

Мишихина Юлия Дмитриевна

**Эколого-географические особенности структуры  
ценопопуляций вереска обыкновенного  
(*Calluna vulgaris* (L.) Hull) в сосновых лесах  
Приоболья Западной Сибири и Русской равнины**

Специальность 06.03.02 – лесоведение,  
лесоводство, лесоустройство и лесная таксация

Автореферат  
диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Екатеринбург – 2016

Работа выполнена в ФГБУН Ботанический сад  
Уральского отделения Российской академии наук

Научный руководитель: доктор биологических наук  
Петрова Ирина Владимировна

Официальные оппоненты: Веселкин Денис Васильевич, доктор  
биологических наук, профессор, Институт  
экологии растений и животных УрО РАН,  
лаборатория биоразнообразия  
растительного мира и микобиоты,  
заведующий;  
Тетерюк Людмила Владимировна,  
кандидат биологических наук, ФГБУН  
Институт биологии Коми научного центра  
УрО РАН, отдел флоры и растительности  
Севера, старший научный сотрудник

Ведущая организация: ФГБУН Ботанический сад-институт Уфимского науч-  
ного центра РАН

Защита диссертации состоится 01 июля 2016 г. в 12<sup>00</sup> часов на заседании дис-  
сертационного совета Д 212.281.01 при ФГБОУ ВПО «Уральский государ-  
ственный лесотехнический университет» по адресу: 620100, г. Екатеринбург,  
Сибирский тракт, 37, ауд. 401.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке и на сайте ФГБОУ ВПО  
«Уральский государственный лесотехнический университет» ([www.usfeu.ru](http://www.usfeu.ru))

Автореферат разослан «\_\_\_\_\_» \_\_\_\_\_ 2016 г.

Учёный секретарь  
диссертационного  
совета, канд. с.-х. наук,  
доцент

Магасумова Альфия Гаптрауфовна

## ВВЕДЕНИЕ

**Актуальность темы исследований.** Одним из характерных видов нижнего яруса сосновых лесов на суховатых песчаных почвах надпойменных террас рек Русской равнины и юго-запада Западной Сибири (Притоболье) является вереск обыкновенный (*Calluna vulgaris* (L.) Hull). Тип «вересковых боров» с доминированием вереска в составе нижнего яруса фитоценоза ("*Calluna type*") в Скандинавии еще в начале прошлого века выделил Cajander [1949], а в Припышминских борах Западной Сибири П.И. Чудников [1930]. Заросли вереска играют многообразную эколого-ценотическую роль во взаимоотношениях с другими компонентами лесного биогеоценоза. В Европе они издавна были важным ресурсом пчеловодства, овцеводства и охотничьего хозяйства [Gimingham, 1975].

В настоящее время в Европе и намного менее в России разносторонне изучены ареал, фитоценология, морфология и экология вереска на уровне особей [Hulten, 1958; Gimingham, 1960, 1975; Faegry, Iversen, 1975;] и начато его популяционно-генетическое изучение [Mahy et al., 1997, 1999; Rendel et al., 2002; и др.]. В то же время почти отсутствуют эколого-географические исследования на ценопопуляционном уровне, посвященные изучению особенностей взаимоотношений вереска с изменениями ценотической среды, структуры и конкуренции древостоя-эдификатора. Актуальность этого направления для лесоведения, лесной экологии и биогеоценологии обусловлена необходимостью выявления структурно-функциональных связей между древостоем-эдификатором и нижним ярусом фитоценоза в лесных биогеоценозах различных регионов [Сукачев, 1964].

**Цель диссертации** – сравнительное количественное эколого-географическое изучение особенностей структуры и роста ценопопуляций вереска обыкновенного в зависимости от изменений структуры и конкуренции древостоя-эдификатора сосны обыкновенной в географически замещающих типах леса Притоболья Западной Сибири и Русской равнины.

**Задачи диссертации:**

1. Выбор методических подходов и методов, ординация и классификация объектов для сравнительного эколого-географического изучения ценопопуляций вереска обыкновенного в географически замещающих типах сосновых лесов Притоболья Западной Сибири и Русской равнины.

2. Сравнительное изучение градиентов климата и особенностей лесотипологического экоареала ценопопуляций вереска в географически замещающих типах леса одной из подзон Притоболья и Русской равнины.

3. Выявление зонально-географических тенденций (трендов) изменения средних параметров морфологической структуры, роста и жизненности ценопопуляций вереска в топоэкологически аналогичных типах сосновых лесов Притоболья и Русской равнины.

4. Микроэкосистемный эколого-географический анализ связей параметров структуры и роста ценопопуляций вереска с параметрами структуры, корневой, световой и интегральной конкуренции древостоя-эдификатора сосны обыкновенной в пределах лесных биогеоценозов.

**Методология и методы диссертационного исследования.** Количественное экогеографическое изучение структуры, роста и жизненности ценопопуляций вереска обыкновенного проведено на основе трёх методических подходов:

- 1) общепринятого в лесной экологии ценоэкологического [В.Н. Сукачев, 1964];
- 2) микроэкосистемного, разработанного Н.С. Санниковой [1992], который заключается в сопряженном анализе связей структуры и функций вереска и древостоя-эдификатора;
- 3) ценогеографического – на базе географической ординации зонально и провинциально замещающих типов леса, по С.Н. Санникову [1974. 1992]. Для решения задач данной работы на основе вышеперечисленных подходов применён широкий спектр современных методов: ценопопуляционной экологии, географии растений, лесоведения, дендрометрии, климатологии, морфологии, анатомии растений и других.

**Обоснованность результатов исследования.** Сформулированные в диссертационной работе научные положения, заключение обоснованы соответствующим цели, задачам и объектам исследования, апробированными методическими подходами и методами, достаточным объемом, репрезентативностью и уровнем анализа фактических данных, полученных в ходе систематизированных полевых, лабораторных исследований и экспериментов. Достоверность результатов обеспечена применением современных статистических методов, анализа и оценки с применением общепринятых компьютерных программ.

**Научная новизна.** Впервые составлена и применена в качестве основного методического принципа ценогеографического изучения популяций вереска обыкновенного схема географической ординации зонально замещающих типов сосновых лесов Русской равнины. Для количественного математико-статистического анализа влияния конкуренции древостоя-эдификатора на структуру и рост вереска впервые применены цено-микроэкосистемный подход и комплекс экофизиологически обоснованных индексов корневой, световой и интегральной конкуренции древостоя, разработанные Н.С. Санниковой [1992].

На основе системы ординации географически замещающих типов топоэкологически аналогичных типов леса подзоны предлесостепи Русской равнины и Западной Сибири на количественном уровне выявлены сходство и различие экоареалов, лесотипологические оптимумы и минимумы ценопопуляций вереска; показано его полное отсутствие на болотах Западной Сибири, в отличие от Русской равнины.

Впервые изучена географическая изменчивость средних и максимальных параметров проективного покрытия, роста, жизненности и ценотической роли вереска; выявлены их зональные тренды в географически замещающих типах сосновых лесов Русской равнины и Западной Сибири.

В итоге сравнительного анализа комплекса морфологических и анатомических параметров листьев вереска показаны их некоторые статистически

достоверные различия в ценопопуляциях Русской равнины и Притоболья Западной Сибири.

Впервые изучены на основе микроэкосистемного анализа и математически формализованы корреляционно-регрессионные связи параметров проективного покрытия, роста и жизненности ценопопуляций вереска с индексами конкуренции древостоев. Выявлена более тесная связь показателей роста вереска с индексом корневой конкуренции древостоя, по сравнению с его световой конкуренцией, и их максимальная корреляция с индексом интегральной конкуренции древостоя.

#### **Положения, выносимые на защиту:**

1. Эколого-географические особенности структуры и функций ценопопуляций вереска обыкновенного на сравнительном количественном уровне могут быть выявлены на основе системы зонально и провинциально географически замещающих типов леса и ценопопуляционно-микроэкосистемного анализа связей параметров вереска с параметрами структуры и конкуренции древостоя-эдификатора сосны обыкновенной.

2. Экоареалы ценопопуляций вереска под пологом сосновых лесов Западной Сибири и Русской равнины сходны по их фитоценоотическому оптимуму в топоэкологически аналогичном типе леса «сосняк бруснично-вересково-зеленомошный», но альтернативны в связи с отсутствием вереска в сосняках «багульниково-кассандрово-сфагновых» на верховых болотах Западной Сибири.

3. Параметры текущего прироста вереска и его проективного покрытия терминальных побегов находятся в достоверной отрицательной связи с индексами корневой, «световой» и интегральной конкуренцией древостоя-эдификатора – ведущими факторами формирования структуры и жизненности ценопопуляций вереска под пологом леса.

4. В рядах зонально-замещающих типов сосновых лесов Русской равнины и Западной Сибири выявляются тренды некоторых параметров структуры ценопопуляций вереска, особенно текущего прироста терминальных побегов.

#### **Теоретическое и практическое значение работы.**

Выявленные количественные связи параметров структуры, роста и жизненности ценопопуляций вереска обыкновенного с индексами конкуренции древостоя-эдификатора и их особенности в географически замещающих типах сосновых лесов представляют собой конструктивный вклад в развитие лесной биогеоценологии, популяционной экологии и биогеографии. В прикладном плане они могут служить основой для разработки системы лесоводственных мер по сохранению и улучшению жизненности и роста редких и исчезающих популяций вереска, особенно на границах его ареала. Результаты исследований могут быть также использованы в курсах экологии, биогеоценологии и биогеографии ВУЗов и при разработке мер по организации охраны генофонда природных популяций растений.

#### **Апробация работы.**

Основные результаты работы были представлены на: Всероссийской научно-практической конференции молодых ученых «Ботанические сады: от

фундаментальных проблем до практических задач» (Екатеринбург, 7–10 октября 2014); III(V) Всероссийской молодежной конференции с участием иностранных ученых "Перспективы развития и проблемы современной ботаники" (Новосибирск, 10–14 ноября 2014 г.); Всероссийской конференции «Теоретические и прикладные аспекты современной науки» (Белгород, 30 ноября 2014); Всероссийской конференции "Репродуктивная биология, экология и география растений и сообществ Среднего Поволжья" (Ульяновск, 27–29 ноября 2012); Всероссийской конференции «Отечественная геоботаника. Основные вехи и перспективы» (Санкт-Петербург, 2011); Международной конференции молодых ученых «Актуальные проблемы ботаники и экологии» (Ялта, 21–25 сентября 2010 г.); Международной конференции «Дендрология XXI века» (Санкт-Петербург, 6–8 октября 2010).

Основные результаты диссертации изложены в 18 печатных работах, в том числе 7 в рецензируемых журналах (список ВАК)

**Личный вклад автора** заключается в анализе состояния проблемы, определении цели и основных задач исследований; подборе методов и репрезентативных объектов; сборе, обработке, анализе и интерпретации результатов и формулировании выводов, а также в написании и оформлении диссертационной работы.

**Структура и объем работы.** Диссертационная работа состоит из введения и 7 глав, заключения и списка использованной литературы, включающего 158 работ, в том числе 35 на иностранных языках и приложения.

**Благодарность.** Автор выражает признательность научному руководителю д-ру биол. наук Ирине Владимировне Петровой и особую благодарность д-ру биол. наук, профессору Станиславу Николаевичу Санникову, канд. биол. наук Нелли Серафимовне Санниковой за бесценные консультации, помощь в подборе методических подходов и методов исследований. А также за помощь в сборе материала, организацию исследований – весь коллектив ЛПБДР и ДЛ, в частности, канд. биол. наук Ольгу Евгеньевну Черепанову, за помощь в определении объёмного прироста древостоев - канд. с.-х. наук Георгия Васильевича Андреева.

## ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

### ГЛАВА 1. СОСТОЯНИЕ ПРОБЛЕМЫ

В главе приведен разносторонний литературный обзор состояния предшествующих исследований в плане постановки основных задач диссертации.

Прежде всего, определено систематическое положение вида *Calluna vulgaris* (L.) Hull [Комаров, 1952; Тахтаджян, 1982; Яковлев, 1990] и дано подробное описание главнейших морфологических и, частью, анатомических параметров и особенностей различных органов – годовых побегов, листа, цветка, семян, плодов и корней [Mochammed, Gimmingham, 1970; Stevens, 1970; Тахтаджян, 1982; Артамонов, 1991; Губанов, 2004; Яковлева, 2005]. Особо отмечена «эрикоидная» форма и признаки ксероморфизма мелких вечнозелёных листьев (с развитой кутикулой, эпидермой, устьицами, погру-

женными в желобок и защищенными трихомами), способных ограничивать избыточную транспирацию [Gimingham, 1960; Walter, 1968; Gimingham, 1975; Онегин, 2008; Cherepanova et al., 2015].

По данным европейских авторов в Атлантике, Западной и Центральной Европе [Beijerink, 1940; Hulten, 1958; Gimingham, 1975; Lang, 1994] и отечественных в России [Коржинский, 1898; Федченко, 1936; Спрыгин, 1941; Мишкин, 1953; Чернов, 1959; Горчаковский, 1962; Тевс, 1964, и др.], подробно описан географический ареал вереска обыкновенного. Отмечено широкое распространение зарослей вереска в сообществах с другими кустарниками на открытых местообитаниях («верещатниках», на месте сведенных сосновых и дубово-сосновых лесов) побережий и островов Атлантики. В отличие от Притоболья Западной Сибири, констатирована почти повсеместная встречаемость вереска в Европе (от Ирландии до востока Русской равнины) на мезо- и олиготрофных болотах [Горчаковский, 1962; Тевс, 1964; Соколов, 1986].

По данным исследований П.Л. Горчаковского [1962] и лесотипологических описаний П.И. Чудникова [1930], С.Н. Санникова [1966], Е.П. Смолоногова [1968], описан ареал длительно изолированных от его основной европейской части островных популяций вереска в Притоболье. Выявлено, что он абсолютно отсутствует на верховых или переходных болотах [Петрова и др., 2009; Санников и др., 2013, 2014]. Подчеркнута необходимость уточнения границ местонахождений вереска в Притоболье, особенно в крайней восточной части его ареала.

Разносторонне охарактеризованы главнейшие аутоэкологические требования вереска – предпочитаемые для его выживания, роста, развития и факторы среды местообитаний. Выявлено, что по требованиям к почве это мезоксерофит и термофил (неустойчивый к гипотермии и мерзлоте субстрата), олиготроф и кальциефоб и, преимущественно, псаммофит (встречающийся, однако, и на горных, и заболоченных торфяных почвах); в наземной среде предпочитающий высокую влажность атмосферы, но толерантный к периодическим засухам. Сделан вывод, что, как и сосна обыкновенная, леса которой подвержены частым пожарам, вереск – типичный пирофит, способный возобновляться и устойчиво доминировать в составе сообществ в послепожарной среде.

В статье И.В. Петровой и др. [2009] выявлены некоторые различия проективного покрытия вереска в ценопопуляциях Притоболья и Среднего Поволжья и полное отсутствие вереска на верховых болотах в Западной Сибири. Другие работы, посвященные изучению экоареала вереска в различных регионах, отсутствуют.

В заключительной части обзора приведены результаты изучения влияния экологически обоснованного индекса корневой конкуренции древостоя, а также индексов его световой и интегральной конкуренции на проективное покрытие и рост вереска в сосновых лесах [Санникова и др., 2012].

## ГЛАВА 2. СИСТЕМА ПРИРОДНО-ГЕОГРАФИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ ОБЪЕКТОВ ИССЛЕДОВАНИЯ

**Объекты изучения.** Сравнительное эколого-географическое изучение структуры, роста и жизненности ценопопуляций вереска проведено в сосновых лесах четырех подзон Западной Сибири и пяти подзон Русской равнины на основе принципов системы ординации зонально (климатически) замещающих типов леса Западной Сибири С.Н. Санникова [1974, 1992, 2009]. По этой системе равнинные сосновые леса на надпойменных песчаных террасах рек сводятся в 6 меридиональных рядов топоэкологически аналогичных зонально замещающих типов сосняков: I – на сухих сильно дренированных почвах вершин увалов (дюн); II – на суховатых хорошо дренированных почвах покатых склонов невысоких бугров; III – на свежих песчаных с прослойками ортзанда почвах пологих склонов увалов; IV – на влажных слабо дренированных песчаных, подстилаемых суглинками почвах нижних частей склонов, плоских вершин или террас; V – на сырых плохо дренированных песчано-глинистых торфянисто-глеевых почвах слабопроточных окраин западин мезорельефа; VI – на мокрых глубоких торфяных почвах бессточных западин рельефа (верховых болот).

На основе принципов зонально-географической ординации типов леса С.Н. Санникова и классификации типов сосновых лесов Л.П. Рысина (1970) нами составлена аналогичная схема зонально замещающих типов сосняков Русской равнины. Общая схема ординации зонально и географически замещающих типов сосновых лесов, принятая за основу наших исследований, приведена в таблице 1.

В качестве основного типа географически замещающих типов сосновых лесов для сопоставимого сравнительного анализа параметров структуры и функций ценопопуляций вереска принят «сосняк бруснично-вересково-зеленомошный» (*Pineta hylocomiosa*), относящийся ко II ряду топоаналогов в местных топоэкологических профилях типов леса различных подзон. Как будет показано в главе 4, этот тип леса представляет собой фитоценотический и лесотипологический оптимум встречаемости, проективного покрытия и жизненности ценопопуляций вереска, как в Западной Сибири, так и на Русской равнине. Заложены и проанализированы пробные площади в смежном по топоэкологическому профилю типе леса – сосняке бруснично-чернично-зеленомошном (Н. Новгород, Заводоуспенское). Кроме того, на Русской равнине, где вереск встречается в заболоченных сосняках сфагновой группы (*Pineta sphagnosa*), заложена серия пробных площадей (4) в сосняках багульниково-кассандрово-сфагновых (Vб бонитета), представляющих отдельный VI ряд климазамещающих типов леса (таблица 1).

Во втором разделе главы 2 кратко рассмотрены основные особенности климата Русской равнины и Западной Сибири.

Таблица 1. Географическая ординация зонально замещающих типов сосновых лесов на надпойменных песчаных террасах рек.

Подзона	Русская равнина*						Западная Сибирь**					
	I	II	III	IV	V	VI	I	II	III	IV	V	VI
Плт					<b>***ос-сф</b> (Мурманск)		тл-лш	лш-бр-зм	гл-лш-зм-дм	бг-зм-сф		
Тс	вр-лш вк-лш	вр-зм вк-бр-зм	вр-бр ч-зм	вк-ч-зм гл-дм	ос-пц-сф гл-дм-сф	<b>бг-кc-сф</b> (Архангельск)	бр-лш	бр-пл-зм	бр-ч-бг-зм	гл-бг-дм	бг-сф	
Тср	тл-лш вк-лш	<b>бр-зм</b> <b>бр-вк-зм</b> (Сыктывкар)	бр-ч-зм	ч-зм гл-дм	ос-пц-сф гл-дм	бг-кc-сф	тл-лш	лш-бр-зм <b>бр-вк-зм</b> (Урай)	бр-ч-зм	бр-бг-зм	гл-бг-дм	бг-кc-сф
Тю	лш вк-лш	<b>бр-зм</b> <b>бр-вк-зм</b> (Киров, Луга)	бр-ч-зм	мтр-зм ч-ор-зм	ос-пц-сф гл-дм-сф	<b>бг-кc-сф</b> (Псков)	бр-лш	<b>бр-вк-зм</b> (Тавда)	бр-ч-зм	ч-зм	гл-бг-дм	бг-кc-сф
Плс	мтр-лш	мтр-бр-зм	<b>бр-ч-зм</b> (Н.Новгород)	ч-зм ч-ор-зм мтр-ч-зм	ос-пц-сф мл-ч-зм	<b>бг-кc-сф</b> (Н.Новгород)	бр-лш	<b>бр-вк-зм</b> (Трошково)	<b>бр-ч-зм</b> (Заводоуспское)	ч-зм	ос-зл-хв	бг-кc-сф
Лс	мтр-лш	мтр-бр	<b>мтр-бр-ч</b> (Пенза)	мтр-ч	ос-пц-сф	-	бр-лш	бр-мт-зм <b>бр-вк-зм</b> (Курган)	мт-зм	орл-мт	ос-зл-хв	бг-кc-сф

Примечания: \*по данным Рысина Л. П. (1975) и \*\*Санникова С. Н. (1992, 2009). Обведены черным типы леса на пробных площадях.

**Подзоны:** Плт – предлесотундра, Тс – тайга северная, Тср – тайга средняя, Тю – тайга южная, Плс – предлесостепь, Лс – лесостепь.

**Шифры типов леса (сосняков):** бг-сф – багульниково-сфагновый; гл-дм – голубично-долгомошный; бг-дм – багульниково-долгомошный; мтр-бр – мелкотравно-брусничный; бр-вк-зм – бруснично-вересково-зеленомошный; мтр-бр-ч – мелкотравно-бруснично-черничный; бр-зм – бруснично-зеленомошный; мтр-лш – мелкотравно-лишайниковый; бр-лш – бруснично-лишайниковый; пц-сф – пушицево-сфагновый; бр-ч-зм – бруснично-чернично-зеленомошный; ч-зм – чернично-зеленомошный; вк-лш – воронично-лишайниковый; ч-дм – чернично-долгомошный; вр-бр – вересково-брусничный; ч-ор-зм – чернично-орляково-зеленомошный.

При сходстве интенсивности солнечной радиации на одной географической широте этих стран показаны значительные, экологически важные для роста, жизненности и формирования структуры ценопопуляций вереска, различия в гидротермических режимах климата их вегетационного периода. Они обусловлены, прежде всего, различиями в континентальности, закономерно возрастающей с северо-запада на юго-восток, по мере удаления от Атлантики, а также экранирующей ролью Уральского хребта по отношению к Западной Сибири.

На основе данных климадиаграмм показано, что средняя многолетняя длина вегетационного периода (ДВП) в лесной и лесостепной зонах уменьшается со 147–181 суток на Русской равнине до 147–159 суток в Западной Сибири. При этом сумма эффективных для роста вереска среднесуточных температур воздуха выше 5° уменьшается с 1754–2563° до 1641–2223°, а количество дождевых осадков (с мая по август, включительно) – с 254–301 до 217–280 мм

Гидротермические коэффициенты Г.Т. Селянинова [Селянинов, 1958] лишь в подзоне северной лесостепи (Пенза–Курган) несколько уменьшаются (с 0.99 до 0.97), но коэффициенты увлажнения атмосферы Н.Н. Иванова [1948] падают с 0.504 до 0.444, т.е. почти на 12%.

В целом, сделан вывод о значительном увеличении степени засушливости климата в Притоболье, по сравнению с географически замещающими регионами Русской равнины.

Мегарельеф Русской равнины и Западной Сибири характеризуется исключительной выравненностью с колебаниями абсолютных высот местности до 250 м в их пределах, за исключением отдельных водораздельных возвышенностей ледникового или трансгрессивного морского происхождения. Объекты наших исследований – ценопопуляции вереска – в большинстве случаев тесно ассоциированы с сосновыми лесами геоморфологических областей песчаных надпойменных террас рек Западной Сибири и Русской равнины. Поэтому особенности мезорельефа и местоположения в нем изучавшихся сосняков и ценопопуляций вереска рассмотрены в разделе, посвященном характеристике типов сосновых лесов на 14 пробных площадях.

В общем, мезорельеф преобладающих по площади вторых – «боровых» песчаных надпойменных песчаных террас рек Русской равнины и Западной Сибири (высотой 20–40 м над уровнем рек), на которых доминируют сосняки с вереском в нижнем ярусе фитоценозов – равнинный, плоскоувалистый [Санников, 1992]. Вдоль русел рек невысокие (до 10–15 м) гряды песчаных увалов с пологими склонами разделены широкими ложбинами древнего стока, а поперек – узкими долинами притоков главной реки. Западины рельефа на увалах заняты болотами.

### ГЛАВА 3. МЕТОДИЧЕСКИЕ ПРИНЦИПЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

**Основные методические подходы.** Количественное изучение экологических и географических особенностей структуры и жизненности ценопо-

пуляций вереска в Западной Сибири и на Русской равнине проведено на основе трех методических подходов: *ценопопуляционного* (подразделения поселений вереска на ценофитические популяции, территориально совпадающие с лесными биогеоценозами), *микроэкосистемного* (анализа изменений структуры, роста и жизненности ценопопуляции вереска в зависимости от изменений структуры и конкуренции древостоя-эдификатора в пределах биогеоценозов сосновых лесов) [Санникова, 1992, 2003] и *ценогеографического* (сравнительного изучения структуры и функций ценопопуляций вереска в различных подзонах и двух ландшафтных стран на основе ординации зонально и географически замещающих типов леса) [Санников, 1974, 1992].

**Ценопопуляционно-микроэкосистемный подход и методы.** В соответствии с принципами микроэкосистемного подхода [Санникова, 1992, 2003; Санникова и др., 2012] выполнено сопряженное количественное изучение параметров структуры и факторов конкуренции древостоя-эдификатора сосны, а также проективного покрытия, длины лидирующих побегов и текущего прироста их терминальных побегов – в пределах лесных биогеоценозов в общей сложности на 14 пробных площадях Русской равнины и Притоболья Западной Сибири (рисунок 1).

С этой целью на каждой пробной площадке размером 0.3–0.5 га, расположенной в пределах одного лесного биогеоценоза, с доминированием сосны (10С), параметры древостоя учтены на 35–50 круговых учетных площадках с радиусом, равным средней длине главных латеральных корней деревьев (от 5 до 10 м в зависимости от возраста). Круговые учётные площадки систематически выборочно размещали на 3–5 параллельных трансектах, пересекающих участки с различной плотностью древостоя – от разрежений - «окон» в нем до максимальных сгущений. Расстояние между рядами – 10–20 м, а между центрами площадок в ряду – 5–10 м. В пределах таких круговых площадок – «микроэкосистем» – все компоненты древостоя, среды, а также растения вереска наиболее тесно связаны, а за их пределами их связи быстро уменьшаются или исчезают [Санникова, 1992].

**Изучение параметров древостоя.** На круговых макроплощадках пробных площадей измерены следующие параметры древостоя: диаметры стволов всех деревьев на высоте 1.3 м (с точностью 1 см), их расстояния до центра площадки ( $D$ , с точностью до 0.1 м). Для вычисления индекса корневой конкуренции деревьев, равного  $Zv/D$  [Санникова, 1992] на каждой пробной площади у 30 модельных деревьев различных ступеней толщины ствола отобраны буровые образцы для определения его радиального прироста за последние 5 лет, а также измерены высоты стволов для определения разряда их высоты и последующего расчета объемного прироста ( $Zv$ ) всех деревьев на пробной площади по региональным таблицам [Смолоногов, 1970; Верхунов, 1991].

В итоге камеральной обработки полевых данных для всех 790 круговых площадок вычислены следующие средние статистические параметры древостоя и их ошибки: число деревьев на 1 га, абсолютная полнота ( $m^2/га$ ), индек-

сы корневой, световой и интегральной конкуренции, по Н.С. Санниковой и др. [2012].

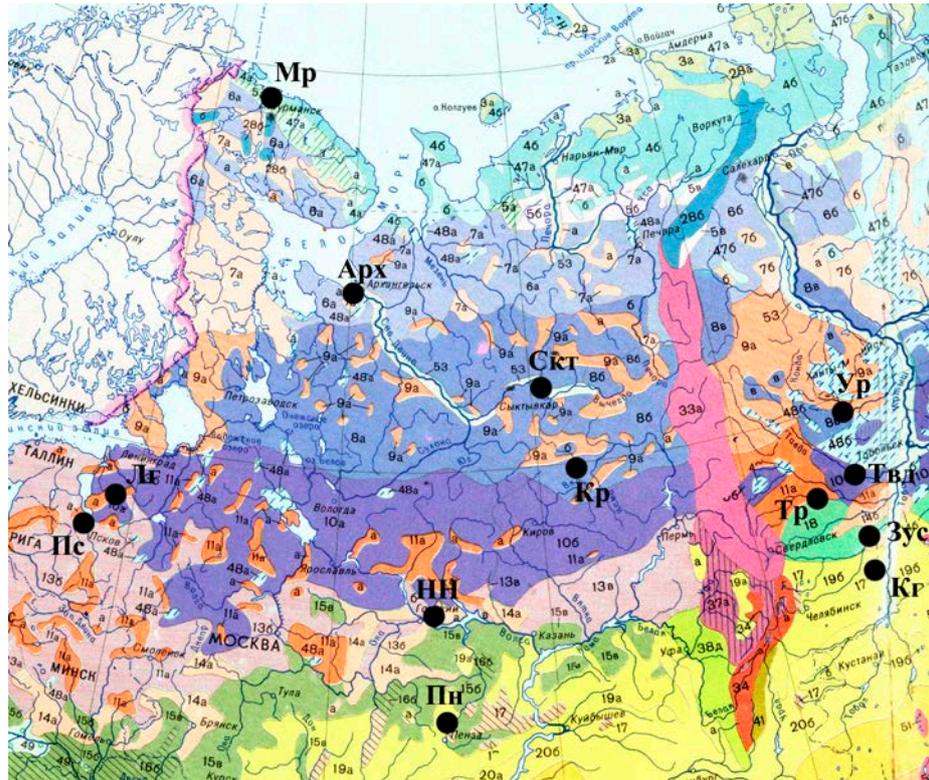


Рисунок 1. Карта-схема размещения пробных площадей.

Шифры пробных площадей: Скт – Сыктывкар; Кр – Киров; Лг – Луга; НН – Нижний Новгород; Пн – Пенза; Mr – Мурманск; Арх – Архангельск; Пс – Псков; Ур – Урай; Твд – Тавда; Тр – Трошково; Зус – Заводоуспенское; Кг – Курган.

**Количественная оценка факторов конкуренции древостоя.** Индекс корневой конкуренции ( $I_{ккд}$ ) окружающего древостоя (т.е. всех деревьев, достигающих корнями до изучаемого экземпляра вереска, находящегося в центре круговой площадки), вычислялся как сумма индексов корневой конкуренции этих деревьев –  $\sum Zv/D$  [Санникова, 1992].

Индекс световой конкуренции древостоя ( $I_{скд}$ ), т.е. «перехвата» им фотосинтетически активной солнечной радиации (ФАР), определен как разность  $ФАР_{п} - ФАР_{0.4}$ ; где  $ФАР_{п}$  – полная ФАР, приходящая к пологу крон древостоя (измеренная на открытом месте – 100%), а  $ФАР_{0.4}$  – относительная ФАР (%) под пологом древостоя в центре круговой площадки на высоте 40 см (одновременно измеренная на всех площадках в 12–14 ч. дня при облачности 10 баллов).

Эмпирический индекс интегральной корневой и световой конкуренции древостоя по отношению к растениям нижнего яруса леса определен как произведение  $I_{кскд} = I_{ккд} \times I_{скд}$ .

**Изучение параметров среды и вереска** выполнено на учетных микроплощадках размером  $1 \times 1$  м, заложенных на пробных площадях в центрах всех круговых макроплощадок (в общей сложности – 790). На каждой из них учтены факторы среды – ФАР на высоте 40 см от поверхности почвы (люксметром ТКА-32) и видовой состав доминант характерных видов травяно-

кустарничкового и мохового ярусов фитоценоза, а также следующие параметры структуры, роста и жизненности вереска: 1) проективное покрытие ( $P$ , %), а также доминант травяно-кустарничкового и мохового ярусов (измеренные с помощью 25-клеточной сетки Л.Г. Раменского (1937) размером  $1 \times 1$  м (с точностью 4%); 2) длина лидирующего побега модельного экземпляра (измерена с точностью 1 см от верхних латеральных корней до терминальной почки); 3) годичный прирост длины лидирующего побега вереска (измерен за 5 лет с точностью до 0.1 см).

При камеральной обработке данных вычислены средние ценопопуляционные параметры вереска – проективное покрытие ( $P$ , %), длина лидирующего побега ( $L$ , см), текущий (средний за 5 последних лет) годичный прирост его терминального побега ( $Zh$ ), коэффициенты жизненности ( $Zh/L$ ) и ценоотической роли ( $P \times H$ , Санников, 1992).

**Морфологические и анатомические параметры листьев** (длина, толщина и удлиненность листа и клеток его эпидермы) измерены на свежих или фиксированных образцах 30 растений (на каждом в 5-кратной повторности) с применением бинокляра МС-2-ZOOM и микроскопа Carl Zeiss.

Статистическая обработка данных, регрессионный и корреляционный анализ проведены на основе общепринятых методов [Лакин, 1980] и программ Statistica 6.0, Microsoft Excel 2003.

#### ГЛАВА 4. ГРАДИЕНТЫ КЛИМАТА И ЭКОАРЕАЛ ВЕРЕСКА В СОСНОВЫХ ЛЕСАХ

**Градиенты климата.** Интенсивность солнечной радиации в географически замещающих местообитаниях Русской равнины и Западной Сибири на одной и той же широте, например в Пскове и Тугулыме, одинакова, но по числу часов солнечного сияния районы Зауралья на 30% превосходят запад Русской равнины [Орлова, 1962].

Анализ климадиаграмм двух восточно-европейских (Псков, Киров) и двух географически замещающих притобольских (Тугулым, Тавда) местообитаний вереска в южной части лесной зоны (рисунок 2) выявил значительные градиенты их гидротермического режима.

При близких суммах эффективных суточных температур воздуха (выше  $+10^\circ\text{C}$ ) вегетационного периода на Русской равнине и в Западной Сибири ( $1733-1834^\circ$  и  $1736-1840^\circ\text{C}$  соответственно) среднее количество осадков того же периода в Притоболье (258–294 мм) на 15–25% меньше, а их испаряемость на 27–35% больше, чем на Русской равнине. Коэффициенты увлажнения атмосферы в течение вегетационного периода в подзоне южной тайги Русской равнины (Псков – 0.696, Киров – 0.584), по Н.Н. Иванову [1948], соответствуют умеренно влажному континентальному климату, а на той же широте в Притоболье на 14–16% меньше, соответствуя зоне средне континентального полусасушливого климата. Гидротермический коэффициент Г.Т. Селянинова [1958] в предлесостепи Притоболья (1.247) также на 16 % меньше, чем на Русской равнине (1.485). В целом, климат вегетационного периода в Притоболье отличается значительной засухливостью от климата

Русской равнины, особенно ее западных регионов, а, следовательно, и почв, особенно рыхло-песчаных характерных для сосняков бруснично-вересково-зеленомошных.

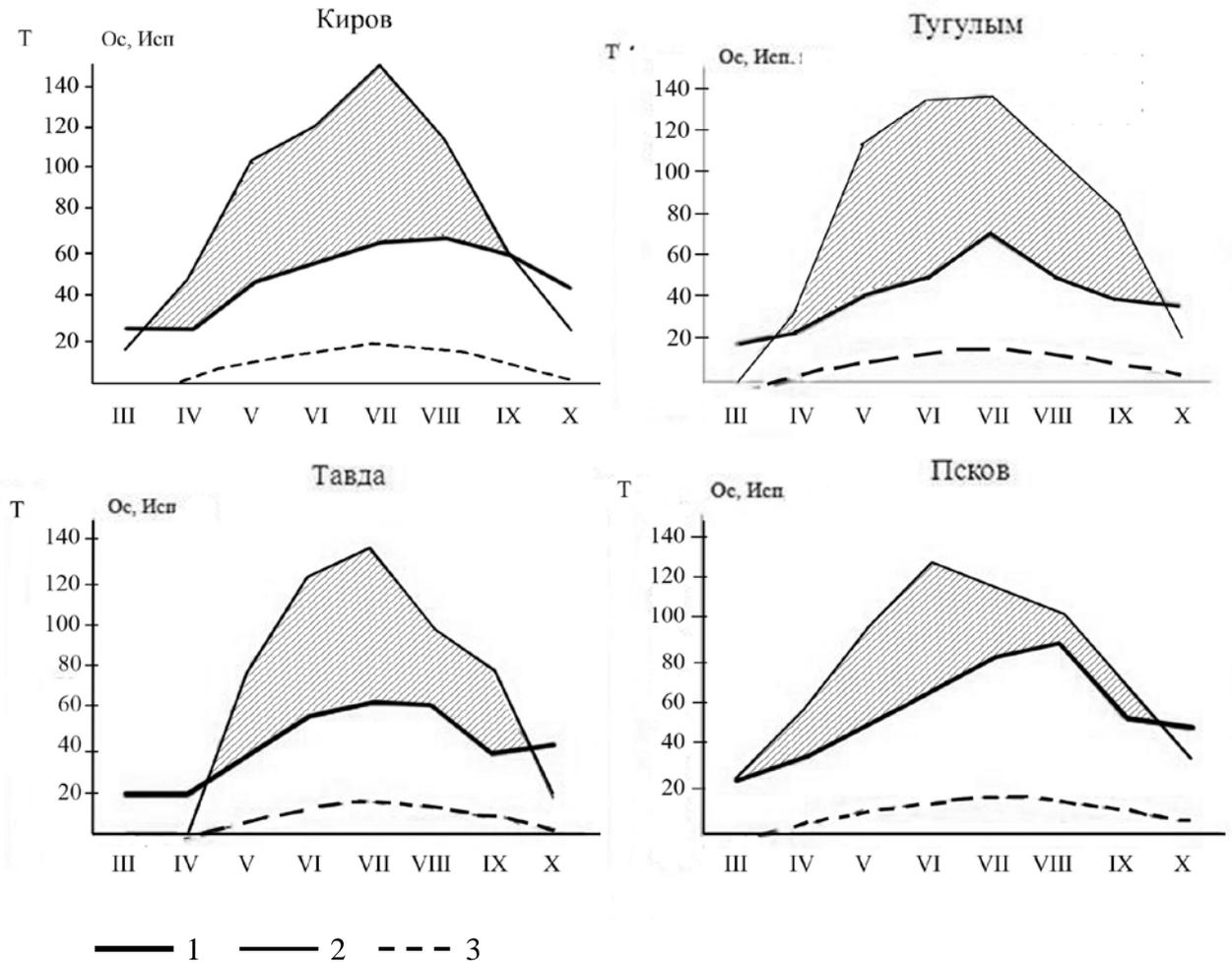


Рисунок 2. Климатодиаграммы местообитаний восточно-европейских (Киров, южная тайга; Н. Новгород, предлесостепь) и западно-сибирских (Тавда, южная тайга; Тугулым, предлесостепь) популяций *Calluna vulgaris*. Ос – осадки (1), мм; Исп – испаряемость, мм (2); Т – среднемесячная температура воздуха, °С (3).

**Особенности экоареала вереска.** Сравнительный анализ среднего проективного покрытия ценопопуляций вереска в обобщенных профилях географически замещающих типов сосновых лесов подзоны предлесостепи Русской равнины и Западной Сибири выявил их значительное сходство (рисунок 3). Судя по максимуму проективного покрытия ( $30.4 \pm 4.5$  в Западной Сибири и  $29.8 \pm 3.7$  на Русской равнине) и средней длины лидирующих побегов ( $112.0 \pm 33.2$  и  $81.9 \pm 20.2$  соответственно), в обоих регионах, в меньшей мере – в Притоболье, биогеоценологический оптимум жизни и роста вереска находится в типе леса «сосняк бруснично-вересково-зеленомошный». От него эти параметры уменьшаются, с одной стороны, к сухому сосняку бруснично-лишайниковому (до  $9.0 \pm 2.7$  в Притоболье, но лишь до  $18.1 \pm 4.2$  в Поволжье), а с другой, – к более увлажняемым типам леса нижней части топоэкологического профиля.

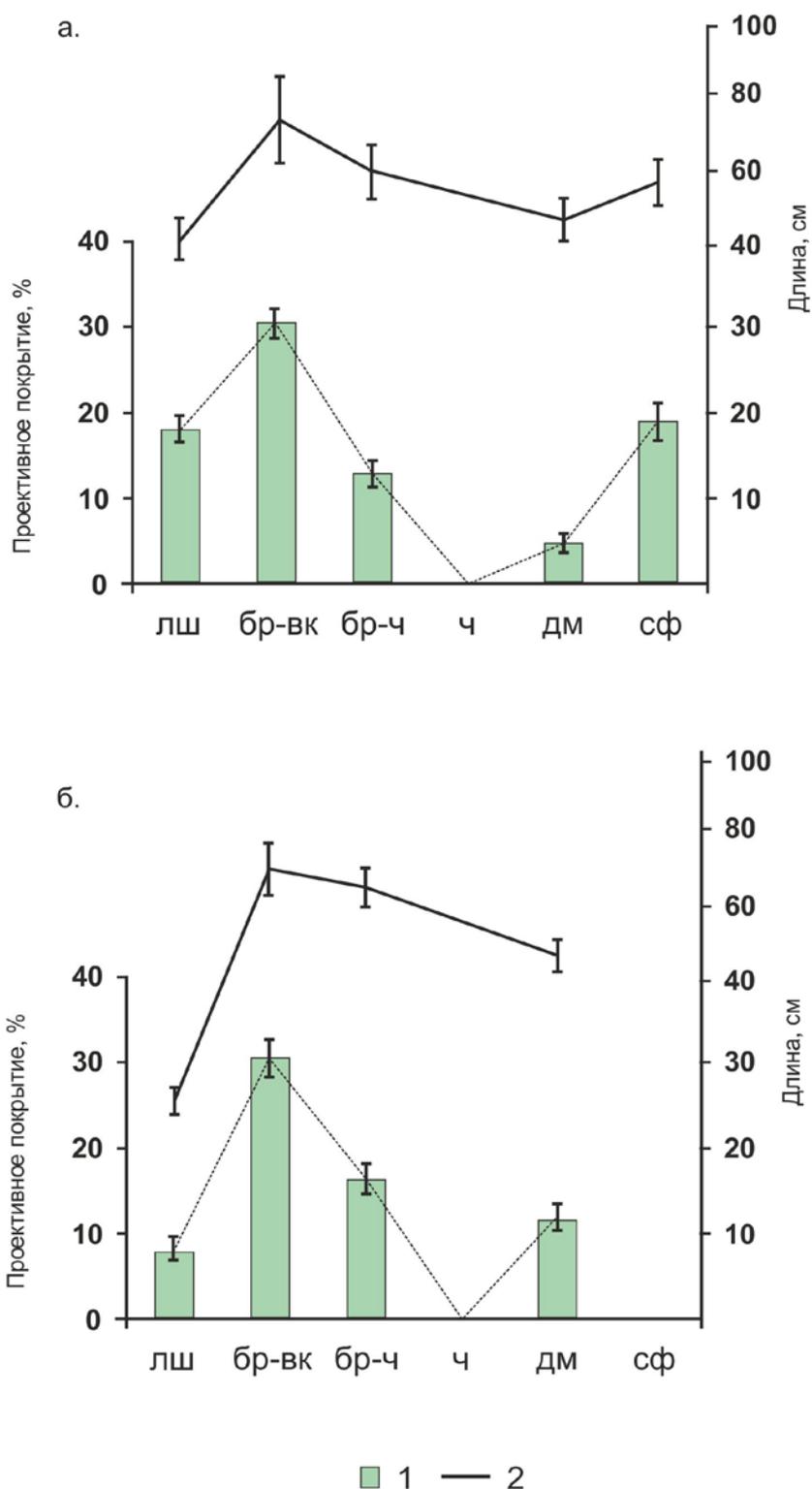


Рисунок 3. Среднее проективное покрытие и длина побегов *C. vulgaris* в географически замещающих типах сосновых лесов Русской равнины (а) и Притоболья (б). 1 – проективное покрытие; 2 – длина лидирующего побега. Вертикальные линии – ошибки средних величин. Типы леса, сосняки: лш – бруснично-лишайниковый; бр-вк-зм – бруснично-вересково-зеленомошный; бр-ч – бруснично-чернично-зеленомошный; ч – чернично-зеленомошный; дм – долгомошный; сф – багульниково-кассандрово-сфагновый.

Некоторое уменьшение, по сравнению с Русской равниной ( $29.8 \pm 3.7$ ), проективного покрытия вереска в сосняке бруснично-лишайниковом засушливого Притоболья и его увеличение в сосняке долгомошном ( $12.3 \pm 4.5$ ) согласуется с «правилом смещения фитоценозов» по градиенту влажности климата и почвы В.В. Алехина [1936].

Резко выраженным отличием Притобольского экоареала вереска обыкновенного в Притоболье от европейского является абсолютное отсутствие даже отдельных особей этого вида на верховых и переходных болотах. Вероятно, это обусловлено не только недостаточной для популяций термофильного вереска теплообеспеченностью торфяного субстрата, но и их генетической дивергенцией от европейских [Санников и др., 2013, 2014].

Средняя длина лидирующих побегов вереска, по-видимому, (рисунок 3) положительно коррелирует с его проективным покрытием. При этом максимальные величины длины главных побегов, почти совпадающие на Русской равнине и в Западной Сибири (140–160 см), не уступают таковым в географическом оптимуме роста и обилия вереска в Шотландии или на Северо-Германской низменности.

## ГЛАВА 5. ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ ТРЕНДЫ СТРУКТУРЫ И ЖИЗНЕННОСТИ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ ВЕРЕСКА

На основе системы географической ординации зонально замещающих типов сосновых лесов нами выявлены средние параметры структуры, роста и жизненности суходольных и болотных ценопопуляций вереска в различных подзонах Русской равнины и Западной Сибири. Эти данные обобщены в таблице 2, где показаны некоторые тренды их зональных изменений. Анализируя зональные градиенты этих параметров вереска, можно выявить следующие тенденции.

**Проективное покрытие.** Этот фитоценотический параметр, наряду с высотой зарослей вереска, отражает их вегетативную мощность (ценотическую роль), а у «клоновых» ценопопуляций и успешность их возобновления. В зонально замещающих типах сосняков бруснично-вересково-зеленомошных Притоболья в направлении от южной тайги к предлесостепи наблюдается более чем трехкратное (с  $9.0 \pm 2.7$  до  $30.4 \pm 4.5$  %) повышение проективного покрытия, вероятно обусловленное его термофильностью, а затем в лесостепи вновь его уменьшение (до 17,5 %), по-видимому, связанное с ростом дефицита влажности климата. На Русской равнине на данном материале не выявляется аналогичной тенденции.

**Длина лидирующих побегов.** Средняя длина лидирующих побегов куста вереска ( $L$ ), текущий годичный прирост их терминальных побегов ( $Zh$ ), а на Русской равнине и общий средний за всю жизнь прирост достоверно повышаются от таежных подзон к предлесостепи как на Русской равнине, так и в Западной Сибири (за исключением длины побегов в южной тайге Русской равнины); в Западной Сибири к северной лесостепи величина текущего прироста уменьшается.

## Электронный архив УГЛТУ

Таблица 2. Средние морфологические параметры ценопопуляций вереска обыкновенного в зонально замещающих суходольных и заболоченных сосновых лесах различных подзон Русской равнины и Западной Сибири

Местонахождение		Тип леса	Древостой-эдификатор		Параметры ценопопуляции								
Пункт	подзона		возраст, лет	полнота, м <sup>2</sup> /га*	возраст, лет	P, %		L, см		P x L	Zh/L, %	Zh, см	
						M <sub>x±m</sub>	M <sub>x±m</sub>	макс.	M <sub>x±m</sub>			макс.	
<i>Русская равнина, суходолы</i>													
Сыктывкар	Тср	Бр-вк-зм	35	0.2	35	22.1±5.2	25.5±5.3	58.8	566	10.6	3.7±0.9	5.1	
Киров	Тю	Бр-вк-зм	95	15.6	23	18.1±4.2	86.2±24.0	143	1560	4.9	4.2±1.1	6.2	
Луга	Тю	Бр-вк-зм	110	19.8	35	29.8±3.7	112±23.2	158	3338	4.9	5.5±2.1	10.8	
Н.Новгород	Плс	Бр-ч-зм	35	9.8	19	12.3±2.7	61.2±17.3	94.2	753	10.3	6.3±1.9	13.5	
<i>Русская равнина, болота***</i>													
Мурманск	Лтр	**ос-сф	–	(0.3)	–	19.3±5.7	68.1±17.2	114.3	1314	40	2.7±0.7	6.5	
Архангельск	Тс	Бг-ос-сф	80	1.24	35	50.6±17.6	81.7±18.9	140.5	4134	7.7	6.3±1.3	12.6	
Псков	Тю	Бг-к-сф	80	10.1	25	18.9±5.6	57.2±15.6	86.7	1081	17.1	9.8±4.1	13.8	
Н. Новгород	Плс	Бг-к-сф	35	0.98	20	17.9±4.9	46.5±17.1	63.1	1297	14.2	6.6±2.9	8.8	
<i>Западная Сибирь, суходолы</i>													
Урай	Тср	Бр-вк-зм	135	19.8	37	17.2±4.3	81.9±20.2	145.4	1327	5.9	4.8±1.6	11.2	
Тавда	Тю	Бр-вк-зм	30	5.5	29	9.0±2.7	48.8±13.8	72.9	439	14.3	7.0±2.3	10.3	
Трошкова	Плс	Бр-вк-зм	110	24.4	34	30.4±4.5	72.7±14.9	112.1	2210	9.9	7.2±2.0	10.3	
Заводо-успенское	Плс	Бр-ч-зм	115	26.9	30	16.8±3.7	67.7±16.4	130.4	2917	11.1	7.5±2.8	11.8	
Курган	Лсс	Бр-вк-зм	120	21.3	35	17.5±4.5	80.3±9.2	99.1	1405	5.7	4.6±0.9	12.7	

Подзоны: Лтр – лесотундра, Тс – тайга северная, Тср – тайга средняя, Тю – тайга южная, Плс – предлесостепь, Лсс – лесостепь северная; \* в скобках – относительная полнота; \*\* березняк (*Betula piana*); верховые (Псков, Н. Новгород) и переходные болота (Мурманск, Архангельск). P – проективное покрытие, L – длина, Zh – среднегодовой прирост лидирующего терминального побега; P x H – коэффициент ценогической роли [Санников, 1992].

Наиболее вероятные факторы этих отчетливых трендов – увеличение термообеспеченности вереска вплоть до предлесостепи, а затем в лесостепи – повышение дефицита влажности его местообитаний.

**Жизненность.** В Притоболье Западной Сибири констатировано достоверное уменьшение жизненности ( $Zh/L$ ) в направлениях к северу (5.9 в средней тайге) и к югу (5.7 в северной лесостепи) от географического максимума (14.3 в южной тайге), но на Русской равнине определённого тренда не выявлено.

**Ценотическая роль.** Общее увеличение коэффициента ценотической роли вереска ( $P \times L$ ) в структуре травяно-кустарничкового яруса сосновых лесов в направлении с севера на юг, как на Русской равнине, так и в Западной Сибири, по-видимому, отражает соответствующие изменения его фитомассы по мере увеличения теплоресурсов экотопов.

В зонально замещающих сосняках багульниково-кассандрово-сфагновых Vб бонитета на верховых болотах Русской равнины проективное покрытие вереска, приуроченного к микрорельефу кочек, уменьшается от максимума в северной тайге (Архангельск,  $50.6 \pm 17.6$ ) к южной (Псков,  $18.9 \pm 5.9$ ), но возрастает в предлесостепи (Н. Новгород,  $27.9 \pm 4.9\%$ ). В том же направлении средняя длина лидирующих побегов вереска уменьшается с  $81.7 \pm 18.9$  см в северной тайге до  $46.5 \pm 17.1$  см в предлесостепи. По величине текущего прироста терминальных побегов отмечается отчетливый тренд повышения этого параметра от предлесотундры (Мурманск,  $2.7 \pm 0.7$  см) к южной тайге (Псков,  $9.8 \pm 4.1$  см), а затем снижения к предлесостепи ( $6.6 \pm 2.9$  см).

## ГЛАВА 6. МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ И АНАТОМИЧЕСКИЕ ПАРАМЕТРЫ ОСОБЕЙ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ (*Calluna vulgaris* L.)

В данной главе, прежде всего, описаны характерные особенности морфоструктуры и морфогенеза годичных побегов и листьев вереска в условиях Притоболья Западной Сибири. Отмечена способность абаксиальной эпидермы листа прогибаться вовнутрь, что позволяет сократить транспирацию [Cherepanova et al. 2015].

Сравнительный географический анализ параметров морфологической и анатомической структуры листьев на трансекте Гомель–Сыктывкар–Пенза–Заводоуспенское позволил выявить их некоторые статистически достоверные градиенты.

Различия в средних размерах длины и особенно толщины листа между популяцией вереска в Притоболье (Заводоуспенское) и на восточной границе его европейского ареала (Сыктывкар, Пенза) достоверны на высоком доверительном уровне ( $p \leq 0.00001$ ). Это, наряду с установленными популяционно-генетическими, экологическими и морфо-анатомическими; [Cherepanova et al. 2015] отличиями притобольских изолированных популяций вереска от восточно-европейских может служить одним из оснований для выделения в Притоболье особого подвида *Calluna vulgaris* (L.) Hull [Санников и др., 2014].

Статистически достоверные различия по параметрам анатомической структуры клеток гиподермы и хлоренхимы на материале изучавшихся цено-

популяций не выявляются. Достоверно меньшее, по сравнению с ценопопуляциями лесной зоны Гомель –  $(16.44 \pm 0.55)$ , Заводоуспенское –  $(13.32 \pm 0.63)$ , Сыктывкар –  $(15.69 \pm 0.80)$ , количество устьиц  $(9.47 \pm 0.46)$  на листьях вереска в ценопопуляции подзоны северной лесостепи на крайнем юго-востоке его ареала на Русской равнине (Пенза), вероятно, обусловлено его адаптацией к засушливым почвенно-климатическим условиям.

## ГЛАВА 7. МИКРОЭКОСИСТЕМНЫЙ АНАЛИЗ СВЯЗЕЙ СТРУКТУРЫ, РОСТА И ЖИЗНЕННОСТИ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ (*Calluna vulgaris* L.) С ФАКТОРАМИ КОНКУРЕНЦИИ ДРЕВОСТОЯ-ЭДИФИКАТОРА

Количественный ценопопуляционно-микроэкосистемный анализ показал, что в зонально замещающих типах сосняков трех подзон лесной зоны Западной Сибири наблюдается достоверная корреляция текущего прироста терминальных побегов вереска с экологическим индексом корневой конкуренции, возрастающая с севера на юг, вероятно, в связи с усилением корневой конкуренции древостоя (рисунок 4).

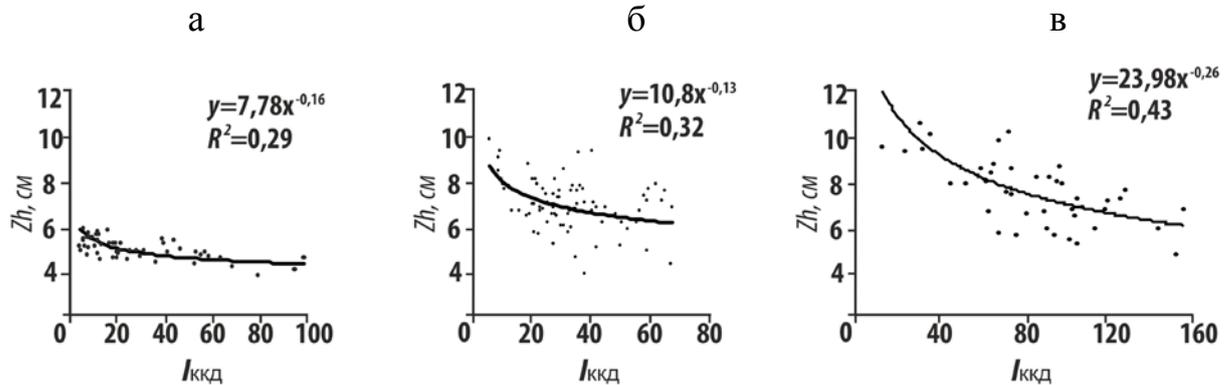


Рисунок 4. Связь приростов терминальных побегов ( $Zh$ ) *Calluna vulgaris* с индексом корневой ( $I_{ккд}$ ) конкуренции древостоя-эдификатора в сосняках бруснично-вересково-зеленомошных в различных подзонах Западной Сибири: а – Урай (средняя тайга); б – Тавда (южная тайга); в – Заводоуспенское (предлесостепь) ( $p \leq 0.05$ ).

Несколько меньшие, чем с  $I_{ккд}$ , теснота связей и доля вклада в общую дисперсию текущего роста вереска характерны для  $I_{скд}$ . Однако наиболее тесная и достоверная связь наблюдается с индексом интегральной конкуренции древостоя ( $I_{кскд}$ ), отражающим совместное влияние корневой и световой конкуренции древостоя-эдификатора.

В географически замещающем типе леса сосняка бруснично-вересково-зеленомошного на западе Русской равнины (Луга) теснота связей текущего прироста побегов вереска с индексами конкуренции древостоя (при его близкой полноте) слабо отличается от таковых в Притоболье (Урай). Однако градиент падения скорости прироста его побегов при увеличении  $I_{скд}$  до 80% здесь в 1.8–2.5 раза больше, чем в Притоболье, что, вероятно обусловлено его большей гелиофильностью.

Аналогичные по форме и близкие по тесноте и достоверности связи с факторами корневой и световой конкуренции древостоев выявлены также у

проективного покрытия вереска. Теснота его корреляции с  $I_{ккд}$  изменяется в пределах 0.29–0.43 ( $p \leq 0.05$ –0.01), а с  $I_{скд}$  – 0.26–0.35.

Во всех изучавшихся ценопопуляциях вереска, как в Западной Сибири, так и на Русской равнине, при одинаковом увеличении конкуренции древостоя градиенты падения проективного покрытия вереска в 1.5–3 раза больше градиентов уменьшения текущего прироста его побегов. Следовательно, процесс изреживания зарослей вереска по мере увеличения конкуренции древостоя происходит быстрее и раньше темпа снижения его роста.

Сравнительный анализ в условиях среды одного биогеоценоза показал, что градиенты уменьшения текущего прироста терминальных побегов вереска под влиянием корневой конкуренции древостоя на 55%, а под влиянием световой конкуренции на 64% меньше, чем у подростка сосны. Это отражает бóльшую толерантность вереска как характерного вида нижнего яруса фитоценозов, по сравнению с сосной обыкновенной – одним из наиболее гелиофильных лесообразующих видов верхнего яруса.

В целом, установленные нами достоверные количественные связи свидетельствуют о ведущей детерминирующей роли хорологических изменений (мозаичности) структуры и конкуренции древостоя-эдификатора в формировании структуры ценопопуляций вереска под его пологом.

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В итоге сравнительного количественного эколого-географического изучения особенностей структуры, роста и жизненности природных ценопопуляций вереска обыкновенного (*Calluna vulgaris* (L.) Hull) под пологом зонально и провинциально географически замещающих типов сосновых лесов Западной Сибири и Русской равнины получены следующие основные результаты.

Впервые применены и апробированы в качестве основного методического подхода для ценогеографического изучения популяций вереска обыкновенного принцип и методы ординации географически замещающих топоэкологически аналогичных типов сосновых лесов С.Н. Санникова [1974]. Составлена схема ординации зонально (климатически) замещающих типов сосновых лесов Русской равнины. Для количественного анализа влияния изменений структуры и функций древостоя-эдификатора на структуру и рост вереска применены ценопопуляционно-микроэкосистемный подход и комплекс экофизиологически обоснованных индексов корневой, световой и интегральной конкуренции древостоя-эдификатора Н.С. Санниковой [1992].

На основе системы ординации географически замещающих типов леса подзоны предлесостепи на количественном уровне выявлены максимумы и минимумы экоареалов ценопопуляций вереска на Русской равнине и в Западной Сибири, их сходство по совпадению оптимума в типе леса «сосняк бруснично-вересково-зеленомошный» и альтернативное различие в связи с отсутствием вереска на верховых болотах в сосняках багульниково-касандрово-сфагновых Притоболья.

На количественном уровне выявлены географические тренды средних и максимальных параметров проективного покрытия, роста, жизненности и ценотической роли вереска, а также их некоторые зональные тренды в зонально замещающих типах сосновых лесов Русской равнины и Западной Сибири. В частности, показаны максимальные уровни параметров текущего прироста побегов и жизненности в ценопопуляциях южной тайги и предлесостепи и их достоверное снижение к северной (Урай) и южной (Курган) границам ареала в Притоболье.

Впервые изучены и математически формализованы корреляционно-регрессионные связи параметров проективного покрытия, роста и жизненности ценопопуляций вереска с конкуренцией древостоя-эдификатора. Установлена более тесная связь показателей роста вереска с индексом корневой конкуренции древостоя, по сравнению с его световой конкуренцией, и подтверждена их максимальная корреляция с индексом интегральной конкуренции древостоя. Выявлена меньшая гелиофильность вереска в Притоболье, по сравнению с вереском на западе Русской равнины, а также по сравнению с подростом сосны обыкновенной в Западной Сибири.

В итоге сравнительного анализа комплекса морфологических и анатомических параметров листьев вереска показаны их статистически достоверные различия в ценопопуляциях Русской равнины и Притоболья Западной Сибири, которые могут служить одним из оснований для выделения особого таксона вереска обыкновенного в Западной Сибири.

Выявленные эколого-географические закономерности могут стать основой для разработки системы лесоводственных мер по улучшению жизненности, и роста и организации охраны редких и исчезающих ценопопуляций вереска обыкновенного, особенно на восточной границе его ареала в Западной Сибири.

#### СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

##### В журналах и изданиях, рекомендованных ВАК РФ:

1. Чучалина, А.А. Численность, возрастная структура и жизненность подроста сосны в контрастных экотопах подзон предлесостепи и средней тайги / А.А. Чучалина, Ю.Д. Мищикина // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. - 2013. - №1 (39). - С. 14 - 17.

2. Санников, С.Н. Генетическая дивергенция восточноевропейский и притобольских популяций *Calluna vulgaris* (L.) Hull. / С.Н. Санников, И.В. Петрова, М.А. Полежаева, Ю.Д. Мищикина, О.Е. Черепанова, О.С. Дымшкова // Экология. - 2013. - № 2. – С. 110-114.

3. Мищикина, Ю.Д. Географическая изменчивость проективного покрытия и роста вереска обыкновенного на Русской равнине и в Западной Сибири / Ю.Д. Мищикина, И.В. Петрова // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. - 2013. - №3 (41). - С. 222-226.

4. Санникова, Н.С. Факторы конкуренции древостоя-эдификатора: количественный анализ и синтез / Н.С. Санникова, С.Н. Санников, И.В. Пет-

рова, Ю.Д. Мищикина, О.Е. Черепанова // Экология. - 2012. - № 6. - С. 403-409.

5. Черепанова, О.Е. Влияние факторов среды (температуры и влажности воздуха) на качество пыльцы сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) / О.Е. Черепанова, Ю.Д. Мищикина // Аграрный вестник Урала. - 2012. - № 7 (99). - С. 72 - 73.

6. Петрова, И.В. Количественная оценка конкуренции древостоя сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* L. и его влияния на рост вереска обыкновенного (*Calluna vulgaris* (L.) Hull.) / И.В. Петрова, Ю.Д. Мищикина, О.Е. Черепанова // Аграрный вестник Урала. - 2012. - №10 (102). - С. 41 – 43.

7. Мищикина, Ю.Д. Градиенты климата и экоареал *Calluna vulgaris* (L.) Hull в сосновых лесах Русской равнины и Западной Сибири / Ю.Д. Мищикина, И.В. Петрова, Д.С. Абдуллина // Известия Самарского научного центра РАН. - 2015. - Т. 17. - № 6. – С. 225 – 230.

В прочих изданиях:

8. Санникова, Н.С. Факторы конкуренции древостоя-эдификатора: анализ и синтез / Н.С. Санникова, Ю.Д. Мищикина, И.В. Петрова // Лесные биогеоценозы бореальной зоны: география, структура, функции, динамика: материалы Всероссийской научной конференции с международным участием, посвященной 70-летию создания Института леса им. В.Н. Сукачева СО РАН (г. Красноярск, 16 - 19 сентября 2014 г.). - Новосибирск: Издательство Сибирского Отделения Российской академии наук. – С. 248 – 251.

9. Petrova, I.V. A study of seed reproduction in common heather, *Calluna vulgaris* (L.) Hull / I.V. Petrova, Y.D. Mishchikhina, N.S. Sannikova // Third Conference in Memory of Prof. Alexey Skvortsov (Moscow, 11 March 2014) Skvortsovia. - 2014. - №1 (4). – P. 273.  
<http://skvortsovia.uran.ru/2014/1401.pdf>

10. Cherepanova, O.E. Leaf morphology and anatomy in marginal populations of common heather, *Calluna vulgaris* (L.) Hull from West Siberia and Atlantic Europe / O.E. Cherepanova, I.V. Petrova, Y.D. Mishchikhina // Skvortsovia. - 2015. - №2 (1). – P. 35 – 44.  
<http://skvortsovia.uran.ru/2015/2104.pdf>

11. Мищикина, Ю.Д. Изменчивость морфо-анатомических параметров листа вереска обыкновенного (*Calluna vulgaris* L. (Hull)) / Ю.Д. Мищикина, О.Е. Черепанова // Ботанические сады: от фундаментальных проблем до практических задач: материалы всероссийской молодежной научно-практической конференции (г. Екатеринбург, 7 - 10 октября 2014 г.). - Екатеринбург, 2014. - С. 64-66.

12. Мищикина, Ю.Д. Изменчивость морфо-анатомических параметров листа вереска обыкновенного (*Calluna vulgaris* L. (Hull)) / Ю.Д. Мищикина, О.Е. Черепанова // Перспективы развития и проблемы современной ботаники: материалы III (V) Всероссийской молодежной конференции с участием иностранных ученых (г. Новосибирск, 10-14 ноября 2014 г.). – Новосибирск: Издательство «Академиздат», 2014. - С. 107-108.

13. Мищикина, Ю.Д. Видовое разнообразие растительности на возвышенных, промежуточных и низинных элементах рельефа Мурманского берега / Ю.Д. Мищикина, О.Е. Черепанова, А.А. Чучалина // Репродуктивная биология, экология и география растений и сообществ Среднего Поволжья: материалы Всероссийской научно-практической конференции (г. Ульяновск, 27-29 ноября 2012 г.). - Ульяновск, 2012. - С. 120-124.

14. Санникова, Н.С. Особенности семенного возобновления *Calluna vulgaris* в среднетаежном сосняке-зеленомошнике / Н.С. Санникова, Ю.Д. Мищикина, О.Е. Черепанова // Теоретические и прикладные аспекты современной науки: Сборник научных трудов по материалам V Международной научно-практической конференции (г. Белгород, 30 ноября 2014 г.). – Белгород: Агентство перспективных научных исследований, 2014. - С. 143-147.

15. Мищикина, Ю.Д. Анализ зависимости проективного покрытия и роста *Calluna vulgaris* от структуры и функций древостоя-эдификатора *Pinus sylvestris* в Притоболье и на Русской равнине / Ю.Д. Мищикина, И.В. Петрова, Н.В. Дюбанова // Отечественная геоботаника: основные вехи и перспективы: материалы Всероссийской научной конференции с международным участием (г. Санкт-Петербург, 20-24 сентября 2011 г.). - Санкт-Петербург, 2011. - Т. 2. - С. 156-159.

16. Петрова, И.В. Структурно-функциональные связи *Calluna vulgaris* Hull. и древостоя-эдификатора *Pinus sylvestris* / И.В. Петрова, Ю.Д. Мищикина, Н.С. Санникова, Н.В. Дюбанова // Генетика, экология и география дендропопуляций и ценоэкосистем: Сборник научных трудов. - Екатеринбург: УрО РАН, 2010. - С. 93-98.

17. Санникова, Н.С. Распределение сосущих корней ели сибирской и сосны сибирской в фитогенном поле одиночного дерева / Н.С. Санникова, И.В. Петрова, Ю.Д. Мищикина, // Дендрология XXI века: Сборник материалов Международных научных чтений памяти Э.Л. Вольфа (1860-1931) (г. Санкт-Петербург, 6 - 7 октября 2010 г.). - Санкт-Петербург: Изд-во Политехнического университета, 2010. - С. 194-197.

18. Мищикина, Ю.Д. Сравнительный морфолого-анатомический анализ Восточносибирских популяций вереска обыкновенного *Calluna vulgaris* (L.) Hull. / Ю.Д. Мищикина, И.В. Петрова // Актуальные проблемы ботаники и экологии: материалы международной конференции (г. Ялта, 21 - 25 сентября 2010 г.). – Симферополь: ВД «АРИАЛ», 2010. - С. 255-256.