап восстановления.

Группа местообитаний. Установлено, что в сообществах на начальных этапах восстановления значимо выше показатели общей (208 ± 32 НПП/м²), плотности вегетативных (169 ± 26 НПП/м²) и генеративных НПП (50 ± 9 НПП/м²) в среднебогатых и сырых местообитаниях по сравнению с богатыми и сырыми, где данные показатели составили 123 ± 11 НПП/м², 88 ± 10 НПП/м², 38 ± 4 НПП/м², соответственно. В сообществах на промежуточных этапах восстановления эвтрофных и сырых местообитаний средняя плотность вегетативных НПП составила 62 ± 3 НПП/м², генеративных – 14 ± 2 НПП/м², общая – 76 ± 4 НПП/м². Следует отметить, что общая плотность НПП в сообществах на промежуточных этапах восстановления имела значимые отличия от таковых в рассматриваемых группах местообитаний, за исключением показателей общей плотности в сырых местообитаниях на среднебогатых почвах на поздних этапах восстановления ($U=38$, $z=-0,87$; $p=0,38$). В сообществах на поздних этапах восстановления показатели плотности (общей, генеративных и вегетативных НПП) значимо ниже в среднебогатых и заболоченных местообитаниях (32 ± 10 ; 11 ± 4 и 23 ± 7 НПП/м², соответственно), по сравнению с эвтрофными и сырыми, где отмечаются в 2-3 раза более высокие значения плотности (95 ± 9 ; 23 ± 3 ; 72 ± 7 НПП/м², соответственно).

В исследуемых сообществах показатель КВС характеризовался высокими средними значениями и изменялся от 16% в сообществах на поздних этапах восстановления в среднебогатых и заболоченных местообитаниях до 66% – на начальных этапах восстановления, в среднебогатых и сырых ($N=184$ при $p \leq 0,05$) (рис. 5). Коэффициент генеративности (КГ) в исследуемых сообществах в 2 раза ниже показателя КВС и достигал наибольших средних значений в сообществах на начальных этапах восстановления в богатых и сырых местообитаниях (34%) ($N=185$ при $p \leq 0,05$). Минимальные значения КГ отмечены для сообществ на поздних этапах восстановительной сукцессии в среднебогатых и заболоченных местообитаниях (10%). Преобладание доли виргинильных растений над долей генеративных свидетельствует о том, что вид в изученных условиях поддерживает свое существование, в основном, за счет вегетативного размножения.

Подзональное положение. Общая плотность княженики арктической в исследуемых сообществах средней тайги (220 ± 35 НПП/м²) в 3 раза превысила таковую в южной (85 ± 5 НПП/м²) ($N=16,16$ при $p \leq 0,00$). Плотности генеративных и вегетативных растений в фитоценозах средней тайги (64 ± 10 и 162 ± 29 НПП/м², соответственно) превышали в 3 раза аналогичные показатели в южной (20 ± 1 и 66 ± 4 НПП/м², соответственно) ($N=35,63$ и $8,47$ при $p=0,00$). Выявлено, что коэффициент генеративности *R. arcticus* в среднем значимо выше в сообществах среднетаёжной подзоны (37%), по сравнению с таковыми в южной (25%) ($N=10,42$ и $3,41$ при $p \leq 0,00$). Коэффициент вегетативного самоподдержания в сообществах в пределах рассматриваемых подзон тайги достоверно не различался ($N=3,41$ при $p > 0,05$).

Видовое разнообразие. Установлено, что в исследуемых местообитаниях видовое разнообразие сообществ не оказывает значимого влияния на демографические параметры вида.

Уровень освещенности. На начальном этапе восстановительной сукцессии установлена отрицательная корреляционная связь между долей генеративных растений (КГ) и сомкнутостью яруса подлеска ($r=-0,93$ при $p \leq 0,05$). В сообществах на поздних этапах восстановления при увеличении сомкнутости яруса подлеска достоверно уменьшается плотность генеративных НПП ($r=-0,64$ при $p \leq 0,05$).

Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса. Установлено, что при увеличении ОПП ТКЯ в исследуемых сообществах достоверно снижается ПП *R. arcticus* ($r=-0,66$ при $p < 0,05$).

4.2. Онтогенетическая структура ценопопуляций *R. arcticus*

Полный онтогенез *R. arcticus* в условиях средней и южной тайги включает три периода: прегенеративный, генеративный и сенильный. Базовый онтогенетический спектр исследованных ЦП левостороннего типа, одновершинный, с абсолютным максимумом,

приходящимся на виргинильные НПП (рис. 6) (57%). Доля участия в спектре молодых генеративных НПП в 4 раза меньше и составляет в среднем 14%, доля имматурных растений – 12%. Зрелые генеративные НПП в базовом онтогенетическом спектре представлены 8%, старые генеративные – 2%, субсенильные – 3%. 1% приходится на сенильные растения. Менее 1% составила доля участия проростков (0,3%) и ювенильных НПП (0,4%). Отмирающие НПП в исследуемых сообществах не обнаружены.

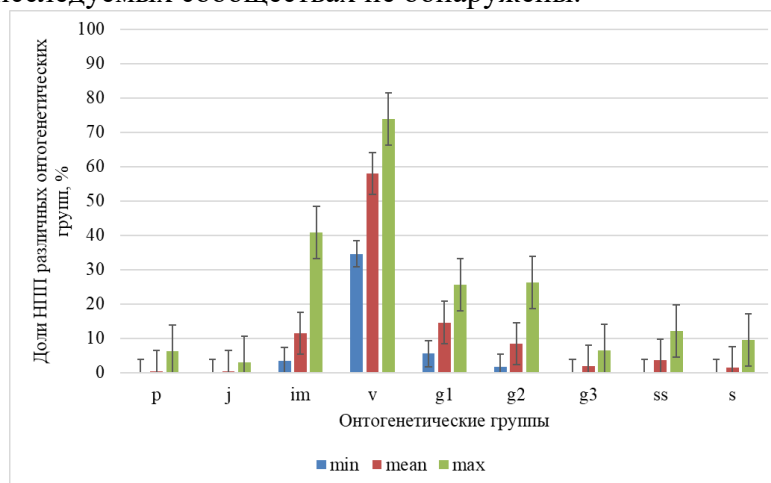


Рис. 6 – Базовый онтогенетический спектр исследуемых ЦП *R. arcticus*

Условные обозначения: im – имматурные, v – виргинильные, g₁ – молодые генеративные, g₂ – средневозрастные генеративные, g₃ – старые генеративные, ss – субсенильные, s – сенильные.

Анализ интегральных характеристик популяционной структуры показал, что исследуемые ЦП достаточно устойчивы, процессы возобновления идут относительно эффективно за счет активного замещения генеративной группы растений: большинство исследуемых ЦП (1-4,6-9,11-15) характеризуются как эффективно самоподдерживающиеся ($I_B > 2$), ЦП 5,10 и 19 самоподдерживаются умеренно ($1 < I_B < 2$). По индексу замещения (Жукова, 1987; Жукова, Полянская, 2013), демонстрирующему какую долю растений генеративного и постгенеративного периодов может возместить число потомков, все исследуемые ЦП перспективного типа ($I_3 > 1$). Популяции угасающего и неустойчивого типов ($I_3 = 0$) не выявлены.

Индекс молодости (I_V) свидетельствует об относительно высокой доле НПП прегенеративного онтогенетического состояния в формировании онтогенетической структуры исследуемых ЦП за счет преобладания НПП виргинильного онтогенетического состояния (варьирует от 0,51 в ЦП 10 до 0,79 в ЦП 14). Индекс зрелости (I_g) представлен значениями ниже среднего и варьирует от 0,18 (ЦП 2) до 0,44 (ЦП 10). Индекс старения (I_{CT}) в исследуемых ЦП достаточно низкий и не превышает 0,25 (ЦП 19). Минимальные темпы старения отмечены в березняке с елью таволжно-разнотравном, на щучково-сабельниковом и щучково-разнотравных лугах (ЦП 13-15,17, соответственно), где, вероятно, продолжительность пребывания НПП в постгенеративном периоде, невелика. Максимальные значения данного показателя отмечены в ЦП 19 – сосняке (с елью) болотнотравном, характеризующегося умеренной эффективностью самоподдержания ($I_B = 1,79$).

На основе соотношения значений индексов возрастности (Δ) и эффективности (ω) (согласно классификации «дельта-омега» Л.А. Животовского) исследуемые ЦП *R. arcticus*, за исключением ЦП 9,10 и 19 (переходного типа), относятся к молодому типу (рис. 7). ЦП переходного типа отмечены в сообществах на поздних этапах восстановления в среднебогатых и заболоченных местообитаниях (ЦП 9 и 19), а также – в богатых и сырых на начальных этапах восстановления (ЦП 10).

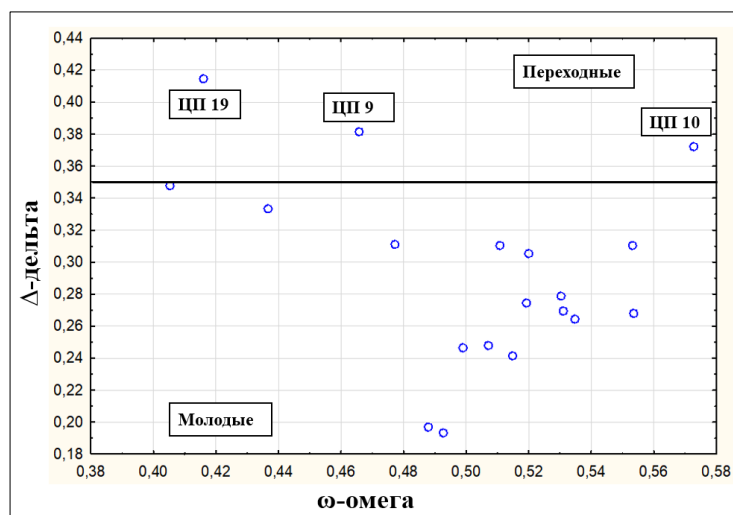
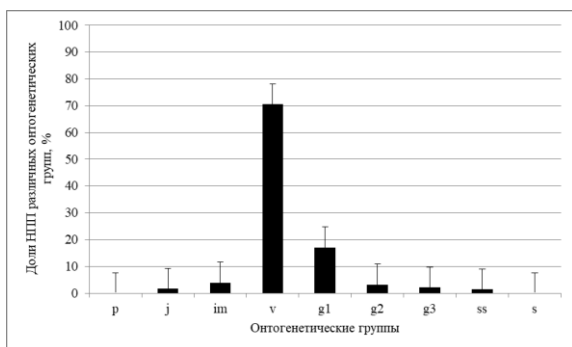


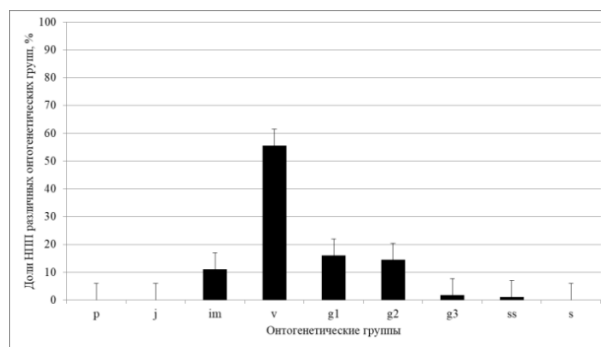
Рис. 7 – Ординация исследуемых ценопопуляций *R. arcticus* по классификации «дельта-омега» Л.А. Животовского (2001)

Установлено, что в изученном фрагменте ценоареала *R. arcticus* процессы самоподдержания обеспечиваются в основном за счет вегетативного размножения, в связи с тем, что участие в онтогенетической структуре популяций НПП генеративного онтогенетического периода в целом низкое, отмечено преобладание виргинильных НПП.

Группа местообитаний. Усредненные онтогенетические спектры *R. arcticus* одновершинные, левосторонние. Такие типы спектров весьма характерны для вегетативно подвижных видов растений (Османова, Ведерникова, 2012). Плотность НПП различных онтогенетических состояний в различных группах местообитаний достоверно различается ($N=18,11-49,67$ при $p \leq 0,05$), за исключением проростков, ювенильных, имматурных и сенильных НПП (рис. 8-10). В *прегенеративном периоде* *R. arcticus* абсолютный максимум в усредненных онтогенетических спектрах приходится на растения виргинильного онтогенетического состояния: их доля варьирует от 41% (в среднем 25 ± 4 НПП/м²) в сообществах на поздних этапах восстановления в среднебогатых и заболоченных местообитаниях до 71% (в среднем 152 ± 23 НПП/м²) – в сообществах с давностью нарушения менее 10 лет, в среднебогатых и сырых местообитаниях ($N=49,67$ при $p \leq 0,05$). Проростки отмечены только в ЦП 19 – сосняке (с елью) болотнотравном (сообщества на поздних этапах восстановительных сукцессий, среднебогатые и заболоченные местообитания). Доля их участия в среднем не превышает 1%. Участие растений *генеративного онтогенетического периода* вариативно. Максимальная доля участия приходится на молодые генеративные НПП и варьирует от 7 (в среднем 7 ± 1 НПП/м²) в сообществах на поздних этапах восстановления в среднебогатых и сырых местообитаниях до 17% – в сообществах на начальных этапах восстановления в среднебогатых и сырых местообитаниях (в среднем 33 ± 5 НПП/м²) ($N=37,76$ при $p \leq 0,05$). Минимальные значения приходятся на старую генеративную группу и изменяются от 0,1 (3 ± 1 НПП/м²) в сообществах на поздних этапах восстановления в среднебогатых и нормально дренированных местообитаниях до 6% (в среднем 18 ± 3 НПП/м²) в среднебогатых и сырых – на начальных этапах восстановления ($N=18,11$ при $p \leq 0,05$). *Постгенеративная фракция* представлена субсенильными и немногочисленными сенильными НПП. В среднем доля участия субсенильных НПП варьирует от 1 в сообществах на начальных этапах восстановления до 12% (в среднем 11 ± 2 НПП/м²) – в сообществах поздних этапов восстановления, в среднебогатых и сырых местообитаниях ($N=21,15$ при $p \leq 0,05$). Незначительная плотность НПП сенильной фракции (в диапазоне в среднем от 5 до 10 НПП/м²), вероятнее всего, обусловлена отмиранием большинства НПП в старом генеративном и субсенильном состояниях.



А – сырые, среднебогатые местообитания



В – сырые, достаточно богатые местообитания

Рис. 8 – Усредненные онтогенетические спектры *R. arcticus* в сообществах на начальном этапе восстановления в сырых, среднебогатых (А) и достаточно богатых (В) местообитаниях

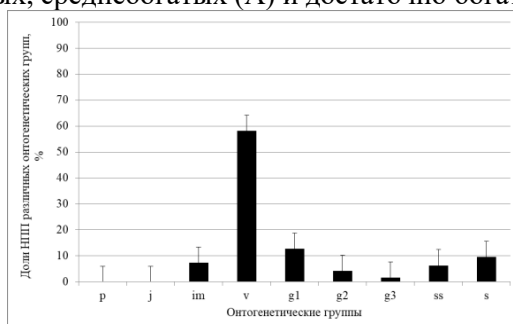
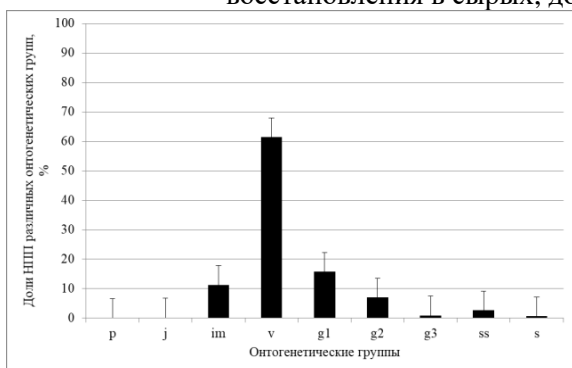
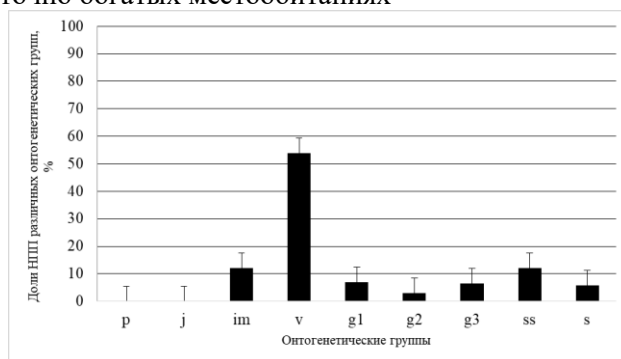


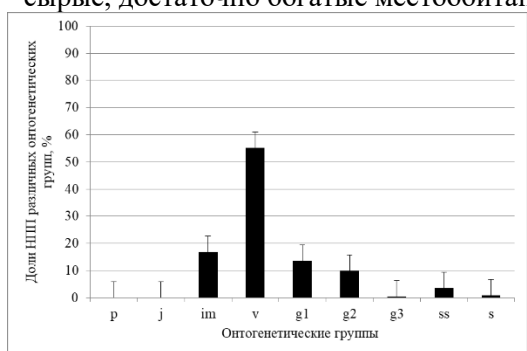
Рис. 9 – Усредненный онтогенетический спектр *R. arcticus* в сообществах на промежуточном этапе восстановления в сырых, достаточно богатых местообитаниях



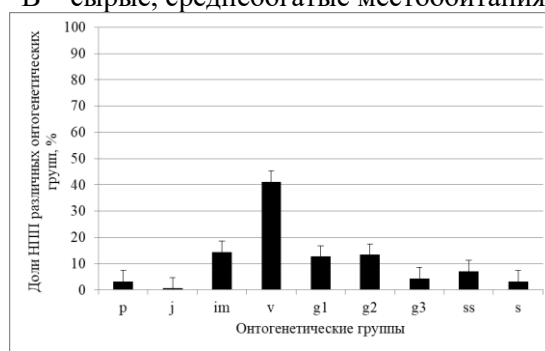
А – сырые, достаточно богатые местообитания



В – сырые, среднебогатые местообитания



С – нормально дренированные, среднебогатые местообитания



Д – заболоченные, среднебогатые местообитания

Рис. 10 – Усредненные онтогенетические спектры *R. arcticus* в сообществах на позднем этапе восстановления в сырых, достаточно богатых (А) и среднебогатых (В); среднебогатых нормально дренированных (С) и заболоченных (D) местообитаниях

Подзональное положение. В онтогенетической структуре вида в условиях южной и средней подзон тайги преобладают виргинильные растения – 53 ± 3 и 135 ± 27 НПП/м², соответственно. В среднем, плотность НПП большинства онтогенетических состояний вида

выше в подзоне средней тайги по сравнению с таковой в южной ($N=8,25-14,87$ при $p \leq 0,05$). Стоит отметить, что в подзоне южной тайги зафиксированы растения почти всех онтогенетических состояний, в пределах средней – отсутствуют проростки, ювенильные и сенильные НПП. Отмирающие НПП в исследуемых сообществах не обнаружены.

Видовое разнообразие. Установлено, что в исследуемых местообитаниях видовое разнообразие сообществ не оказывает значимого влияния на онтогенетическую структуру вида.

Уровень освещенности. На поздних этапах восстановления сомкнутость яруса подлеска значимо влияет на количественные показатели ювенильных и молодых генеративных НПП. Так, плотность ювенильных НПП значимо возрастает с увеличением сомкнутости ($r=0,66$ при $p < 0,05$). Другая картина прослеживается с молодыми генеративными НПП: их плотность снижается при увеличении сомкнутости кустарничкового яруса ($r=-0,67$ при $p < 0,05$).

Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса. В исследуемых сообществах на поздних этапах восстановительных сукцессий плотность имматурных растений значимо снижается при увеличении общего проективного покрытия травяно-кустарничкового яруса ($r=-0,72$ при $p < 0,05$).

4.3. Морфометрические параметры генеративных НПП *R. arcticus*

В целом для исследуемых ЦП *R. arcticus* большинство анализируемых биоморфометрических параметров вида характеризуются средними и высокими параметрами общей изменчивости ($CV=15-61\%$), средней и высокой степенью фитоценотической пластичности ($I_p=0,36-0,95$).

Группа местообитаний. Наибольших средних значений высота генеративного НПП достигает в условиях среднебогатых и сырых на поздних этапах восстановительных сукцессий ($19,46 \pm 0,69$ см), наименьших – в среднебогатых и нормально дренированных ($10,81 \pm 0,32$ см) ($F=27,14$ при $p=0,00$). Длина центральной доли листа третьего от основания НПП междоузлия варьирует от $2,54 \pm 0,13$ см в условиях среднебогатых и сырых почв на поздних этапах восстановительных сукцессий до $3,97 \pm 0,09$ см – в сырых нормально дренированных, на поздних этапах восстановления ($F=27,55$ при $p=0,00$). Ширина центральной доли листа третьего от основания НПП междоузлия изменяется от $2,44 \pm 0,06$ см в богатых и сырых местообитаниях сообществ, находящихся на начальных этапах восстановительных сукцессий до $4,18$ – в среднебогатых и сырых, на поздних этапах ($F=44,59$ при $p=0,00$). Длина черешка листа третьего от основания НПП междоузлия варьирует от $1,94 \pm 0,06$ см в условиях среднебогатых и сырых до $3,31 \pm 0,12$ – в сырых нормально дренированных в сообществах на поздних этапах восстановительных сукцессий ($F=22,99$ при $p=0,00$). Минимальные показатели длины цветоножки отмечены в заболоченных местообитаниях на среднебогатых почвах на поздних этапах восстановительных сукцессий сообществ ($1,18 \pm 0,13$ см), наибольшие – в богатых и сырых на начальных ($2,39 \pm 0,07$ см) ($F=17,07$ при $p=0,00$). На генеративном НПП закладывается от 1 до 5 цветков ($F=4,31$ при $p=0,00$). Длины 1-6 междоузлий в исследуемых сообществах имеют значимые различия по размерному спектру ($F=1,53-64,91$ при $p=0,00$), далее частота их встречаемости снижается, достоверных отличий не выявлено. Количество листьев в среднем изменяется от $4 \pm 0,1$ штук в богатых, сырых местообитаниях сообществ на поздних этапах до $5 \pm 0,1$ штук – в богатых и сырых, на начальных этапах восстановительных сукцессий. Таким образом, оценка степени различий средних значений параметров указывает на статистически достоверную значимость влияния условий местообитания на морфоструктуру вида, за исключением количества междоузлий: в исследуемом фрагменте ценореала данный параметр достоверно не различается и составляет в среднем 5 штук для всех установленных групп местообитаний ($F=2,12$ при $p=0,06$). В пределах выделенных групп местообитаний морфометрические параметры *R. arcticus* характеризуются довольно широкими пределами общей изменчивости – от низкого до очень высокого уровня. Индекс морфологической интеграции морфопараметров

(*l*) варьирует от 2 (в богатых, сырых местообитаниях сообществ на поздних этапах восстановительных сукцессий) до 19% (в среднебогатых и сырых местообитаниях сообществ на начальных этапах восстановительных сукцессий).

Подзональное положение. В условиях среднетаёжной подзоны значения большинства морфометрических параметров существенно выше, по сравнению с южной ($F=4,15-79,38$ при $p<0,00$). Так, длина цветоножки в фитоценозах средней тайги ($1,8\pm 0,04$ см) в 1,5 раза превышает таковую в фитоценозах южной и составляет $2,77\pm 0,11$ см ($F=79,38$ при $p<0,00$), высота генеративного побега в фитоценозах южнотаёжной подзоны достигает 12,88 см, в среднетаёжной – 14,40 см (рис. 11). Для длин 1-3, 7-8 междуузлий, ширины центральной доли и длины черешка листа третьего от основания НПП междуузлия существенных отличий не установлено.

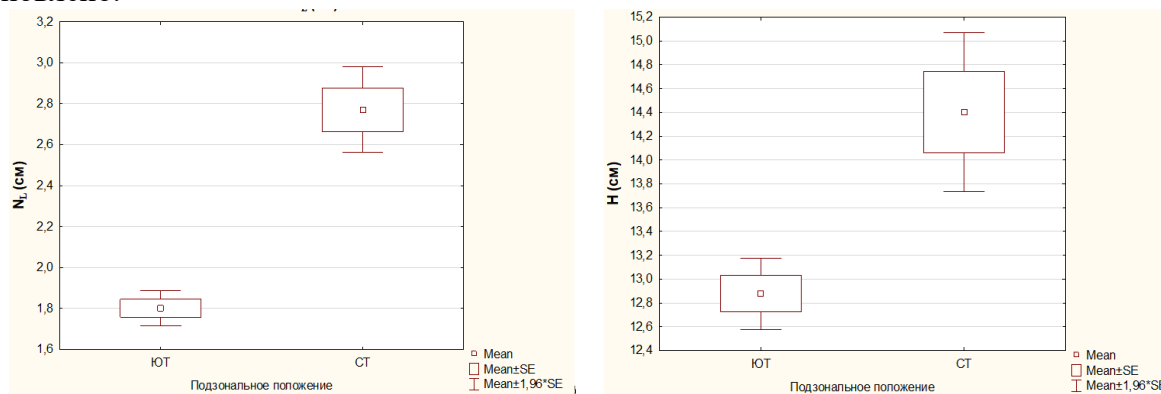


Рис. 11 – Длина цветоножки (N_L) и высота генеративного (H) НПП *R. arcticus* в исследуемых фитоценозах южной (ЮТ) и средней тайги (СТ)

Видовое разнообразие. Достоверных зависимостей между морфометрическими параметрами вида и видовым разнообразием сообществ в исследуемых группах местообитаний не установлено.

Уровень освещенности. Выявлено, что в исследуемых фитоценозах южной тайги уровень освещенности оказывает значимое влияние на ряд параметров листовой пластинки *R. arcticus*. Так, с увеличением сомкнутости крон древостоя достоверно увеличивается средняя длина центральной доли листа ($r=0,69$ при $p<0,05$; $y=1,76*x+2,45$; $r^2=0,40$) (рис. 12) и длина черешка листа третьего от основания НПП междуузлия ($r=0,63$ при $p<0,05$; $y=1,59*x+2,07$; $r^2=0,35$).

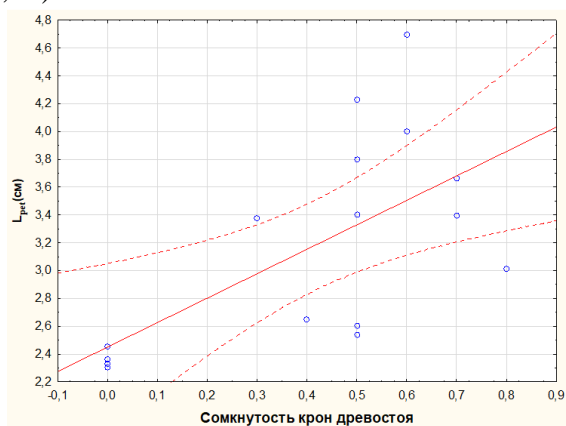


Рис. 12 – Взаимосвязь между длиной черешка листа третьего от основания НПП *R. arcticus* междуузлия (L_{pet}) и сомкнутостью крон древостоя в исследуемых фитоценозах южной тайги

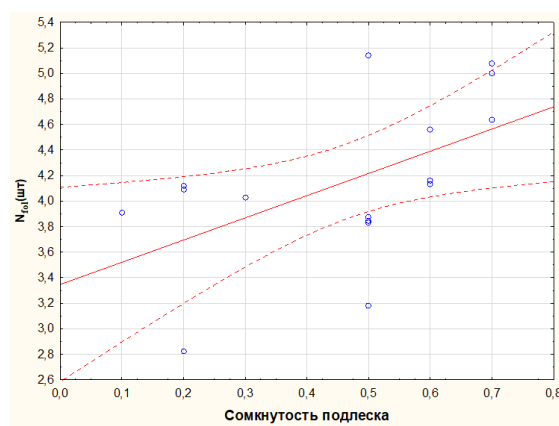


Рис. 13 – Взаимосвязь между количеством листьев на побеге *R. arcticus* (N_{fol}) и сомкнутостью яруса подлеска в исследуемых фитоценозах южной тайги

Установлено, что с увеличением сомкнутости яруса подлеска значимо возрастает количество листьев ($r=0,62$ при $p \leq 0,05$; $y=1,74 \cdot x+3,35$; $r^2=0,30$) (рис. 13) и длина 5 междоузлия ($r=0,52$ при $p \leq 0,05$; $y=1,77 \cdot x+2,14$; $r^2=0,22$). В условиях средней тайги значимых корреляций не установлено.

Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса. Достоверных зависимостей между морфометрическими параметрами вида и ОПП ТКЯ в исследуемых группах местообитаний не установлено.

ГЛАВА 5. ОЦЕНКА ЖИЗНЕННОСТИ *R. ARCTICUS* ВБЛИЗИ ГРАНИЦЫ ЦЕНОАРЕАЛА

Оценка жизненности популяций *R. arcticus* по размерному спектру виталитета ЦП (IVC) показала, что в наиболее благоприятных условиях для реализации ростовых потенций находятся растения в ЦП, произрастающих на вырубках щучково-разнотравных и щучково-разнотравно-сфагновых, относящихся к группе среднебогатых и богатых местообитаний (начальные этапы восстановительных сукцессий) (IVC=1,20). В наименее благоприятных условиях находятся ЦП, расположенные в березняках (с елью) таволжно-разнотравном (ЦП 13: IVC=0,84) и болотнотравном (ЦП 9: IVC=0,87), находящиеся на поздних этапах восстановления и произрастающих в достаточно богатых и среднебогатых, сырых и заболоченных местообитаниях. Индекс размерной пластичности (ISP) *R. arcticus* в исследуемых сообществах составил 1,43.

Анализ виталитетной структуры *R. arcticus* с использованием индекса качества – Q показал следующее (рис. 14). В сообществах на начальных и промежуточных этапах восстановления, ЦП вида характеризовались, преимущественно, процветающим виталитетным типом (Q=0,38-0,45). На поздних этапах восстановления виталитетная структура ЦП *R. arcticus* характеризовалась преобладанием депрессивных ценопопуляций (75%) над процветающими (25%), причем из них 5 ЦП (42%) приближены к равновесным (равной доле НПП различных классов виталитета) ($\approx 0,333$). Доля НПП высшего класса виталитета «а» варьировала от 16% в сообществах на поздних этапах восстановления в богатых и сырых местообитаниях до 63% – в достаточно богатых и сырых (промежуточные этапы восстановления). Доля участия НПП среднего класса «b» в усредненных по группам местообитаний виталитетных спектрах изменялась в диапазоне от 23 до 50%. Следует отметить, что в среднебогатых и сырых местообитаниях (поздний этап восстановления) доля НПП высшего и среднего классов виталитета характеризовалась сходной представленностью (a=b=50%). В сообществах на поздних этапах восстановления, приуроченных к достаточно богатым сырым и среднебогатым нормально дренированным местообитаниям, отмечено преобладание НПП низкой жизнеспособности (c=46 и 40%, соответственно).

Анализ характера варьирования показателя общей изменчивости (CV) морфометрических параметров НПП *R. arcticus* на градиенте IVC выявил 4 варианта онтогенетических тактик: дивергентную, конвергентную, конвергентно-дивергентную и дивергентно-конвергентную. Дивергентный характер онтогенетической тактики наблюдается для высоты генеративного НПП, длины и ширины центральной доли листа третьего от основания побега междоузлий, длин 2-4 междоузлий. На эоклине IVC, при смене условий от оптимальных к наихудшим, для данных параметров наблюдается увеличение вариабельности. Конвергентная тактика проявляется в уменьшении CV в ряду ухудшения условий местообитания, установлена для количества цветков и листьев, длины цветоножки и длины 6 междоузлия. Конвергентно-дивергентный характер онтогенетической тактики отмечен для количества междоузлий, длины 1 междоузлия и длины черешка листа третьего от основания побега междоузлия. При смене благоприятности условий общая изменчивость данных параметров снижается, а затем происходит увеличение показателя CV. Дивергентно-конвергентная тактика характерна для большинства длин междоузлий (3,5,7 и 8). В ряду ухудшения условий обитания диапазон вариабельности данных параметров сначала возрастает, а затем постепенно снижается.

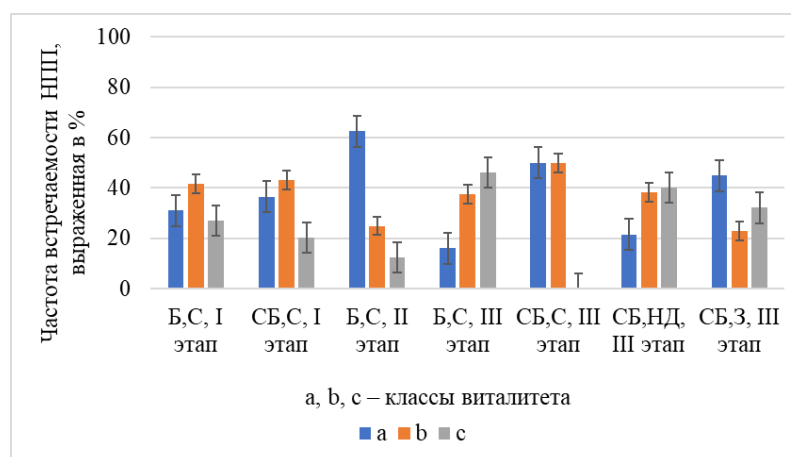


Рис. 14 – Гистограммы виталитетных спектров *R. arcticus* в различных группах местообитаний (классы виталитета: «а» высший, «б» – средний (промежуточный), «с» – низший)

Условные обозначения: Б,С, I этап – богатые, сырые, начальный этап восстановления; СБ,С, I этап – среднебогатые, сырые, начальный этап восстановления; Б,С, II этап – богатые, сырые, промежуточный этап восстановления; Б,С, III этап – богатые, сырые, поздний этап восстановления; СБ,С, III этап – среднебогатые, сырые, поздний этап восстановления; СБ,НД, III этап – среднебогатые, нормально дренированные, поздний этап восстановления; СБ,З, III этап – среднебогатые, заболоченные, поздний этап восстановления.

Таким образом, параметры генеративной сферы растения демонстрируют снижение изменчивости в условиях, характеризуемых значениями индекса IVC как неблагоприятные, вегетативные – используют различные тактики.

Вблизи южной границы своего ценоареала для устойчивого существования *R. arcticus* выработала защитную онтогенетическую стратегию выживания (рис. 15). Проявление данной компоненты в онтогенетической стратегии в определённой степени соответствует г-компоненте эколого-ценотической стратегии. Она выражается в относительной способности вида заселять местообитания на ранних этапах после нарушений, быстрым прохождением прегенеративных и генеративных стадий онтогенеза, относительно высокой пластичностью и изменчивостью морфопараметров.

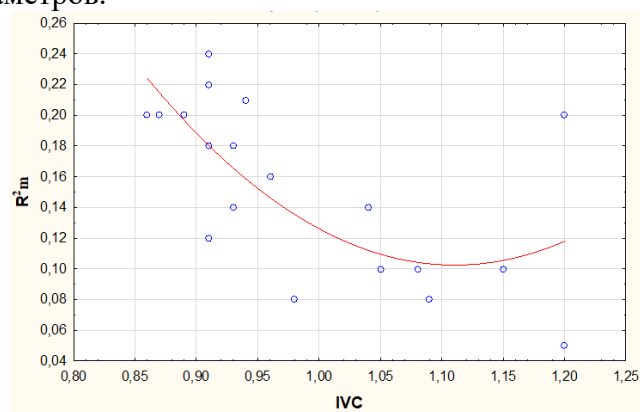


Рис. 15 – Тренд онтогенетической стратегии исследованных ценопопуляций *R. arcticus* вблизи южной границы ценоареала

Условные обозначения: по оси абсцисс – индекс виталитета ценопопуляции (IVC), по оси ординат – коэффициент морфологической координации (R^2m)

В ряду ухудшения экологических условий вид реагирует на внешние воздействия увеличением коэффициента морфологической координации (R^2m) морфометрических параметров.

ВЫВОДЫ

1. В регионе исследований *Rubus arcticus* приурочен к нормально дренируемым, сырым и заболоченным мезо- и эвтрофным местообитаниям. Видовое разнообразие исследуемых сообществ представлено 116 видами, из них 93 вида (79%) отмечены в составе ТКЯ. Древесный ярус исследуемых сообществ слагают, преимущественно, *Betula pubescens*, *B. pendula*, *Populus tremula* и *Picea × fennica*, в травяно-кустарничковом ярусе преобладают *Deschampsia cespitosa*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Vaccinium myrtillus*, *Rubus saxatilis*, *Poa nemoralis*, *Epilobium angustifolium*, *Calamagrostis epigejos*. Проективное покрытие *R. arcticus* в исследуемых фитоценозах невысокое (не превышает 10%).

2. Наиболее оптимальными условиями для произрастания вида характеризуются среднебогатые и сырые сообщества на начальных этапах восстановительных сукцессий. В данных сообществах отмечена наибольшая общая плотность НПП (208 ± 32 НПП/м²), высокая доля участия в усредненных онтогенетических спектрах виргинильных ($v=71\%$) и молодых генеративных НПП ($g1=17\%$). Ценопопуляции, произрастающие в условиях данной группы местообитаний, характеризуются как молодые, эффективно самоподдерживающиеся, с высокими индексами восстановления ($I_b=2,03-3,74$) и низкими темпами старения ($I_{ct}=0,00-0,04$). Оценка жизненности ценопопуляций (IVC) относительно высокая и варьирует в диапазоне от 0,93 до 1,2.

3. Основным способом самоподдержания в таёжных фитоценозах в пределах исследуемого фрагмента ценоареала является вегетативное размножение. Базовый онтогенетический спектр левостороннего типа, одновершинный, с абсолютным максимумом на виргинильных растениях ($v=57\%$), популяции нормальные, облигатно неполночленные (отсутствуют проростки).

4. В прегенеративном периоде усредненных онтогенетических спектров по группам местообитаний абсолютный максимум приходится на виргинильные растения: их доля варьирует от 41% в среднебогатых и заболоченных местообитаниях на поздних этапах восстановительных сукцессий до 71% – в среднебогатых и сырых местообитаниях с давностью нарушения менее 10 лет. Доля молодых генеративных НПП варьирует от 7% в среднебогатых и сырых местообитаниях на поздних этапах восстановления до 17% в – среднебогатых и сырых на начальных этапах. Процент участия проростков, НПП ювенильного старого генеративного, субсенильного, сенильного онтогенетических состояний невысокий.

5. Большинство биоморфометрических параметров *R. arcticus* характеризуется средней и высокой степенью общей изменчивости ($CV=15-61\%$), скореллированностью, средним и высоким уровнем фитоценотической пластичности ($I_p=0,36-0,95$). Индекс морфологической интеграции морфопараметров в среднем для исследуемых групп местообитаний НПП невысокий и составляет 44%.

6. В условиях подзон средней и южной тайги отмечаются некоторые особенности. Так, общая плотность, плотность генеративных и вегетативных НПП княженики арктической в исследуемых сообществах средней тайги (220 ± 35 , 64 ± 10 , 162 ± 29 НПП/м², соответственно) в 3 раза превышает таковые в южной (85 ± 5 , 20 ± 1 , 66 ± 4 НПП/м², соответственно). В усредненном онтогенетическом спектре вида в условиях южной подзоны тайги преобладают виргинильные ($v=57\%$) и молодые генеративные НПП ($g1=15\%$), в условиях средней – виргинильные ($v=47\%$), молодые и зрелые генеративные НПП ($g2, g1=15\%$). В подзоне южной тайги зафиксированы все онтогенетические состояния *R. arcticus*, в пределах средней – не выявлены проростки, ювенильные и сенильные НПП. Установлено, что в южнотаёжных фитоценозах уровень освещенности достоверно влияет на параметры листовой пластинки НПП *R. arcticus*, количество листьев и длину 5 междоузлия.

7. Вблизи южной границы ценоареала *R. arcticus* выработала защитную онтогенетическую стратегию. Параметры генеративной сферы растения характеризуются конвергентными онтогенетическими тактиками, онтогенетические тактики вегетативных параметров растения носят смешанный характер.

СПИСОК ОСНОВНЫХ РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи, опубликованные в журналах, рекомендованных ВАК и Scopus

1. Гудовских Ю.В. Интродукция княженики арктической в условиях Волго-Вятского региона / Гудовских Ю.В., Егошина Т.Л., Кислицына А.В., Лугинина Е.А. // Известия Самарского научного центра Российской Академии наук, 2017. Т. 19. № 2-2. С. 248-251.

2. Gudovskikh Yu. V., Egorova N. Yu., Egoshina T.L. State of *Rubus arcticus* (*Rosaceae*) coenopopulations in Kirov region // Bot. Zhurn., 2020. V. 105. № 8. P. 66–80 (Scopus).

Главы в монографиях

1. Yulia V. Gudovskikh, Tatiana L. Egoshina, Anastasya V. Kislitsyna, Ekaterina A. Luginina. Cultivation of arctic raspberry on mesotrophic bogs: phytocenotic study in various ecological conditions // Temperature horticulture and environment: ecological aspects. Part II: Arctic berries: ecology, biochemistry, and useful properties / edited by Larissa L. Weisfeld, Anatoly L. Opalko, Sarra A. Bekuzarova, Gennady E. Zaikov, Alexander N. Golochapov. Canada: Apple Academic Press, 2018. P. 82-95.

Основные работы, опубликованные в материалах научных мероприятий

1. Gudovskikh Yu.V. Vitality of *Rubus arcticus* L. in medium and southern taiga // IOP Conf. Series: Earth and Environmental Science. Volume 981. AGRITECH-VI-2021. IOP Publishing, 2022. doi:10.1088/1755-1315/981/4/042076 (Scopus).

2. Gudovskikh Yu.V., Luginina E.A., Egoshina T.L. Ecological and biotopic parameters and resilience of arctic bramble (*Rubus arcticus* L.) in Kirov region, Russia // IOP Conference Series: Earth and Environmental Science. Krasnoyarsk Science and Technology City Hall. Krasnoyarsk, Russian Federation, 2021. С. 42-59 (Scopus).

3. Гудовских Ю. В., Егорова Н. Ю. Популяционные параметры княженики арктической (*Rubus arcticus* L.) южной тайги Кировской области // Сб. мат-лов Междунар. науч.–практ. конф., посвящ. 95-летию ВНИИОЗ им. проф. Б.М. Житкова «Современные проблемы природопользования, охотоведения и звероводства». Киров, 2017. С. 482-485.

4. Гудовских Ю.В., Егорова Н.Ю. Особенности онтогенетической структуры ценопопуляций *Rubus arcticus* L. в условиях таежных фитоценозов Кировской области // мат-лы XVI Всероссийской науч.-практ. конференции с международным участием «Биодиагностика состояния природных и природно-техногенных систем». Книга 2. Киров: ВятГУ, 2018. С. 24-26.

5. Гудовских Ю.В., Катаргина Н.И. Редкие и нуждающиеся в охране виды растений Троицко-Печорского района республики Коми // Сборник статей Междунар. науч.-практ. конф. «Современные научные тенденции в животноводстве, охотоведении и экологии». Киров, 2018. С. 232-238.

6. Кислицына А.В., Гудовских Ю.В. Участие ресурсных видов дикорастущих ягодников в сложении травяно-кустарничкового яруса южно-таежных фитоценозов Кировской области // Мат-лы Всероссийской научно-практической конференции с международным участием, посвящённой 75-летию со дня образования агрономического факультета «Инновационные технологии – в практику сельского хозяйства». Киров: Вятская ГСХА, 2019. С. 211-215.

7. Гудовских Ю.В. Эколого-фитоценотическая приуроченность *Rubus arcticus* L. в северной тайге междуречья Щугора и Подчерема (Республика Коми) // Сборник научных трудов XIX Международной научно-практической конференции аспирантов и молодых ученых. Киров, 2020. С. 66-68.

8. Гудовских Ю.В., Егошина Т.Л., Оботнин С.И., Каск Д.М., Кислицына А.В., Косолапова Н.В. Оценка запасов древесно-веточных кормов в центральной и северо-западной части Мурманской области // мат-лы Междунар. науч.–практ. конф., посвящ. 100-летию института и 150-летию со дня рождения основателя и первого директора института, профессора Бориса Михайловича Житкова «Современные проблемы природопользования, охотоведения и звероводства». С. 286-293.