

Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение
высшего образования
«Вятский государственный агротехнологический университет»

На правах рукописи

Гудовских Юлия Владимировна

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

1.5.15. Экология

Диссертация на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель
доктор биологических наук
Егошина Татьяна Леонидовна

Киров - 2022

Оглавление

ВВЕДЕНИЕ.....	3
ГЛАВА 1. ЛИТЕРАТУРНЫЙ ОБЗОР.....	8
1.1. Физико-географическая характеристика районов исследований.....	8
1.2. Эколого-биологическая характеристика <i>R. arcticus</i>	17
1.3. Географическая приуроченность <i>R. arcticus</i>	25
1.4. Эколого-фитоценотическая приуроченность <i>R. arcticus</i>	27
1.5. Изученность <i>R. arcticus</i> в условиях культивирования.....	29
ГЛАВА 2. ОБЪЕКТ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ	34
ГЛАВА 3. ЭКОЛОГО-ФИТОЦЕНОТИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА МЕСТООБИТАНИЙ <i>R. ARCTICUS</i> В УСЛОВИЯХ ЮЖНО- И СРЕДНЕТАЁЖНЫХ ЭКОСИСТЕМ.....	50
3.1. Фитоценотическая приуроченность ценопопуляций <i>R. arcticus</i>	50
3.1.1. Характеристика местообитаний ценопопуляций <i>R. arcticus</i> на основе эколого-фитоценологических шкал Д.Н. Цыганова.....	58
3.1.2. Характеристика местообитаний ценопопуляций <i>R. arcticus</i> на основе эколого-фитоценологических шкал Г. Элленберга (1974).....	66
3.2. Оценка толерантности <i>R. arcticus</i> к антропогенным воздействиям в условиях таежных экосистем.....	68
ГЛАВА 4. ЦЕНОПОПУЛЯЦИОННЫЕ ПАРАМЕТРЫ <i>R. ARCTICUS</i> В СРЕДНЕ- И ЮЖНО-ТАЁЖНЫХ УСЛОВИЯХ.....	73
4.1. Демографическая структура ценопопуляций <i>R. arcticus</i>	73
4.2. Онтогенетическая структура ценопопуляций <i>R. arcticus</i>	88
4.3. Морфометрические параметры генеративных НПП <i>R. arcticus</i>	110
ГЛАВА 5. ОЦЕНКА ЖИЗНЕННОСТИ <i>R. ARCTICUS</i> ВБЛИЗИ ГРАНИЦЫ ЦЕНОАРЕАЛА.....	137
ЗАКЛЮЧЕНИЕ.....	152
ВЫВОДЫ.....	156
ЛИТЕРАТУРА.....	159
ПРИЛОЖЕНИЯ.....	175
Приложение 1. Критерии соответствия нормальности распределения демографических параметров <i>R. arcticus</i> по группам местообитаний.....	175
Приложение 2. Показатели гемеробии сообществ с участием <i>R. arcticus</i> в средней и южной тайге Кировской области.....	176
Приложение 3. Справка об использовании материалов, приведенных в диссертации, в курсе учебных дисциплин.....	178

ВВЕДЕНИЕ

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; Ruusalo, 1976; Tammissola, 1988; Дикорастущие полезные растения ..., 2001; Karp et al., 2004, Vool et al., 2007; Hukkanen et al., 2008; Лугинина, Егошина, 2018).

R. arcticus включена в списки редких и исчезающих видов Красных книг РФ (Красная книга Республики Башкортостан, 2011; Красная книга Алтайского края, 2016; Красная книга Республики Марий Эл, 2013; Красная книга Московской области, 2016; Красная книга Нижегородской области, 2005; Красная книга Новгородской области, 2011; Красная книга Тверской области, 2013; Красная книга Ярославской области, 2015; Красная книга Ивановской области, 2010), внесена в Изумрудную книгу РФ (Изумрудная книга России, 2011-2013). Вид включен в IUCN (Red list of Threatened Species) (Least Concern ver. 3.1, 2019) и в информационную базу данных NatureServe Explorer, как вид, нуждающийся в охране.

По данным Федеральной таможенной службы, плоды *R. arcticus* являются одними из самых востребованных и дорогостоящих среди экспортируемых дикорастущих ягод (Курлович, 2009).

Вид в естественных условиях малопродуктивен. Поэтому в настоящее время ведется разработка методов введения в культуру и культивирования сортов княженики, полученных на основе гибридов княженики арктической и её североамериканским подвидом княженикой звездчатой (*Rubus arcticus* ssp. *stellatus*) (Gunny, Larsson, 1980; Karp et al., 1998; Finn et al., 2002; Константинов и др., 2012; Kostamo et al., 2013; Гудовских и др., 2017; Макаров и др., 2018; Тяк и др., 2018; Тяк, Алтухова, 2008; Тяк, Тяк, 2015; Макаров и др., 2019).

Материалы эколого-фитоценологического и ресурсного обследования природных популяций *R. arcticus*, полученные в отдельных регионах России, единичны (Игошева, Шурова, 2003; Челпанова, Олешко, 2003; Рождественский, 1981; Синельникова, Пахомов, 2015; Сыжко, 2003). Поэтому исследования эколого-биологических закономерностей произрастания вида в различных условиях местообитания необходимы для объективной оценки ресурсного потенциала вида в естественной среде.

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 фитоценологической пластичности морфометрических параметров вида в исследуемых сообществах.
4. Оценить жизнеспособность ценопопуляций *R. arcticus* с использованием индекса виталитета (IVC).

Научная новизна. Впервые дана эколого-биологическая оценка состояния вида и выявлена фитоценотическая приуроченность *R. arcticus* в условиях южно- и среднетаежных 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 среднетаежных 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.

Результаты исследований используются при проведении занятий в ФГБОУ ВО «Вятский государственный агротехнологический университет» по следующим дисциплинам: «Мониторинг биологических ресурсов» (06.03.01 Биология, профиль «Экология»; бакалавры), «Мониторинг биологических ресурсов и их кадастр» (06.03.01 Биология, профиль «Биологические ресурсы», бакалавры), «Ботаническое ресурсоведение» (06.04.01 Биология, профиль «Экология», магистры), Теоретические и методологические аспекты изучения биологии растений (06.04.01 Биология, профиль «Экология», магистры).

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, посвящённой 100-летию кафедры ботаники Тверского государственного университета «Биоразнообразие: Подходы к изучению и сохранению» (Тверь, 2017), III Всероссийской научно-практической конференции, посвящённой 70-летию Самарского отделения Русского ботанического общества «Структурно-функциональная организация и динамика растительного покрова» (Самара, 2018), Международной научно-практической конференции, посвящённой 100-летию

института и 150-летию со дня рождения основателя и первого директора института, профессора Бориса Михайловича Житкова (Киров, 2022 г).

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.

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.

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 за помощь в сборе полевого материала. Отдельную благодарность хочу выразить сотрудникам кафедры экологии и зоологии Вятского ГАТУ д.б.н. Л.А. Букиной, д.с/х.н. Л.Н. Шиховой, д.б.н. Е.М. Лисицыну, Д.С. Машкиной за всестороннюю помощь и поддержку.

Особая благодарность сотрудникам Лаборатории экологии растительных сообществ ФГБУН Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН (Санкт-Петербург) за ценные советы и высококвалифицированную неоценимую помощь в процессе подготовки работы к защите – д.б.н. И.В. Лянгузовой, д.б.н. В.В. Горшкову, д.б.н. Н.И. Ставровой, к.б.н. И.Ю. Баккал. Автор искренне благодарен заведующему кафедрой биогеографии и охраны природы Санкт-Петербургского государственного университета (Санкт-Петербург) А.А. Егорову за методическую помощь в обработке и интерпретации материала.

ГЛАВА 1 ЛИТЕРАТУРНЫЙ ОБЗОР

1.1. Физико-географическая характеристика районов исследований

Территория исследований располагается в полосах средне-и южнотаёжных лесов, относящихся к Камско-Печорско-Западноуральской подпровинции Урало-Западносибирской таежной провинции (Геоботаническое районирование..., 1989). Площадь области в настоящее время составляет почти 120,4 тыс. км² с общей протяженностью 570 км с юга на север и 440 км с востока на запад (<https://www.kirovreg.ru/passport>; Современные изменения климатических условий и ресурсов Кировской области, 2010).

Рельеф. Территория области сложена 4 возрастными группами горных пород: докембрийской, палеозойской, мезозойской и кайнозойской. В основном это кристаллические породы магматического и метаморфического происхождения. Рельеф области представляет собой волнистую равнину, рассеченную увалами и возвышениями рельефа. На территории области имеются ледниковые, тектонические, эрозионные и карстовые формы рельефа – это Верхнекамская возвышенность, Вятские Увалы и Северные Увалы (Лавров, 1990). Верхнекамская возвышенность и Вятские Увалы тянутся параллельно друг другу (в среднем их высота достигает 200 и 280 м соответственно). Северный Увал на территории области представлен южной частью, сформированной из отдельных холмов с пологими склонами и округленными вершинами. В своей основе он представляют пологие тектонические поднятия и опускания мезозойских пород, которые на западе в пределах Вологодской области заканчиваются Сухонским тектоническим валом. Эта возвышенная полоса совпадает с сильно размытой моренной грядой, относящейся к Московскому оледенению (Природа Кировской области, 1966). Вятский Увал достигает около 40 км в ширину, и в высоту – до 284 м., представлен пологой возвышенностью, и проходит в центре Кировской области с юга на север. Северный Увал и Верхнекамская возвышенность являются водоразделом для главных бассейнов рек области (Природа Кировской области, 1966).

Почвы. В Кировской области преобладают 3 зональных типа почв: подзолистые на севере, дерново-подзолистые в центре и серые лесные на юге. Встречаются также азональные типы почв: подзолисто-болотные, болотные, дерновые, пойменные и аллювиальные почвы (Лавров, 1990). Повсеместно почвообразующими породами являются рыхлые осадочные четвертичные отложения различного генезиса (Леса Кировской области, 2008).

В условиях средне- и южнотаёжной подзоны Кировской области, на моренно-валунных глинах, а также на безвалунных озеро-речных флювиогляциальных глинах, песках и супесях в условиях избыточного увлажнения и таежной растительности сформировались подзолистые почвы (слабо-, средне- и сильноподзолистые, а по механическому составу – глинистые, суглинистые, песчаные и супесчаные почвы).

Почвы дерново-карбонатного типа формируются на продуктах разрушения верхнепермских мергелей и известняков, богатых кальцием. Распространение этих почв ограничено небольшими участками по склонам и вершинам водораздельных гряд и холмов северной части Вятского Увала и Вятско-Камской возвышенности (Природа Кировской области, 1966).

Орографические особенности местности, избыточные осадки и состав подстилающих пород способствуют образованию в области заболоченных земель, низинных, переходных и верховых болот. Заболоченные земли преобладают в северных и западных районах области. Грунтовые воды залегают на глубине от 4 до 20 м и приурочены к древним отложениям, возраст которых можно отнести к четвертичному периоду, но встречаются и более старые отложения, сформировавшиеся в юрский или пермский период (Природа Кировской области, 1966).

Подзолисто-болотные почвы являются самым распространенным в пределах округа интразональным типом. Их крупные площади располагаются на Вятско-Камской водноледниковой равнине и по левобережью реки Кобры.

Почвы болотного типа распространены в северной части Вятско-Камского водораздела, на левобережье Кобры, на водоразделе Вятки и Черной Холуницы.

Почвы верховых торфяников имеют сильнокислую реакцию (рН 3,5–4,0) и бедны зольными веществами. Почвы низинных торфяников богаты зольными элементами и обладают нейтральной реакцией (Лавров, 1990).

Пойменные (аллювиальные) почвы распространены в речных долинах и развиваются под заливными лугами, относительно плодородны. Пойменные зернистые почвы содержат до 6% гумуса, богаты коллоидами, обладают нейтральной реакцией. Значительно хуже по своим качествам пойменные зернистые оподзоленные почвы на возвышениях поймы под деревьями и кустарниками. Пойменные болотные почвы с нейтральной реакцией богаты илом и разложившимися остатками болотной осоковой растительности.

Климатические условия. Метеорологические условия в Кировской области определяются ее географическим положением в северо-восточной части Европейской территории России, неоднородностью рельефа и относительно большой протяженностью (Природа Кировской области, 1966; Климат Кирова, 1982; Леса Кировской области, 2008; Климатический мониторинг Кировской области, 2012).

Климат Кировской области умеренно континентальный, с продолжительной умеренно холодной зимой и коротким теплым летом. В связи с тем, что холодные полярные воздушные массы с Северного Ледовитого океана беспрепятственно проникают на территорию области, зимой наблюдаются сильные морозы и резкие похолодания, а весной и летом часто возникают заморозки. По литературным данным, средняя месячная температура воздуха января за многолетний период составляет $-13,5...-15$ °С, июля – $+17...+19$ °С. Абсолютный максимум температуры достигает $+38...+40$ °С, абсолютный минимум – $-45... -50$ °С (Климат Кирова, 1982). Среднемесячная температура воздуха в период исследований (с 2016 по 2020 гг.) составила в июле – $+16$ °С; в январе она достигла минимальных значений – -11 °С (рис.1.1). Максимальная среднемесячная температура за рассматриваемый период, по данным архива погоды в Кировской области (ООО «Расписание Погоды»), отмечена в феврале 2021 года (-18 °С), минимальная – в августе 2016 ($+21$ °С).

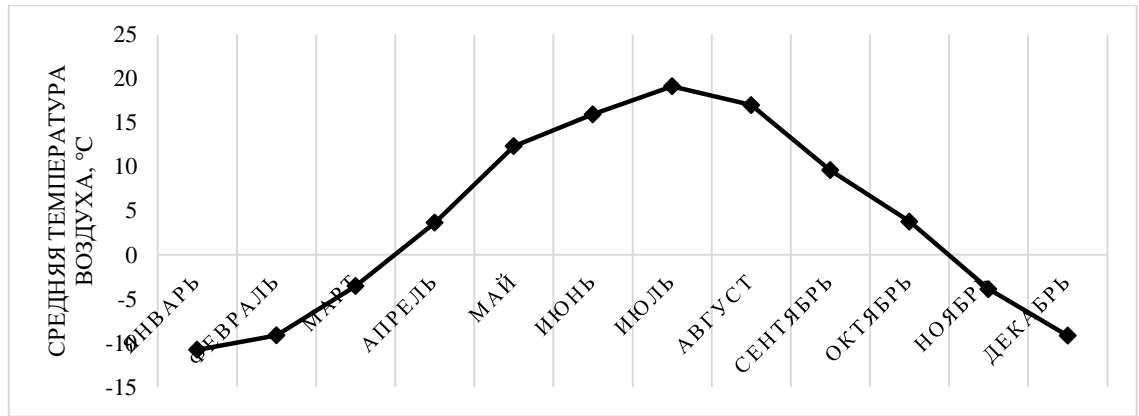


Рисунок 1.1 – Среднемесячная температура воздуха в период с 2016 по 2021 гг. в условиях района исследований (по данным: <https://rp5.ru/>)

Среднегодовая влажность воздуха в Кировской области может достигать 80%. С октября по февраль средние месячные значения влажности имеют максимальные значения, около 81-89%. В переходные месяцы года (март, сентябрь) данная величина колеблется от 74% до 85%. Наиболее сухой воздух с влажностью 61-68% бывает в мае – июне. В среднем за год выпадает 500-680 мм, 60-70% осадков приходится на лето, раннюю осень и позднюю весну (Современные изменения климатических условий и ресурсов Кировской области, 2010). Среднегодовые значения относительной влажности в период с 2016 по 2021 гг. варьировали в диапазоне от 70 до 81%. Пик параметра приходился на 2020 год, в 2016 году наблюдались минимальные значения (рис. 1.2.).

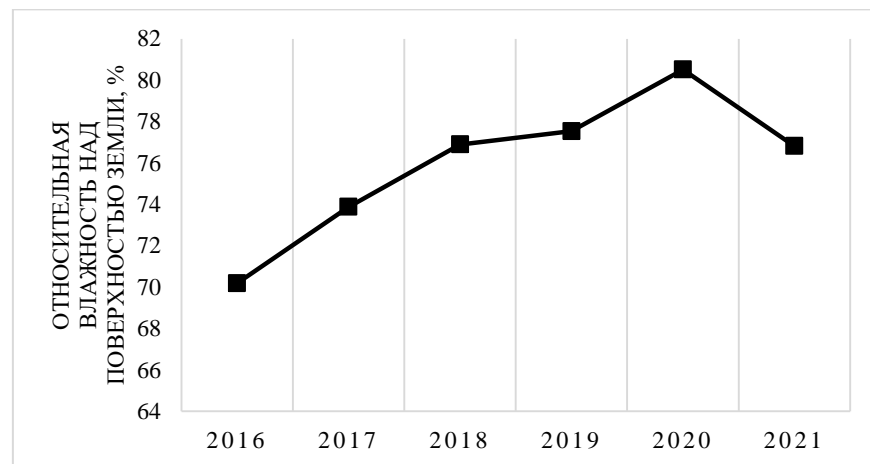


Рисунок 1.2 – Среднегодовая относительная влажность в период с 2016 по 2021 гг. в условиях района исследований (по данным: <https://rp5.ru/>)

Первый снежный покров появляется чаще всего в октябре, но быстро тает. Устойчивый снежный покров образуется в ноябре – начале декабря. В

соответствии с этим, среднее месячное альbedo в октябре составляет 18-26%, в ноябре – 37-59%. Наибольшей высоты снежный покров достигает в конце февраля и начале марта на юге, в первой и второй декадах марта – на севере. Альbedo в марте несколько уменьшается по сравнению с февралем (в связи с уплотнением снега), но все же остается повсеместно высоким, 64-78% (Переведенцев, 2010). Среднегодовая высота снежного покрова в период исследований варьировала в диапазоне от 27 (в 2017 г) до 50 см (в 2016 г) (рис. 1.3).

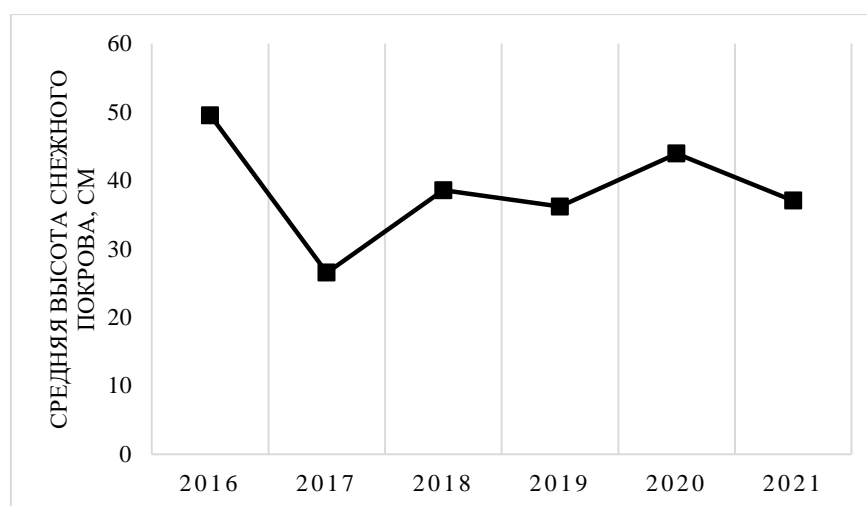


Рисунок 1.3 – Среднегодовая высота снежного покрова в период с 2016 по 2021 гг. в районе исследований (по данным: <https://rp5.ru/>)

Направление и сила ветра во многом обуславливают формирование других метеорологических элементов. На территории Кировской области в основном господствуют юго-западные и западные ветры со средней скоростью, достигающей 5 м/с (рис. 1.4). Шквальные ветры достаточно редки для территории области. В основном преобладают слабые ветры летом и максимальной скорости достигают осенью и зимой, нередко порывистые. Порывы ветра чаще не превышают 30-40 м/с (Френкель, 1996, 1997). В период исследований, помимо преобладающих ветров юго-западного и западного направлений, были отмечены ветра северо-западного и южного направлений, их повторяемость составила – 8,1 и 8,4%, соответственно.

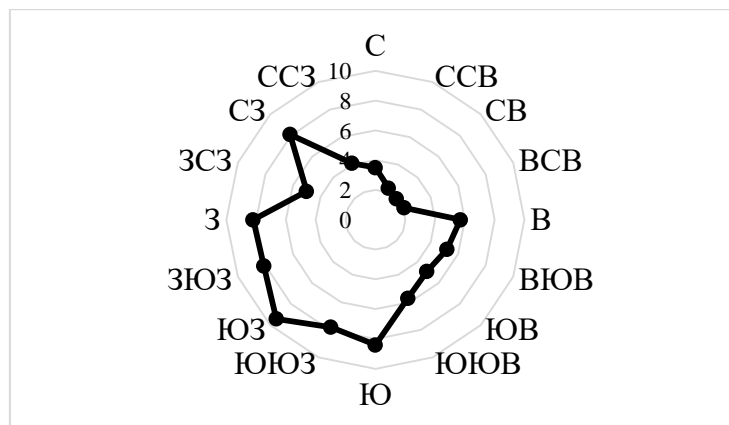


Рисунок 1.4 – Роза ветров для Кировской области в период с января 2016 по февраль 2022 года (повторяемость направлений ветра; направление ветра (румбы) на высоте 10-12 метров над земной поверхностью, осредненное за 10-минутный период, непосредственно предшествовавший сроку наблюдения, n наблюдений=17799)

Флора и растительность Кировской области очень разнообразна в видовом отношении. Растительность представлена, преимущественно, лесами. В настоящее время лесистость территории составляет 63% (Лесной план Кировской области, 2018). Изученность растительности на территории исследований крайне мала и фрагментарна (Фокин, 1929; Смирнова, 1951, 1954; Зубарева, 1996; Василевич, 2012; Василевич, Щукина, 2013; Василевич, 2015). Территория Кировской области относится к трем лесорастительным подзонам: южной и средней тайге, подтаёжным (смешанным и хвойно-широколиственным) лесам (Лесной план Кировской области, 2018).

Основными зональными типами растительности в среднетаежных и южнотаёжных лесах исследуемой территории являются еловые и пихтово-еловые зеленомошные леса, главным образом бруснично-черничные и кислично-черничные, приуроченные к суглинистым дерново-подзолистым почвам различной степени оподзоленности. Кислично-неморальноотравяные папоротниковые, с преобладанием в травянисто-кустарничковом ярусе *Oxalis acetosella*, *Asarum europaeum*, *Lathyrus vernus*, *Dryopteris spinulosa*, *Athyrium filix-femina* встречаются реже, иногда в сочетании с долгомошными и сфагновыми ельниками, но они занимают ограниченные площади (главным образом приурочены к северным районам области) (Зубарева, 1996). Зачастую в составе

древостоя, помимо *Picea abies*, *Picea obovata* и *Pinus sylvestris*, присутствуют *Betula pubescens*, *B. pendula*, *Populus tremula*, *Pinus sylvestris*.

Около 20% лесной площади области приходится на сосновые боры, приуроченные к водно-ледниковым отложениям и речным долинам. На песчаных подзолистых почвах, особенно по долинам и боровым террасам рек (в основном Вятки, Летки, Чепцы, Кильмези, Моломы), распространены сосняки лишайниковые, лишайниково-зеленомошные, зеленомошные, реже травяно-орляковые, долгомошные и сфагновые, иногда перемежающиеся со сфагновыми переходными и верховыми болотами. Основная часть сосновых лесов сосредоточена в северо-западной части области (Василевич, 2012). Подлесок, преимущественно, представлен *Sorbus aucuparia*, *Juniperus communis*, *Frangula alnus*, *Salix cinerea*. Напочвенный покров представлен зелеными, а во влажных местах – сфагновыми (*Sphagnum angustifolium*, *S. magellanicum*) и долгомошными типами мхов (Современные изменения климатических условий и ресурсов Кировской области, 2010).

Значительно превосходят основной зональный тип растительности большие площади производных осиновых и березовых с липой травяных и долгомошно-сфагновых, а также елово-березово-пихтовых лесов, возникших на месте уничтожения коренных хвойных насаждений при лесных пожарах и вырубках, травянисто-кустарничковый ярус которых составляют *Asarum europaeum*, *Aegopodium podagraria*, *Stellaria holostea* (Геоботаническое районирование..., 1989). Березняки играют ведущую роль в составе производных мелколиственных лесов области и занимают около 760 тыс. га (Лесной план Кировской области, 2018). В качестве примесей в нарушенных березняках встречаются *P. abies*, *P. obovata*, *P. tremula*, *P. sylvestris* и *Abies sibirica*. В формировании лиственных лесов наибольшую роль играет дерновый процесс почвообразования, снижается значение подзолистого в связи с возрастающей ролью травянистой растительности. Стоит отметить, что характерные признаки напочвенного покрова коренных лесов значительно ослабляются. Примерно к 50-60 годам березовые насаждения с самосевом ели образуют либо двухъярусные леса (первый

древесный ярус сформирован березой, второй – елью), либо одноярусные, где монодоминирует береза. Ближе к 100 годам постепенно начинается господство в первом ярусе ели, а лиственные породы занимают второе место, переходя во второй ярус (Природа, хозяйство, экология ...,1996).

Пойменная растительность района исследований представлена ивняками с доминированием *Salix viminalis*, *S. acutifolia*; заболоченными лесами, сложенными *Alnus incana*, *A. glutinosa*, *Betula pubescens*, *Picea obovata*, *P. abies*, *Abies sibirica*; широколиственными лесами (*Quercus robur*, *Tilia cordata*); злаково-разнотравными, крупнозлаковыми и осоковыми лугами (Растительность СССР; 2009; Щукина, 2018).

Луговая растительность области изучена фрагментарно (Фокин, 1939; Василевич, 1954; Ерохин, 2003; Василевич, Бибилова, 2008; Василевич, Щукина, 2013; Василевич, 2015). Более современные данные приведены в работах И.П. Василевича (2008, 2015) и К.В. Щукиной (2017, 2018), исследования которых были посвящены луговым пойменным сообществам р. Вятка. Основными доминантами преобладающих в области мелкозлаковых лугов являются *Poa pratensis*, *Poa palustris*, *Carex vulpina*, *Festuca rubra*, *Agrostis alba*, *A. vulgaris*, *Poa pratensis*; реже – *Carex praecox*. Для класса торфянистых лугов, также занимающих большие площади в центральной и притеррасной пойме окрестностей г. Кирова, И.П. Василевич (1954) отмечает формации *Deschampsia cespitosa*, *Agrostis canina*, *Juncus filiformis* и *Carex nigra*.

Стоит отметить, что в Кировской области весьма развит процесс заболачивания, что связано с существующими физико-географическими условиями местности, такими как равнинность рельефа, неблагоприятные для водного и воздушного дренажа почвенно-грунтовые условия, климатические особенности (прежде всего, относительно большое количество осадков). Сдерживающую роль, препятствующую дальнейшему заболачиванию территории, играют преимущественные условия равнинной местности (отсутствие котловин), препятствующие накоплению влаги. В подзоне средней тайги наиболее широко представлены верховые сфагновые болота, в южной тайге их встречаемость ниже.

Наиболее крупным из них является Кайское, площадью более 8000 га, расположенное на водоразделе рек Моломы, Юга, Лузы и Пушмы. Растительность верховых болот сосредоточена крупными массивами на водораздельных пространствах водноледниковых равнин и по боровым террасам речных долин северных и северо-восточных районов области (Тимофеев, 1968). Растительность переходных болот обычно располагается по окраинам верховых торфяников в ложбинах водноледниковых потоков, на невысоких плоских водоразделах. Моховой покров состоит, преимущественно, из *Sphagnum sp.* В травяно-кустарничковом ярусе преобладают *Andromeda polifolia*, *Ledum palustre*, *Eriophorum vaginatum*, *Empetrum nigrum* и др. (Природа, хозяйство, экология ..., 1996).

Растительные сообщества южной и средней подзон тайги Кировской области согласно эколого-флористической классификации, приурочены к евро-сибирским хвойным бореальным лесам в зоне умеренного климата, относящихся к классу: *Vaccinio-Piceetea* Br.-Bl. in Br.-Bl., Siss. et Vlieger 1939 (Василевич, 1983). А.Д. Смирнова (1951, 1954) для северных районов Кировской области выделила 19 ассоциаций, 5 вариантов и 8 подгрупп, образующих 4 основные группы еловых лесов: *Piceeta hylocomiosa* (ельники-зеленомошники), *P. herbosa* (травяные ельники), *P. polytrichosa* (политриховые ельники) и *P. sphagnosa* (сфагновые ельники). Автор отметила доминирующую роль группы *P. hylocomiosa* в формировании ельников исследуемой территории, приуроченной к дренируемым положительным элементам рельефа без избыточного увлажнения, преимущественно с суглинистыми почвами или перекрытыми сверху тонким слоем супеси. Стоит отметить, что большинство выделенных автором синтаксономических единиц растительности характеризуются временным или постоянным избыточным режимом увлажнения, что объясняется орографическими особенностями местности (обилием отрицательных форм рельефа, понижений водоразделов, оснований склонов, имеющих ледниковое просыхание). В группе *P. sphagnosa*, имеющей широкое распространение по равнинно-пониженным местам и недренированным долинам ручьев и рек,

характеризующейся древостоем низкого бонитета, редким подлеском из *Sorbus aucuparia* и *Rosa acicularis*, в составе травяно-кустарничкового яруса, наряду с бореальными травами и кустарничками, встречается *R. arcticus*. И.Б. Кучеровым и С.А. Кутенковым (2019), посвятивших работу заболоченным ельникам (из *Picea abies* s.l.) сфагновым и сфагново-зеленомошным на территории Европейской части России и Урала с применением доминантно-детерминатной классификации растительности, для южной и средней тайги в пределах Кировской области выделены варианты ельника черничного сфагнового (*P. sphagno girgensohnii-myrtillosum*), прежде всего различных модификаций варианта *Var. Pleurozium schreberi* (е. черничный сфагново-зеленомошный) как стадия заболачивания ельников черничных зеленомошных.

1.2. Эколого-биологическая характеристика *R. arcticus*

Rubus arcticus L. (1753) – княженика арктическая или обыкновенная, относится к роду *Rubus*, который включает в себя около 1494 видов (по данным The Plant List) (рис. 1.5). Вид принадлежит семейству *Rosaceae* Juss., представители которого распространены повсеместно, но главным образом сосредоточены в умеренной зоне Северного полушария (Растительные ресурсы СССР, 1987), где они населяют различные природные зоны: от арктических тундр и высокогорий до широколиственных лесов, реже встречаются на болотах и даже в пустынных местообитаниях. В Кировской области семейство *Rosaceae* Juss. насчитывает 108 видов, что составляет около 7% от общей флоры региона (Тарасова, 2007).

Систематическое положение *R. arcticus* следующее.

Надцарство: *Eucaryota*

Царство: *Plantae*

Подцарство: *Embryobionta*

Надотдел: *Spermatophyta*

Отдел: *Magnoliophyta*

Класс: *Magnoliopsida*

Подкласс: *Rosidae*

Надпорядок: *Rosanae*

Порядок: *Rosales*

Семейство: *Rosaceae* Juss.

Подсемейство: *Rosoideae* Focke

Род: *Rubus* L.

Подрод: *Cylactis* (Rafin.) Focke.

Вид: *Rubus arcticus* L., 1753

Подвиды: *Rubus acaulis* Michx., *Rubus arcticus* L. ssp. *arcticus*, *Rubus arcticus* L. ssp. *acaulis* (Michx.) Focke; *Rubus arcticus* L. ssp. *stellatus* (Sm.) B. Boivin.



Рисунок 1.5 – Внешний вид *R. arcticus* (цветок и плод)


В настоящее время данных по онтогенезу и морфологии вида в доступных литературных материалах крайне мало (Жукова, Белова, 1997), встречаются отрывочные сведения в рядах работ канадских исследователей (Conservation Assessment for ..., 2002; A Technical Conservation Assessment ..., 2006; Slaughter, 2012) и собранные в условиях Северо-Востока СССР (в районе стационара «Контакт» в 1986 г.) (Антропова, 1990).

R. arcticus – многолетний летнезеленый (листопадный) корневищный гипогенный полукустарничек (Серебряков, 1952), явно полицентрический с неспециализированной поздней морфологической дезинтеграцией. Ряд авторов относит вид к многолетним летнезеленым поликарпическим травам (Антропова,

1990; Тарасова, 2007), что свидетельствует о высокой изменчивости его биоморфы (жизненной формы) в зависимости от условий произрастания. На территории обследований является хамефитом. В разных регионах некоторые авторы относят его либо к гемикриптофитам (Raunkiær, 1905, Синельникова, Пахомов, 2015), либо к гемиапофитам (Кравченко, 2007). Основным способом размножения княженики в естественных условиях является вегетативное возобновление с неглубоким омоложением, генеративный способ размножения встречается весьма редко (Антропова, 1990; Макаров, 2019).





Онтогенез *R. arcticus* был изучен Л.А. Жуковой и С.А. Беловой (1997) (табл. 1.1): авторами было выделено 3 онтогенетических периода и 9 онтогенетических состояний вида.

Таблица 1.1 – Онтогенез княженики арктической (*Rubus arcticus* L.)
(Жукова, Белова, 1997)

Рисунок	Характеристика растений различных онтогенетических состояний
	<p>Проростки (р). Розеточный побег имеет 2 ассимилирующие неопушенные овальные семядоли, с сетчатым жилкованием и 1-3 простыми округлыми листьями с 5 крупными зубчиками и длинным черешком. Прилистники овальные, располагаются в основании черешка. Листья и черешки густо опушенные. Корневая система стержневая, главный корень с 1-2 боковыми корнями, иногда ветвящимися до III порядка. Высота проростка около 1-3 см, длина подземной части 1-1,5 см.</p>

	<p>Ювенильные растения (j). Растения характеризуются относительно небольшими размерами. Главный побег розеточного типа. Нижние листья простые, мелкие, с 5 зубчиками. Верхушка тупая, основание сердцевидное, жилкование сетчатое, черешки средней длины. Верхние листья крупнее, с 7-9 зубчиками, черешки длинные. Два прилистника прирастают к основанию черешка частично: их верхушка отделена. Листья и черешки густоопушенные. Корневая система стержневая, представлена хорошо выраженным главным корнем с боковыми корнями I, III и IV порядков.</p>
	<p>Имматурные растения (im). Высота надземных побегов около 4 см. Побег розеточный с листьями 3 типов: I-й тип: нижние – простые, округлые, с 5-9 зубчиками, с тупой верхушкой и сердцевидным основанием; II-й тип: средние – простые, трехраздельные, край зубчатый, верхушка тупая; III-й тип: верхние – простые, ассиметричные, один листочек отделен, верхушка тупая, основание сердцевидное. Листья и черешки густоопушенные; опушенные прилистники еще в большей степени отделяются от основания черешка. Стержневая корневая система более разветвленная (до III-IV порядков), закладываются придаточные почки на корнях.</p>
	<p>Виргинильные растения (v). Растения характеризуются сменой типа побега – главный побег удлиненный вегетативный и слабо ветвящийся с 2-6 тройчато-сложными листьями. При вытягивании междоузлия могут изгибаться. Прилистники целиком отделены от черешка листа. Опушение минимально. Горизонтально расположенные боковые шнуровидные корни обильно ветвятся, формируют по 1-2 корневых отпрыска. Возникает полицентрическая корневая система.</p>

		<p>Молодые генеративные растения (g1) характеризуются наличием сформированной полицентрической системы побегов I и III порядков. Главный побег – генеративный, 1-2 вегетативных побега – удлиненные с 3-10 междоузлиями. Нарастание чаще симподиальное; в нижней части побега сохраняются почечные чешуи и 3-4 тройчатосложных довольно крупных листа взрослого с двоякозубчатыми листочками (IV) типа. Корневая система хорошо развита и включает систему коротких коммуникационных корневищ. Продолжается формирование куртины. Процессы отмирания еще не проявляются: мало сухих листьев, почти нет отмерших побегов.</p>
		<p>Зрелые генеративные растения (g2). Продолжается формирование полицентрической системы побегов, включающей 1-2 генеративных и 2-3 вегетативных побега. Листья тройчатосложные, более крупные. Их число увеличивается до 4-5. Отмечается до 3 отмерших листьев. Корневая система хорошо развита, разветвленная, боковые корни тонкие, неодревесневшие, располагаются пучками. Корневище темное, узловатое. Куртина вполне сформировалась. Процессы новообразования и отмирания уравновешены.</p>
		

		<p>Старые генеративные растения (g3). Полицентрическая система генеративных и вегетативных побегов II-III порядков упрощается. Уменьшается количество ассимилирующих листьев каждого побега до 3-4, а число отбегов – до 1-2. Несколько возрастает количество сухих листьев и отмерших побегов. Процессы отмирания начинают преобладать над процессами новообразования. В корневой системе увеличивается число старых темных корней.</p>
		<p>Субсенильные растения (ss). Растения довольно мощные, сохраняются до 1-3 вегетативных побега и единичные отбеги; часто остаются лишь отдельные партикулы; продолжают нарастать процессы старения: число ассимилирующих листьев уменьшается до 1-3, число сухих листьев – до двух, число отмерших побегов увеличивается до 3-5. Появляются листья имматурного и переходного типов. Корневая система не отличается от предыдущего состояния.</p>
		<p>Сенильные растения (s). У растений признаки старения проявляются наиболее ярко. Вегетативных побегов только 1-2, число отмерших побегов возрастает до 4-5. Количество ассимилирующих листьев сокращается, а отмерших – возрастает. Характерно некоторое омоложение (появление листьев ювенильного и имматурных типов), край листа IV типа – зубчатый. Обычно уменьшается площадь листовой поверхности. Главный корень и корневища мощные, одревесневшие, большего, по сравнению с предыдущими возрастными состояниями, диаметра, темно-коричневые.</p>

Взрослое растение в высоту может достигать 40 см (Антропова, 1990). Надземные побеги являются полициклическими ежегодно отмирающими, состоят в среднем из 5-10 междоузлий, нижняя часть побега – одревесневающая

многолетняя. Развитие надземного побега, как правило, начинается с увеличения морфоструктур листа растения, нежели с его высоты. Взрослые растения начинают образовывать побеги ветвления до 5 порядков. Отмирающие растения в естественных условиях не зафиксированы (Жукова, Белова, 1997), зачастую это объясняется их обламыванием от основания и сложностью визуального обнаружения из-за нахождения в верхнем почвенном слое (Антропова, 1990). Листья надземного побега тройчато-сложные с 2 прилистниками, тонкие, на длинных опушенных черешках, форма листовой пластинки изменяется в ходе развития растения. Расположение листьев очередное. Верхушечный листочек листа взрослого типа обратно-яйцевидно-ромбический с коротким черешком, боковые листочки асимметричные, широкообратно-яйцевидные, с городчато-зубчатыми краями и тупой верхушкой. Прилистники густоопушенные, на коротких черешках. Листья почти голые, с редкими волосками (Жукова, Белова, 1997).

В подземной части растение представлено комплексом разветвленных корневищ, которые тянутся параллельно поверхности почвы на глубине более 20 см, они чаще бывают однолетними, хотя отмечаются случаи их развития в течение нескольких лет (Антропова, 1990). По всей длине корневищ расположены спящие почки или уже тронувшиеся в рост молодые побеги. Из находящихся на корнях почек образуются многочисленные подземные и надземные побеги. У растений хорошо развита микориза. После нескольких лет одревесневающие корневища погибают, отдельные части растений обособляются, поэтому популяция представлена клоном, который состоит из множества самостоятельных систем, несущих в надземной части разновозрастные побеги, в подземной же они объединены общим корневищем (Макаров, 2019) (рис. 1.6).



Рисунок 1.6 – Часть клона *R. arcticus*

Цветки, как правило, одиночные, обоеполые, ярко и светлорозовые, актиноморфные, с двойным околоцветником, чаще располагаются на верхушке побега, в основном обоеполые. Количество лепестков в цветке варьирует от 5 до 10 штук, диаметр цветка изменяется от 1 до 3 см (Жукова, Белова, 1997; Макаров, 2002). Для *R. arcticus* характерно перекрестное опыление.

Плод сочный, апокарпный, сложная костянка (многокостянка), масса в среднем достигает 1-2 г. Цвет плодов варьирует от темно-вишневого до пурпурового ярко-красного. Вкус сладкий, водянистый с приятным ароматом (Тяк, Тяк, 2015). *R. arcticus* является орнито- и зоохором (Иллюстрированный определитель растений Средней России, 2003).

Фенология княженики была изучена в условиях Полярного Урала Ю.Ф. Рождественским (1981), в Магаданской области – Н.В. Синельниковой и М.Н. Пахомовым (2015), на территории ГПЗ «Малая Сосьва» ХМАО Тюменской области – Д.А. Сыжко (2003). Сроки наступления фенофаз *R. arcticus* различные, и обусловлены, в основном, климатическими условиями в регионе произрастания. В Тюменской области цветение наступает в первой декаде июня, причем автором отмечено, что достаточно теплая весна и более раннее потепление не способствуют более ранней вегетации вида (Сыжко, 2003). В Магаданской области массовое цветение растения наступает в конце второй декады июня, а

плоды княженики созревают уже в последних числах июля, вегетация растения не превышает 55 дней (Синельникова, Пахомов, 2015). На Полярном Урале княженика созревает примерно на месяц позже, чем на Верхней Колыме, поскольку только во второй половине августа накапливаются необходимые суммы положительных температур (Рождественский, 1981). Плодоносит *R. arcticus* в июле-августе. В условиях региона исследований плодоношение вида нерегулярное, урожайность низкая. Для регионов Финляндии выделена область максимального плодоношения между 64° и 65° северной широты (Nordman, 1937; Раменская, 1983).

1.3. Географическая приуроченность *R. arcticus*

R. arcticus является бореально-гипарктическим циркумполярным весьма изменчивым на протяжении своего обширного ареала видом (Kuusk, Tabaka, Jankeviciene, 1996; Tutin et al., 1968; Hulten, 1971; Флора и растительность, 1971; Genberg, 1977; Антропова, 1990; Куваев, 2006; Мартыненко, Груздев, 2008; Пospelова, Пospelов, 2007; Синельникова, Пахомов, 2015) (рис. 1.7).

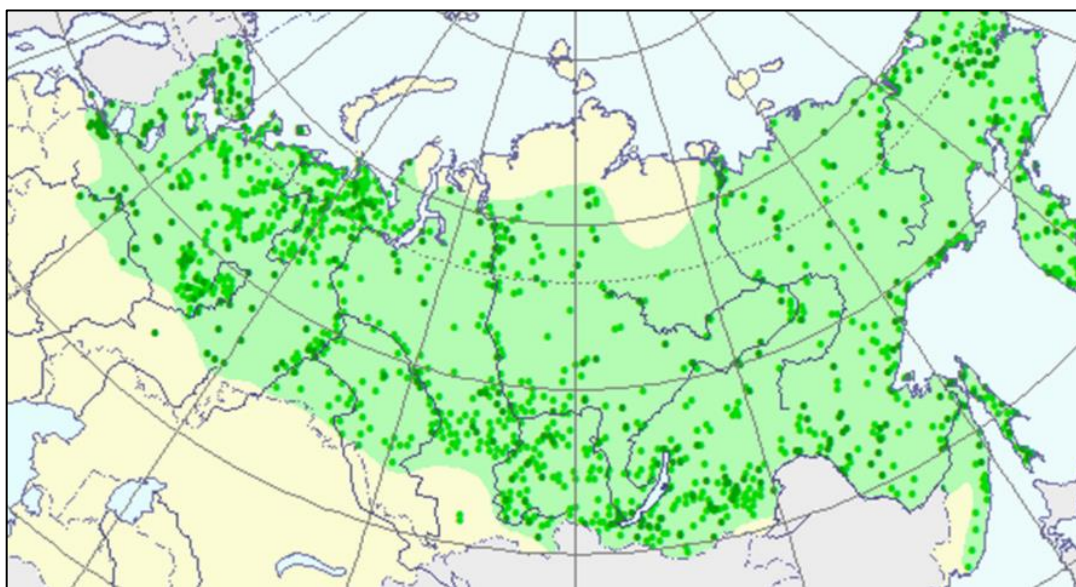


Рисунок 1.7 - Регионы исследований и ареал *R. arcticus* в пределах России (зеленым цветом обозначен ареал, зеленым пунктиром – местонахождения)

Дата создания: 11.12.2006. Масштаб: 1:20 000000.

Источник: http://www.agroatlas.ru/ru/content/related/Rubus_arcticus/map/

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; Conservation Assessment for ..., 2002; 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 (Сосудистые растения советского Дальнего Востока, 1996; Флора Сибири, 1998; Иллюстрированный определитель растений Карельского перешейка, 2000; Макаров, 2002; Иллюстрированный определитель растений Средней России, 2003; Кравченко, 2007; Иллюстрированный определитель растений Пермского края, 2007; Пospelова, Пospelов, 2007; Мартыненко, Груздев, 2008; Гудовских, Егошина, Савинцева, 2014; Гудовских, Савинцева, 2015; Егошина, Гудовских, Савинцева, 2015; Гудовских, Егошина, Ляпунов, Савинцева, Оботнин, 2016; Гудовских и др., 2017; Гудовских, Катаргина, 2018; Гудовских и др., 2018; Гудовских, Кислицына, Катаргина, Егошина, 2019). Не отмечена лишь на острове Врангеля (Антропова, 1990).

Южная граница ареала вида в пределах России приближена к границам хвойно-широколиственных лесов, 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; Пospelова, Пospelов, 2007). На восточной границе своего распространения встречается на всем юге Таймыра, далее продвигается на север к нижнему течению р. Малой Балахни, где жизнеспособные популяции встречаются на юго-восточном склоне останца террасы в ерниково-воронично-кассиопеево-моховом сообществе. Южнее, в зоне сплошных редколесий весьма обычна. В долинах рек Котуя и Хатанги, в редколесьях и кустарниковых сообществах ивняков, на песчаных озах встречается часто, заходит на профили гор Путорана (Растительные ресурсы СССР, 1987).

В Якутии и Магаданской области вид распространен в долинах и по берегам рек, в редколесьях, прибрежных ивняках, ерниково-ивняковых зарослях, ольховниках, луговинах, на нарушенных местообитаниях, в пойменных лесах, заходит на участки тундровых и горных луговин (Антропова, 1990; Синельникова, Пахомов, 2015; Макаров, 2002).

Исследование В.Б. Куваева (2006), проведенное в Субарктических горах Евразии показало, что растение широко распространено в Субарктике (Приполярный Урал, горы Путорана, Западное и Восточное Верхоянье, юг Колымского хребта, горы Восточной Камчатки), но не отмечено в Хибинах, местами вид является высотным убиквистом.

На северном пределе своего распространения О.В. Ребристой (2010) и О.В. Хитун (2005) вид отмечен как фоновый на протяжении всего полуострова Ямал, где достаточно обилен на крутых заросших песчаных склонах, но избегает участков арктических тундр и сырых болот. В условиях Приполярного Урала вид массово встречается в пределах таежной и тундровой зоны, в лесах, на болотах, в тундрах, горных луговинах (Мартыненко, Груздев, 2008).

1.4. Эколого-фитоценотическая приуроченность *R. arcticus*

Материалов эколого-фитоценотического и ресурсного обследования природных популяций *R. arcticus* в доступных литературных материалах крайне мало (Антропова, 1990; Игошева, Шурова, 2003; Челпанова, Олешко, 2003; Stjernberg, 2010).

В таежной зоне вид относительно типичен, предпочитает условия от полутени до достаточно открытых, хорошо освещенных мест (Раменская, Андреева, 1982; Сосудистые растения советского Дальнего Востока, 1996; Маевский, 2006; Пospelова, Пospelов, 2007; Иллюстрированный определитель растений Карельского перешейка, 2000) (рис. 1.8), встречается в заболоченных или сыроватых лесах и на окраинах сфагновых болот (Мартыненко, Груздев, 2008; Абрамов, 1995; Баранова, Пузырев, 2012; Кьосев, 2001). Княженика арктическая является детерминантным видом в сообществах мезотрофных ельников кустарничковых сфагновых и сфагнуво-зеленомошных Европейской

части России и Урала (Кучеров, Кутенков, 2019). В условиях крайней северной тайги отмечена в синтаксонах *Piceetum sphagno girgensohnii-cornosonobetulosum* (2 варианта – *Juniperus communis* и *Rubus chamaemorus*). Оба варианта представлены сообществами вдоль ручьев и на речных террасах с торфянисто- и торфяно-глеевыми почвами, от песчаных до среднесуглинистых, иногда оподзоленных.

На северо-западе Европейской части России достаточно обилен на вырубках (Гнатюк, Крышень, 2005; Кравченко, 2007), где авторы относят вид к группе «лесных растений, произрастающих на средних по степени богатства почвах со средним, слегка повышенным или недостаточным увлажнением, относительно светолюбивых». На северо-востоке России встречается в речных долинах и по берегам рек, на заболоченных лесным опушках и просеках, хорошо себя чувствует в нарушенных местообитаниях, в том числе гарях (Синельникова, Пахомов, 2015).



Рисунок 1.8 – Внешний вид *R. arcticus* в долгомошно-разнотравном ельнике (Кировская область, средняя тайга, Подосиновский район)

В условиях лесотундры и гипарктических тундр вид произрастает по заболоченным или сыроватым лесам и редколесьям, ерникам, прибрежным ивнякам, ольховникам, тундровым и горным луговинам, в сырых вторичных лугах, где является обычным, местами фоновым видом (Серебряков, 1952; Макаров, 2002; Куваев, 2006; Мартыненко, Груздев, 2008; Ребристая, 2013; Хитун, 2005; Синельникова, Пахомов, 2015; Кочергина, 2017; Нешатаев, 2017;

Лашинский, 2017; Синельникова, 2017). В лесотундре Ямало-Ненецкого автономного округа вид отмечен в составе разнотравных заболоченных лугов в комплексе с *Calamagrostis purpurea*, обычен на склоновых ивняках и в ерниках, лиственничниках, встречается на молодых песчано-гравийных отмелях, песчаных озах в долинах рек (Нешатаева и др., 2018). На северном пределе ценоареала вид в большей степени проявляет черты мезофитности, избегая избыточно болотистых участков. Это, вероятно, связано с климатическими условиями, наряду с бедностью почв минеральными веществами. 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 заболоченных долгомошно-сфагновых лесах, на опушках, зарастающих елово-мелколиственными лесами вырубках, граничащих с заболоченными лесами (Тарасова, 2007; Гудовских, Егорова, 2017; Егошина и др., 2017; Gudovskikh et al, 2018; Гудовских, Егорова, 2018; Гудовских, Егорова, 2019; Гудовских, 2020; Гудовских, Егорова, Егошина, 2020; Gudovskikh, Luginina, Egoshina, 2021).

1.5. Изученность *R. arcticus* в условиях культивирования

R. arcticus пользуется особым вниманием среди ягодных дикорастущих растений, что объясняется, прежде всего, приятным вкусом, сладким ароматом, ценными лекарственными свойствами. Растение используется в пищевой и косметической промышленности, а также в качестве кормового, технического, лекарственного и декоративного сырья.

Плоды *R. arcticus* содержат целый ряд ценных биологически активных веществ: сахара (фруктоза и глюкоза), ароматические вещества, органические кислоты (оксоглутаровая, пировиноградная, щавелевоуксусная, глиоксиловая и др.), дубильные и пектиновые вещества (0,4-0,6%), до 200 мг/100 г витамина С, эфирные масла и их производные, различные эфиры (диэтиловый, этилацетат, 2-метил-2-бутенилацетат, 3-метил-2-бутенилацетат и др.), альдегиды и кетоны, гетероциклические соединения (мезифуран и др.), антоцианы (цианидин, 3-глюкозид цианидина и др.), фитонциды (Hukkanen, 2008; Растительные ресурсы

СССР, 1987; Растительные ресурсы России, Кьосев, 2011). Плоды *R. arcticus* богаты полифенолами (эллагитанином), антоцианами, обладающими антиоксидантным действием (Макаров, 2019). Алкалоиды и сапонины не обнаружены (Макаров, 2002). Плоды обладают обезболивающим, гиполипидемическим, противорвотным, жаропонижающим и диуретическим действием (Растительные ресурсы СССР; 1987; Кьосев, 2001; Макаров, 2002; Лапинский, Горбачев, 2006; Синельникова, Пахомов, 2015). Они применяются при лечении респираторных инфекций, сердечно-сосудистых заболеваний, при анемии и подагре (Дикорастущие полезные растения России, 2001; Флора Сибири, 1988; Баранова, Пузырев, 2012; Мартыненко, Груздев, 2008; Егоров, 1954; Лапинский, 2006). В эксперименте водно-спиртовой экстракт плодов обладает радиопротективными свойствами (Лапинский, Горбачев, 2006). Плоды растения также применяются в ликероводочной и пищевой промышленности, в приготовлении различных национальных блюд (Рождественский, 1981; Синельникова, Пахомов, 2015). В пищу употребляются в свежем состоянии и в виде различных морсов, варенья, соков, компотов, джемов и т.д.

Надземная часть растения содержит флавоноиды, листья богаты витамином С и дубильными веществами. Листья растения обладают диуретическим, фитонцидным, жаропонижающим и противовоспалительным действием. Используются внутрь (в виде растворов и настоев), и наружно (в качестве ранозаживляющего средства), в свежем и сушеном виде.

Вид является прекрасным медоносом и перганосом (Растительные ресурсы СССР, 1987; Сосудистые растения советского Дальнего Востока, 1996; Дикорастущие полезные растения, 2001; Иллюстрированный определитель растений Пермского края, 2007).

Стоит отметить, что среди дикорастущих ягодных растений княженика арктическая является самым дорогостоящим растением среди экспортируемых (по данным Федеральной таможенной службы России) (Курлович, 2009).

В последнее время во многих странах, в том числе и в России,

естественные популяции вида в результате антропогенного влияния сократились. Как отмечают ученые из Эстонии и Финляндии, снижению распространения вида способствовало осушение типичных местообитаний *R. arcticus*, зарастание лесных опушек и лугов, снижение числа лесных пожаров, что привело к обильному зарастанию местообитаний вида злаковым разнотравьем и кустарниковой порослью (Saastamoinen , 1931; Tammissola, 1988; Тяк и др., 2018; Макаров и др., 2019).

Еще в XIX веке многие садоводы в России и за рубежом интересовались *R. arcticus*, указывая на исключительную пищевую ценность растения и необходимость его культивирования. Проведению исследований по интродукции вида также способствовал тот факт, что урожайность *R. arcticus* в естественных условиях довольно низкая.

В настоящее время культурные сорта *R. arcticus* создают на основе гибридов княженики арктической и княженикой звездчатой (*R. stellarcticus* G. Larsson). На их основе в Финляндии в 80 гг. были получены Aura и Astra. Позднее, в Швеции были созданы Beat, Anna, Linda и Sofia (Горбунов, 2005). Таким образом, самыми распространенными сортами сейчас являются: Sofia, Anna, Linda, Beata, Aura, Astra и Valentina (Тяк, Тяк, 2015). Первые эксперименты и изучение селекции сортовых видов *R. arcticus* начались в середине XX века учеными из Финляндии и Швеции (Kokko, 1998; Karp, 1998). Позже к селекционной работе с посадочным материалом присоединились исследователи Эстонского сельскохозяйственного университета в г. Тарту (Тяк и др., 2008; Тяк, Тяк, 2015).

В России еще в середине прошлого века ставились опыты по культивированию *R. arcticus*, которые свидетельствовали о возможности выращивания её в искусственных условиях (Макаров, 2019). В результате многочисленных исследований были выделены наиболее перспективные сорта – Elpree, Marika, Susanna, Muuruska, Alli. В настоящее время селекционной работой по культивированию вида занимаются исследователи из Центрально-Европейской лесной опытной станции (ЦЕЛОС) филиала ФБУ ВНИИЛМ в Костроме и в

Ботаническом саду Петрозаводского государственного университета в Карелии, впервые показавших возможность использования в регионе таких финских сортов как *Pima* и *Maspi* (Кирилкина, 2004, Кирилкина и др., 2005). Работа по интродукции *R. arcticus* также ведется в Беларуси (Институт леса НАН Беларуси в п. Самохваловичи) (Яцына, Концевая, 2004), и в Новосибирске (Центральный сибирский ботанический сад РАН) (Горбунов, 2005).

В ЦЕЛОС с 2005 года, а также в Кировской области в условиях южнотаёжной подзоны (в Оричевском районе) (рис. 1.9) исследуется возможность использования *R. arcticus* для биологической рекультивации выработанных торфяников на частично выработанных мезотрофных болотах (Гудовских и др., 2017; Gudovskikh et al, 2018).



А



В

Рисунок 1.9 – Культивируемые сорта *R. arcticus* (сорт «Anna» (А) и «Beata» (В) на выработанных торфяниках в Оричевском районе Кировской области

Княженика арктическая является весьма перспективной культурой для выращивания в условиях Волго-Вятского региона. Опыт культивирования княженики в условиях южно-таежной подзоны Кировской области позволил установить успешность её возделывания и высокую урожайность (Гудовских и др., 2017; Gudovskikh et al, 2018). Следует отметить, что в условиях исследуемого региона растения княженики на экспериментальном участке успешно произрастают и плодоносят, дают обильную вегетативную поросль, характеризуются высокой зимостойкостью, устойчивостью к кратковременным весенним и осенним подтоплениям. Урожайность вида на выработанных

мезотрофных болотах достаточно высока (для сорта «Беата» составила $3384 + 5,8$ кг/га, «София» – $4088 + 8,7$ кг/га, «Анна» – $1044 + 3,0$ кг/га (Гудовских и др., 2017).

Выводы по главе.

R. arcticus является редким и малоизученным видом в России, включена в списки редких и исчезающих видов ряда Красных книг субъектов РФ, внесена в Изумрудную книгу РФ (Изумрудная книга России, 2011-2013), в перечни видов списка IUCN (Red list of Threatened Species) (Least Concern ver. 3.1, 2019). Лекарственное значение вида обусловлено его ценными фитонцидными, жаропонижающими и противовоспалительными свойствами (Растительные ресурсы СССР, 1987; Кьосев, 2001; Макаров, 2002; Лапинский, Горбачев, 2006; Синельникова, Пахомов, 2015; Фруентов, 1974; Рождественский, 1981). Материалы эколого-фитоценологического и ресурсного обследования природных популяций *R. arcticus*, полученные в отдельных регионах России, фрагментарны (Антропова, 1990; Игошева, Шурова, 2003; Челпанова, Олешко, 2003; Рождественский, 1981; Синельникова, Пахомов, 2015; Сыжко, 2003). В связи с малопродуктивностью вида в природе и высокой востребованностью сырья, в настоящее время активно ведется разработка методов введения в культуру и культивирования сортов княженики (Gunny, Larsson, 1980; Karp et al., 1998; Finn et al., 2002; Константинов и др., 2012; Kostamo et al., 2013; Гудовских и др., 2017; Макаров и др., 2018; Тяк и др., 2018; Тяк, Алтухова, 2008; Тяк, Тяк, 2015; Макаров и др., 2019). Таким образом, исследования эколого-биологических закономерностей произрастания вида необходимы для объективной оценки ресурсного потенциала вида в естественной среде и разработки мер по его охране.

ГЛАВА 2 ОБЪЕКТ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

Объектами исследований являются 19 ценопопуляций (ЦП) *R. arcticus*, изученные в подзонах южной (ЮТ, Слободской, Кирово-Чепецкий районы Кировской области) и средней (СТ, Подосиновский район Кировской области) тайги в вегетационные сезоны 2016-2020 гг. (рис. 2.1, табл. 2.2).



Рисунок 2.1 – Карта-схема исследуемых ценопопуляций в подзонах средней и южной тайги Кировской области

Описание растительных сообществ и их характеристик проводилось на 19 временных площадках в вегетационные периоды 2016-2020 гг. Размер площадки 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 древостоя и подлеска, возраст древостоя); общее проективное покрытие ТКЯ (ОПП ТКЯ), МЛЯ, проективное покрытие *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/>). Названия мхов приведены в соответствии с «Кратким определителем мохообразных Подмосковья» (Игнатова и др., 2011).

Объем анализируемого эмпирического материала представлен в табл. 2.1.

Таблица 2.1 – Объем анализируемого эмпирического материала

Тип данных	Количество
Количество геоботанических описаний, шт	19
Число гербарных образцов, шт	215
Число учтенных НПП различных онтогенетических состояний, шт	~19093
Число измеренных НПП генеративного онтогенетического периода, шт	1340
Число промеров НПП генеративного онтогенетического периода, шт	18 морфометрических параметров*1340 растений генеративного онтогенетического периода~14707

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

Сообщества на начальных этапах восстановления (I этап) (давность нарушения менее 10 лет), характеризуются слабой дренированностью, относительно высоким уровнем увлажнения (являются сырыми), достаточно высокой (разнотравно-сабельниковый и щучково-разнотравный луга, вырубка щучково-разнотравно-сфагновая на месте елово-мелколиственного леса) (Б,С,Н)

(ЦП 5,10,17) и средней (вырубка щучково-разнотравная на месте елово-мелколиственного леса, щучково-сабельниковый и щучково-разнотравный луга) (СБ,С,Н) (ЦП 8,14,15) степенью почвенного богатства.

Сообщества на промежуточных этапах восстановления (II этап) (с давностью нарушения 10-50 лет) представлены осинником щучково-разнотравным (ЦП 3), произрастающим в сырых слабодренированных местообитаниях на достаточно богатых почвах (Б,С,ПР).

Сообщества на более поздних этапах восстановления (III этап) (давность нарушения 50-150 лет) произрастают в сырых местообитаниях на достаточно богатых почвах (Б,С,П) (ЦП 1,4,12,13,16) и в сырых (СБ,С,П) (ЦП 7), нормально дренированных (СБ,НД,П) (ЦП 2,6,11,18) и заболоченных местообитаниях – на среднебогатых (СБ,З,П) (ЦП 9,19).

Таблица 2.2 – Эколого-фитоценотическая характеристика местообитаний, в сложении которых участвует *R. arcticus* в пределах средней и южной подзон тайги

№ЦП	Координаты GPS в.д./с.ш.	Высота над уровнем моря (h), м.	Фитоценоз, подзональное положение	Формула древостоя	Сомкнутость крон древостоя	Возраст древостоя	ОПП ТКЯ, %	Доминирующие виды ТКЯ	ПП <i>R. arcticus</i> , %	ОПП МЛЯ, %	Сомкнутость подлеска
Группа местообитаний: достаточно богатые, сырые (слабодренированные) на начальных этапах восстановления (давность нарушения менее 10 лет)											
5.	N=58.66.843 E=49.73.164	120	Разнотравно-сабельниковый луг, ЮТ	-	-	-	98	<i>Comarum palustre</i> , <i>Calamagrostis epigejos</i> , <i>Geum rivale</i> , <i>Pyrola rotundifolia</i> , <i>Poa nemoralis</i>	2	1	0,2
10.	N=60.04.133 E=046.59.022	156	Вырубка щучково-разнотравно-сфагновая на месте елово-мелколиственного леса, СТ	-	-	-	60	<i>Deschampsia cespitosa</i> , <i>Epilobium angustifolium</i> , <i>Gymnocarpium dryopteris</i> , <i>Melampyrum sylvaticum</i>	15	60	0,2
17.	N=59.02.632 E=050.15.688	149	Щучково-разнотравный луг, ЮТ	-	-	-	90	<i>Juncus effusum</i> , <i>Comarum palustre</i> , <i>D. cespitosa</i>	3	1	0,7
Группа местообитаний: среднего богатства, сырые (слабодренированные) на начальных этапах восстановления (давность нарушения менее 10 лет)											
8.	N=60.17'4.47 E=47.7'49.94	166	Вырубка щучково-разнотравная на месте елово-мелколиственного леса, СТ	-	-	-	90	<i>D. cespitosa</i> , <i>E. angustifolium</i> , <i>Juncus bufonius</i> , <i>Stellaria nemorum</i>	10	-	0,7
14.	N= 58.30'4.04; E=50.50°49'49.91	121	Щучково-сабельниковый луг, ЮТ	-	-	-	85	<i>Festuca gigantea</i> , <i>D. cespitosa</i> , <i>E. angustifolium</i> , <i>C. palustre</i> , <i>Gymnocarpium dryopteris</i>	5	-	0,7
15.	N=58.29'59.66 ; E=50.49'42.95	122	Щучково-разнотравный луг, ЮТ	-	-	-	80	<i>E. angustifolium</i> , <i>Ranunculus acris</i> , <i>C. epigejos</i> , <i>D. cespitosa</i>	5	5	0,6
Группа местообитаний: достаточно богатые, сырые (слабодренированные) на промежуточных этапах восстановления (давность нарушения 10-50 лет)											
3	N=58.40'13.10 E=49.45'0.65	137	Осинник щучково-разнотравный, ЮТ	10Oc	0,4	20	95	<i>P. nemoralis</i> , <i>Comarum palustre</i> , <i>D. cespitosa</i> ,	5	-	0,3

								<i>Calamagrostis epigejos,</i> <i>Scutellaria baicalensis</i>			
Группа местообитаний: достаточно богатые, сырые (слабодренированные) на поздних этапах восстановления (давность нарушения 50-150 лет)											
1	N=58.40.56, E=49.38.26	137	Березняк щучково-разнотравно-сфагновый, ЮТ	7Б2С1Ос	0,6-0,7	50	60	<i>D. cespitosa, Athyrium filix-femina, Festuca rubra, Moehringia lateriflora, Carex nigra</i>	5	30	0,2
4	N=58.40.88, E=49.43.57	130	Березняк (с елью) щучково-разнотравный, ЮТ	6Б3Е1С	0,6-0,7	80	70	<i>C. palustre, C. epigejos, Geum rivale, P. rotundifolia, P. nemoralis</i>	1	5	0,5
16.	N=59.02.477 E=050.15.615	129	Березняк (с елью) щучково-разнотравный, ЮТ	7Б3Е+Ос +С	0,7-0,8	40+	60	<i>Maianthemum bifolium, G. dryopteris, Festuca gigantea</i>	10	40	0,5
13.	N=58.30.315 E=050.50.279	118	Березняк (с елью) таволжно-разнотравный, ЮТ	8Б2Е+С	0,5	90	90	<i>Filipendula ulmaria, Poa nemoralis, Vaccinium vitis-idaea</i>	2	10	0,6
12.	N=58.41'34.18 ; E=49.44'26.72 "	149	Березняк щучково-разнотравный, ЮТ	10Б+С+Е	0,5	50	85	<i>D. cespitosa, P. nemoralis, C. epigejos, V. myrtillus, R. saxatilis</i>	1	5	0,5
Группа местообитаний: среднего богатства, сырые (слабодренированные) на поздних этапах восстановления (давность нарушения 50-150 лет)											
7.	N=58.23.871 E=049.28.409	124	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
Группа местообитаний: среднего богатства, нормально дренированные на поздних этапах восстановления (давность нарушения 50-150 лет)											
2.	N=58.30.62 E=49.32.12	130	Березняк разнотравно-зеленомошный, ЮТ	8Б1Ос1Е	0,6	60	60	<i>Lathyrus vernus, Equisetum sylvaticum, Poa nemoralis, Luzula pilosa, Vaccinium vitis-idaea</i>	3	20	0,5
6.	N=58.66.896 E=49.73.094	134	Елово-мелколиственный лес черничный, ЮТ	4Е4Б2Ос	0,5	50	70	<i>Fragaria vesca, Vaccinium myrtillus, Rubus saxatilis, P. rotundifolia, V. vitis-idaea</i>	5	1	0,2
11.	N=58.66.7401 E=49.73.9800	148	Сосняк бруснично-зеленомошный, ЮТ	10С+Б	0,3	60	85	<i>V. vitis-idaea, F. vesca, P. nemoralis</i>	1	60	0,1

18.	N=58.43.813 E=050.15.685	129	Сосняк (с елью) чернично- зеленомошный, ЮТ	6С3Е1Б	0,6	100	70	<i>Rubus saxatilis</i> , <i>V. vitis-idaea</i> , <i>Fragaria vesca</i> , <i>V. myrtillus</i> , <i>Lycopodium annotinum</i>	5	20	0,5
Группа местообитаний: среднего богатства, заболоченные на поздних этапах восстановления (давность нарушения 50-150 лет)											
9.	N=60.24'59.29 ; E=47.32'26.77	173	Елово- мелколиственный лес болотнотравный, СТ	4Е6Б	0,5-0,6	90	80	<i>Menyanthes trifoliata</i> , <i>Eriophorum vaginatum</i> , <i>D. filix-mas</i> , <i>Lysimachia</i> <i>thyrsiflora</i> , <i>Calla</i> <i>palustris</i>	1	10	0,5
19.	N=58.15.035 E=049.34.377	149	Сосняк (с елью) болотнотравный, ЮТ	6С4Е+Б	0,5	150	70	<i>V. vitis-idaea</i> , <i>V.</i> <i>myrtillus</i> , <i>Geum rivale</i> , <i>Filipendula ulmaria</i> , <i>Oxalis acetosella</i>	1	30	0,7

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 точечных шкал Г. Элленберга (Ellenberg, 1974). Оценка экологических условий с помощью фитоиндикационных шкал является актуальным методом, используемым в настоящее время. В её основе лежит систематизация различных типов толерантности видов к режимам прямодействующих факторов (Цыганов, 1983). В амплитудных шкалах Д.Н. Цыганова (1983) использовали оценку значений экологического фактора по 10 шкалам: Тm – термоклиматической, Кn –континентальности климата, Om – омброклиматической аридности-гумидности, Cr – криоклиматической, Hd – увлажнения почвы, Tr – солевого режима почв, Nt – богатства почв азотом, Rc – кислотности почв, fH – переменности увлажнения, Lc – освещенности-затенения. По результатам оценки потенциальной экологической валентности (PEV) определено 5 фракций (СБ – стенобионты, ГСБ – гемистенобионты, МБ – мезобионты, ГЭБ – гемиэврибионты, ЭБ – эврибионты).

Для количественной оценки каждого фактора была рассчитана экологическая валентность (PEV) как мера приспособленности ЦП к изменению одного экологического фактора. Величина PEV равна доле диапазона ступеней вида от всей шкалы. PEV рассчитывали по формуле:

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

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 (I_t) или мера стено-эврибионтности как доля суммы PEV 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 ($K_{\text{ec. eff.}}$), 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 точечным шкалам: освещенность (Light), термоклиматический режим (Temperature), континентальность климата (Continentality), характеристики почвы: влажность (Moisture), богатство азотом (Nutrient), кислотность (Reaction).

Изучение антропо толерантности вида (чувствительности к антропогенным воздействиям) проводили с использованием показателей гемеробии, которые применяют для количественной оценки воздействия человека на экосистемы (Jalas, 1955; Jackowiak, 1993). Гемеробия – это отношение видов растений к суммарному антропогенному воздействию (Ишмуратова, Ишбирдин, Суюндуков, 2003; Ишмуратова, 2020). Оценка нарушенности сообществ с использованием комплекса видов растений, участвующих в сложении фитоценоза, основана на том, что растения чутко реагируют на антропогенную нагрузку изменением структуры потенциально естественной растительности (Ишбирдина, Ишбирдин, 1992). Для построения индивидуальных спектров толерантности в работе использовалась многоуровневая модифицированная система гемеробии Яласа (Frank, Klotz, 1990), согласно которой рассчитывали доли каждого уровня гемеробии: а – агемеробы (виды естественных сообществ, не выносящие антропогенного воздействия); о – олигогемеробы (виды сообществ, близких к естественным, переносящие нерегулярные слабые влияния); m – мезогемеробы (виды полусе естественных сообществ, устойчивые к спорадическим антропогенным влияниям); b – β -эугемеробы (виды сообществ, далеких от естественных, устойчивые к интенсивному использованию); с – α -эугемеробы (сорные виды

природных и антропогенных сообществ, переносящие сильные нарушения); *p* – полигемеробы (специализированные сорные интенсивные культуры); *t* – метагемеробы (виды полностью нарушенных экосистем, находящиеся на грани уничтожения).

Показатель апофитизма (Jaskowiak, 1993) рассчитывали по следующей формуле:

$$A_p = \frac{\sum bcpt}{\sum aombcpt} * 100\%, (3)$$

где *bcpt* – количество антропотолерантных видов (*bcpt*-гемеробов);

aombcpt – общее количество видов всех уровней гемеробии в ценопопуляции

Индекс гемеробиальности рассчитывали как отношение числа видов в сообществах с присутствием *b-c-p-t*-составляющих в спектре гемеробии к видам с *a-o-m*-составляющими:

$$A_p = \frac{\sum bcpt}{\sum aom} * 100\%, (4)$$

где *bcpt* – количество антропотолерантных видов (*bcpt*-гемеробов);

aombcpt – общее количество видов всех уровней гемеробии в ценопопуляции

О меньшей нарушенности и большей неустойчивости растительных сообществ к антропогенному влиянию свидетельствует увеличение доли участия антропофобных видов. Увеличение доли антропотолерантных видов в обобщенном спектре гемеробии указывает на устойчивость сообществ к антропогенному прессингу и их большей нарушенности (Ишмуратова и др., 2003).

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.

Для описания онтогенетической структуры ценопопуляций (ЦП) 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). В ходе изучения онтогенетической структуры выделяли следующие онтогенетические состояния НПП: проростки (р), ювенильные (j), имматурные (im), виргинильные (v), генеративные (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_s) (Глотов, 1998), которые определяли как пропорции молодых, зрелых и старых НПП по отношению к общей плотности ЦП, соответственно по следующим формулам.

$$I_v = j+im+v / j+im+v+g1+g2+g3+ss+s, (5)$$

$$I_g = g1+g2+g3 / j+im+v+g1+g2+g3+ss+s, (6)$$

$$I_s = ss+s / j+im+v+g1+g2+g3+ss+s, (7)$$

Для оценки эффективности самоподдержания ЦП использовали индексы восстановления (I_b) и замещения (I_3) (Жукова, 1987; Жукова, 1995; Животовский, Османова, 2019): если $I_b > 2$, то ценопопуляция самоподдерживается эффективно; при $1 < I_b < 2$ ценопопуляция самоподдерживается умеренно; при $I_b < 1$ ценопопуляция самоподдерживается слабо. Если $I_3 > 1$, то это означает, что на одно взрослое растение приходится более одного потомка.

$$I_b = j+im+v / g1+g2+g3, (8)$$

$$I_3 = j+im+v / g1+g2+g3+ss+s, (9)$$

Для расчета доли генеративных особей от общей суммы растений виргинильного и генеративного онтогенетического состояния использовали индекс популяционного (индивидуального) оптимума (I_o), предложенного Работновым (1950):

$$I_0 = g/(v+g), (10)$$

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

$$\Delta = \frac{\sum k_i * m_i}{N}, (11)$$

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):

$$\omega = \frac{\sum n_i * e_i}{\sum n_i}, (12)$$

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.

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 . Классификация по соотношению индексов «дельта» и «омега» приведена в табл. 2.3.

Таблица 2.3 – Границы типов популяций по Л.А. Животовскому (2001)

Тип ЦП	Границы типов ЦП по Л.А. Животовскому (2001)
Молодая	Δ от 0 до 0,35 ω от 0 до 0,6
Зреющая	Δ от 0 до 0,35 ω от 0,6 до 1
Переходная	Δ от 0,35 до 0,55 ω от 0 до 0,7
Зрелая	Δ от 0,35 до 0,55 ω от 0,7 до 1
Стареющая	Δ от 0,55 до 1 ω от 0,6 до 1
Старая	Δ от 0,55 до 1 ω от 0 до 0,6

Для оценки нагрузки ЦП на энергетические ресурсы среды по соотношению растений различных онтогенетических групп использована «эффективная экологическая плотность ценопопуляции» (Животовский, 2001), рассчитанная по следующей формуле:

$$M_e = M * \omega, (13)$$

где M_e – эффективная экологическая плотность ЦП, (ω , омега) – индекс эффективности ЦП, M – плотность ЦП

Для оценки демографических характеристик помимо плотности, 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_I – количество цветков на побеге (шт) (рис. 2.2).

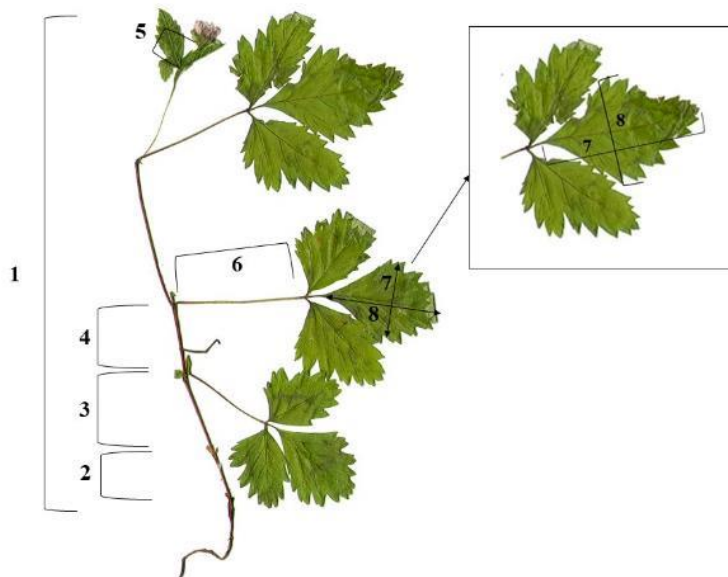


Рисунок 2.2 – Морфометрические параметры генеративного НПП *Rubus arcticus*

Условные обозначения: 1 – высота генеративного НПП (см); 2,3,4 – длины 1-10 междоузлий (см) и их количество (шт.); 5 – длина цветоножки (см); 6 – длина черешка листа третьего от основания НПП междоузлия (см); 7 – длина центральной доли листа третьего от основания НПП междоузлия (см); 8 – ширина центральной доли листа третьего от основания НПП междоузлия (см)

Для оценки разноразмерности морфологических параметров генеративных НПП рассчитывали общую изменчивость (CV) и фитоценотическую 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 фитоценотической пластичности и коэффициента асимметрии распределения параметров использовали формулы, предложенные Ю.А. Злобиным (1989):

$$I_p=(A-B)/A, (14)$$

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

$$K_A=\frac{X_i-Mo}{\sigma}, (15)$$

где X_i – среднее арифметическое, Mo – мода; σ – среднее квадратическое отклонение

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 соотносили согласно методике Ю.А. Злобина (1989) к трем классам виталитета (a – высокий, b – средний, c – низкий) в соответствии с величинами индикаторных параметров.

Границами деления служили числа в следующем интервале:

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

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

Согласно Е.Л. Любарскому и Полуяновой (1984) особи первого класса виталитета (а) составляют функциональную группу размножения, вторые (b) – основную, формирующую биомассу популяции, третьи (с) – группу резерва, обеспечивающую устойчивость популяции в фитоценозе.

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

$$Q=1/2(a+b) > c \text{ – процветающие ЦП, (17)}$$

$$Q=1/2(a+b) = c \text{ – равновесные ЦП, (18)}$$

$$Q=1/2(a+b) < c \text{ – депрессивные ЦП, (19)}$$

Для оценки степени процветания или депрессивности ценопопуляции рассчитывали индекс качества ЦП – I_Q (Ишбирдин и др., 2005). В связи с тем, что в ряде случаев при сравнении ЦП в отдельных из них доля особей класса «с» оказалось равна 0, использовали отношение (Верещак, Ишмуратова, 2009):

$$I_Q = (a+b)/2c+1, (20)$$

Процветающее состояние ЦП характеризуется значением, превышающим 1, депрессивное – ниже 1, а степень отклонения от них отображает степень процветания/депрессии. Единица соответствует равновесному состоянию.

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

$$IVC = \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N x_i / X_i, (21)$$

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

Следует отметить, что используемая в работе ординация на экоклинe относится к непрямоу градиентному анализу и является одним из важнейших методов интегральной оценки эколого-ценотических воздействий на особи растений и их популяции (Злобин и др., 1996). В основе подхода лежит положение о неспецифическом ответе растительных организмов на ухудшение условий роста.

При расчете индекса виталитета ЦП по размерному спектру НПП (IVC) исходят из того, что «максимальное развитие растение получает в наиболее благоприятных условиях и уменьшает свой габитус в условиях стресса, порождаемого любыми факторами или их сочетаниями» (Ишбирдин, Ишмуратова, 2004). Таким образом, наибольшее значение коэффициента соответствует наилучшим условиям произрастания, наименьшее – наихудшим. 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 зрелого генеративного НПП: 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_I – количество цветков (шт). Индекс размерной пластичности (ISP) рассчитывали как отношение максимального значения показателя IVC к его минимальному значению (Ишбирдина, 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^2m) соответственно на установленном градиенте IVC (Злобин, 1989). Морфологическая целостность растений (степень интегрированности морфологических параметров) оценивалась по усредненному коэффициенту детерминации (R^2): усредненного по всей матрице для ЦП (r^2m) и для каждого исследуемого признака (r^2ch) (Ростова, 2002; Ишбирдин).

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

$$I = \frac{B}{(n^2 - n)/2} * 100, \quad (24)$$

где В – 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 (F-критерий Фишера), 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*

Характеристики биотопа имеют важное значение в формировании растительных сообществ, зачастую, жизнеспособность ценопопуляции в большей степени зависит от внешних факторов среды, нежели от внутренних демографических (Lofgren et al., 2000; Reed et al., 2006; Ишмуратова, 2020).

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 березнякам болотнотравным, встречается на вырубках щучково-разнотравных и щучково-разнотравно-сфагновых на месте елово-мелколиственных лесов.

Мезорельеф исследуемых фитоценозов с участием вида представлен боровыми надпойменными террасами реки Вятка, низкими поймами ручьев и рек, заболоченными низинными участками рельефа. Почвы изученных территорий, преимущественно, дерново-подзолистые, болотно-подзолистые, аллювиально-болотные (зоторфованные), которые сформировались в ходе подзолообразования, дерновых и гидроморфных процессов. Повсеместно почвообразующими породами являются рыхлые осадочные четвертичные отложения различного генезиса (Леса Кировской области, 2008).

Ниже приведена краткая эколого-фитоценотическая характеристика исследуемых сообществ.

Сообщества, находящиеся на начальных этапах восстановительных сукцессий, где был встречен вид, как правило, характеризуются слабой дренированностью, относительно высоким уровнем увлажнения (являются

сырыми), достаточно высокой и средней степени почвенного богатства (рис. 3.1).



Рисунок 3.1 – Вырубка щучково-разнотравная на месте елово-мелколиственного леса, средняя тайга (ЦП 10)

В травянистом ярусе эвтрофных сообществ доминируют *Comarum palustre*, *Geum rivale*, *Calamagrostis epigejos*, *Pyrola rotundifolia*, *Poa nemoralis*, *Deschampsia cespitosa*, *Epilobium angustifolium*, *Melampyrum sylvaticum* и *Juncus effusus*. В мохово-лишайниковом покрове преобладают *Sphagnum squarrosum* и *Polytrichum juniperinum*. ОПП ТКЯ варьирует от 60 до 98%. В ярусе подлеска с сомкнутостью в диапазоне от 0,2 до 0,7 встречаются *Rubus idaeus*, *Salix caprea*, *Rosa majalis*, *Frangula alnus*, *Sorbus aucuparia*. Доля покрытия *R. arcticus* в ОПП ТКЯ в среднем составляет 2%. ПП МЛЯ в исследуемой группе местообитаний варьировало в диапазоне от 1 до 60%.

В мезотрофных сообществах, по сравнению с эвтрофными, в ОПП ТКЯ выше доля покрытия злаковых трав (10-15%): *Festuca gigantea*, *D. cespitosa*, *C. epigejos*; среди разнотравья отмечены *C. palustre*, *Stellaria nemorum*. ОПП ТКЯ варьирует от 80 до 85%. В подлеске с сомкнутостью 0,6-0,7 преобладают *S. aucuparia*, *Salix* spp. ПП *R. arcticus* в среднем для данной группы местообитаний составляет 4%. Мохово-лишайниковый ярус, сложен, преимущественно, *Pleurozium schreberi*, *Polytrichum commune* (ПП МЛЯ=5%).

Видовое разнообразие сообществ с давностью нарушения менее 10 лет в среднем представлено 28 видами и варьирует от 22 видов на щучково-сабельниковом лугу (среднебогатые) до 40 видов на разнотравно-сабельниковом лугу (достаточно богатые) (рис. 3.2).

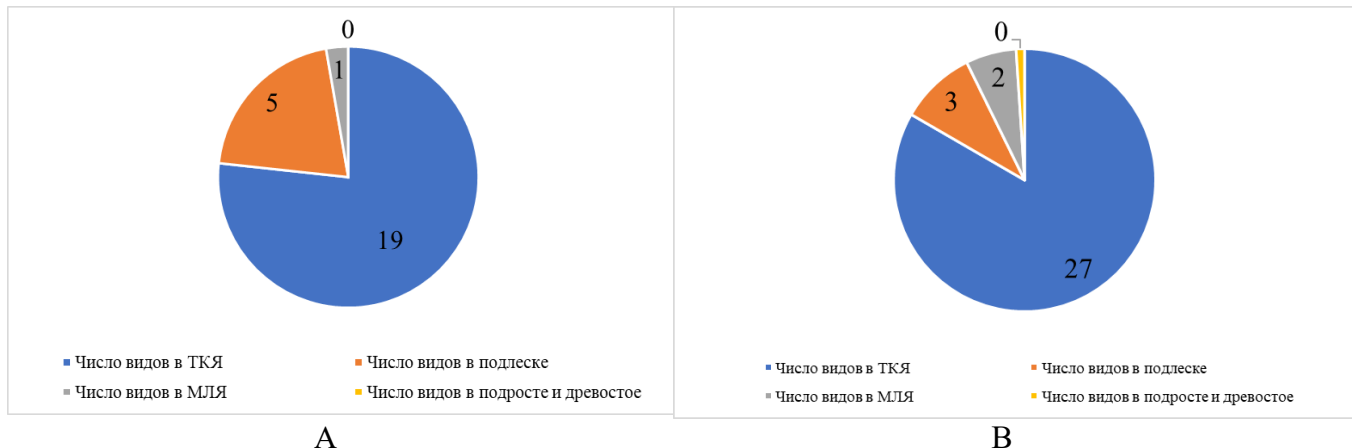


Рисунок 3.2 – Видовое разнообразие сообществ на среднебогатых (А) и богатых (В) почвах на начальных этапах восстановления после нарушений

Сообщества на промежуточных этапах восстановления представлены осинником щучково-разнотравным, произрастающим в достаточно богатых, сырых слабодренированных местообитаниях. Древесный ярус фитоценоза представлен *P. tremula* с сомкнутостью крон 0,4. В пологе подроста преобладает *B. pubescens*, в подлеске – *R. majalis*, *Salix cinerea*, *S. phylicifolia*, *F. alnus*, *R. idaeus*. Сомкнутость яруса подлеска невысокая – 0,3. Травяно-кустарничковый ярус фитоценоза (ОПП ТКЯ 95%) слагают *P. nemoralis*, *C. palustre*, *D. cespitosa*, *C. epigejos*, *Scutellaria baicalensis*, *G. rivale* и др. ПП *R. arcticus* в среднем составляет 5%. Мохово-лишайниковый ярус отсутствует. Видовое разнообразие сообществ представлено 33 видами (рис. 3.3).

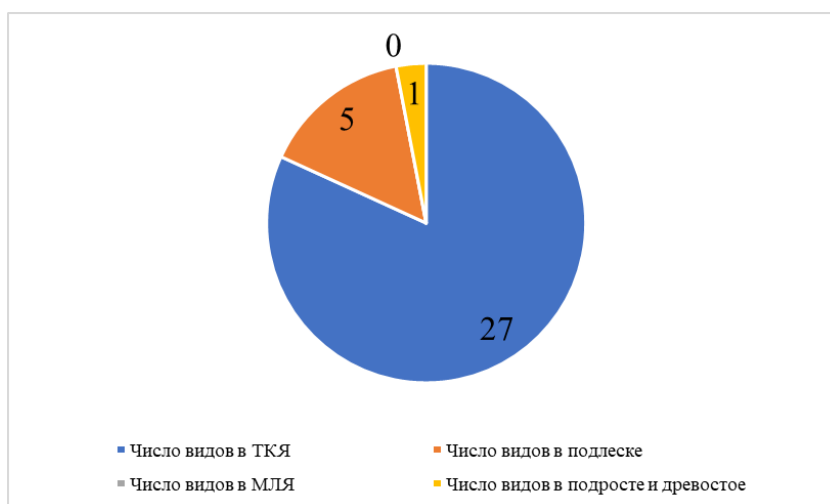


Рисунок 3.3 – Видовое разнообразие сообществ на богатых почвах на промежуточных этапах восстановления

Местообитания на поздних этапах восстановительных сукцессий.

Группа местообитаний эвтрофных и сырых представлена березняками (рис. 3.4,3.5), верхний ярус которых сформирован, преимущественно, *B. pubescens*, *P. abies*, *P. ×fennica*, *P. sylvestris* и *P. tremula*. В подлеске с сомкнутостью от 0,2 до 0,6 присутствуют *Ribes nigrum*, *S. aucuparia*, *Lonicera xylosteum*, *F. alnus*, *R. idaeus*, *Juniperus communis*, *Rosa acicularis*, *Viburnum opulus*, *S. cinerea*. Травяно-кустарничковый ярус (ОПП ТКЯ изменяется от 60 до 90%) слагают *D. cespitosa*, *Athyrium filix-femina*, *Festuca rubra*, *Moehringia lateriflora*, *Carex nigra*, *C. palustre*, *C. epigejos*, *G. rivale*, *P. rotundifolia*, *P. nemoralis*, *Maianthemum bifolium*, *Filipendula ulmaria*, *P. nemoralis*, *Vaccinium vitis-idaea* и др. Проективное покрытие *R. arcticus* в ТКЯ составляет 4%. Мохово-лишайниковый ярус (ПП МЛЯ варьировало от 5 до 40%) образуют *Sphagnum squarrosum*, *Mnium undulatum*, *P. schreberi* и др.



Рисунок 3.4 – Березняк шучково-разнотравно-сфагновый (ЦП 1)



Рисунок 3.5 – Березняк (с елью) шучково-разнотравный, южная тайга (ЦП 16)

В древесном ярусе сырых и мезотрофных местообитаний преобладает *B. pubescens* и *P. abies*, единично отмечены *P. sylvestris* и *P. tremula*. Сомкнутость крон древостоя – 0,5, яруса подлеска – 0,6. В ярусе подлеска отмечены *R. acicularis*, *S. cinerea*, *S. aucuparia*, *F. alnus*, *R. idaeus*. Травяно-кустарничковый ярус слагают *Vaccinium myrtillus*, *Viola palustris*, *Thelypteris palustris*, *G. dryopteris*, *Rubus saxatilis*. ОПП ТКЯ составляет 50%. ПП *R. arcticus* в среднем для данной группы местообитаний составляет 5%. ПП МЛЯ составляет 20%. В МЛЯ преобладают *P. schreberi* и *P. commune*.

Группа нормально дренированных местообитаний представлена сосняками, березняком (с елью) и елово-мелколиственным лесом. В составе древесного яруса и подроста исследуемых фитоценозов участвуют *B. pubescens*, *Betula pendula*, *P. abies*, *P. ×fennica*, *P. sylvestris* и *P. tremula*. Сомкнутость крон древостоя варьирует в диапазоне от 0,3 до 0,6, подлеска – от 0,1 до 0,5. Подлесок представлен *Chamaecytisus ruthenicus*, *Daphne mezereum*, *F. alnus*, *J. communis*, *L. xylosteum*, *Ribes nigrum*, *Rosa canina*, *R. majalis*, *R. idaeus*, *S. caprea*, *S. triandra*, *V. opulus*. ТКЯ представлен *Lathyrus vernus*, *Equisetum sylvaticum*, *P. nemoralis*, *Luzula pilosa*, *V. vitis-idaea*, *V. myrtillus*, *Fragaria vesca*, *R. saxatilis*, *P. rotundifolia*, *Lycopodium annotinum* и др. ОПП ТКЯ изменяется от 60 до 85%. Проективное покрытие *R. arcticus* в ТКЯ в среднем составляет 4%. Видовое разнообразие МЛЯ представлено *P. schreberi*, *M. undulatum*, *Polytrichum juniperinum*, *P. commune* и *Hylocomium splendens*. ПП МЛЯ в исследуемых сообществах почти сплошное, за исключением ельника черничного, где куртины *P. schreberi* и *P. juniperinum* отмечены на прикорневых возвышениях деревьев. ПП МЛЯ в исследуемой группе местообитаний варьировало в диапазоне от 1 до 60%.

В сообществах с застойным увлажнением (рис. 3.6) древесный ярус образуют *B. pubescens*, *P. abies* и *P. sylvestris*. Сомкнутость крон средняя (0,5-0,6). В подлеске с сомкнутостью 0,5-0,7 отмечены *S. aucuparia*, *J. communis*, *S. cinerea*, *Alnus incana*, *F. alnus*, *R. acicularis*. Видовой состав ТКЯ представлен *Menyanthes trifoliata*, *Eriophorum vaginatum*, *Dryopteris filix-mas*, *Lysimachia*

thyrsiflora, *Calla palustris*, *V. vitis-idaea*, *V. myrtillus*, *G. rivale*, *F. ulmaria*, *Oxalis acetosella* и др. ОПП ТКЯ изменяется в узком диапазоне от 70 до 80%. Проективное покрытие *R. arcticus* в среднем составляет 1%. МЛЯ образуют *M. undulatum*, *S. squarrosus*, *Sphagnum girgensohnii*, *P. schreberi*, *Rhodobryum roseum*, *P. commune*.



Рисунок 3.6 – Елово-мелколиственный лес, средняя тайга (ЦП 9)

Видовое разнообразие сообществ на поздних этапах нарушения в среднем представлено 35 видами и варьирует от 22 видов до 46 видов в березняках щучково-разнотравных (среднебогатые сообщества) (рис. 3.7-3.8). ПП МЛЯ в исследуемой группе местообитаний варьировало в узком диапазоне от 10 до 30%.

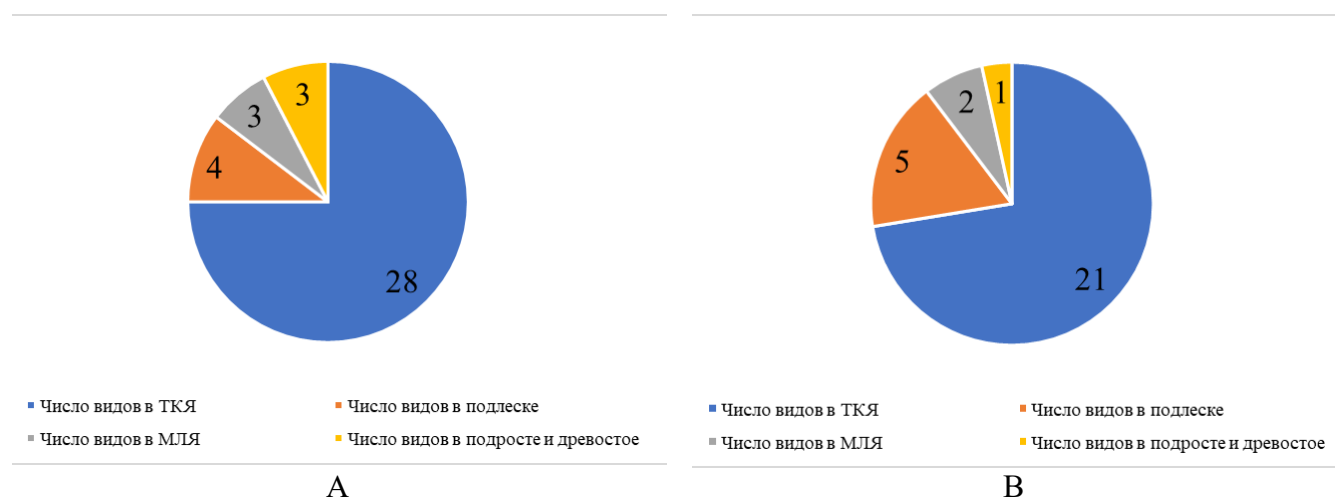


Рисунок 3.7 – Видовое разнообразие сообществ на богатых (А) и среднебогатых (В) почвах в сырых местообитаниях на поздних этапах восстановления

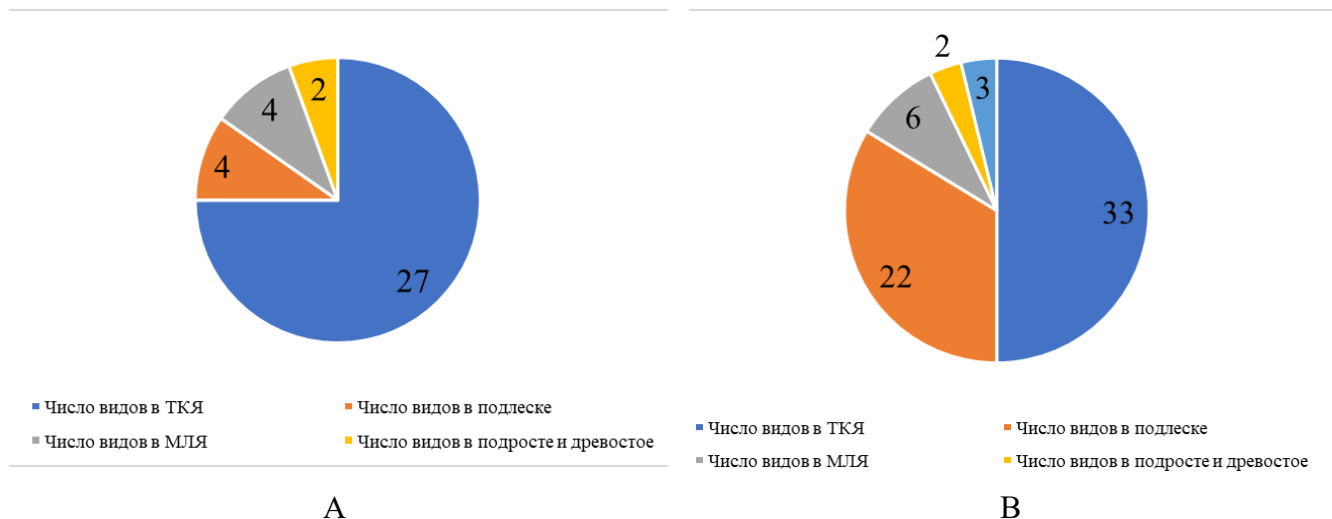


Рисунок 3.8 – Видовое разнообразие сообществ на среднебогатых почвах в заболоченных (А) и нормально дренируемых местообитаниях (В) на поздних этапах восстановления

В среднем среди исследуемых групп местообитаний сомкнутость крон древостоя варьировала от разомкнутого яруса (в сообществах на начальных этапах восстановительных сукцессий) до 0,65 (в богатых и сырых сообществах на поздних этапах восстановительных сукцессий). Минимальные значения сомкнутости яруса подлеска отмечены в среднебогатых и нормально дренированных местообитаниях с давностью нарушения 50-150 лет (0,1), максимальные – в богатых и среднебогатых сырых сообществах на начальных этапах восстановительных сукцессий и в среднебогатых заболоченных – на поздних (0,7) (рис. 3.9).

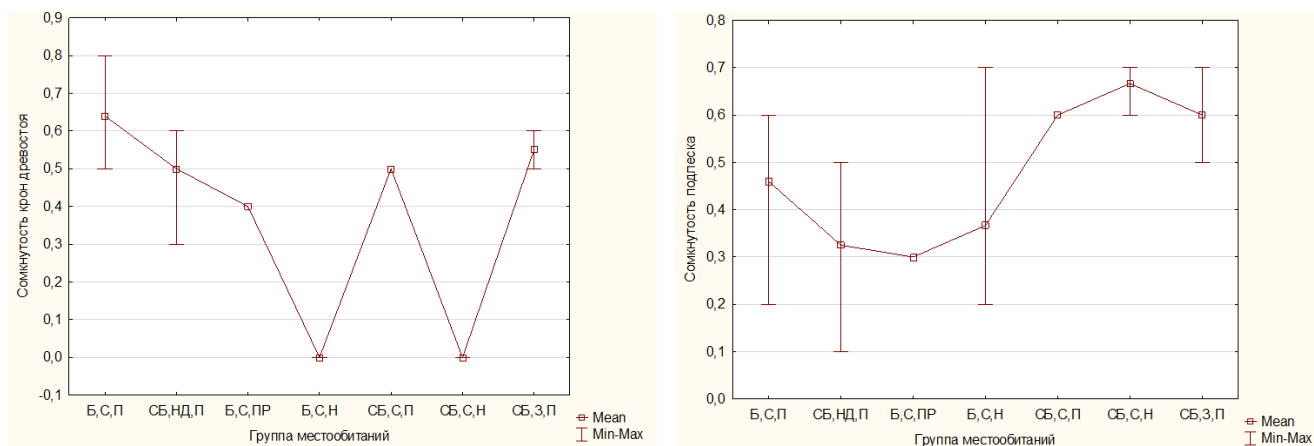


Рисунок 3.9 – Сомкнутость крон древостоя и подлеска (средние – mean), (минимальные – min) и (максимальные значения – max) в исследуемых группах местообитаний

Условные обозначения: Б,С,Н – достаточно богатые, сырые, на начальных этапах восстановления; СБ,С,Н – среднебогатые, сырые, на начальных этапах восстановления; Б,С,ПР – богатые, сырые, на промежуточных этапах восстановления; Б,С,П – богатые, сырые, на поздних этапах восстановления; СБ,С,П – среднебогатые, сырые, на поздних этапах восстановления; СБ,НД,П – среднебогатые, нормально дренированные, на поздних этапах восстановления; СБ,З,П – среднебогатые, заболоченные, на поздних этапах восстановления

Следует отметить, что высота подлеска изменялась от 1 (в сырых местообитаниях на среднебогатых почвах на начальных этапах восстановления) до 4 м (в сырых местообитаниях на богатых почвах на начальных этапах восстановления и в сырых местообитаниях на богатых почвах на поздних этапах восстановления) (рис. 3.10). В среднем данный параметр достигал наибольших значений в сырых местообитаниях на богатых почвах начальных этапов восстановления после нарушений (2,5 м).

На высотном градиенте вид произрастает в диапазоне высот от 118 до 173 м над уровнем моря. Установлена отрицательная взаимосвязь между ПП *R. arcticus* и высотой над уровнем моря ($y = -0,07 * x + 13,30$; $r = -0,48$; $p = 0,0357$; $r^2 = 0,23$). (рис. 3.11): с увеличением высоты ПП вида значительно снижается.

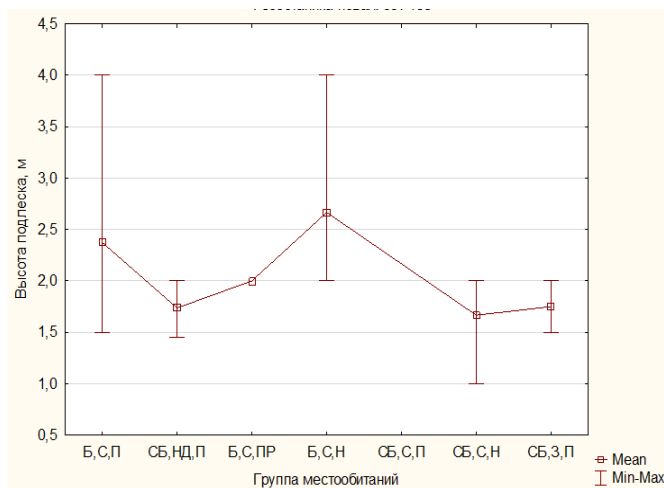


Рисунок 3.10 – Высота подлеска средние – mean), (минимальные – min) и (максимальные значения – max) в исследуемых группах местообитаний

Условные обозначения: Б,С,Н – богатые, сырые, на начальных этапах восстановления; СБ,С,Н – среднебогатые, сырые, на начальных этапах восстановления; Б,С,ПР – богатые, сырые, на промежуточных этапах восстановления; Б,С,П – богатые, сырые, на поздних этапах восстановления; СБ,С,П – среднебогатые, сырые, на поздних этапах восстановления; СБ,НД,П – среднебогатые, нормально дренированные, на поздних этапах восстановления; СБ,З,П – среднебогатые, заболоченные, на поздних этапах восстановления

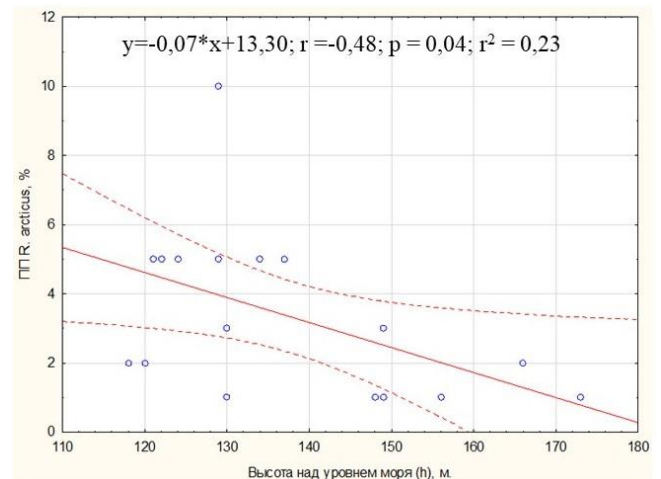


Рисунок 3.11 – Взаимосвязь между ПП *R. arcticus* и высотой над уровнем моря в исследуемых фитоценозах южной и средней подзоны тайги

В целом, следует отметить высокую роль мохового покрова в напочвенном покрытии изученных сообществ: в среднем ПП МЛЯ достигало 20% в сырых и заболоченных среднебогатых местообитаниях, а также в богатых и сырых – на

начальных этапах восстановления после нарушений (по 20%), минимальными значениями характеризовались сырые местообитания на среднебогатых почвах на начальных этапах восстановления после нарушений (2%).

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

Для объективной оценки жизнеспособности вида в условиях, приближенных к критическим, важным является определение лимитирующих факторов, ограничивающих распространение вида. Одним из эффективных способов определения лимитирующего характера факторов является оценка экологических валентностей вида по отношению к комплексу климатических и экотопических факторов (Суюндуков и др., 2009; Жукова и др., 2010): низкие показатели экологических валентностей свидетельствуют о слабых механизмах и резервах устойчивости вида по отношению к ним, высокие – о широком адаптивном потенциале вида. Одними из распространенных используемых методов определения качественных и количественных характеристик вида в ряду различных синтаксономических единиц являются особенности изменчивости экологических характеристик местообитаний и фитоиндикация, позволяющие определить как отдельные (экологические особенности местообитаний), так и интегральные значения факторов (выраженных в балловых оценках фитоиндикационных шкал) и сравнить растительные сообщества между собой (Созинов, 2018).

Исследованные ЦП *R. arcticus* отмечены в интервале между бореальными (6,89) и суббореальными/неморальными (7,74) термоклиматическими показателями (табл. 3.1, 3.2, рис. 3.13), что соответствует исследуемому участку ареала вида. По шкале континентальности климата (Кп), исследуемые местообитания вида находятся в субматериковой и материковой климатической зоне (8,40-8,87). По омброклиматической (Om) шкале, показывающей соотношение осадков и испарения, ЦП разместились в интервале между условиями субгумидного и субаридного климата (8,05–8,87). По

криоклиматической шкале (Cr) вид встречается в условиях умеренных и довольно суровых зим (6,43-7,39).

Таблица 3.1 – Балловые диапазоны местообитаний, занимаемых *R. arcticus* по экологическим шкалам Д.Н. Цыганова (1983) в средне- и южнотаёжной подзонах Кировской области

Экологическая шкала		Экологическая позиция вида по шкале фактора	Диапазон баллов по шкалам в изученных ЦП	Размер диапазона местообитаний изученных ЦП
Климатические шкалы	Tm	2-8	6,89-7,74	0,85
	Kn	5-15	8,40-8,87	0,47
	Om	7-10	8,05-8,87	0,82
	Cr	1-9	6,43-7,39	0,96
Почвенные шкалы	Hd	11-19	12,85-14,59	1,74
	Tr	1-8	5,02-5,98	0,96
	Nt	-	4,18-5,32	1,14
	Rc	-	5,33-6,66	1,33
	fH	3-5	3,77-5,54	1,77
Шкала освещенности-затенения	Lc	1-6	3,81-4,78	0,97

По шкале увлажнения почв (Hd) изученные ЦП находились в условиях увлажнения от влажно-лесолугового до сыро-лесолугового (12,85-14,59). По фактору солевого режима почв (Tr) диапазон значений шкалы определен в пределах от 5,02 до 5,98 баллов (соответствует бедным и небогатым почвам). По шкале богатства почв азотом (Nt) вид произрастает в условиях от очень бедных азотом (балл 4,18) до бедных азотом почв (балл 5,32), по шкале Rc (кислотности почв) характерен диапазон значений от кислых до слабокислых почв (5,33-6,66).

Следует отметить, что по шкале переменности увлажнения почв (fH) диапазон экологических условий в изученных ЦП шире и выходит за потенциально возможные границы (варьирует от относительно устойчивого до слабого переменного увлажнения (3,77-5,54)). По остальным почвенным шкалам амплитуда экологического пространства исследованных ЦП *R. arcticus* не выходит за пределы диапазонов экологического ареала.

Таблица 3.2 – Характеристика *R. arcticus* по шкалам Д.Н. Цыганова (1983) в средне- и южнотаёжной подзонах Кировской области

Экологические шкалы		REV	Фракция	REV	К _{ес.эфф} %	It	Фракция	It _{общий}	Фракция
Климатические шкалы	Tm	0,41	ГСВ	0,50	121	0,50	МВ	0,57	МВ
	Kn	0,73	ЭВ	0,72	98				
	Om	0,27	СВ	0,40	151				
	Cr	0,60	ГЭВ	0,56	93				
Почвенные шкалы	Hd	0,39	ГСВ	0,36	92	0,54	МВ		
	Tr	0,42	ГСВ	0,38	90				
	Nt	-	-	0,53	-				
	Rc	-	-	0,62	-				
	fH	0,27	СВ	0,40	147				
Шкала освещенности-затенения	Lc	0,67	ЭВ	0,63	95	0,67	ЭВ		

В обобщенном спектре почвенных шкал вид выступает как мезобионт ($It=0,54$), и, следовательно, имеет средние диапазоны адаптации к почвенным факторам. Коэффициент экологической эффективности (К_{ес.эфф.}) изученных ЦП колеблется от 90 до 147%, что говорит о том, вид относительно оптимально реализует свои потенции по отношению к почвенным факторам среды. Наибольший коэффициент экологической эффективности установлен по шкале переменности увлажнения почв (147%), минимальный – по шкале солевого режима почв (90%). Следует отметить, что по шкале переменности 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 шкале освещенности-затенения ($REV=0,67$) вид эвривалентен, то есть максимально реализует свои экологические позиции, что позволяет ему в достаточной мере осваивать новую для него среду обитания.

В целом, *R. arcticus* в исследуемых ЦП по отношению ко всем рассматриваемым факторам в пределах южной и среднетаёжной подзон максимально реализует свои потенции омброклиматической и шкале переменности почвенного увлажнения (151 и 147% соответственно).

Наибольшие показатели реализованной экологической валентности (REV) в спектре климатических шкал отмечены для фактора континентальности климата ($REV=0,72$), в спектре почвенных – для кислотности почв ($REV=0,62$). Минимальный показатель реализованной позиции вида выявлен для омброклиматической шкалы ($REV=0,40$) и шкалы почвенного увлажнения ($REV=0,36$).

Следовательно, что по отношению к факторам шкалы увлажнения ($REV=0,36$) и солевого режима почв ($REV=0,38$) вид можно охарактеризовать как гемистеновалентный: с достаточно узкими диапазонами адаптации к изменениям данных факторов, то есть они являются лимитирующими для вида в исследуемом районе.

По отношению ко всем факторам экологических шкал Цыганова вид относится к мезобионтам ($It_{общий}=0,57$) и характеризуется средним уровнем освоения экологического пространства в пределах исследуемого фрагмента ценоареала в средне- и южно-таёжной подзонах. Следует отметить, что сравнительный анализ толерантности вида по отношению к комплексу рассматриваемых факторов шкал в условиях южно-таёжной и среднетаёжных подзон не выявил значимых отличий ($It=0,57-0,55$, соответственно).

Корреляционный анализ между демографическими параметрами вида и балловыми оценками по диапазонным шкалам Цыганова указал на отсутствие достоверных взаимосвязей в исследуемых ЦП (табл. 3.3).

Таблица 3.3 – Взаимосвязи демографических показателей *R. arcticus* от баллов по шкалам Д.Н. Цыганова (1983)

Параметры	Tm	Kn	Om	Cr	Hd	Tr	Nt	Rc	Lc	fH
Плотность генеративных НПП	-0,26	0,34	-0,17	0,00	0,17	-0,16	-0,07	-0,10	-0,02	-0,27
Плотность вегетативных НПП	-0,14	0,38	-0,28	0,05	0,11	-0,02	-0,04	0,03	-0,13	-0,19
Общая плотность НПП	-0,19	0,37	-0,24	0,03	0,14	-0,06	-0,06	-0,01	-0,10	-0,23
КВС	0,25	-0,07	-0,32	0,49	-0,21	0,14	-0,29	-0,19	-0,41	0,05
КГ	-0,17	-0,06	0,00	0,04	0,00	-0,25	-0,01	-0,28	0,17	0,00

Для оценки участия различных фракций и групп толерантности в сложении фитоценозов с участием *R. arcticus* выполнен анализ и представлены графики по фракциям валентности и диаграммы по группам толерантности по климатическим и почвенным факторам в таёжных условиях в пределах рассматриваемого фрагмента ценоареала вида.

По отношению к факторам Kn, Cr, Lc преобладающей фракцией является группа эврибионтов (84;50;71% соответственно). Мезобионты преобладают в строении сообществ по отношению к факторам Tm и Om (45,38;32,46% соответственно), высокая доля участия стенобионтов наблюдается лишь по отношению к омброклиматическим климатическим факторам (25%), участие стенобионтной фракции по отношению к остальным факторам весьма низкая (менее 5%). Гемистенобионты отмечены во всех сообществах, кроме фракции континентальности климата (их доля не превышает 13%). Гемизэврибионтные виды занимают одну из ведущих позиций по термоклиматическому фактору (29%), по факторам шкалы Lc они отсутствуют.

В обобщенном спектре видов по группам толерантности по отношению к климатическим факторам (рис. 3.14А) доминирует группа гемизэври- и эврибионтов (по 32 % соответственно), чуть меньшую долю составляют мезобионты (28%), на гемистено- и стенобионтов приходится менее 10% от общего количества видов.

Среди климатических факторов в исследуемых ЦП *R. arcticus* лимитирующими являются омброклиматические, так как в сложении фитоценозов

преобладают виды, являющиеся стенобионтными по отношению к данному фактору.

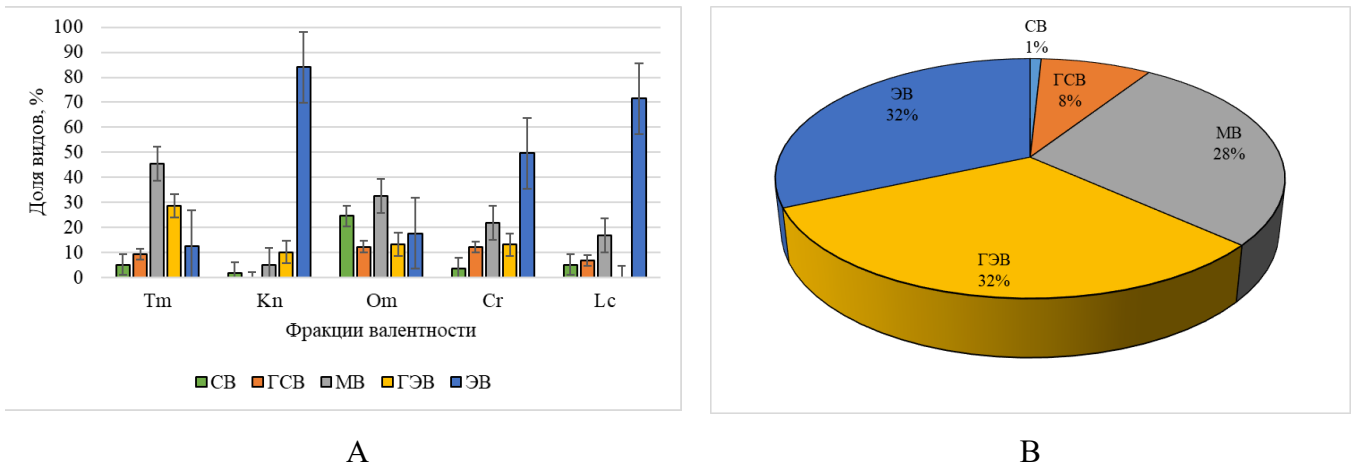
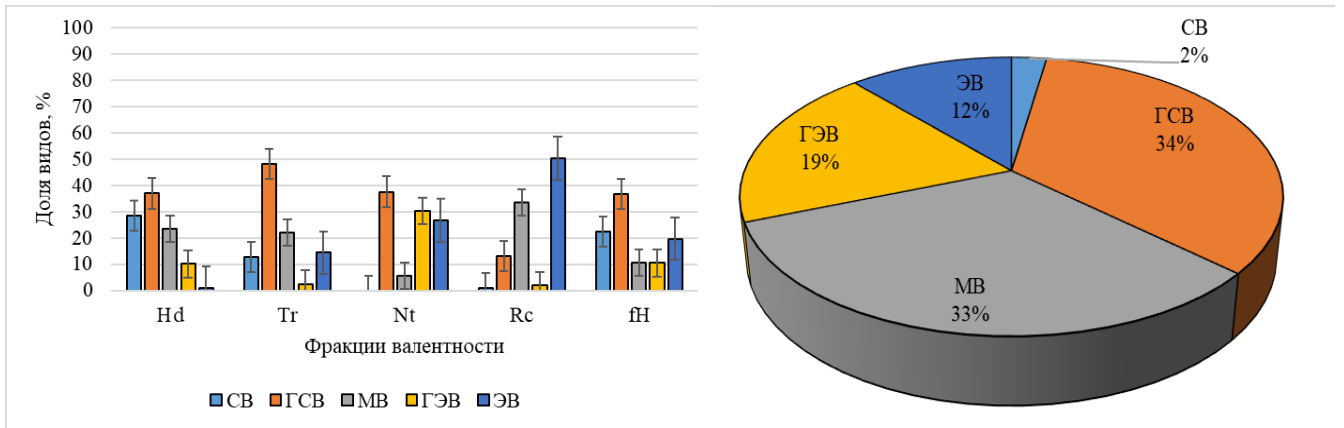


Рисунок 3.14 – Распределение видов, участвующих в сложении травяно-кустарничкового яруса с *R. arcticus* в таёжных условиях по фракциям валентности (А) и группам толерантности (Б) по отношению к климатическим факторам

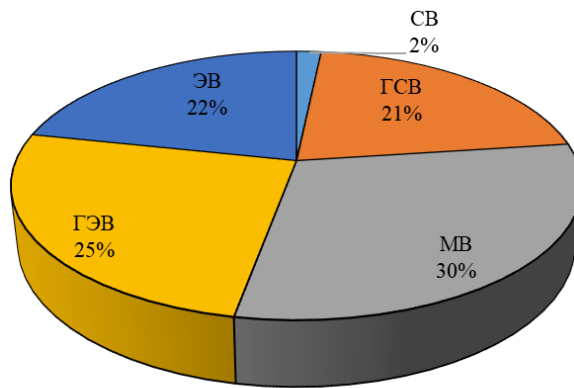
По отношению к факторам почвенных шкал Hd, Tr, Nt и fH доминирует фракция гемистенобионтов (36,97;48,31;37,61% соответственно), по шкале кислотности почв наблюдается преобладание эврибионтной группы видов (50,47%) (рисунок 3.14В). Наибольшая доля участия стенобионтов выявлена по отношению к факторам Hd и fH (28,57;22,37%). По шкале Nt данная фракция не представлена. Наибольший процент мезобионтов отмечен по шкале Rc (33,64%), наименьший – по шкале Nt (5,50%). Для остальных шкал доля участия данной группы не превышает 24%. Гемизэврибионты являются одними из доминантов по отношению к фактору обеспеченности почв азотом (30,28%) (рис. 3.14А).

В обобщенном спектре толерантности ЦП вида по почвенным факторам (рис. 3.14В) выявлено, что преобладает группа гемистено- (34%) и мезобионтных (33%) видов, гемизэврибионты составляют 19%, эврибионты – 0,19%, наименьшее количество видов приходится на стенобионтную группу (2%).



A

B



C

Рисунок 3.15 – Распределение видов, участвующих в сложении травяно-кустарничкового яруса с *R. arcticus* в таёжных условиях, по фракциям валентности (А) и группам толерантности (В,С) по отношению к почвенным факторам

Таким образом, среди эдафических факторов в исследуемых фитоценозах ограничивающими произрастание вида являются увлажнение и солевой режим почв.

Если объединить климатические, почвенные шкалы и шкалу освещенности/затенения, то по общему индексу толерантности доминирует мезобионтная группа (30%), второе место занимает гемизэврибионтная (25%), далее – эврибионтная (22%), гемистенобионтная (21%) и стеновалентная (2%) группы (рис. 3.15С).

3.1.2. Характеристика местообитаний ценопопуляций *R. arcticus* на основе эколого-фитоценологических шкал Г. Элленберга (1974)

Оценка экологической приуроченности *R. arcticus* с использованием оптимумных экологических шкал Г. Элленберга (Ellenberg, 1974) показала следующее. Выявлено, что оптимальными для произрастания вида в средне- и южнотаёжной подзонах являются условия от тенистых до хорошо освещенных (6 степень по шкале Элленберга) (рис. 3.16). По термоклиматической шкале вид в исследованных популяциях произрастает в условиях от прохладного до умеренного климата (5 степень по шкале фактора). Континентальность климата варьирует от слабо субокеанического до слабо субконтинентального (5 степень по шкале фактора фактора).

В условиях средней и южной тайги в пределах изученного фрагмента ценоареала *R. arcticus* является индикатором свежих и влажных местообитаний (6 степень шкалы фактора). Вид предпочитает почвы от умеренно-кислых до нейтральных (5 степень), от бедных до умеренно обеспеченных азотом и другими питательными веществами (4 степень).

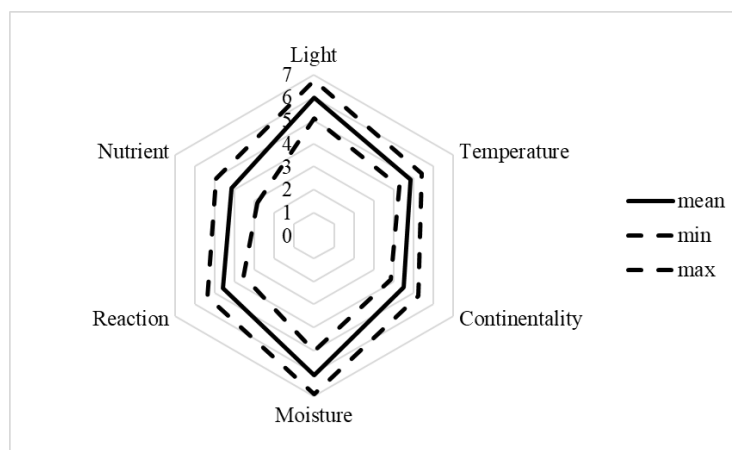


Рисунок 3.16 – Экологические параметры местообитаний *R. arcticus* по оптимумным шкалам Элленберга в исследуемых фитоценозах средней и южной тайги

Сравнительный анализ экологических предпочтений вида по шкалам Г. Элленберга показал несущественность различий по отношению к совокупности рассматриваемых факторов в условиях южной и средней подзон тайги (табл. 3.4). На градиентах климатических и почвенных факторов наблюдаются

незначительные колебания демографических параметров вида, за исключением шкалы термоклиматического режима (Temperature).

Таблица 3.4 – Взаимосвязи демографических показателей *R. arcticus* от баллов по шкалам Г. Элленберга (1974)

Параметры	Light	Temperature	Continentality	Moisture	Reaction	Nutrient
Плотность генеративных НПП	0,36	-0,18	0,42	0,29	0,03	0,11
Плотность вегетативных НПП	0,29	0,04	0,38	0,33	0,22	0,20
Общая плотность НПП	0,31	-0,02	0,41	0,32	0,17	0,16
КВС	0,45	0,01	0,10	-0,26	-0,01	-0,12
КГ	0,25	-0,46*	0,05	-0,15	-0,43	-0,10

Примечание: * Значимые корреляции при $p < 0,05$

Выявлено, что при увеличении среднего балла по шкале термоклиматического режима для каждой ЦП (в диапазоне от 4 до 5 ступени: от прохладного до умеренного климата), значимо снижается доля генеративных растений (КГ) ($r = -0,46$; $y = -10,01 \cdot x + 75,32$; $p = 0,05$; $r^2 = 0,21$) (рис. 3.17).

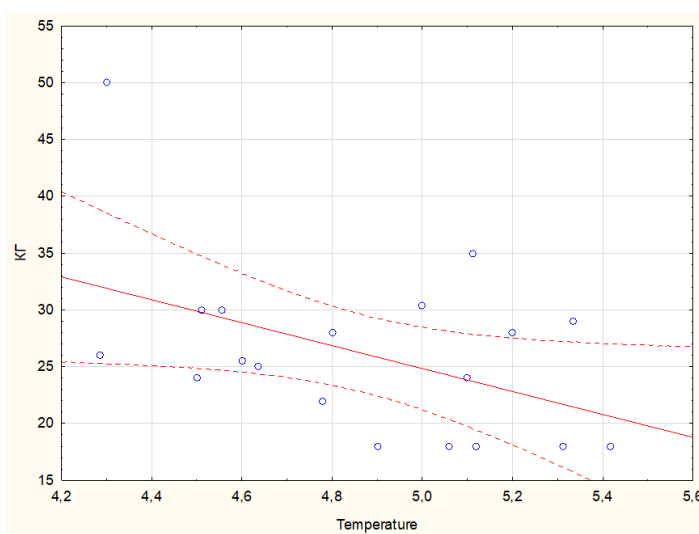


Рисунок 3.17 – Зависимость демографических показателей *R. arcticus* от балла по шкале термоклиматического режима

Таким образом, экологическая оценка условий местообитания по Г. Элленбергу может использоваться для общей характеристики экологических предпочтений вида, однако в большей степени она применима к видам с более широким диапазоном экологических условий местообитания.

3.2. Оценка толерантности *R. arcticus* к антропогенным воздействиям в условиях таежных экосистем

Исследование гемеробности сообществ с участием *R. arcticus* показало, что в составе исследованных фитоценозов преобладают мезогемеробные виды (*Asarum europaeum*, *Galium palustre*, *E. angustifolium*) (41%), несколько ниже участие олигогемеробов (*O. acetosella*, *R. saxatilis*, *M. sylvaticum*, *Ranunculus repens*) (38%) и β -эугемеробов (*Lycopus europaeus*, *P. rotundifolia*) (18%). Для α -эугемеробных видов (*Lysimachia thyrsoflora*, *Festuca gigantea*) доля участия в спектре не превышает 2%. Менее 1% в спектре занимают агемеробные (*Orthilia secunda*) и полигемеробные (*Solanum dulcamara*) виды. Метагемеробных видов не выявлено.

В обобщенном спектре гемеробии наблюдается преобладание o-m-b-отрезка. Это свидетельствует о том, что в сложении растительных сообществ с *R. arcticus* участвуют преимущественно виды, от выносящих очень незначительное антропогенное влияние до устойчивых к незначительным спорадическим антропогенным воздействиям. В растительных сообществах в пределах рассматриваемых подзон значимых различий между долями участия видов различных уровней гемеробии не установлено (рис. 3,18; Приложение 2).

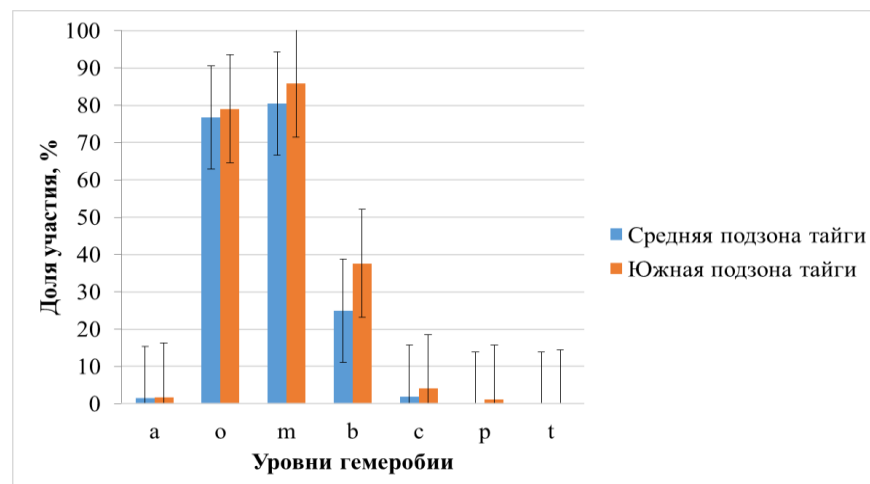


Рисунок 3.18 – Обобщенный спектр гемеробии сообществ с участием *R. arcticus* в исследуемых фитоценозах южной и средней подзон тайги

Спектры гемеробии исследуемых сообществ по группам местообитаний представлены почти всеми уровнями гемеробии, за исключением видов,

полностью деградировавших экосистем и искусственных сообществ (t-метатегмеробов) (рис. 3.19-3.24). Агемеробные виды представлены единично, их доля в спектрах гемеробии по группам местообитаний не превышает 2%, отмечены в сообществах на поздних этапах восстановления в заболоченных и нормально дренируемых местообитаниях на среднебогатых почвах. Доля участия не превышает 1% для полигемеробов в сообществах на начальных этапах восстановления в сырых местообитаниях на среднебогатых почвах, а также в заболоченных местообитаниях на среднебогатых почвах на поздних этапах восстановления.

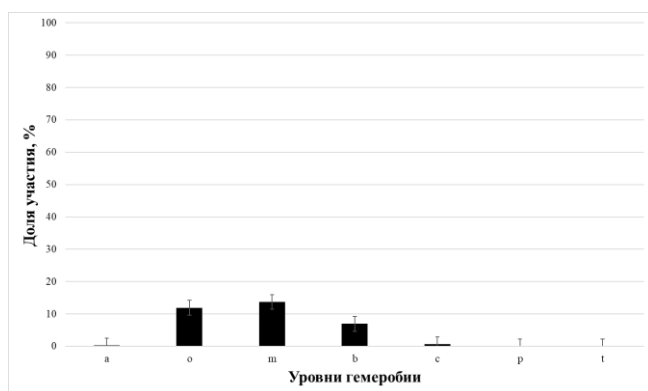


Рисунок 3.19 – Спектр гемеробии сообществ с участием *R. arcticus* в сырых местообитаниях на богатых почвах на начальном этапе восстановительной сукцессии

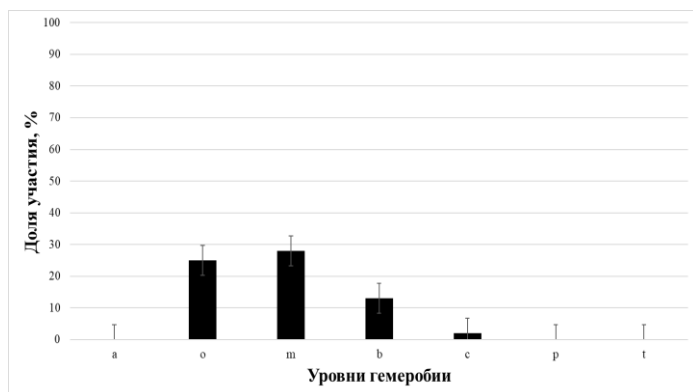


Рисунок 3.21 – Спектр гемеробии сообществ с участием *R. arcticus* в сырых местообитаниях на промежуточных этапах восстановительных сукцессий

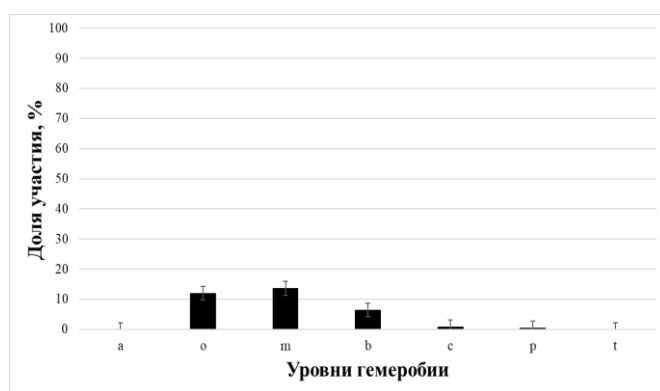


Рисунок 3.20 – Спектр гемеробии сообществ с участием *R. arcticus* в сырых местообитаниях на среднебогатых почвах на начальном этапе восстановительной сукцессии

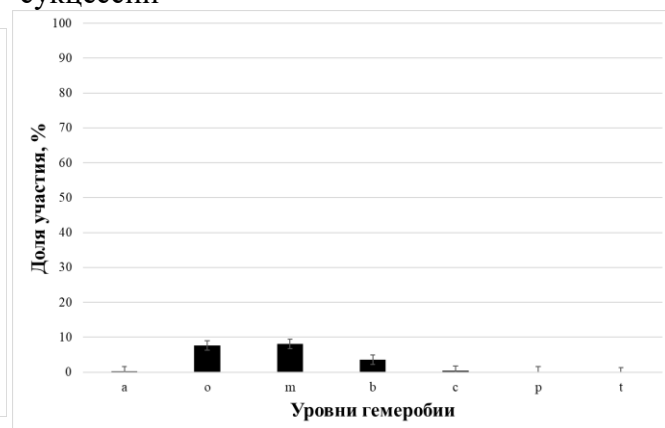


Рисунок 3.22 – Спектр гемеробии сообществ с участием *R. arcticus* в сырых местообитаниях на богатых почвах на поздних этапах восстановительных сукцессий

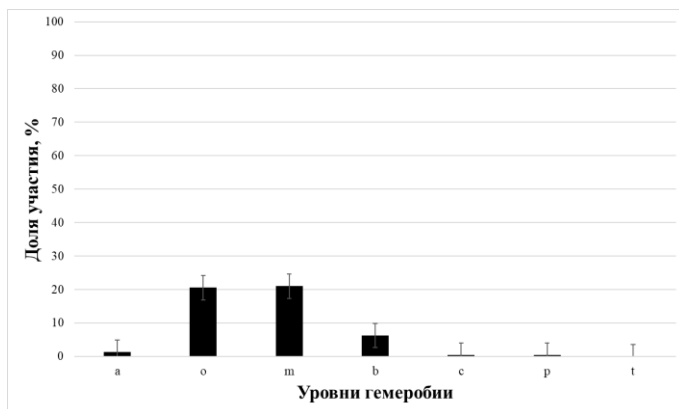


Рисунок 3.23 – Спектр гемеробии сообществ с участием *R. arcticus* в заболоченных местообитаниях на среднебогатых почвах на поздних этапах восстановительных сукцессий

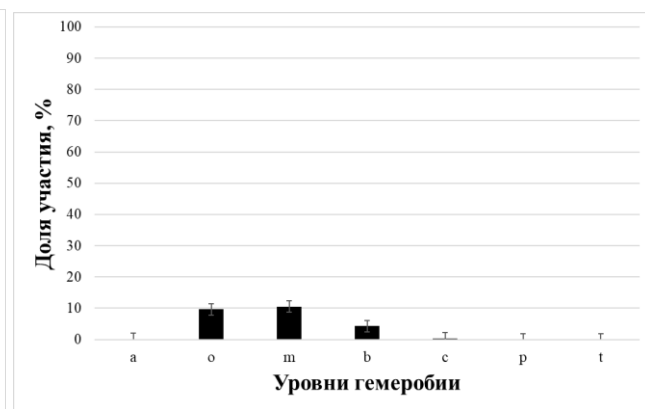


Рисунок 3.24 – Спектр гемеробии сообществ с участием *R. arcticus* в нормально дренируемых местообитаниях на среднебогатых почвах на поздних этапах восстановительных сукцессий

В исследуемых сообществах доля антропоотолерантных видов (A_p) невысокая и варьирует в среднем от 12% в среднебогатых и заболоченных местообитаниях на позднем этапе восстановительных сукцессий до 23% – в сообществах среднебогатых и сырых местообитаний на начальных этапах восстановления (рис. 3.25). Доля антропофобных видов в исследуемых группах местообитаний превышает в 3-4 раза долю антропоотолерантных и колеблется в среднем от 77% до 88% (рис. 3.26). Индекс гемеробиальности низкий и изменяется в узком диапазоне от 0,2 до 0,3.

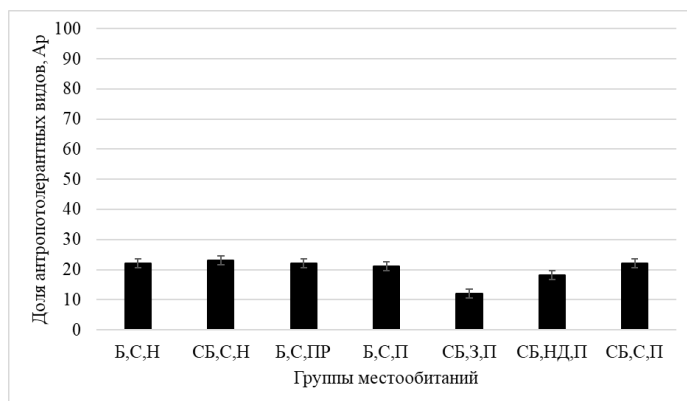


Рисунок 3.25 – Доля антропоотолерантных видов (индекс апофитности,%) в исследуемых группах местообитаний

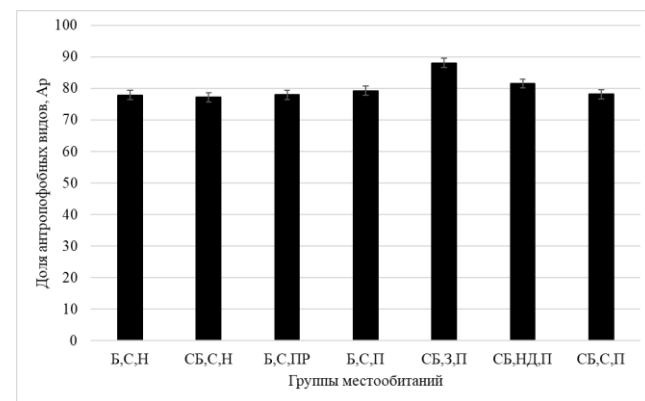


Рисунок 3.26 – Доля антропофобных видов (%) в исследуемых группах местообитаний

Условные обозначения: Б,С,Н – богатые, сырые, на начальных этапах восстановления; СБ,С,Н – среднебогатые, сырые, на начальных этапах восстановления; Б,С,ПР – богатые, сырые, на промежуточных этапах восстановления; Б,С,П – богатые, сырые, на поздних этапах восстановления; СБ,С,П – среднебогатые, сырые, на поздних этапах восстановления; СБ,НД,П – среднебогатые, нормально дренированные, на поздних этапах восстановления; СБ,З,П – среднебогатые, заболоченные, на поздних этапах восстановления

Таким образом, относительно высокие показатели антропофобных (77-88%) и низкие антропотолерантных (12-23%) видов, невысокие индексы гемеробиальности (0,2-0,3) свидетельствуют об умеренных резервах устойчивости видов в сложении сообществ с участием *R. arcticus* к комплексному антропогенному воздействию в средне- и южнотаёжных фитоценозах согласно оценке по показателям гемеробности.

Выводы по главе.

1. В пределах южно-таёжной подзоны региона исследований *R. arcticus* встречается в сообществах с преобладанием в древостое *Betula pubescens*, *Picea abies*, *P. ×fennica*, *Pinus sylvestris* и *Populus tremula*, на разнотравно-сабельниковых, щучково-разнотравных и щучково-сабельниковых лугах (представлены группами нормально дренированных, сырых и застойных местообитаний на достаточно богатых и среднебогатых почвах). В среднетаёжной подзоне приурочена к елово-мелколиственным болотнотравным лесам, встречается на вырубках щучково-разнотравных и щучково-разнотравно-сфагновых на месте елово-мелколиственных лесов (представлены группами сырых и застойных местообитаний на достаточно богатых и среднебогатых почвах). Вид отсутствует в бедных олиготрофных местообитаниях на сильно дренированных песках с глубоким залеганием грунтовых вод. Видовое разнообразие исследуемых сообществ в целом представлено 116 видами, из них 93 вида (79%) отмечено в составе ТКЯ, в древесном ярусе и подросте – 6 видов (5%), в подлеске – 12 (10%), в мохово-лишайниковом ярусе – 5 видов (6%). Постоянными спутниками *R. arcticus* в травяно-кустарничковом ярусе являлись *D. cespitosa*, *V. vitis-idaea*, *V. myrtillus*, *R. saxatilis*, *P. nemoralis*, *E. angustifolium*, *C. epigejos*. Мохово-лишайниковый ярус в исследуемых сообществах сформирован преимущественно, *M. undulatum*, *P. schreberi*, *S. squarrosus*, *S. girgensohnii*, *P. commune*. III *R. arcticus*, в среднем, в исследуемых фитоценозах невысокое (варьирует от 1 до 10%).

2. Анализ условий местообитаний ценопопуляций *R. arcticus* с использованием эколого-фитоценологических диапозонных шкал Д.Н. Цыганова

(1983) показал, что *R. arcticus* произрастает в узком диапазоне экологических факторов. Лимитирующими факторами, ограничивающими произрастание вида на краю ценоареала, являются увлажнение и солевой режим почв. *R. arcticus* в таёжной подзоне в пределах рассматриваемого фрагмента ареала является мезобионтом. Значимых отличий в экологических предпочтениях вида в пределах подзон не установлено.

3. Согласно оптимальным шкалам Г. Элленберга, *R. arcticus* можно охарактеризовать как светолюбивый и теневыносливый вид, предпочитающий хорошо увлажненные почвы в диапазоне от кислых до нейтральных, от бедных до умеренно обеспеченных азотом. Это, в целом, свидетельствует о сходных экологических предпочтениях вида, установленных с использованием индикационных шкал Д.Н. Цыганова.

4. В изученных условиях таёжных экосистем *R. arcticus* согласно концепции гемеробности характеризуется относительно умеренными резервами устойчивости к комплексному антропогенному воздействию, о чем свидетельствуют высокие показатели антропофобных (77-88%) и низкие – антропотолерантных (12-23%) видов, невысокие индексы гемеробиальности (0,2-0,3).

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 (%).

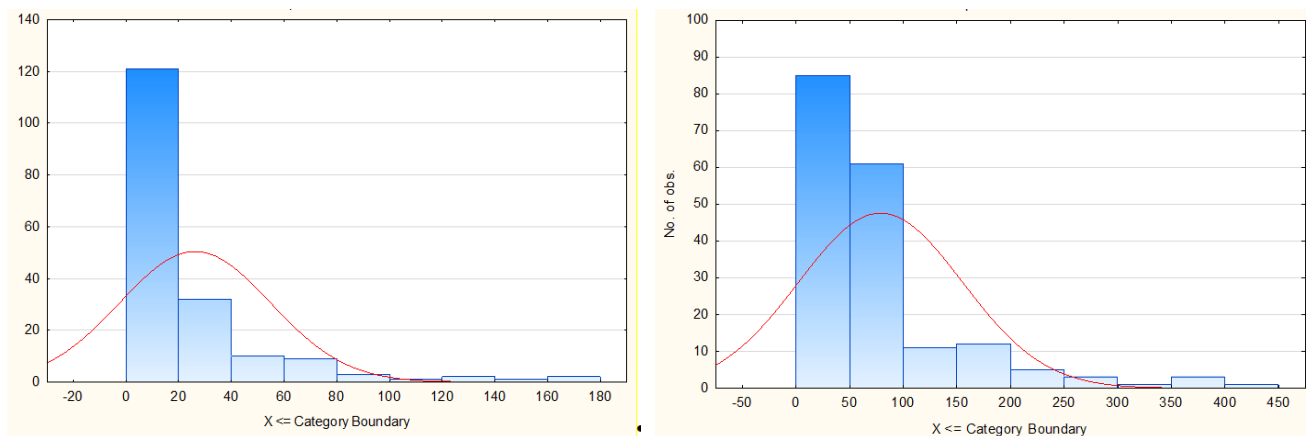
Среди характеристик условий местообитаний рассматривали: группу местообитаний (комплекс условий почвенной влажности и богатства, положения сообщества в сукцессионном ряду); подзональное положение; видовое разнообразие ТКЯ, МЛЯ и яруса подлеска; общее проективное покрытие ТКЯ и МЛЯ; уровень освещенности, выраженный через сомкнутость ярусов древостоя и подлеска.

4.1. Демографическая структура ценопопуляций *R. arcticus*

Плотность является важным экологическим показателем пространственного размещения популяций и чутким индикатором экологических и фитоценологических условий местообитания вида (Ценопопуляции..., 1976).

В исследуемых сообществах *R. arcticus* встречается преимущественно небольшими группами, расположенными рассеянно. Демографические параметры *R. arcticus* в исследованных ценопопуляциях значительно изменялись в зависимости от экологических условий местообитаний вида.

Средний показатель общей плотности НПП *R. arcticus* варьировал от 32 ± 10 НПП/м² в среднебогатых и заболоченных сообществах на поздних этапах восстановительных сукцессий до 208 ± 32 НПП/м² – в среднебогатых и сырых с давностью нарушения менее 10 лет ($N=48,66$ при $p \leq 0,05$). Следует отметить, что в рассматриваемом фрагменте ареала вида большинство эмпирических кривых распределений плотности слабо аппроксимируются нормальным распределением (рис. 4.1), характеризуются правосторонней положительной асимметрией ($As=2,32-2,89$) и выраженной островершинностью (положительным эксцессом) ($E=2,36-6,02$).

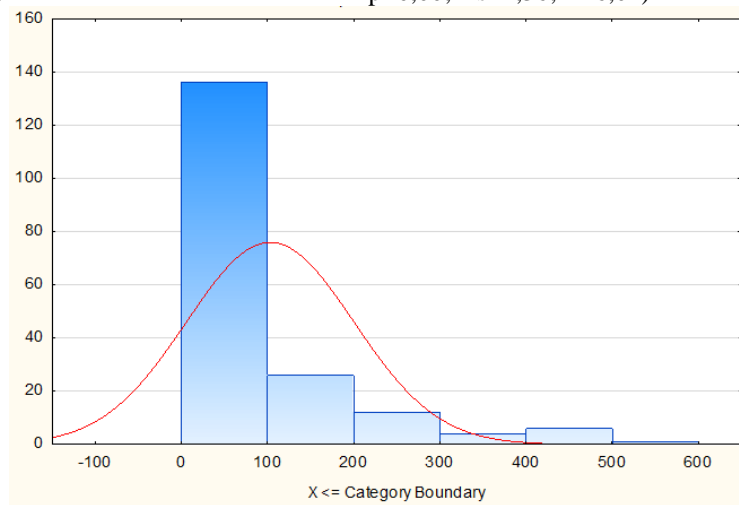


А

($d=0,28$ при $p<0,01$; Lilliefors $p<0,01$; $W=0,63$ при $p=0,00$; $As=2,89$; $E=2,36$)

В

($d=0,23$ при $p<0,01$; Lilliefors при $p<0,01$; $W=0,72$ при $p=0,00$; $As=2,36$; $E=6,02$)



С

($d=0,25$ при $p<0,01$; Lilliefors при $p<0,01$; $W=0,71$ при $p=0,00$; $As=2,32$; $E=5,52$)

Рисунок 4.1 – Гистограммы распределения частот общей плотности (А), плотности вегетативных (В) и генеративных (С) НПП *R. arcticus* в исследуемых фитоценозах южной и средней тайги

Примечание: в скобках указаны критерии согласия d – критерий Колмогорова-Смирнова и Lilliefors (Лиллиефорса); W – Шапиро-Уилка; p – уровень достоверной вероятности; As – коэффициент асимметрии; E – коэффициент эксцесса

Средние показатели плотности генеративных НПП *R. arcticus* значимо выше в сообществах среднебогатых и сырых местообитаний с давностью нарушения менее 10 лет (50 ± 9 НПП/м²) по сравнению со среднебогатыми и заболоченными на поздних этапах восстановительных сукцессий (11 ± 4 НПП/м²) ($H=51,35$ при $p \leq 0,05$) (рис. 4.2).

Средняя плотность вегетативных НПП варьировала от 23 ± 7 НПП/м² в сообществах среднего богатства и заболоченных на поздних этапах

восстановления после нарушений до 169 ± 26 НПП/м² – в среднебогатых и сырых местообитаниях с давностью нарушения менее 10 лет ($N=46,79$ при $p \leq 0,05$).

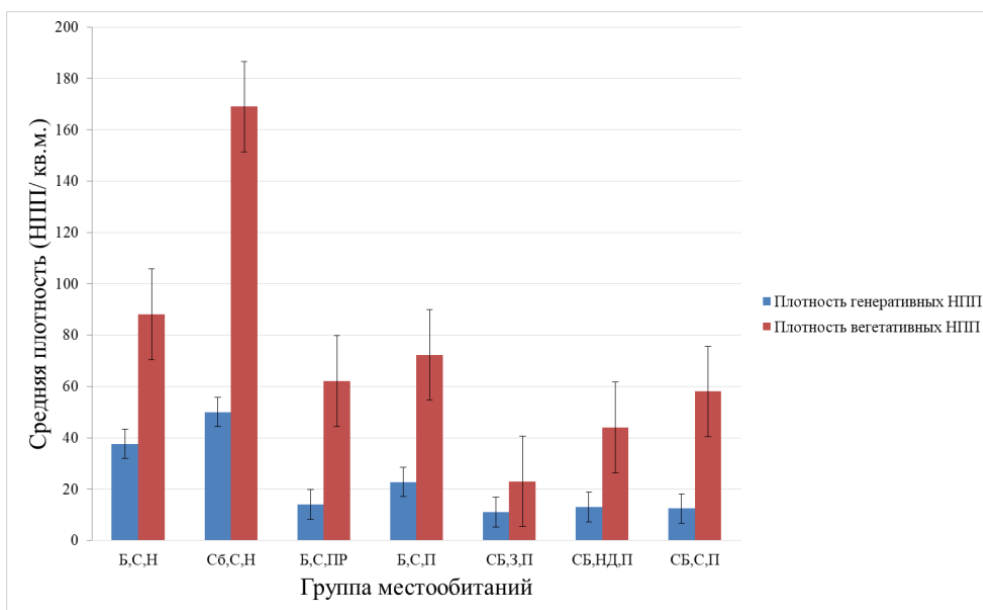


Рисунок 4.2 – Средняя плотность генеративных и вегетативных НПП *R. arcticus* в условиях различных групп местообитаний северной и южной подзон тайги

Условные обозначения: Б,С,Н – богатые, сырые, на начальных этапах восстановления; Сб,С,Н – среднебогатые, сырые, на начальных этапах восстановления; Б,С,ПР – богатые, сырые, на промежуточных этапах восстановления; Б,С,П – богатые, сырые, на поздних этапах восстановления; Сб,С,П – среднебогатые, сырые, на поздних этапах восстановления; Сб,НД,П – среднебогатые, нормально дренированные, на поздних этапах восстановления; Сб,З,П – среднебогатые, заболоченные, на поздних этапах восстановления

Группа местообитаний. Установлено, что в сообществах на начальных этапах восстановления (с давностью нарушения менее 10 лет) 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 (рис. 4.3, табл. 4.1).

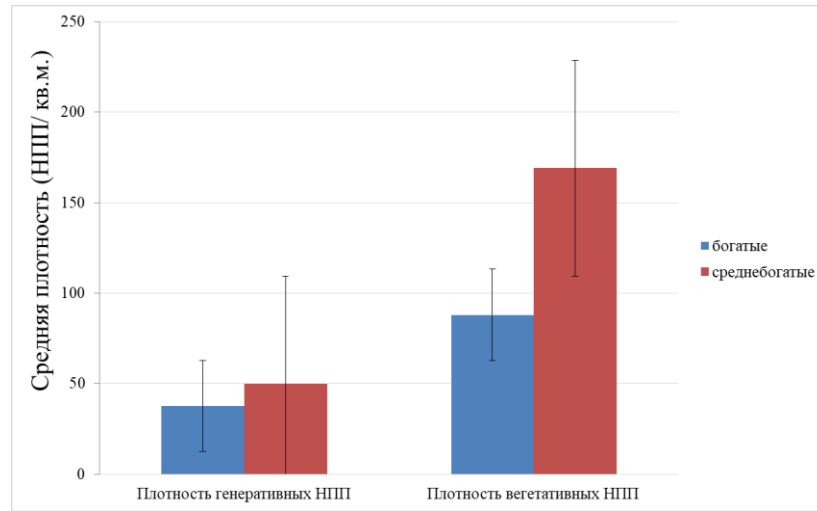
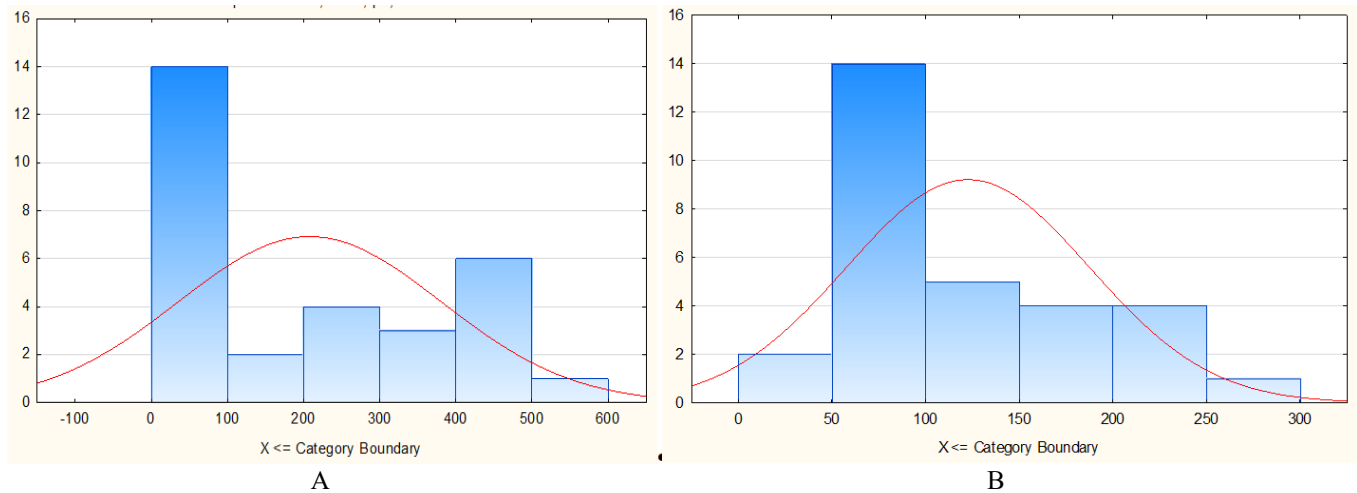


Рисунок 4.3 – Средняя плотность генеративных и вегетативных надземных парциальных побегов (НПП) *R. arcticus* в сообществах различной степени почвенного богатства с давностью нарушения менее 10 лет

Стоит отметить, что параметры общей плотности НПП в исследуемых группах местообитаний на начальных этапах восстановительных сукцессий слабо аппроксимируются нормальным распределением, о чем свидетельствуют критерии согласия Колмогорова-Смирнова, Лиллиефорса (d) и Шапиро-Уилка (W) ($d=0,15-0,24$ при $p<0,01$; Lilliefors $p<0,01$; $W=0,86-0,91$ при $p<0,01$), эмпирические кривые распределения характеризуются выраженной правосторонней асимметрией ($As=0,5-0,8$) и отрицательным эксцессом ($E=-1,39-0,3$) (рис. 4.4). Для сообществ в сырых местообитаниях на богатых почвах на промежуточных этапах восстановления полигон частот плосковершинный ($d=0,15$ при $p>0,20$; Lilliefors при $p>0,20$; $W=0,98$ при $p=0,96$) со слабо выраженной скошенностью и эксцессом ($As=0,02$; $E=0,01$). На более поздних этапах давности нарушения эмпирическая кривая распределения плотности соответствует нормальному распределению почти во всех изученных сообществах, за исключением сообществ в нормально дренируемых местообитаниях на среднебогатых почвах ($d=0,21$ при $p<0,10$; Lilliefors при $p<0,01$; $W=0,76$), эмпирическая кривая которого имеет четко выраженную положительную правостороннюю скошенность ряда распределения и выраженные положительные эксцесс и асимметрию ($As=2,74$; $E=11,61$) (Приложение 1).



($d=0,24$ при $p<0,05$; Lilliefors при $p<0,01$; $W=0,86$ при $p=0,00$; $As=0,5$; $E=-1,39$) ($d=0,21$ при $p<0,15$; Lilliefors при $p<0,01$; $W=0,91$ при $p=0,01$; $As=0,8$; $E=-0,3$)

Рисунок 4.4 – Гистограммы распределения частот общей плотности НПП *R. arcticus* в сырых сообществах на среднебогатых (А) и богатых (В) почвах на начальных этапах восстановления

Примечание: в скобках указаны критерии согласия d – критерий Колмогорова-Смирнова и Lilliefors (Лилиефорса); W – Шапиро-Уилка; p – уровень достоверной вероятности; As – коэффициент асимметрии; E – коэффициент эксцесса

В эвтрофных и сырых сообществах на промежуточных этапах восстановления после нарушений средняя плотность вегетативных НПП составила 62 ± 3 НПП/м², генеративных в 4 раза ниже – 14 ± 2 НПП/м², общая – 76 ± 4 НПП/м² (рис. 4.5).

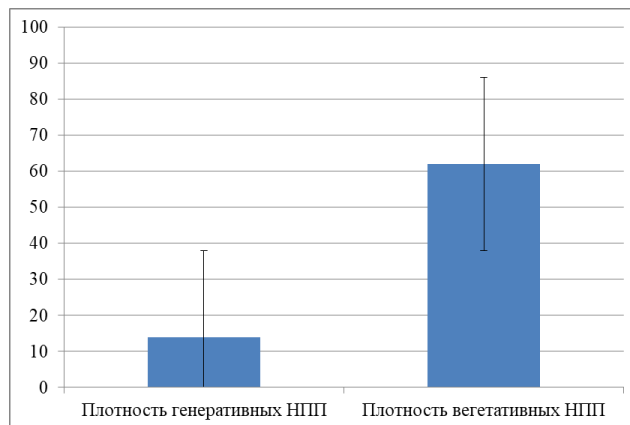


Рисунок 4.5 – Средняя плотность генеративных и вегетативных надземных парциальных побегов (НПП) *R. arcticus* в эвтрофных и сырых сообществах на промежуточных этапах

Следует отметить, что общая плотность НПП в эвтрофных и сырых сообществах на промежуточных этапах восстановления после нарушений имела значимые отличия от таковой в рассматриваемых группах местообитаний, за исключением общей и плотности вегетативных НПП в сырых местообитаниях на

среднебогатых почвах с давностью нарушения 50-150 лет ($U=38$, $z=-0,87$; $p=0,38$; $U=47$, $z=-0,18$; $p=0,85$, соответственно).

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 сообществами, где отмечаются в 2-3 раза более высокие значения плотности (95 ± 9 ; 23 ± 3 ; 72 ± 7 НПП/м², соответственно).

Стоит отметить, что в местообитаниях заболоченных и нормально дренируемых на среднебогатых почвах общая плотность, плотность вегетативных и генеративных НПП в достаточно богатых местообитаниях незначительно превышает таковую в среднебогатых ($U=255$; $z=0,83$; $p=0,4$; $U=232$; $z=1,27$; $p=0,2$ $U=248$; $z=-0,36$; $p=0,71$, соответственно) (рис. 4.6).

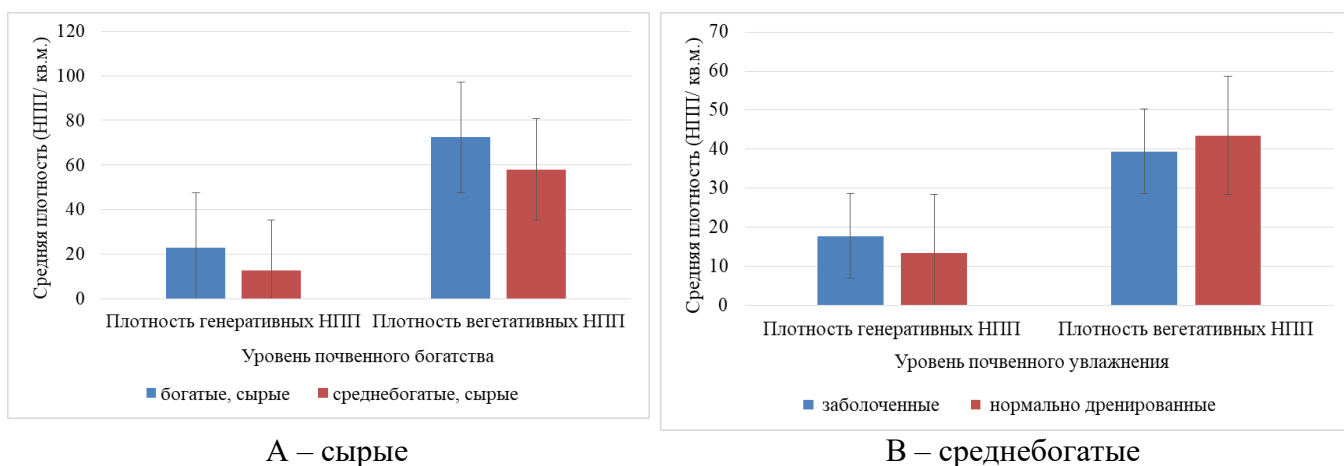


Рисунок 4.6 – Средняя плотность генеративных и вегетативных НПП *R. arcticus* в местообитаниях с различной степенью почвенной влажности(А) и богатства (В) на поздних этапах восстановления

Таблица 4.1 – Демографические параметры *R. arcticus* по группам местообитаний

Параметры, ед. изм.	Эвтрофные (богатые) и сырые, $M \pm m$,	Среднебогатые и сырые, $M \pm m$	Эвтрофные (богатые) и сырые, $M \pm m$,	Эвтрофные (богатые) и сырые, $M \pm m$,	Среднебогатые и сырые, $M \pm m$,	Среднебогатые и нормально дренированные, $M \pm m$,	Среднебогатые и заболоченные, $M \pm m$	Н-критерий Краскелла-Уоллиса	Уровень значимости (p)
	на начальных этапах восстановительной сукцессии	на промежуточных этапах восстановительной сукцессии	на поздних этапах восстановительной сукцессии						
Плотность генеративных НПП/м ²	38±4	50±9	14±1	23±3	12±1	13±5	11±4	181*	0,000
Плотность вегетативных НПП/м ²	88±10	169±26	62±3	72±7	58±6	44±5	23±7	182*	0,000
Общая плотность НПП/м ²	123±11	208±32	76±4	95±9	69±6	56±5	32±10	185*	0,000
КВС, %	55±4	66±4	58±4	59±2	54±2	53±3	16±7	184*	0,000
КГ, %	34±3	28±4	18±2	24±2	18±3	25±2	10±4	185*	0,000

Важной характеристикой растений является процесс их репродукции или размножения, обеспечивающий их самоподдержание в популяциях (Левина, 1957; Злобин, 1992). Поэтому генеративность ценопопуляций является достаточно информативной для анализа устойчивости небольших популяций (Трулевич, 1991; Злобин и др., 2013). Для оценки процессов самоподдержания вида в работе использовали 2 демографических индекса: коэффициент генеративности (КГ) и вегетативного самоподдержания (КВС).

В исследуемых сообществах показатель КВС характеризовался высокими средними значениями и изменялся от 16% в сообществах среднебогатых и заболоченных на поздних этапах восстановления до 66% – в среднебогатых и сырых на начальных этапах восстановления после нарушений (рис. 4.7). Коэффициент генеративности (КГ) в исследуемых сообществах в 2 раза ниже показателя КВС и достигал наибольших средних значений в сообществах богатых и сырых местообитаний на начальных этапах восстановления (34%). Минимальные значения КГ отмечены для сообществ среднебогатых и заболоченных на поздних этапах восстановительной сукцессии (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. Для ЦП 1 и 2, описанных в березняках щучково-разнотравно-сфагновом и разнотравно-зеленомошном, зарегистрированы минимальные значения КГ и КВС (по 27 и 18%, соответственно).

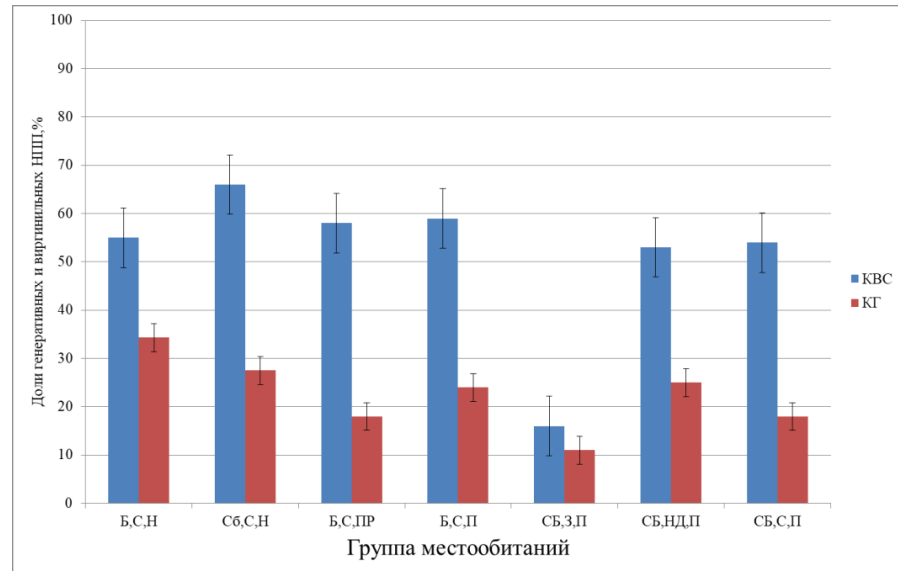


Рисунок 4.7 – Усредненные коэффициенты генеративности (КГ) и вегетативного самоподдержания (КВС) *R. arcticus* в различных группах местообитаний северной и южной подзон тайги

Условные обозначения: Б,С,Н – богатые, сырые, на начальных этапах восстановления; Сб,С,Н – среднебогатые, сырые, на начальных этапах восстановления; Б,С,ПР – богатые, сырые, на промежуточных этапах восстановления; Б,С,П – богатые, сырые, на поздних этапах восстановления; Сб,С,П – среднебогатые, сырые, на поздних этапах восстановления; Сб,НД,П – среднебогатые, нормально дренированные, на поздних этапах восстановления; Сб,З,П – среднебогатые, заболоченные, на поздних этапах восстановления

Преобладание значений КВС над КГ свидетельствует о том, что вид в изученных условиях поддерживает свое существование в основном за счет интенсивности вегетативного самоподдержания, о чем свидетельствует также и относительно малая доля проростков и ювенильных особей в онтогенетической структуре вида.

Режим увлажнения. В районе исследования *R. arcticus* произрастает в местообитаниях, режим увлажнения которых варьирует в диапазоне от нормально дренируемых до заболоченных. Режим увлажнения оказывает значимое влияние на демографические параметры вида, в связи с тем, что общая плотность НПП значимо выше в сырых местообитаниях (124 ± 9 НПП/м²) по сравнению с таковой в заболоченных (48 ± 10 НПП/м²) и нормально дренируемых (56 ± 5 НПП/м²) ($N=28,18$ при $p \leq 0,05$) (рис. 4.8) (табл. 4.2).

Таблица 4.2 – Демографические параметры *R. arcticus* в зависимости от почвенного увлажнения местообитаний

Параметры, ед. изм.	Сырые M±m	Нормально дренированные M±m	Заболоченные M±m	N	H-критерий	p
---------------------	--------------	--------------------------------	---------------------	---	------------	---

Плотность генеративных НПП/м ²	31±3	13±1	16±4	4740	28,18*	0,000
Плотность вегетативных НПП/м ²	95±7	44±5	34±7	14353	41,72*	0,000
Общая плотность НПП/м ²	124±9	56±5	48±10	19093	41,55*	0,000
КВС, %	59±2	53±3	16±7	10440	22,71*	0,000
КГ, %	26±1	25±2	10±4	4851	13,36*	0,001

Сходная картина наблюдается для плотности вегетативных и генеративных НПП, показателей КГ и КВС (табл.) (N=13,36-41,72 при p≤0,05).

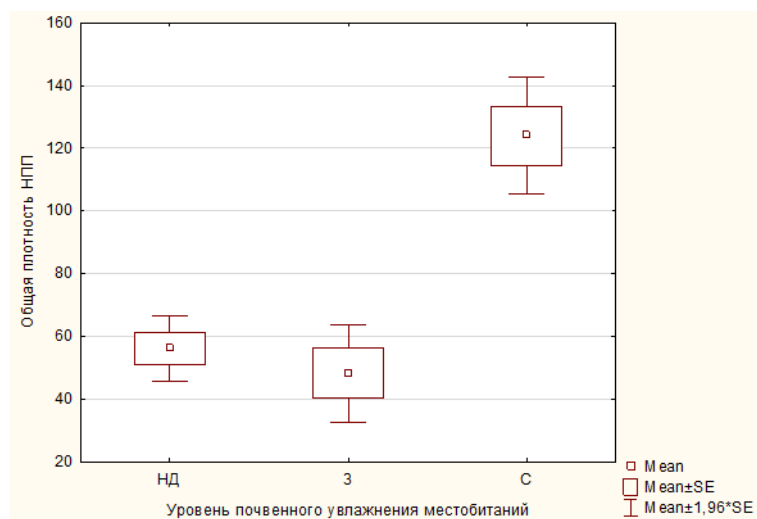


Рисунок 4.8 – Общая плотность НПП *R. arcticus* в местообитаниях с различной степенью почвенного увлажнения

Условные обозначения: местообитания НД – нормально дренированные, 3 – заболоченные; С – сырые.

Почвенное богатство. В исследуемых ЦП значимые отличия в ряду почвенного богатства отмечены только для плотности вегетативных НПП: в местообитаниях на среднебогатых почвах данный параметр значимо выше (81 ± 11 НПП/м²), по сравнению с эвтрофными (75 ± 5 НПП/м²) (N=7,71 при p≤0,05). Для остальных демографических параметров значимые отличия не установлены (табл. 4.3). Таким образом, мы можем сделать вывод о том, что фактор почвенного богатства в изученных местообитаниях не оказывает существенного влияния на популяционную структуру вида.

Таблица 4.3 – Демографические параметры *R. arcticus* в сообществах в зависимости от почвенного богатства местообитаний

Параметры, ед. изм.	Среднебогатые M±m	Богатые M±m	N	H-критерий	p
Плотность генеративных НПП/м ²	26±4	25±2	4740	0,81	0,369
Плотность вегетативных НПП/м ²	81±11	75±5	14353	7,71*	0,005
Общая плотность НПП/м ²	105±14	100±6	19093	1,5	0,221
КВС, %	60±3	55±2	10440	1,09	0,296
КГ, %	22±2	24±1	4851	0,9	0,342

Давность нарушения является важным фактором, влияющим на облик фитоценозов, и широко используется исследователями эколого-динамических подходов в классификации растительных сообществ (Федорчук и др., 2002; Методы изучения лесных сообществ, 2002). В целом, исследуемые параметры плотности существенно различаются в сообществах с различной давностью нарушения (N=8,83-36,61 при $p \leq 0,05$) (табл. 4.4). Наибольшими показателями общей плотности характеризовались ЦП вида на начальных этапах восстановительных сукцессий (165±18 НПП/м²). На промежуточных этапах общая плотность вида была в 2 раза ниже (76±4 НПП/м²). На поздних стадиях восстановительных сукцессий общая плотность составила 71±5 НПП/м²) (N=28,5 при $p \leq 0,05$). Стоит отметить, что оценка попарных значений показала несущественную разницу демографических параметров на промежуточных и поздних этапах давности нарушения (U=363-524; $z=-1,8-1,9$; $p=0,1-0,8$).

Таблица 4.4 – Демографические параметры вида на различных этапах восстановительных сукцессий

Параметры, ед. изм.	I этап, M±m	II этап, M±m	III этап, M±m	N	H-критерий	p
Плотность генеративных НПП/м ²	44±5	14±1	17±2	4740	36,61*	0,000
Плотность вегетативных НПП/м ²	128±14	62±3	55±4	14353	23,99*	0,000
Общая плотность НПП/м ²	165±18	76±4	71±5	19093	28,5*	0,000

КВС, %	61±3	58±4	51±2	10440	10,89*	0,004
КГ, %	31±3	18±2	22±1	4851	8,83*	0,012

Подзональное положение. Общая плотность княженики арктической в исследуемых сообществах средней тайги в 3 раза превысила (220 ± 35 НПП/м²) таковую в южной (85 ± 5 НПП/м²) ($N=16,16$ при $p=0,00$) (табл. 4.5).

Таблица 4.5 – Демографические параметры *R. arcticus* в сообществах южно- и среднетаёжной подзон

Параметры, ед. изм.	Южная тайга M±m	Средняя тайга M±m	N	H-критерий	p
Плотность генеративных НПП/м ²	20±1	64±10	4740	35,63*	0,000
Плотность вегетативных НПП/м ²	66±4	162±29	14353	8,47*	0,004
Общая плотность НПП/м ²	85±5	220±35	19093	16,16*	0,000
КВС, %	58±4	50±1	10440	3,41	0,070
КГ, %	25±4	37±1	4851	10,42	0,001

Аналогично, плотности генеративных и вегетативных растений в средней тайге (64 ± 10 и 162 ± 29 НПП/м², соответственно) превышали в 3 раза таковые показатели в южной (20 ± 1 и 66 ± 4 НПП/м², соответственно) ($N=35,63$ и $8,47$ при $p=0,00$) (табл. 4.5, рис. 4.9).

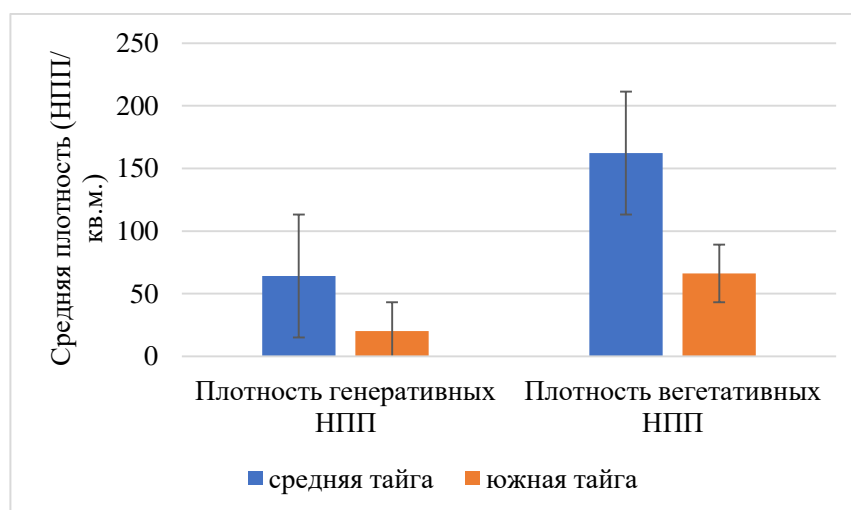


Рисунок 4.9 – Плотность генеративных и вегетативных надземных парциальных побегов (НПП) *R. arcticus* в подзонах средней и южной тайги

Выявлено, что коэффициент генеративности значимо выше среднетаёжной подзоне (37%) по сравнению с южной (25%) ($N=10,42$ и $3,41$ при $p=0,00$).

Коэффициент вегетативного самоподдержания в пределах рассматриваемых подзон 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 $p<0,05$) (рис. 4.10, табл. 4.6).

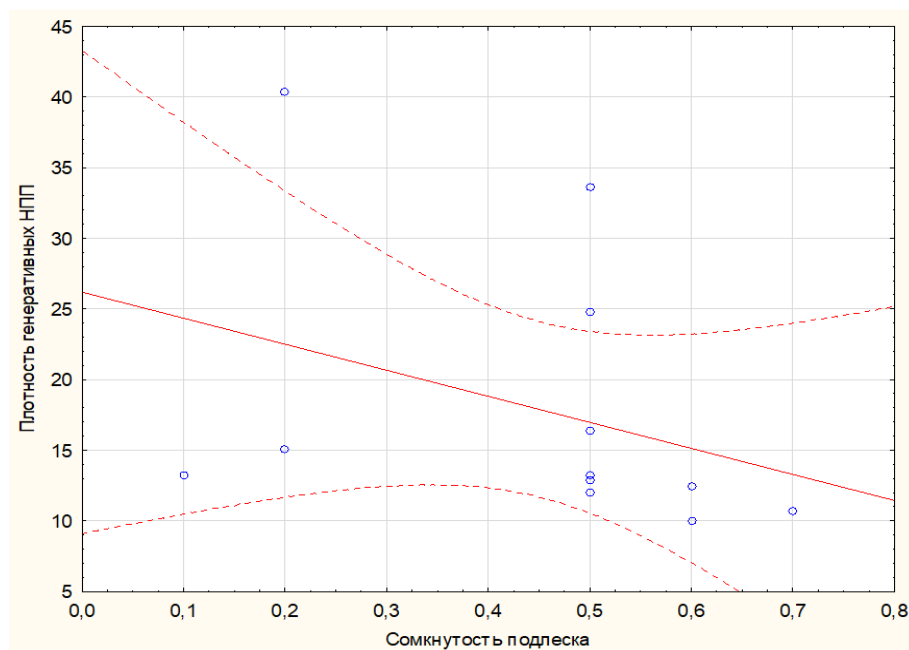


Рисунок 4.10 – Взаимосвязь между плотностью генеративных НПП *R. arcticus* (КГ) и сомкнутостью яруса подлеска в сообществах на поздних этапах восстановления

В сообществах с давностью нарушения 50-150 лет при увеличении сомкнутости яруса подлеска достоверно уменьшается плотность генеративных НПП ($r=-0,64$ при $p < 0,05$) (табл. 4.7).

Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса. Установлено, что при увеличении ОПП ТКЯ в исследуемых сообществах с давностью нарушения 50-150 лет достоверно снижается проективное покрытие вида в сложении ТКЯ ($r=-0,66$ при $p<0,05$).

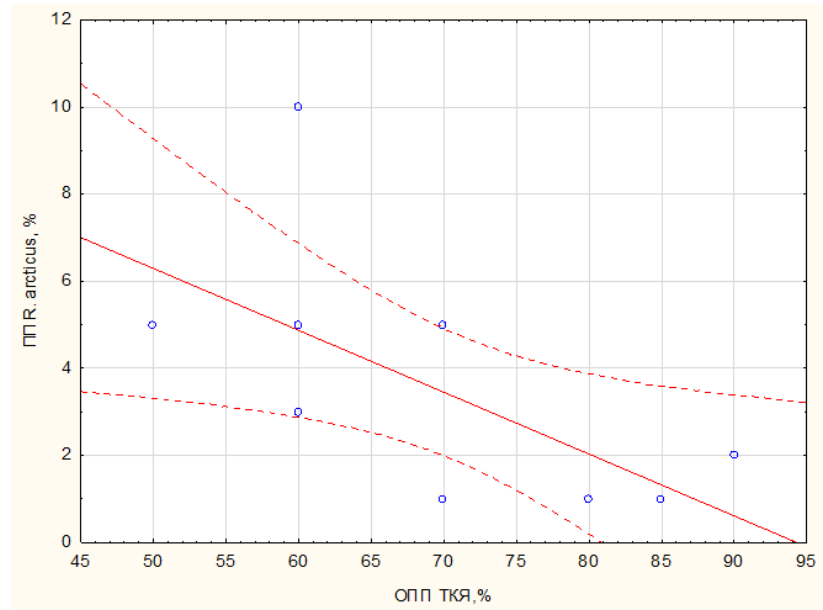


Рисунок 4.11 – Взаимосвязь между ПП *R. arcticus* и ОПП ТКЯ в сообществах на поздних этапах восстановления

Таким образом, в регионе исследований на демографическую структуру вида оказывают значимое влияние условия местообитания (выраженные через уровень почвенного увлажнения, положения сообщества в сукцессионном ряду, уровень освещенности, проективное покрытие ТКЯ).

Таблица 4.6 – Взаимосвязи между демографическими параметрами ЦП вида и экологическими характеристиками местообитаний на начальных этапах восстановления

Параметры	Сомкнутость крон древостоя	Сомкнутость яруса подлеска	ОПП ТКЯ	ОПП МЛЯ	Видовое разнообразие	Общее число видов ТКЯ	Число видов в подлеске	Число видов МЛЯ
Плотность генеративных НПП	-	-0,37	-0,17	0,21	0,49	0,26	0,64	0,28
Плотность вегетативных НПП	-	0,49	0,41	-0,64	0,71	0,75	0,32	-0,62
КВС	-	0,80	0,41	-0,70	-0,03	0,23	-0,41	-0,77
КГ	-	-0,93*	-0,32	0,88	-0,20	-0,41	0,09	0,93
Общая плотность НПП	-	0,28	0,46	-0,52	0,77	0,81	0,55	-0,46
ПП <i>R. arcticus</i>	-	0,52	0,27	-0,38	-0,26	0,00	-0,22	-0,48

Таблица 4.7 – Взаимосвязи между демографическими параметрами ЦП вида и экологическими характеристиками местообитаний на поздних этапах восстановления

Параметры	Сомкнутость крон древостоя	Сомкнутость яруса подлеска	ОПП ТКЯ	ОПП МЛЯ	Видовое разнообразие	Общее число видов ТКЯ	Число видов в подлеске	Число видов МЛЯ
Плотность генеративных НПП	-0,58	-0,64*	-0,22	-0,08	0,06	0,04	-0,17	0,32
Плотность вегетативных НПП	0,61	-0,22	-0,51	0,06	0,00	-0,01	0,03	0,09
КВС	-0,13	-0,34	0,32	0,05	0,10	-0,01	0,00	-0,09
КГ	-0,04	0,06	0,46	-0,31	-0,30	-0,20	-0,32	0,18
Общая плотность НПП	0,70	-0,34	-0,43	0,03	0,05	0,05	-0,05	0,22
ПП <i>R. arcticus</i>	0,40	-0,11	-0,66*	0,20	0,15	0,06	0,40	0,26

Примечание: * Значимые корреляции при $p < 0,05$

Выводы к подглаве.

1. В регионе исследований плотность генеративных НПП *R. arcticus* значимо выше в сообществах среднебогатых и сырых с давностью нарушения менее 10 лет (50 ± 9 НПП/м²) по сравнению со среднебогатыми и заболоченными на поздних этапах восстановительных сукцессий (11 ± 4 НПП/м²) ($H=51,35$ при $p \leq 0,05$). Средняя плотность вегетативных НПП варьировала от 23 ± 7 НПП/м² в сообществах среднего богатства и заболоченных на поздних этапах восстановления после нарушений до 169 ± 26 НПП/м² – в среднебогатых и сырых местообитаниях с давностью нарушения менее 10 лет ($H=46,79$ при $p \leq 0,05$). Общей плотность НПП *R. arcticus* изменялась от 32 ± 10 НПП/м² в среднебогатых и заболоченных сообществах на поздних этапах восстановительных сукцессий до 208 ± 32 НПП/м² в среднебогатых и сырых с давностью нарушения менее 10 лет ($H=48,66$ при $p \leq 0,05$).

2. Среди рассматриваемых характеристик фитоценозов значимое влияние на ценопопуляционную структуру *R. arcticus* оказывают группа местообитаний (выраженная через комплекс условий почвенного увлажнения и богатства, положения сообщества в сукцессионном ряду), подзональное положение, уровень освещенности, проективное покрытие ТКЯ.

3. Значимые отличия демографических характеристик отмечены в зональном положении вида: общая плотность княженики арктической, как и плотность генеративных и вегетативных НПП, в исследуемых сообществах средней тайги в 3 раза превысила таковые в южной.

4.2. Онтогенетическая структура ценопопуляций *R. arcticus*

Онтогенетическая структура является одним из наиболее важных признаков популяций, обеспечивающих ее самоподдержание и устойчивость (Ценопопуляции растений, 1988; Заугольнова, Смирнова, 1978; Османова, Животовский, 2020). Ю.А. Злобиным с соавт. (2013) отмечено, что онтогенетическая структура «чутко реагирует на действие экологических факторов и эколого-фитоценотическую обстановку».

Полный онтогенез *R. arcticus* в условиях средней и южной тайги включает три периода: прегенеративный, генеративный и постгенеративный (табл. 4.8). Среди исследуемых 4769 НПП, 1340 НПП (28%) отнесены к генеративному онтогенетическому периоду, другие являются вегетативными (3429 шт.; 72%).

Доля участия НПП различных онтогенетических состояний в усредненных спектрах ЦП генеративного онтогенетического периода вариативна. Абсолютный максимум приходится на молодые и зрелые генеративные НПП (по 26%), минимальный показатель отмечен для старых генеративных растений (6%). Постгенеративная фракция представлена субсенильными (в среднем 3%; отмечены в ЦП 1-12;16,19) и немногочисленными сенильными НПП (1%; отмечены в ЦП 2,3,7,12,19). Незначительная численность особей этой фракции, вероятнее всего, обусловлена отмиранием большинства НПП в старом генеративном и субсенильном состояниях.

Анализ онтогенетической структуры показал, что все изученные ценопопуляции *R. arcticus* нормальные, облигатно неполночленные в связи с отсутствием НПП отмирающего жизненного состояния (табл. 4.8). Онтогенетические спектры исследуемых ЦП *R. arcticus* – левосторонние с максимумом на группе виргинильных (ЦП 1-6,8,9,11-15) и имматурных НПП (ЦП 2: березняк разнотравно-зеленомошный, относящийся к группе среднебогатых, нормально дренированных, на позднем этапе восстановления) (41%). Такие типы спектров характерны для вегетативно подвижных видов растений (Османова, Ведерникова, 2012). Для ЦП 10 (вырубка щучково-разнотравно-сфагновая на месте елово-мелколиственного леса) выявлен левосторонний тип онтогенетического спектра с абсолютным максимумом на виргинильных растениях (35%) и локальным пиком, приходящимся на зрелую генеративную группу (g2: 26%). Для ЦП 7 и 19 отмечены левосторонние онтогенетические спектры с максимумом на НПП виргинильного онтогенетического состояния (ЦП 7: 54%; ЦП 19: 43%) и локальными пиками на субсенильных (ЦП 7: 12%) и зрелых генеративных НПП (ЦП 19: 14%).

В прегенеративном периоде преобладают виргинильные НПП (доля их участия варьирует в диапазоне от 35 в ЦП 10: на вырубке щучково-разнотравно-сфагновой до 74% в ЦП 17: на лугу щучково-сабельниковом), на проростки и молодые ювенильные НПП приходится от 1 до 6 % (отмечены в ЦП 14,15,19). Проростки зафиксированы в среднебогатых, заболоченных местообитаниях на поздних этапах восстановительных сукцессий (ЦП 19: сосняк (с елью) болотнотравный; доля участия – 6%).

Таблица 4.8 – Онтогенетические характеристики исследуемых ЦП *R. arcticus*

№ЦП	Онтогенетические группы, доля участия в %									Тип спектра
	<i>p</i>	<i>j</i>	<i>im</i>	<i>v</i>	<i>g1</i>	<i>g2</i>	<i>g3</i>	<i>ss</i>	<i>s</i>	
1	0	0	19	50	17	5	2	7	0	левосторонний
2	0	0	41	36	6	8	2	7	2	левосторонний
3	0	0	7	58	13	4	2	6	10	левосторонний
4	0	0	9	62	21	4	2	3	0	левосторонний
5	0	0	7	58	26	8	0	1	0	левосторонний
6	0	0	14	54	14	16	0	1	0	левосторонний
7	0	0	12	54	7	3	6	12	6	левосторонний
8	0	0	4	66	15	5	5	4	0	левосторонний
9	0	0	23	39	13	13	5	8	0	левосторонний
10	0	0	17	35	17	26	3	3	0	левосторонний с локальным пиком на g2
11	0	0	7	68	18	6	0	1	0	левосторонний
12	0	0	8	65	14	8	0	2	3	левосторонний
13	0	1	12	63	15	8	1	0	0	левосторонний
14	0	2	3	73	19	2	0	0	0	левосторонний
15	0	3	4	72	17	3	1	0	0	левосторонний
16	0	0	9	66	12	11	0	2	0	левосторонний
17	0	0	10	74	5	9	2	0	0	левосторонний
18	0	0	5	62	17	10	0	4	2	левосторонний
19	6	1	6	43	13	14	4	6	6	левосторонний

Базовый онтогенетический спектр исследованных ЦП левостороннего типа, одновершинный, с абсолютным максимумом, приходящимся на виргинильные НПП (рис. 4.12) (59%). Доля участия в спектре молодых генеративных НПП в 4 раза меньше и составляет в среднем 15%, 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%).

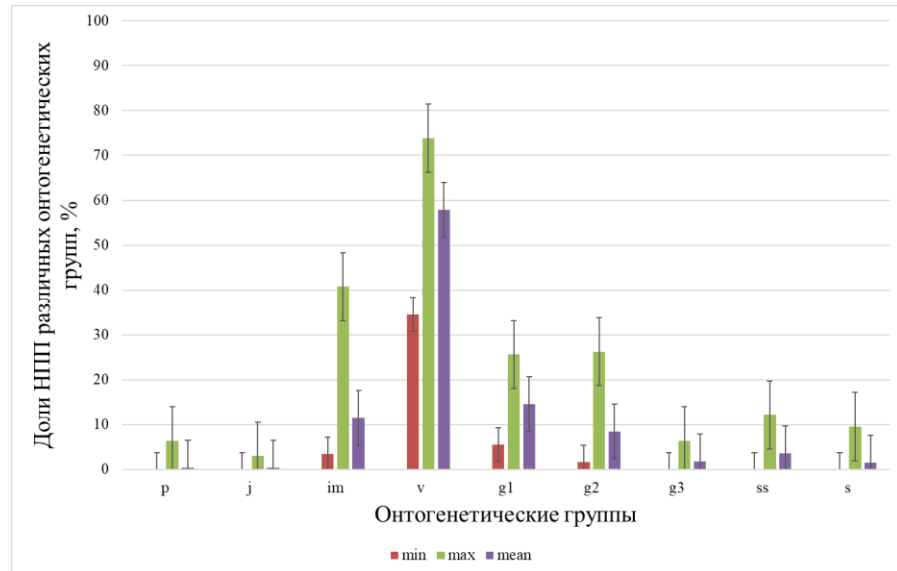


Рисунок 4.12 – Базовый онтогенетический спектр исследуемых ЦП *R. arcticus*

Условные обозначения: im – имматурные, v – виргинильные, g₁ – молодые генеративные, g₂ – средневозрастные генеративные, g₃ – старые генеративные, ss – субсеньильные, s – сеньильные

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 ($1 < I_b < 2$). В исследуемых фитоценозах I_b варьирует от 1,11 (ЦП 10) до 5,10 (ЦП 2). Следовательно, исследуемые ЦП достаточно устойчивы, прегенеративная фракция способна заменить особи генеративной группы. Таким образом, по индексу восстановления ЦП расположились в соотношении 16:3.

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 ($I_z > 1$). Популяции угасающего и неустойчивого типов ($I_z = 0$) не выявлены. В целом на одно взрослое растение приходится от 1 до 3 потомков, что может говорить об относительной стабильности исследуемых ЦП и их способности к восстановлению. Таким образом, по индексу замещения ЦП расположились в соотношении 19:0:0.

Индекс молодости (I_v) свидетельствует об относительно высокой доле НПП прегенеративного онтогенетического состояния в формировании онтогенетической структуры исследуемых ЦП за счет НПП виргинильного онтогенетического состояния (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 ($I_{ст}$) в исследуемых ЦП достаточно низкий и не превышает 0,25 (ЦП 19). Минимальные темпы старения отмечены в березняке таволжно-разнотравном, на щучково-сабельниковом и щучково-разнотравных лугах (ЦП 13,14,15,17 соответственно), где, вероятно, продолжительность пребывания НПП в постгенеративном периоде, невелика. Максимальные значения данного показателя отмечены в ЦП 19 – сосняке болотнотравном, характеризующегося низким значением индекса восстановления ($I_v=1,79$).

Степень благоприятствования условий местообитания, при которых вид вступает в генеративное состояние (индекс индивидуального оптимума – I_o) для большинства исследуемых ЦП не превышает 50%, за исключением ЦП 10 (вырубки щучково-разнотравно-сфагновой на месте елово-мелколиственного леса), где значения данного показателя составили 61%. Это свидетельствует о том, что свое существование в исследуемых условиях вид поддерживает в основном за счет преимущественно вегетативного размножения, как и в некоторых других регионах (Luther, 1940; Антропова, 1990; Жукова, Белова, 2007; Stjernberg, 2010; Макаров, 2018, 2019).

Один из важнейших индексов, характеризующий онтогенетический статус ЦП, индекс возрастности (Δ), варьирует от 0,19 (ЦП 15: луг щучково-разнотравный) до 0,42 (ЦП 19: сосняк болотнотравный) (табл. 4.9). Отчасти это обусловлено тем, что доля НПП постгенеративного онтогенетического периода, имеющего максимальные индексы возрастности, невысокое.

Индекс эффективности (ω), который показывает, какова средняя нагрузка на среду, оказываемая одной особью, имеет средние значения и изменяется от 0,41 в березняке разнотравно-зеленомошном (ЦП 2) до 0,57 на вырубке щучково-разнотравно-сфагновой на месте елово-мелколиственного леса (ЦП 10).

Таблица 4.9 – Демографические показатели *R. arcticus* в исследуемых ЦП

№Ц П	Фитоценоз	Индексы эффективности самоподдержания			Индексы возрастных периодов			$I_{\text{воз.}} (\Delta)$ (Уранов, 1975)	$I_{\text{эфф.}} (\omega)$ (Животовский, 2001)	Тип ЦП "дельта-омега" по Животовскому, 2001	M_e (Эффективная экологическая плотность популяции) (Животовский, 2001)	Индекс популяционного оптимума (I_0), %
		I_v (Жукова, 1987)	Эффективность самоподдержания	I_z (Жукова, 1987)	I_v (Животовский, Османова, 2019)	I_g (Животовский, Османова, 2019)	$I_{\text{ст.}}$ (Глотов, 1989)					
1	Березняк шучково-разнотравно-сфагновый	3,04	Самоподдерживается эффективно	2,70	0,67	0,25	0,08	0,31	0,48	молодая	37,03	34
2	Березняк разнотравно-зеленомошный	5,10	Самоподдерживается эффективно	3,37	0,61	0,18	0,21	0,35	0,41	молодая	30,63	38
3	Осинник шучково-разнотравный	3,54	Самоподдерживается эффективно	1,72	0,53	0,31	0,16	0,31	0,51	молодая	38,59	40
4	Березняк (с елью) шучково-разнотравный	2,63	Самоподдерживается эффективно	2,15	0,65	0,30	0,05	0,27	0,52	молодая	65,01	35
5	Разнотравно-сабельниковый луг	1,91	Самоподдерживается умеренно	1,91	0,63	0,33	0,05	0,27	0,53	молодая	79,62	38
6	Елово-мелколиственный лес черничный	2,26	Самоподдерживается эффективно	1,70	0,58	0,34	0,08	0,31	0,55	молодая	24,77	43
7	Березняк (с елью) чернично-долгомошный	4,07	Самоподдерживается эффективно	3,11	0,60	0,19	0,21	0,33	0,44	молодая	30,21	32
8	Вырубка шучково-разнотравная	2,74	Самоподдерживается эффективно	2,74	0,70	0,26	0,04	0,24	0,51	молодая	217,46	28

	на месте елово-мелколиственного леса											
9	Елово-мелколиственный лес болотнотравный	2,03	Самоподдерживается эффективно	2,57	0,65	0,25	0,10	0,38	0,47	переходная	37,98	41
10	Вырубка щучково-разнотравно-сфаговая на месте елово-мелколиственного леса	1,11	Самоподдерживается умеренно	1,17	0,51	0,44	0,05	0,37	0,57	переходная	49,71	61
11	Сосняк бруснично-зеленомошный	3,21	Самоподдерживается эффективно	2,15	0,64	0,30	0,06	0,27	0,53	молодая	30,14	35
12	Березняк щучково-разнотравный	3,45	Самоподдерживается эффективно	1,65	0,56	0,34	0,11	0,27	0,55	молодая	34,31	41
13	Березняк (с елью) таволжно-разнотравный, ЮТ	2,92	Самоподдерживается эффективно	2,35	0,70	0,30	0,00	0,25	0,50	молодая	20,75	36
14	Луг щучково-сабельниковый	3,74	Самоподдерживается эффективно	3,24	0,76	0,24	0,00	0,20	0,49	молодая	46,08	26
15	Луг щучково-разнотравный	3,07	Самоподдерживается эффективно	3,10	0,76	0,24	0,00	0,19	0,49	молодая	52,99	27
16	Березняк (с елью) щучково-разнотравный, ЮТ	3,22	Самоподдерживается эффективно	2,32	0,65	0,28	0,07	0,28	0,53	молодая	37,33	33

17	Щучково-разнотравный луг	3,12	Самоподдерживается эффективно	3,12	0,76	0,24	0,00	0,25	0,51	молодая	66,53	27
18	Сосняк (с елью) чернично-зеленомошный	2,16	Самоподдерживается эффективно	2,16	0,63	0,29	0,09	0,31	0,52	молодая	23,71	37
19	Сосняк (с елью) болотнотравный	1,79	Самоподдерживается умеренно	1,77	0,48	0,27	0,25	0,42	0,42	переходная	13,14	47

Условные обозначения: $I_{в.}$ – индекс восстановления, $I_{з.}$ – индекс замещения, $I_{ст.}$ – индекс старения, $I_{воз.}$ (Δ -дельта) – индекс возрастности, $I_{эфф.}$ ω – индекс эффективности

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. 4.13). ЦП переходного типа отмечены в сообществах среднебогатых, заболоченных на поздних этапах восстановления (ЦП 9 и 19) и в богатых, сырых на начальных этапах восстановления (ЦП 10).

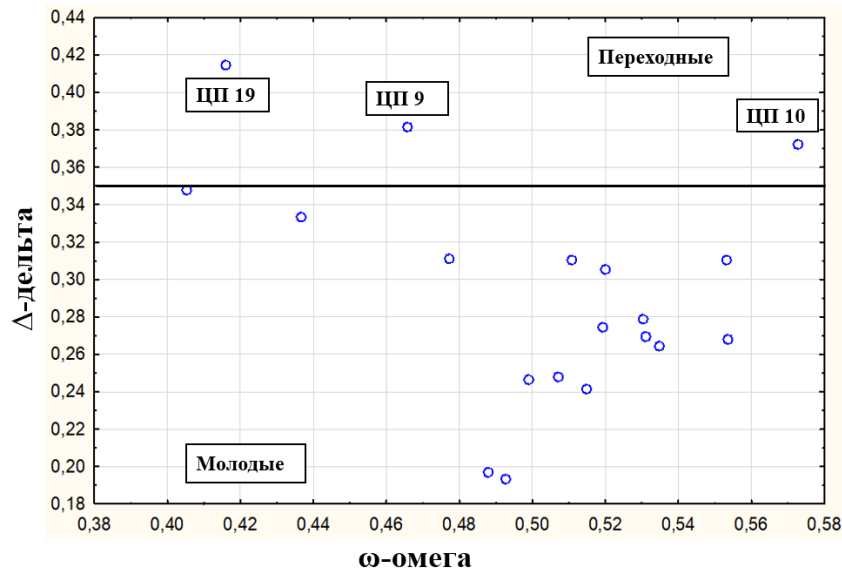


Рисунок 4.13 – Ординация исследуемых ценопопуляций *R. arcticus* по классификации «дельта-омега» Л.А. Животовского (2001)

Показатель эффективной экологической плотности популяции (M_e) средний и варьирует в диапазоне от 13 (ЦП 19: сосняк болотно-травный) до 217 НПП/м² (ЦП 8: вырубка щучково-разнотравная). В целом, полученные значения данного параметра отличаются от общей плотности и имеют более низкие значения, что обусловлено невысокими значениями индекса эффективности.

Таким образом, 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. Анализ онтогенетической структуры показал, что усредненные онтогенетические спектры *R. arcticus* в исследуемых группах местообитаний одновершинные, левосторонние, плотность НПП различных

онтогенетических состояний в группах достоверно различается ($N=18,11-49,67$ при $p \leq 0,05$), за исключением проростков, ювенильных и сенильных НПП ($N=0,00$ при $p \leq 1,00$) (табл. 4.10). Такие типы спектров характерны для вегетативно подвижных видов растений (Османова, Ведерникова, 2012). Ниже приведены характеристики усредненных по группам местообитаний онтогенетических спектров. В скобках указаны средние значения плотности НПП различных онтогенетических состояний (%).

Начальный этап восстановительной сукцессии

Онтогенетический спектр R. arcticus в сырых сообществах на богатых почвах. Абсолютный максимум приходится на виргинильные НПП (56%; в среднем их количество составляет 72 ± 9 НПП/м²) (рис. 4.14). Доля молодых генеративных растений составляет 16% (24 ± 4 НПП/м²), зрелых – 15% (17 ± 2 НПП/м²), старых генеративных – менее 2% (6 ± 1 НПП/м²). Имматурные НПП в усредненном спектре занимают 11% (19 ± 3 НПП/м²). Доля субсенильных растений минимальная – 1% (5 ± 1 НПП/м²). Проростки и отмирающие НПП, растения ювенильного и сенильного онтогенетических состояний не выявлены.

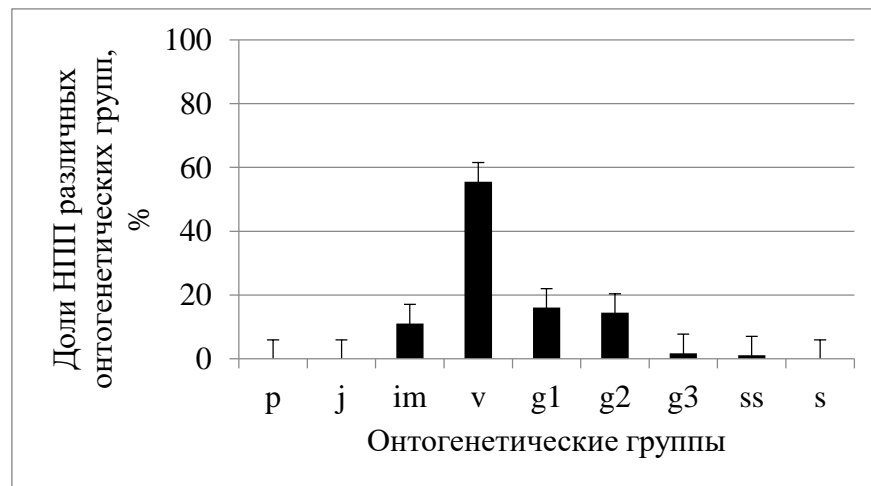


Рисунок 4.14 – Усредненный онтогенетический спектр *R. arcticus* в сырых сообществах на богатых почвах

Онтогенетический спектр R. arcticus в сырых сообществах на среднебогатых почвах. Доля виргинильных НПП в спектре значимо выше по сравнению с эвтрофными местообитаниями – 71% (152 ± 23 НПП) (рис. 4.15). Молодые генеративные растения составляют 17% (33 ± 5 НПП/м²), зрелые генеративные – 3% (16 ± 5 НПП/м²), старые – 2% (18 ± 3 НПП/м²). На долю

ювенильных НПП приходится 2% ($6,50 \pm 1$ НПП/м²). Имматурные растения составляют 4% (13 ± 2 НПП/м²). Сенильная онтогенетическая группа представлена 1% (18 ± 2 НПП/м²). Проростки, отмирающие и растения сенильного онтогенетического состояния не обнаружены.

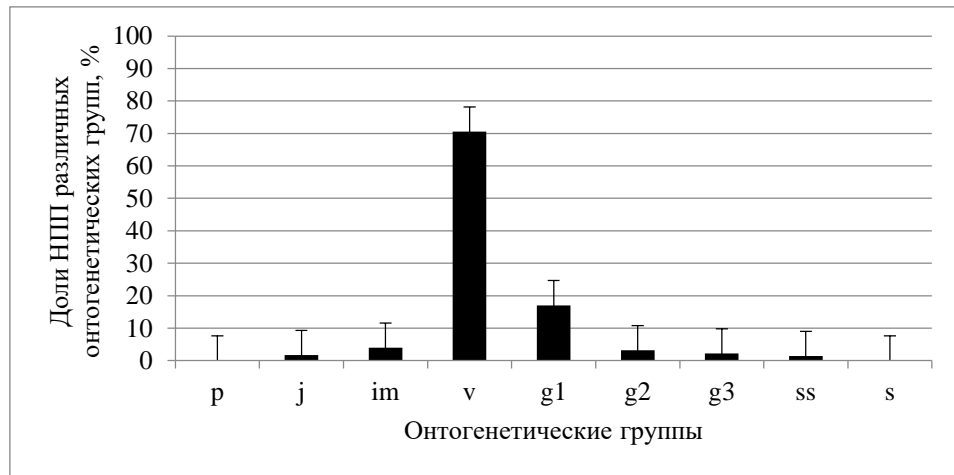


Рисунок 4.15 – Усредненный онтогенетический спектр сырых сообществ на среднебогатых почвах

Промежуточный этап восстановительной сукцессии

Онтогенетический спектр *R. arcticus* в сырых сообществах на богатых почвах характеризуется максимумом, приходящимся на виргинильные растения (58%; 44 ± 4 НПП/м²) (рис. 4.16). Доля молодых генеративных растений в 4 раза ниже и составляет 13% (10 ± 2 НПП/м²). Зрелые генеративные растения составляют 4% (8 ± 2 НПП/м²) в спектре, старовозрастные – 2% (всего зафиксировано 12 НПП), на долю субсенильных приходится 6% (7 ± 2 НПП/м²). В прегенеративной части спектра отмечены растения имматурного онтогенетического состояния (7%; 7 ± 1 НПП/м²). Сенильные растения составляют 10% (9 ± 2 НПП/м²). Проростков, ювенильных, сенильных и отмирающих растений не зафиксировано.

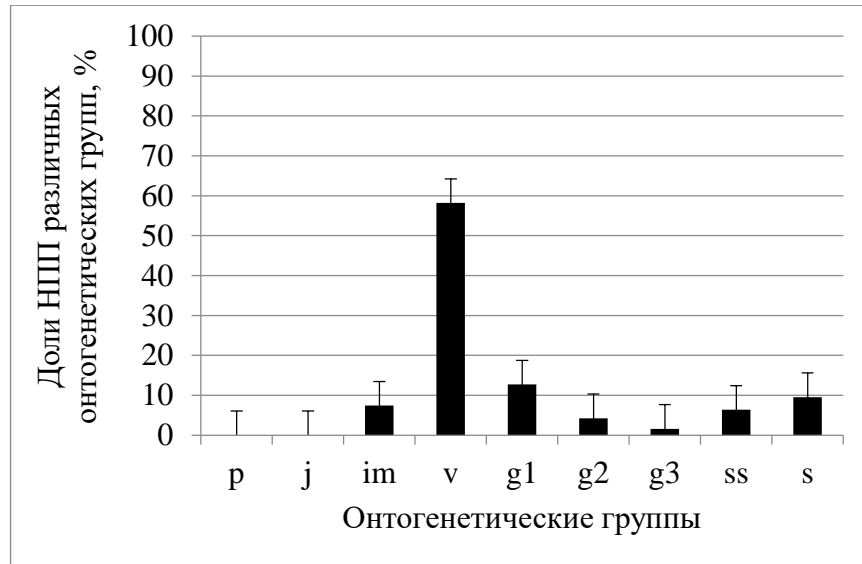


Рисунок 4.16 – Усредненный онтогенетический спектр *R. arcticus* в сырых сообществах на богатых почвах

Поздний этап восстановительной сукцессии

Онтогенетический спектр R. arcticus в сырых сообществах на богатых почвах. Абсолютный максимум приходится на НПП виргинильного онтогенетического состояния (61%: 56 ± 5 НПП/м²) (рис. 4.17). Доля НПП имматурного онтогенетического состояния составляет 11% (14 ± 2 НПП/м²), на молодые и зрелые генеративные растения приходится 15% (18 ± 3 НПП/м²) и 7% (9 ± 1 НПП/м²), соответственно. Старые генеративные НПП составляют 1% (7 ± 2 НПП/м²). В постгенеративном периоде преобладают НПП субсенильного онтогенетического состояния (3%: 10 ± 2 НПП/м²), около 1% приходится на сенильные растения (5 ± 1 НПП/м²). Следует отметить, что в усредненном спектре данного типа местообитания отмечены ювенильные растения (менее 1%). Проростков и отмирающих НПП не зафиксировано.

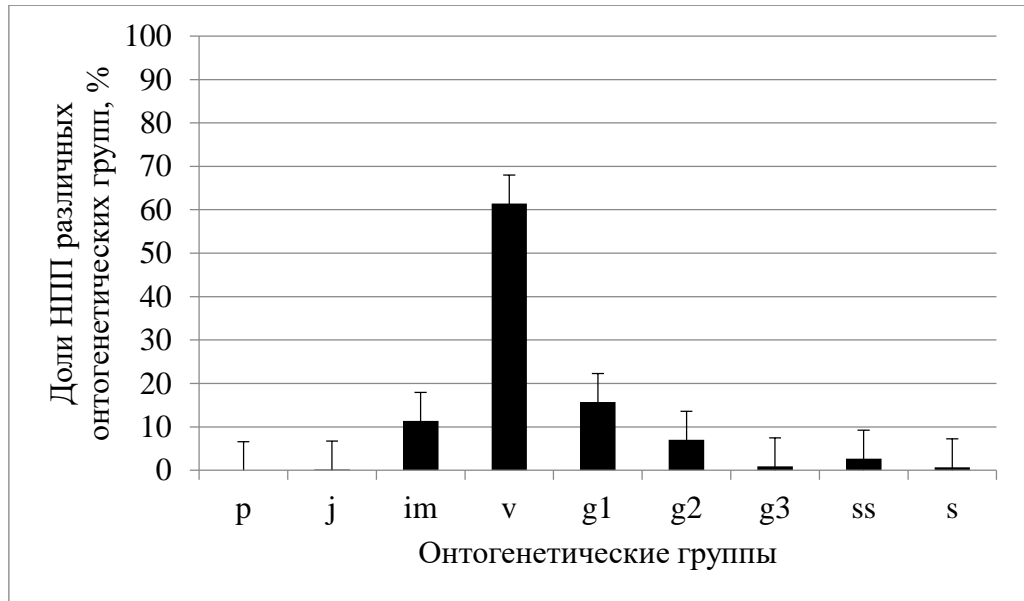


Рисунок 4.17 – Усредненный онтогенетический спектр *R. arcticus* в сырых сообществах на богатых почвах

Для онтогенетического спектра *R. arcticus* в сырых сообществах на среднебогатых почвах характерно преобладание особей виргинильного онтогенетического состояния – 54% (37 ± 3 НПП/м²) (рис. 4.18). На долю НПП имматурного онтогенетического состояния приходится 12% (17 ± 5 НПП/м²). НПП зрелого генеративного онтогенетического состояния составляют 3% (5 ± 1 НПП/м²), старого генеративного – 6% (5 ± 1 НПП/м²), молодого генеративного – 7% (7 ± 1 НПП/м²). Доля участия субсенильных НПП составляет 12% ($10,50 \pm 2,26$ НПП/м²), сенильных – 6% (8 ± 2 НПП/м²). Проростки, отмирающие и ювенильные растения не обнаружены.

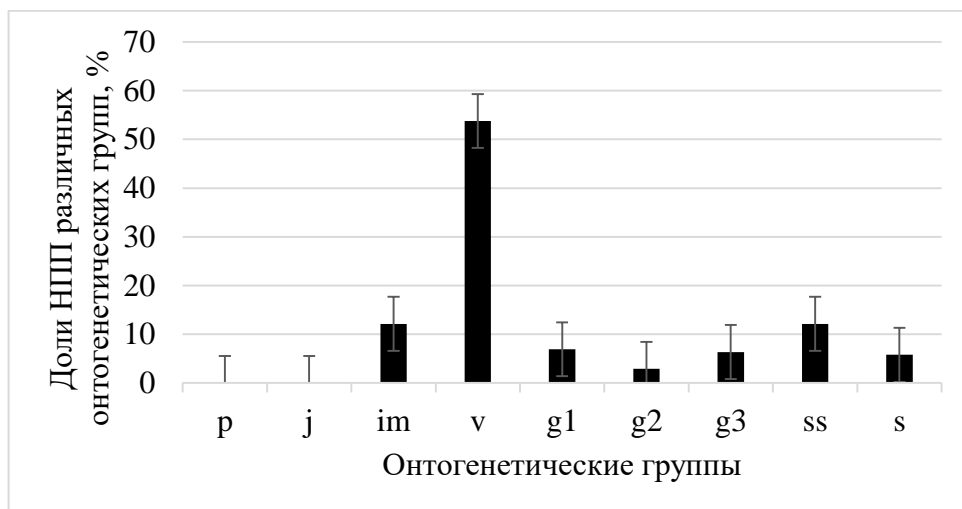


Рисунок 4.18 – Усредненный онтогенетический спектр *R. arcticus* в сырых сообществах на среднебогатых почвах

В онтогенетическом спектре *R. arcticus* в нормально дренированных сообществах на среднебогатых почвах преобладающей группой являются НПП прегенеративного периода (имматурные НПП составляют 17% (15 ± 3 НПП/м²); виргинильные – 55% (30 ± 3 НПП/м²) (рис. 4.19). На генеративную онтогенетическую группу в целом приходится 24%, из них на молодые НПП – 14% (9 ± 1 НПП/м²), зрелые генеративные – 10% (9 ± 1 НПП/м²), старые – менее 1% (3 ± 1 НПП/м²). Доля участия субсенильных растений невелика и составляет 3% (7 ± 2 НПП/м²), на субсенильные НПП приходится менее 1% (10 ± 2 НПП/м²). Проростки, отмирающие и ювенильные растения не обнаружены.

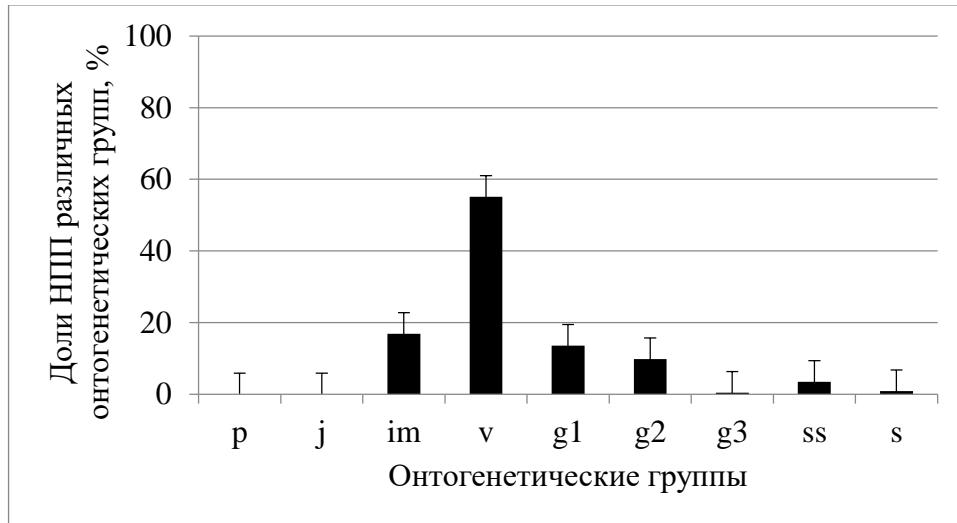


Рисунок 4.19 – Усредненный онтогенетический спектр *R. arcticus* в нормально дренированных сообществах на среднебогатых почвах

Онтогенетический спектр *R. arcticus* в заболоченных сообществах на среднебогатых почвах. Абсолютный максимум приходится на виргинильные растения (41%: 25 ± 4 НПП/м²) (рис. 4.20). На долю НПП молодого и зрелого генеративных онтогенетических состояний приходится по 13% (7 ± 2 НПП/м²; 8 ± 1 НПП/м²), старые генеративные НПП составляют 4% (5 ± 1 НПП/м²). На НПП имматурного онтогенетического состояния приходится 14% (19 ± 11 НПП/м²). Доля субсенильных растений невелика – 7% (7 ± 1 НПП/м²), сенильных – 3% (10 ± 2 НПП/м²). Следует отметить, что в усредненном спектре сообществ отмечены проростки (3%: 5 ± 1 НПП/м²) и ювенильные растения (менее 1%: 4 НПП/м²). Отмирающие растения не обнаружены.

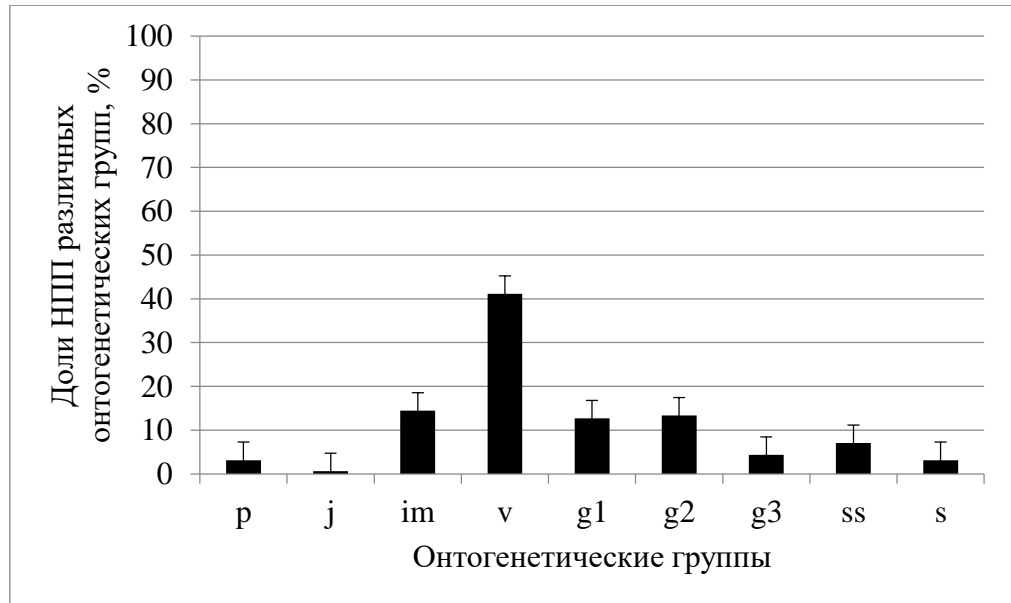


Рисунок 4.20 – Усредненный онтогенетический спектр *R. arcticus* в заболоченных сообществах на среднебогатых почвах

Режим увлажнения. Режим почвенного увлажнения оказывает значимое влияние на растения виргинильного, молодого и зрелого генеративного, субсенильного и сенильного онтогенетических состояний ($N=6,62-42,79$ при $p \leq 0,05$) (табл. 4.11). Установлено, что в сырых местообитаниях преобладали НПП виргинильного онтогенетического состояния (78 ± 7 НПП/м²), в заболоченных – имматурного и виргильного (16 ± 11 ; 16 ± 5 НПП/м², соответственно). В нормально дренированных местообитаниях преобладали виргинильные НПП (24 ± 3 НПП/м²).

Таблица 4.10 – Плотность НПП различных онтогенетических состояний в исследуемых группах местообитаний

Онтогенетические состояния	Эвтрофные (богатые) и сырые, $M \pm m$, НПП/м ²	Среднебогатые и сырые, $M \pm m$, НПП/м ²	Эвтрофные (богатые) и сырые, $M \pm m$, НПП/м ²	Эвтрофные (богатые) и сырые, $M \pm m$, НПП/м ²	Среднебогатые и сырые, $M \pm m$, НПП/м ²	Среднебогатые и нормально дренированные, $M \pm m$, НПП/м ²	Среднебогатые и заболоченные, $M \pm m$, НПП/м ²	Н-критерий Краскелла-Уоллиса	Уровень значимости (p)
	на начальных этапах восстановительной сукцессии		на промежуточных этапах восстановительной сукцессии	на поздних этапах восстановительной сукцессии					
p	-	-	-	-	-	-	5±1**	-	-
j	-	7±1	-	4**	-	-	4**	-	-
im	19±3	12,85±2	7±1	14±2	17±5	15±3	19±11	9,66	0,139
v	72±9	152±23	44±4	56±5	37±3	30±3	25±4	49,67*	0,000
g1	24±4	33±5	10±2	18±3	7±1	9±1	7±2	37,76*	0,000
g2	17±2	16±5	8±2	9±1	5±1	9±1	8±1	19,57*	0,000
g3	6±1	18±3	12**	7±2	6±1	3±1	5±1	18,11*	0,006
ss	5**	18±2	7±2	10±2	11±2	7±2	7±1	21,15*	0,002
s	-	-	9±2	5±1	8±2	10±2	10±2	0,00	1,000

Примечание: ** НПП встречены единично

Таблица 4.11 – Плотность НПП различных онтогенетических состояний *R. arcticus* в зависимости от почвенного увлажнения местообитаний

Онтогенетические группы	Сырые, М±m, НПП/м ²	Заболоченные, М±m, НПП/м ²	Нормально дренированные, М±m, НПП/м ²	N	H-критерий	p
p	-	1±0,3	-	20	0	1,000
j	6±1	1**	-	64	0	1,000
im	14±1	16±11	8±3	1941	1,58	0,453
v	78±7	16±5	24±3	11492	42,79*	0,000
g1	22±2	5±2	8±1	2912	27,88*	0,000
g2	13±1	5±1	8±1	1380	10,51*	0,050
g3	10±1	4±2	4±1	448	10,22	0,060
ss	11±1	5±2	4±2	668	8,52*	0,014
s	8±1	3±1	10±2	172	6,62*	0,037

Примечание: **НПП отмечены единично

Почвенное богатство. Дисперсионный анализ онтогенетической структуры вида в различных условиях почвенного богатства показал (табл. 4.12), что в сообществах на богатых почвах значимо выше плотность НПП имматурного онтогенетического состояния (16 ± 2 НПП/м²) (H=11,92 при $p \leq 0,05$), в местообитаниях со среднебогатыми почвами значимо выше плотность субсенильных растений (16 ± 2 НПП/м²) (H=3,89 при $p \leq 0,05$). Стоит отметить, что фактор почвенного богатства в исследуемых сообществах не оказывает значимого влияния на плотность НПП большинства онтогенетических состояний.

Таблица 4.12 – Плотность НПП различных онтогенетических состояний *R. arcticus* в сообществах в зависимости от почвенного богатства местообитаний

Онтогенетические группы	Среднебогатые, М±m, НПП/м ²	Богатые, М±m, НПП/м ²	N	H-критерий	p
p	1±0,3	-	20	-	-
j	6±1	4**	64	9,13*	0,003
im	11±2	16±2	1941	11,92*	0,001
v	72±10	57±4	11492	1,17	0,278
g1	18±3	18±2	2912	1,11	0,292
g2	10±2	12±1	1380	0	1,000
g3	11±2	6±1	448	0,61	0,440
ss	10±1	8±1	668	3,89*	0,049
s	7±2	8±1	172	3,8*	0,051

Примечание: ** НПП встречены единично

Давность нарушения. В ряду давности нарушения доли НПП имматурных, виргинильных и молодых генеративных значимо выше по сравнению с таковыми на промежуточных и поздних этапах ($N=8,83-28,5$ при $p \leq 0,05$) (рис. 4.13). Стоит отметить, что проростки и НПП сенильного онтогенетического состояния не выявлены на начальных этапах восстановления, проростки и имматурные растения – на промежуточном этапе.

Таблица 4.13 – Плотность НПП различных онтогенетических состояний *R. arcticus* на различных этапах восстановительных сукцессий

Онтогенетические группы	I этап M±m, НПП/м ²	II этап M±m, НПП/м ²	III этап M±m, НПП/м ²	N	H-критерий	p
p	-	-	1±0,3	20	-	-
j	6±1	-	3±2	64	-	-
im	16±2	7±1	14±2	1941	28,5*	0,000
v	110±13	44±4	41±3	11492	10,89*	0,004
g1	29±3	10±2	12±2	2912	8,83*	0,012
g2	17±2	8±2	8±1	1380	0,00	1,000
g3	13±2	12**	5±1	448	0,00	1,000
ss	13±2	7±2	8±1	668	1,58	0,453
s	-	9±2	7±1	172	-	-

Примечание: ** НПП встречены единично

Подзональное положение. В онтогенетической структуре вида в условиях южной и средней подзон тайги преобладают виргинильные растения – 53 ± 3 и 135 ± 27 НПП/м², соответственно ($N=3,87$ при $p \leq 0,05$). В среднем, плотность НПП различных онтогенетических групп значимо выше в подзоне средней тайги по сравнению с таковыми в южной ($N=3,87-14,87$ при $p \leq 0,05$) (табл. 4.14). Стоит отметить, что в подзоне южной тайги зафиксированы растения всех онтогенетических состояний, в пределах средней – отсутствуют проростки, ювенильные и сенильные НПП.

Таблица 4.14 – Плотность НПП различных онтогенетических состояний *R. arcticus* в условиях южной и средней тайги

Онтогенетические группы	Южная тайга M±m, НПП/м ²	Средняя тайга M±m, НПП/м ²	N	H-критерий	p
p	5±1	-	20	-	-
j	6±1	-	64	-	-
im	13±1	22±4	1941	12,74*	0,004
v	53±3	135±27	11492	3,87	0,051

g1	15±1	36±7	2912	8,25*	0,04
g2	9±1	20±3	1380	14,87*	0,001
g3	6±1	15±3	448	9,63*	0,002
ss	8±1	13±2	668	8,54*	0,004
s	8±1	-	172	-	-

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

Уровень освещенности. На поздних этапах восстановительных сукцессий сомкнутость яруса подлеска значимо влияет на количественные показатели ювенильных и молодых генеративных НПП. Так, плотность ювенильных НПП значимо возрастает с увеличением сомкнутости крон ($r=0,66$ при $p<0,05$). Другая картина прослеживается с молодыми генеративными НПП: их плотность снижается при увеличении сомкнутости кустарникового яруса ($r=-0,67$ при $p<0,05$). В сообществах на начальных этапах восстановления значимых корреляций не установлено (табл. 4.15).

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 $p<0,05$). В сообществах на начальных этапах восстановления значимых корреляций не установлено (табл. 4.16).

Таблица 4.15 – Взаимосвязи между онтогенетическими параметрами вида (плотностью НПП различных онтогенетических состояний) и экологическими характеристиками местообитаний на начальных этапах восстановления

Онтогенетические группы	Сомкнутость крон древостоя	Сомкнутость подлеска	ОПП ТКЯ	ПП МЛЯ	Видовое разнообразие	Общее число видов ТКЯ	Число видов в подлеске	Число видов МЛЯ
p	-	-	-	-	-	-	-	-
j	-	0,15	-0,15	0,11	-0,54	-0,41	-0,15	-0,02
im	-	-0,34	-0,32	0,21	0,14	-0,06	0,29	0,31
v	-	0,49	0,41	-0,64	0,71	0,75	0,32	-0,62
g1	-	-0,37	-0,23	0,21	0,26	0,12	0,81	0,28
g2	-	-0,25	-0,46	0,27	0,20	-0,12	-0,03	0,31
g3	-	0,43	-0,28	-0,35	0,21	0,09	0,03	-0,36
ss	-	-0,26	-0,09	0,03	0,39	0,28	0,77	0,13
s	-	-	-	-	-	-	-	-

Таблица 4.16 – Взаимосвязи между онтогенетическими параметрами вида (плотностью НПП различных онтогенетических состояний) и экологическими характеристиками местообитаний в сообществах на поздних этапах восстановления

Онтогенетические группы	Сомкнутость крон древостоя	Сомкнутость подлеска	ОПП ТКЯ	ПП МЛЯ	Видовое разнообразие	Общее число видов ТКЯ	Число видов в подлеске	Число видов МЛЯ,
p	-0,23	0,51	-	0,27	0,22	0,09	0,04	0,42
j	-0,34	0,66*	0,37	0,07	0,03	0,23	-0,16	-0,07
im	0,65	-0,13	-0,72*	0,04	-0,07	-0,16	0,17	0,39
v	0,60	-0,40	-0,19	0,12	0,29	0,29	-0,11	0,23
g1	-0,38	-0,67*	0,05	0,09	0,22	0,13	0,01	0,19
g2	0,36	-0,46	-0,04	-0,13	0,38	0,40	-0,27	0,25
g3	0,35	0,27	-0,22	-0,13	-0,34	-0,17	-0,27	0,07
ss	0,63	-0,14	-0,67	0,15	0,00	-0,06	0,12	0,42
s	-0,26	0,51	-0,33	0,07	0,11	0,00	0,05	-0,05

Примечание: * Значимые корреляции при $p < 0,05$

Выводы к подглаве.

1. Изученные ценопопуляции *R. arcticus* нормальные, облигатно неполночленные. Базовый онтогенетический спектр исследованных ЦП левостороннего типа, одновершинный, с абсолютным максимумом, приходящимся на виргинильные растения (58%).

2. В прегенеративном онтогенетическом периоде *R. arcticus* абсолютный максимум приходится на виргинильные растения: их доля в усредненных спектрах по группам местообитаний варьирует от 41% (в среднем 25 ± 4 НПП/м²) в сообществах среднебогатых и заболоченных местообитаний на поздних этапах восстановительных сукцессий до 71% (в среднем 152 ± 23 НПП/м²) – в среднебогатых и сырых сообществах с давностью нарушения менее 10 лет. Доля участия проростков в среднем не превышает 1%. Максимальные показатели плотности и доли участия приходятся на молодые генеративные НПП и варьируют от 7 (в среднем 7 ± 1 НПП/м²) в сообществах среднебогатых и сырых местообитаний на поздних этапах восстановления до 17% – в среднебогатых и сырых с давностью нарушения менее 10 лет (в среднем 33 ± 5 НПП/м²). Минимальные значения приходятся на старую генеративную группу и изменяются от 0,1 в среднебогатых и нормально дренированных местообитаниях на поздних этапах восстановления до 6% (в среднем 18 ± 3 НПП/м²) в среднебогатых и сырых на начальных этапах восстановления после нарушений. Постгенеративная фракция представлена субсенильными и немногочисленными сенильными НПП. В среднем доля участия субсенильных НПП варьировала от 0 в сообществах среднебогатых и нормально дренированных местообитаний до 12% (в среднем 11 ± 2 НПП/м²) – в среднебогатых и сырых с давностью нарушения более 60 лет. Незначительное количество НПП сенильной фракции (в диапазоне в среднем от 5 до 10 НПП/м²), вероятнее всего, обусловлено отмиранием большинства НПП в старом генеративном и субсенильном состояниях.

3. Анализ интегральных характеристик онтогенетической структуры вида показал, что большинство исследуемых ЦП характеризуются как

эффективно самоподдерживающиеся (самоподдерживаются эффективно и умеренно в соотношении $\approx 16:3$), молодого и перспективного типа с низкими темпами старения, средними показателями индекса зрелости ($I_g=0,18-0,44$) и высокими – индекса молодости ($I_v=0,51-0,79$). На основе соотношения значений индексов возрастности (Δ) и эффективности (ω) (согласно классификации «дельта-омега» Л.А. Животовского) большинство исследуемых ЦП относятся к молодому типу, ЦП 9,10 и 19 – к переходному.

4. 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 (молодого, зрелого и старого генеративного) в целом низкое. Вероятно, это также обусловлено медленным прохождением прегенеративных онтогенетических состояний с более длительным пребыванием в виргинильном состоянии и накоплением НПП в этом состоянии; относительно непродолжительным пребыванием в зрелом генеративном и, особенно, в постгенеративных состояниях. Вегетативное размножение, как один из способов самоподдержания популяций, играет большую роль в репродуктивной биологии растений. Это особенно важно в том случае, если семенное размножение подавлено (Османова, 2009).

4.3. Морфометрические параметры генеративных НПП *R. arcticus*

Оценка ценотического статуса растительных особей, их особенностей и свойств, функциональных связей является базовой основой изучения растительных сообществ (Шмальгаузен, 1968; Злобин, 1989; Ростова, 1992). Без изучения внутренней и внешней изменчивости невозможно раскрыть прогнозные значения явлений состояния ценопопуляции. Поливариантность жизненных состояний является результатом взаимоотношений организма со средой и характеризует потенциальные возможности вида и его норму реакций на окружающую эколого-фитоценотическую обстановку, что позволяет судить о жизненном состоянии вида в целом. Изменчивость продуктивных процессов определяется с помощью комплекса количественных и линейных морфометрических параметров (Злобин, 1980, 1996). Любая особь характеризуется определенным набором признаков (набор компонентов фенотипа), которые выступают в качестве параметров ее морфологического статуса (Злобин, 2009). Количественные и качественные морфометрические признаки в равной степени имеют важное значение в формировании фенотипа растения. На качественных признаках базируется выделение и анализ возрастных состояний популяций, на количественных – онтогенез и жизненное состояние особей (Злобин, 2009). Важнейшая особенность популяции в определенном сообществе поддерживать свой гомеостаз реализуется через поливариантность развития особей и пластичность жизненных и репродуктивных стратегий (Grime, 2001; Ишмуратова и др, 2020).

В целом для исследуемых ценопопуляций изменчивость морфометрических параметров варьирует в диапазоне от среднего до очень высокого ($CV=16-61\%$) (табл. 4.17). Согласованная изменчивость параметров (R^2_{ch}) характеризуется широким диапазоном значений от 0,22 до 0,70. Причем, наибольшие значения согласованной изменчивости отмечены для таких признаков, как высота генеративного НПП, длины 2,4 и 5 междоузлий ($R^2_{ch}>0,6$). Средней степенью детерминированности отличаются длины 1,3 и 6 междоузлий, количество

междоузлий и длина черешка листа третьего от основания побега междоузлия (R^2_{ch} в диапазоне от 0,5 до 0,6). Минимальные значения коэффициента отмечены для длин 1 и 6 междоузлий, длины и ширины центральной доли листа третьего от основания побега междоузлия, длины цветоножки, количества листьев и цветков ($R^2_{ch} < 0,5$). Эмпирические кривые распределения исследуемых параметров генеративных НПП хорошо аппроксимируются нормальным распределением и характеризуются левосторонней скошенностью ряда распределения для высоты генеративного НПП, длин 2 и 4 междоузлий и длины черешка листа третьего от основания побега междоузлия; правосторонней – для длин 1 и 3 междоузлий, параметров центральной доли листа, количества листьев, междоузлий и цветков, длины цветоножки. Однофакторный дисперсионный анализ с использованием F-критерия Фишера показал существенность различий между исследуемыми параметрами в различных группах местообитаний (табл. 4.18).

Таблица 4.17 – Морфометрические параметры генеративных НПП *R. arcticus* в исследуемых фитоценозах

№ п/п	Параметры	Обозначения	$\bar{X}_i \pm S_x$ min-max	CV, %	Уровень общей изменчивости	R^2_{ch}	I_p	E	K_a	Асимметрия****
1	высота НПП (см)	H	$\frac{13,33 \pm 0,59}{5-30,70}$	20	средний	0,70	0,52	0,2	-0,2	Л
2	длина 1 междоузлия (см)	I_1	$\frac{2,97 \pm 0,28}{0,1-9,62}$	44	высокий	0,49	0,80	0,2	1,1	ПР
3	длина 2 междоузлия (см)	I_2	$\frac{2,92 \pm 0,17}{0,2-7,50}$	26	повышенный	0,61	0,57	-0,6	-0,2	Л
4	длина 3 междоузлия (см)	I_3	$\frac{3,17 \pm 0,11}{0,4-7,50}$	16	средний	0,52	0,40	0,3	0,5	ПР
5	длина 4 междоузлия (см)	I_4	$\frac{2,73 \pm 0,15}{0,1-6,30}$	60	очень высокий уровень	0,63	0,85	0,2	-0,2	Л
6	длина 5 междоузлия (см)	I_5	$\frac{2,00 \pm 0,20}{0,1-6,00}$	37	высокий	0,64	0,94	-	-	-
7	длина 6 междоузлия (см)	I_6	$\frac{1,73 \pm 0,20}{0,1-9,30}$	47	высокий	0,33	0,87	-	-	-

8	длина 7 междоузлия (см)	I_7	$\frac{1,59 \pm 0,24}{0,1-5,50}$	50	высокий	-	0,95	-	-	-
9	длина 8 междоузлия (см)	I_8	$\frac{1,84 \pm 0,19}{0,3-4,15}$	31	повышенный	-	0,40	-	-	-
10	длина 9 междоузлия (см)	I_9	$\frac{1,23^*}{0,3-5,50}$	15	средний	-	-	-	-	-
11	длина 10 междоузлия (см)	I_{10}	5,70**	24	средний	-	-	-	-	-
12	число междоузлий (см)	I_{LP}	$\frac{4,62 \pm 0,17}{2-10}$	25	средний	0,52	0,50	0,3	0,7	ПР
13	высота центральной доли листа третьего от основания побега междоузлия (см)	L_{pet}	$\frac{3,28 \pm 0,18}{0,64-6,70}$	25	средний	0,35	0,51	-0,5	1,2	ПР
14	ширина центральной доли листа третьего от основания побега междоузлия (см)	Wh_{pet}	$\frac{3,02 \pm 0,17}{0,51-6,80}$	19	средний	0,35	0,59	0,1	0,3	ПР
15	длина черешки листа третьего от основания побега междоузлия (см)	$N_{fol.pet}$	$\frac{2,73 \pm 0,15}{0,4-9,8}$	61	очень высокий уровень	0,55	0,54	2,4	-0,2	Л
16	число листьев (шт)	N_{fol}	$\frac{4,31 \pm 0,19}{1-13}$	16	средний	0,29	0,52	4,1	0,3	ПР
17	длина цветоножки (см)	N_L	$\frac{1,78 \pm 0,15}{0,1-6,10}$	20	средний	0,22	0,91	-0,7	0,9	ПР

18	количество о цветков (шт.)	N_I	$\frac{1,19 \pm 0,04}{1-5}$	44	высокий	0,37	0,91	2,9	0,6	ПР
----	----------------------------------	-------	-----------------------------	----	---------	------	------	-----	-----	----

Условные обозначения: * отмечен 1 НПП; ** отмечено 2 НПП; ***асимметрия Л – левосторонняя, ПР – правосторонняя; $\bar{X} \pm Sx$ – среднее арифметическое \pm ошибка среднего арифметического, min-max – минимальные и максимальные значения; I_p – коэффициент фитоценотической пластичности; E – коэффициент эксцесса; K_a – коэффициент асимметрии (по Ю.А. Злобину, 1989)

Группа местообитаний. В сообществах, находящихся на начальных этапах восстановительных сукцессий генеративный НПП значимо выше в сырых местообитаниях со среднебогатыми почвами: в среднем он достигает $13,42 \pm 0,29$ см, для эвтрофных местообитаний данный параметр составляет $12,38 \pm 0,27$ см. (табл. 4.18, рис. 4.21). Вариабельность данного параметра характеризуется повышенным уровнем при богатых и среднего богатства почвах – 34% и 26%, соответственно. На генеративном НПП, как правило, формируется от 2 до 8 междоузлий, в среднем их количество составляет 5 штук. Данный параметр в исследуемых сообществах характеризуется средним уровнем общей изменчивости (22-25%). Для мезотрофных сообществ длины междоузлий увеличиваются с 1 по 3 междоузлие (3,18-3,43 см), снижаются в диапазоне от 4 до 7 междоузлия (2,89-0,91 см), средняя длина 8 междоузлия составляет $1,60 \pm 0,10$ см. В целом, следует отметить, что длины междоузлий в богатых сообществах возрастают в ряду от 1 до 5 междоузлия в диапазоне от $2,53 \pm 0,09$ до $2,59 \pm 0,12$ см, а начиная с 6 междоузлия – уменьшаются, минимальные значения длины отмечены для 7 междоузлия ($1,80 \pm 0,21$ см).

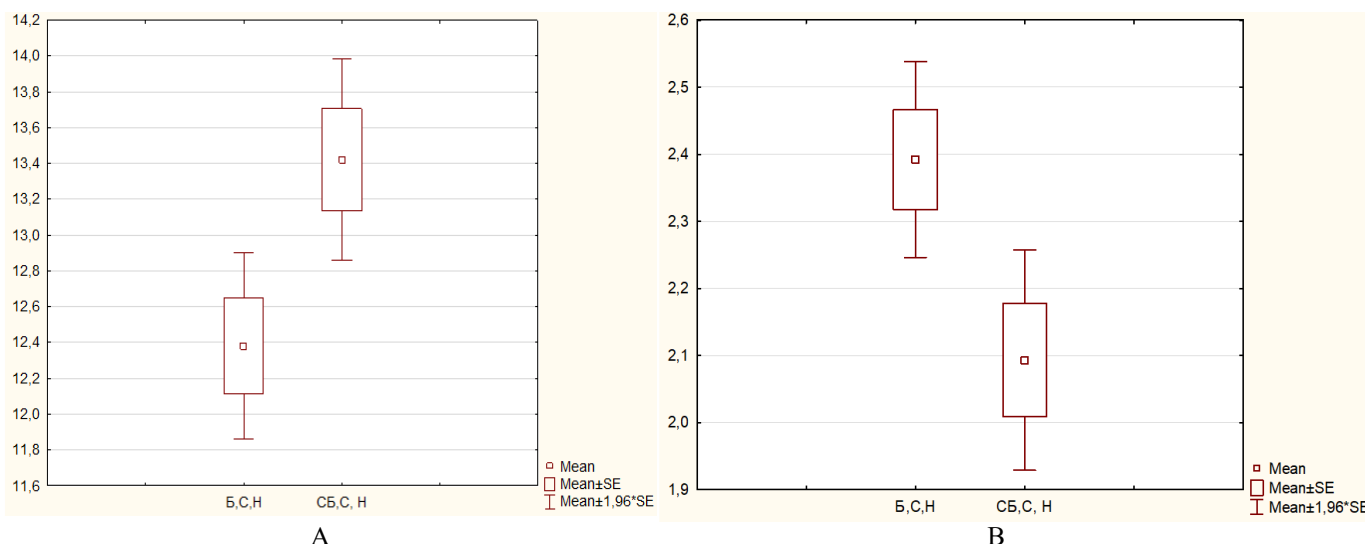


Рисунок 4.21 – Высота генеративного НПП (А) и длина цветоножки (В) генеративного НПП *R. arcticus* и в сообществах с различной степенью почвенного богатства и увлажнения на начальных этапах (Н) восстановительных сукцессий (в см)

Условные обозначения: Б,С – богатые, сырые; СБ,С – среднебогатые, сырые

Параметры центральной доли листа третьего от основания НПП междоузлия характеризуются высокими и очень высокими уровнями коэффициента вариации ($CV=37-63\%$), за исключением ширины центральной доли листа третьего от основания НПП в среднебогатых сырых местообитаниях, вариабельность которой имеет средний уровень изменчивости и составляет 25%. В среднем на НПП отмечено $5 \pm 0,1$ листьев, изменчивость параметра характеризуется высокой изменчивостью ($CV=38\%$).

Высота центральной доли листовой пластинки в среднебогатых сообществах ($2,86 \pm 0,11$ см) незначительно ниже таковой в эвтрофных ($2,90 \pm 0,07$ см). Длина черешка листа третьего от основания НПП в богатых местообитаниях значимо выше ($2,54 \pm 0,08$), по сравнению со среднебогатыми ($2,08 \pm 0,11$ см). Ширина центральной доли листа третьего от основания НПП междоузлия в среднем незначительно выше в среднебогатых сообществах ($3,07 \pm 0,07$ см), по сравнению с эвтрофными ($2,44 \pm 0,06$ см).

В исследуемых сообществах на начальных этапах восстановительных сукцессий на генеративном НПП закладывается до 4 цветков, в среднем их количество составляет $1 \pm 0,08$ штуку. Данный параметр характеризуется высокими показателями изменчивости ($CV=43-48\%$). Длина цветоножки в эвтрофных местообитаниях значимо выше ($2,39 \pm 0,07$ см), по сравнению со среднебогатыми

($2,09 \pm 0,08$ см), и обладает средним уровнем изменчивости (рис. 4.21B) ($CV=22-25\%$).

Морфометрические параметры растений, произрастающих в местообитаниях на начальных этапах восстановительных сукцессий, характеризуются большим, по сравнению с другими рассматриваемыми сообществами, количеством корреляционных связей. Так, в сырых и эвтрофных местообитаниях индекс морфологической интеграции сообществ составил 15%, статистически значимые корреляции – 14. Высота генеративного НПП в данных группах местообитаний в средней степени коррелирует с длиной 4 междоузлия и количеством междоузлий ($r=0,44-0,47$; при $p<0,05$). Наиболее тесные взаимосвязи отмечены между длинами 1 и 2 междоузлий ($r=0,65$; при $p<0,05$) (рис. 4.22), между длиной 2 междоузлия и шириной центральной доли листа третьего от основания НПП междоузлия ($r=0,60$; при $p<0,05$). Средней силы взаимосвязи отмечены между длиной 1 междоузлия и длиной цветоножки, длиной 3 междоузлия и параметрами центральной доли листа третьего от основания НПП междоузлия (длиной и шириной), между длиной 4 междоузлия и шириной центральной доли листа третьего от основания НПП междоузлия, между длинами 5 и 6 междоузлий, между длиной центральной доли листа третьего от основания НПП междоузлия и количеством листьев, между длиной цветоножки и длиной центральной доли листа третьего от основания НПП междоузлия, между количеством листьев и количеством междоузлий ($r=0,36-0,55$; при $p<0,05$). Отрицательные корреляционные связи ($r=-0,42-0,43$; при $p<0,05$) выявлены между длиной 5 междоузлия и длинами 1 и 2 междоузлий.

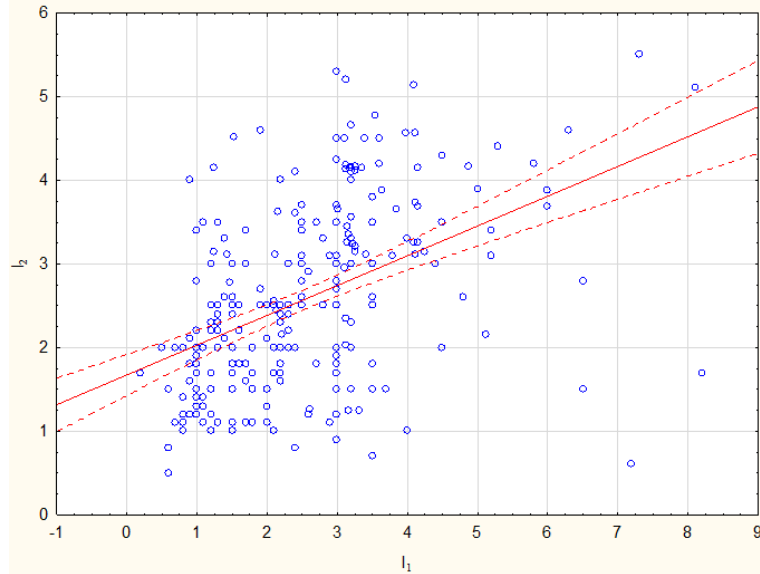


Рисунок 4.22 – Взаимосвязь между длинами 1 и 2 междоузлий генеративного НПП в сырых и эвтрофных местообитаниях на начальных этапах восстановительных сукцессий

В сырых сообществах на среднебогатых почвах отмечена относительно высокая скоррелированность морфоструктур: индекс морфологической интеграции составил 19%, статистически значимых корреляций – 17. Установлены корреляции в диапазоне ($r=0,41-0,62$ при $p<0,05$) между высотой генеративного НПП и ряда рассматриваемых параметров (рис. 4.23), за исключением длин 2,3,5,6 междоузлий, параметров центральной доли листа третьего от основания НПП междоузлия и длиной цветоножки. Отрицательная корреляционная связь отмечена между длинами 1 и 5, 2 и 5 междоузлий, между длиной 2 междоузлия и шириной центральной доли листа третьего от основания НПП междоузлия, между длиной 3 междоузлия и шириной центральной доли листа третьего от основания НПП междоузлия, между длиной и шириной центральной доли листа третьего от основания НПП междоузлия. Относительно высокой силы взаимосвязь выявлена между длиной 3 междоузлия и длиной центральной доли листа третьего от основания НПП междоузлия. В диапазоне ($r=0,42-0,58$ при $p < 0,05$) с длиной 1 междоузлия коррелирует длина цветоножки, с длиной 1 междоузлия – длина 2 междоузлия, с длиной 4 междоузлия коррелируют длина 5 междоузлия, количество листьев, цветков и междоузлий; с длиной 5 междоузлия – количество листьев, с длиной длиной черешка центральной доли листа третьего от основания НПП междоузлия – длина

центральной доли листа третьего от основания НПП междуузлия, с количеством листьев коррелирует количество междуузлий.

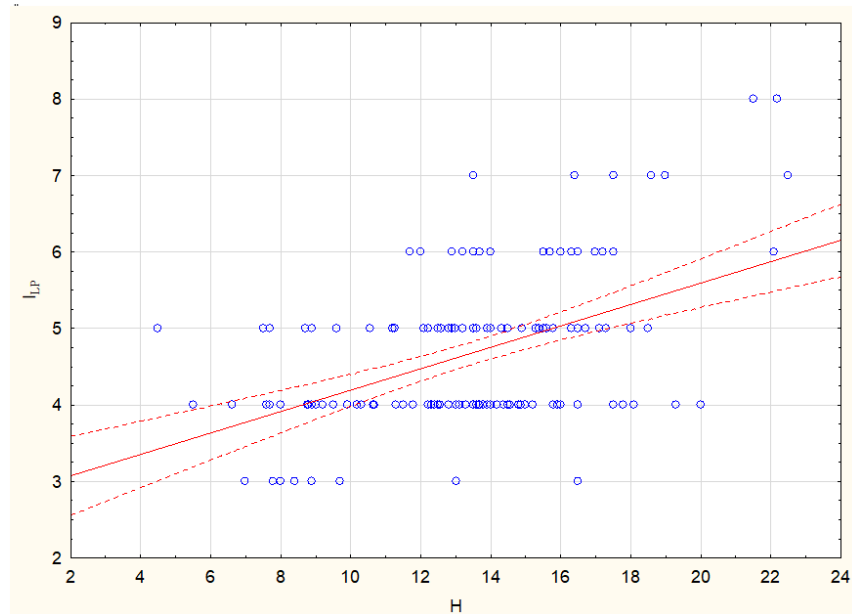


Рисунок 4.23 – Взаимосвязь между высотой генеративного НПП и количеством междуузлий в сырых и мезотрофных местообитаниях на начальных этапах восстановительных сукцессий

Высота генеративного НПП в **сообществах на промежуточных этапах восстановительной сукцессий** характеризуется повышенным уровнем изменчивости ($CV=27\%$) и изменяется от 6,9 до 24,20 см, в среднем достигает $16,90 \pm 0,4$ см. Генеративный НПП в среднем формирует $5 \pm 0,17$ междуузлий, количество которых изменяется от 3 до 7 штук ($CV=21\%$). Максимальное значение длины отмечено для 1 междуузлия – $5,45 \pm 0,41$ см, минимальное – для длины 7 ($0,13 \pm 0,03$ см). Общая изменчивость длин междуузлий варьирует в диапазоне от 26 до 106% и характеризуется изменчивость в интервале от повышенного до очень высокого уровня.

Параметры листа третьего от основания НПП междуузлия и генеративной сферы растения в сообществе характеризуются средним уровнем изменчивости ($CV=21-24\%$), за исключением длины цветоножки, которая варьирует в широких пределах от 0,23 до 3,96 см ($CV=62\%$). Длина центральной доли листа третьего от основания НПП междуузлия в среднем составляет $2,65 \pm 0,4$ см и варьирует от 1,36 до 4,10 см, ширина – $4,04 \pm 0,4$ и варьирует от 2,13 до 5,60 см, длина черешка листа

третьего от основания НПП междоузлия – $2,19 \pm 0,4$ см и изменяется от 1,39 до 3,69 см. На побеге чаще всего закладывается 1 цветок и формируется $4 \pm 0,25$ листа, изменчивость признака средняя и высокая, соответственно ($CV=21$ и 38%).

Индекс морфологической интеграции – 2% , статистически значимых корреляций – 2. Отмечена средней силы отрицательная корреляционная связь между длиной 2 междоузлия и количеством междоузлий ($r=-0,54$; $P<0,05$), положительная – между длинами 5 и 3 междоузлий и длиной черешка листа третьего от основания НПП междоузлия ($r=0,53$ при $p<0,05$) (рис.4.24).

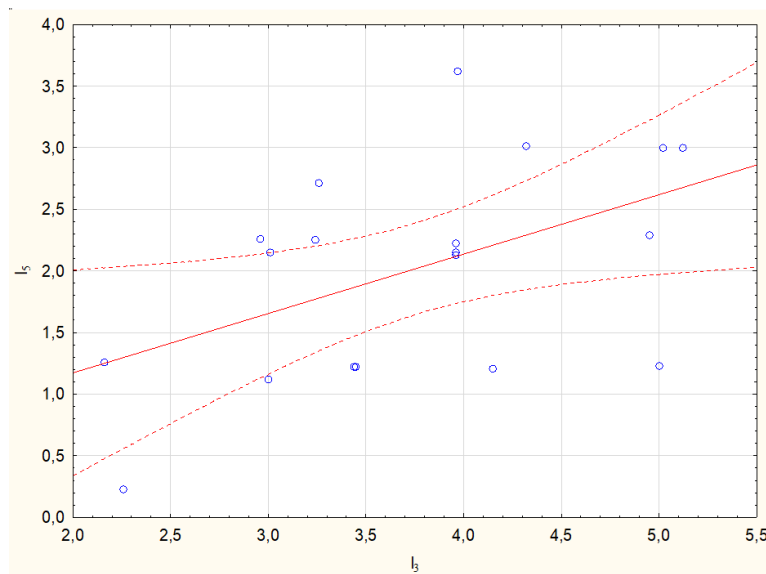


Рисунок 4.24 – Взаимосвязь между длинами 5 и 3 междоузлий в сырых и эвтрофных местообитаниях на промежуточных этапах восстановительных сукцессий

На поздних этапах восстановительных сукцессий средняя высота генеративного НПП значимо выше в сырых местообитаниях среднего богатства по сравнению со среднебогатыми сырыми и нормально дренированными и составляет $19,46 \pm 0,7$ см (рис. 4.25). Значимых различий между высотой генеративного НПП, отмеченных в условиях богатых, сырых местообитаний и среднебогатых заболоченных не выявлено. Наименьшие значения данного параметра отмечены для среднебогатых местообитаний с нормальным уровнем дренажа ($10,81 \pm 0,3$ см; $CV=34\%$). Коэффициент вариации высоты генеративного НПП в исследуемых сообществах варьирует от 19 до 34%.

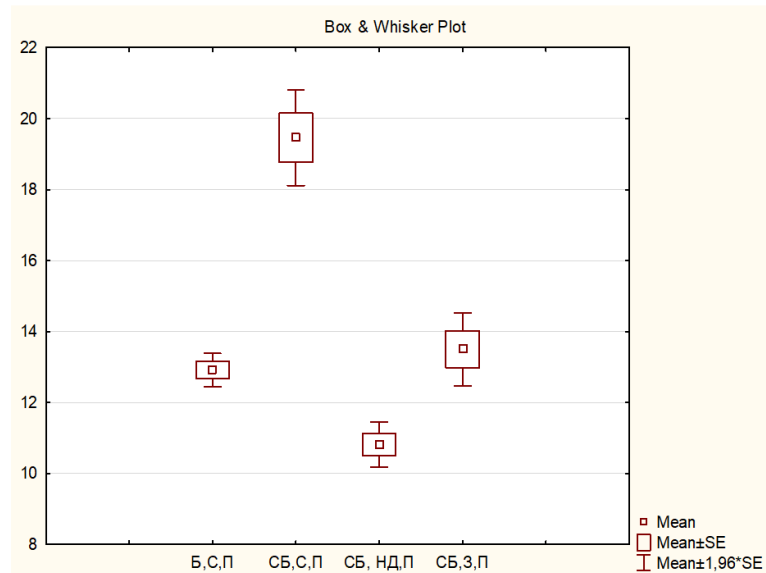


Рисунок 4.25 – Высота генеративного НПП в различных условиях влажности и почвенного богатства на поздних этапах (П) восстановительных сукцессий
 Условные обозначения: Б,С – богатые, сырые; СБ,С – среднебогатые, сырые; СБ,НД – среднебогатые, нормально дренированные; СБ,З – среднебогатые, заболоченные местообитания

В исследуемых фитоценозах генеративные НПП формируют от 2 до 10 междоузлий, вариабельность параметра имеет средние и повышенные значения (20-31%).

Длина черешка центральной доли листа третьего от основания НПП междоузлия в среднебогатых и сырых сообществах колеблется от 0,98 до 2,50 см и характеризуется средним значением изменчивости ($CV=17\%$). Максимальные показатели изменчивости ($CV=43\%$) отмечены для ширины центральной доли листа третьего от основания НПП междоузлия в заболоченных и богатых сообществах, которая варьирует в диапазоне от 0,51 до 5,77 см. Параметры листа третьего от основания НПП междоузлия варьируют в диапазоне от среднего до высокого уровня ($CV=17-43\%$). Максимальная средняя длина центральной доли листа третьего от основания НПП междоузлия отмечена для растений, произрастающих в среднебогатых и нормально дренированных местообитаниях ($3,97 \pm 0,06$ см), минимальная – в среднебогатых и сырых ($2,54 \pm 0,13$ см). Минимальными средними значениями характеризуется ширина центральной доли листа третьего от основания НПП междоузлия растений, произрастающих в богатых и сырых местообитаниях ($2,54 \pm 0,04$ см), наибольшими – для растений в условиях среднего богатства и сырых – $4,18 \pm 0,17$ см. Минимальное среднее

значение для длины черешка листа третьего от основания НПП междуузлия отмечено для растений среднебогатых и сырых местообитаний ($1,94 \pm 0,4$ см), максимальное – для среднебогатых нормально дренированных ($3,31 \pm 0,2$ см).

Коэффициент вариации для параметров генеративной сферы растения изменяется в пределах от среднего до высокого ($CV=27-66\%$). На генеративном НПП закладывается от 1 до 4 цветков, данный параметр характеризуется повышенными и высокими значениями изменчивости ($CV=27-49\%$). Длина цветоножки колеблется от 0,1 до 4,30 см и демонстрирует очень высокие значения изменчивости ($CV=53-66\%$).

Корреляционный анализ показал, что в эвтрофных и сырых сообществах морфометрические параметры растений характеризуются относительно слабой степенью интеграции: индекс морфологической интеграции низкий – 15%, количество статистически значимых корреляций – 14. В диапазоне ($r=0,54-0,71$ при $p<0,05$) коррелирует высота генеративного НПП и длины 4-6 междуузлий (рис. 4.27). Длина 1 междуузлия положительно коррелирует с длиной 2-го ($r=0,55$ при $p<0,05$) и отрицательно с длинами 5,6 междуузлий и длиной черешка листа третьего от основания НПП междуузлия. Для длин 2,3 и 4 междуузлий отмечены отрицательные взаимосвязи ($r=-0,52-0,58$ при $p<0,05$) с длиной 5 междуузлия, и количеством листьев, соответственно. Положительные взаимосвязи ($r=0,54-0,76$ при $p<0,05$) отмечены между длинами 4 и 5 междуузлий, между длинами 5 и 6 междуузлий, между длиной черешка листа третьего от основания НПП междуузлия и количеством живых листьев, между длиной 6 междуузлия и длиной цветоножки.

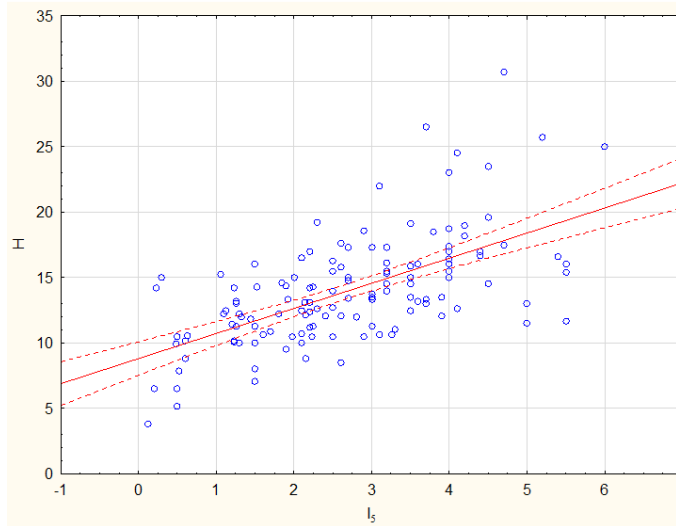


Рисунок 4.27 – Взаимосвязь между высотой генеративного НПП и длиной 5 междоузлия в сырых и эвтрофных местообитаниях на начальных этапах восстановительных сукцессий

Среди параметров растений, произрастающих в местообитаниях среднего богатства и нормально дренированных, выявлены положительные корреляционные взаимосвязи между высотой генеративного НПП и длиной 4 междоузлия ($r=0,90$ при $p<0,05$) (рис. 4.28), между высотой генеративного НПП и количеством междоузлий ($r=0,72$ при $p<0,05$), между длинами 1 и 6 междоузлий ($r=0,81$ при $p<0,05$), между длиной 4 междоузлия и количеством междоузлий ($r=0,74$ при $p<0,05$); отрицательные ($r=-0,84$ при $p<0,05$) – между длиной черешка листа третьего от основания НПП междоузлия и длинами 3 и 4 междоузлий. Индекс морфологической интеграции низкий – 9%, количество статистически значимых корреляций – 7.

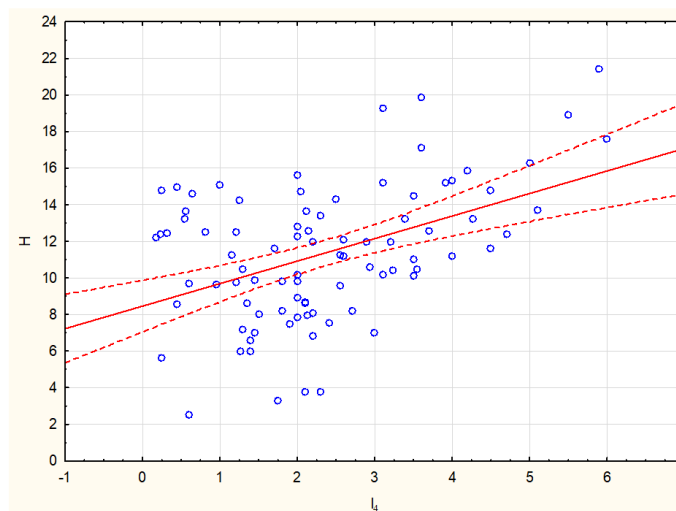


Рисунок 4.28 – Взаимосвязь между высотой генеративного НПП и длиной 4 междоузлия в местообитаниях среднего богатства и нормально дренированных на поздних этапах восстановительных сукцессий

Корреляционный анализ морфометрических параметров вида в заболоченных местообитаниях среднего богатства показал, что длина 1 междоузлия отрицательно взаимосвязана с длиной 5 междоузлия ($r=-0,85$ при $p<0,05$), положительно – с длиной и шириной центральной доли листа третьего от основания НПП междоузлия ($r=0,84-0,93$ при $p<0,05$) (рис. 4.29). Для длины 2 междоузлия отмечена положительная взаимосвязь с шириной центральной доли листа третьего от основания НПП междоузлия ($r=0,84$ при $p<0,05$). Длины 3 и 4 междоузлий скоррелированы между собой ($r=0,90$ при $p<0,05$). Положительная корреляционная связь отмечена между длиной и шириной центральной доли листа третьего от основания НПП междоузлия ($r=0,84$ при $p<0,05$). Индекс морфологической интеграции невысокий – 7%, количество статистически значимых корреляций – 7.

Таблица 4.18 – Морфометрические параметры генеративных НПП *Rubus arcticus* в различных группах местообитаний

Параметры, ед. изм.	Объем выборки (N)	Эвтрофные (богатые) и сырые M±m/CV, %	Среднебогатые и сырые M±m/CV, %	Эвтрофные (богатые) и сырые M±m/CV, %	Эвтрофные (богатые) и сырые M±m/CV, %	Среднебогатые и сырые M±m/CV, %	Среднебогатые и нормально дренированные M±m/CV, %	Среднебогатые и заболоченные M±m/CV, %	Критерий Фишера (F _{эмп})	Уровень значимости (p)
		на начальных этапах восстановительной сукцессии		на промежуточных этапах восстановительной сукцессии	на поздних этапах восстановительной сукцессии					
H, см	1340	$\frac{12,38 \pm 0,27}{34}$	$\frac{13,42 \pm 0,29}{26}$	$\frac{16,90 \pm 0,78}{27}$	$\frac{12,91 \pm 0,24}{30}$	$\frac{19,46 \pm 0,69}{19}$	$\frac{10,81 \pm 0,32}{34}$	$\frac{13,50 \pm 0,52}{30}$	27,14*	0,00
I ₁ , см	1340	$\frac{2,53 \pm 0,09}{56}$	$\frac{3,18 \pm 0,12}{45}$	$\frac{5,45 \pm 0,41}{44}$	$\frac{1,87 \pm 0,07}{60}$	$\frac{5,71 \pm 0,42}{40}$	$\frac{3,05 \pm 0,11}{43}$	$\frac{2,25 \pm 0,21}{72}$	64,91*	0,00
I ₂ , см	1340	$\frac{2,58 \pm 0,07}{43}$	$\frac{3,21 \pm 0,08}{29}$	$\frac{4,07 \pm 0,18}{26}$	$\frac{2,54 \pm 0,08}{48}$	$\frac{4,30 \pm 0,17}{22}$	$\frac{2,68 \pm 0,10}{43}$	$\frac{2,66 \pm 0,17}{49}$	22,59*	0,00
I ₃ , см	1340	$\frac{2,98 \pm 0,07}{35}$	$\frac{3,43 \pm 0,09}{31}$	$\frac{3,68 \pm 0,17}{27}$	$\frac{3,12 \pm 0,08}{43}$	$\frac{3,77 \pm 0,19}{28}$	$\frac{3,03 \pm 0,13}{47}$	$\frac{2,88 \pm 0,13}{36}$	5,03*	0,00
I ₄ , см	753	$\frac{2,93 \pm 0,07}{36}$	$\frac{2,89 \pm 0,07}{28}$	$\frac{3,22 \pm 0,16}{30}$	$\frac{2,93 \pm 0,09}{46}$	$\frac{3,36 \pm 0,20}{33}$	$\frac{2,36 \pm 0,15}{58}$	$\frac{2,64 \pm 0,19}{52}$	5,03*	0,00
I ₅ , см	402	$\frac{2,59 \pm 0,12}{49}$	$\frac{2,00 \pm 0,15}{63}$	$\frac{2,01 \pm 0,20}{43}$	$\frac{2,68 \pm 0,11}{50}$	$\frac{2,26 \pm 0,25}{29}$	$\frac{1,78 \pm 0,21}{73}$	$\frac{2,35 \pm 0,21}{54}$	4,40*	0,00
I ₆ , см	195	$\frac{2,27 \pm 0,24}{75}$	$\frac{1,83 \pm 0,34}{97}$	$\frac{0,81 \pm 0,28}{106}$	$\frac{2,30 \pm 0,18}{68}$	$\frac{1,34 \pm 0,48}{80}$	$\frac{0,63 \pm 0,16}{86}$	$\frac{2,14 \pm 0,28}{55}$	3,56*	0,00
I ₇ , см	74	$\frac{2,03 \pm 0,38}{65}$	$\frac{0,91 \pm 0,21}{65}$	$\frac{0,13 \pm 0,03}{43}$	$\frac{1,70 \pm 0,23}{86}$	$\frac{1,15 \pm 0,94}{115}$	0,12**	$\frac{1,35 \pm 0,37}{73}$	1,53	0,18
I ₈ , см	17	$\frac{1,80 \pm 0,21}{20}$	$\frac{1,60 \pm 0,10}{9}$	-	$\frac{0,96 \pm 0,15}{49}$	-	-	$\frac{2,38 \pm 1,78}{106}$	2,21	0,16

I_9 , см	8	-	-	-	$\frac{1,23 \pm 0,62}{143}$	-	-	-	-	-
I_{10} , см	1	-	-	-	5,70**	-	-	-	-	-
L_{pet} , см	1340	$\frac{2,90 \pm 0,07}{37}$	$\frac{2,86 \pm 0,11}{47}$	$\frac{2,65 \pm 0,11}{24}$	$\frac{3,33 \pm 0,06}{24}$	$\frac{2,54 \pm 0,13}{27}$	$\frac{3,97 \pm 0,09}{25}$	$\frac{3,57 \pm 0,11}{23}$	27,55*	0,00
Wh_{pet} , см	1340	$\frac{2,44 \pm 0,06}{38}$	$\frac{3,07 \pm 0,07}{25}$	$\frac{4,04 \pm 0,15}{22}$	$\frac{2,54 \pm 0,04}{24}$	$\frac{4,18 \pm 0,17}{22}$	$\frac{3,22 \pm 0,08}{29}$	$\frac{3,10 \pm 0,17}{43}$	44,59*	0,00
$N_{fol.pet}$, см	1340	$\frac{2,54 \pm 0,08}{52}$	$\frac{2,08 \pm 0,11}{63}$	$\frac{2,19 \pm 0,08}{21}$	$\frac{3,04 \pm 0,07}{36}$	$\frac{1,94 \pm 0,06}{17}$	$\frac{3,31 \pm 0,12}{40}$	$\frac{2,76 \pm 0,07}{18}$	22,99*	0,00
N_{fol} , шт	1340	$\frac{4,58 \pm 0,11}{38}$	$\frac{4,97 \pm 0,16}{38}$	$\frac{4,03 \pm 0,25}{37}$	$\frac{3,50 \pm 0,06}{29}$	$\frac{4,13 \pm 0,29}{38}$	$\frac{4,05 \pm 0,11}{30}$	$\frac{4,26 \pm 0,18}{33}$	19,52*	0,00
N_L , шт	602	$\frac{2 \pm 0,07}{43}$	$\frac{2 \pm 0,08}{48}$	$\frac{2 \pm 0,18}{62}$	$\frac{2 \pm 0,08}{53}$	$\frac{2 \pm 0,26}{60}$	$\frac{1 \pm 0,10}{59}$	$\frac{1 \pm 0,13}{66}$	17,07*	0,00
N_I , см	595	$\frac{1,42 \pm 0,06}{52}$	$\frac{1,26 \pm 0,05}{48}$	$\frac{1,06 \pm 0,04}{23}$	$\frac{1,15 \pm 0,04}{36}$	$\frac{1,09 \pm 0,06}{27}$	$\frac{1,24 \pm 0,07}{49}$	$\frac{1,14 \pm 0,06}{31}$	4,31*	0,00
I_{LP} , шт	1340	$\frac{5 \pm 0,07}{25}$	$\frac{5 \pm 0,08}{22}$	$\frac{5 \pm 0,17}{21}$	$\frac{5 \pm 0,09}{31}$	$\frac{5 \pm 0,17}{21}$	$\frac{5 \pm 0,08}{20}$	$\frac{5 \pm 0,17}{27}$	2,12	0,051
I , %		15	19	2	15	10	9	5	12,03*	0,00

Примечание: **НПП отмечены единично; I , % – усредненный индекс морфологической интеграции (по группам местообитаний)

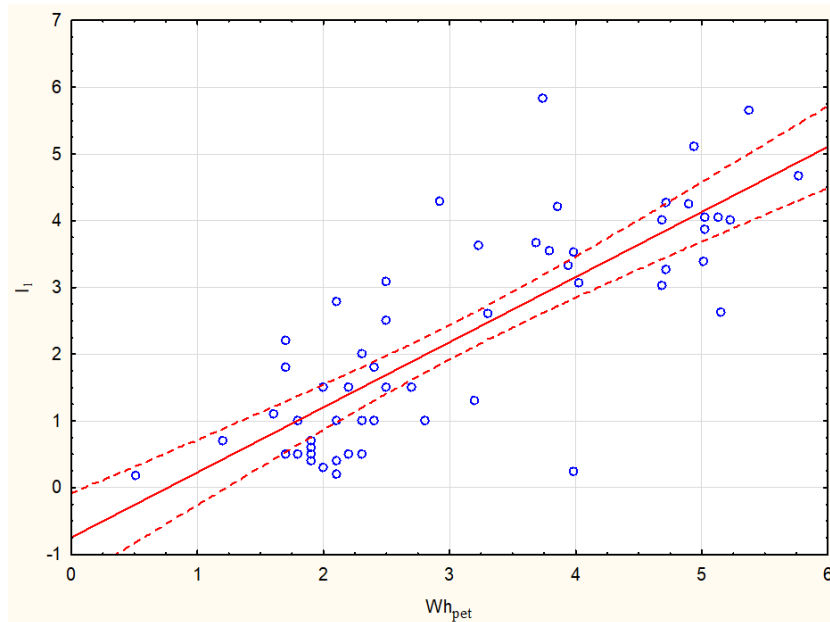


Рисунок 4.29 – Взаимосвязь между длиной 1 междоузлия и шириной центральной доли листа третьего от основания НПП междоузлия в местообитаниях среднего богатства и заболоченных на поздних этапах восстановительных сукцессий

В сырых сообществах на среднебогатых почвах высокой силы положительные корреляции в диапазоне $r=0,89-0,98$ при $p<0,05$ отмечены между длинами 3 и 5 междоузлий, длиной 6 междоузлия и длиной центральной доли листа третьего от основания НПП междоузлия, между количеством междоузлий и длиной 6 междоузлия, между шириной длиной центральной доли листа третьего от основания НПП междоузлия и длиной цветоножки, между длиной 6 междоузлия и количеством междоузлий. Отрицательные корреляции в данной группе местообитаний отмечены в диапазоне $r=-0,95-0,96$ при $p<0,05$ между длиной и шириной центральной доли листа третьего от основания НПП междоузлия, между шириной центральной доли листа третьего от основания НПП междоузлия и количеством междоузлий, между количеством междоузлий и длиной цветоножки. Индекс морфологической интеграции средний – 10%, количество статистически значимых корреляций – 9.

Подзональное положение. Дисперсионный анализ показал существенность отличий средних значений параметров НПП *R. arcticus* в пределах подзон. В условиях комплекса условий среднетаёжной подзоны ряд морфометрических параметров значимо выше, по сравнению с южной ($F=4,15-79,38$ при $p<0,00$). Так,

длина цветоножки в фитоценозах средней тайги достигает $2,77 \pm 0,11$ см и в 1,5 раза превышает таковую в южной ($F=79,38$ при $p < 0,00$) (рис. 4.30). Для длин 1-3, 7-8 междоузлий, длины центральной доли и длины черешка листа третьего от основания НПП мждоузлия существенных отличий не установлено (табл. 4.30).

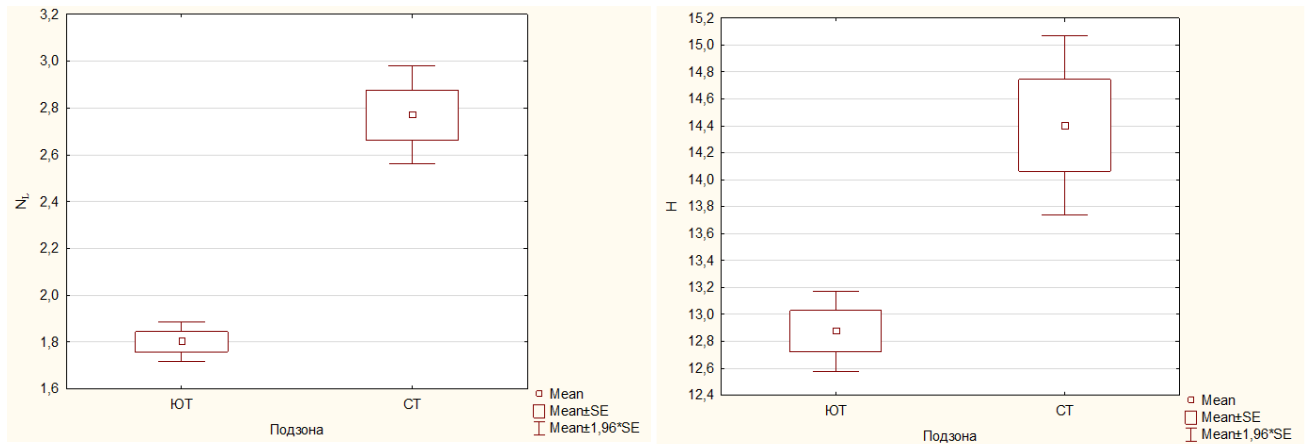


Рисунок 4.30 – Длина цветоножки (N_L) и высота генеративного (H) НПП *R. arcticus* в фитоценозах южной (ЮТ) и средней подзон тайги (СТ)

Таблица 4.19 – Морфометрические параметры генеративных НПП *R. arcticus* в условиях средней и южной подзон тайги

Параметры	Южная тайга, $M \pm m$	Средняя тайга, $M \pm m$	Критерий Фишера ($F_{эмп}$)	Уровень значимости (p)	Объем выборки (N)
H, см	$12,88 \pm 0,15$	$14,40 \pm 0,34$	13,13*	0,00	1340
I_1 , см	$2,70 \pm 0,06$	$2,82 \pm 0,18$	0,54	0,46	1340
I_2 , см	$2,84 \pm 0,04$	$2,75 \pm 0,11$	0,56	0,46	1340
I_3 , см	$3,14 \pm 0,05$	$3,29 \pm 0,08$	1,47	0,23	1340
I_4 , см	$2,84 \pm 0,05$	$3,15 \pm 0,08$	6,73*	0,01	753
I_5 , см	$2,33 \pm 0,08$	$2,66 \pm 0,11$	4,15*	0,04	402
I_6 , см	$1,90 \pm 0,12$	$2,52 \pm 0,29$	4,79*	0,03	195
I_7 , см	$1,61 \pm 0,19$	$1,23 \pm 0,15$	0,97	0,33	74
I_8 , см	$1,27 \pm 0,28$	$1,60 \pm 0,06$	0,39	0,54	17
I_9 , см	$1,23 \pm 0,62$	-	-	-	8
I_{10} , см	5,70**	-	-	-	1
L_{pet} , см	$3,04 \pm 0,04$	$3,91 \pm 0,08$	65,24*	0,00	1340
Wh_{pet} , см	$2,87 \pm 0,04$	$2,71 \pm 0,06$	2,56	0,11	1340
$N_{fol,pet}$, см	$2,62 \pm 0,04$	$2,73 \pm 0,18$	0,65	0,42	1340
N_{fol} , шт	$4 \pm 0,05$	$5 \pm 0,20$	59,53*	0,00	1340
N_L , шт	$1,80 \pm 0,04$	$2,77 \pm 0,11$	79,38*	0,00	602
N_I , см	$1 \pm 0,02$	$1 \pm 0,08$	6,95*	0,01	595
I_{LP} , шт	$5 \pm 0,04$	$5 \pm 0,11$	17,77*	0,00	1340

Примечание: **НПП отмечены единично

Почвенное увлажнение. Установлено, что в исследуемых фитоценозах почвенное увлажнение оказывает значимое воздействие на высоту генеративного

НПП ($F=23,23$ при $p=0,00$), длины 1, 4-6 междоузлий ($F=4,65-12,12$ при $p \leq 0,05$), параметры центральной доли листа ($F=13,83-56,42$ при $p=0,00$) и длину цветоножки ($F=28,52$ при $p=0,00$) (табл. 4.20). Высота генеративного побега, длина цветоножки и длины 4 и 5 междоузлий достигают наибольшей длины в сырых местообитаниях, что позволяет сделать вывод о том, что режимы почвенного увлажнения местообитаний влияют на ростовые процессы растения. Параметры листовой пластинки растения имеют максимальные показатели в нормально дренированных местообитаниях ($L_{\text{pet}} -3,97 \pm 0,09$ см, $Wh_{\text{pet}} -3,22 \pm 0,08$ см, $N_{\text{fol,pet}} -3,31 \pm 0,12$ см).

Таблица 4.20 – Морфометрические параметры генеративных НПП *R. arcticus* в местообитаниях в зависимости от почвенного увлажнения

Параметры	Сырые $M \pm m$	Нормально дренированн ые $M \pm m$	Заболоченные $M \pm m$	Критери й Фишера ($F_{\text{эмп}}$)	Уровень значимос ти (p)	Объем выборки (N)
H, см	13,47±0,16	10,81±0,32	13,32±0,50	23,23*	0,00	1340
I ₁ , см	2,69±0,07	3,05±0,11	2,21±0,21	4,83*	0,01	1340
I ₂ , см	2,87±0,05	2,68±0,10	2,61±0,16	1,97	0,14	1340
I ₃ , см	3,20±0,05	3,03±0,13	2,88±0,13	2,69	0,07	1340
I ₄ , см	2,97±0,04	2,36±0,15	2,69±0,19	12,12*	0,00	753
I ₅ , см	2,46±0,07	1,78±0,21	2,35±0,21	4,65*	0,01	402
I ₆ , см	2,12±0,13	0,63±0,16	2,14±0,28	5,11*	0,01	195
I ₇ , см	1,58±0,17	0,12**	1,35±0,37	0,66	0,52	74
I ₈ , см	1,21±0,14		2,38±1,78	3,40	0,09	17
I ₉ , см	1,23±0,62			0,00		8
I ₁₀ , см	5,70**					1
L_{pet} , см	2,96±0,04	3,97±0,09	3,55±0,11	56,42*	0,00	1340
Wh_{pet} , см	2,75±0,04	3,22±0,08	3,11±0,18	13,83*	0,00	1340
$N_{\text{fol,pet}}$, см	2,49±0,05	3,31±0,12	2,77±0,07	25,73*	0,00	1340
N_{fol} , шт	4±0,06	4±0,11	4±0,18	0,69	0,50	1340
N_L , шт	2,09±0,05	1,25±0,10	1,21±0,13	28,52*	0,00	602
N_I , см	1±0,03	1±0,07	1±0,06	0,73	0,48	595
I_{LP} , шт	5±0,05	5±0,08	5±0,17	1,99	0,14	1340

Примечание: **НПП отмечены единично

Почвенное богатство оказывает значимое влияние на большинство длин междоузлий (1,2,4-6) ($F=5,51-35,57$ при $p \leq 0,00$). Длины 1 и 2 междоузлий от основания побега значимо выше в местообитаниях со среднебогатыми почвами ($3,14 \pm 0,10$ и $2,97 \pm 0,06$ см, соответственно), по сравнению с богатыми. Обратная

тенденция наблюдается для длин 4-6 междоузлий: они значимо выше в местообитаниях, характеризующихся богатыми почвами ($2,99 \pm 0,06$, $2,57 \pm 0,08$ и $2,21 \pm 0,14$ см, соответственно). Ширина центральной доли листа и количество листьев демонстрируют наибольшие показатели в среднебогатых местообитаниях ($3,26 \pm 0,05$ и $4,58 \pm 0,09$ см; $F=100,64$ и $31,28$ при $p=0,00$, соответственно), длина черешка – в достаточно богатых ($2,71 \pm 0,06$ см; $F=5,05$ при $p \leq 0,00$).

Параметры генеративной сферы растения – длина цветоножки и количество цветков характеризуются наибольшими показателями в местообитаниях с богатыми почвами ($2,09 \pm 0,06$ см и $1 \pm 0,03$ шт, соответственно; $F=13,25$ и $5,26$ при $p \leq 0,00$, соответственно) (табл. 4.21).

Таблица 4.21 – Морфометрические параметры генеративных НПП *R. arcticus* в местообитаниях в зависимости от почвенного богатства

Параметры	Среднебогатые $M \pm m$	Богатые $M \pm m$	Критерий Фишера ($F_{эмп}$)	Уровень значимости (p)	Объем выборки (N)
H , см	$13,08 \pm 0,23$	$13,07 \pm 0,18$	0,02	0,89	1340
I_1 , см	$3,14 \pm 0,10$	$2,46 \pm 0,07$	35,75*	0,00	1340
I_2 , см	$2,97 \pm 0,06$	$2,74 \pm 0,05$	7,99*	0,00	1340
I_3 , см	$3,19 \pm 0,06$	$3,14 \pm 0,05$	0,38	0,54	1340
I_4 , см	$2,72 \pm 0,07$	$2,99 \pm 0,06$	10,06*	0,00	753
I_5 , см	$2,07 \pm 0,10$	$2,57 \pm 0,08$	14,06*	0,00	402
I_6 , см	$1,64 \pm 0,19$	$2,21 \pm 0,14$	5,51*	0,02	195
I_7 , см	$1,06 \pm 0,19$	$1,69 \pm 0,19$	3,11	0,08	74
I_8 , см	$1,99 \pm 0,76$	$1,15 \pm 0,16$	2,96	0,11	17
I_9 , см	-	$1,23 \pm 0,62$	-	-	8
I_{10} , см	-	$5,70^{**}$	-	-	1
L_{pet} , см	$3,20 \pm 0,06$	$3,13 \pm 0,05$	1,03	0,31	1340
Wh_{pet} , см	$3,26 \pm 0,05$	$2,58 \pm 0,04$	100,64*	0,00	1340
$N_{fol.pet}$, см	$2,52 \pm 0,07$	$2,71 \pm 0,06$	5,05*	0,02	1340
N_{fol} , шт	$5 \pm 0,09$	$4 \pm 0,06$	31,28*	0,00	1340
N_L , шт	$1,78 \pm 0,06$	$2,09 \pm 0,06$	13,25*	0,00	602
N_I , см	$1,19 \pm 0,03$	$1,30 \pm 0,03$	5,26*	0,02	595
I_{LP} , шт	$5 \pm 0,06$	$5 \pm 0,06$	0,31	0,58	1340

Примечание: **НПП отмечены единично

Давность нарушения. Высота генеративного НПП ($F=15,80$ при $p=0,00$), и длины 1-3 междоузлий значимо выше на промежуточных этапах восстановительной сукцессии ($F=3,62-56,74$ при $p=0,00$). Такие параметры как

количество листьев ($F=44,68$ при $p=0,00$), длина цветоножки ($F=35,88$ при $p=0,00$) и количество цветков ($F=8,85$ при $p=0,00$) выше в условиях, формирующихся на начальных этапах восстановления ($4,77\pm 0,10$ шт, $2,27\pm 0,06$ см, $1,35\pm 0,04$ шт, соответственно) по сравнению с рассматриваемыми. Параметры листа НПП междуузлия (длина центральной доли и черешка листа) ($F=37,09-48,39$ при $p=0,00$) выше в сообществах на поздних этапах восстановления ($3,50\pm 0,05$ и $3,01\pm 0,05$ см, соответственно), ширина центральной доли – на промежуточных этапах ($4,04\pm 0,15$ см).

Таблица 4.22 – Морфометрические параметры генеративных НПП *R. arcticus* на различных этапах восстановительных сукцессий

Параметры	I этап, M±m	II этап, M±m	III этап, M±m	Критерий Фишера ($F_{эмп}$)	Уровень значимости (p)	Объем выборки (N)
H, см	13,06±0,20	16,90±0,78	12,81±0,19	15,80*	0,00	1340
I ₁ , см	2,78±0,08	5,45±0,41	2,47±0,07	56,74*	0,00	1340
I ₂ , см	2,88±0,06	4,07±0,18	2,70±0,06	22,36*	0,00	1340
I ₃ , см	3,17±0,06	3,68±0,17	3,11±0,06	3,62*	0,03	1340
I ₄ , см	2,94±0,05	3,22±0,16	2,80±0,07	2,91	0,06	753
I ₅ , см	2,35±0,10	2,01±0,20	2,46±0,09	1,14	0,32	402
I ₆ , см	2,15±0,21	0,81±0,28	2,05±0,14	2,89	0,06	195
I ₇ , см	1,58±0,27	0,13±0,03	1,60±0,19	1,75	0,18	74
I ₈ , см	1,72±0,13	-	1,20±0,30	1,22	0,29	17
I ₉ , см	-	-	1,23±0,62	-	-	-
I ₁₀ , см	-	-	5,70**	-	-	1
L _{pet} , см	2,80±0,06	2,65±0,11	3,50±0,05	48,39*	0,00	1340
Wh _{pet} , см	2,64±0,05	4,04±0,15	2,93±0,05	37,09*	0,00	1340
N _{fol.pet} , см	2,23±0,07	2,19±0,08	3,01±0,05	46,67*	0,00	1340
N _{fol} , шт	5±0,10	4±0,25	4±0,05	44,68*	0,00	1340
N _L , шт	2,27±0,06	1,71±0,18	1,57±0,06	35,88*	0,00	602
N _I , см	1,35±0,04	1,06±0,04	1,17±0,03	8,85*	0,00	595
I _{LP} , шт	5±0,06	5±0,17	5±0,06	1,56	0,21	1340

Примечание: ** НПП отмечены единично

Видовое разнообразие. Достоверных зависимостей между морфометрическими параметрами вида и видовым разнообразием сообществ в исследуемых группах местообитаний не установлено (табл. 4.23).

Уровень освещенности. Выявлено, что в исследуемых фитоценозах южной тайги уровень освещенности оказывает значимое влияние на ряд параметров листа *R. arcticus* (табл. 4.23). Так, с увеличением сомкнутости крон древостоя

достоверно увеличивается средняя длина центральной доли листа ($r=0,69$ при $p<0,05$; $y=1,76*x+2,45$; $r^2=0,40$) 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. 4.31).

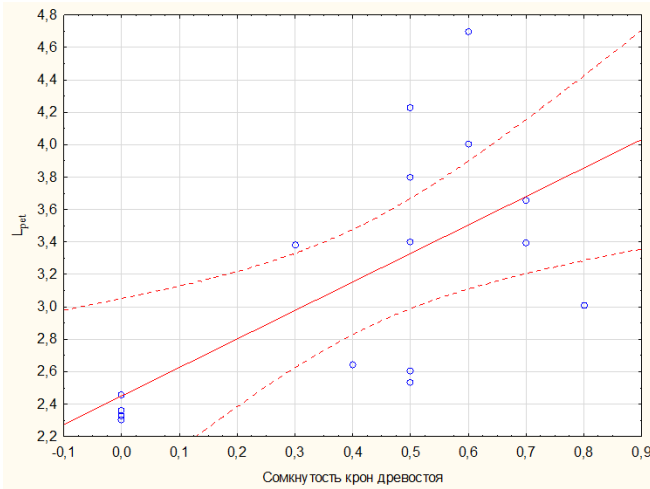


Рисунок 4.31 – Взаимосвязь между длиной черешка листа третьего от основания НПП *R. arcticus* междуузлия и сомкнутостью крон древостоя в исследуемых фитоценозах южной тайги

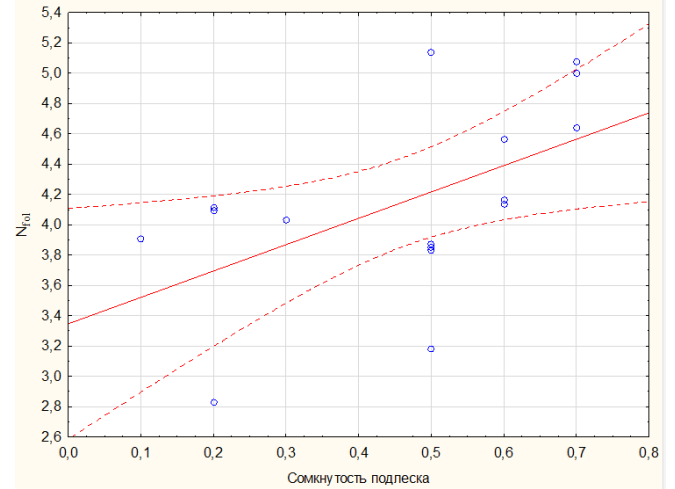


Рисунок 4.32 – Взаимосвязь между количеством листьев *R. arcticus* и сомкнутостью яруса подлеска в исследуемых фитоценозах южной тайги

Установлено, что с увеличением сомкнутости яруса подлеска значительно возрастает количество листьев ($r=0,62$ при $p\leq 0,05$; $y=1,74*x+3,35$; $r^2=0,30$) (рис. 4.32) и длина 2 междуузлия ($r=0,52$ при $p\leq 0,05$; $y=1,77*x+2,14$; $r^2=0,22$) (рис. 4.33).

В условиях средней тайги значимых корреляций не установлено.

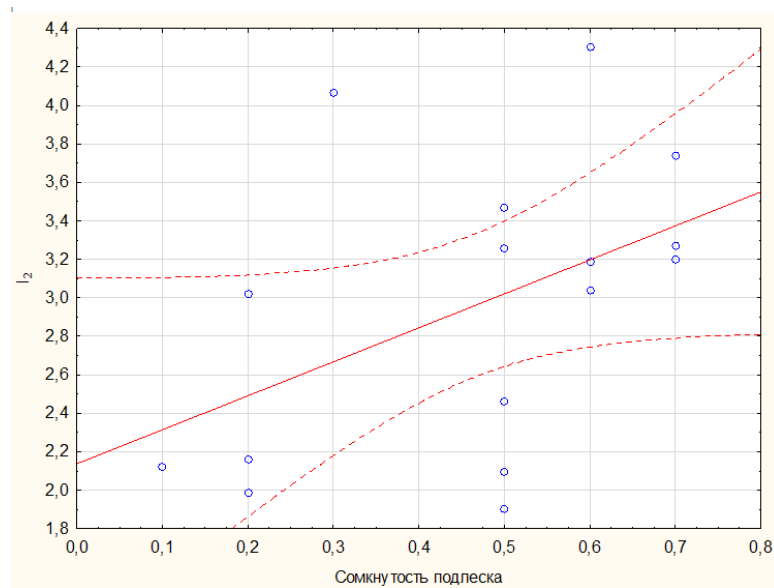


Рисунок 4.33 – Взаимосвязь между длиной 2 междуузлия *R. arcticus* и сомкнутостью яруса подлеска в исследуемых фитоценозах южной тайги

Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса. Достоверных зависимостей между морфометрическими параметрами вида и ОПШ ТКЯ в исследуемых типах местообитаний не выявлено.

Таблица 4.23 – Взаимосвязи между морфометрическими параметрами вида и экологическими характеристиками местообитаний в исследуемых фитоценозах южной тайги

Параметры	Сомкнутость крон древостоя	Сомкнутость подлеска	ОПП ТКЯ	ПП МЛЯ	Видовое разнообразие	Общее число видов ТКЯ	Число видов в подлеске	Число видов МЛЯ
H	0,00	0,56	-0,08	-0,06	-0,27	-0,08	-0,19	-0,17
I ₁	-0,19	0,47	-0,14	-0,05	-0,15	-0,11	0,17	-0,15
I ₂	-0,17	0,52	-0,11	-0,03	-0,11	-0,03	0,22	-0,16
I ₃	-0,06	0,14	-0,34	0,05	0,01	0,01	0,22	-0,02
I ₄	0,03	-0,20	-0,24	-0,15	-0,10	-0,06	0,14	-0,10
I ₅	-0,07	-0,45	0,07	-0,19	-0,18	-0,14	-0,12	-0,05
I ₆	0,13	-0,13	-0,29	-0,03	-0,14	-0,24	0,10	0,30
I ₇	0,05	0,18	-0,11	-0,13	0,04	-0,05	-0,44	0,39
I ₈	-0,50	0,50	0,00	0,50	0,50	0,50	0,87	0,87
I ₉	-	-	-	-	-	-	-	-
I ₁₀	-	-	-	-	-	-	-	-
I _{LP}	0,04	-0,10	0,14	-0,07	-0,10	-0,07	-0,01	-0,08
L _{pet}	0,69*	-0,34	-0,51	0,51	0,36	-0,03	0,50	0,61
Wh _{pet}	-0,24	0,46	-0,11	-0,07	-0,24	-0,26	0,08	-0,03
N _{fol.pet}	0,63*	0,61	-0,31	0,29	0,24	0,02	0,21	0,34
N _{fol}	-0,50	0,62*	0,29	-0,30	-0,41	-0,29	-0,20	-0,24
N _L	-0,20	-0,27	0,02	-0,25	-0,03	0,06	0,04	-0,23
N _I	-0,12	0,21	-0,10	0,03	0,26	0,28	0,19	0,18

Примечание: * Значимые корреляции при $p < 0,05$

Фитоценотическая пластичность. Изучение изменчивости и пластичности морфометрических параметров имеет большую научно-теоретическую и практическую значимость, так как представляет важный этап в познании биологии вида (Пархоменко, Кашин, Соловьева, 2009). Важно различать фитоценотическую пластичность (обратимая величина, изменение средних значений параметров в ответ на изменение условий местообитания) и общую изменчивость (варьирование значений параметров вокруг его среднего значения). Следует отметить, что количественные признаки растений, контролируются большим количеством генов, поэтому имеют значительный диапазон изменчивости (Мамаев, 1985). В наибольшей степени стабилизированы признаки цветка и репродуктивных сфер растения, вес и размер семян (Любарский, 1984). Изменчивость и пластичность видоспецифичны (Злобин, 2009).

Амплитуда пластичности изученных морфологических параметров *R. arcticus* составила 0,59. Коэффициент фитоценотической пластичности (I_p) в исследуемых ЦП варьирует в достаточно широких пределах от 0,36 до 0,95 (рис. 4.35).

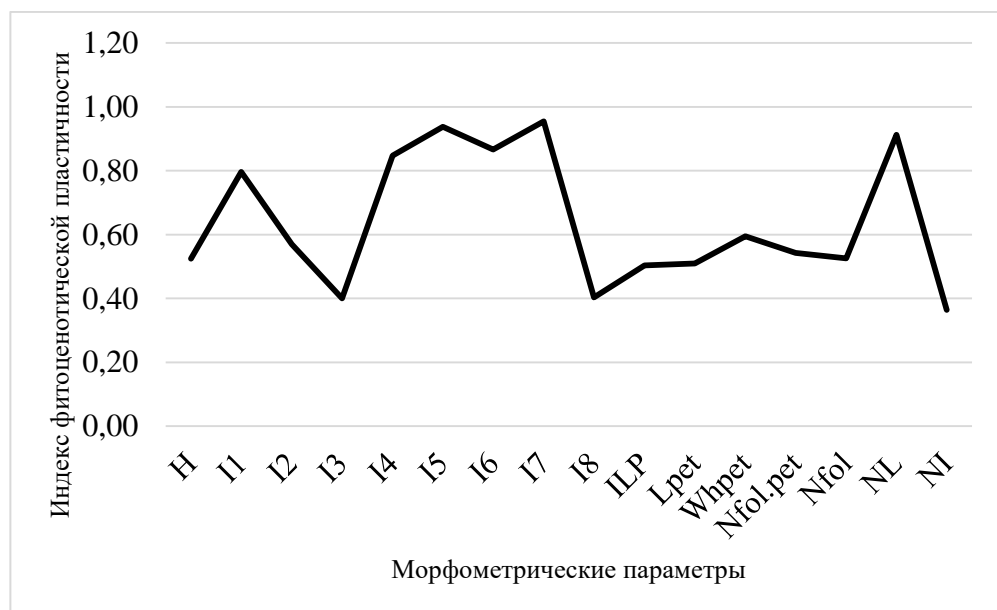


Рисунок 4.35 – Профиль фитоценотической пластичности морфологических параметров *R. arcticus* в исследуемых сообществах

Условные обозначения: по оси абсцисс – морфологические параметры: H – высота (см), I_{LP} – количество междоузлий (шт), I1-I8 – длины 1-8 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_I – количество цветков на побеге (шт); по оси ординат – коэффициент фитоценотической пластичности (I_p)

Выявлено, что в изученных ЦП *R. arcticus* наиболее отзывчивыми на изменение условий местообитания (пластичными) являются такие признаки как длины 1,4-7 междоузлий, длина цветоножки ($I_p=0,80-0,95$). Средний уровень пластичности отмечен для высоты надземного побега, длины 2 междоузлия, количества междоузлий, высоты и ширины центральной доли листа третьего от основания побега междоузлия, длины черешка листа третьего от основания побега междоузлия, для количества живых листьев ($I_p=0,50-0,57$). Наименее пластичные признаки – длины 3 и 8 междоузлий, количество цветков на генеративном побеге ($I_p=0,36-0,40$).

Установлено, что в исследуемых ЦП для данного вида пластичность и изменчивость прямо пропорциональны, то есть с увеличением показателя пластичности значимо увеличивается коэффициент общей изменчивости ($r=0,52$, при $p<0,05$) (рис. 4.36).

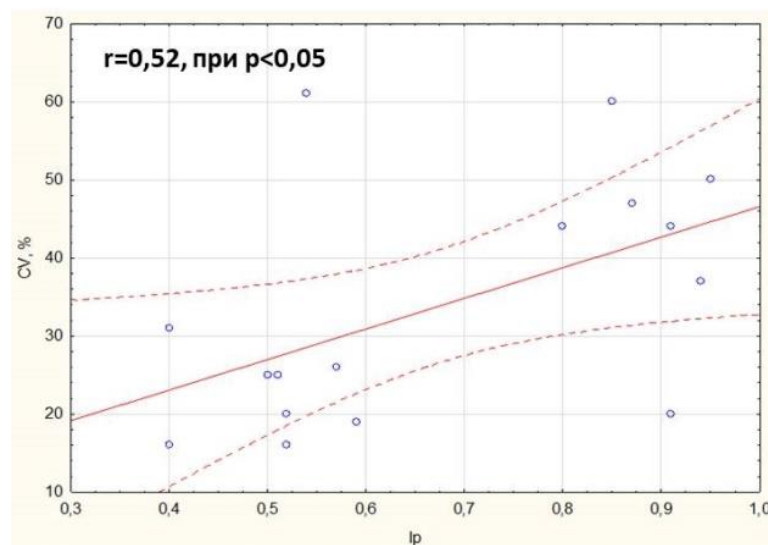


Рисунок 4.36 – Взаимосвязь между фитоценотической пластичностью (I_p) и общей изменчивостью (CV) изучаемых параметров *R. arcticus* в фитоценозах средней и южной тайги

Выводы по подглаве.

1. 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

среднебогатых и сырых местообитаниях 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 на начальных этапах восстановительных сукцессий до $4,18$ – в среднебогатых и сырых на поздних ($F=44,59$ 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 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 ($1,18 \pm 0,13$ 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 живых листьев в среднем изменяется от $4 \pm 0,1$ штук в богатых, сырых местообитаниях 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 ценоареала 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 исследуемых групп местообитаний исследуемые морфометрические параметры *R. arcticus* характеризуются довольно широкими пределами общей изменчивости – от низкого до очень высокого уровня (CV изменяется от 3 до 150%).

2. В целом для большинства исследуемых морфометрических параметров *R. arcticus* в пределах изученного фрагмента ценоареала общая

изменчивость морфометрических параметров в среднем варьирует в диапазоне от среднего до очень высокого ($CV=15-61\%$), согласованная изменчивость – от 0,22 до 0,77. Высокими и повышенными уровнями общей изменчивости характеризуются большинство длин междоузлий, длина черешка листа и количество цветков, для остальных параметров генеративного НПП отмечен средний уровень изменчивости.

3. В пределах изученных сообществ вида большинство морфометрических параметров скоррелированы между собой и играют важную роль в формировании биоморфы растений. Индекс морфологической интеграции морфопараметров (I_{cp}) низкий и варьирует от 2 (в сырых сообществах на богатых почвах на поздних этапах восстановительных сукцессий) до 19% (в среднебогатых и сырых сообществах на начальных этапах восстановительных сукцессий). В среднем для морфометрических параметров вида индекс составляет 41%. Высокая вариабельность общей изменчивости и низкие коэффициенты морфологической интеграции исследуемых параметров являются характерной особенностью вегетативно подвижных растений (Чадаева, 2016).

4. В изученных ЦП *R. arcticus* наиболее отзывчивыми на изменение условий местообитания (пластичными) являются такие параметры как длины 1,4-7 междоузлий, длина цветоножки ($I_p=0,80-0,95$), наименее – длины 3 и 8 междоузлий, количество цветков на генеративном НПП ($I_p=0,36-0,40$). Высота генеративного НПП, длина 2 междоузлия, количество междоузлий, длина и ширина центральной доли листа третьего от основания НПП междоузлия, длина черешка листа третьего от основания НПП междоузлия, количество листьев характеризуются средним уровнем пластичности ($I_p=0,50-0,64$).

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

Оценка виталитета является разновидностью дифференциации разнокачественности популяций. Особенную важность оценка виталитета имеет для природных популяций, так как является важным фундаментальным свойством живых организмов, прежде всего, необходимым для выживания. Во внешнем габитусе растений отражены биологические свойства и особенности растительных организмов, таких как эффективность использования ресурсов местообитаний, комплекс адаптационных механизмов к угнетающим и стрессовым воздействиям (жизненное состояние особи).

Е.Л. Любарский и В.И. Полуянова (1984), посвятившие свою работу изучению структуры ценопопуляций вегетативно-подвижных растений, отмечают, что особи трех классов виталитета выполняют разные функции в фитоценозе: «особи первого класса виталитета составляют функциональную группу размножения, вторые – основную, формирующую биомассу популяции (резерв), третьи – группу резерва, обеспечивающую устойчивость популяции и контроль за размерами реализованной экологической ниши» (Чич, 2009). Важно отметить, что виталитетное состояние индивидуумов динамично и обратимо.

Для оценки экологических и фитоценологических условий, оказывающих влияние на морфоструктуру и габитус растений, в целом – на жизненное состояние популяций целесообразно применение непрямого градиентного анализа с использованием индекса виталитета ценопопуляции (IVC) (Злобин и др., 1996; Ишмуратова, Ишбирдин, 2002; Ишбирдин, Ишмуратова, 2004). Особенно актуальна оценка жизненной структуры и виталитета ценопопуляций в условиях, близких к пессимальным. Поэтому данная оценка является важнейшей диагностической характеристикой общего состояния *R. arcticus* вблизи южной границы ценоареала. Используемый в работе индекс виталитета ценопопуляций (IVC) позволяет оценить эффективность использования видом ресурсов местообитания по состоянию морфоструктурных параметров организма на

популяционном уровне. Расчет данного индекса заключается в оценке размерного спектра особей (IVC) в ряду ухудшения условий для роста и развития растения.

Оценка жизненности популяций по размерному спектру внутри вида *R. arcticus* показала следующее. Индекс виталитета (IVC) в пределах исследованных ЦП варьирует от 0,84 до 1,20. На градиенте ухудшения условий обитания (экоклин), который выстраивали по уменьшению значений IVC, получен следующий ряд ЦП, произрастающих в исследуемых фитоценозах: 1,20 (Вырубка щучково-разнотравная на месте елово-мелколиственного леса)→Вырубка щучково-разнотравно-сфагновая на месте елово-мелколиственного леса (1,20) →Березняк чернично-долгомошный (1,19)→Березняк разнотравно-зеленомошный (1,18)→Осинник щучково-разнотравный (1,15)→Сосняк болотнотравный (1,06) →Березняк щучково-разнотравно-сфагновый (0,98)→Луг щучково-сабельниковый (0,97)→Луг щучково-разнотравный (0,97)→Сосняк чернично-зеленомошный (0,95)→Березняк щучково-разнотравный (0,94)→Березняк щучково-разнотравный (0,93)→Щучково-разнотравный луг (0,93)→Сосняк бруснично-зеленомошный (0,92)→Березняк щучково-разнотравный (0,92)→Разнотравно-сабельниковый луг (0,91)→Ельник черничный (0,89)→Березняк болотнотравный (0,87)→Березняк таволжно-разнотравный (0,84). Таким образом, в наиболее благоприятных условиях для реализации ростовых потенциалов находятся растения в ЦП, произрастающих на вырубках щучково-разнотравных и щучково-разнотравно-сфагновых на месте елово-мелколиственных лесов, относящихся к группам сырых местообитаний на среднебогатых и богатых почвах на начальных этапах восстановительных сукцессий (IVC=1,20). Относительно высокими показателями коэффициента жизненности характеризуется ЦП 7, произрастающая в сырых березняках на среднебогатых почвах на поздних этапах восстановительных сукцессий (IVC=1,19). В наименее благоприятных условиях находятся ЦП, расположенные в березняках таволжно-разнотравном (IVC=0,84) и болотнотравном (IVC=0,87), произрастающих в условиях среднего богатства сырых и заболоченных на поздних этапах восстановления. Индекс размерной пластичности (ISP) *R. arcticus* в исследуемых сообществах составил 1,43.

Анализ виталитетной структуры ЦП с использованием индекса качества – Q показал (рис. 14), что соотношение депрессивных и процветающих ЦП $\approx 10:9$. Равновесных ЦП не выявлено. Особенности виталитетных спектров вида представлены в таблице 5.1 и на гистограммах (рис. 5.1).

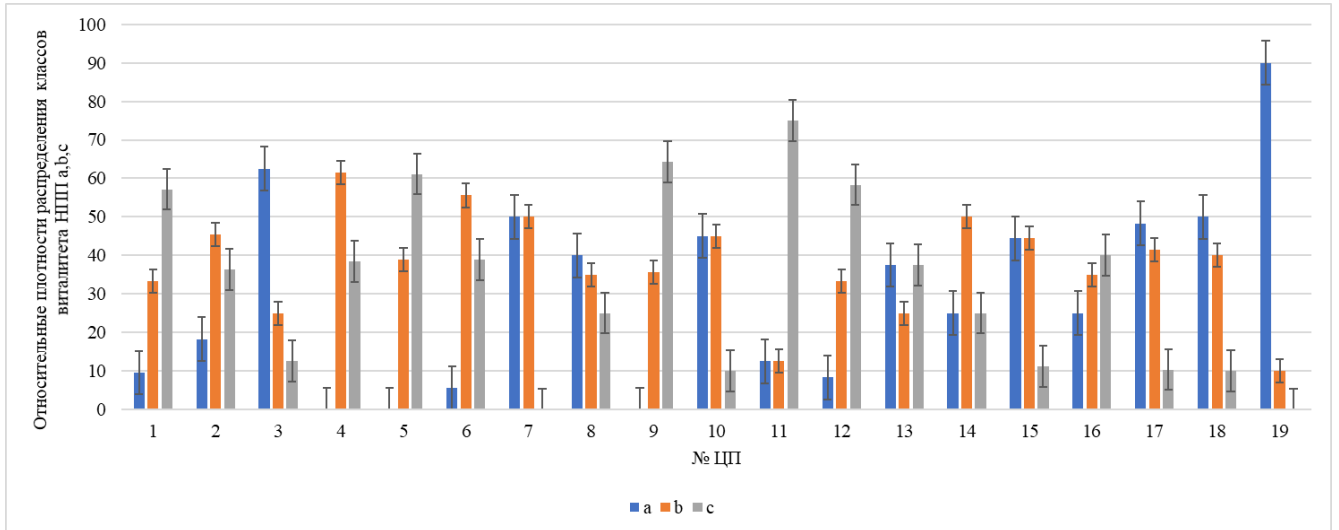


Рисунок 5.1 – Гистограммы виталитетных спектров изученных ЦП *R. arcticus*
Условные обозначения: относительные плотности – частота встречаемости особей класса виталитета НПП, выраженная в %; a, b, c – классы виталитета НПП

К депрессивным ценопопуляциям, с преобладанием особей низкой жизненности, отнесены ЦП (1,5,9,11,12,16), где $Q < c$ и равен 0,21;0,19;0,18;0,13;0,21;0,30, соответственно. Стоит отметить, что в ряде ЦП (2,4,6,13,16) значения индексов Q свидетельствуют о приближении распределения НПП различных классов виталитета к симметричному (равной доле НПП различных классов виталитета) ($\approx 0,333$). Симметричные гистограммы свидетельствуют о нормальном распределении НПП детерминирующих виталитет параметров и отражают степень концентрации высшего и низшего классов виталитета вокруг промежуточного. Важно, что ряд ЦП (14,15 и 19), оцениваемых с использованием индекса качества Q как процветающие, характеризуются участием проростков и ювенильных НПП и относительно высокой долей молодых генеративных растений в усредненных онтогенетических спектрах.

НПП промежуточного класса виталитета «b» преобладают в ЦП 2,4,6,14, частота их встречаемости равна $\omega(b) = 0,45;0,62;0,56;0,50$, соответственно. Виталитетные гистограммы демонстрируют, что при преобладании НПП высшего

класса виталитета «а», сильнее выражена левосторонняя асимметрия (ЦП 3,8,17-19), $\omega(b)=0,63;0,40;0,48;0,50;0,90$. НПП низшего класса виталитета «с» преобладают в ЦП 1,5,9,11,12,16, отмечается правосторонняя скошенность ряда распределения, $\omega(c)=0,57;0,61;0,64;0,75;0,58;0,40$. В ЦП 10 и 15 наблюдается приоритет промежуточного и высшего классов виталитета, поэтому частотный ряд распределения обладает слабой правосторонней асимметрией, что указывает на процессы процветания в популяции. В ЦП 7 в равной степени представлены НПП высшего и промежуточного классов виталитета (0,50;0,50), НПП низкого виталитета отсутствуют. Стоит отметить, что виталитетный спектр ЦП 13 (депрессивного типа) представлен равной НПП высшего и низшего классов виталитета ($a=c=0,38$), частота встречаемости промежуточного класса виталитета ниже ($b=0,25$). Ослабленные НПП с пониженной жизнеспособностью играют не менее важную роль в устойчивости вида в естественных условиях, так как являются резервом, обеспечивающим стабильное состояние популяции при изменении условий местообитания путем быстрого заполнения незанятых территорий.

В ЦП, произрастающих в сырых местообитаниях на среднебогатых почвах на начальных этапах восстановления (ЦП 8,14,15), виталитетная структура ЦП характеризуется преобладанием особей высшего (а) и промежуточного (b) классов, все ЦП относятся к процветающим. Индекс виталитета ЦП также характеризуется относительно высокими значениями ($IVC=0,97-1,20$). ЦП 10 и 17, зафиксированные в богатых и сырых сообществах на начальных этапах восстановления относятся к процветающему типу, ЦП 5 – к депрессивному ($IVC=0,91-1,20$). ЦП 3, описанная в осиннике щучково-разнотравном (сырые местообитания на богатых почвах на промежуточных этапах восстановления), относится к процветающему типу ($IVC=1,05$).

Ценопопуляции, произрастающие в богатых и сырых сообществах на поздних этапах восстановления (1,4,16,13,12) относятся к депрессивному типу, причем 3 из них близки к симметричному распределению ($IVC=0,84-0,98$). В среднебогатых и сырых условиях на поздних этапах восстановления (березняк

чернично-долгомошный), ЦП 7 относится к процветающим ($IVC=1,19$). В сообществах среднего богатства и нормально дренированных на поздних этапах восстановления ЦП 2,6,11 относятся к депрессивным, ЦП 18 – к процветающему типу ($IVC=0,89-1,18$). В условиях среднего богатства и заболоченных на поздних этапах восстановления ЦП 9 относится к процветающему типу ($IVC=0,87$), ЦП 19 – к депрессивному ($IVC=1,06$).

Таким образом, на начальных и промежуточных этапах восстановительных сукцессий ЦП вида, характеризовались, преимущественно, процветающим виталитетным типом. На более поздних этапах виталитетная структура ЦП характеризуется преобладанием депрессивных ценопопуляций (75%) над процветающими (25%), причем 5 ЦП (42%) из них приближены к равновесным.

Корреляционный анализ показал (табл. 5.2), что индекс виталитета ЦП отрицательно связан с долей НПП низшего класса виталитета ($R=-0,73$ при $p<0,05$) и положительно – с долей НПП высшего класса ($R=0,66$ при $p<0,05$). Доля НПП промежуточного класса в исследуемых выборках не оказывает существенного влияния на виталитет. Величина индекса качества ЦП (Q) также положительно связана с долей НПП класса «а».

Таблица 5.2 – Взаимосвязи между индексом виталитета ЦП (IVC) и относительной плотностью распределения генеративных НПП по классам виталитета

Параметры	N	A	B	C	Q	IVC
A	19	1,00	-	-	-	-
B	19	-0,39	1,00	-	-	-
C	19	-0,88	0,02	1,00	-	-
Q	19	0,88	-0,02	-1,00	1,00	-
IVC	19	0,66*	0,00	-0,73*	0,73	1,00

Таблица 5.1 – Характеристики жизненности НПП и виталитетного типа ценопопуляций *R. arcticus* в исследуемых фитоценозах южной и средней тайги

ЦП	Доля особей по классам виталитета						N	$I_q=(a+b)/(2c+1)$	Q=1/2 (a+b)	Виталитетный тип ЦП	IVC	R^2_m	I*, %
	A, n	W	B, n	W	C, n	W							
Группы местообитаний: богатые сырые слабодренированные на начальных этапах восстановления													
5	0	0,00	7	0,39	11	0,61	18	0,30	0,19	Д	0,91	0,2	13
10	9	0,45	9	0,45	2	0,10	20	3,60	0,45	ПР	1,20	0,2	18
17	14	0,48	12	0,41	3	0,10	29	3,71	0,45	ПР	0,93	0,08	12
Группы местообитаний: среднего богатства сырые слабодренированные на начальных этапах восстановления													
8	8	0,40	7	0,35	5	0,25	20	1,36	0,38	ПР	1,20	0,05	16
14	1	0,25	2	0,50	1	0,25	4	1,00	0,38	ПР	0,97	0,18	14
15	4	0,44	4	0,44	1	0,11	9	2,67	0,44	ПР	0,97	0,14	18
Группы местообитаний: богатые сырые слабодренированные на промежуточных этапах восстановления													
3	5	0,63	2	0,25	1	0,13	8	2,33	0,44	ПР	1,15	0,1	17
Группы местообитаний: богатые сырые слабодренированные на поздних этапах восстановления													
1	2	0,10	7	0,33	12	0,57	21	0,36	0,21	Д	0,98	0,16	14
4	0	0,00	8	0,62	5	0,38	13	0,73	0,31	Д, распределение близко к нормальному	0,93	0,22	18
12	1	0,08	4	0,33	7	0,58	12	0,33	0,21	Д	0,92	0,12	1
13	3	0,38	2	0,25	3	0,38	8	0,71	0,31	Д, распределение близко к нормальному	0,84	0,2	10
16	5	0,25	7	0,35	8	0,40	20	0,71	0,30	Д, распределение близко к нормальному	0,94	0,24	13
Группы местообитаний: среднего богатства сырые слабодренированные на поздних этапах восстановления													
7	5	0,50	5	0,50	0	0,00	10	10,00	0,50	ПР	1,19	0,08	10
Группы местообитаний: среднего богатства нормально дренированные на поздних этапах восстановления													
2	2	0,18	5	0,45	4	0,36	11	0,78	0,32	Д, распределение близко к нормальному	1,18	0,1	22
6	1	0,06	10	0,56	7	0,39	18	0,73	0,31	Д, распределение близко к нормальному	0,89	0,21	24
11	1	0,13	1	0,13	6	0,75	8	0,15	0,13	Д	0,91	0,18	12

18	5	0,50	4	0,40	1	0,10	10	3,00	0,45	ПР	0,95	0,14	7
Группы местообитаний: среднего богатства заболоченные на поздних этапах восстановления													
9	0	0,00	5	0,36	9	0,64	14	0,26	0,18	Д	0,87	0,2	16
19	9	0,90	1	0,10	0	0,00	10	10,00	0,50	ПР	1,06	0,1	11

Примечание: Г*индекс морфологической интеграции (%)

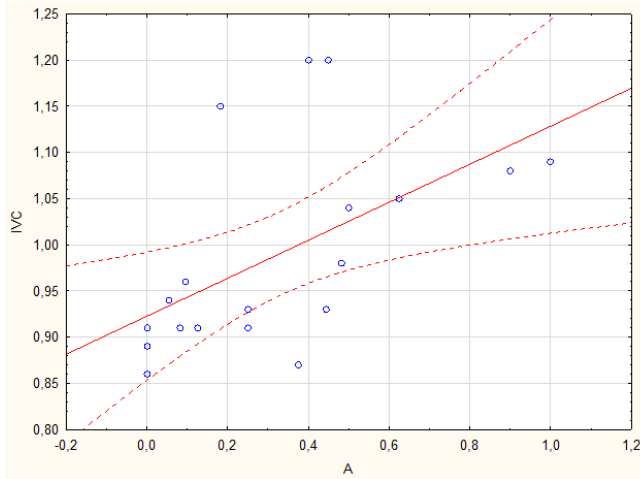


Рисунок 5.2 – Взаимосвязь между индексом виталитета ЦП (IVC) и относительной плотностью распределения генеративных НПП высшего класса «а»

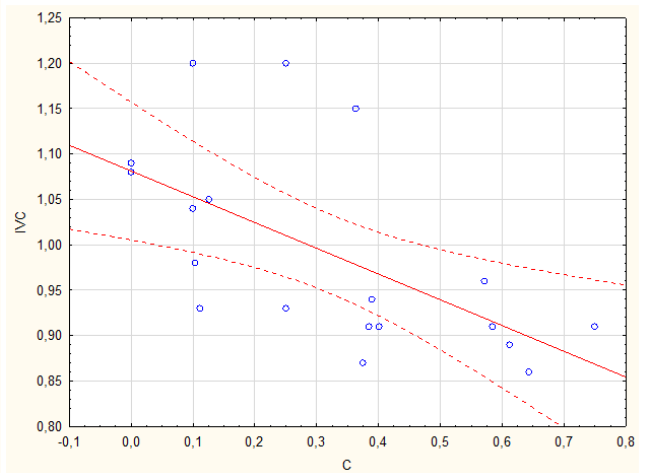


Рисунок 5.3 – Взаимосвязь между индексом виталитета ЦП (IVC) и относительной плотностью распределения генеративных НПП высшего класса «с»

Онтогенетические тактики и стратегия выживания

Стратегия защиты растений является одной из форм проявления общего свойства растительных организмов – устойчивости, которая состоит «в способности организма сохранять свое место в ... сообществах при изменениях фитоценотической обстановки в неблагоприятную сторону вплоть до фитоценотического стресса» (Злобин, 1989; с. 48-49). Диапазон пластичности выступает как защитный механизм растения от неблагоприятных факторов.

Анализ характера варьирования показателя общей изменчивости (CV) морфометрических параметров НПП *R. arcticus* на градиенте индекса виталитета ЦП – IVC выявил 4 варианта онтогенетических тактик: дивергентную, конвергентную, конвергентно-дивергентную и дивергентно-конвергентную.

Дивергентный характер онтогенетической тактики наблюдается для 5 морфометрических параметров генеративного НПП: высоты, длины и ширины центральной доли листа третьего от основания побега междоузлия, длины 2, 3 и 4 междоузлий. На экоклинe IVC, при смене условий от оптимальных к наихудшим, для данных параметров наблюдается увеличение вариабельности (рис. 5.4-5.8). Следует отметить, что высота генеративного НПП более близка к тактике стабилизации (по Ю.А. Злобину, 2009). Данные морфопараметры

характеризуются, преимущественно, средней степенью фитоценотической пластичности, за исключением длины 4 междуузлия (высокий уровень пластичности).

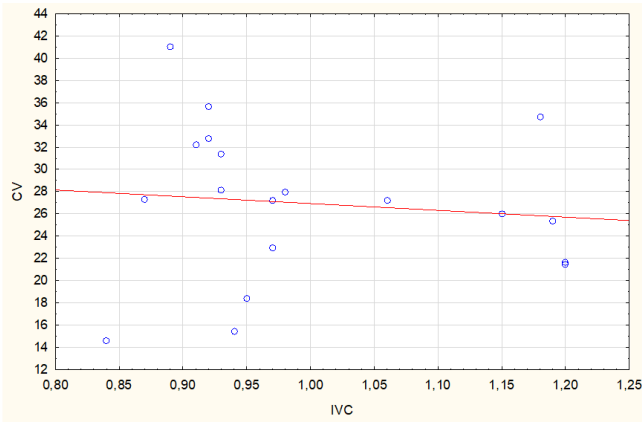


Рисунок 5.4 – Изменчивость высоты надземного побега *R. arcticus* на градиенте ухудшения условий обитания

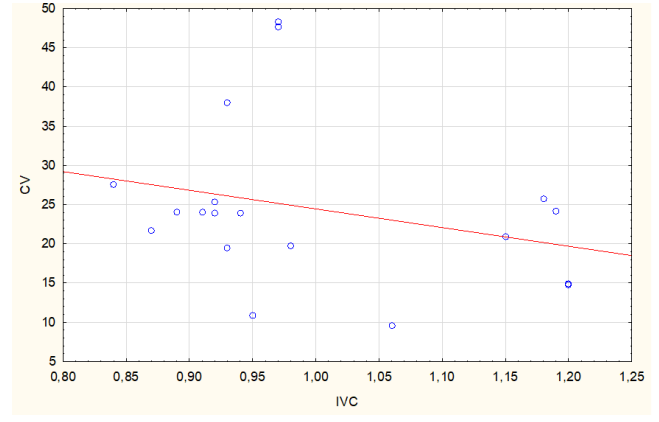


Рисунок 5.5 – Изменчивость длины 3 от основания побега междуузлия *R. arcticus* на градиенте ухудшения условий обитания

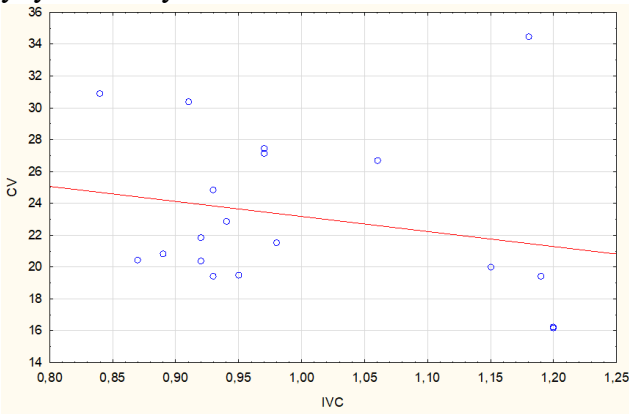


Рисунок 5.6 – Изменчивость ширины 3 от основания побега междуузлия *R. arcticus* на градиенте ухудшения условий обитания

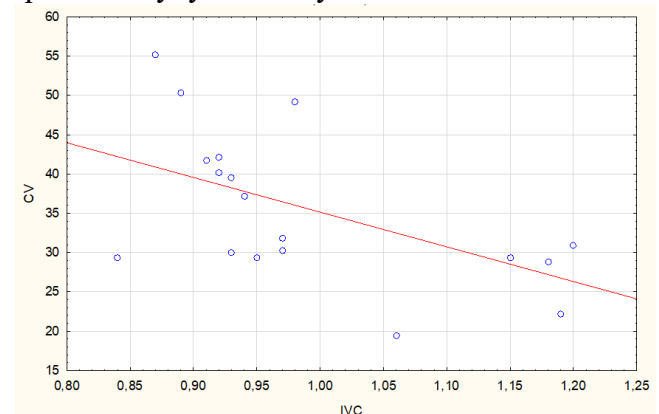


Рисунок 5.7 – Изменчивость длины 2 междуузлия *R. arcticus* на градиенте ухудшения условий обитания

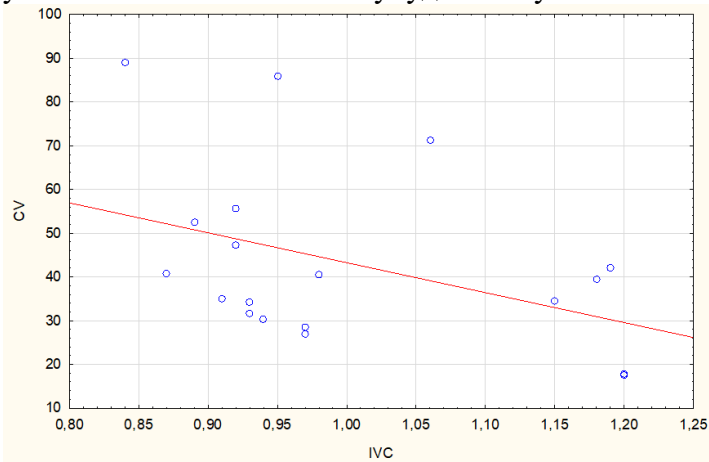


Рисунок 5.8 – Изменчивость длины 4 междуузлия *R. arcticus* на градиенте ухудшения условий обитания

Примечание: по оси абсцисс – индекс виталитета ценопопуляции (IVC), по оси ординат – коэффициент вариации (CV, %)

Конвергентная тактика проявляется в уменьшении CV в ряду ухудшения условий местообитания, установлена для 4 морфометрических параметров: количества цветков и листьев, количества междоузлий, длины цветоножки и длины 6 междоузлия (рис. 5.9-5.12). Для данных признаков также отмечен средний и низкий уровень фитоценотической пластичности, кроме длины 6 междоузлия, диапазон чувствительности к условиям окружающей среды которого достаточно высок.

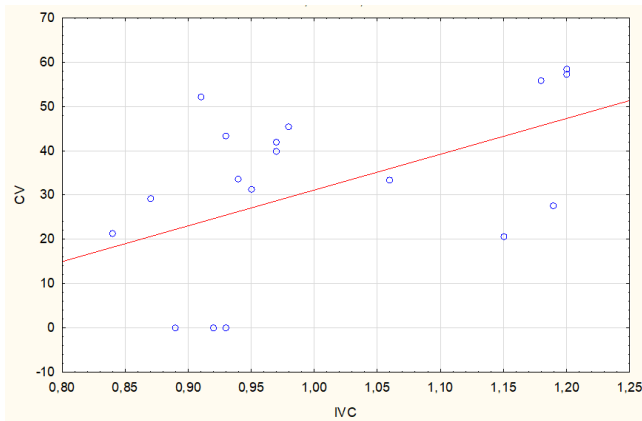


Рисунок 5.9 – Изменчивость количества цветков на генеративном побеге *R. arcticus* на градиенте ухудшения условий обитания

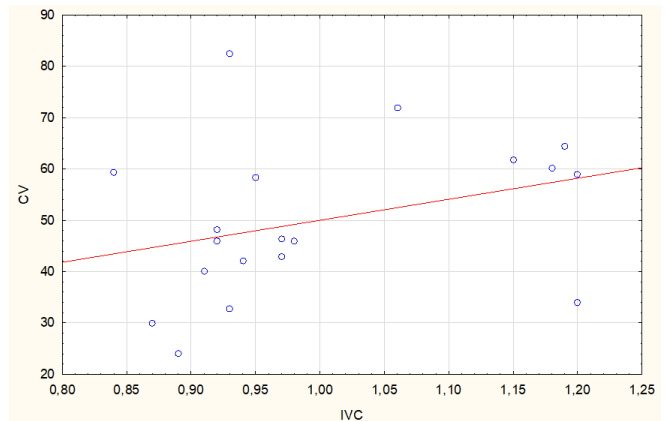


Рисунок 5.10 – Изменчивость длины цветоножки на генеративном побеге *R. arcticus* на градиенте ухудшения условий обитания

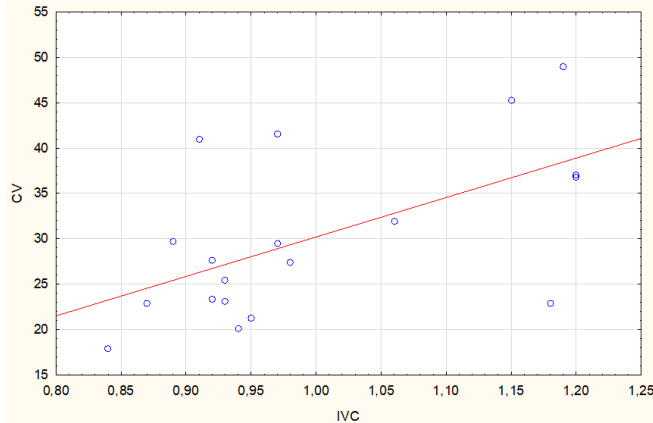


Рисунок 5.11 – Изменчивость количества листьев на генеративном побеге *R. arcticus* на градиенте ухудшения условий обитания

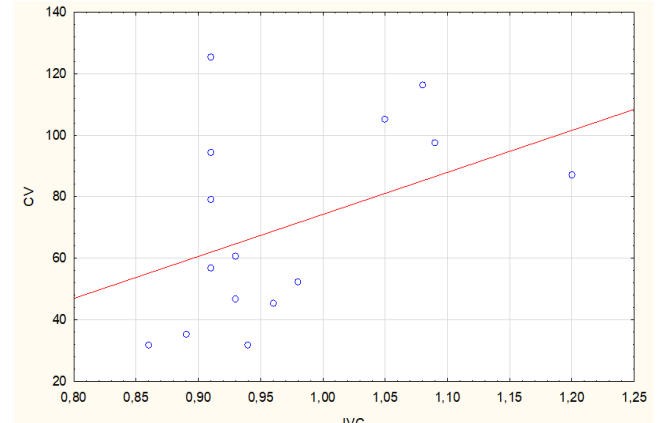


Рисунок 5.12 – Изменчивость длины 6 междоузлия *R. arcticus* на градиенте ухудшения условий обитания

Примечание: по оси абсцисс – индекс виталитета ценопопуляции (IVC), по оси ординат – коэффициент вариации (CV, %)

Ряд морфометрических параметров растений носят смешанный характер онтогенетических тактик.

Конвергентно-дивергентный характер онтогенетической тактики отмечен для 3 морфопараметров вида: длины черешка листа третьего от основания побега междоузлия, длины 1 междоузлия, количества междоузлий (рис. 5.13-5.15). При

смене благоприятности условий общая изменчивость данных параметров снижается, а затем повышается. Параметры, проявляющие конвергентно-дивергентный характер онтогенетической тактики, являются средне и высокопластичными.

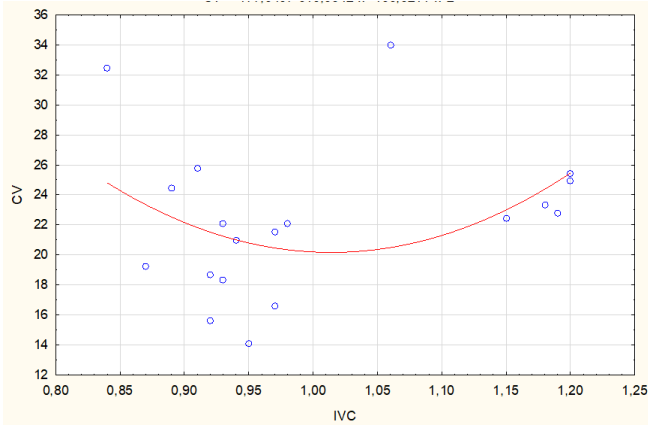


Рисунок 5.13 – Изменчивость количества междоузлий *R. arcticus* на градиенте ухудшения условий обитания

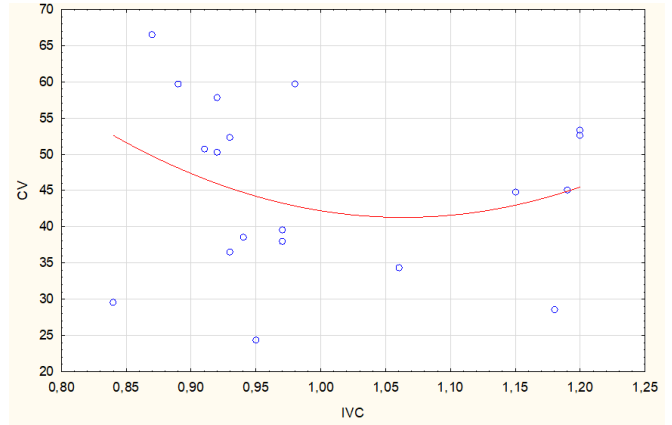


Рисунок 5.14 – Изменчивость длины 1 междоузлия *R. arcticus* на градиенте ухудшения условий обитания

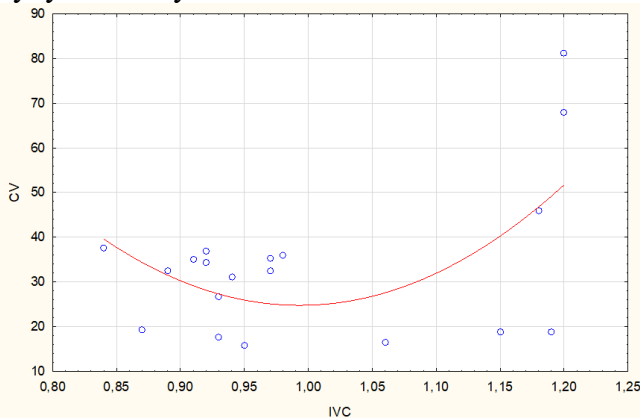


Рисунок 5.15 – Изменчивость длины черешка листа третьего от основания побега междоузлия *R. arcticus* градиенте ухудшения условий обитания

Примечание: по оси абсцисс – индекс виталитета ценопопуляции (IVC), по оси ординат – коэффициент вариации (CV, %)

Дивергентно-конвергентная тактика характерна для большинства длин междоузлий (3,5,7 и 8) (рис. 5.16-5.19). В ряду ухудшения условий обитания диапазон варибельности данных параметров сначала возрастает, а затем постепенно снижается. Фитоценотическая пластичность параметров имеет смешанный характер: длины 5 и 7 междоузлий имеют высокие показатели пластичности, длины 3 и 8 – низкие.

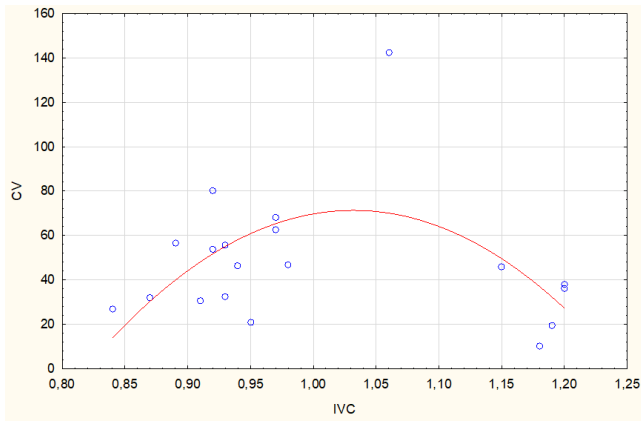


Рисунок 5.16 – Изменчивость длины 5 междоузлия *R. arcticus* на градиенте ухудшения условий обитания

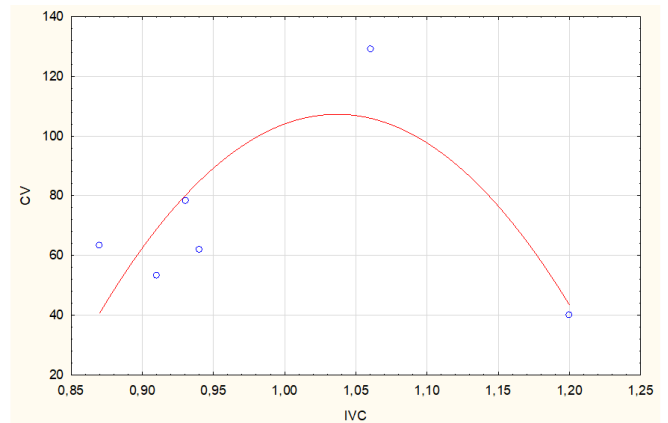


Рисунок 5.17 – Изменчивость длины 7 междоузлия *R. arcticus* на градиенте ухудшения условий обитания

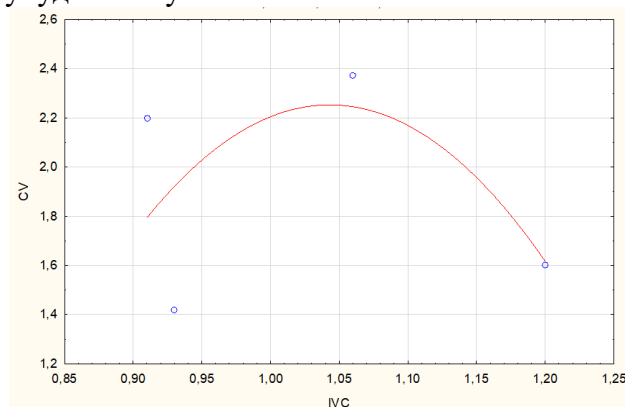


Рисунок 5.18 – Изменчивость длины 8 междоузлия *R. arcticus* на градиенте ухудшения условий обитания

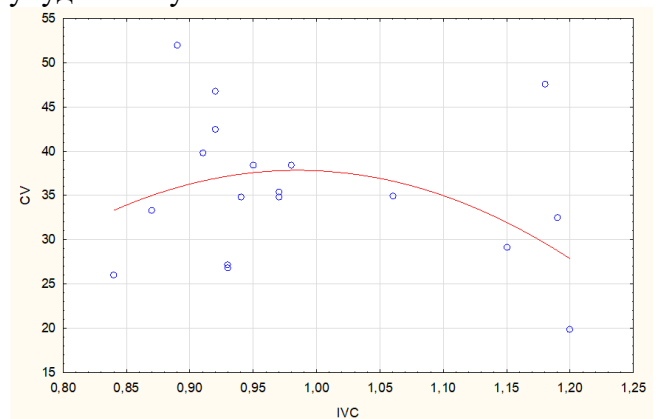


Рисунок 5.19 – Изменчивость длины 3 междоузлия *R. arcticus* на градиенте ухудшения условий обитания

Примечание: по оси абсцисс – индекс виталитета ценопопуляции (IVC), по оси ординат – коэффициент вариации (CV, %)

Следует отметить, что параметры генеративной сферы растения, влияющие на репродуктивный потенциал вида, в исследуемых сообществах характеризуются конвергентной онтогенетической тактикой: при увеличении воздействия стрессового фактора общая изменчивость данных параметров снижается.

Таким образом, в благоприятных условиях среды поливариантность изменчивости генеративных параметров растения наиболее направлена на успех семенного размножения. В неблагоприятных для роста условиях вид повышает роль ряда параметров вегетативной сферы (высоты генеративного НПП, параметры листовой пластинки). Параметры генеративной сферы растения, наоборот, демонстрируют снижение изменчивости и дезинтеграцию в условиях, характеризуемых значениями индекса IVC как неблагоприятные. Ряд параметров

вегетативной сферы растения, таких как большинство длин междоузлий и их количества, характеризуются смешанным характером онтогенетических тактик.

По системе Раменского-Грайма, которая и в настоящее время остается наиболее популярной (Миркин, Наумова, 1998), данных об эколого-ценотической стратегии вида (в системе основных, определяющих выживание организмов факторов – стресса и нарушения) (Frank, Klotz, 1990), не указано. В природных сообществах *R. arcticus* вблизи границы ценоареала проявляет себя как комбинированный стресс-толерант-рудерал (SR). Фитоценотическая, и, отчасти, экотопическая пациентность вида проявляется в подавлении *R. arcticus* видами-виолентами: являясь детерминантом растительных сообществ (занимает подчиненное положение), крупных популяций вид не образует, плодоносит крайне редко (это связано с неспособностью вида к самоопылению) (Макаров, 2019), предпочитает хорошо освещенные местообитания с разреженным древесным ярусом. При увеличении стрессовых факторов среды, как показано выше, основные усилия на поддержание жизнедеятельности направлены на адаптацию через увеличение общей изменчивости признаков вегетативной сферы.

Вблизи южной границы своего ценоареала для устойчивого существования *R. arcticus* выработала защитную онтогенетическую стратегию выживания (рис. 5.20). Проявление данной компоненты в онтогенетической стратегии соответствует R-компоненте эколого-ценотической стратегии. Она выражается в относительной способности вида внедряться в сообщества на ранних этапах восстановления после нарушений, вегетативной подвижностью, быстрым прохождением прегенеративных и генеративных стадий онтогенеза, относительно высокой пластичностью и изменчивостью морфопараметров. В ряду ухудшения экологических условий, оцениваемого с использованием индекса виталитета ЦП (IVC), вид реагирует на внешние воздействия увеличением коэффициента морфологической координации морфометрических параметров (R^2m).

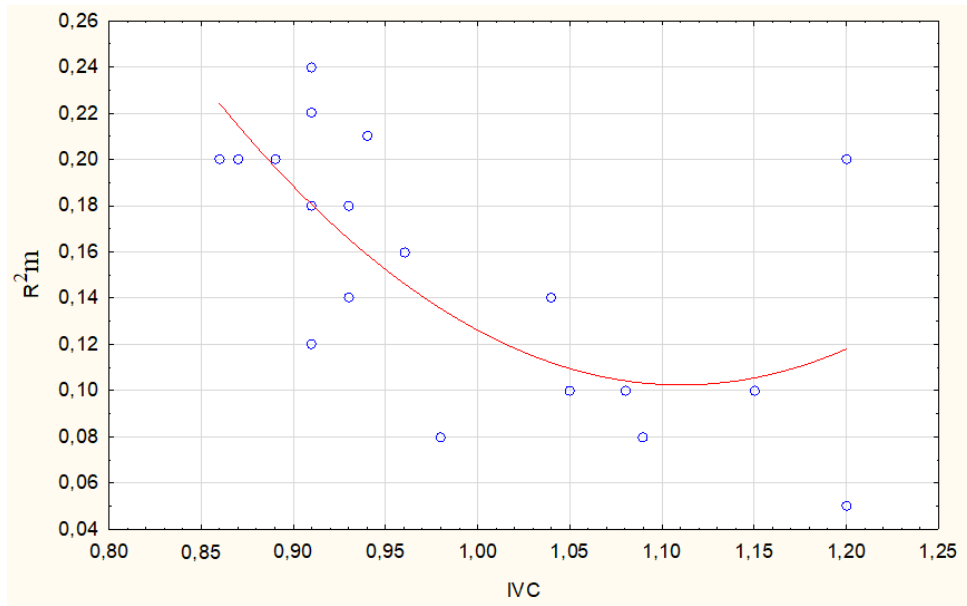


Рисунок 5.20 – Тренд онтогенетической стратегии исследованных ценопопуляций *R. arcticus* вблизи южной границы ценоареала

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

Выводы по главе.

1. Оценка жизненности популяций *R. arcticus* по размерному спектру виталитета ЦП (IVC) и индекса качества ЦП – Q 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 на начальных этапах восстановительных сукцессий (IVC=1,20). Относительно высокими показателями коэффициента жизненности характеризуются ЦП *R. arcticus*, произрастающие в среднебогатых и сырых березняках на поздних этапах восстановительных сукцессий (IVC=1,1-1,09). В наименее благоприятных условиях находятся ЦП, расположенные в березняках (с елью) таволжно-разнотравном (ЦП 13: IVC=0,87) и болотнотравном (ЦП 9: IVC=0,86), произрастающих в условиях среднего богатства сырых и заболоченных на поздних этапах восстановления.

2. Для большинства параметров вегетативной сферы растения характерны смешанные онтогенетические тактики, для генеративных – конвергентные.

3. Вблизи южной границы своего ценоареала для устойчивого существования *R. arcticus* проявляют R-компоненту (защитную) защитной онтогенетической стратегии выживания. В ряду ухудшения экологических условий вид реагирует на внешние стрессовые воздействия увеличением коэффициента морфологической координации.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В южнотаёжной подзоне в пределах Кировской области *R. arcticus* встречается в нормально дренированных, сырых и застойных местообитаниях на богатых и среднебогатых почвах с преобладанием в ярусе древостоя *Betula pubescens*, *Picea abies*, *P. ×fennica*, *Pinus sylvestris* и *Populus tremula*, а также 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 (в сырых и заболоченных местообитаниях на богатых и среднебогатых почвах). Вид отсутствует в бедных олиготрофных местообитаниях на сильно дренированных песках с глубоким залеганием грунтовых вод. Постоянными спутниками *R. arcticus* в травяно-кустарничковом ярусе являлись *D. cespitosa*, *V. vitis-idaea*, *V. myrtillus*, *R. saxatilis*, *P. nemoralis*, *E. angustifolium*, *C. epigejos*. В составе мохово-лишайникового яруса преобладают *M. undulatum*, *P. schreberi*, *S. squarrosum*, *S. girgensohnii*, *P. commune*.

В пределах рассматриваемого фрагмента ценоареала *R. arcticus*, согласно шкалам Д.Н. Цыганова (1983), относится к мезобионтным видам. Обобщенный индекс толерантности в среднем составляет 57%. В обобщенном спектре климатических и почвенных шкал *R. arcticus* выступает как мезобионт ($It=0,50$ и $0,54$, соответственно), по фактору освещенности вид эвривалентен ($It=0,67$). Следует отметить, что фактор переменности увлажнения (fH) в изученных местообитаниях шире и выходит за потенциально возможные границы, приводимые Д.Н. Цыгановым для данного вида, на одну ступень в сторону увеличения значения фактора. По остальным почвенным и климатическим шкалам амплитуда экологического пространства исследованных ЦП *R. arcticus* в рассматриваемых условиях не выходит за пределы диапазонов экологического ареала. *R. arcticus* в исследуемых ЦП по отношению ко всем рассматриваемым факторам в пределах южной и среднетаёжной подзон максимально реализует свои

возможности омброклиматической и шкале переменности почвенного увлажнения ($K_{\text{ec-eff}}=151$ и 147% , соответственно). Лимитирующими факторами, ограничивающими экологический ареал вида в таёжных условиях, являются факторы увлажнения и солевого режима почв.

Результаты анализа экологических предпочтений вида по Элленбергу (1974) показали, что вид предпочитает условия хорошего освещения и полутени, требователен к условиям почвенной влажности в регионе исследований, предпочитает кислые и нейтральные, бедные и умеренно обеспеченные азотом почвы. Полученные данные в целом соответствуют экологическим предпочтениям вида по Д.Н. Цыганову (1983).

В изученных условиях таёжных экосистем *R. arcticus*, согласно концепции гемеробности, характеризуется относительно умеренной толерантностью по отношению к комплексному антропогенному воздействию, о чем свидетельствуют высокие показатели антропофобных (77-88%) и низкие – антропотолерантных (12-23%) видов, невысокие индексы гемеробиальности (0,2-0,3).

В районе исследований плотность генеративных НПП *R. arcticus* значимо выше в сообществах среднебогатых и сырых с давностью нарушения менее 10 лет (50 ± 9 НПП/м²) по сравнению со среднебогатыми и заболоченными на поздних этапах восстановительных сукцессий, где отмечены минимальные показатели (11 ± 4 НПП/м²) ($N=51,35$ при $p \leq 0,05$). Средняя плотность вегетативных НПП варьировала от 23 ± 7 НПП/м² в сообществах среднего богатства и заболоченных на поздних этапах восстановления после нарушений до 169 ± 26 НПП/м² – в среднебогатых и сырых местообитаниях с давностью нарушения менее 10 лет ($N=46,79$ при $p \leq 0,05$). Важными факторами, влияющими на демографическую структуру *R. arcticus* в исследуемых местообитаниях, являются уровень почвенного увлажнения и богатства, положение сообщества в сукцессионном ряду, уровень освещенности и проективное покрытие ТКЯ.

Ценопопуляции *R. arcticus* нормальные, облигатно неполночленные. Базовый онтогенетический спектр исследованных ЦП левостороннего типа,

одновершинный, с абсолютным максимумом, приходящимся на виргинильные растения (58%). Доля участия в спектре молодых генеративных НПП в 4 раза меньше и составляет в среднем 15%, доля имматурных НПП – 12%. Зрелые генеративные НПП в базовом онтогенетическом спектре представлены 8%, старые генеративные – 2%, субсенильные – 3%. В среднем 1% приходится на сенильные растения. Менее 1% составила доля участия в базовом спектре проростков (0,3%) и ювенильных НПП (0,4%). Проростки отмечены в сосняке (с елью) болотнотравном (ЦП 19) – в среднебогатых заболоченных сообществах на поздних этапах восстановительных сукцессий). Отмирающие растения ни в одной из исследуемых ЦП не были зафиксированы.

Анализ интегральных характеристик онтогенетической структуры вида показал, что большинство исследуемых ЦП характеризуются как эффективно самоподдерживающиеся, молодого и перспективного типа с низкими темпами старения, средними показателями индекса зрелости (0,18-0,44) и высокими – индекса молодости (0,51-0,79). Согласно классификации «дельта-омега» Л.А. Животовского большинство исследуемых ЦП относятся к молодому типу, ЦП 9,10 и 19 – к переходному.

Вблизи южного предела своего распространения процессы самоподдержания *R. arcticus* обеспечиваются в основном за счет вегетативного размножения, в связи с тем, что участие в онтогенетической структуре популяций НПП генеративного онтогенетического периода (молодого, зрелого и старого генеративного) в целом низкое. Вегетативное размножение, как один из способов самоподдержания популяций, играет важную роль в репродуктивной биологии растений. Это особенно важно в том случае, если семенное размножение подавлено (Османова, 2009).

Для поддержания защитных механизмов вблизи южной границы своего ценоареала и устойчивого существования *R. arcticus* выработала защитную онтогенетическую стратегию выживания. В ряду ухудшения экологических условий вид реагирует на внешние стрессовые воздействия увеличением коэффициента морфологической координации, снижением общей изменчивости

генеративных параметров. Большинство параметров вегетативной сферы растения не имеют выраженных закономерностей variability общей изменчивости в ответ на неблагоприятные факторы, и характеризуется смешанными онтогенетическими тактиками.

В исследованных растительных сообществах большинство морфометрических параметров скоррелированы между собой и играют важную роль в формировании биоморфы растения. Индекс морфологической интеграции морфопараметров (I_{cp}) низкий и в среднем для исследуемых групп местообитаний составляет 41%. В пределах изученного фрагмента ценоареала высокими и повышенными уровнями общей изменчивости характеризуются большинство длин междоузлий, длина черешка листа и количество цветков, для остальных параметров генеративного НПП отмечен средний уровень изменчивости. В изученных ЦП большинство морфометрических параметров вида характеризуются средним уровнем пластичности ($I_p=0,50-0,64$). Высокая variability общей изменчивости и низкие коэффициенты морфологической интеграции исследуемых параметров являются характерной особенностью вегетативно подвижных растений (Чадаева, 2016). В южнотаёжных фитоценозах уровень освещенности достоверно влияет на параметры листовой пластинки НПП *R. arcticus* (длину центральной доли листа и черешка листа), количество листьев и длину 5 междоузлия.

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 ($I_v=2,03-3,74$) и низкими темпами старения ($I_{ст}=0,00-0,04$). 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 ($Ip=0,40-0,95$). 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 средневозрастные 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.

ЛИТЕРАТУРА

1. Александрова В.Д., Юрковская Т.К. Геоботаническое районирование Нечерноземья европейской части РСФСР. – Л: Наука, 1989. – 64 с.
2. Андреева Е.Н., Баккал И.Ю., Горшков В.В., Лянгузова И.В., Мазная Е.А., Нешатаев В.Ю., Нешатаева В.Ю., Ставрова Н.И., Ярмишко В.Т., Ярмишко М.А. Методы изучения лесных сообществ. – СПб.: НИИХимии, 2002. –240 с.
3. Аннотированный список редких и находящихся под угрозой исчезновения или исчезнувших животных, растений и грибов МСОП. The IUCN Red list of threatened species, version 2019. IUCN Red list Unit, Cambridge. URL: <http://theiucnredlist.org> (дата обращения: 21.04.2019).
4. Антропова Г.Л. Биоморфология Розоцветных Северо-Востока СССР. – Владивосток: ДВО АН СССР, Ин-т биол. пробл. Севера, 1990. –124 с.
5. Ареалы лекарственных и родственных им растений СССР: атлас / под ред. В.М. Шмидт. –Л., 1990. – 2-е изд. –Исправленное. –208 с.
6. Атлас Коми АССР / под ред. С.В. Колесника. М.: ГУГК, 1964. 112 с.
7. База данных биоразнообразия природы США, Канады и Латинской Америки. An Online Encyclopedia of Life/ 2019/ South Clark Street, Suite 930, Arlington, VA 22202. P. 655–667. URL: [http:// NatureServeExplorer.org](http://NatureServeExplorer.org) (дата обращения: 1.03.2019).
8. Баранова О.Г., Пузырев А.Н. Конспект флоры Удмуртской республики (сосудистые растения). –М., Ижевск, 2012. –212 с.
9. Биологическое разнообразие Уральского Припечорья: монография / под ред. В. И. Пономарева и Т. Н. Пыстиной. –Сыктывкар, 2009. 2–65 с.
10. Василевич В. И., Бибикова Т. В. 2008а. Растительность прирусловой поймы реки Вятки // Бот. журн. 93(9). – С. 1354-1366.
11. Василевич В.И. 2015. Видовое разнообразие влажных лугов Европейской России // Бот. журн. 100(4). – С. 372-381.
12. Василевич В.И. Видовое разнообразие влажных лугов Европейской России // Бот. Журнал. Т. 100. № 4. 2015. – 372-381.
13. Василевич В.И. О растительных ассоциациях ельников Северо-Запада // Бот. журн. – 68. – № 12. – 1983. – С. 1604-1613.
14. Василевич В.И. Сфагновые сосняки Восточной Европы // Бот. Журнал. – Т. 97. № 4. 2012. – С. 452-464.
15. Василевич В.И., Щукина К.В. Краткий конспект водной и прибрежно-водной растительности поймы реки Вятки // Бот. Журнал. – Т. 98. – № 6. – 2013. – С. 715-722.
16. Василевич И.П. Пойменные луга окрестностей г. Кирова и пути их улучшения: автореф... дис. д.б. наук. – Киров, 1954. – 18 с.

17. Гагиева Л.Ч. Эколого-биологические аспекты охраны и рационального использования ресурсных видов растений восточной части Центрального Кавказа: автореф... дис. д.б. наук. – Владикавказ, 2020. – 37 с.
18. Геоботаническая карта СССР. 1954. Под ред. Е. М. Лавренко и В. Б. Сочавы. М. 1: 4000000.
19. Глотов Н.В. Об оценке параметров возрастной структуры популяций растений // Сб. науч. мат-лов II Всерос. популяцион. семинара «Жизнь популяций в гетерогенной среде». – Ч. 1. Йошкар-Ола, 1998. – С. 146-149.
20. Гнатюк Е.П., Крышень А.М. Исследование пространственной дифференциации флоры средней Карелии с помощью статистических методов // Тр. КарНЦ РАН. 2001. Серия Б. Биогеография Карелии. – №2. – С. 43–58.
21. Горбунов А.Б. Интродукция и селекция пищевых растений в ЦСБС СО РАН, или насколько мы всеядны // А.Б. Горбунов, Н.В. Моисеева, В.С. Симагин и др. // Вестник ВОГиС. 2005. – Т.9. – № 3. – 2005. – С. 394–406.
22. Гудовских Ю. В., Егорова Н. Ю. Популяционные параметры княженики арктической (*Rubus arcticus* L.) южной тайги Кировской области // Современные проблемы природопользования, охотоведения и звероводства: мат-лы Междунар. науч.-практ. конф., посвящ. 95-летию ВНИИОЗ им. проф. Б.М. Житкова. – Киров, 2017. – С. 482–485.
23. 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.
24. Гудовских Ю.В., Кислицына А.В., Катаргина Н.И., Егошина Т.Л. Материалы к характеристике растительности Троицко-Печорского района Республики Коми // Сборник научных трудов XVIII Междунар. науч.-практ. конф. аспирантов и молодых ученых «Знания молодых: наука, практика и инновации». Ч.1. Агрономические, биологические, ветеринарные науки. – Киров, 2019. – С. 67–69.
25. 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.
26. 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 «Знания молодых: наука, практика и инновации». – Киров: Вятская ГСХА, 2020. – С. 66–68.
27. 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.
28. Гудовских Ю.В., Егорова Н.Ю. Некоторые демографические показатели в *Rubus arcticus* L. в Кировской области // Сборник материалов II Междунар. науч.практ. конф. «Сохранение лесных экосистем: проблемы и пути их решения». – Киров, 2019. – С. 250–253.
29. Гудовских Ю.В., Егорова Н.Ю. Особенности онтогенетической структуры ценопопуляций *Rubus arcticus* L. в условиях таежных фитоценозов Кировской области // Сборник материалов XVI Всероссийской науч.-практ. конференции с международным участием «Биодиагностика состояния природных и природно-техногенных систем». Книга 2. – Киров, 2018. – С. 24–26.
30. Гудовских Ю.В., Егорова Н.Ю., Егошина Т.Л. Состояние ценопопуляций *Rubus arcticus* (ROSACEAE) в Кировской области // Ботанический журнал, 2020. – Том 105. – Вып. № 8. – С. 66–80.
31. Гудовских Ю.В., Егорова Н.Ю., Егошина Т.Л., Катаргина Н.И. Редкие виды растений территории, прилегающей к НП "Югыд Ва" // Структурно-функциональная организация и динамика растительного покрова: мат-лы III Всероссийской науч.- практ. конф-и, посвященной 70-летию Самарского отделения Русского ботанического общества. – Самара: СГСПУ, 2018. – С. 56–61.
32. Гудовских Ю.В., Егошина Т.Л. Роль проектируемых ООПТ «Юрибейский» и «Нямбойтинский» (Тазовский район ЯНАО) в сохранении редких видов растений ЯНАО // Мат-лы Юбилейной Междунар. науч. конф-и, посвященной 175-летию Сухумского ботанического сада, 120-летию Сухумского субтропического дендропарка, 85-летию профессора Г.Г. Айба и 110-летию проф. А.А. Колаковского «Роль ботанических садов в сохранении и мониторинге биоразнообразия Кавказа». – Сухум, Институт ботаники АНА, 2016. – С. 122–125.
33. Гудовских Ю.В., Егошина Т.Л., Кислицына А.В., Лугинина Е.А. Интродукция княженики арктической в условиях Волго-Вятского региона. Известия Самарского научного центра Российской Академии наук. – 2017. – Т. 19. – № 2-2. – С. 248–251.

34. Гудовских Ю.В., Егошина Т.Л., Ляпунов А.Н., Савинцева Л.С., Оботнин С.И. Биоразнообразие проектируемой ООПТ «Юрибейский» // Экологические и эволюционные механизмы структурно-функционального гомеостаза живых систем: мат-лы XIV Междунар. науч.-практ. экологической конф-и. – Белгород, 2016. – С.100–102.
35. 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.
36. Гудовских Ю.В., Кислицына А.В., Катаргина Н.И., Егошина Т.Л. Материалы к характеристике растительности Троицко-Печорского района Республики Коми // Знания молодых: наука, практика и инновации: Сборник научных трудов XVIII Международной научно-практической конференции аспирантов и молодых ученых. В 2 ч. Ч.1. Агрономические, биологические, ветеринарные науки. – Киров, 2019. – С. 67–69.
37. Гудовских Ю.В., Савинцева Л.С. Редкие виды растений проектируемой ООПТ «Юрибейский» (Тазовский район ЯНАО) // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: мат-лы VI Всероссийской конф-и с Междунар. участием. – Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-т, 2015. – С. 51–53.
38. Дегтева С.В., Полетаева И.И., Пыстина Т.Н. Роль системы особо охраняемых природных территорий Республики Коми в сохранении редких видов // Известия Коми НЦ УрО РАН. – 2011. – Т.8. – №4. – С. 35-41.
39. Дикорастущие полезные растения России / Под ред. А. Л. Буданцева, Е. Е. Лесиовской. – СПб.: СПХФА, 2001. – 663 с.
40. Егоров А.Д. Витамин С и каротин в растительности Якутии. – М.: изд-во АН СССР, 1954. – 248 с.
41. Егошина Т.Л., Егорова Н.Ю., Лугинина Е.А., Оботнин С.И., Ярославцев А.В., Гудовских Ю.В., Кислицына А.В., Капустина Н.В., Сулейманова В.Н. Значение дикорастущих ягодников в питании охотничьих животных / Т.Л. Егошина, Н.Ю. Егорова, Е.А. Лугинина и др. // Известия Самарского научного центра Российской Академии наук. – 2017. – Т. 19. – № 2-2. – С. 255–260.
42. Егошина Т.Л., Егорова Н.Ю., Лугинина Е.А., Оботнин С.И., Ярославцев А.В., Гудовских Ю.В., Кислицына А.В., Капустина Н.В., Сулейманова В.Н. Значение дикорастущих ягодников в питании охотничьих животных. Известия Самарского научного центра Российской Академии наук. – 2017. – Т. 19. – № 2-2. – С. 255–260.

- 43.Ерохин, В.В. Флора и растительность суходольных лугов правобережья реки Вятки в нижнем течении: автореф... дис. канд. биол. наук: 03.00.16 / Казань, 2003. – 19 с.
- 44.Животовский Л. А. Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций растений // Экология. 2001. – Т. 1. – С. 3–7.
- 45.Животовский Л.А., Османова Г.О. Популяционная биогеография растений. – Йошкар-Ола, 2019. – 128 с.
- 46.Жиляев Г.Г. Жизнеспособность популяций растений. – Львов, 2005. – 304 с.
- 47.Жукова Л. А., Полянская Т. А. О некоторых подходах к прогнозированию перспектив развития ценопопуляций растений // Вестник Тверского гос. университета. – 2013. – Т.3. – №32. – 160–171.
- 48.Жукова Л.А. Динамика ценопопуляций луговых растений в естественных фитоценозах // Сборник науч. тр. «Динамика ценопопуляций травянистых растений». – Киев, 1987. – С. 9–19.
- 49.Жукова Л.А. Популяционная жизнь луговых растений. – Йошкар-Ола, 1995. – 224 с.
- 50.Жукова Л.А., Белова С.А. Онтогенез Княженики арктической (*Rubus arcticus* L.) // Онтогенетический атлас лекарственных растений. – Йошкар-Ола, 1997. – С. 60–64.
- 51.Заугольнова Л.Б. Структура популяций семенных растений и проблемы их мониторинга: автореф. дис. ... докт. биол. наук. – СПб, 1994. – 70 с.
- 52.Злобин Ю.А. Популяционная экология растений: современное состояние, точки роста: монография. – Сумы: Университетская книга, 2009. – 263 с.
- 53.Злобин Ю.А. Популяция – единица реальной жизни растений // Природа. – 1992. – № 8. – С. 47-59.
- 54.Злобин Ю.А. Принципы и методы ценологических популяций растений. – Казань: Казанский университет, 1989. – 146 с.
- 55.Злобин Ю.А., Скляр В.Г., Клименко А.А. Популяции редких видов растений: теоретические основы и методика изучения: монография. – Сумы: Университетская книга, 2013. – 439 с.
- 56.Зубарева Л.А. Растительный покров // Природа, хозяйство, экология Кировской области. – Киров, 1996. – С. 222-264.
- 57.Ивантер Э.В., Коросов А.В. Введение в количественную биологию: учеб. Пособие. – Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2011. – 302 с.
- 58.Игошева Н.И., Шурова Е.А. Распространение некоторых дикорастущих лекарственных и ягодных растений в лесотундре Тюменской области и урожайность их сырья // Растительные ресурсы. – 2003. – № 2. – С. 57–62.
- 59.Изумрудная книга Российской Федерации. Ч. 1. М., 2011–2013. 308 с.

60. Иллюстрированный определитель растений Карельского перешейка / Аверьянов Л.В., Буданцев А.Л., Гельтман Д.В. и др. – СПб, 2000. – 478 с.
61. Иллюстрированный определитель растений Пермского края / Овеснов С.А., Ефимик Е.Г., Козьминых Т.В. и др. – Пермь, 2007. – 743 с.
62. Иллюстрированный определитель растений Средней России / И.А. Губанов и др. М.: Т-во науч. изд. КМК, ин-т технолог. исследований, 2003. 402 с.
63. Исаченко Т.Н., Лавренко Е.М. Ботанико-географическое районирование // Растительность европейской части СССР. – Л., 1980. – С. 10–20.
64. Ишбирдин А.Р., Ишмуратова М.М. Адаптивный морфогенез и эколого-ценотические стратегии выживания травянистых растений // Методы популяционной биологии // VII Всеросс. Популяционный семинар: сборник материалов. – Сыктывкар, 2004. Ч. 2. – С. 113–120.
65. Ишбирдина Л.М., Ишбирдин А.Р. Урбанизация как фактор антропогенной эволюции флоры и растительности // Журн. общей биологии. – 1992. – Т.2. № 53. – С. 211–224.
66. Ишмуратова М.М., Ишбирдин А.Р. Об онтогенетических тактиках *Rhodola iremelica* // Фундаментальные и прикладные проблемы популяционной биологии: сб. тез. докл. IV Всероссийского популяционного семинара / Нижнетагильск. гос. соц. пед. академия, Нижний Тагил, 2002. – С. 76–78.
67. Ишмуратова М.М., Ишбирдин А.Р., Суюндуков И.В. Использование показателя гемеробии для оценки уязвимости некоторых видов орхидей Южного Урала и устойчивости растительных сообществ // Биологический вестник. – 2003. – Т.1. – №7. – 33–35.
68. Ишмуратова М.М., Суюндуков И.В., Ишбирдин А.Р., Барлыбаева М.Ш., Набиуллин М.И., Кривошеев М.М. Орхидные (Orchidaceae juss.) на Южном Урале: эколого-фитоценотические и популяционные характеристики, антропоотелерантность, антэкология // Вестник Пермского университета. Серия: Биология. – 2019. – № 3. – С. 240–257.
69. Кирилкина Т. И. Разработка агротехники поляники (*Rubus arcticus* L.) для нужд сельского хозяйства Карелии / Мат-лы Междунар. школы-конф-и, посвященной 50-летию кафедры агрономии и почвоведения ПетрГУ «Растениеводство на Европейском Севере: состояние и перспективы». – Петрозаводск, 2004. – С. 58–60.
70. Кирилкина Т.И. Разработка агротехники поляники (*Rubus arcticus* L.) для нужд сельского хозяйства Карелии // Мат-лы междунар. науч. конф., посвящен. 125-летию Ботанического сада Тверского гос. университета «Жизнь в Гармонии: Ботанические сады и общество». – Тверь, 2005. – С. 102.

- 71.Клименко Г.О. Особливості екологічних умов у місцезростаннях рідкісних видів рослин // Матеріали II Міжнар. наук. конф. «Рослинний світ у Червоній книзі України: впровадження глобальної стратегії збереження рослин». – Умань, 2012. – С. 107-110.
- 72.Конспект флоры Республики Марий Эл / Н. В. Абрамов. – Йошкар-Ола: МарГУ, 1995. – 191 с.
- 73.Константинов А.В., Химченко Е.Н., Кулагин Д.В. Омоложение асептической культуры и получение посадочного материала поленики арктической (*Rubus arcticus* L.) // Modern Phytomorphology 1. – 2012. – С. 189–192.
- 74.Кочергина А.Г. Состав и структура ивняков северо-запада большеземельской тундры // Биоразнообразие экосистем крайнего севера: инвентаризация, мониторинг, охрана [Электронный ресурс]: III Всероссийская научная конференция: 20–24 ноября 2017 г., Сыктывкар, Республик Коми, Россия: тезисы докладов. – Сыктывкар: Издательство ИБ Коми НЦ УрО РАН, 2017. – С. 29–31.
- 75.Кравченко А.В. Конспект флоры Карелии. – Петрозаводск, 2007. – 403 с.
- 76.Красная книга Алтайского края. В 2 –х т. Т. 1. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и грибов / под ред. О. В. Александрова [и др.]. – Барнаул: изд-во Алт. ун-та, 2016. – 290 с.
- 77.Красная книга Ивановской области. В 2-х т. Т. 2. Растения и грибы. / под В. А. Исаева [и др.]. – Иваново: ИПК «ПресСто», 2010. – 192 с.
- 78.Красная книга Республики Башкортостан. В 2 т. Т. 1. Растения и грибы. – Уфа, 2011. – 384 с.
- 79.Красная книга Республики Марий Эл. В 2 т. Т. «Растения. Грибы» / Под ред. Г. А. Богданова [и др.]. – Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-т, 2013. – 324 с.
- 80.Красная книга Тверской области. – Тверь: ТГУ, 2013. – 376 с.
- 81.Красная книга Ярославской области. – Ярославль: Академия 76, 2015. – 472 с.
- 82.Куваев В.Б. Флора субарктических гор Евразии и высотное распределение ее видов. – М., 2006. – 568 с.
- 83.Курлович Е.Л. Перспективы использования пищевых и лекарственных лесных ресурсов Российской Федерации // Сб. мат-лов Всерос. конф. с междунар. участием «Состояние лесов Дальнего Востока и актуальные проблемы лесоправления». – Хабаровск, 2009. – С. 138–140.
- 84.Кучеров И.Б., Кутенков С.А. Мезоэвтрофные ельники таволгово-дернистоосоковые и аконитово-таволговые сфагновые Европейской России и Урала // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. – 2021. – №2. – С. 5-24.

85. Кьосев П.А. Полный справочник лекарственных растений. М., 2001. 992 с.
86. Лавров Д.Д. География Кировской области: учебное пособие. – Киров, 1990. – 157 с.
87. Лапинский А.Г., Горбачев В.В. Антирадикальная активность экстрактов из некоторых дикоросов Северного Охотоморья // Химико-фармацевтический журнал. – 2006. – Т.40. – № 6. – С. 27–29.
88. Лашинский Н.Н. Ольшатники южной тундры Западной Сибири // Тезисы докладов III Всероссийской науч. конф-и «Биоразнообразие экосистем крайнего севера: инвентаризация, мониторинг, охрана». Сыктывкар, Республика Коми. – Сыктывкар: Издательство ИБ Коми НЦ УрО РАН, 2017. – С. 44–47.
89. Левина Р.Е. Способы распространения плодов и семян. – М.: Издательство Московского университета, 1957. – 361 с.
90. Леса Кировской области / Под ред. А.И. Видякина, Т.Я. Ашихминой, С.Д. Новоселова. – Киров, 2008. – 397 с.
91. Лесной план Кировской области на 2019-2028 годы. Книга 1. – Киров, 2018. – 80 с.
92. Любарский, Е.Л., Полуянова В.И. Структура ценопопуляций вегетативно-подвижных растений. – Казань: Изд-во КГУ, 1984. – 138 с.
93. Маевский П.Ф. Флора средней полосы европейской части России. 10-е изд. – М., 2006. – 600 с.
94. Макаров А.А. Лекарственные растения Якутии и перспективы их освоения. – Новосибирск, 2002. – 264 с.
95. Макаров С.С., Багаев Е.С., Цареградская С.Ю., Кузнецова И.Б. Проблемы использования и воспроизводства фитогенных пищевых и лекарственных ресурсов леса на землях Лесного фонда Костромской области // ИВУЗ «Лесной журнал». – 2019. №6. – С. 118–131.
96. Макаров С.С. Разработка технологии клонального микроразмножения лесных ягодных растений и введение их в культуру на выработанных торфяниках: автореф... дис. канд. с/х. наук: 06.03.02 / Пушкино, 2019. – 25 с.
97. Макаров С.С., Кузнецова И.Б., Смирнов В.С. Совершенствование технологии клонального микроразмножения княженики арктической (*Rubus arcticus* L.) // Лесохоз. информация. – 2018. – №4. – С. 91–97.
98. Мамаев С.А., Чуйко Н.М. Индивидуальная изменчивость признаков листьев у дикорастущих видов костяники // Тр. Института экологии растений и животных «Индивидуальная и эколого-географическая изменчивость растений». – Свердловск, 1975. – С. 114–118.

99. Мартыненко В.А., Груздев Б.И. Сосудистые растения Республики Коми. – Сыктывкар: ин-т биологии Коми НЦ УрО РАН, 2008. – 136 с.
100. Методика изучения популяций редких и ресурсных видов растений на охраняемых природных территориях Республики Башкортостан / кол. авт.; под ред. М.М. Ишмуратовой. – Уфа: Башк. энцикл., 2020. – 276 с.
101. Миркин Б.М., Усманов И.Ю., Наумова Л.Г. Типы стратегий растений: место в системах видовых классификаций и тенденции развития // Журн. общ. биологии. – 1999. – Т. 60. – № 6. – С. 581–594.
102. Нешатаев В.В. Эколого-динамические ряды сообществ в долинах малых рек бассейна Баренцева моря // Тезисы докладов III Всероссийской науч. конф-и «Биоразнообразие экосистем крайнего севера: инвентаризация, мониторинг, охрана». Сыктывкар, Республика Коми. – Сыктывкар: Издательство ИБ Коми НЦ УрО РАН, 2017. – С. 54–57.
103. Нешатаева В.Ю., Нешатаев В.Ю., Кораблев А.П., Катютин П.Н. Пойменные леса Пенжинского района Камчатского края // Бот. журн. – 2018. Т.10. – №103. – С. 1212–1239.
104. Османова Г.О., Ведерникова О.П. Адаптивные стратегии растений разных жизненных форм // Сб. мат-лов Междунар. науч.-практ. конф-и «Актуальные проблемы современной биоморфологии». – Киров, 2012. – С. 52-59.
105. Османова Г.О., Животовский Л.А. Онтогенетический спектр как индикатор состояния ценопопуляций растений // Известия Рос. академии наук. – 2020. – Серия: биологическая. – № 2. – С. 144–152.
106. Пархоменко В.М., Кашин А.С., Соловьева М.В. Влияние эколого-фитоценотической обстановки местообитаний на рост и развитие *Hypericum perforatum* L. // Бюл. Бот. сада СГУ. – 2009. – №8. – С. 74–84.
107. Пархоменко В.М., Кашин А.С., Соловьева М.В. Влияние эколого-фитоценотической обстановки местообитаний на рост и развитие *Hypericum perforatum* L. // Бюл. Бот. сада СГУ. – 2009. – №8. – С.74-84.
108. Переведенцев Ю.П. Современные изменения климатических условий и ресурсов Кировской области / Ю.П. Переведенцев, М.О. Френкель, М.З. Шаймарданов и др.; науч. ред. Э.П. Наумов. – Казань: Казан. гос. ун-т, 2010. – 242 с.
109. Поспелова Е.Б., Поспелов И.Н. Флора сосудистых растений Таймыра и сопредельных территорий. – М., 2007. – 457 с.
110. Почвы Печоро-Илычского государственного заповедника (объяснительная записка к почвенной карте масштаба 1:200000) / И.В.

- Забоева, С.В. Беляев, В.А. Попов и др. – Сыктывкар: Фонды Коми Науч. центра УрО РАН, 1972.
111. Природа, хозяйство, экология Кировской области. Отв. ред. В. И. Колчанов, А. М. Прокашев. – Киров: «Вятка», 1996. – 592 с.
 112. Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. – 1950. – Т. 3. – №6. – С. 179–196.
 113. Раменская М.Л., Андреева В.Н. Определитель высших растений Мурманской области и Карелии. – Л., 1982. – 135 с.
 114. Растительность СССР / Ботанический ин-т Акад. наук СССР / сост. Л.С. Берг, Б.Н. Городков, Б.А. Келлер, Е.М. Лавренко и др. – М., Л.: Изд-во Акад. наук СССР. – 1938. – 664 с.
 115. Растительные ресурсы СССР. Цветковые растения, их химический состав, использование: Семейства *Hydrangeaceae* – *Haloragaceae* / под ред. П.Д. Соколова. – Л.: Наука, 1987. – 328 с.
 116. Растительный покров Западно-Сибирской равнины / И.С. Ильина, Е.И. Лапшина, Н.Н. Лавренко и др. – Новосибирск: Наука, 1985. – 250 с.
 117. Ребристая О.В. Флора полуострова Ямал. Современное состояние и история формирования. – СПб, 2013. – 312 с.
 118. Ресурсы поверхностных вод СССР. В 18-и т. Т. 11. Средний Урал и Приуралье / по ред. Н.М. Алюшинского. Л.: Гидрометеиздат, 1973. 848 с.
 119. Рождественский Ю.Ф. Ритм сезонного развития некоторых растений на Полярном Урале. – Свердловск, 1981. – 44 с.
 120. Серебряков И.Г. Морфология вегетативных органов высших растений. – М., 1952. – 391 с.
 121. Синельникова Н.В. *Hylocomio-Salicetea Glaucae* – новый класс растительности арктики и субарктики // Тезисы докладов III Всероссийской науч. конф-и «Биоразнообразие экосистем крайнего севера: инвентаризация, мониторинг, охрана». Сыктывкар, Республика Коми. – Сыктывкар: Издательство ИБ Коми НЦ УрО РАН, 2017. – С. 73–77.
 122. Синельникова Н.В., Пахомов М.Н. Сезонная жизнь природы Верхней Колымы. – М., 2015. – 329 с.
 123. Смирнова А.Д. Типы еловых лесов Крайнего Севера Кировской области. Ч. 1 // Учен. Зап. Горьк. Ун-та. – 19. – 1951. – С. 195-226.
 124. Смирнова А.Д. Типы еловых лесов Крайнего Севера Кировской области. Ч. 2 // Учен. Зап. Горьк. Ун-та. – Вып. 25. – 1954. – С. 191-226.
 125. Смирнова О.В. Структура травяного покрова широколиственных лесов. – Наука, 1987. – 211 с.
 126. Современные изменения климатических условий и ресурсов Кировской области / Ю.П. Переведенцев, М.О. Френкель, М.З. Шаймарданов и др. – Казань: Казан. гос. ун-т, 2010. – 242 с.

127. Сосудистые растения советского Дальнего Востока / А.Е. Кожевников Н.С. Пробатова, С.С. Харкевич, Н.Н. Цвелев, С.К. Черепанов. В 8 т. – Т. 8. – СПб, 1996. – 383 с.
128. Суюндуков И.В Устойчивость некоторых видов семейства Orchidaceae к антропогенным воздействиям на Южном Урале // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. – 2011. – Т. 13. – № 5-3. – С. 10.
129. Суюндуков И.В., Ишбирдин А.Р., Ишмуратова М.М. Некоторые результаты разработки стратегии охраны редких видов орхидей Республики Башкортостан // Башкирский экологический вестник. – 2009. – № 2. – С. 44–48.
130. Сыжко Д.А. Фенологические наблюдения над ягодными растениями в заповеднике «Малая Сосьва» // Биологические ресурсы и природопользование // Сб. научных трудов. – №6. – Сургут, 2003. – С. 29–45.
131. Тарасова Е.М. Флора Вятского края. Ч. 1. Сосудистые растения. – Киров, 2007. – 440 с.
132. Тимофеев А.Ф. Болотные и заболоченные земли Кировской области и эффективность их осушения. – Сб. «Лес и почва». – Красноярск, 1968. – 269 с.
133. Трулевич Н.В. Эколого-фитоценотические основы интродукции растений. – М.: Наука, 1991. – 213 с.
134. Тяк Г.В., Алтухова С.А. Применение минеральных удобрений в посадках княженики на выработанном торфянике // Теоретические и прикладные аспекты рационального использования и воспроизводства недревесной продукции леса. – Гомель, 2008. – С. 305–308.
135. Тяк Г.В., Макаров С.С., Калашникова Е.А., Тяк А.В. Размножение и культивирование княженики арктической (*Rubus arcticus* L.) // Плодоводство и ягодоводство России. – №52. – М., 2018. – С. 95–99.
136. Тяк Г.В., Тяк А.В. Рост и плодоношение княженики арктической на выработанных торфяниках // Сб. мат-лов Всерос. науч. конф. с междунар. участием «Современные проблемы ботаники, микробиологии и природопользования в Западной Сибири и на сопредельных территориях». – Сургут, 2015. – С. 183-185.
137. Урал и Приуралье / под ред. И.П. Герасимова. – М.: Наука, 1968. – 461 с.

138. Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки. – 1975. – №2. – С. 7-34.
139. Уранов А.А. Жизненное состояние вида в растительном сообществе. – Бюл. МОИП. – 1960. – Т.3. – №65. – С. 77-92.
140. Уранов А.А., Смирнова О.В. Классификация и основные черты развития популяций многолетних растений // Бюлл. МОИП. – 1969. – Т.1. №79. – С. 119–135.
141. Федорчук В.Н., Нешатаев В.Ю., Кузнецова М.Л. Лесные экосистемы северо-западных районов России: типология, динамика, хозяйственные особенности. – СПб.: Наука, 2005. – 382 с.
142. Федорчук В.Н., Егоров А.А., Гаубервиль К., Чернов И.М. Краткий определитель типов леса Ленинградской области. – СПб: Арт Юнион, 2002. – 36 с.
143. Флора и растительность Европейской части СССР. – Вып. 7. – М.: изд-во Моск. ун-та, 1971. – 165 с.
144. Флора Сибири. В 14-и т. Т. 8. Rosacea. – Новосибирск, 1988. – 200 с.
145. Фокин А. Д. Краткий очерк растительности Вятского края // Вятский край. – Вятка, 1929. – С. 86-105.
146. Френкель М.О. Межрегиональный экомониторинг Волжского бассейна. – Киров, 1997. – 180 с.
147. Френкель М.О. Мониторинг бассейна реки Волги. – Киров, 1996. – 88 с.
148. Френкель М.О., Переведенцев Ю.П., В.В. Соколов. Климатический мониторинг Кировской области: монография. Кировский центр по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды Департамента Росгидромета по Приволжскому федеральному округу. – Казань: Казанский ун-т, 2012. – 263 с.
149. Фруентов Н.К. Лекарственные растения Дальнего Востока / Под ред. А. А. Константинова. – Хабаровск: кн. изд-во, 1972. – 398 с.
150. Хитун О.В. Зональная и экотопологическая дифференциация флоры центральной части западносибирской Арктики (Гыданский и Тазовский полуострова): дис. ... канд. биол. наук. – СПб., 2005. – 251 с.
151. Цыганов Д.Н. Фитоиндикация режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. – М., 1983. – 198 с.
152. Чадаева В.А. Стратегии жизни дикорастущих видов рода *Allium* L. российской части Кавказа: дис. ... доктора биол. наук. – Махачкала, 2016. – 377 с.

153. Челпанова Е. В., Олешко Г.И. Урожайность корневищ и фитоценотическая характеристика *Polygonum bistorta* L. в заповеднике «Басеги» // Растительные ресурсы. – 2003. – Т.39. – №3. – С. 30–44.
154. Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). – СПб., 1995. –
155. Щукина К. В. Видовое разнообразие лугов поймы реки Вятки // Бот. журн. – 102(10). – 2017. – С. 1420-1436.
156. Щукина К. В. Флористический анализ вятских пойменных лугов в пределах Кировской области // Бот. журн. 103(7). – 2018. – С. 835-852.
157. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову / Л.Г. Раменский, И.А. Цаценкин, О.Н. Чижикова и др. – М., 1956. – 471 с.
158. Экологические шкалы и методы анализа экологического разнообразия растений / Жукова Л.А., Дорогова Ю.А., Турмухаметова Н.В., Гаврилова М.Н., Полянская Т.А. – Йошкар-Ола, 2010. – 368 с.
159. Энциклопедия земли Вятской. Т. 7: Природа. Составитель: А.Н. Соловьев. – Киров: «Вятка», 1997. – 606 с.
160. Яблоков Л.В., Остроумов С. А. Уровни охраны живой природы. – М.: Наука, 1985. – 175 с.
161. Якушев А.Б., Т.С. Фомичева. Оценка особо охраняемых территорий (Отчет) / Проект ПРООН/ГЭФ «Сохранение биоразнообразия первичных лесов в районе верховьев реки Печора Республики Коми». – Якша, Вуктыл, 2006. – 91 с.
162. Яцына А.А, Концевая И.И. Размножение и интродукция поляники (*Rubus arcticus* L.) в Беларуси // Плодоводство. – 2004. – Т.15. – С. 207-211.
163. A Global Strategy on Invasive Alien Species / J.A. McNeely, H.A. Mooney, L.E. – Neville et al. Switzerland, UK, 2001. – 50 p.
164. Åberg, G. Förteckning över anmärkningsvärda växter från norra Nagu. [List of noteworthy plants from northern Nagu.] – Memoranda Soc. Fauna Flora Fennica. 1933. – P. 274–282.
165. Atlas Florae Europaeae. Distribution of Vascular Plants in Europe / A. Kurttu, H. E. Weber, R. Lampinen, A.N. Sennikov. V.15. Rosaceae (*Rubus*). – Helsinki, 2010. – 362 p.
166. Auer A.V. Putkilokasvihavaintoja. [Notes on vascular plants.] // Memoranda Soc. Fauna Flora Fennica 19. – 1944. – P. 57–77.
167. Conservation Assessment for Arctic Raspberry (*Rubus acaulis*) Michx. 2002. Eastern region. URL: https://www.researchgate.net/publication/273725004_THE_DISTRIBUTION_ECOLOGY_AND_CONSERVATION_STATUS_OF_RUBUS_ACAULIS_MIC

HX_DWARF_OR_ARCTIC_RASPBERRY_ IN_ MICHIGAN (дата обращения: 5.06.2019)

168. Eichwald K., Talts S., Vaga A., Varpe E. Eesti NSV Floora II // Eesti Riiklik Kirjastus. – 1962. – 532 p.
169. Eklund, O. Über einige Verpflanzungsversuche einheimischer Gewächse // Memoranda Soc. Fauna. Flora Fennica 12. – 1936. – P. 11–24.
170. Ellenberg H. Ziegerwerte der Gefaspflanzen Mitteleuropas // Scripta geobotanica. – Gottingen, 1974. – V.9. – 197 p.
171. Finn C., Swartz H., Moore P.P., Ballington J.R., Kempler C. Use of 58 *Rubus* species in five North American breeding programmes - breeders notes // Acta horticultrae. – 2002. – №585. – С. 113–119.
172. Flora Europaea. Rosaceae to Umbelliferae / T.G. Tutin, V.H. Heywood, N.A. Burges, D.H. Valentine et al. – Cambridge: University Press, 1968. – 455 p.
173. Frank D., Klotz S. Biologisch-okologisch Daten zur Flora der DDR. – Halle (Saale), 1994. – 167 p.
174. Genberg, E. Östergötlands flora (The flora of Östergötland.). – Lund., 1977. – 215 p.
175. Gilpin M.E., Soule M.E. Minimum viable population: processes of species extinction // Conservation biology: The science of scarcity and diversity. – Sunderland, 1986. – 19-34.
176. Gudovskikh Yu., Egoshina T., Kislitsyna A., Luginina E. 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. – Canada: Apple academic Press, 2018. – P. 82-95.
177. 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 // В сборнике: IOP Conference Series: Earth and Environmental Science. Krasnoyarsk Science and Technology City Hall. – Krasnoyarsk, Russian Federation, 2021. – P. 42-59.
178. Gunny E., Larsson K. *Rubus arcticus* L. subsp. × *stellarcticus* a new arctic raspberry // ISHS Acta Horticulturae. – 1980. – №112. – P. 143-144.
179. Hill M.O., Roy D.B., Thompson K. Hemeroby, urbanity and ruderality: bioindicators of disturbance and human impact. Journal of Applied Ecology. – 39. 2002. – P. 708–720.
180. Hukkanen A. Benzothiadiazole affects the leaf proteome in arctic bramble (*Rubus arcticus*) / A. Hukkanen, H. Kokko, A. Buchala, J. Häyrinen, S. Kärenlampi // Molecular Plant Pathology. – 2008. – №9. – P. 799–808.

181. Hulten E. Flora of Alasca and neighboring territories. – Stanford: Univ. Press, 1968. – 1008 p.
182. Hulten E., Fries M. Atlas of north European vascular plants north of the tropic of Cancer. In 3 v. V.2. Taxonomic index to the maps. – Königstein, 1986. – 1936 p.
183. Jackowiak B. Atlas rozmieszczenia roślin naczyniowych w Poznaniu. – Poznan, 1993. – 409 p.
184. Kallio H. Chemical constituents of the volatile aroma compounds in *Rubus arcticus* L. subs. *stellatus* (Sm) Bolvin, with reference to *Rubus arcticus* L. subs. *Arcticus* // Rep. Kevo Subarctic Res. Stai. – 1975. – №12. – P. 60–65.
185. Karp K. Domestication of Estonian natural arctic bramble / Karp K., Mänd M., Starast M., Paal T. // Forestry Studies XXX. Intern. conf. «Wild berry culture: an exchange of western and eastern experiences». Tartu, 1998. P. 70-75.
186. Karp K., Mänd M., Starast M., Paal T. 2004. Nectar production of *Rubus arcticus* // Agronomy research. – 2(1). – C. 57–61.
187. Karp K., Starast M. Domestication of Estonian natural arctic bramble, Forestry Studies // Forestry Studies XXX Intern.conf. «Wild berry culture: an exchange of western and eastern experiences». – Tartu, 1998. – P. 70-75.
188. Kokko H., Hämäläinen J, Kärenlampi S. Cultivation of arctic bramble in Finland is seriously disturbed by downy mildew // Forestry Studies XXX Intern.conf. «Wild berry culture: an exchange of western and eastern experiences». – Tartu, 1998. – P. 82-86.
189. Kostamo K., Toljamo A., Antonius K., Kokko H., Kärenlampi S. Morphological and molecular identification to secure cultivar maintenance and management of self-sterile *Rubus arcticus* // Annals of Botany. – 2013. – T.4. – №11. – C. 713–721.
190. Kuusk V., Tabaka L., Jankeviciene R. Flora of the Baltic countries. – Tartu: Eesti Loodusfoto AS, 1996. – 372 p.
191. Ladyman J.A.R. *Rubus arcticus* L. ssp. *acaulis* (Michaux) Focke (dwarf raspberry): a technical conservation assessment. – USDA Forest Service, Rocky Mountain Region, 2006. – 76 p.
192. Löfgren P., Eriksson O., Lehtila K. Population dynamics and the effect of disturbance in the monocarpic herb *Carlina vulgaris* (Asteraceae). Ann. Bot. Fennici. – 2000. – 183–192.
193. Luginina E. A., Egoshina T. L. Biochemical composition of fruits of wild growing berry plants // Temperate Horticulture for Sustainable Development and Environment. – Toronto, 2018. – P. 81-96.

194. Luther H.: Ny fyndort för *Rubus arcticus* L. på Åland. [Anew station for *Rubus arcticus* L. on Åland.] // Memoranda Soc. Fauna Flora Fennica 16. – 1940. – P. 8–9.
195. Nordman, A. 1937: *Rubus arcticus* L. rikligt fruktificerande i Ab Pargas Lillmälö sommaren 1935 // Memoranda Soc. Fauna Flora Fennica 12. – P.130–131.
196. Pyysalo T. Identification of volatile compounds in hybrids between raspberry (*Rubus idaeus* L.) and Arctic Bramble (*Rubus arcticus* L.) // Z Lebensm Unters Forch. – 1976. – №162. – 132-154.
197. Raunkiær Ch. Plant life forms. – Oxford: Clarendon Press, 1937. – 104 p.
198. Reed J.M., Akçakaya H.R., Burgman M. Critical habitat. The endangered species act at thirty: conserving biodiversity in human dominated landscapes. Ed. – Scott J.M.N.Y.: Isl. Press, 2006. – C. 164–177.
199. Saastamoinen, S. Mesimarja (*Rubus arcticus* L.) Suomessa. (Die nordische Himbeere (*Rubus arcticus* L.) in Finnland.) // Ann. Soc. Zool.-Bot. Fenn. – Vanamo. – 1931. – 13(2). – P. 355–414.
200. Slaughter S. B., Schultz J. The distribution, ecology, and conservation status of *Rubus acaulis* Michx. (dwarf or arctic raspberry) in Michigan // The Great lakes botanist. – 2012. – T.4. – №51. – P. 133-148.
201. Steinhardt U., Herzog F., Lausch A., Müller E., Lehmann S. Hemeroby index for landscape monitoring and evaluation. - In: Environmental Indices – System Analysis Approach. – Oxford. – 1999. – P. 237–254.
202. Stjernberg T., Carlsson R., Haeggström C.A., Haeggström E. A new record of Arctic Bramble, *Rubus arcticus*, in the Åland Islands, SW Finland // Memoranda Soc. Fauna Flora Fennica. – 2010. – №86. – P. 54-58.
203. Tammissola J. Incompatibility classes and fruit set in natural populations of arctic bramble (*Rubus arcticus* L.) in Finland // Journal of agricultural science in Finland Maataloustieteellinen A ikakauskirja. – 1988. – №60. – P. 327-446.
204. The Plant List. URL: <http://www.theplantlist.org> (дата обращения 4.05.2020).
205. Tutin T. G. et al. (eds.): Flora Europaea 2. Rosaceae to Umbelliferae. – Cambridge University Press. – 1968. – 455 p.
206. Vool V., Karp K., Noormets M., Moor U., Starast M. The productivity and fruit quality of the arctic bramble (*Rubus arcticus* ssp. *arcticus*) and hybrid arctic bramble (*Rubus arcticus* ssp. *arcticus*×*Rubus arcticus* ssp. *stellatus*) // Acta Agriculturae Scandinavica. Soil & Plant Science. – 2007. – T.3. – №59. – P. 217-224.

Таблица 1 – Критерии соответствия нормальности распределения демографических параметров *R. arcticus* по группам местообитаний

Параметры	Эвтрофные (богатые) и сырые	Среднебогатые и сырые	Эвтрофные (богатые) и сырые	Эвтрофные (богатые) и сырые	Среднебогатые и сырые	Среднебогатые и нормально дренированные	Среднебогатые и заболоченные
	I этап		II этап	III этап			
Плотность генеративных НПП	d=0,20, p<0,20; Lilliefors p<0,01 W=0,88, p=0,00	d=0,22, p<0,10 ; Lilliefors p<0,01 W=0,76, p=0,00	d=0,26, p>0,20; Lilliefors p<0,05 W=0,84, p=0,06	d=0,26, p<0,01; Lilliefors p<0,01 W=0,64, p=0,00	d=0,22, p>0,20; Lilliefors p<0,20 W=0,83, p=0,05	d=0,22, p<0,10; Lilliefors p<0,01; W=0,86, p=0,00	d=0,21, p>0,20; Lilliefors p<0,10 W=0,81, p=0,00
Плотность вегетативных НПП	d=0,14, p> 0,20; Lilliefors p<0,10 W=0,91, p=0,02	d=0,21, p<0,15 ; Lilliefors p<0,01 W=0,89, p=0,01	d=0,26, p>0,20; Lilliefors p<0,05 Shapiro-Wilk W=0,90, p=0,23	d=0,16, p<0,1; Lilliefors p<0,01 W=0,85, p=0,00	d=0,25, p>0,20; Lilliefors p<0,10 W=0,92, p=0,36	d=0,24, p<0,05; Lilliefors p<0,01 W=0,74, p=0,00	d=0,19, p>0,20; Lilliefors p<0,15 W=0,93, p=0,28
Общая плотность НПП	d=0,21, p<0,15 ; Lilliefors p<0,01 W=0,91, p=0,01	d=0,25, p<0,05 ; Lilliefors p<0,01 W=0,85, p=0,00	d=0,15, p>0,20; Lilliefors p>0,20 W=0,98, p=0,96	d=0,17, p<0,10; Lilliefors p<0,01 W=0,85, p=0,00	d=0,27, p>0,20; Lilliefors p<0,05 W=0,90, p=0,23	d=0,21, p<0,10; Lilliefors p<0,01 W=0,76, p=0,00	d=0,16, p>0,20; Lilliefors p>0,20 W=0,94, p=0,41
КВС	d=0,14, p> 0,20; Lilliefors p<0,20 W=0,91, p=0,01	d=0,23, p<0,10 ; Lilliefors p<0,01 W=0,74, p=0,00	d=0,14, p>0,20; Lilliefors p>0,20 W=0,97, p=0,87	d=0,11, p>0,20; Lilliefors p<0,15 W=0,89, p=0,00	d=0,23, p>0,20; Lilliefors p<0,15 W=0,86, p=0,07	d=0,13, p>0,20; Lilliefors p<0,10 W=0,93, p=0,01	d=0,17, p>0,20; Lilliefors p>0,20 W=0,89, p=0,15
КГ	d=0,10, p>0,20; Lilliefors p> 0,20 W=0,89, p=0,00	d=0,28, p<0,05; Lilliefors p<0,01 W=0,69, p=0,00	d=0,16, p>0,20; Lilliefors p>0,20 W=0,95, p=0,72	d=0,10, p>0,20; Lilliefors p<0,15 W=0,92, p=0,00	d=0,21, p>0,20; Lilliefors p> 0,20 W=0,95, p=0,70	d=0,11, p>0,20; Lilliefors p> 0,20 W=0,96, p=0,22	d=0,16, p>0,20; Lilliefors p>0,20 W=0,92, p=0,21

Примечание: d – критерий Колмогорова-Смирнова и Lilliefors (Лилиефорса); W – Шапиро-Уилка; p – уровень достоверной вероятности

Таблица 2 – Показатели гемеробии сообществ с участием *R. arcticus* в средней и южной тайге Кировской области

№ЦП	Число видов с определенной составляющей в спектре гемеробности, n							A _p (доля антропогенных видов)	Доля антропофобных видов	Индекс гемеробности
	a	o	m	b	c	p	t			
1	0	82	85	36	5	3	0	21	79	0,26
2	0	82	94	39	0	0	0	18	82	0,22
3	0	74	82	38	6	0	0	22	78	0,28
4	0	86	86	33	5	0	0	18	82	0,22
5	0	74	85	41	0	0	0	27	73	0,26
6	0	74	85	41	0	0	0	20	80	0,26
7	0	80	87	40	7	0	0	22	78	0,28
8	0	72	83	33	6	0	0	20	80	0,25
9	5	76	76	10	0	0	0	6	94	0,06
10	0	82	82	32	0	0	0	16	84	0,19
11	0	76	88	38	9	0	0	22	78	0,29
12	3	79	89	39	0	0	0	19	81	0,23
13	0	69	80	37	6	3	0	24	76	0,31
14	0	74	83	48	4	4	0	27	73	0,36

15	0	71	81	33	5	5	0	22	78	0,28
16	9	84	81	37	5	2	0	20	80	0,25
17	3	73	85	39	9	0	0	23	77	0,30
18	7	96	89	25	4	0	0	13	87	0,15
19	6	91	94	36	3	3	0	18	82	0,22

Приложение 3.

Справка об использовании материалов, приведенных в диссертации, в курсе учебных дисциплин

Председателю Диссертационного
совета 24.1.002.02
при ФГБУН Ботанический институт
им. В.Л. Комарова РАН
Ярмишко Василию Трофимовичу

Справка о внедрении

Довожу до Вашего сведения, что материалы Гудовских Ю.В., представленные в диссертационной работе на соискание ученой степени кандидата биологических наук по специальности 1.5.15 – Экология (биологические науки) «ЭКОЛОГО-БИОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА RUBUS ARCTICUS L. В УСЛОВИЯХ ЮЖНО- И СРЕДНЕТАЕЖНЫХ ЭКОСИСТЕМ», используются в курсах лекций по дисциплинам «Мониторинг биологических ресурсов» (06.03.01 Биология, профиль «Экология»; бакалавры), «Мониторинг биологических ресурсов и их кадастр» (06.03.01 Биология, профиль «Биологические ресурсы», бакалавры), «Ботаническое ресурсоведение» (06.04.01 Биология, профиль «Экология», магистры), Теоретические и методологические аспекты изучения биологии растений (06.04.01 Биология, профиль «Экология», магистры) в ФГБОУ ВО «Вятский государственный агротехнологический университет».

Ректор ФГБОУ ВО «Вятский
государственный
агротехнологический университет»,
доктор педагогических наук,
кандидат сельскохозяйственных наук,
доцент



Е.С. Симбирских