

СОСТОЯНИЕ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *RUBUS ARCTICUS* (ROSACEAE) В КИРОВСКОЙ ОБЛАСТИ

© 2020 г. Ю. В. Гудовских^{1,2}, Н. Ю. Егорова¹, Т. Л. Егошина^{1,2,*}

¹ Всероссийский научно-исследовательский институт охотничьего хозяйства и звероводства
им. проф. Б.М. Житкова
ул. Преображенская, 79, Киров, 610000, Россия

² Вятская государственная сельскохозяйственная академия
Октябрьский пр., 133, Киров, 610017, Россия

*e-mail: etl@inbox.ru

Поступила в редакцию 05.02.2020 г.

После доработки 25.04.2020 г.

Принята к публикации 28.04.2020 г.

Выявлены эколого-фитоценологические особенности *Rubus arcticus* L. вблизи южной границы ценоареала. Определен диапазон экологического ареала вида. Выявлено, что по шкале переменности увлажнения почв диапазон условий изученных ценопопуляций шире и выходит за потенциально возможные границы, по остальным шкалам экологические условия изученных местообитаний укладываются в диапазоны, приводимые Д.Н. Цыгановым для данного вида.

Установлено, что по отношению к комплексу всех экологических шкал Д.Н. Цыганова (1983), *R. arcticus* относится к мезобионтным видам. По отношению к климатическим факторам вид является мезобионтом. По фактору освещенности-затенения вид эвривалентен. В обобщенном спектре почвенных шкал *R. arcticus* выступает как стенобионт.

На основе данных фитоиндикации и в соответствии со значением индекса дискомфорта выявлено, что наиболее благоприятные условия эдафо- и климатотопы для *R. arcticus* складываются в условиях злаково-разнотравного сырого луга, сформированного на волоке в окружении березово-соснового черничного леса и в елово-березовом разнотравно-злаковом заболоченном лесу.

Выявлена антропоотолерантность растительных сообществ с *R. arcticus* по показателю гемеробии. При исследовании гемеробности было установлено, что вид обладает невысокой устойчивостью к антропогенному воздействию; может выдерживать умеренную интенсивность антропогенного прессинга.

Возрастные спектры исследуемых ЦП *R. arcticus* – левосторонние с максимумом на группе виргинильных и иматурных особей. Базовый онтогенетический спектр левостороннего типа, одновершинный, с абсолютным максимумом на взрослых вегетативных растениях.

Большинство ценопопуляций характеризуются как эффективно самоподдерживающиеся, вегетативно подвижные. По классификации с использованием индекса замещения отмечается преобладание перспективных ценопопуляций – 90% и лишь 10% составляют ценопопуляции неустойчивого типа. По классификации “дельта-омега” исследуемые ценопопуляции отличаются небольшим разнообразием: все ценопопуляции, за исключением одной, характеризуются как молодые, одна является зреющей.

Ключевые слова: *Rubus arcticus* L., ценопопуляция, эколого-фитоценологическая приуроченность, экологическая валентность, фитоиндикация, индекс дискомфорта, гемеробность, Кировская область

DOI: 10.31857/S0006813620080062

Княженика арктическая – *Rubus arcticus* L. корневищный гипоэпигеогенный полукустарничек, явнополицентрический, факультативно корнеотпрысковый, с неспециализированной поздней морфологической дезинтеграцией. Хамефит. Некоторыми авторами характеризуется как гемикриптофит (Zhukova, Belova, 1997).

Княженика арктическая является евразийско-североамериканским арктобореальным видом, распространенным в Северной и Восточной Европе, в Северо-Восточной и Восточной Азии и в Северной Америке (Hulten, 1968, Stjernberg et al., 2010, Sinelnicova, Pakhomov, 2015). В России она произрастает на северо-западе, севере, и северо-востоке европейской части, в Западной и Восточ-

ной Сибири, на Урале и Дальнем Востоке (Vydrina et al., 1988, Averyanov et al., 2000, Makarov, 2002, Kravchenko, 2007, Ovyosnov et al., 2007, Pospelova, Pospelov, 2007, Martynenko, Gruzdev, 2008). Южная граница ареала этого вида в пределах России приближена к границам хвойно-широколиственных лесов и горно-лесного пояса (Arealy, 1990, Abramov, 1995, Kuvaev, 2006, Ovyosnov et al., 2007, Baranova, Puzyryov, 2012), северная — к границе гипарктических и арктических тундр (Kravchenko, 2007, Pospelova, Pospelov, 2007, Rebristaya, 2013), восточная — к мелколиственным и хвойным лесам Тихоокеанского региона (Arealy, 1990), западная — к темнохвойным и смешанным лесам Северной и Восточной Европы.

Княженика относится к категории редких растений в ряде республик и областей России, внесена в Изумрудную книгу РФ (Izumrudnaya, 2011–2013) и в IUCN (Red list of Threatened Species) (Least Concern ver. 3.1, 2019). При этом степень изученности природных популяций этого вида недостаточна (Rozhdestvenskii, 1981, Sinelnicova, Pakhomov, 2015).

Цель настоящего исследования — оценка состояния популяций *R. arcticus* вблизи южной границы ценоареала в пределах Кировской области.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в 12 ценопопуляциях (ЦП) в условиях южной (Слободской, Кирово-Чепецкий районы) и средней (Подосиновский район) тайги в пределах Кировской области в 2016–2018 гг. (табл. 1).

Описания исследованных растительных сообществ выполнялись согласно общепринятым методам (Metody ..., 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” (Ignatova et al., 2011).

Оценка экологических условий местообитаний проводилась по составу видов в сообществах с использованием метода средневзвешенной середины интервала по 10 амплитудным шкалам Д.Н. Цыганова (Tsyganov, 1983): Tm — термоклиматической, Kп — континентальности климата, Om — омброклиматической аридности-гумидности, Cг — криоклиматической, Hd — увлажнения почвы, Tг — солевого режима почв, Nt — богатства почв азотом, Rc — кислотности почв, fH — переменности увлажнения, Lc — освещенности-затенения.

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. Реализованная экологическая валент-

ность (REV) определена как доля суммы ступеней, занимаемых ЦП вида по шкале фактора от числа ступеней шкалы (Zhukova et al., 2010). PEV рассчитывали по формуле:

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

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

По результатам PEV определено 4 фракции валентности (стено-, гемистено-, гемизври- и эвривалентная).

Для характеристики отношения вида к совокупному действию нескольких факторов вычислен индекс толерантности (It) или мера стено-эврибионтности как доля суммы PEV по исследуемым экологическим факторам к числу шкал рассматриваемых факторов (Zhukova et al., 2010).

Эффективность освоения экологического пространства вида конкретными ЦП оценивалась при помощи коэффициента экологической эффективности (Kec. eff.), который представляет соотношение REV/PEV, выраженное в процентах (Zhukova et al., 2010).

Для всех местообитаний вида определено значение индекса экологического дискомфорта — D (Klimenko, 2012). Он рассчитывается на основе экологических шкал и результатов фитоиндикации по формуле:

$$D = \frac{\sum_{i=1}^n D_i}{n},$$

где D — индекс экологического дискомфорта; D_i — модуль разницы значений экологического фактора в данном сообществе и оптимальным значением фактора для конкретного вида в экологических шкалах; n — количество учитываемых экологических факторов.

Как известно, чем сильнее антропогенное влияние, тем больше изменяется структура сообщества, комбинация видов в сравнении с потенциально естественной растительностью, уменьшается стабильность системы — возрастает гемеробия (Ishbirdina, Ishbirdin, 1992, Steinhardt et al., 1999, Hill et al., 2002). Гемеробность определяли по составу видов в растительных сообществах, в которых каждый вид имеет индивидуальный спектр толерантности к антропогенным факторам (Frank, Klotz, 1990).

Для оценки устойчивости вида к антропогенным воздействиям определяли долю антропогенерантных видов (b-c-p-t отрезок спектра гемеробии — от видов интенсивно используемых сообществ до видов полностью нарушенных экосистем) в растительных сообществах (показатель апофитизма (Jackowiak, 1993)).

Таблица 1. Характеристика исследованных ценопопуляций *Rubus arcticus* в Кировской области
 Table 1. Characteristics of studied ceno-populations (CP) of *Rubus arcticus* in Kirov Region

№ ЦП № of CP	Местонахождение Location	Тип фитоценоза, состав древостоя Type of phytocenosis, tree stand composition	Бонитет Quality of tree stand	Возраст древостоя, лет Age of tree stand, years	Сомкну- тость крон древостоя Crown density	Проективное покрытие травяно- кустарничкового яруса (ТКЯ), % Projective cover of herb-dwarf shrub layer (HSL), %	Доминирующие виды ТКЯ Dominant species of the HSL	D
1	ООПТ "Озеро Чёрное у п. Коминтерновский", Слободской район/Protected area "Ozero Shyornoye near Kominternovskiy settlement", Slobodskoy District	Березовый с примесью сосны и осины заболоченный лес (7Б2С0с) Birch swamp forest with pine and aspen (7B2FAs)	3	45–50	0.6–0.7	45–50	<i>Deschampsia cespitosa</i> , <i>Athyrium filix-femina</i> , <i>Festuca rubra</i> , <i>Moehringia lateriflora</i> , <i>Carex nigra</i>	1.17
2	ООПТ "Озеро Чёрное у п. Коминтерновский", Слободской район/Protected area "Ozero Shyornoye near Kominternovskiy settlement", Slobodskoy District	Березовый с примесью ели и осины травяный лес (8Б0сЕ) Birch herb forest with spruce and aspen (8BAsS)	3	60	0.6	55–60	<i>Lathyrus vernus</i> , <i>Equisetum sylvaticum</i> , <i>Poa nemoralis</i> , <i>Luzula pilosa</i> , <i>Vaccinium vitis-idaea</i>	1.14
3	Слободской район, урочище Бобинский бор Slobodskoy District, Bobinskiy Bor	Осиновый заболоченный травяный лес (10Ос) Aspen bog herbaceous forest (10As)	4	15–20	0.4	95	<i>Poa nemoralis</i> , <i>Comarum palustre</i> , <i>Deschampsia cespitosa</i> , <i>Calamagrostis epigejos</i> , <i>Scutellaria baicalensis</i>	1.44
4	Слободской район, урочище Бобинский бор Slobodskoy District, Bobinskiy Bor	Елово-березовый травяный заболоченный лес (6Б3ЕС)/ Spruce-birch herb swamp forest (6B3SP)	3	70–80	0.6–0.7	70–80	<i>Poa nemoralis</i> , <i>Deschampsia cespitosa</i> , <i>Dryopteris filix-mas</i> , <i>Juncus bufonius</i> , <i>Pyrola rotundifolia</i>	1.08
5	Слободской район, урочище Бобинский бор Slobodskoy District, Bobinskiy Bor	Злаково-разнотравный сырой луг, сформированный на волюке, в окружении – березово-сосновый чернич-ный/Grass-herb wet meadow formed on the log transporting way, surrounded by birch-pine bilberry forest	–	–	–	98	<i>Comarum palustre</i> , <i>Calamagrostis epigejos</i> , <i>Geum rivale</i> , <i>Pyrola rotundifolia</i> , <i>Poa nemoralis</i>	1.09
6	Слободской район, урочище Бобинский бор Slobodskoy District, Bobinskiy Bor	Осиново-березово-еловый травяный лес (4Е4Б2Ос) Aspen-birch-spruce herb forest (4S4B2As)	2	50	0.5	70	<i>Fragaria vesca</i> , <i>Vaccinium myrtillus</i> , <i>Rubus saxatilis</i> , <i>Pyrola rotundifolia</i> , <i>Vaccinium vitis-idaea</i>	1.08

Таблица 1. Окончание

№ ЦП № of CP	Местонахождение Location	Тип фитоценоза, состав древостоя Type of phytocenosis, tree stand composition	Бонитет Quality of tree stand	Возраст древостоя, лет Age of tree stand, years	Сомкну- тость крон Crown density	Проективное покрытие травяно- кустарничкового яруса (ТКЯ), % Projective cover of herb-dwarf shrub layer (HSL), %	Доминирующие виды ТКЯ Dominant species of the HSL	D
7	Кирово-Чепецкий район Kirovo-Chepetsk District	Елово-березовый с примесью осины и сосны папоротниково-черничный лес (7Б2ЕС+Ос)/Spruce-birch fern-bilberry forest with aspen and pine (7Б2СП+Ас)	2	60	0.5	50	<i>Vaccinium myrtillus</i> , <i>Viola palustris</i> , <i>Thelypteris palustris</i> , <i>Gymnocarpium dryopteris</i> , <i>Rubus saxatilis</i>	1.09
8	Подосиновский район, ГПЗ "Былина" Podosinovskiy District, State Nature Reserve "Bylina"	Щучково-кипрейная заболоченная вырубка из-под березового с примесью ели травяного леса (7Б2Е)/Tussock grass-fern mixed swamp felled area of grass birch forest with spruce (7Б2С)	—	—	—	80	<i>Deschampsia cespitosa</i> , <i>Epilobium angustifolium</i> , <i>Juncus bufonius</i> , <i>Stellaria nemorum</i>	1.02
9	Подосиновский район, ГПЗ "Былина" Podosinovskiy District, State Nature Reserve "Bylina"	Елово-березовый заболоченный разнотравно-злаковый лес (6Б4Е)/Spruce-birch herb-grass swamp forest (6Б4С)	4	80–90	0.5–0.6	80	<i>Menyanthes trifoliata</i> , <i>Eriophorum vaginatum</i> , <i>Dryopteris filix-mas</i> , <i>Lysimachia thysiflora</i> , <i>Calla palustris</i>	1.02
10	Подосиновский район, ГПЗ "Былина" Podosinovskiy district, State Nature Reserve "Bylina"	Щучково-разнотравная вырубка из-под смешанного травяного леса (5Б3Е2С) Tussock grass-herb felled area of grass mixed forest (5Б3С2Р)	3	50–60	0.3–0.4	60	<i>Deschampsia cespitosa</i> , <i>Epilobium angustifolium</i> , <i>Gymnocarpium dryopteris</i> , <i>Melampyrum sylvaticum</i>	1.09
11	Слободской район, урочище Бобинский бор Slobodskoy District, Bobinskiy Bor	Сосново-зеленомошно-брусничный лес, просека (10С+Б)/Pine green moss-cowberry forest, glade (10Р+В)	3	55–60	0.3	95	<i>Vaccinium vitis-idaea</i> , <i>Fragaria vesca</i> , <i>Poa nemoralis</i>	1.31
12	Слободской район, урочище Бобинский бор Slobodskoy District, Bobinskiy Bor	Березовый травянный заболоченный лес (10Б+С+Е) Birch herb swamp forest (10Р+Р+С)	4	45–50	0.5	85	<i>Deschampsia cespitosa</i> , <i>Poa nemoralis</i> , <i>Calamagrostis epigejos</i> , <i>Vaccinium myrtillus</i> , <i>Rubus saxatilis</i>	1.11

Примечание. В формулах древостоя: Ос – осина, Б – береза, С – сосна, Е – ель, D – индекс дискомфорта, ТКЯ – травяно-кустарничковый ярус.
Note. In forest stand formulas: As – aspen, B – birch, P – pine, S – spruce, D – discomfort index, HSS – herb-shrub story.

Для описания возрастной структуры ЦП использованы методические подходы, приведенные в работах ряда авторов (Tsenopulyatsii..., 1976, Zaugolnova, 1994). При выделении онтогенетических состояний использовали описание онтогенеза *R. arcticus*, выполненное Жуковой Л.А. и Беловой С.А. (Zhukova, Belova, 1997).

В качестве интегральных характеристик популяционной структуры использованы индекс возрастной (I_{воз}, Δ – дельта) (Uranov, 1975), индекс восстановления (I_в) и замещения (I_з) (Zhukova, 1987, Zhukova, 1995), индекс старения (I_с) (Glotov, 1998), индекс эффективности (I_{эфф}, ω – омега) (Zhivotovskii, 2001). Тип ЦП определяли по классификации Т.А. Работнова (Rabotnov, 1950), А.А. Уранова и О.В. Смирновой (Uranov, Smirnova, 1969) и “дельта-омега” Л.А. Животовского (Zhivotovskii, 2001).

Статистическая обработка данных проведена в соответствии с общепринятыми методами и подходами, предложенными Г.Н. Зайцевым (Zaitsev, 1973).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В результате исследования установлено, что типичными для произрастания в южнотаежной подзоне являются березовые с примесью ели, осины и сосны травяные заболоченные леса с преобладанием в первом ярусе древостоя *Betula pubescens*; в среднетаежной – разнотравные заболоченные леса, щучково-кипрейные заболоченные и щучково-разнотравные вырубki из-под березовых с примесью ели и смешанных разнотравных лесов.

Древостой и подрост фитоценозов в основном представлен *Betula pubescens*, *Betula pendula*, *Populus tremula*, *Picea × fennica* и *Pinus sylvestris*. Возраст древостоя в сообществах с *R. arcticus* варьирует от 15 до 90 лет, сомкнутость крон – от 0.2 до 0.7, высота – от 10 до 20 м.

В подлеске отмечено 16 видов, среди которых преобладают *Ribes nigrum*, *Sorbus aucuparia*, *Lonicera xylosteum*, *Frangula alnus*, *Rubus idaeus*, *Rosa acicularis*.

Проективное покрытие (ПП) травяно-кустарничкового яруса в изучаемых фитоценозах колеблется от 45 (березовый с примесью сосны и осины заболоченный лес) до 98% (злаково-разнотравный сырой луг, сформированный на волоке), в среднем составляя $75 \pm 4.95\%$, причем в лесных сообществах покрытие травяно-кустарничкового яруса изменяется от 45 до 95%, а в заболоченных луговых и вырубках – от 80 до 98% (табл. 1).

ПП *R. arcticus* в исследуемых ЦП изменяется от 10% (в елово-березовом травянистом и разнотравно-злаковом заболоченных лесах, на щучково-разнотравной вырубке из-под смешанного

разнотравного леса, а также на просеке в сосново-зеленомошно-брусничном и березовом травяно-болотном лесах) до 50% (в березовом с примесью ели и осины травянистом лесу, молодом осиновом заболоченном травянистом лесу, осиново-елово-березовом травянистом и елово-березовом с примесью осины и сосны лесах).

Всего в ЦП выявлено 110 видов, а их разнообразие варьирует от 9 до 32 видов сосудистых растений. В мелколиственных лесах с примесью хвойных пород (*Betula pubescens*, *Betula pendula*, *Populus tremula*, *Picea × fennica* и *Pinus sylvestris*) доминируют: *Deschampsia cespitosa*, *Pyrola rotundifolia*, *Rubus saxatilis*, *Vaccinium myrtillus*, *Poa nemoralis*, *Gymnocarpium dryopteris*. Для молодого травяного осинника характерно преобладание таких видов как *Poa nemoralis*, *Comarum palustre*, *Deschampsia cespitosa*, *Calamagrostis epigejos*. В хвойных типах леса доминируют *Vaccinium vitis-idaea*, *Rubus saxatilis*, *Fragaria vesca*, *Poa nemoralis*, *Pyrola rotundifolia*.

На открытых заболоченных участках (злаково-разнотравный сырой луг, щучково-кипрейная заболоченная и щучково-разнотравная вырубki) встречаются *Comarum palustre*, *Calamagrostis epigejos*, *Geum rivale*, *Pyrola rotundifolia*, *Poa nemoralis*, *Deschampsia cespitosa*, *Epilobium angustifolium*, *Juncus bufonius*, *Stellaria nemorum* и др.

ПП мохово-лишайникового яруса в исследуемых ЦП варьирует от 1 (ЦП 6) до 80% (ЦП 10) и представлено следующими видами: *Mnium undulatum*, *Pleurozium schreberi*, *Sphagnum squarrosum*, *Sphagnum girgensohnii*, *Polytrichum juniperinum*.

Изучение экологических предпочтений вида в пределах рассматриваемого фрагмента ареала проведено с использованием диапазоновых шкал Д.Н. Цыганова (Tsyganov, 1983). Исследованные ЦП отмечены в интервале между бореальными (6.5) и суббореальными (7.5) термоклиматическими показателями, что соответствует исследуемому участку ареала вида. По шкале континентальности климата (Кп), исследуемые местообитания вида находятся в субматериковой и материковой климатической зоне (8–8.75). По омброклиматической (Ом) шкале, показывающей соотношение осадков и испарения, ЦП разместились в условиях субгумидного климата (8.5–9.0). По криоклиматической шкале (Сг) вид встречается в условиях умеренных зим (6.5–7.75).

Анализ потенциальной экологической валентности (РЕВ) вида показал, что по климатическим факторам *R. arcticus* мезобионтен (It = 0.50), то есть имеет средний уровень лабильности по отношению к условиям климатопа. Коэффициент экологической эффективности (Кес.эфф.) изученных ЦП колеблется от 6.91 до 14.43%, что свидетельствует о невысоком использовании видом экологического пространства в целом.

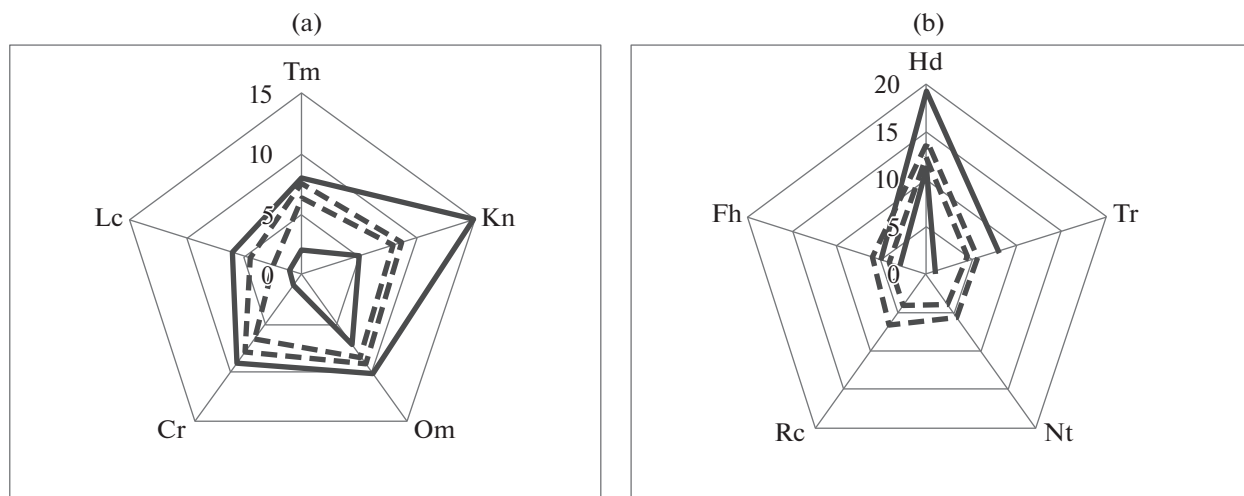


Рис. 1. Характеристика *Rubus arcticus* по шкалам Д.Н. Цыганова (Tsyganov, 1983).

а – климатические шкалы и шкала освещенности-затенения; б – почвенные шкалы.

— — — — — диапазон потенциальной экологической позиции вида;

- - - - - диапазон реализованной экологической позиции вида.

Примечание. Амплитудные шкалы: Тm – термоклиматическая, Кn – континентальности климата, Om – омброклиматической аридности-гумидности, Cr – криоклиматическая, Hd – увлажнения почвы, Tr – солевого режима почв, Nt – богатства почв азотом, Rc – кислотности почв, fH – переменности увлажнения, Lc – освещенности-затенения.

Fig. 1. Characteristics of *Rubus arcticus* by D.N. Tsyganov's scales (1983).

a – climatic and light-shading scales; b – soil scales.

— — — — — range of the species potential ecological position;

- - - - - range of the species realised ecological position.

Note. Amplitude scales: Tm – thermoclimatic; Kn – climate continentality; Om – ombroclimatic aridity-humidity; Cr – cryoclimatic; Hd – soil humidity; Tr – soil salt regime; Nt – soil nitrogen abundance; Rc – soil acidity; fH – humidity fluctuation; Lc – light-shading.

R. arcticus в регионе исследования максимально реализует свои потенции по термоклиматической и криоклиматической шкалам (14.43 и 14.0% соответственно). По всем климатическим шкалам экологические условия изученных местообитаний являются средними от потенциально возможных (указанных Цыгановым), за исключением термоклиматической шкалы, значения которой приближены к верхней границе шкалы фактора (рис. 1а), что обусловлено произрастанием вида на южной границе ценоареала.

По шкале увлажнения почв (Hd) изученные ЦП находились в условиях увлажнения от влажно-лесолугового до сыро-лесолугового (12.5–14.0). По фактору солевого режима почв (Tr) диапазон значений шкалы определен в пределах от 4.38 до 5.88 балла (соответствует небогатым почвам). По шкале богатства почв азотом (Nt) вид произрастает в условиях от очень бедных азотом (ЦП 8, 11; балл 4.0) до бедных азотом почв (ЦП 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 9, 10, 12; баллы от 4.25 до 5.50), по шкале Rc (кислотности почв) характерен диапазон значений от слабокислых до сильнокислых почв (4.0–7.0). Следует отметить, что по шкале переменности увлажнения почв (fH) диапазон экологических условий в изученных ЦП выходит

за потенциально возможные границы и варьирует от относительно устойчивого до умеренно переменного увлажнения (4.0–6.0), что свидетельствует о высокой степени устойчивости вида к условиям почвенной влажности в исследуемом регионе. По остальным почвенным шкалам амплитуда экологического пространства изученных ЦП *R. arcticus* не выходит за пределы диапазонов экологического ареала (рис. 1б).

В обобщенном спектре почвенных шкал вид выступает как стенобионт ($I_t = 0.33$), и, следовательно, имеет узкие диапазоны адаптации к почвенным факторам. Коэффициент экологической эффективности (Кес.эф.) изученных ЦП колеблется от 16.78 до 67.0% (табл. 2), что говорит о том, что вид недостаточно эффективно реализует свои потенции по отношению к почвенным факторам среды. Наибольший коэффициент экологической эффективности установлен по шкале переменности увлажнения почв (67.00%), минимальный – по шкале увлажнения (16.78%) (рис. 1б).

По шкале освещенности – затенения (Lc) *R. arcticus* обитает как в условиях, открытых/полуоткрытых пространств, так и светлых лесов (2.5–4.50). По фактору освещенности вид эвривалентен ($I_t = 0.67$). Обобщенный индекс толерант-

ности равен 0.46 (вид мезовалентен, то есть демонстрирует средний уровень лабильности к условиям освещенности).

Анализ PEV (табл. 2) в системе экологических шкал Д.Н. Цыганова показал, что по отношению к факторам омброклиматической шкалы (PEV = 0.27), солевого режима почв (PEV = 0.32) и переменности увлажнения (PEV = 0.27), *R. arcticus* является стеновалентным видом, т.е. может выносить лишь ограниченные изменения отмеченных факторов, которые являются лимитирующими, и, вероятно, могут препятствовать продвижению вида за пределы существующего ценоареала. По факторам термоклиматической шкалы (PEV = 0.41) и шкалы увлажнения почв (PEV = 0.39) вид можно охарактеризовать как гемистеновалентный, то есть изменения данных факторов не являются лимитирующими и резко ограничивающими произрастание вида. По криоклиматической шкале (PEV = 0.60) *R. arcticus* выступает как гемиэввалент: по отношению к климатописическим факторам вид демонстрирует достаточно большие пределы толерантности. По шкалам континентальности климата (PEV = 0.73) и освещенности-затенения (PEV = 0.67) вид эввалентен, то есть максимально реализует свои экологические позиции, что позволяет ему в достаточной мере осваивать новую для него среду обитания. Это объясняет высокую плотность и частую встречаемость вида как в лесных (с различной степенью сомкнутости и составом древесной массы), так и на открытых участках.

В соответствии со значением индекса дискомфорта (табл. 1) выявлено, что в большей степени соответствуют оптимальным экологическим показателям для произрастания вида условия в ЦП 8 (щучково-кипрейная заболоченная вырубка изпод березового с примесью ели травянистого леса) и 9 (елово-березовый заболоченный разнотравно-злаковый лес). Наименее благоприятные условия складываются в ЦП 3 (осиновый заболоченный травянистый лес) и 11 (просека в сосновом зеленомошно-брусничном лесу), здесь отмечены наибольшие значения индекса дискомфорта (1.44 и 1.31 соответственно).

Исследование гемеробности показало, что во всех ЦП с *R. arcticus* преобладают олиго- и мезогемеробные виды (38.1 и 41.9% соответственно) (табл. 3). На долю а-гемеробов приходится всего лишь 0.17%. Достаточно большой процент занимают б-эугемеробные виды — 18.4%. Около 1.5% составляет доля участия а-эугемеробных видов. Ни в одном из исследованных сообществ полигемеробные и метагемеробные виды не зафиксированы.

В спектре гемеробии наблюдается преобладание а-о-т — отрезка. Это свидетельствует о том, что в сложении растительных сообществ с участием *R. arcticus* присутствуют преимущественно виды от не выносящих антропогенного воздействия до устойчивых к незначительным спорадическим влияниям, таким как выборочные рубки зимнего периода и образование волоков и других открытых участков в лесных экосистемах. Доля антропотолерантных видов в сообществах с *R. arcticus* варьирует от 8.8 до 24.4%. Диапазон изменчивости значений индекса апофитности находится в пределах от 9.6 до 32.3%. Увеличение доли антропотолерантных видов в растительных сообществах свидетельствует об их большей нарушенности или большей устойчивости к этим воздействиям, а уменьшение — о меньшей нарушенности и большей уязвимости (Ishmuratova et al., 2003). В целом относительно высокие показатели антропофобных видов (75.6–91.2%) свидетельствуют о слабой устойчивости вида к антропогенным воздействиям (табл. 3).

Плотность особей *R. arcticus* в исследованных ЦП варьирует в зависимости от условий местообитания в пределах от 4.85 (ЦП 2) до 44.10 экз./м² (ЦП 1) (табл. 4). Достаточно высокими показателями плотности характеризуются ЦП 1 (березовый с примесью сосны и осины заболоченный лес), 4 (елово-березовый травянистый заболоченный лес), 5 (злаково-разнотравный сырой луг, сформированный на волоке) и 10 (щучково-разнотравная вырубка изпод смешанного травяного леса). Минимальная плотность отмечена для березового с примесью ели и осины травяного леса (ЦП 2).

Анализ онтогенетической структуры ЦП *R. arcticus* показал, что все изученные ЦП нормальные неполночленные (табл. 4). Преобладающими онтогенетическими группами являются имматурные, виргинильные и генеративные особи. Проростки и ювенильные растения ни в одной из исследуемых ЦП не были зафиксированы. Содержание имматурных особей варьирует от 4.76% до 40.72%. В прегенеративной части спектра преобладают виргинильные особи — 31.25–76.19%. Доля участия генеративной фракции весьма вариативна. Абсолютный максимум приходится на молодые генеративные особи (25.6%), минимальный показатель отмечен для старовозрастных генеративных растений (0.27%). Постгенеративная фракция представлена субсенильными (доля участия фракции изменяется от 0.53 до 7.84%) и немногочисленными сенильными особями (отмечены в ЦП 2). Незначительная численность особей этой фракции (табл. 4), вероятнее всего, обусловлена отмиранием большинства особей в старом генеративном и субсенильном состояниях.

Таблица 2. Экологические характеристики ценопопуляций *Rubus arcticus* в Кировской области по шкалам Д.Н. Цыганова (1983)
Table 2. Ecological indices in the studied coenopopulations (CP) of *Rubus arcticus* in Kirov Region by D.N. Tsyganov scales (1983)

Экологические шкалы Ecological scales	Экологическая позиция вида по шкале фактора Ecological position of the species on the factor scale	Потенциальная экологическая валентность (PEV) Potential environmental valence (PEV)	Фракция Fraction	Реализованная экологическая позиция изученных ЦП Implemented environmental position of the studied CP	Реализованная экологическая валентность (REV) Implemented ecological valence (REV)	Коэффициент экологической эффективности, % Ecological performance coefficient, %
Климатические шкалы Climatic scales	Tm (1–17)	0.41	ГСВ	6.50–7.50	0.06	14.43
	Kn (1–15)	0.73	ЭВ	8.00–8.75	0.05	6.91
	Om (1–15)	0.27	СВ	8.50–9.00	0.03	12.75
	Cr (1–15)	0.60	ГЭВ	6.50–7.75	0.08	14.00
Почвенные шкалы Soil scales	Hd (1–23)	0.39	ГСВ	12.50–14.00	0.07	16.78
	Tr (1–19)	0.32	СВ	4.38–5.88	0.08	25.17
	Nt (1–11)	–	–	4.00–5.50	0.14	0.00
	Rc (1–13)	–	–	4.00–7.00	0.23	0.00
	Fh (1–11)	3–5	0.27	СВ	4.00–6.00	0.18
Шкала освещенности-затенения Light-shading scale	Lc (1–9)	0.67	ЭВ	2.50–4.50	0.22	33.50

Примечание. Тm – термоклиматическая шкала, Кл – шкала континентальности климата, Ом – шкала омброклиматической аридности-гумидности, Сг – криоклиматическая шкала, Hd – шкала увлажнения почвы, Тr – шкала солевого режима почв, Nt – шкала богатства почв азотом, Rc – шкала кислотности почв, Fh – шкала переменной увлажненности, Lc – шкала освещенности-затенения; СВ – стеновалент, ГСВ – гемистеновалент, ГЭВ – гемизэривалент, ЭВ – эривалент.
Note. Tm – thermoclimatic scale; Kn – climate continentality scale; Om – ombroclimatic aridity-humidity scale; Cr – cryoclimatic scale; Hd – soil humidity scale; Tr – soil salt regime scale; Nt – soil nitrogen abundance scale; Rc – soil acidity scale; Fh – humidity fluctuation scale; Lc – light-shading scale; Sv – stenovalent, GSV – hemistenovalent, GEV – hemiezivalent, EV – erivalent.

Таблица 3. Показатели гемеробии сообществ с *Rubus arcticus*
Table 3. Hemeroby parameters of communities with *Rubus arcticus*

№ ЦП № of CP	Всего видов Number of species	Критерии Criteria	Показатели степени гемеробии Indicators of the hemerobia degree							Доля антропофобных видов (в %) Anthropofobic species (%)	Доля антро- потолерантных видов (в %) Anthropotolerant species (%)	Индекс апофитности Aporofyte index
			a	o	m	b	c	p	t			
1	31.0	абс. %	0.0 0.0	29.0 93.5	30.0 96.8	14.0 45.2	2.0 6.5	0.0 0.0	0.0 0.0	78.7	21.3	27.1
2	31.0	абс. %	0.0 0.0	27.0 87.1	31.0 100.0	14.0 45.2	0.0 0.0	0.0 0.0	0.0 0.0	80.6	19.4	24.1
3	22.0	абс. %	0.0 0.0	18.0 81.8	22.0 100.0	10.0 45.5	2.0 9.1	0.0 0.0	0.0 0.0	76.9	23.1	30.0
4	17.0	абс. %	0.0 0.0	17.0 100.0	17.0 100.0	7.0 41.2	1.0 5.9	0.0 0.0	0.0 0.0	81.0	19.0	23.5
5	19.0	абс. %	0.0 0.0	15.0 78.9	19.0 100.0	11.0 57.9	0.0 0.0	0.0 0.0	0.0 0.0	75.6	24.4	32.3
6	22.0	абс. %	0.0 0.0	19.0 86.4	22.0 100.0	10.0 45.5	0.0 0.0	0.0 0.0	0.0 0.0	80.4	19.6	24.4
7	26.0	абс. %	0.0 0.0	25.0 96.2	26.0 100.0	13.0 50.0	2.0 7.7	0.0 0.0	0.0 0.0	77.3	22.7	29.4
8	14.0	абс. %	0.0 0.0	12.0 85.7	14.0 100.0	6.0 42.9	1.0 7.1	0.0 0.0	0.0 0.0	78.8	21.2	26.9
9	16.0	абс. %	0.0 0.0	16.0 100.0	15.0 93.8	3.0 18.8	0.0 0.0	0.0 0.0	0.0 0.0	91.2	8.8	9.6
10	18.0	абс. %	0.0 0.0	17.0 94.4	18.0 100.0	7.0 38.9	0.0 0.0	0.0 0.0	0.0 0.0	83.3	16.7	20.0
11	30.0	абс. %	0.0 0.0	27.0 90.0	30.0 100.0	12.0 40.0	1.0 3.3	0.0 0.0	0.0 0.0	81.4	18.6	22.9
12	33.0	абс. %	1.0 3.0	29.0 87.9	33.0 100.0	15.0 45.5	0.0 0.0	0.0 0.0	0.0 0.0	80.8	19.2	23.8

Примечание. а – агемеробы, о – олигомеробы, м – мезомеробы, б – β-эугемеробы, с – α-эугемеробы, р – полигемеробы, т – метагемеробы; абс. – абсолютное число; % – процентное соотношение.

Индекс апофитности: доля антропотолерантных видов (в %)/доля антропофобных видов (в %)

Note. a – ahemerob, o – oligohemerob, m – mesohemerob, b – β-euhermerob, c – α-euhermerob, p – polyhermerob, t – metahemerob; abs. – absolute number; % – share. Aporofyte index: share of anthropotolerant species (%) / share of anthropofobic species (%).

Таблица 4. Демографические характеристики и типы ценопопуляций (ЦП) *Rubus arcticus*
Table 4. Demographic characteristics and types of coenopopulations (CP) of *Rubus arcticus*

№ ЦП № of CP	Плотность, экз./м ² Density, plants per m ²	Онтогенетические группы, % Ontogenetic groups, %							Демографические характеристики ЦП Demographic characteristics of CP					Тип спектра Spectrum type	Тип ЦП дельта-омега CP type by delta-omega
		<i>im</i>	<i>v</i>	<i>g</i> ₁	<i>g</i> ₂	<i>g</i> ₃	<i>ss</i>	<i>s</i>	<i>I</i> _в	<i>I</i> ₃	<i>I</i> _{ст}	<i>I</i> _{воз} (Δ)	<i>I</i> _{эфф} (ω)		
1	44.10	19.32	50.45	16.82	4.55	1.59	7.27	0.00	3.781	2.651	0.068	0.215	0.467	левосторонний left	молодая young
2	4.85	40.72	35.57	5.67	7.73	1.55	7.22	1.55	4.532	3.834	0.121	0.239	0.392	левосторонний left	молодая young
4	29.40	9.52	65.65	15.99	3.40	2.72	2.72	0.00	4.191	3.921	0.029	0.191	0.489	левосторонний left	молодая young
5	37.50	6.93	58.40	25.60	8.27	0.27	0.53	0.00	2.116	2.097	0.004	0.191	0.551	левосторонний left	молодая young
6	11.20	14.29	54.46	14.29	16.07	0.00	0.89	0.00	1.898	1.868	0.009	0.201	0.534	левосторонний left	молодая young
7	21.53	4.76	76.19	9.52	2.38	2.38	4.76	0.00	1.833	1.375	0.033	0.167	0.446	левосторонний left	молодая young
9	20.40	22.55	39.22	12.75	12.75	4.90	7.84	0.00	2.470	1.962	0.081	0.266	0.517	левосторонний left	молодая young
10	29.00	15.00	31.25	15.00	23.75	12.50	2.50	0.00	0.944	0.904	0.030	0.331	0.640	левосторонний с локальным пиком на <i>g</i> ₂ left with a local peak on <i>g</i> ₂	зрелая maturing

Примечание. Онтогенетические группы: *im* – иматурные, *v* – виргинильные, *g*₁ – молодые генеративные, *g*₂ – средние генеративные, *g*₃ – старые генеративные, *ss* – субсенильные, *s* – сенильные; *I*_в – индекс восстановления, *I*₃ – индекс замещения, *I*_{ст} – индекс старения, *I*_{воз}(Δ-дельта) – индекс возрастной, *I*_{эфф}, ω – индекс эффективности.

Note. Ontogenetic plant groups: *im* – immature, *v* – virginile, *g*₁ – young generative, *g*₂ – middle-aged generative, *g*₃ – old generative, *ss* – sub-senile, *s* – senile; *I*_в – recovery index, *I*₃ – substitution index, *I*_{ст} – senescence index, *I*_{воз}(Δ-delta) – age index, *I*_{эфф}, ω – efficacy index.

Онтогенетические спектры исследуемых ЦП *R. arcticus* — левосторонние с максимумом на группе виргинильных (ЦП 1, 4, 5, 6, 7, 9) и им-матурных (ЦП 2) особей. Такие типы спектров характерны для вегетативно подвижных видов растений (Osmanova, 2012). Для ЦП 10 (щучково-разнотравная вырубка из-под смешанного разнотравного леса) характерен левосторонний тип онтогенетического спектра с максимумом, приходящимся на виргинильные растения и локальным пиком на группе средневозрастных генеративных особей (31.25 и 23.75% соответственно).

Базовый онтогенетический спектр исследованных ЦП левостороннего типа, одновершинный, с абсолютным максимумом, приходящимся на взрослые вегетативные растения (рис. 2).

Один из важнейших индексов, характеризующий онтогенетический статус ЦП — индекс возрастности (Δ) варьирует от 0.167 (ЦП 7) до 0.331 (ЦП 10) (табл. 4). Данный показатель незначительно увеличивается в направлении от молодых ЦП к старым, то есть количество особей постгенеративной фракции достаточно низкое, и может быть эффективно заменено подростом, что свидетельствует об относительно молодом возрасте исследуемых ЦП.

Индекс эффективности (ω), который показывает, какова средняя нагрузка на среду, оказываемая одной особью, имеет средние значения (изменяется от 0.392 до 0.640).

На основе соотношения значений индексов возрастности (Δ) и эффективности (ω) все исследуемые ЦП *R. arcticus*, за исключением ЦП 10, относятся к молодому типу. Для этих ЦП характерен левосторонний тип онтогенетического спектра (ЦП 1, 2, 4, 5, 6, 7, 9). ЦП 10 характеризуется как зреющая с левосторонним типом спектра с максимумом на группе виргинильных растений и локальным пиком на средневозрастных генеративных особях.

Анализ эффективности самоподдержания показал, что индекс восстановления варьирует от 0.944 до 4.532. Большинство исследуемых ЦП (1, 2, 4, 5, 9) характеризуются как эффективно самоподдерживающиеся ($I_b > 2$). ЦП 6 (осиново-березово-еловый травянистый лес) и 7 (елово-березовый с примесью осины и сосны лес) самоподдерживаются умеренно ($1 < I_b < 2$). То есть исследуемые ЦП достаточно устойчивы, прегенеративная фракция способна заменить особи генеративной фракции. ЦП 10 характеризуется невысоким уровнем самоподдержания ($I_b < 1$), низкой плотностью иматурных и виргинильных онтогенетических групп, следовательно, подрастающие особи прегенеративной фракции не могут обеспечивать достаточно эффективное замещение генеративных растений.

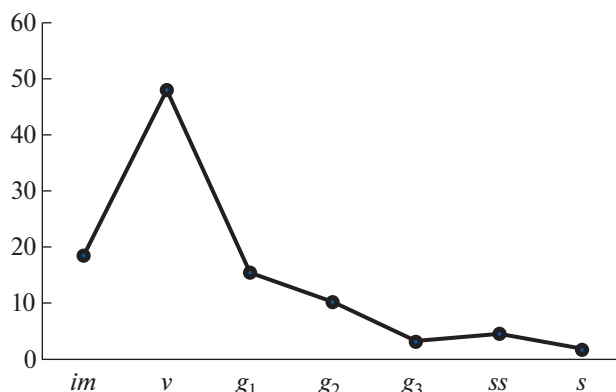


Рис. 2. Базовый онтогенетический спектр.

По оси абсцисс — онтогенетическое состояние особей; по оси ординат — доли особей различных онтогенетических групп (%): im — иматурные, v — виргинильные, g₁ — молодые генеративные, g₂ — средневозрастные генеративные, g₃ — старые генеративные, ss — субсенильные, s — сенильные.

Fig. 2. Basic ontogenetic spectrum.

X-axis — ontogenetic state of individuals; Y-axis — minimum, maximum and average shares of individuals of different ontogenetic groups (%): im — immature, v — virginate, g₁ — young generative, g₂ — middle-aged generative, g₃ — old generative, ss — subsenile, s — senile.

По индексу замещения (Zhukova, 1995, Zhukova, Polyanskaya, 2013), показывающему какую долю взрослых растений может возместить фракция подростка, отмечено преобладание ЦП перспективного типа ($I_3 > 1$) (ЦП 1, 2, 4, 5, 6, 7, 9), то есть в исследуемых ЦП процессы возобновления идут достаточно эффективно за счет активного замещения генеративной группы растений. ЦП 10 характеризуется как неустойчивая ($I_3 < 1$). Популяции угасающего типа ($I_3 = 0$) не выявлены.

Индекс старения достаточно низкий и не превышает 0.121 (ЦП 2). Минимальные темпы старения отмечены в условиях злаково-разнотравного сырого луга, сформированного на волоке в окружении березово-соснового черничного леса (ЦП 5, индекс старения — 0.004), максимальные — в березовом с примесью ели и осины травянистом лесу (ЦП 2, индекс старения — 0.121).

Анализ интегральных характеристик популяционной структуры показал, что большинство исследуемых ЦП характеризуются как эффективно самоподдерживающиеся (по классификации с использованием индекса восстановления), относящиеся к молодому (классификация дельта-омега) и перспективному типу (по классификации с использованием индекса замещения), характеризующиеся низкими темпами старения (по классификации с использованием индекса старения). ЦП 10 характеризуется как зреющая, с невысоким уровнем самоподдержания и вегетативного возобновления, с низкими темпами старения.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках государственного задания 0766-2014-0002 “Разработка системы мониторинга биологических ресурсов охотничьего хозяйства для совершенствования методов их сохранения и рационального использования” (этап 18.1; пункт Программы ФНИ 18) Всероссийского научно-исследовательского института охотничьего хозяйства и звероводства имени профессора В.М. Житкова.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Abramov] Абрамов Н.В. 1995. Конспект флоры Республики Марий-Эл. Йошкар-Ола. 192 с.
- [Arealy] Ареалы лекарственных и родственных им растений СССР. Атлас. 1990. Л. 208 с.
- [Averyanov et al.] Аверьянов Л.В., Буданцев А.Л., Гельман Д.В., Конечная Г.Ю., Крупкина Л.И., Сенников А.Н. 2000. Иллюстрированный определитель растений Карельского перешейка. СПб. 478 с.
- [Baranova, Puzyruov] Баранова О.Г., Пузырев А.Н. 2012. Конспект флоры Удмуртской республики (сосудистые растения). М.; Ижевск. 212 с.
- Frank D., Klotz S. 1990. Biologisch-ökologisch Daten zur Flora der DDR. Halle (Saale). 167 p.
- [Glotov] Глотов Н.В. 1998. Об оценке параметров возрастной структуры популяций растений. — В сб.: Сборник науч. мат. II Всерос. популяцион. семинара “Жизнь популяций в гетерогенной среде”. Ч. 1. Йошкар-Ола. С. 146–149.
- Hill M.O., Roy D.V., Thompson K. 2002. Hemeroby, urbanity and ruderality: bioindicators of disturbance and human impact. — J. Appl. Ecol. 39: 708–720.
- Hulten E. 1968. Flora of Alasca and neighboring territories. Stanford. 1008 p.
- [Ignatova et al.] Игнатова Е.А., Игнатов М.С., Федосов В.Э., Константинова Н.А. 2011. Краткий определитель мохообразных Подмосковья. М. 320 с.
- [Ishbirdina, Ishbirdin] Ишбирдина Л.М., Ишбирдин А.Р. 1992. Урбанизация как фактор антропогенной эволюции флоры и растительности. — Журн. общей биологии. 53 (2): 211–224.
- [Ishmuratova et al.] Ишмуратова М.М., Ишбирдин А.Р., Суяндукоев И.В. 2003. Использование показателя гемеробии для оценки уязвимости некоторых видов орхидей Южного Урала и устойчивости растительных сообществ. — Биол. вестник. 7 (1–2): 33–35.
- IUCN. 2019. The IUCN Red list of threatened species, version 2019. IUCN Red list Unit, Cambridge.
- [Izumrudnaya] Изумрудная книга Российской Федерации. 2011–2013. Ч. 1. М. 308 с.
- Jackowiak B. 1993. Atlas rozmieszczenia roślin naczyniowych w Poznaniu. Poznan. 409 s.
- [Klimenko] Клименко Г.О. 2012. Особливості екологічних умов у місцезростаннях рідкісних видів рослин. — В сб.: Матеріали II Міжнар. наук. конф. “Рослинний світ у Червоній книзі України: впровадження глобальної стратегії збереження рослин”. Умань. С. 107–110.
- [Kravchenko] Кравченко А.В. 2007. Конспект флоры Карелии. Петрозаводск. 403 с.
- [Kuvayev] Куваев В.Б. 2006. Флора субарктических гор Евразии и высотное распределение ее видов. М. 568 с.
- [Makarov] Макаров А.А. 2002. Лекарственные растения Якутии и перспективы их использования. Новосибирск. 264 с.
- [Martynenko, Gruzdev] Мартыненко В.А., Груздев Б.И. 2008. Сосудистые растения Республики Коми. Сыктывкар. 136 с.
- [Metody] Методы изучения лесных сообществ. 2002. СПб. 240 с.
- [Osmanova] Османова Г.О. 2012. Биоморфология особей и структура ценопопуляций *Cicerbita uralensis* (Rouy) Beauverd в разных условиях. — Вестник ТГПУ. 7 (122): 139–145.
- [Ovyosnov et al.] Овеснов С.А., Ефимик Е.Г., Козьминых Т.В., Баранова О.Г., Камелин Р.В., Ковтонок Н.К., Москвина Н.В., Пузырев А.Н., Ягонцева Т.А. 2007. Иллюстрированный определитель растений Пермского края. Пермь. 743 с.
- [Pospelova, Pospelov] Поспелова Е.Б., Поспелов И.Н. 2007. Флора сосудистых растений Таймыра и сопредельных территорий. Ч. 1. Аннотированный список флоры и ее общий анализ. М. 457 с.
- [Rabotnov] Работнов Т.А. 1950. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах. — Тр. БИН АН СССР. 3 (6): 179–196.
- [Rebristaya] Ребристая О.В. 2013. Флора полуострова Ямал. Современное состояние и история формирования. СПб. 312 с.
- [Rozhdestvenskii] Рождественский Ю.Ф. 1981. Ритм сезонного развития некоторых растений на Полярном Урале. Свердловск. 44 с.
- [Sinelnicova, Pakhomov] Синельникова Н.В., Пахомов М.Н. 2015. Сезонная жизнь природы Верхней Колымы. М. 329 с.
- Steinhardt U., Herzog F., Lausch A., Müller E., Lehmann S. 1999. Hemeroby index for landscape monitoring and evaluation. — In: Environmental Indices — System Analysis Approach. Oxford. P. 237–254.
- Stjernberg T., Carlsson R., Haeggström C.A., Haeggström E. 2010. A new record of Arctic Bramble, *Rubus arcticus*, in the Åland Islands, SW Finland. — Memoranda Soc. Fauna Flora Fennica. 86: 54–58.
- The Plant List. 2013. <http://www.theplantlist.org/>
- [Tsenopopulyatsii] Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). 1976. М. 217 с.
- [Tsyganov] Цыганов Д.Н. 1983. Фитоиндикация режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М. 198 с.
- [Uranov, Smirnova] Уранов А.А., Смирнова О.В. 1969. Классификация и основные черты развития популяций многолетних растений. — Бюлл. МОИП. Отд. биол. 79 (1): 119–135.

- [Uranov] Уранов А.А. 1975. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов. — Биол. науки. 2: 7–34.
- [Vydrina et al.] Выдрина С.Н., Курбатский В.И., Положий А.В. 1988. Флора Сибири. Rosaceae. Т. 8. Новосибирск. 200 с.
- [Zaitsev] Зайцев Г.Н. 1973. Методика биометрических расчётов. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. М. 256 с.
- [Zaugolnova] Заугольнова Л.Б. 1994. Структура популяций семенных растений и проблемы их мониторинга: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. СПб. 70 с.
- [Zhukova] Жукова Л.А. 1987. Динамика ценопопуляций луговых растений в естественных фитоценозах. — В сб.: Динамика ценопопуляций травянистых растений. Киев. С. 9–19.
- [Zhukova] Жукова Л.А. 1995. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола. 224 с.
- [Zhukova, Belova] Жукова Л.А., Белова С.А. 1997. Онтогенез Княженики арктической (*Rubus arcticus* L.). — В кн.: Онтогенетический атлас лекарственных растений. Йошкар-Ола. С. 60–64.
- [Zhukova et al.] Жукова Л.А., Дорогова Ю.А., Турмухаметова Н.В., Гаврилова М.Н., Полянская Т.А. 2010. Экологические шкалы и методы анализа экологического разнообразия растений. Йошкар-Ола. 368 с.
- [Zhukova, Polyanskaya] Жукова Л.А., Полянская Т.А. 2013. О некоторых подходах к прогнозированию перспектив развития ценопопуляций растений. — Вестник Тверского гос. ун-та. 32 (31): 160–171.

STATE OF *RUBUS ARCTICUS* (ROSACEAE) COENOPOPULATIONS IN KIROV REGION

Yu. V. Gudovskikh^{a,b}, N. Yu. Egorova^a, and T. L. Egoshina^{a,b,#}

^a Russian Research Institute of Game Management and Fur Farming
Preobrazhenskaya Str., 79, Kirov, 610000, Russia

^b Vyatka State Agricultural Academy
Oktyabrskiy Ave., 133, Kirov, 610017, Russia

#e-mail: etl@inbox.ru

Arctic bramble, *Rubus arcticus* L., is an Euro-Asian-North American arcto-boreal species. The southern border of the species range in Russia is close to the border of coniferous-broadleaved forests and mountain-forest belt, the northern one to hyparctic and arctic tundra. *R. arcticus* is a valuable food and medicinal plant. The species is rare in several areas of Russian Federation (Altai Territory, Bashkortostan, Mari El Republic; Moscow, Nizhniy Novgorod, Tver, Yaroslavl, and Ivanovo regions) and included in the IUCN Red List of Threatened Species. natural populations of *R. arcticus* are insufficiently studied.

During the study we have defined some ecological-phytocoenotic peculiarities of *R. arcticus* near its southern range border. The studies were conducted in southern taiga (Slobodskoy and Kirovo-Chepetsky districts) and middle taiga (Podosinovskiy district) in Kirov Region.

The studied plant communities were described according to common geobotanical and population methods and approaches. To estimate the species ecological conditions we used D.N. Tsyganov's amplitude scales. Standard statistic methods were used.

The study showed that birch grass swamp forests with spruce, aspen and pine are typical habitats of the species in the southern taiga subzone; mixed herb swamp forests, tussock grass-fireweed swamp felled areas and tussock grass-herb felled areas of grass mixed forests in the middle taiga area. We have indicated 110 species in the studied population, 89 of them form herb-dwarf shrub layer. The species diversity in the herb-dwarf shrub layer varies from 9 to 32 vascular plant species.

According to the watering variability scale the range of the studied *R. arcticus* populations is wider than given by Tsyganov. The results of estimation by other scales fit into Tsyganov's data for the species. Discomfort index values show that the most favorable conditions of edapho- and climatope for *R. arcticus* are formed in grass-herb wet meadow surrounded by birch-aspen bilberry forest and in spruce-birch grass-herb swamp forest. The species has low tolerance to human impact. Mesohemerobic species dominate in plant communities, less presented are oligo-hemerobs and b-euhemerobs. The share of anthropotolerant species is about 40%. The basic ontogenetic spectrum is left-sided, single-vertex, with an absolute maximum on adult vegetative plants. Vegetative reproduction prevails leading to weak rejuvenation. According to the classification by substitution index, prospective populations prevail (90%), and only 10% are unstable. According to "delta-omega" classification, the studied populations show a small variety: all the populations are young, except for one maturing.

Keywords: *Rubus arcticus* L., coenopopulation, ecological-phytocoenotic confinement, ecological valence, phyto-indication, discomfort index, hemeroby, Kirov region

ACKNOWLEDGEMENTS

The work was carried out within the framework of the State Assignment 0766-2014-0002 “Development of monitoring system of biological resources of game management in order to enhance methods of protection and sustainable use” (stage 18.1; FNI Program 18) for Russian Research Institute of Game Management and Fur Farming.

REFERENCES

- Abramov N.V. 1995. Konspekt flory Respubliki Marii-El [Summary of flora of the Republic of Mari El]. Yoshkar-Ola. 192 p. (In Russ.).
- Arealy lekarstvennykh i rodstvennykh im rastenii SSSR. Atlas [Areas of medicinal and related plants of the USSR. Atlas]. 1990. Leningrad. 208 p. (In Russ.).
- Averyanov L.V., Budantsev A.L., Geltman D.V., Konechnaya G.Yu., Krupkina L.I., Sennikov A.N. 2000. Illyustrirovannyi opredelitel rastenii Karelskogo peresheika [Illustrated manual of plants of the Karelian isthmus]. St. Petersburg. 478 p. (In Russ.).
- Baranova O.G., Puzyryov A.N. 2012. Konspekt flory Udmurtskoi Respubliki (sosudistye rasteniya) [Summary of flora of the Udmurt Republic (vascular plants)]. Moscow; Izhevsk. 212 p. (In Russ.).
- Frank D., Klotz S. 1994. Biologisch-okologisch Daten zur Flora der DDR. Halle (Saale). 167 p.
- Glotov N.V. 1998. Ob otsenke parametrov vozrastnoi struktury populyatsii rastenii [On assessment of parameters of age structure of plant populations]. — In: Zhizn populyatsii v geterogennoi srede. Sbornik nauch.mat. II Vseros.populyatsion. seminar. P. 1. Yoshkar-Ola. P. 146–149 (In Russ.).
- Hill M.O., Roy D.B., Thompson K. 2002. Hemeroby, urbanity and ruderality: bioindicators of disturbance and human impact. — *Journal of Applied Ecology*. 39: 708–720.
- Hulten E. 1968. Flora of Alasca and neighboring territories. Stanford. 1008 p.
- Ignatova E.A., Ignatov M.S., Fedosov V.E., Konstantinova N.A. 2011. Bryophytes of Moscow Province: a guide. Moscow. 32 p. (In Russ.).
- Ishbirdina L.M., Ishbirdin A.P. Urbanizatsiya kak faktor antropogennoi evolyutsii flory i rastitelnosti [Urbanization as a factor in the anthropogenic evolution of flora and vegetation]. — *Zhurnal obshchei biologii*. 53 (2): 211–224 (In Russ.).
- Ishmuratova M.M., Ishbirdin A.P., Suyundukov I.V. Ispolzovaniye pokazatelya gemerobii dlya otsenki uyazvimosti nekotorykh vidov orkhidei Yuzhnogo Urala i us-toychnosti rastitelnykh soobshchestv [Use of the hemerobia indicator to assess the vulnerability of certain species of orchids in the southern Urals and the stability of plant communities]. — *Biologicheskii vestnik*. 7 (1–2): 33–35 (In Russ.).
- IUCN. 2019. The IUCN Red list of threatened species, version 2019. IUCN Red list Unit, Cambridge U.K. <https://www.iucnredlist.org/> (accessed: 20 June 2019).
- Izumrudnaya kniga Rossiiskoi Federatsii. 2011–2013. [The emerald book of the Russian Federation]. Ch. 1. Moscow. 308 p. (In Russ.).
- Jackowiak B. 1993. Atlas of distribution of vascular plants in Poznań. Poznan. 409 s. (In Polish).
- Klimenko G.O. 2012. Osobennosti ekologicheskikh uslovii v mestakh proizrastaniya redkikh vidov rastenii [Characteristic of ecological conditions in places of growth of rare species of plants]. — In: Rastitelnyi mir v Krasnoi knige Ukrainy: vnedreniye globalnoi strategii sohraneniya rastenii. Materialy II Mezhdunarodnoi nauchnoi konferentsii. Uman. P. 107–110 (In Ukr.).
- Kravchenko A.V. 2007. Konspekt flory Karelii [Abstract of the flora of Karelia]. Petrozavodsk. 403 p. (In Russ.).
- Kuvayev V.B. 2006. Flora subarkticheskikh gor Evrazii i vysotnoye raspredeleniye yeyo vidov [Flora of subarctic mountains of Eurasia and high-altitude distribution of its species]. Moscow. 568 p. (In Russ.).
- Makarov A.A. 2002. Lekarstvennye rasteniya Yakutii i perspektivy ikh ispolzovaniya [Medicinal plants of Yakutia and prospects of their development]. Novosibirsk. 264 p. (In Russ.).
- Martynenko V.A., Gruzdev B.I. 2008. Sosudistye rasteniya Respubliki Komi [Vascular plants of the Komi Republic]. Syktyvkar. 136 p. (In Russ.).
- Metody izucheniya lesnykh soobshchestv. 2002. [Methods of studying forest communities]. St. Petersburg. 240 p. (In Russ.).
- Osmanova G.O. 2012. Individuals' biomorphology of and coenopopulation structure of *Cicerbita uralensis* (Rouy) Beauverd in different conditions. — *TSPU Bulletin*. 7 (122):139–145 (In Russ.).
- Ovyosnov S.A., Yefimik E.G., Kozminykh T.V., Baranova O.G., Kamelin R.V., Kovtonyuk N.K., Moskvina N.V., Puzyryov A.N., Yagontseva T.A. 2007. Illyustrirovannyi opredelitel rastenii Permskogo kraia [The illustrated manual of plants of Perm Krai]. Perm. 743 p. (In Russ.).
- Pospelova E.B., Pospelov I.N. 2007. Flora sosudistykh rastenii Taimyra i sopredelnykh territorii. Ch. 1. Annotirovannyi spisok flory I yeyo obshchii analiz [Flora of vascular plants of Taimyr and adjacent territories. Part 1. Annotated list of flora and its General analysis]. Moscow. 457 p. (In Russ.).
- Rabotnov T.A. 1950. Zhiznennyi tsikl mnogoletnikh travyanistykh rasteniy v lugovykh tsenozakh [The life cycle of perennial herbaceous plants in meadow cenoses] — *Trudy BIN AN SSSR. Ser. 3, Geobotanika*. 6: 179–196 (In Russ.).
- Rebristaya O.V. 2013. Flora poluostrova Yamal. Sovremennoye sostoyaniye i istoriya formirovaniya [Flora of the Yamal Peninsula. Current state and history of forming]. St. Petersburg. 312 p. (In Russ.).
- Rozhdestvenskii Yu.F. 1981. Ritm sezonnogo razvitiya nekotorykh rastenii na Polyarnom Urale [The rhythm of seasonal development of some plants in the polar Urals]. Sverdlovsk. 44 p. (In Russ.).
- Sinelnicova N.V., Pakhomov M.N. 2015. Sezonnaya zhizn prirody Verkhney Kolymy [The seasonal life of nature of the Upper Kolyma]. Moscow. 329 p. (In Russ.).
- Steinhardt U., Herzog F., Lausch A., Müller E., Lehmann S. 1999. Hemeroby index for landscape monitoring and evaluation. — In: *Environmental Indices — System Analysis Approach*. Oxford. P. 237–254.

- Stjernberg T., Carlsson R., Haeggström C.A., Haeggström E. 2010. A new record of Arctic Bramble, *Rubus arcticus*, in the Åland Islands, SW Finland. – Memoranda Soc. Fauna Flora Fennica. 86: 54–58.
- The Plant List 2013. <http://www.theplantlist.org/>.
- Tsenopopulyatsii rastenii (osnovnye ponyutiya i struktura) [Plant coenopopulations (basic concepts and structure)]. 1976. Moscow. 217 p. (In Russ.).
- Tsyganov D.N. 1983. Fitoindicatsiya rezhimov v podzone khvoino-shirokolistvennykh lesov [Phytoindication of regimes in the subzone of coniferous-deciduous forests]. Moscow. 198 p. (In Russ.).
- Uranov A.A. 1975. Vozrastnoy spektr fitotsenopopulyatsii kak funktsiya vremeni i energeticheskikh volnovykh protsessov [The age range of phytocenosis populations as a function of time and energetic wave processes]. – Biol. nauki. 2: 7–34 (In Russ.).
- Uranov A.A., Smirnova O.V. 1969. Klassifikatsiya i osnovnye cherty razvitiya populatsii mnogoletnikh rastenii [Classification and main features of perennial plant populations development]. – Byulleten MOIP. 79 (1): 119–135 (In Russ.).
- Vydrina S.N., Kurbatskii V.I., Polozhii A.V. 1988. Flora Sibiri. Rosaceae. V. 8. Novosibirsk. 200 p. (In Russ.).
- Zaitsev G.N. 1973. Metodika biometricheskikh raschetov. Matematicheskaya statistika v eksperimentalnoi botanike [Method of biometric calculations. Mathematical statistics in experimental botany]. Moscow. 256 p. (In Russ.).
- Zaugolnova L.B. 1994. Struktura populyatsii semennykh rastenii i problemy ikh monitoringa [Structure of seed plant populations and problems of their monitoring]: Abstr. ... Doct. Kand. Sci. St. Petersburg. 70 p. (In Russ.).
- Zhivotovskii L.A. 2001. Ontogeneticheskiye sostoyaniya, effektivnaya plotnost' i klassifikatsiya populatsiy rasteniy [Ontogenetic states, effective density and classification of plant populations.]. – Ecologia. 1: 3–7 (In Russ.).
- Zhukova L.A. 1987. Dinamika tsenopopulyatsii lugovykh rastenii v estestvennykh fitotsenozakh [Dynamics of coenopopulations of meadow plants in natural phytocenoses]. – In: Dinamika tsenopopulyatsii travyanistykh rastenii. Sbornik nauchnykh trudov. Kiev. P. 9–19 (In Russ.).
- Zhukova L.A. 1995. Populyatsionnaya zhizn' lugovykh rastenii [Population life of meadow plants]. Yoshkar-Ola. 224 p. (In Russ.).
- Zhukova L.A., Belova S.A. 1997. Ontogenez knyazheniki arkticheskoi (*Rubus arcticus* L.) [Ontogenesis of the Arctic bramble (*Rubus arcticus* L.)]. – In: Ontogeneticheskii atlas lekarstvennykh rastenii. Yoshkar-Ola. P. 60–64 (In Russ.).
- Zhukova L.A., Dorogova Yu.A., Turmukhametova N.V., Gavrilova M.N., Polyanskaya T.A. 2010. Ecologicheskie shkaly i metody analiza ekologicheskogo raznoobraziya [Ecological indicator values and methods of analysis of ecological diversity of plants]. Yoshkar-Ola. 368 p. (In Russ.).
- Zhukova L.A., Polyanskaya T.A. 2013. About some approaches to forecasting prospects of development coenopopulation of plants. – Vestnik Tverskogo gosudarstvennogo universiteta. 32 (31): 160–171 (In Russ.).