

Российская академия наук  
Уральское отделение Ботанический сад

На правах рукописи

Мищихина Юлия Дмитриевна

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

06.03.02. – Лесоведение и лесоводство, лесоустройство и  
лесная таксация

Диссертация  
на соискание ученой степени кандидата биологических наук

Научный руководитель  
доктор биологических наук Петрова И.В.

Екатеринбург - 2016

## СОДЕРЖАНИЕ

Введение .....	4
Глава 1. Состояние проблемы ..	11
1.1. Морфологические особенности.....	12
1.2. Географический ареал .....	17
1.3. Экология и экоареал вереска .....	22
1.4. Географические особенности генетической и морфологической структуры ценопопуляций вереска .....	26
1.5. Влияние структуры и конкуренции древостоя-эдификатора.....	27
Глава 2. Система природно-географических условий объектов исследования .....	29
2.1. Климат .....	31
2.2. Рельеф.....	35
2.3. Типы сосновых лесов .....	36
Глава 3. Методические принципы и методы исследования.....	45
3.1. Основные методические подходы .....	45
3.2. Ординация и классификация местообитаний (типов сосновых лесов) .....	45
3.3. Микроэкосистемный анализ ценопопуляций вереска .....	46
3.3.1. Микроэкосистемный анализ .....	46
3.3.2. Методы изучения древостоя и факторов среды вереска .....	48
3.3.3. Методы изучения морфо-биологических параметров ценопопуля- ций растений.....	49
3.3.4. Количественная оценка структуры, корневой и световой конку- ренции .....	51
Глава 4. Градиенты климата и экоареала вереска в сосновых лесах.....	54
Глава 5. Географические тренды структуры и жизненности ценопопуляций вереска.....	62

Глава 6. Морфологические и анатомические параметры особей ценопопуляций ( <i>Calluna vulgaris</i> L.).....	71
Глава 7. Микроэкосистемный анализ связей структуры, роста и жизненности ценопопуляций ( <i>Calluna vulgaris</i> L.) с факторами конкуренции древостоя-эдификатора .....	77
Заключение ..	90
Список литературы ..	92
Приложения .	107

## ВВЕДЕНИЕ

### **Актуальность темы.**

Одним из характерных видов травяно-кустарничкового яруса сосновых лесов на суховатых песчаных почвах надпойменных террас рек Притоболья – Тавды, Пышмы и Тобола – в юго-западной части Западной Сибири, а также Русской равнины, является вереск обыкновенный (*Calluna vulgaris* (L.) Hull). Заросли вереска, филогенетически ассоциированные с древостоем-эдификатором сосны обыкновенной, содействуют ее естественному возобновлению [Cajander, 1926; Шиманюк, 1955; Санников, 1992], защищая всходы сосны от избытка инсоляции на открытых горях, вырубках или вересковых пустошах Европы. Доминируя в составе растений нижнего яруса биогеоценоза, вереск играет многообразную, роль в разносторонних взаимоотношениях с другими компонентами леса. В отдельных регионах он является экономически важным ресурсом пчеловодства [Артамонов, 1991], овцеводства, лесохозяйственного хозяйства [Gimingham, 1975], ценным декоративным и лекарственным растением [Юдина, 1988; Лучник, 1997]. Небольшие по площади (маргинальные восточные группы популяций вереска в Зауралье), длительно изолированные от основной европейской части ареала, отнесены к числу редких видов «Красных книг» [Горчаковский, 1962; Малышев, 1980; Красная книга Среднего Урала, 1996; Санников, 1997; Красная книга Ханты-Мансийского автономного округа, 2003; Красная книга Свердловской области, 2008; Красная книга Пермского края, 2008; Петрова и др., 2009], например, в Национальном природном парке «Припышминские боры» и тщательно охраняются.

В настоящее время в Центральной Европе и менее на Русской равнине изучены: ареал, морфология и аутоэкология особей вереска и начато его популяционно-генетическое изучение [Mahy et al., 1999; Rendell et al., 2002]. В то же время почти отсутствуют исследования на ценопопуляционном уровне, посвященные количественному изучению особенностей взаимоотношений вереска с изменениями среды, структуры и конкуренции древостоем-эдификатора. Актуальность этого направления исследований для лесоведения,

лесной экологии и биогеоценологии обусловлена необходимостью выявления структурно-функциональных связей между древостоем-эдификатором и нижним ярусом фитоценоза в лесных биогеоценозах [Карпов, 1955, 1969; Сукачев, 1964; Дылис, 1969, 1978]. В последние годы, систематизированные исследования особенностей экоареала, морфологии, ценоэкологии и геногеографии маргинальных восточных популяций вереска в Притоболье проводятся с участием автора в Ботаническом саду УрО РАН [Петрова и др., 2009; Санникова, Санников, 2012; Cherepanova, Petrova, Mishchikhina, 2015]. На основе математико-статистических методов «микроэкосистемного» подхода и экофизиологически обоснованных индексов корневой, световой и общей, интегральной конкуренции древостоя-эдификатора [Санникова, 1992, 2003] выявлены некоторые связи параметров структуры и роста ценопопуляций вереска. Однако, многие экологические особенности морфологии, роста и жизненности притобольских популяций вереска, особенно по сравнению с европейскими, изучены недостаточно.

**Степень разработанности темы исследования.** В России ранее выполнены лишь немногие разрозненные и фрагментарные работы по ареалу [Горчаковский, 1962; Тевс, 1964], фитоценологии, анатомии, морфологии и экологии особей вереска, частью обобщенные в трудах БИН АН СССР [Тахтаджян, 1974]. Однако, как и в Европе, исследования зависимости структуры, роста и жизненности ценопопуляций вереска от изменений структуры и функций древостоя-эдификатора, тем более в достаточно широком географическом плане, не проводились. Лишь в последнее десятилетие систематизированное изучение особенностей экоареала, морфологии, экологии, генетики и географии популяций вереска начато при поддержке РФФИ в Ботаническом саду УрО РАН [Петрова и др., 2009; Мишихина, 2011; Санникова и др., 2012; Cherepanova, Petrova, Mishchikhina, 2015].

**Цель диссертации** – сравнительное количественное эколого-географическое изучение особенностей структуры, роста и жизненности 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 Притоболья и Русской равнины.

3. Выявление зонально-географических тенденций (трендов) изменения средних параметров морфологической структуры, роста и жизненности ценопопуляций вереска в топозкологически 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.

#### **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 при-

менён широкий спектр современных методов: ценопопуляционной экологии, географии растений, лесоведения, дендрометрии, климатологии, морфологии, анатомии растений и других.

**Обоснованность результатов исследования.** Сформулированные в итоге выполнения диссертационной работы результаты, заключение обоснованы соответствующим цели, задачам и объектам исследования, апробированными методическими подходами и методами, достаточным объемом, репрезентативностью и уровнем статистического анализа фактических данных, полученных в ходе спланированных полевых и лабораторных исследований и экспериментов. Достоверность результатов обеспечена применением современных статистических методов их 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 анализа влияния факторов конкуренции древостоя-эдификатора на структуру и рост вереска применены цено-микроэкосистемный подход и комплекс экофизиологически обоснованных индексов корневой, световой и интегральной конкуренции древостоя Н.С. Санниковой [1992].

На основе системы ординации географически замещающих типов топоэкологически аналогичных типов сосновых лесов 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 на количественном уровне изучена географическая изменчивость средних и максимальных параметров проективного покрытия, длины, текущего прироста побегов, жизненности и ценотической роли вереска; выяв-

лены 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 статистически достоверные различия их длины и толщины в ценопопуляциях Русской равнины и Притобья Западной Сибири.

Впервые изучены и математически формализованы связи параметров проективного покрытия, роста и жизненности ценопопуляций вереска с конкуренцией 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.

**На защиту выносятся следующие положения:**

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 его пологом.

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 [Воронов, 1983]. 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 и геоботаники ВУЗов.

#### **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 молодёжной 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 сен-

тября 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 литературном анализе состояния проблемы, определении цели и основных задач исследований, подборе адекватных методов, объектов и разработке их ординации, сборе, обработке, анализе и интерпретации результатов, 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 Приложение.

**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.

## Глава 1. СОСТОЯНИЕ ПРОБЛЕМЫ

Вереск обыкновенный *Calluna vulgaris* (L.) Hull относится к цветковым покрытосеменным (*Angiospermae*) растениям, семейству вересковых (*Ericaceae* Juss.), подсемейству вересковые (*Ericoideae*), в котором он является единственным видом монотипного рода *Calluna* [Комаров, 1952; Тахтаджян, 1987; Яковлев, 1990]. В монотипном роде вереск (*Calluna* Salisb.) всего один вид – вереск обыкновенный.

Первое упоминание в европейской литературе о вереске датируется 1404 г., а его описание приведено во «Флоре Британии» в 1808 г. Д. Халлом [British flora, 1808; Flore de France, 1908]. Вереск охарактеризован им как извилистый кустарник с маленькими супротивно расположенными листьями в четыре ряда, розовым или белым венчиком. Позднее сведения о вереске встречаются и в других европейских определителях растений [Flora de France, 1908; Gimmingham, 1960]. В России первое упоминание о вереске, найденное нами в энциклопедическом словаре, хронологически совпадает с европейским описанием [Ефрон, Брокгауз, 1892].

Селекционерами на территории Европы у вереска выделено множество культурных форм и сортов по цвету венчика, габитусу, величине опушения. Более 60 модификаций вереска открыто и выведено с 1691 года (*Calluna vulgaris* f. *purpurea*) по 2005 г. (*Calluna vulgaris* subsp. *elegantissima*) [National Plant Germplasm System, 2010]. Однако, в систематике трибы *Ericae* все они (на всем протяжении ареала) представлены единственным видом монотипного рода *Calluna*.

В настоящее время вереск обыкновенный в детальнейшем изложении «Вереск» на Русской равнине описан следующим образом. Низкорослый вечнозеленый кустарник, с продолжительностью жизни листьев до трех лет [Губанов, 2004]. Зимует без укрытий, весьма зимостоек. Высота взрослой особи – от 30 до 100 см. Крона – почти округлая, довольно компактная. Одним из характерных признаков вереска является его «эрикоидный облик». Это означает, что его тонкие одревесневшие побеги, покрыты мелкими кожистыми листья-

ми. Листья, сконцентрированные на концах побегов – чешуевидные, трехгранные, сидячие, темно-зеленые, длиной около 2 мм, шириной менее 1 мм; расположены на побегах супротивно в четыре ряда. [Тахтаджян, 1974]. Группы цветков собраны в кистевидные соцветия длиной от 6 до 25 см на коротких цветоножках. Цветет вереск с июля по август. Плод – четырехстворчатая коробочка (размером 2.5 мм), открывающаяся по перегородкам. Годичный прирост – 1.5 – 2 см [Артамонов, 1991; Тахтаджян, 1974; Губанов, 2004].

### **1.1. Морфологические особенности**

Для анализа и интерпретации эколого-географических закономерностей структуры и функций ценопопуляций вереска необходима, прежде всего, хотя бы обобщенная информация об основных морфологических особенностях его особей. Кратко рассмотрим их по литературным данным.

*Годичный побег (последнего года).* Побеги у вереска тонкие ветвистые, покрытые красновато-бурой (темно-бурой) корой. Стебель способен к вегетативной регенерации, сильно опушенный, одревесневающий с накрест супротивно расположенными в четыре ряда мелкими листьями «внахлест» [Флора СССР, 1957; Артамонов, 1991; Губанов, 2004]. Латеральные почки, расположенные в пазухах листьев, могут быть как генеративными, так и вегетативными. Срок жизни латеральных побегов 2–3 года. Апикальная вегетативная почка – мелкая, длиной до 0.30 мм, толщиной до 0.15 мм; защищена четырьмя–восемью сомкнутыми листьями и несколькими чешуйками (до шести). На рисунке 1 представлена схема ежегодного роста и образования побегов вереска (цит. по Mohamed, Gimmingham, 1970).

Длина лидирующих годичных побегов и высота особей вереска изменчивы в широких пределах в зависимости от почвенных и фитоценологических условий [Mohamed, Gimmingham, 1970; Артамонов, 1991; Губанов, 2004].

Полного развития вереск достигает к 15–20 годам. К возрасту около 30 лет отдельные побеги начинают отмирать и центральная часть куста изреживается [Walter, 1968].

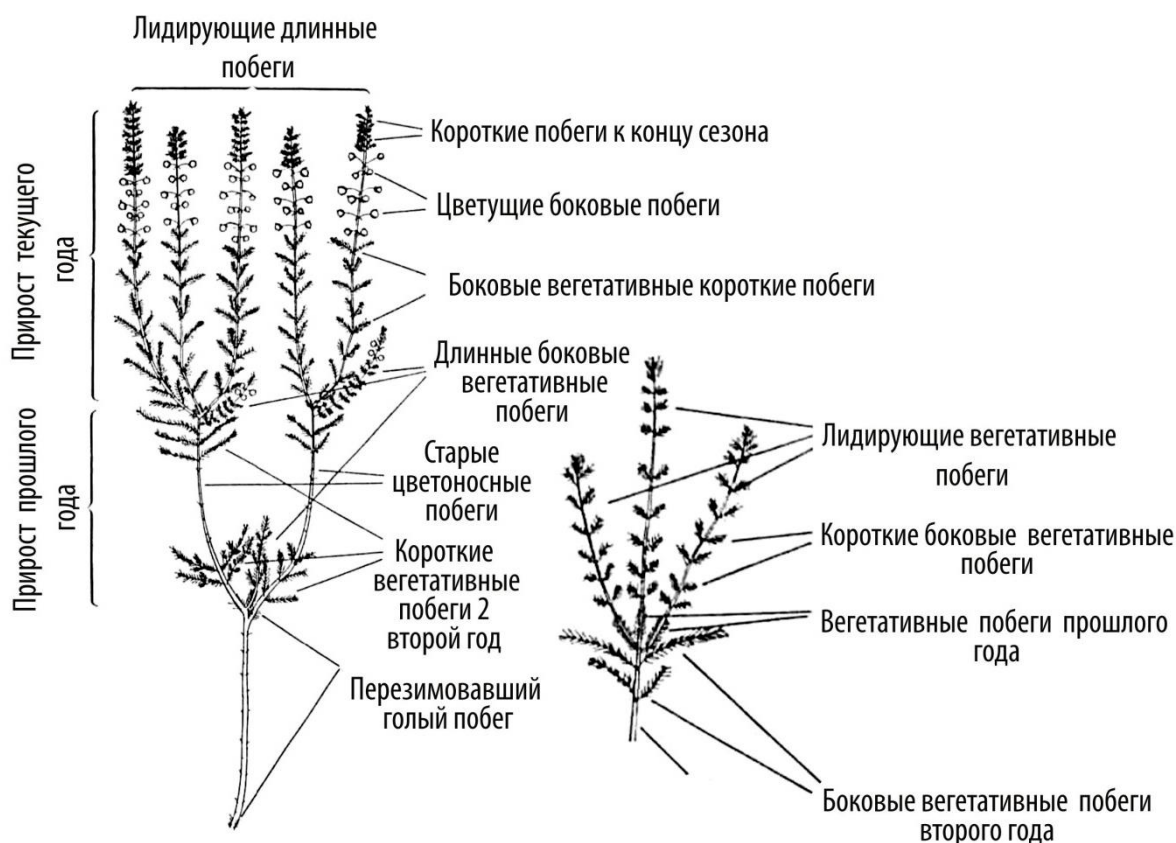


Рисунок 1. Схема лидирующих и боковых вегетативных и цветковых побегов вереска обыкновенного (цит. по Mohamed, Gimingham, 1970).

**Лист.** Листья вереска – «эрикоидного типа», очень мелкие, кожистые, короткие, сохраняются на растении несколько лет. При основании – стреловидные, почти трехгранные, полые и сверху тупые, длиной – от 0.81 до 2.97 мм, толщиной – от 0.30 до 0.89 мм [Stevens, 1970; Артамонов, 1991].

На поперечном срезе листа в виде прозрачной полосы видны средней толщины кутикула, эпидерма с четко видимым утолщением клеточных стенок – однорядная палисадная ткань с верхней стороны листа с хорошо выделяющимися хлоропластами, а глубже – очень рыхлая губчатая ткань – хлоренхима. При недостаточном увлажнении транспирация снижается. При достаточном увлажнении происходит относительно сильная транспирация. Устьица на поверхности листа расположены в опушенных волосками желобках. Интенсивность транспирации на сухой почве 0.4 – 4.1 г/г сырого веса\*час, на влажной почве – 2.3 – 4.5 г/г сырого веса\*час [Вальтер, 1974; Онегин, 2008].

Отмечено, что клетки его эпидермиса с верхней стороны слегка извилистые, в очертании округлые, без устьиц. На поверхности листа расположены одноклеточные волоски (трихомы). Центральная жилка, а также край листа покрыты длинными одноклеточными волосками. Устьичный аппарат парацистный, в желобке на абаксиальной поверхности листа расположены устьица. Множественные друзы оксалата кальция, разнообразные по размерам, содержатся в мезофилле листа [Онегин, 2008]. При необычно раннем сходе снега наблюдалось усыхание и опадание листьев и даже всего растения.

Вереск – мезофит с ксерофитными признаками. Вероятно, благодаря наличию устьиц на листьях и трихом по всей поверхности побегов, вереск способен задерживать и усваивать пары тумана, использовать росу [Hulten, 1958]. Для снижения транспирации на листе расположены погруженные в желобок устьица и многочисленные трихомы. В зимнее время года, особенно в конце зимы, ксероморфные листья теряют влагу, когда температура и влажность воздуха повышаются, даже когда почва еще холодная или мерзлая, как в Зауралье [Вальтер, 1974; Онегин, 2008].

**Цветки** у вереска собраны в верхушечную однобокую кисть, у основания окружены четырьмя яйцевидными прицветниками. Нижние части лепестков мясистые, что способствует их раскрытию. Нижний лепесток отгибается немного сильнее остальных, это придает цветку слегка зигоморфный вид. Чашечка плёчатая, окрашенная одинаково с венчиком в бледно-лилово-розовый цвет, тоже состоит из четырех более крупных, по сравнению с лепестками, чашелистиков. Длина их – до 3.5 мм, ширина – до 2.5 мм. Венчик – сростно-лепестный, глубоко четырёхраздельный, колокольчатого вида, кроме чашечки надрезанный на  $\frac{2}{3}$  доли, длиной – до 2.7 мм. Венчик с чашечкой остаются при плоде. Пестик – вытянутой формы, почти в два раза длиннее венчика. Вокруг одного пестика – восемь тычинок, все свободные, тычиночные нити мясистые, основания их тонкие. На каждом пыльнике тычинки – два отростка [Faegry, 1975]. Завязь четырехгнездная, верхняя. Под завязью находится хорошо развитый нектарный диск. С помощью насекомых (пчел, ос, мух) во

время цветения обеспечивается перекрестное опыление. Опылению вереска, кроме насекомых и ветра, также способствуют и птицы [Артамонов, 1991; Mahy, Vekemans, 1999; Онегин 2008]. На Фарерских островах отмечено, что опыление цветов вереска происходит за счет очень мелких насекомых – трипсов *Taeniothrips ericae*, живущих в цветках [Hagerup, 1950; Garcia-Fayos, Golderazena, 2008].

**Семена.** Плоды вереска – небольшие сухие, локулицидные опушенные коробочки, в которых содержатся крошечные семена (длиной – от 0.9 мм до 1.5 мм, шириной – от 0.3 мм до 0.7 мм), распространяемые ветром. Но растение размножается не только семенным, но и вегетативным путём – укоренения лежащих ветвей [Петров, 1978; Артамонов, 1991].

Вереск — облигатный микотроф, т.е. на корнях его всегда есть грибы, образующие микоризу. Она обеспечивает его азотное питание на почвах бедных минеральными веществами. А последние получают от вереска соединения, вырабатываемые им в процессе фотосинтеза [Артамонов, 1991; Онегин, 2008]. Установлено, что семена вереска сразу же после прорастания заражаются микоризными грибами [Cheveley, 1913]. Семенная оболочка инфицирована еще в латентном состоянии. При росте мицелия семенной оболочки происходит инфицирование первичного корня. При этом эмбрион и эндосперм, находящиеся в состоянии покоя, не заражены [Cheveley, 1913].

Согласно исследованиям М. Cheveley, В. Ch. Rayner [1913] для успешного роста и развития вереска необходимо инфицирование корневой системы грибами на стадии прорастания. Для этого в почвах должен быть биологический баланс между корнями и сопутствующими микроорганизмами [Cheveley, 1913].

**Корень.** На поперечном срезе корня есть не только экзо-, но и эндотрофная микориза. Как описано выше, микориза имеет важное значение для жизни вереска, его семена наиболее успешно прорастают только в присутствии специальных видов грибов. «Эрикоидная» микоризная структура – это приспособление видов семейства *Ericaceae* к олиготрофности почв, с помощью кото-

рого растение взаимодействует с вредными метаболитами в надземных и подземных средах [Read, 2008; Онегин, 2008].

В подземной сфере вереск, вероятно, – термофил, об этом свидетельствует его географический ареал. Естественный экоареал вереска, в основном, приурочен к сосновым лесам, в Приатлантике – к сосново-дубовым лесам, вересковые пустоши там антропогенны [Lang, 1994].

Развитые придаточные корни вереска свидетельствуют, что вереск псаммофит – предпочитающий песчаные местообитания и хорошо адаптированный к ним.

***Хозяйственное значение вереска.*** Вереск содержит большое количество танинов, поэтому издавна использовался для дубления кож, а также для окраски материалов в желтый цвет. В некоторых безлесных местностях, его употребляют как топливо. В Европе активно используют вереск как кормовое и декоративное растение, в Шотландии – и как кормовое растение, и как пастбищное, для выпаса овец, крупного рогатого скота и как фон для охотничьих угодий. Он особенно полезен зимой, когда не хватает зеленых кормов, к тому же собранный в фазе цветения вереск наиболее калориен. Из него готовят кормовую муку, содержание протеина – 5%. Наиболее ценным в кормовом отношении являются цветы и листья [Ефрон, Брокгауз, 1892; Mohamed, Gimmingham, 1970; Артамонов, 1991].

Вереск – один из ценных медоносных видов [Лесная энциклопедия, 1986]. С давних времен его используют, как лекарственное сырье. Он обладает сильным антисептическим, а также мочегонным действием [Крашенинников, 1908; Юдина, 1988]. В некоторых северных и северо-западных районах европейской части нашей страны – это главный медонос до самых морозов. Мед – темного цвета, терпок на вкус, ароматен, медленно кристаллизуется и засахаривается, рекомендуется лицам, страдающим расстройством аппетита. Вереск широко используется в ландшафтном дизайне как вечнозелёное и красивоцветущее декоративное растение [Артамонов, 1991; Лучник, 1997].



## 1.2. Географический ареал

Особенности географического ареала *C. vulgaris* и его границ далее характеризуются, в основном по обобщающей работе П.Л. Горчаковского [1962]. Ареал вереска довольно широк, расположен в разных климатических зонах. Широко распространен в западной и центральной Европе (рисунок 2).

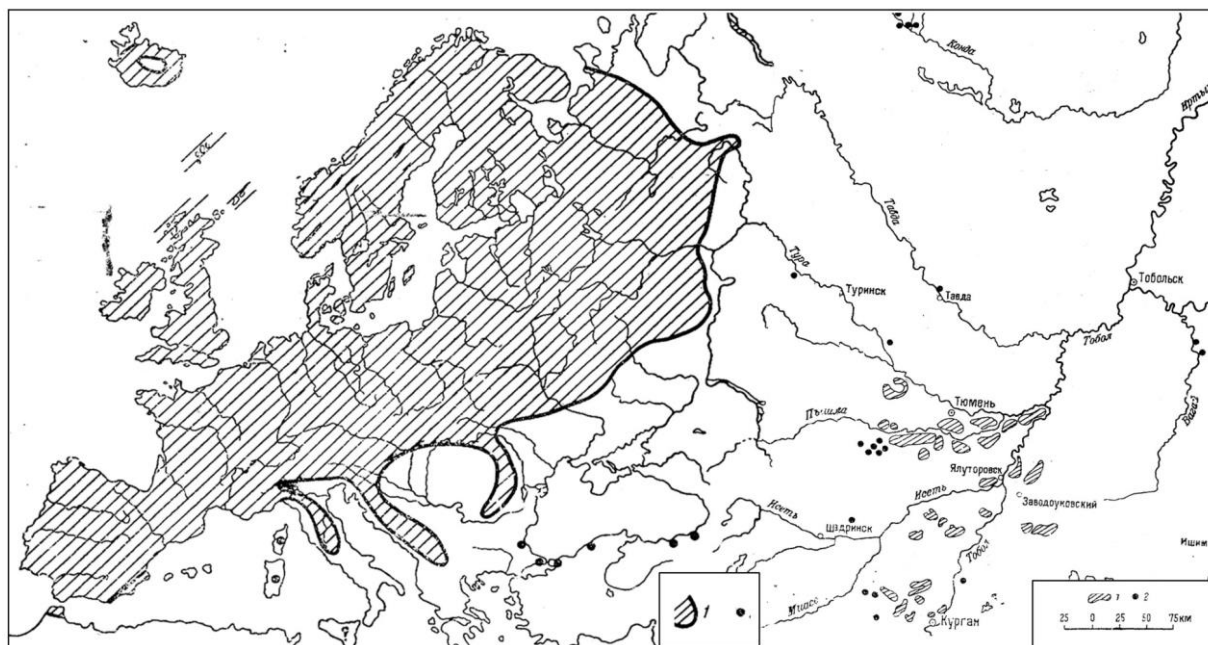


Рисунок 2. Географический ареал *Calluna vulgaris*. (По Hulten, 1958) с исправлениями П.Л. Горчаковского (1962): 1 – сплошное распространение; 2 – изолированные местонахождения.

Современный ареал вереска включает Северную Африку (Марокко), Северную Америку, Британские острова, Евразию. На территории России он встречается в северной и средней полосах Европейской части от Кольского полуострова до лесостепи в южной части Западной Сибири и единично в Хакасии [Флора, 1936; Тевс, 1964; Соколов, 1986; Красная книга Среднего Урала, 1996; Красная книга Ханты-Мансийского автономного округа, 2003; Красная книга Свердловской области, 2008; Красная книга Пермского края, 2008]. На северо-восточном побережье Атлантики в Северной Америке достоверно известно 25 пунктов нахождения *C. vulgaris* на островах Ньюфаундленд и Кейп Бретон, на полуострове Новая Шотландия, в Канаде и в штатах Мэн, Нью-Гемпшир, Массачусетс, Род-Айленд, Нью-Йорк и Западная Вирджиния в

США. Однако их естественное (аборигенное) происхождение не доказано [Горчаковский, 1962].

По П.Л. Горчаковскому [1962], на восточном пределе ареала распространения в Притоболье Западной Сибири вереск встречается довольно редко, произрастая только в сосновых лесах. На северо-восточной границе ареала вереск произрастает крайне мозаично в сосняках на относительно повышенных песчаных местообитаниях и не распространяется до южной границы мерзлотных почв. Самые южные и юго-восточные местонахождения вереска на Русской равнине связаны с сосновыми борами на песчаных террасах рек в подзонах широколиственных лесов и лесостепи (Воронеж, Пенза). В степную зону он не заходит [Горчаковский, 1962].

*Ареал вереска в Европе.* Большую часть Европы охватывает основной слабо дизъюнктивный ареал вереска (рисунок 2). К верещатникам относятся сообщества кустарниковой растительности с доминированием растений семейства вересковых (на «вересковых пустошах») в основном антропогенного происхождения. Верещатники широко распространены на побережьях островах Атлантики и реже – в горах Центральной Европы (Шварцвальд) [Walter, 1968].

Западная граница ареала вереска проходит от северо-запада Британских островов (Ирландия, Шотландия), Марокко по западным побережьям Пиренейского полуострова и Франции, побережью Бельгии, Нидерландов, Германии, Дании и по северо-западной окраине Скандинавии [Kujala, 1926; Cajander 1949; Горчаковский, 1962] (рисунок 2). Самая северная точка ареала вереска находится на острове Магерейя в Баренцевом море, у побережья Скандинавии (71°5' с.ш.). В Лапландии, на Кольском полуострове и полуострове Канин вереск заходит в зону тундры [Beijerinck, 1940; Чернов, 1959] (рисунок 2). В Хибинах местообитание вереска приурочено к сосновым лесам, болотам, нижнему поясу горных тундр, долинным ерниковым тундрам [Мишкин, 1953; Тевс, 1964].

На олиготрофных болотах северо-запада Европы вместе с вереском произрастают следующие типичные цветковые растения, распространенные от бореальной до субарктической зоны и мало требовательные к содержанию в почвах питательных веществ: *Carex limosa*, *Empetrum nigrum*, *Ledum palustre*, *Chamaedaphne calyculata*. Кроме того, он распространен на островах Северо-восточной и средней Атлантики – в Фарерах, Шотландии, Исландии, Великобритании, Шотландии и Азорских островах в условиях типичного морского влажного и стабильного климата [Britton, 2000].

В Приатлантике открытые верещатники, как правило, производные антропогенные сообщества на местах сосновых или сосново-дубовых лесов, также в основном приурочены к песчаным аренам (например, в Ландах, на побережье Бискайского залива). О том, что *Calluna vulgaris* предпочтительно псаммофит, можно судить по местообитаниям верещатников. Кроме песков они встречаются и на других, «тяжелых» по механическому составу, почвах, а также на олиготрофных болотах [Gimingham, 1960; Вальтер, 1974; Санников и др., 2013]. В зоне субатлантического климата центральной Европы верещатники характеризуются устойчивым водным балансом местообитаний [Walter, 1968].

Согласно В. Бейеринку [Beijerinck, 1940], Е. Хультену [Hultén, 1958] и П.Л. Горчаковскому [1962], на западе и северо-западе Европы вереск произрастает вдоль береговой линии Атлантического океана, Северного и Норвежского морей.

В северной Атлантике верещатники встречаются от Шотландии до Норвегии, а в Шотландии – выше границ леса на высоте 400–1000 м над уровнем моря. Они предпочитают бедные и кислые почвы [Gimingham, 1960]. Почти все верещатники Шотландии произрастают на месте сведенных лесов [Walter, 1968; Lang, 1994], на маломощных почвах, неблагоприятных для роста, в том числе выше верхних границ леса. В Шотландии заросли вереска 5–8 летнего возраста представляют собой сомкнутый ярус средней высотой около 40 - 80 см. Для возобновления и улучшения роста вереска на пастбищах верещатники

периодически выжигают. При частом воздействии палов, например каждые 5–6 лет, наблюдается слабое возобновление вереска генеративным путём, оптимальным для него является интервал между выжиганиями 8 – 15 лет [Вальтер, 1974; Gimingham, 1975].

На песчаных почвах корни вереска распространены вглубь до 80 см, на болоте – намного менее, а латерально корни распространяются – до 60 см. Плоские верещатниковые болота на западе Шотландии и в Ирландии со временем развиваются в «покровные верховые» болота там, где количество дней с осадками достигает 235 дней [Вальтер, 1974].

На крайнем юго-западе Средиземноморья местонахождения вереска отмечены на северо-западе Марокко, а на востоке (рисунок 2) – от Болгарии до северо-востока Турции на северных склонах Понтийских гор [Шишкин, 1930; Горчаковский, 1962]. Западная граница ареала вереска в европейском Средиземноморье проходит от Гибралтара по югу и востоку Иберии; югу Франции, северу Италии, пересекает Балканский полуостров и Карпаты [Hultén, 1958], где вереск встречается до высоты 850–900 м, а также на верховых болотах предгорий (Мизуньское болото).

На территории Русской равнины – от Воронежа, где вереск встречается только в Усманском бору, южная граница его ареала простирается на восток (Пенза), а затем на север – к Приволжской возвышенности [Маевский, 1953; Горчаковский, 1962]. Восточная граница ареала проходит на север вдоль р. Волги к Вятскому увалу северо-западнее Казани, затем на левый берег р. Вишеры, где находится восточная точка европейского ареала вереска. Отсюда его граница приходит на северо-запад по правому берегу р. Вымь и далее к полуострову Канин и на Кольский полуостров, смыкаясь с северной границей его ареала в Лапландии [Коржинский, 1898; Федченко, 1936; Спрыгин, 1941; Горчаковский, 1962; Петрова, Санников, Санникова, 2009].

*Ареал в Притоболье Западной Сибири.* Распространение и граница ареала вереска Притобольской провинции юго-запада Западной Сибири приведены П.Л. Горчаковским [1962]. В последние десятилетия они уточнены в

исследованиях лаборатории популяционной биологии и динамики леса Ботанического сада УрО РАН [Петрова, Санников, Санникова, 2009; Санников, Петрова, Полежаева, 2013, Cherepanova, Petrova, Mishchikhina, 2015].

Изолированные Уралом островные поселения вереска на юго-западе Западной Сибири в Притоболье оторваны от основной части ареала распространения на Русской равнине на расстоянии около 500 км. Ценопопуляции вереска обыкновенного тесно ассоциированы здесь с сосновыми лесами на суховатых и свежих почвах надпойменных песчаных террасах рек [Санников, Санникова, 1985]. По обобщенным данным П.Л. Горчаковского [1962], вереск распространен в бассейнах рек Конды, Тавды и Пышмы и притоков низовий Иртыша [Крылов, 1961; Горчаковский, 1962].

Самое северное местонахождение вереска – долина р. Конды и ее правого притока Мулымьи в сосново-лишайниково-брусничных борах [Горчаковский, 1962; Смолоногов, 1968].

В бассейне р. Тобол и его притоков Тавды, Пышмы, Исети находится ряд островных местонахождений вереска. Наиболее широко распространен вереск в восточной части массива Припышминских боров, где он иногда доминирует в травяно-кустарничковом ярусе сосняков бруснично-вересково-зеленомошных и встречается здесь по обоим берегам р. Пышмы вплоть до ее устья. Формируется особый тип леса «бор вересковый» [Чудников, 1930; Санников, Санникова, 1985; Петрова, Санников, Санникова, 2009]. Изолированное местонахождение вереска на левобережье р. Исеть известно близ г. Шадринска. В междуречье рек Исети и Тобола находятся поселения вереска близ сел Боровлянки и Исетское [Горчаковский, 1962]. Кроме того, небольшими обособленными островками он встречается юго-восточнее с. Белозерского, по р. Емуртле в Упоровском районе, а также на юго-востоке Тюменской области у г. Ялуторовск и п. Заводоуковск в Комиссаровском бору [Кудряшов, 1924].

В южной тайге вереск встречается на надпойменных террасах рек Тавды (с. Азанка и д. Ошмарка) и Туры (с. Туринская Слобода) [Попов, 1804; Поротников, Новопашин, 2007; Петрова, Санников, Санникова, 2009].

В подзоне северной лесостепи Курганской области вереск встречается в Иковском бору (северо-западнее г. Кургана) [Горчаковский, 1962; Тевс, 1964; Науменко, 2008].

Кроме того, отмечены его отдельные (возможно не вполне достоверные) местонахождения в некоторых других регионах Западной Сибири (Тобольск) и Средней Сибири (Хакассия) [Горчаковский, 1962, Васин и др. 2006].

В целом, в настоящее время в связи с накопленными данными о местонахождениях вереска необходима проверка, уточнение границ и географического расположения местонахождений вереска (особенно на востоке его ареала).

### **1.3. Экология и экоареал вереска**

*Экологические особенности.* По В. Бейеринку [Beijerinck, 1940], вереск доминирует в вересковых сообществах в условиях влажного, мягкого, прохладного океанического и субокеанического климата (Британские острова, Нидерланды, северная часть Германии (Люнебургская пустошь), Дания, юго-западная Норвегия и южная Швеция). «Эрикоидные» листья вереска обладают признаками ксероморфизма. В засушливую погоду они способны ограничивать интенсивность транспирации благодаря развитой кутикуле, эпидерме и опушению устьиц, погруженных в желобок [Walter, 1968; Артамонов, 1991; Cherepanova, Petrova, Mishchikhina, 2015].

По требованиям к почве вереск – кальцефоб и олиготроф, произрастающий на субстратах, бедных растворимыми минеральными элементами [Gimingham, 1960; Горчаковский, 1962; Петров, 1978]. Почва предпочтительно кислая или близкая к нейтральной реакции в пределах (pH 3.5 – 6.7) [Cheveley, 1913; Горчаковский, 1962]. Экологической особенностью вереска в континентальных регионах является его низкая выносливость к гипотермии почвы, особенно к почвенной мерзлоте. На востоке его ареала на Русской равнине и в Зауралье мерзлота, вероятно, может быть, лимитирующим фактором распространения этого вида [Санников и др. 2014].

В суббореальных экорегионах, где климат оптимален для его произрастания, вереск обладает довольно широкой эколого-фитоценотической амплитудой, входит в состав различных растительных сообществ, а в некоторых из них доминирует [Beijerinck, 1940; Böcher, 1943; Cajander, 1949]. Сообщества на олиготрофных местообитаниях, в которых господствует вереск – низинные и горные верещатники, или «вересковые пустоши» (*Heide* – у немецких авторов, *heath* – у англичан) – широко распространены в северо-западной Европе, особенно в Северо-Германской низменности (Люнебургская пустошь). Кроме того, вереск произрастает и на устойчивых каменистых осыпях в горах, песчаных дюнах, сфагновых болотах, а также в негустых сосновых, реже производных березовых, а иногда и дубовых лесах. Он наиболее хорошо выживает в тех местообитаниях, где зимой глубокий снежный покров под защитой которого он перезимовывает [Gimingham, 1960; Walter, 1968].

На атлантическом побережье, в Великобритании, Центральной Европе и западных районах Европейской части России в условиях влажного субатлантического климата и высокой облачности вереск нередко доминирует на открытых вырубках и гарях, а также на лесных сфагновых болотах. Но в Восточной Европе и особенно в Притоболье – это характерный вид нижнего яруса в сомкнутых (с полнотой 0.7 – 0.8) сосновых лесах, особенно, в бруснично-вересково-зеленомошном, где *Calluna vulgaris* успешно выживает, растёт, цветёт и плодоносит, возобновляясь не только вегетативно, но и семенным путём.

Вереск – типичный пиофит [Санников, 1992; Gimingham, Whittaker, 1962]. Низовые лесные пожары обычно повреждают только напочвенный покров фитоценозов, в том числе наземные побеги вереска, вызывая его обильное вегетирование, а также семенное возобновление [Горчаковский, 1962; Mohamed, Gimingham, 1970]. В обгоревшем слое лесной подстилки из латентных почек нижней части сохранившегося стебля возникают обильные вегетативные побеги. Можно предположить, что огромное количество продуцируемых вереском семян (несколько десятков тысяч на 1 м<sup>2</sup> в год) [Gimingham, 1960, 1975] попадают в лесную подстилку или моховой покров и проваливаются. В

горизонтах  $A_0$  -  $A_3$  (нижняя уплотненная часть подстилки) низкая освещенность и проростки, по-видимому, погибают от недостатка света. В первый год после пожаров происходит вспышка возобновления вереска вследствие улучшения всего комплекса факторов среды: освещенность (ФАР), капиллярная влажность субстрата, его обогащение зольными элементами и подавление роста и развития конкурентных растений. Позднее условия для возобновления и роста вереска ухудшаются: субстрат промывается осадками и снижается обеспеченность зольными элементами и азотом: по мере восстановления фитоценоза после пожара увеличивается конкуренция между видами, всхожесть семян вереска, а также численность особей этого вида уменьшаются.

**Экоареал.** В настоящее время местонахождения вереска в бассейнах р. Тобола в большинстве случаев, приурочены к сосновым лесам на сухих песчаных почвах невысоких вершинах увалов, реже к небольшим прогалинам леса на окраинах болот и водоемов.

Исследования П.Л. Горчаковского [1962] и И.В. Петровой с соавторами [2009] показали, что экологический ареал вереска в сосновых лесах Западной Сибири занимает, в основном, лишь верхнюю часть топоэкологического профиля. Предпочитаемые им местообитания – сосняки (лишайниковые и зеленомошные) по берегам рек, озер и крупных болот с открытой водной поверхностью. Реже он встречается и в сосняках на песчаных «островах» среди болот мезотрофного типа на песчаных и супесчаных почвах; иногда с прослойкой суглинка или ортзанда на глубине 40–100 см. По наблюдениям П.Л. Горчаковского и нашим, на песчаной террасе реки Туры в национальном природном парке «Припышминские боры» вереск наиболее широко распространен в сосняке бруснично-вереско-зеленомошном вокруг обширного (7200 га) Бахметевского болота. В травяно-кустарничковом ярусе этого типа леса преобладают *Vaccinium vitis-idaea*, *Trifolium lupinaster*, *Solidago virga-aurea*, *Lycopodium clavatum*, а в моховом покрове – *Pleurozium schreberi*, *Dicranum undulatum*. Вереск обилен в полосе до 25–50 м от границы Бахметьевского болота. Выше по рельефу обилие вереска постепенно уменьшается по мере удаления от болота



[Горчаковский, 1962]. Он встречается здесь как под пологом взрослого древостоя, так и в послепожарных молодняках сосны (15 – 20-летнего возраста) [Петрова и др., 2009]. В отличие от Западной и Центральной Европы в континентальном климате Сибири вереск менее устойчив, обилен на открытых вырубках и гарях, т.к. по-видимому, не выдерживает резких колебаний температуры, влажности воздуха и почвы. В континентальном климате он более теневынослив, чем подрост сосны, предпочитает произрастать под пологом древесного яруса, который оказывает экранирующее влияние на режим ФАР, тепла и влаги.

В европейской части ареала, особенно на западе вереск произрастает как на суховатых песчаных почвах, так и на торфяных сфагновых верховых болотах [Сахаров, 1950; Артамонов, 1991; Федорчук и др., 2005]. По-видимому, этому во многом способствует его олиготрофность и ксероморфность, а также меньшее развитие почвенной мерзлоты зимой [Артамонов, 1991].

Семена вереска способны лучше прорасти в присутствии микоризного «гриба-напарника» [Артамонов, 1991]. По-видимому, их меньшая всхожесть на почвах с высоким содержанием кальция связана с угнетением микоризы. По исследованиям Д.В. Весёлкина [2001], в сосняке бруснично-вересково-лишайниковом в Припышминских борах корневая конкуренция древостоя сосны обыкновенной способствует интенсивности микоризации и функциональной активности микориз на её поглощающих корнях. Вероятно, этот фактор содействует здесь также выживанию и росту вереска под пологом сосны. Благодаря микоризе вереск успешно произрастает и на песках, и на болотах [Артамонов, 1991]. В культуре благоприятным для роста и развития вереска является смешанный субстрат из песка, глины и перегноя [Cheveley, 1913; Caporn, 2000].

В целом, на количественном уровне особенности экоареала и экологии ценопопуляций *C. vulgaris*, особенно световой отражаемое параметрами его проективного покрытия и роста, под пологом сосновых лесов при разной полноте и конкуренции древостоя изучены недостаточно.

#### 1.4. Географические особенности генетической и морфологической структуры ценопопуляций вереска

Согласно литературным данным, род *Calluna* считается монотипным, несмотря на широкий ареал его распространения и существенные различия в эколого-географических факторах местообитаний вереска, как на территории Европы, так и России [Горчаковский, 1962; Тевс, 1964; Петров, 1978; Соколов, Связева, Кублин, 1986; Петрова, Санников, Санникова, 2009; Санников, Петрова, Черепанова, 2013].

В последние 15-20 лет начато изучение аллозимной и ДНК изменчивости популяций вереска [Mahy, Vekemans, 1999; Mahy, Ennos, Jacquemart, 1999; Санников и др., 2003; Санников, 2009]. Однако эти исследования ограничивались лишь территорией Западной и Центральной Европы. Г. Махи с соавторами [Mahy 1997, 1999] в различных исследованиях изоферментной изменчивости в 7 локусах трех ферментных систем вереска выявил значительные отличия северных групп популяций (Бельгия, Шотландия) от южных (Франция, Иберия). В частности показаны существенные генетические различия между популяциями, сходство почвенного семенного фонда и материнских особей, что способствует сохранению генетического полиморфизма популяции.

Позднее в Лаборатории популяционной биологии древесных растений и динамики леса УрО РАН начато сравнительное изучение изменчивости хлоропластной ДНК вереска между Притобольской и тремя восточно-европейскими группами популяций [Санников и др., 2013]. Анализ частот гаплотипов показал, что состав в восточноевропейских группах выборки почти полностью представлен двумя гаплотипами А и G, которые характерны для Центральной Европы, а в Притоболье встречается только один оригинальный альтернативный гаплотип. Этот гаплотип обнаружен в Швеции. Кроме того, установлены некоторые статистически достоверные анатомо-морфологические различия притобольских популяций вереска от европейских [Cherepanova, Petrova, Mishchikhina, 2015]. Высказана гипотеза о том, что по комплексу генетических, фенотипических и экологических признаков степень

дивергенции популяций Притоболья от восточно-европейских популяций достигает уровня подвида [Санников и др. 2014]. Вероятно, большую роль в этой микроэволюционной дивергенции сыграла долговременная (около 1.8 млн. лет) дистанционная изоляция (на расстоянии более 500 км) Притобольской и восточноевропейских групп популяций в течение плейстоцена.

### **1.5. Влияние структуры и конкуренции древостоя-эдификатора**

Ранее структура ценопопуляций вереска и структурно-функциональные связи с древостоем-эдификатором (сосной обыкновенной), во многом определяющие возобновление, выживание, рост, продуктивность и стабильность ценопопуляции на количественном уровне, почти не были изучены.

С помощью фотометрической аппаратуры были получены некоторые результаты в изучении конкуренции деревьев по отношению к растениям нижнего яруса за ФАР – фотосинтетически активную радиацию [Малкина, Цельникер, Яшнина, 1970; Алексеев, 1975]. На этой основе разработаны модели конкурентного взаимодействия растений в лесах [Корзухин, Тер-Микаэлян, 1982]. В то же время фактор корневой конкуренции древостоя (по отношению к растениям нижнего яруса лесов), для которого не было приемлемого метода оценки, до недавнего времени почти не был изучен [Василевич, 1983].

В результате исследований, Н. С. Санниковой [1979, 1992, 2003] в сосновых, еловых и кедровых лесах Западной Сибири разработан ценопопуляционно-микроэкосистемный подход и методы количественного математико-статистического анализа влияния древостоя-эдификатора на структуру и функции растений нижнего яруса. Для анализа конкуренции древостоя по отношению к растениям нижнего яруса, предложен комплекс эколого-физиологически обоснованных индексов корневой, световой и интегральной конкуренции деревьев и древостоя [Санникова, и др. 2012], которые приняты нами как базовые для анализа и синтеза роли факторов конкуренции древостоя-эдификатора по отношению к вереску.

В результате исследований, проведённых с нашим участием [Санникова и др., 2012], в сосняке бруснично-вересково-зеленомошном в южной тайге За-

падной Сибири (Тавда) выявлены достоверные корреляционные связи проективного покрытия и фитомассы ценопопуляций вереска с индексом корневой конкуренции ( $R^2 = 0.48-0.49$ ) и в несколько большей мере, с индексом световой конкуренции ( $R^2 = 0.54-0.59$ ). При этом, более тесные связи (на 18–26 %), чем с частными индексами корневой и световой конкуренциями, были выявлены с индексом общей интегральной конкуренцией древостоя (которая определена как произведение индексов корневой и световой конкуренции).

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

**Объекты изучения.** Сравнительное эколого-географическое изучение структуры, роста и жизненности ценопопуляций вереска проведено нами в сосновых лесах четырех подзон Западной Сибири и пяти подзон Русской равнины на основе системы ординации зонально (климатически) и провинциально (географически) замещающих типов леса. Для географического анализа структуры ценопопуляций вереска и древостоя-эдификатора сосны обыкновенной в Западной Сибири использована схема климатически замещающих топоэкологически аналогичных типов сосновых лесов С.Н. Санникова [1992]. На основе ее принципов, методов и классификации типов сосновых лесов Л.П. Рысина [1975, 2008] нами составлена аналогичная схема зонально замещающих типов сосняков Русской равнины. Общая схема ординации климатически и географически замещающих типов сосновых лесов Русской равнины и Западной Сибири 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 экологических 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 - сосняке бруснично-чернично-зеленомошном (Н. Новгород, Заводоуспенское).

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	бр-зм <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	бр-зм <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> (Заводоуспenskое)	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)

Жирным шрифтом выделены типы леса на пробных площадях, в скобках указано местоположение пробной площади.

I – VI – ряды топоаналогичных типов экотопов и типов леса.

**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; ос-пц-сф – осоково-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.

\*\*\* ос-сф - березняк (*Betula nana*) осоко-сфагновый. Ландшафтная страна – Фенно скандия.

Кроме того, на Русской равнине, где вереск встречается в заболоченных сосняках сфагновой группы (*Pineta sphagnosa*), заложена серия пробных площадей (4) в типах леса багульниково-кассандрово-сфагновых (Va–Vб бонитета), представляющих отдельный VI ряд климазамещающих типов леса (таблица 1).

Характеристика основных лесотипологических и таксационных параметров, а также ценопопуляций вереска на пробных площадях приведена в приложении, 1.

## 2.1. Климат

**Русская равнина.** Климат этой ландшафтно-географической страны находится под сильным влиянием Атлантического океана. Это проявляется в сильной циклонической циркуляции атмосферы, повышенной влажности воздуха, в выпадении значительного количества осадков. По мере продвижения с запада на восток, климат Русской равнины (особенно в направлении с северо-запада на юго-восток), изменяется от слабо континентального к резко континентальному [Борисов, 1975].

Суммарная солнечная радиация закономерно (вдвое) увеличивается с севера на юг (от подзоны северной тайги к степной) от 66 до 130 ккал/см<sup>2</sup> в год, а радиационный баланс – с 15 до 50 ккал/см<sup>2</sup> в год. Среднегодовая температура воздуха в июле повышается с 8° на севере до 20–22°С на юге. При этом сумма эффективных температур воздуха выше 5°С также повышается вдвое - от 1377° в северной тайге до 2563°С в северной лесостепи (таблица 2). В самый холодный месяц года температура понижается от –5° на западе до –20°С на крайнем северо-востоке (Сыктывкар), средний годовой абсолютный минимум температуры воздуха от –20° до –40°С [Борисов, 1975].

Годовое количество осадков, наибольшее на западе (свыше 600 мм), значительно (400–450 мм) снижается в восточной части территории, особенно к северо-востоку (Сыктывкар) и юго-востоку (Пенза - до 350 мм). Среднее количество осадков теплого периода в пределах ареала вереска

возрастает с 239 мм в северной тайге до 302–363 мм в южной тайге (Псков, Киров), а затем уменьшается к северной лесостепи до 254 мм (Пенза).

Таблица 2.– Параметры гидротермического режима климата в изучавшихся подзонах Русской равнины и Западной Сибири (в пределах ареала *C. vulgaris*)

Подзона/Пункт	Русская равнина				Западная Сибирь			
	ДВП	$\Sigma t > +5^{\circ}\text{C}$	$\Sigma$ осадков	ГТК	ДВП	$\Sigma t > +5^{\circ}\text{C}$	$\Sigma$ осадков	ГТК
<b>Северная тайга</b> (Архангельск - РР)	129	1377	239	1.73				
<b>Средняя тайга</b> (Сыктывкар - РР) (Урай - ЗС)	149	1754	301	1.72	147	1641	280	1.70
<b>Южная тайга</b> (Чус/Киров - РР)	154	1901	302	1.59				
<b>Южная тайга</b> (Псков - РР) (Тавда - ЗС)	168	2043	363	1.78	159	2223	217	0.97
<b>Предлесостепь</b> (Н.Новгород - РР) (Заводоуспенское, Трошково - ЗС)	169	2203	327	1.49	159	2063	257	1.25
<b>Северная лесостепь</b> (Пенза - РР) (Курган - ЗС)	181	2563	254	0.99	159	2224	217	0.97

Примечание: ДВП – длина вегетационного периода с температурой выше  $+5^{\circ}\text{C}$ ;  $\Sigma t > +5^{\circ}\text{C}$  – сумма температур выше  $+5^{\circ}\text{C}$ ;  $\Sigma$  осадков – сумма осадков вегетационного периода; ГТК Селянинова – гидротермический коэффициент Селянинова (1958 г.). ЗС – Западная Сибирь, РР – Русская равнина

Гидротермический коэффициент Селянинова отражает обеспеченность осадками сумм температур воздуха в вегетационный период. Максимальное его значение (достаточное для роста и развития *C. vulgaris*) отмечено в северной тайге (1.7), но к предлесостепи оно уменьшается (1.49), а его минимум и дефицит для роста *C. vulgaris* отмечен в северной лесостепи (0.99, Пенза).

**Западная Сибирь** – страна с суровым континентальным климатом. Увеличение степени континентальности климата с севера на юг выражено здесь гораздо менее отчетливо, чем на Русской равнине. Зимой преобладают



континентальные воздушные массы умеренных широт, которые поступают из Восточной Сибири или образуются за счет выхолаживания воздуха над территорией равнины [Борисов, 1975; Шварева, 1980]. Циркуляция воздушных масс происходит с юга на север, из области повышенного давления к берегам Карского моря. Летом преобладают слабые северные или северо-восточные ветры. Это связано с тем, что в теплое время года над Западной Сибирью устанавливается область пониженного давления, а над Северным ледовитым океаном – область повышенного давления.

Особенности климатического режима западной и юго-западной частей Западной Сибири (Притоболье), где находятся изучавшиеся популяции вереска, определяются внутриконтинентальным положением этого района, исключительной выровненностью мегарельефа, а также экранирующей ролью Уральского горного хребта. Для него характерно влияние частых влажных атлантических циклонов, с одной стороны, и мощных сибирских антициклонов с другой, а также влияние субмеридианальных: холодных и сухих арктических или весенне-летних тёплых суховейных из Центральной Азии [Борисов, 1975; Шварева, 1976].

Интенсивность среднегодовой солнечной радиации увеличивается с 81.9 ккал/см<sup>2</sup> (в полдень при ясном небе) в средней тайге (Урай) до 97.6 ккал/см<sup>2</sup> в северной лесостепи (Курган). Среднегодовая температура также закономерно увеличивается с  $-1.5^{\circ}$  до  $-0.1^{\circ}\text{C}$  [Орлова, 1962; Борисов 1975].

Средняя температура января в направлении от средней тайги к предлесостепи возрастает с  $-22.1^{\circ}$  до  $-20.8^{\circ}\text{C}$ , а затем несколько стабилизируется (или снижается до  $18.1^{\circ}\text{C}$  в Кургане). В том же направлении средняя температура воздуха июля повышается с  $+17.2^{\circ}$  до  $+18.4^{\circ}\text{C}$ .

Показатель континентальности климата заметно повышается к югу этого профиля.

Продолжительность вегетационного периода (сумма температур выше  $+5^{\circ}\text{C}$ ) возрастает со 147 суток в средней тайге (Урай) до 159 в южной (Тавда), и далее стабилизируется на том же уровне (159 суток) в предлесостепи и

северной лесостепи (Тугулым, Курган). По сравнению с аналогичными подзонами Русской равнины длина вегетационного периода в Западной Сибири в средней тайге ниже на 1.3%, в предлесостепи – на 5.9%, а в лесостепи – на 12.1%.

Сумма эффективных температур выше  $+5^{\circ}\text{C}$  в том же направлении с севера на юг Притоболья возрастает с  $1641^{\circ}\text{C}$  в средней тайге до  $2024^{\circ}\text{C}$  в южной тайге, а далее к северной лесостепи почти не изменяется ( $2063^{\circ}$ – $2224^{\circ}\text{C}$ ; таблица 2).

Средняя сумма осадков вегетационного периода уменьшается с 280 мм в средней тайге до 217 мм в южной тайге, а затем заметно возрастает в предлесостепи до 257 мм (Тугулым) и снова уменьшается к северной лесостепи до 217 мм (Курган) – до уровня южной тайги. Характерны значительные колебания количества осадков в разные годы: в тайге от 300 мм в засушливый год до 650–700 мм во влажный, а в лесостепной зоне от 170–180 мм до 500–600 мм. С апреля по октябрь обычно выпадает 70–80% годовой суммы осадков [Орлова, 1962].

Соотношение сумм температур и дождевых осадков вегетационного периода, отражаемое гидротермическим коэффициентом Г.Т. Селянинова (1958), уменьшается более, чем в 1.5 раза при переходе от средней тайги к южной – от 1.70 до 0.97, а затем, как и количество осадков, вновь возрастает до 1.2 в предлесостепи и вновь уменьшается до 0.97 (почти на 30%) в северной лесостепи.

Для Зауралья характерны частые атмосферные и почвенные весенне-летние засухи, вызывающие быстрое высыхание песчаных почв сосняков Притоболья [Санников, 1992]. Особенно остро проявляется дефицит влаги в сосняках лишайниковых и бруснично-вересково-зеленомошных. Вероятность периодов без дождей продолжительностью свыше 15–20 дней в Припышминских борах составляет 30–40 %.

## 2.2. Рельеф

Мегарельеф двух крупнейших в северной Евразии Русской и Западно-Сибирской равнин характеризуется исключительной выровненностью с колебаниями абсолютных высот в основном до 250 м, за исключением отдельных возвышенностей ледникового или трансгрессивного (морского) происхождения. В целом это определяет значительную однородность, а в Западной Сибири и почти исключительно широтное направление ландшафтно-географических зон [Гвоздецкий, 1968, 1978, 1986].

Объекты нашего эколого-географического изучения структуры популяций вереска обыкновенного в подавляющем большинстве случаев тесно ассоциированы с сосновыми лесами, приуроченными к геоморфологической области песчаных надпойменных террас древних долин рек плейстоцена (1.8 млн. лет).

В долинах рек Западной Сибири, как и Русской равнины, встречается до четырех уровней надпойменных террас: 4-ая – 50 – 80 м над уровнем рек [Долгова, 1954; Раковская, 2001]. Обычно по площади преобладают вторые террасы (20–30 м над уровнем моря), на которых доминируют сосновые леса, в том числе ассоциации с вереском. В нижних слоях террас преобладают крупнозернистые пески, в средних и верхних – средние и мелкозернистые пески. Эоловые бугристые дюнные формы рельефа с перевейными песками встречаются в долинах рек лесостепи и степи Притоболья Западной Сибири, как и на Русской равнине (Ворсклы, Дона, Волги) [Введенский, 1933; Спиридонов, 1951; Калмыкова, 1960; Гаель, 1962; Архипов, 1970; Мещеряков, 1972; Спиридонов 1978].

Мезорельеф надпойменных песчаных террас древних долин рек в общем равнинный плоско-увалистый [Санников, 1992]. Вдоль русел рек он разделяется широкими ложбинами древнего стока, а поперёк – узкими долинами притоков главной реки. В целом, он представляет собой гряды невысоких до 10–15 м (над уровнем рек) увалов, с выпуклыми вершинами и пологими склонами в средней и южной тайге. В бессточных (суффозионных) западинах

рельефа на поверхности террас развиты верховые и переходные болота [Физико-географическое районирование СССР, 1968].

### 2.3. Типы сосновых лесов

Ниже при описании типов леса на наших пробных площадях различных подзон Русской равнины и западной части Западной Сибири кратко рассмотрим их местоположение по рельефу в местных топоэкологических профилях, а также особенности древостоев, почв и растительности их фитоценозов.

#### Русская равнина

В средней тайге пробная площадь в сосняке бруснично-вересково-зеленомошном заложена на гари 35-летней давности (Сыктывкар). По ландшафтному районированию [Атлас Коми АССР, 1964] территория относится к Вычегодскому долинному району Мезенско-Вычегодской среднетаежной провинции Русской равнины. Для него характерна террасированная аллювиальная равнина с широкой поймой. На надпойменных борových террасах р. Вычегды, которые занимают в ширину несколько километров, преобладают зеленомошно-лишайниковые и лишайниковые сосняки.

Почвы – песчаные, железистые подзолы. Грунтовые воды залегают на глубине более 2 метров. [Атлас Коми АССР, 1964; Верхоланцева, 1972, 1977; Козубов, 1999]

Древостой сосны с единичной примесью берёзы, полнота 0,1–0,2.

В самом нижнем ярусе фитоценоза доминируют лишайники рода (*Cladonia*) – трубчатые, бокальчатые, а также листоватые (*Stellaria*); из мхов – *Polytrichum juniperinum*; в травяно-кустарничковом ярусе – вейник (*Calamagrostis*), кощачья лапка двудомная (*Antennaria dioica*), брусника (*Vaccinium vitis-idaea*), вереск (*Calluna vulgaris*) – куртинами [Верхоланцева, 1963].

Максимальное проективное покрытие вереска составляет – 45% (в среднем – 22.1%), максимальная длина лидирующего побега – 58.8 см (сред-

няя длина – 25.5 см). Средний прирост лидирующего побега за последние 5 лет достигает 5.1 см (в среднем – 3.7 см).

В восточной части подзоны южной тайги (Киров) сосняк бруснично-вересково-зеленомошный расположен на слабовыпуклой вершине песчаного увала. Почва подзолистая, слабогумусированная, рыхло песчаная. Грунтовые воды – глубже 2.5 м.

Древостой 95-летнего возраста; с относительной полнотой 0.7-0.9, абсолютной – 15.6 м<sup>2</sup>/га.

В моховом ярусе преобладает – *Polytrichum juniperinum* высотой 3–5 см. В травяно-кустарничковом ярусе доминирует брусника (*Vaccinium vitis-idaea*); обширные заросли вереска (*Calluna vulgaris*); единично встречается толокнянка (*Arctostaphylos uva-ursi*).

Максимальное проективное покрытие вереска достигает 63%, среднее – 18.1%; средняя длина лидирующего побега – 86.2 см, максимальная – 143 см. Средний прирост лидирующего побега за последние 5 лет равен 6.2 см, в среднем – 4.2 см.

В западной части Русской равнины подзоны южной тайги (Луга) в средней части склона песчаного увала заложена пробная площадь в сосняке бруснично-вересково-зеленомошном. Почва – песчано-подзолистая, грунтовые воды находятся на глубине около 1.5 м.

Древостой – спелый 110-летнего возраста; состав – 10С, абсолютная полнота 19.8 м<sup>2</sup>/га, бонитет II. Подрост сосны – 15–20 тыс. экз/га; подлесок отсутствует, давность пожара 25 лет.

В моховом ярусе (проективное покрытие около 70–75%) преобладает плеурозиум Шребери (*Pleurozium Schreberi*), единично – дикранум (*Dicranum sp*); лишайники рода *Cladonia* – 10%. Местами – мёртвый покров до 20%. В травяно-кустарничковом ярусе доминируют вереск (*Calluna vulgaris*) – 29,8% и брусника (*Vaccinium vitis-idaea*) – 12%; единично – осока (*Carex ericetorum*).

Величина максимального проективного покрытия вереска –77 %; в среднем его значение – 29.8 %, средняя длина лидирующего побега 112 см, максимальная – 158 см. Средний прирост лидирующего побега за последние 5 лет достигает 10.8 см, в среднем – 5.5 см.

В подзоне предлесостепи (Нижний Новгород) заложена пробная площадь, которая располагается в средней части пологого среднедренированного склона надпойменной песчаной террасы р. Волги. Почва связнопесчаная с прослойками ортзанда на глубине 50–70 см, дерново-слабо подзолистая (1.5–2 см), устойчиво свежая. Почвенная верховодка – на глубине 40–60 см. Грунтовые воды – глубже 2.5 м.

Молодой древостой 35-летнего возраста, характеризуется смешанным видовым составом 6С4Б, бонитет – II, полнота – 0.8–0.9 (абсолютная полнота 9.8 м<sup>2</sup>/га).

В подлеске – рябина (*Sorbus aucuparia*), два вида шиповника (*Rosa sp.*), ива (*Salix caprea*). В подросте – редкая ель (*Picea abies*). В травяно-кустарничковом ярусе – сравнительно богатое по видовому составу «боровое мелкотравье», в моховом ярусе – *Pleurozium Schreberi*, *Polytrichum juniperinum*. В травяно-кустарничковом покрове – брусника (*Vaccinium vitis-idaea*), черника (*Vaccinium myrtillus*), ландыш майский (*Convallaria majalis*), вейник (*Calamagrostis arundinacea*).

Максимальное проективное покрытие вереска – 34.6 % среднее значение его – 12.3 %, средняя длина – 61.2 см., максимальная – 94.2 см. Средний прирост лидирующего побега за последние 5 лет достигает 8.8 см, в среднем – 6.3 см.

В северной лесостепи (Пенза) пробная площадь заложена в сосняке зеленомошно-бруснично-черничном на пологом склоне песчаной надпойменной террасы. Почва – относительно дренированная, связно-песчаная, дерново-подзолистая, свежая, периодически влажная весной или суховатая летом.

Древостой 70-летнего возраста, I–II бонитета, 10С, полнота – 0.6-0.8 (абсолютная полнота 9.8 м<sup>2</sup>/га), единично – берёза. Тип леса – сосняк молиниевобруснично-черничный (III ряд топоаналогов, таблица 1 в главе 2).

В подлеске – дуб черешчатый (*Quercus robur*), крушина слабительная (*Frangula alnus*), рябина (*Sorbus aucuparia*).

В моховом ярусе – *Dicranum undulatum*, *Polytrichum juniperinum*, в травяно-кустарничковом – молиния голубая (*Molinia caerulea*), черника (*Vaccinium myrtillus*), брусника (*Vaccinium vitis-idaea*), орляк (*Pteridium aquilinum*), рассеянно, мозаично – *Calluna vulgaris*.

Максимальное проективное покрытие вереска – 71%, среднее значение его – 23.3 %, средняя длина – 61.2 см, максимальная – 94.2 см. Средний прирост лидирующего побега за последние 5 лет достигает 13.5 см, в среднем – 6.3 см.

**Заболоченные сосняки.** Зонально замещающие типы сосновых лесов VI ряда топоаналогичных типов сосновых лесов (таблица 1) на верховых болотах (группы *Pineta sphagnosa*), приуроченных к бессточным (или крайне слабопроточным) западинам рельефа песчаных надпойменных террас рек и флювиогляциальных арен («зандров»), представлены физиономически одним азональным типом леса «сосняк багульниково-кассандрово-сфагновый».

Уникальная пробная площадь (Мурманск) заложена на переходном проточном болоте в березняке (*Betula nana*) осоко-сфагновом с относительной полнотой 0.3, высотой от 0.5 до 1 м. Почва торфяная мокрая, многолетняя мерзлота на глубине 25–30 см [Дадыкин, 1952].

Среднее проективное покрытие вереска составляет 19.3% максимальное – 65%, средняя длина побегов – 68.1 см, максимальная – 114.3 см, средний прирост лидирующего побега за последние 5 лет – в среднем от 2.7 до 6.5 см.

В моховом ярусе абсолютно доминируют сфагновые мхи. На повышениях микрорельефа произрастают различные осоки (*Carex* sp.), вереск обык-

новенный (*Calluna vulgaris*), водяника черная (*Empetrum nigrum*), морошка (*Rubus chamaemorus*), по кромке болота - дёрен шведский (*Cornus suecica*, *Chamaepericlymenum*), актоус альпийский (*Arctous alpina*), филлодоце (*Phyllodoce coerulea*), голубика топяная (*Vaccinium uliginosum*), подбел обыкновенный (*Andromeda polifolia*), редко брусника (*Vaccinium vitis-idaea*). Повсеместно в понижениях микрорельефа среди сфагнумов, встречается жирянка (*Pinguicula* sp.), пушица влагалищная (*Eriophorum vaginatum*), пальчатокоренник (*Dactylorhiza* sp.).

В северной тайге (Архангельск) пробная площадь в сосняке багульниково-кассандрово-сфагновом расположена в неглубокой западине песчаной надпойменной террасы реки Черная Курья.

Почва – торфяная мокрая (торф слаборазложившийся светло-бурый), грунтовые воды – на глубине до 50 см. Древостой сосны (10С) 80-летнего возраста (редина с относительной полнотой всего 0.1–0.2; абсолютная полнота – 1.24 м<sup>2</sup>/га), Vб бонитета. Берёза и ель отсутствуют. В моховом ярусе абсолютно доминируют сфагновые мхи: на кочках (высотой до 30–50 см) *Sphagnum magellanicum*, *Sph. fuscum*, между кочками – *Sph. girgensonii*, *Sph. warnstorffii* и др. В травяно-кустарничковом ярусе (с общим проективным покрытием до 60–70%) доминирует вереск (*Calluna vulgaris*) со средним проективным покрытием 50,6% (максимальным – до 95%), средней длиной 81.7 см (максимальной – 140.5 см). Содоминирующие виды – багульник (*Ledum palustre*), кассандра (*Cassandra calyculata*), пушица (*Eriophorum vaginatum*), в прибрежной полосе экотона – осоки (*Carex* sp.).

В зонально-замещающем сосняке багульниково-кассандрово-сфагновом южной тайги (Псков), расположенном на торфяной залежи небольшого верхового сфагнового болота, древостой сосны (10С, 80 лет, Va бонитет), на порядок более сомкнут, чем аналогичный в северной тайге, но относительная полнота не превышает 0.5–0.6 (абсолютная полнота – 10.1 м<sup>2</sup>/га).



Видовой состав и структура нижнего яруса фитоценоза здесь (в подзоне южной тайги западной части Русской равнины) мало отличаются от такового в топоаналогичном типе леса северной тайги (Архангельск).

В моховом покрове доминируют различные виды *Sphagnum*, а в травяно-кустарничковом ярусе – водяника черная (*Empetrum nigrum*), клюква болотная (*Oxycoccus palustris*), подбел (*Andromeda polifolia*), багульник (*Ledum palustre*). Однако параметры роста вереска (среднее проективное покрытие – 18,9%, длина – 57.2 см) в 2–3 раза меньше, чем в подзоне северной тайги.

Примерно такие же, как в сосняке багульниково-кассандрово-сфагновом южной тайги (Псков), основные лесотипологические и фитоценотические параметры характерны и для пробной площади в климатически замещающем типе леса восточной части подзоны предлесостепи Русской равнины (Нижний Новгород). Древостой сосны здесь, как и в северной тайге, редкий (относительная полнота – 0.1–0.2; абсолютная – 0.98 м<sup>2</sup>/га), 35-летнего возраста, «чистый» по видовому составу (10С) Va бонитета. В нижнем ярусе, в основном отмечены те же виды, как в моховом (*Sphagnum sp.*), так и в травяно-кустарничковом ярусах - багульник (*Ledum palustre*), кассандра (*Cassandra calyculata*), клюква болотная (*Oxycoccus palustris*).

Таким образом, фитоценотическая структура зонально-замещающих сосняков багульниково-кассандрово-сфагновых во всех трёх изучавшихся подзонах Русской равнины характеризуется, во-первых, высоким видовым сходством, а во-вторых, крайней бедностью характерного комплекса видов (не превышающим 7–15 видов), что обусловлено исключительной олиготрофностью их местообитаний [Scamoni, 1956; Кац, 1957; Пьявченко, 1963].

### **Западная Сибирь**

В средней тайге (Урай) пробная площадь заложена в сосняке бруснично-вересково-зеленомошном на II песчаной террасе р. Конды в средней части склона. Древостой представлен сосной обыкновенной (*Pinus sylvestris*, 10С), 135-летнего возраста, полнотой – 0.5 (абсолютная полнота – 19,8 м<sup>2</sup>/га). Еди-

нично встречается берёза (*Betula pendula*). Почва – песчаная. Грунтовые воды – глубже 2 м. Подлесок почти отсутствует за исключением рябины обыкновенной (*Sorbus aucuparia*), шиповника коричневого (*Rosa majalis*), крушины ломкой (*Frangula alnus*) и ивы (*Salix caprea*). В травяно-кустарничковом ярусе доминируют брусника (*Vaccinium vitis-idaea*), вереск (*Calluna vulgaris*), прострел желтеющий (*Pulsatilla flavescens*). Изредка встречаются золотарник обыкновенный (*Solidago*), тромсдорфия пятнистая (*Trommsdorfia maculata*), кошачья лапка (*Antennaria dioica*), плаун (*Licopodium clavatum*), толокнянка (*Arctostaphylos uva-ursi*). В моховом ярусе – *Pleurozium schreberi*, *Dicranum undulatum*, *Polytrichum juniperinum*; лишайники – представителями рода кладония (*Cladonia*): *Cl. sylvatica*, *Cl. rangiferina*, *Cl. verticillata*, *Cl. bacillaris*.

Следует отметить встречаемость вереска сопряженно со следующими видами: багульник болотный (*Ledum palustre*), вейник наземный (*Calamagrostis epigeios*), ястребинка (*Hieracium sp.*), фиалка собачья (*Viola canina*).

Максимальное проективное покрытие вереска – 85 %, среднее – 17.2 %; средняя длина – 81.9 см, максимальная – 145.5 см. Средний прирост лидирующего побега за последние 5 лет достигает 11.2 см, в среднем – 4.8 см.

В южной тайге (Тавда) в сосняке бруснично-вересково-зеленомошном почвы рыхлопесчаные с линзами ортзанда. Грунтовые воды находятся ниже 2.5 м от поверхности почвы. Дрестовой – 10С, 30 лет, абсолютная полнота – 5.5 м<sup>2</sup>/га. Редкий подрост представлен берёзой (*Betula pendula*), осинкой (*Populus tremula*), подлесок – ольхой чёрной (*Alnus glutinosa*). В травяно-кустарничковом ярусе доминируют: вереск обыкновенный (*Calluna vulgaris*), брусника (*Vaccinium vitis-idaea*), вейник наземный (*Calamagrostis epigeios*), прострел желтеющий (*Pulsatilla flavescens*), кошачья лапка (*Antennaria dioica*). Единично встречается голубика топяная (*Vaccinium uliginosum*). Моховой ярус представлен пятнами *P. juniperinum*. Лишайники рода (*Cladonia*).

Максимальное проективное покрытие вереска – 35%, среднее значение – 9.0 %, средняя длина лидирующего побега – 48.8 см, максималь-

ная – 72.9 см. Средний прирост лидирующего побега за последние 5 лет достигает 10.3 см, в среднем – 7.0 см.

В предлесостепи (Трошкова, НПП «Припышминские боры») в сосняке бруснично-вересково-зеленомошном, расположенном в средней части пологого склона песчаного увала, древостой характеризуется следующими параметрами: 10С, возраст – 110 лет, абсолютная полнота – 24.4 м<sup>2</sup>/га.

Почва – песчаная, свежая [Каретин, 1990]. Грунтовые воды залегают на глубине ниже 2.5 м. Доминанты травяно-кустарничкового яруса: брусника (*Vaccinium vitis-idaea*), вереск обыкновенный (*Calluna vulgaris*), зимолобка зонтичная (*Chimaphila umbellata*), вейник наземный (*Calamagrostis epigeios*). Единично встречаются черника (*Vaccinium myrtillus*), прострел желтеющий (*Pulsatilla flavescens*), лапчатка прямостоячая (*Potentilla erecta*), плаун (*Lycopodium*), гудайера ползучая (*Goodyera repens*). В моховом ярусе – *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Dicranum undulatum*, реже встречается *P. juniperinum*.

Максимальное проективное покрытие вереска – 95 %, среднее – 30.4 %, средняя длина – 72.7 см, максимальная – 112 см.

На пробной площади в предлесостепи (Заводоуспенское), в сосняке бруснично-чернично-зеленомошном (III ряд топоаналогичных типов леса) древостой представлен сосной обыкновенной: 10С, 115 лет, абсолютная полнота – 26.9 м<sup>2</sup>/га. Почва – песчаная, свежая. Доминанты травяно-кустарничкового яруса: брусника (*Vaccinium vitis-idaea*), вереск обыкновенный (*Calluna vulgaris*), зимолобка зонтичная (*Chimaphila umbellata*), вейник тростниковидный (*Calamagrostis arundinacea*), кошачья лапка двудомная (*Antennaria dioica*), прострел желтеющий (*Pulsatilla flavescens*). Единично встречаются черника (*Vaccinium myrtillus*), тромсдорфия пятнистая (*Trommsdorffia maculate*), купена пахучая (*Polygonatum officinalis*), вероника колосистая (*Veronica spicata*), гвоздика Фишера (*Dianthus fischeri*), плаун булабовидный (*Lycopodium clavatum*), плаун сплюснутый (*Lycopodium complanatum*), линнея северная (*Linnaea borealis*), майник двулистный (*Maianthemum bifolium*), кле-

вер Спрыгина *Trifolium spryginii*), хвощ зимующий (*Equisetum hyemale*), хвощ лесной (*Equisetum sylvaticum*), ястребинка (*Hieracium umbellata*), мелколепестник (*Erigeron* sp.), смолёвка поникшая (*Silene nutans*), фиалка собачья (*Viola canina*), лапчатка прямостоячая (*Potentilla erecta*).

Моховой ярус представлен пятнами зеленых мхов – (*Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*).

Максимальное проективное покрытие вереска – 82 %, среднее значение его – 16.8 %, средняя высота – 67.7 см, максимальная – 130.4 см. Средний прирост лидирующего побега за последние 5 лет достигает 11.8 см, в среднем – 7.5 см.

В северной лесостепи (Курган) в сосняке бруснично-вересково-зеленомошном древостой характеризуется модальными таксационными признаками – 10С, возраст – 120 лет, абсолютная полнота – 21.3 м<sup>2</sup>/га, бонитет – II. Почва – рыхлопесчаная, свежая, грунтовые воды – глубже 2.5 м. В подлеске встречаются рябина (*Sorbus* sp.) и единично береза (*Betula pendula*). В травяно-кустарничковом ярусе доминируют: брусника (*Vaccinium vitis-idaea*), вереск обыкновенный (*Calluna vulgaris*), зимолюбка зонтичная (*Chimaphila umbellata*), вейник наземный (*Calamagrostis epigeios*), плаун булавовидный (*Lycopodium clavatum*), кошачья лапка двудомная (*Antennaria dioica*), единично встречается черника (*Vaccinium myrtillus*) высотой до 15–20 см.

В моховом ярусе доминирует *Pleurozium schreberi*, встречаются *Polytrichum commune*, *Ptilium crista-castrensis*.

Величина максимального проективного покрытия вереска – 98%, среднее значение его – 17.5 %, средняя длина – 80.3 см, максимальная – 99 см. Средний прирост лидирующего побега за последние 5 лет достигает 12.7 см, в среднем – 4.6 см.

## Глава 3. МЕТОДИЧЕСКИЕ ПРИНЦИПЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

### 3.1. Основные методические подходы

В качестве общих методических принципов (подходов) проведения сопоставимых сравнительных количественных исследований эколого-географических особенностей морфобиологической структуры, роста и жизненности ценопопуляций и особей вереска обыкновенного в сосновых лесах различных подзон и типов леса Западной Сибири и Русской равнины приняты следующие:

1. Географо-лесотипологический (ценогеографический) – сравнительный анализ параметров ценопопуляций вереска в зонально (климатически) замещающих топоэкологически аналогичных типах сосновых лесов различных подзон или географически (провинциально) замещающих типах сосновых лесов одной и той же подзоны Западной Сибири [Санников, 1974, 1992, 1997;] и Русской равнины [Гулисашвили, 1969; Исаков, 1986; Злобин, 1989].

2. Топоэколого-лесотипологический (ценоэкологический) – сравнительный анализ параметров ценопопуляций вереска в биогеоценозах различных типов сосновых лесов в местных топоэкологических профилях типов леса [Сукачев, 1964; Корчагин, 1964].

3. Ценопопуляционно-микроэкосистемный – сравнительный анализ изменчивости параметров структуры, роста и жизненности групп особей вереска в пределах одной ценопопуляции (биогеоценоза) в сериях элементарных микроэкосистем (учётных площадок) в связи с изменениями структуры и конкуренции древостоя-эдификатора сосны обыкновенной. [Санников, Санникова, 1979; Санникова, 1992].

### 3.2. Ординация и классификация местообитаний (типов сосновых лесов)

Для сравнительного географо-лесотипологического анализа структуры ценопопуляций вереска в различных типах леса и подзонах Западной Сибири и Русской равнины использованы принципы и методы географической ординации системы климатически зонально замещающих типов сосновых лесов Западной Сибири, разработанные С.Н. Санниковым [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 и 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 Западной Сибири и Русской равнины, принятая за основу наших исследований, приведена в таблице 1 в главе 2.

### **3.3. Микроэкосистемный анализ ценопопуляций вереска**

**3.3.1. Микроэкосистемный анализ.** В качестве основного для изучения влияния структуры и конкуренции древостоя-эдификатора на структуру, рост и жизненность ценопопуляций вереска, принят ценопопуляционно-микроэкосистемный подход, разработанный Н.С. Санниковой [1992]. Он позволяет провести сопряженное исследование параметров древостоя, факторов среды, вереска и их корреляционно-регрессионных связей на серии учетных площадок в пределах одного биогеоценоза.

Количественная экспресс-оценка общей конкуренции древостоя по отношению к вереску на большей части пробных площадей в сосновых лесах получена с помощью комплекса индексов корневой, световой и интегральной конкуренции, разработанных также Н.С. Санниковой [Санникова и др., 2012].

Пробные площади (размером 0.3–0.5 га) для микроэкосистемного анализа популяций вереска заложены в пределах генетически и экологически однородной популяции. Всю пробную площадь размером около 0.3 га размещали в пределах одного биогеоценоза.

Каждая пробная площадь (рисунок 3) состояла из 50–70 круговых учётных макроплощадок, в центре которых заложены квадратные микроплощадки размером 1х1 м. Всего заложено 14 пробных площадей (рисунок 4), произведен сбор данных в общей сложности с 790 круговых макроплощадок и, соответственно, 790 микроплощадок. Учётные микроплощадки закладывались для изучения факторов среды (ФАР, видовой состав живого напочвенного покрова) и параметров ценопопуляции вереска обыкновенного.

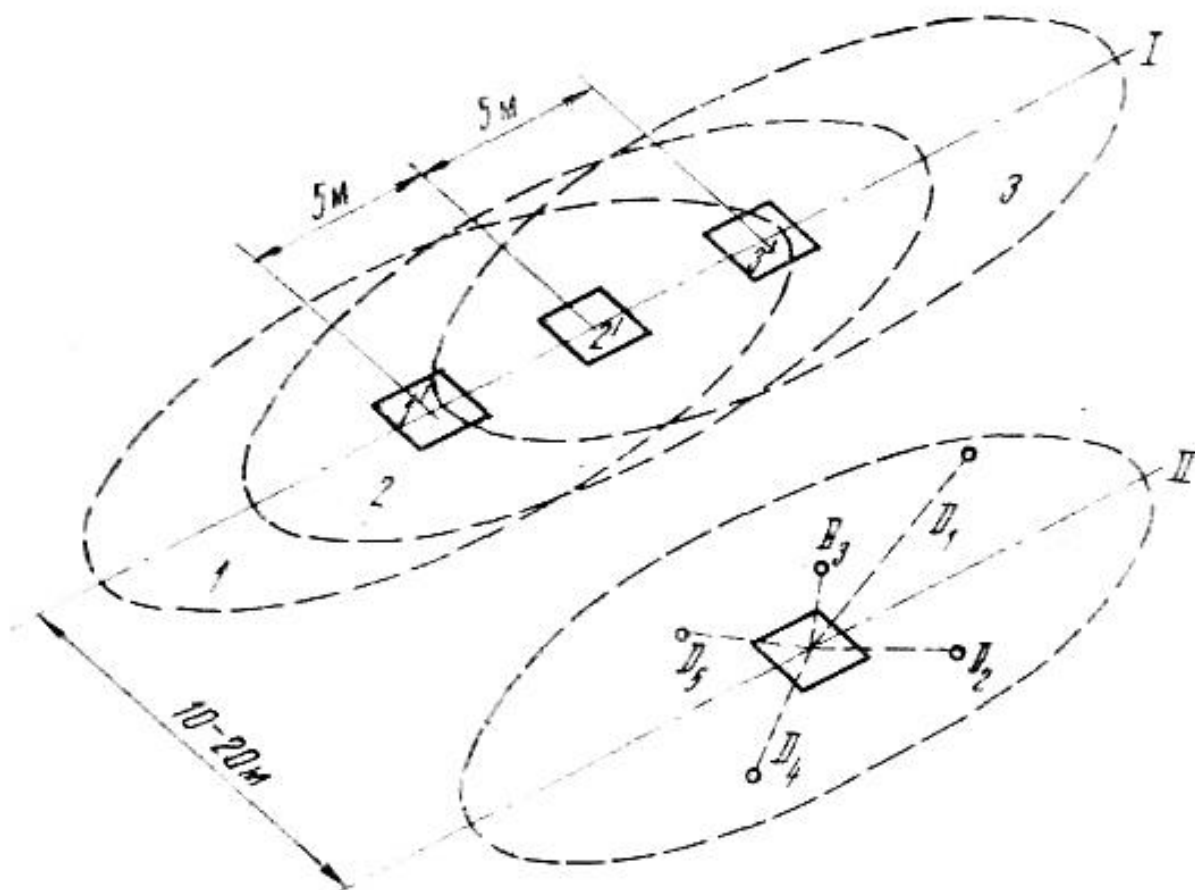


Рисунок 3. Схема размещения учётных площадок на пробной площади: I, II – трансекты; 1 – 3 круговые площадки для учёта деревьев, 1' – 3' – квадратные площадки для учёта вереска и факторов среды;  $D_1$  –  $D_5$  – расстояния от центра площадки до деревьев [Санникова, 1992].

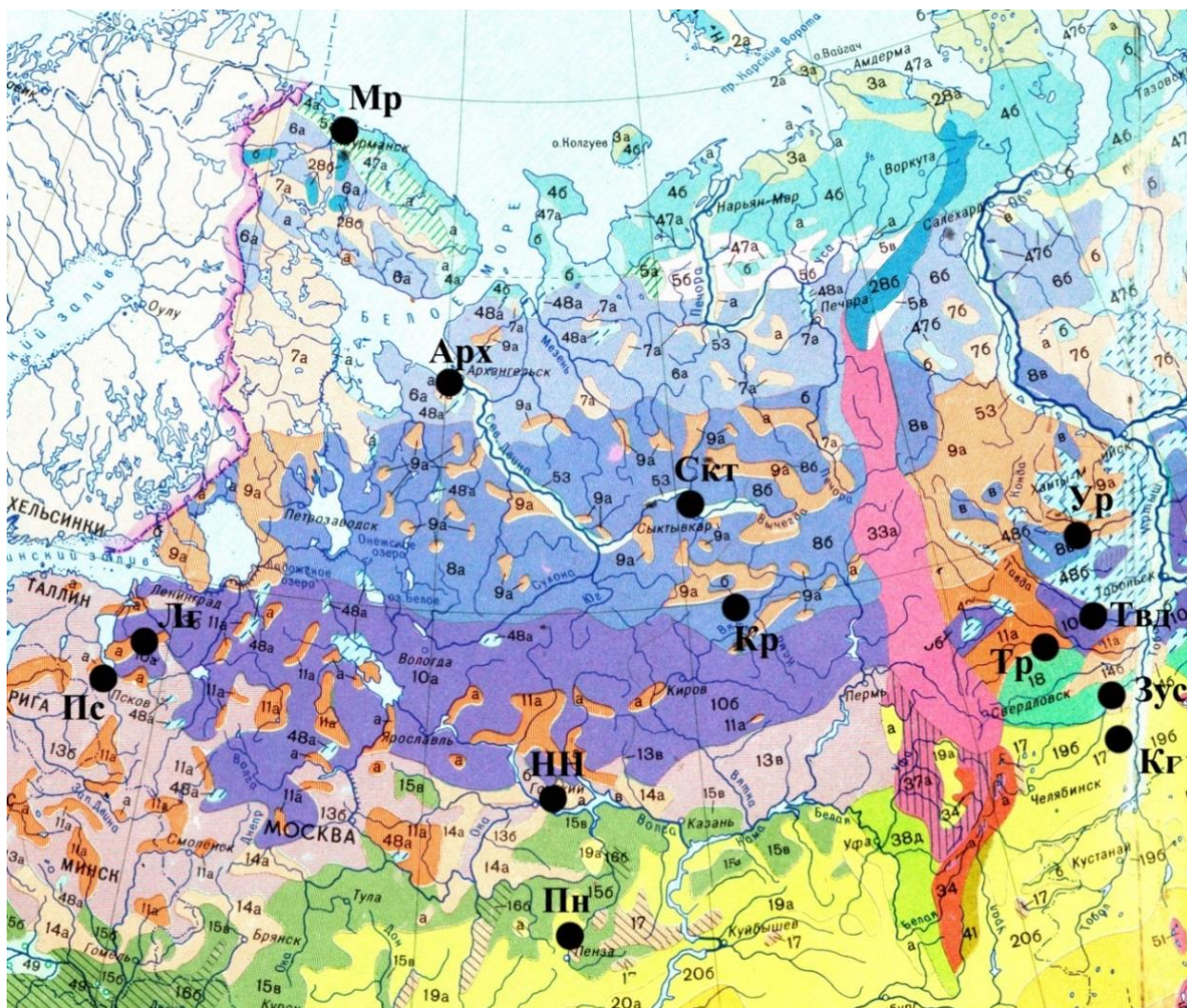


Рисунок 4. Карта-схема размещения пробных площадей

### 3.3.2. Методы изучения древостоя и факторов среды вереска

**Параметры структуры и конкуренции древостоя.** На каждой пробной площади в пределах одного биогеоценоза на 50–70 круговых площадках (с радиусом от 5 до 10 м – в зависимости от возраста, полноты и средней длины латеральных корней деревьев) проведен сплошной пересчет живых деревьев (по видам) с измерением их диаметра и расстояния от центра площадки [Смолоногов, 1970]. Диаметр стволов деревьев измеряли с помощью мерной вилки на высоте 1.3 м от поверхности почвы с точностью до 1 см. Расстояние до каждого дерева от центра площадки (дистанцию,  $D$ ) измеряли с использованием геодезической рулетки (10 м) с точностью 0.1 м. По полученным параметрам вычислены **абсолютная полнота древостоя** ( $m^2/га$ ), для каждой учетной площадки – общая **сумма площадей сечений**.



Для определения необходимого радиуса круговых учётных площадок (равного средней длине главных латеральных корней деревьев [Санникова, 1992]) на каждой пробной площади измерена их средняя длина как минимум у 3-х деревьев II класса роста. **Высоту** деревьев (по 3 дерева из 5 ступеней толщины) измеряли высотомером «Silva clino Master» (с точностью до 0.1 м).

**Факторы среды.** На всех пробных площадях в центрах круговых «макроплощадок» (на учётных «микроплощадках» размером 1x1 м) измерена интенсивность фотосинтетически активной радиации (ФАР) на высоте 40 см (высоте растений вереска), проникшей под полог древостоя (с помощью люксметра «ТКА-32»). Синхронные измерения рассеянной ФАР в 13–14 ч. на всех микроплощадках проведены в лесу, а также на открытом месте (100% приходящей ФАР) при облачности 10 баллов (во избежание бликов света). Кроме того, на каждой «микроплощадке» с помощью 100-клеточной сетки Раменского [Раменский, 1937, 1971] определены видовой состав и проективное покрытие доминант видового состава растений мохового покрова и травяно-кустарничкового яруса [Работнов, 1950].

### **3.3.3. Методы изучения морфо-биологических параметров ценопопуляций растений**

**Проективное покрытие.** Это один из важнейших параметров структуры ценопопуляций вереска, который косвенно отражает обилие его особей, успешность естественного возобновления и ценотической роли в формировании нижнего яруса лесного фитоценоза. На всех пробных площадях проективное покрытие зарослей вереска определено с помощью 100-клеточной сетки Раменского [1937] размером 1x1 м с точностью до 5%.

**Фитомасса** вереска и других видов нижнего яруса определена на 70 учётных площадках в сосняке бруснично-вересково-зеленомошном подзоны южной тайги (Тавда). Травы и кустарнички полностью срезались на уровне поверхности минерального горизонта почвы. Все растения подразделены на фракции по видам и высушены до воздушно-сухого состояния [Усольцев,

2003]. Параметр фитомассы использовался в дальнейшем при анализе конкурентного влияния древостоя-эдификатора на рост и развитие вереска.

На каждой микроплощадке измерена длина главного лидирующего побега (от места отхождения верхних латеральных корней вереска до терминальной почки), а также текущие годовые приросты терминальных побегов ( $Zh$ ) главного лидирующего побега за последние три года геодезической рулеткой (класс точности 3), с точностью до 0,5 см. Лидирующим (ортотропным) побегом считали самый высокий (длинный) побег кустарничка.

На основе этих параметров определена текущая *жизненность* особей этого вида как отношение среднего (за 3 года) годового прироста терминального побега ( $Zh$ , см) к общей длине главного лидирующего побега ( $L$ , см), выраженное в процентах [Санников, Санникова, 1985].

**Морфо-анатомическая структура.** С целью сравнительного морфо- и анатомо-фенотипического анализов различий притобольских и восточно-европейских ценопопуляций вереска изучены количественные признаки структуры его побегов и листьев в выборках 30 особей на каждой пробной площади.

Структуру годового побега вереска изучали на выборке в среднем из 30-ти особей на свежих и фиксированных образцах. С каждого образца брали по пять листьев из средней части побега. Параметры морфо-анатомической структуры листа определяли с применением бинокулярной лупы МС-2-ZOOM, штангенциркуля (ШЦ 1-125-0,1-1), линейки и оптического микроскопа *Carl Zeiss*. Поперечные срезы готовили бритвой от руки в трехкратной повторности.

В камеральных условиях в пятикратной повторности измеряли *длину междоузлий*, *длину* и *толщину листьев* из средней части побега текущего года (в измерения включали только побеги в вегетирующем состоянии, без цветочных бутонов).

На образцах листьев, фиксированных в смеси спирта и глицерина (3:1), готовили поперечные срезы. Из каждой популяции отбирали по 20 годовых

побегов, из которых готовили временные препараты в пятикратной повторности. Всего было обработано 400 временных препаратов из 4 популяционных выборок. Мацерацию (выдерживание образцов в растворе КОН) эпидермы проводили на том же фиксированном материале. Измерены в пятикратной повторности следующие параметры: длина, толщина и удлинённость листа (мм), длина междоузлия (см), длина, толщина и удлинённость клеток эпидермы (мкм), плотность устьиц и трихом (на 1 мкм желоба). Для последующей статистической обработки временные препараты изучены под микроскопом *Carl Zeiss* при увеличении (40\*15) и сфотографированы. Все линейные размеры *клеток эпидермы* определены с применением программы визуализации *AxioVizion Carl Zeiss*.

### **3.3.4. Количественная оценка структуры, корневой и световой конкуренции**

Для выявления и оценки количественных математико-статистических связей параметров морфоструктуры, роста и жизненности ценопопуляций вереска с факторами конкуренции древостоя-эдификатора использованы методы парного и множественного корреляционного анализа [Лакин, 1980]. Их применение возможно на основе принципов и методов ценопопуляционно-микроэкосистемного подхода Н.С. Санниковой [1992, 2003], а также комплекса индексов корневой, световой и интегральной конкуренции древостоя сосны обыкновенной, разработанного и апробированного с нашим участием [Санникова и др., 2012].

**Показатель корневой конкуренции дерева (Iккд)**, рассчитанный на 5 ключевых пробных площадях в сосняках бруснично-вересково-зеленомошных и двух сосняках бруснично-чернично-зеленомошных Западной Сибири и Русской равнины, определяли как отношение среднего годового прироста его ствола ( $Z_v$ ) по объёму за последние 5 лет к расстоянию от ствола ( $D$ , м) –  $Z_v / D$  [Санникова и др., 2012].

Индекс конкуренции древостоя за ФАР (далее – **индекс световой конкуренции, Iскд**), т. е. поглощения (“перехвата”) ФАР древостоем, определен

как разность  $\Phi AP_{п} - \Phi AP_{0,4}(\%)$ ; где  $\Phi AP_{п}$  – полная ФАР, приходящая к пологу крон древостоя, измеренная на открытом месте (100%);  $\Phi AP_{0,4}$  – относительная ФАР (%) под пологом леса на высоте 40 см (высоте растений вереска) от поверхности почвы, синхронно измеренная на всех учетных площадках люксметром в дневные часы (12-15 ч) с облачностью 10 баллов [Санникова и др., 2012].

**Аддитивный индекс корневой конкуренции древостоя (Икскад), т.е.** всех деревьев, достигающих корнями до данного экземпляра вереска (в центре круговой площадки), вычислен как сумма индексов этих деревьев –  $\sum Zv/D$  [Санникова, 1992, 2003]. 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 расчёта объёмного прироста ( $Zv$ ) всех деревьев на пробной площади по региональным таблицам [Смолоногов, 1970; Изюмский, 1972; Свалов, 1985; Лесотаксационный справочник, 1991; Верхунов, 1991; Лимонов и др., 1966].

Комплексный эмпирический индекс интегральной корневой и световой конкуренции древостоя по отношению к растениям нижних ярусов определен как произведение  $Iкскад = Iккд * Iскд$  [Санникова, Санников, 2012]. В качестве “фитометра”, отражающего величину интегральной экофизиологической реакции угнетения особей вереска на конкуренцию древостоя, применены параметры текущего годичного прироста за последние 5 лет терминальных побегов главной оси у растений вереска.

**Статистическая обработка результатов.** Статистическую обработку проводили с применением программ Statistica 6.0 и Exel Microsoft office 2003. Взаимосвязи параметров вереска, с одной стороны, и древостоя-эдификатора, с другой, проанализированы с помощью общепринятых методов корреляционного и регрессионного анализа [Лакин, 1980]. Для всех основных изученных параметров вычисляли среднее величин ( $M_x$ ) и ошибку среднего ( $\pm m$ ). Оценка достоверных различий морфо-анатомических пара-

метров проведена с помощью критериев Стьюдента ( $t_{st}$ ) и уровня достоверности полученных значений ( $p$ ).

В результате камеральной обработки данных полевых измерений вычислены следующие среднестатистические параметры и показатели их ошибки: ( $Mx \pm m$ ) число деревьев на 1 га, абсолютная полнота древостоя ( $m^2/\text{га}$ ), проективное покрытие ( $P$ , %), длина лидирующего побега ( $L$ , см) и текущий годичный прирост ( $Zh$ , см) и коэффициент жизненности ( $Zh/L$ ).

## Глава 4. ГРАДИЕНТЫ КЛИМАТА И ЭКОАРЕАЛА ВЕРЕСКА В СОСНОВЫХ ЛЕСАХ

Особенности экоареала ценопопуляций растений, отражаемые различными параметрами их обилия, роста и продуктивности в топологически смежных экотопах и типах леса, в значительной мере характеризуют их требования к комплексам факторов среды или их «экологическую нишу» [Hutchinson, 1957]. Таким образом, они позволяют выявить фитоценотический [Ellenberg, 1978] и биогеоценотический оптимумы вида в местном топологическом профиле типов леса, т.е. предпочитаемые местообитания вида в том или ином регионе.

Ранее некоторые предварительные показатели структуры экоареала ценопопуляций *C. vulgaris* были на основании учета (на 20–30 площадках в пределах пробной площади) выявлены в географически замещающих типах сосновых лесов подзоны предлесостепи Западной Сибири и Русской равнины [Петрова и др., 2009]. Однако на статистически надежном количественном уровне различия структуры, роста и жизненности европейских и западносибирских ценопопуляций вереска, во многом обусловленные значительными градиентами климата их местообитаний, еще недостаточно выявлены и интерпретированы.

**Градиенты климата.** Анализ климадиаграмм Вальтера [Walter, 1968; Климатический атлас СССР, 1960] (рисунок 5), составленных нами для двух восточноевропейских (Псков, Киров) и двух притобольских (Тугулым, Тавда) местообитаний *C. vulgaris* в южной части лесной зоны, выявляет значительные градиенты гидротермического режима их климата.

Средние суммы эффективных суточных температур воздуха выше +10°C за вегетационный период в Притоболье (Тавда, подзона южной тайги – 1736°, Тугулым, подзона предлесостепи – 1840°) и на Русской равнине (Киров – 1733° и Псков – 1884°, соответственно) примерно одинаковы. Это озна-

чает сходство интегральных тепловых ресурсов макроклимата для возобновления и роста *Calluna vulgaris* в сравниваемых экорегионах.

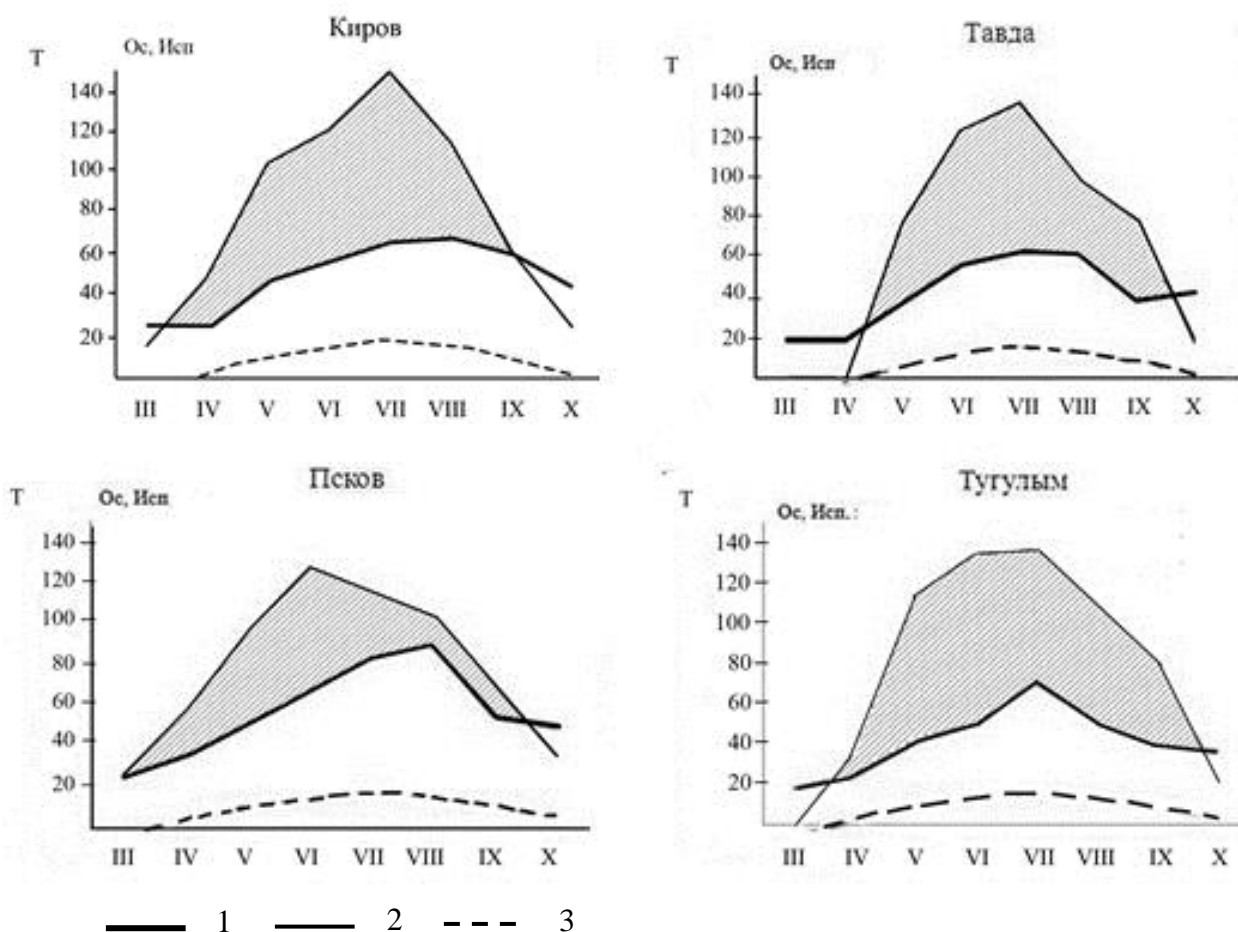


Рисунок 5. Климатодиаграммы местообитаний восточно-европейских (Киров, южная тайга; Н. Новгород, предлесостепь) и западно-сибирских (Тавда, южная тайга; Тугулым, предлесостепь) популяций *Calluna vulgaris*. Ос – осадки (1), мм; Исп – испаряемость, мм (2); Т – среднемесячная температура воздуха, °С (3).

В то же время средняя сумма осадков вегетационного периода (с мая по сентябрь включительно) в Притоболье (294 мм – Тавда и 258 мм – Тугулым) на 15–25% ниже, чем в восточноевропейских регионах (Киров – 346 мм, и Псков – 294 мм, соответственно). При этом испаряемость за вегетационный период на Русской равнине (507–542 мм) на 27–35% больше, чем в Притоболье (354–372 мм, рисунок 5). По Н.Н. Иванову (1948), коэффициенты атмосферного увлажнения вегетационного периода в подзоне южной тайги Восточной Европы (Псков – 0.696; Киров – 0.584) соответствуют умеренно влажному умеренно континентальному климату, но в той же широтной зоне

Притоболья они на 14–36% меньше (Тавда – 0.504; Тугулым – 0.444), соответствуя зоне средне континентального полузасушливого климата (коэффициенты континентальности, по В. Ценкеру (цит. по Усольцев, 2003) – 130 – 180 и 195, соответственно).

Гидротермический коэффициент Г.Т. Селянинова [1958], т.е. отношение суммы осадков к сумме температур воздуха, за летние месяцы в подзоне предлесостепи Притоболья (1.247) также на 16% меньше, чем в той же подзоне на Русской равнине (1.485).

В целом, гидротермические параметры вегетационного периода свидетельствуют о засушливости климата, а, следовательно, и почв Притоболья, особенно рыхло–песчаных почв в сосняках бруснично-вересково-зеленомошных. Средняя влажность почвы в этом типе леса в июле (5–10%) [Санников, 1966] примерно на 15–20% ниже, чем в аналогичном типе леса Русской равнины [Орлов, 1971]. В подзоне предлесостепи этого региона летние засухи на фоне антициклона продолжительностью до двух недель – обычное явление [Санников, 1992]. Кроме того, почти в каждое десятилетие в мае–июне здесь наблюдаются кратковременные, но крайне интенсивные атмосферно-почвенные засухи, вызываемые центрально-азиатскими суховеями [Байдал, 1964]. Они сопровождаются вспышками тотальных лесных пожаров [Sannikov, Goldammer, 1996].

По интенсивности солнечной радиации вегетационного периода сравниваемые регионы Русской равнины и Притоболья, расположенные на одной географической широте (57.5–58.0° с.ш.), почти не различаются [Будыко, 1977], но по числу часов солнечного сияния районы Зауралья на 30% превосходят аналогичные местообитания *C. vulgaris* на западе Русской равнины [Орлова, 1962].

Можно предположить, что отмеченные климатические различия сопоставляемых регионов Восточной Европы и Притоболья более или менее проявлялись в течение большей части плейстоцена (в течение примерно 1.8 млн. лет), определяя различные векторы естественного отбора и других факторов



адаптивной микроэволюции вереска [Санников и др., 2014]. Вероятнее всего, в его притобольских популяциях они содействовали доминированию отбора в направлении повышения ксероморфизма и засухоустойчивости.

**Особенности эоареала.** Сравнительный анализ параметров среднего проективного покрытия и высоты (длины) главных, лидирующих побегов вереска в обобщенных топоэкологических профилях географически замещающих (топоэкологически и фитоценологически аналогичных) сосняках предлесостепи Притоболья (Трошково, Заводоуспенское) и Русской равнины (Луга, Нижний Новгород) выявил значительное сходство его эоареалов в суходольных типах сосновых лесов (рисунок 6).

В Притоболье максимум проективного покрытия *C. vulgaris* находится в типе леса «сосняк бруснично-вересково-зеленомошный» ( $30.4 \pm 4.5\%$ ). При этом оно примерно в 4 раза меньше в менее обеспеченном почвенной влагой («сухом») сосняке бруснично-лишайниковом ( $7.5 \pm 2.2\%$ ), с одной стороны, и почти вдвое больше в более обеспеченном ею («устойчиво свежем») бруснично-чернично-зеленомошном ( $16.8 \pm 3.9\%$ ) с умеренно развитым мелко-травно-кустарничковым покровом (проективное покрытие – 25–50%). В сосняках чернично-зеленомошных и мелкотравно-вейниковых с еще более плотным кустарничково-травяным покровом (проективное покрытие – свыше 30–40%) лишь единично встречаются экземпляры вереска в синузиях с зелеными мхами (*Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*). Следует отметить антагонистический (близкий к типу «конкурентного исключения») характер взаимоотношений вереска и растений «борового мелкотравья», особенно злаков. Встречаемость, проективное покрытие, высота и прирост терминальных побегов вереска максимальны в микроассоциациях с зелеными мхами, но заметно уменьшаются даже при незначительном обилии и проективном покрытии (до 15–20%) трав и вересковых кустарничков (*Calamagrostis epigeios*, *Gnaphallium silvaticum*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Vaccinium myrtillus*, *Trifolium pratense* и др.).

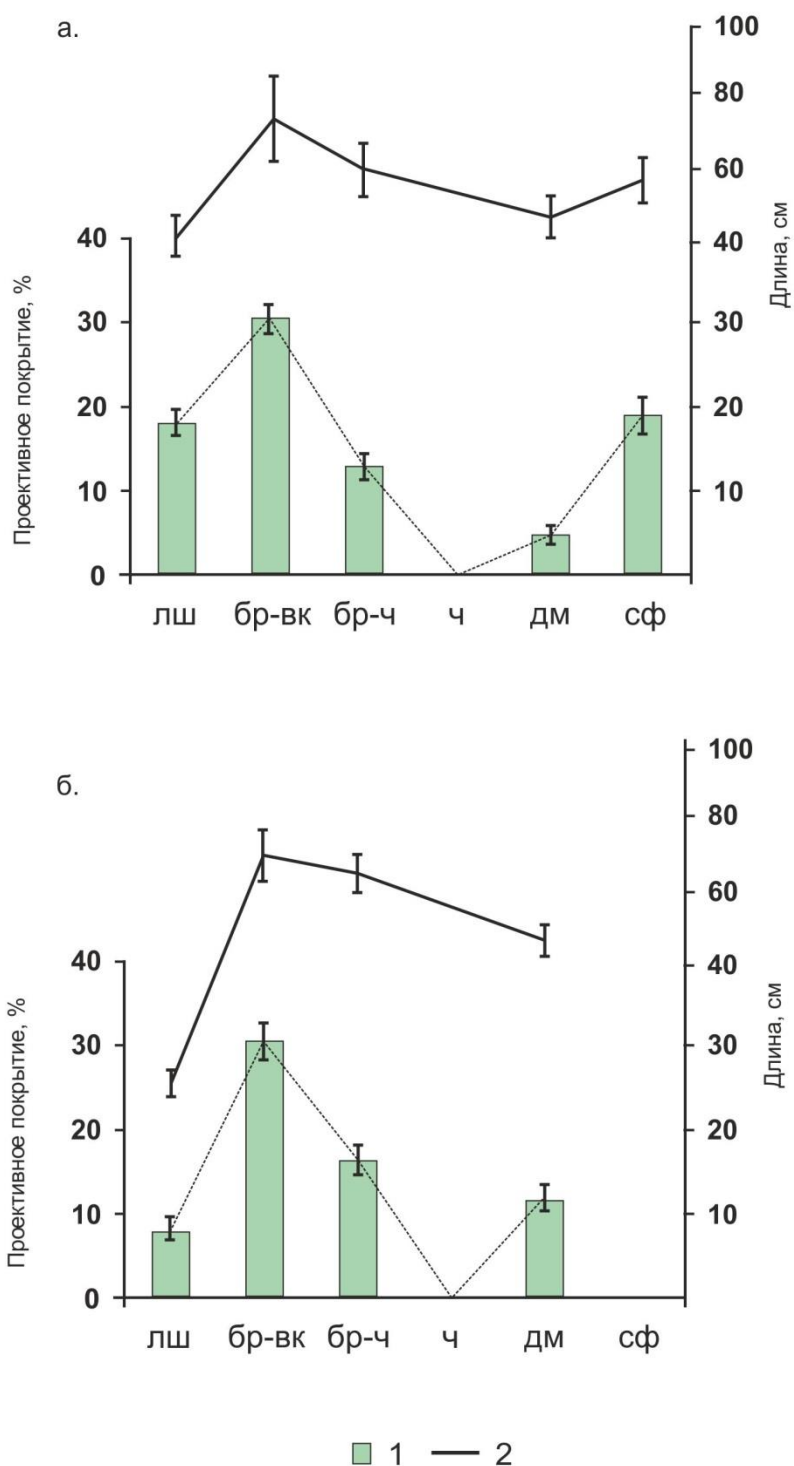


Рисунок 6. Среднее проективное покрытие и длина побегов *C. vulgaris* в географически замещающих типах сосновых лесов Русской равнины (а) и Притоболья Западной Сибири (б). 1 – проективное покрытие; 2 – длина лидирующего побега. Вертикальные линии – ошибки средних величин. Типы леса, сосняки: лш – бруснично-лишайниковый; бр-вк-зм – бруснично-вересково-зеленомошный; бр-ч – бруснично-чернично-зеленомошный; ч – чернично-зеленомошный; дм – долгомошный; сф – багульниково-кассандрово-сфагновый.

Для экоареала вереска в Западной Сибири характерно абсолютное отсутствие даже единичных особей на верховых или переходных (мезотрофных) болотах, но в то же время его сравнительно высокое покрытие ( $11.7 \pm 3.0\%$ ) на их кромках в сосняках долгомошных.

Несколько иной ценотический профиль экоареала вереска выявляется на западе Русской равнины (Луга). Здесь среднее проективное покрытие его ценопопуляций в сосняке бруснично-вересково-зеленомошном ( $29.8 \pm 3.7\%$ ) также почти в 2 раза выше, чем в смежном «сухом» бору бруснично-лишайниковом ( $18.8 \pm 4.1\%$ ), хотя с другой стороны, в более влажном сосняке бруснично-чернично-зеленомошном (Н. Новгород) оно, как и в Притоболье, достоверно (в 2.5 раза) меньше, чем в бору бруснично-вересково-зеленомошном.

В целом на Русской равнине, наблюдается достоверно большее среднее проективное покрытие вереска в сосняке лишайниковом ( $18.8 \pm 4.1\%$ ) и примерно такое же в бруснично-вересково-зеленомошном ( $29.8 \pm 3.7\%$ ), по сравнению с их аналогами в Притоболье ( $7.5 \pm 2.2$  и  $30.4 \pm 1.5\%$ , соответственно). В то же время следует отметить в 2.5 раза большее, по сравнению с аналогичным типом леса на Русской равнине, участие вереска в сложении травяно-кустарничкового яруса во «влажном» сосняке долгомошном Притоболья ( $3.5 \pm 1.2$  и  $1.7 \pm 3.0\%$ , соответственно). Вероятно, эта особенность экоареала вереска в Притоболье подтверждает «правило» В.В. Алехина [1936] о смещении типов фитоценозов вниз по градиенту увлажнения местообитания в топоэкологическом профиле типов леса по мере увеличения засушливости климата и почв.

Тем не менее, резко выраженным отличием экоареала вереска в Притоболье от европейского, является его абсолютное отсутствие как на верховых (олиготрофных), так и переходных (мезотрофных) болотах. В то же время он широко встречается, иногда доминируя в видовом составе травяно-кустарничкового яруса фитоценоза на сфагновых (мезо- и олиготрофных)

болотах Русской равнины [Кац, 1957; Gimingham, 1960; Федорчук, Нешатаев, Кузнецова, 2005; Петрова и др., 2009; Санников и др., 2014].

По нашим наблюдениям (таблица 3 в главе 5), среднее проективное покрытие вереска на верховых багульниково-кассандрово-сфагновых болотах Русской равнины составляет 50.6% в подзоне северной тайги (Архангельск), 18.9% в южной тайге (Псков) и 17.9% в предлесостепи (Н. Новгород). При этом средняя длина главных побегов вереска соответственно равна 81.7, 57.2 и 46.5 см. В целом, это свидетельствует о достаточно благоприятных для него микроклимато-эдафических условиях болотных экотопов на территории лесной зоны Русской равнины.

По средним параметрам линейного годовичного прироста терминальных побегов (6.3–7.7 см/год) и общей длины главной оси стебля (в условиях близкой полноты и конкуренции древостоя) восточноевропейские и притобольские суходольные ценопопуляции вереска также довольно слабо различаются. Однако максимальная средняя длина побегов вереска на западе Русской равнины (Луга) в сосняке бруснично-вересково-зеленомошном ( $112.0 \pm 33.2$  см) (рисунок 6) в 1.5 раза (на 54%) больше, чем в Притоболье (Трошково). «Абсолютные» максимумы длины лидирующих побегов *C. vulgaris*, достигаемые растениями в условиях отсутствия корневой и световой конкуренции древостоя, на открытых участках гарей, почти совпадают. Они составляют 143–158 см в сосняках бруснично-вересково-зеленомошных подзоны южной тайги Русской равнины (Луга, Киров) и 145 см в аналогичном типе леса подзоны средней тайги Западной Сибири, почти не уступая параметрам максимальной высоты вереска в оптимальных экогеографических условиях среды в Шотландии и Северо-Германской низменности [Gimingham, 1975].

Градиенты гидротермического режима атмосферы между местообитаниями популяций вереска обыкновенного в географически замещающих типах сосновых лесов подзон южной тайги и предлесостепи Русской равнины и Западной Сибири свидетельствуют о значительно большей засушливости климата во втором регионе.

Результаты исследований по данной главе можно обобщить следующим образом. Средние величины проективного покрытия, длины и текущего прироста лидирующего побега вереска обыкновенного и их соотношения между смежными топоэкологически аналогичными типами суходольных сосновых лесов Русской равнины, с одной стороны, и Притоболья, с другой, характеризуются значительным сходством в бруснично-вересково-зеленомошных сосняках.

Резко выраженным отличием притобольского экоареала вереска обыкновенного от европейского является абсолютное отсутствие даже отдельных особей этого вида на верховых болотах, вероятно, обусловленное недостаточной для этого термофильного вида летней теплообеспеченностью торфяного субстрата.

Биогеоэкологический оптимум параметров жизненного состояния и роста вереска как в Притоболье, так и на Русской равнине, находится в типе леса «сосняк бруснично-вересково-зеленомошный», от которого эти показатели уменьшаются, с одной стороны, к сухому бору лишайниковому, а с другой – к влажному сосняку чернично-зеленомошному.

Достоверное уменьшение проективного покрытия вереска в сосняке лишайниковом Притоболья, по сравнению с Поволжьем, и его увеличение в сосняке долгомошном согласуются с «правилом смещения» фитоценозов В.В. Алехина по градиентам влажности климата и почвы.

Абсолютные максимумы длины главных побегов вереска на Русской равнине и в Западной Сибири, достигающие 140–160 см, почти не уступают таковым в географическом оптимуме его обилия и роста в Шотландии и Северо-Германской низменности.

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

На основе системы географической ординации зонально и провинциально-географически замещающих типов сосновых лесов выявлены градиенты и некоторые тренды основных параметров морфоструктуры, роста и жизненности ценопопуляций вереска обыкновенного между различными подзонами Русской равнины и западной части Западной Сибири (Притоболье) (таблица 3).

**Проективное покрытие.** Этот фитоценотический параметр, наряду с высотой зарослей вереска тесно связанный с их фитомассой, характеризует общую вегетативную мощность и вклад ценопопуляции данного вида в сложение структуры нижнего яруса фитоценоза [Scamoni, 1956; Василевич, 1983]. В то же время для вегетативно размножающихся (клоновых) видов растений, у которых трудно выделить и количественно учесть отдельные особи, он во многом отражает и успешность естественного возобновления их ценопопуляций.

На рисунке 7 приведены и сопоставлены подзональные изменения среднего проективного покрытия зарослей вереска в направлении с севера на юг ареала в пределах Русской равнины и Западной Сибири. Они свидетельствуют о том, что в климатически замещающих сосняках бруснично-вересково-зеленомошных Русской равнины наблюдается примерно одинаковый (статистически недостоверно различающийся) уровень проективного покрытия вереска в подзонах средней тайги (Сыктывкар) и южной тайги (Киров, Луга) –  $22 \pm 5.2\%$  и  $18.1 \pm 4.2\%$ ,  $29.8 \pm 3.7\%$  соответственно, в среднем – 24.0 (рисунок 7а). Однако при переходе от южной тайги к предлесостепи отмечается резкое (в 2 раза) уменьшение проективного покрытия вереска – до  $12.3 \pm 2.7\%$ .

Таблица 3. – 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</sub> ±m	M <sub>x</sub> ±m	макс.			M <sub>x</sub> ±m	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 pana*); верховые (Псков, Н. Новгород) и переходные болота (Мурманск, Архангельск). P – проективное покрытие, L – длина, Zh – среднегодовой прирост лидирующего терминального побега; P x H – коэффициент ценотической роли [Санников, 1992].

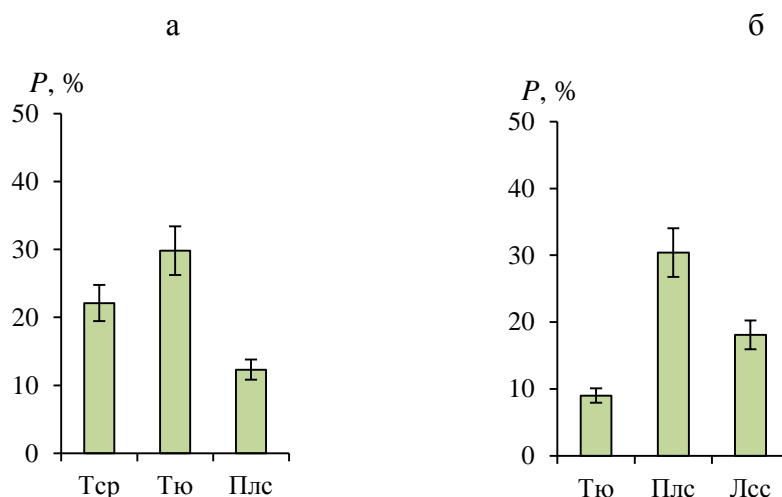


Рисунок 7. Среднее проективное покрытие *Calluna vulgaris* в сосняках бруснично-вересково-зеленомошных Русской равнины (а) и Западной Сибири (б). Тср – тайга средняя, Тю – тайга южная, Плс – предлесостепь, Лсс – лесостепь северная.

Более отчетливый географический тренд проективного покрытия вереска наблюдается в Притоболье Западной Сибири. Значительное повышение среднего проективного покрытия вереска установлено в топоэкологически аналогичных сосняках бруснично-вересково-зеленомошных в направлении от подзоны южной тайги (Тавда) к предлесостепи (Трошково). Здесь оно возрастает более, чем в 3 раза – с  $9.0 \pm 2.7\%$  до  $30.4 \pm 4.5\%$  (рисунок 7 б), хотя далее к северной лесостепи вновь уменьшается до  $17.5 \pm 4.5\%$ .

Выявленный тренд повышения доли проективного покрытия вереска от южной тайги к предлесостепи Западной Сибири, по-видимому, отражает его термофильность, а дальнейшее снижение к лесостепи – его повышенную потребность к влажности местообитания. Суммы эффективных температур воздуха выше  $+10^\circ\text{C}$  в подзоне предлесостепи на 22 % больше, чем в подзоне южной тайги. С другой стороны, гидротермический коэффициент Селянинова (таблица 2 в главе 2), отражающий степень обеспеченности сумм температур для роста растений влагой [Селянинов, 1958; Шашко, 1967] в северной лесостепи Западной Сибири на 22% меньше, чем в предлесостепи и, по-видимому, недостаточен для роста и развития вереска обыкновенного.

**Длина и прирост лидирующего побега.** Определенная величина этого линейного параметра, достигаемая в том или ином возрасте, отражает вегета-



тивную мощность («бонитет», продуктивность) особей и ценопопуляций вереска.

Судя по диаграмме (рисунок 8 а), на Русской равнине средняя длина ( $L$ ) лидирующих побегов вереска в зонально замещающих сосняках бруснично-вересково-зеленомошных более, чем в два раза, возрастает в направлении от подзоны средней тайги ( $25.5 \pm 5.3$  см, Сыктывкар) к южной тайге ( $86.2 \pm 24.0$  см, Киров), но далее в предлесостепи ( $61.2 \pm 17.3$  см) в сосняке бруснично-чернично-зеленомошном он уменьшается почти в полтора раза, даже при почти вдвое меньшей абсолютной полноте древостоя.

В то же время текущий годичный прирост ( $Z_h$ ) главных побегов вереска по длине постепенно возрастает с  $3.7 \pm 0.9$  до  $6.3 \pm 1.9$  см/год, а их общий средний (за 19–35 лет) прирост также увеличивается с  $1.0 \pm 0.3$  до  $3.2 \pm 0.7$  см (рисунок 8). Таким образом, можно констатировать тенденцию повышения средней и текущей скорости роста побегов вереска в направлении с севера на юг его ареала в пределах от средней тайги до предлесостепи Русской равнины.

В Западной Сибири средняя длина главных побегов (рисунок 8 б) и текущий годичный прирост терминальных побегов вереска (рисунок 8 г), как и на Русской равнине, возрастают от южной тайги к предлесостепи (рисунок 8 б). Далее к северной лесостепи длина лидирующих побегов вереска продолжает увеличиваться, но их текущий терминальный прирост, отражающий его жизненность, уменьшается. Вероятно, это связано с уменьшением гидротермического коэффициента климата Селянинова (таблица 2 в главе 2) и повышением засушливости климата, почвы и корневой конкуренции древостоя сосны [Санникова, 1992]. Общий средний прирост главных побегов (за 3–5 лет) вереска в пределах четырех подзон Западной Сибири почти не изменяется, разница между подзонами недостоверна.

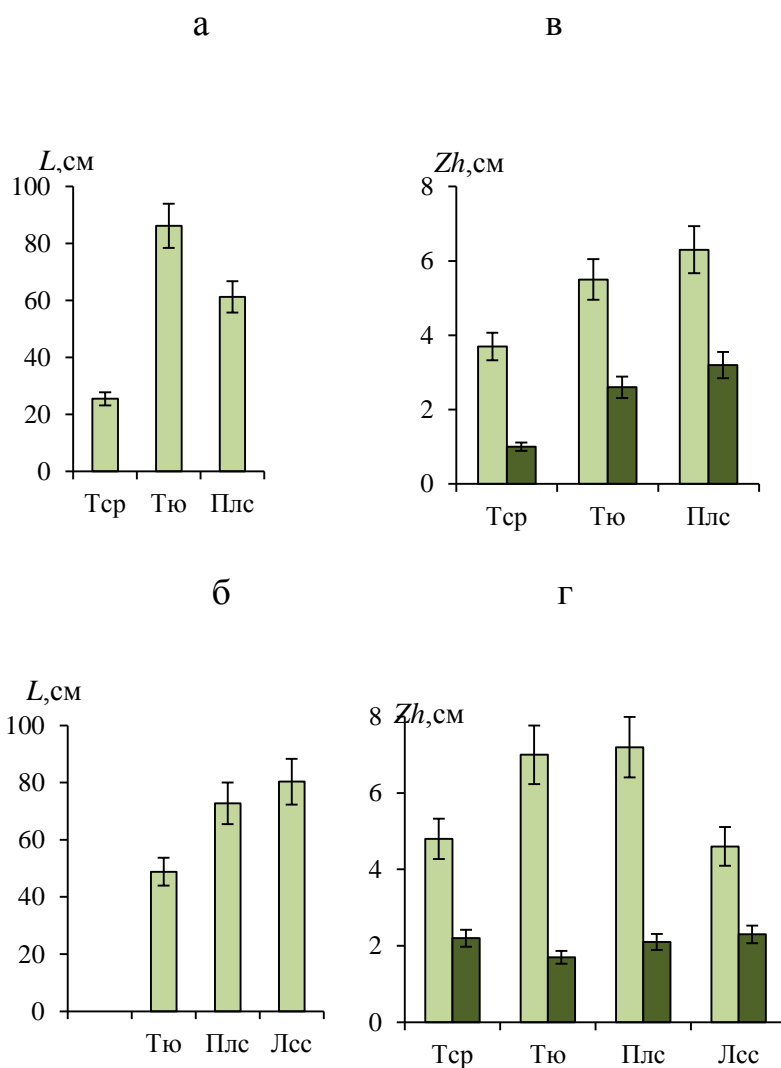


Рисунок 8. Средняя длина лидирующего побега (а, б) и общий средний и текущий прирост лидирующего побега (в, г) *Calluna vulgaris* в географически замещающих топоаналогичных сосняках бруснично-вересково-зеленомошных Русской равнины (а, в) и Западной Сибири (б, г). Тсп – тайга средняя, Тю – тайга южная, Плс – предлесостепь, Лсс – лесостепь северная.

**Жизненность ценопопуляций.** Зонально-географические тенденции изменения жизненности ценопопуляций вереска, отражаемые параметром  $Zh/L$ , показаны на рисунке 9.

В сосняке бруснично-вересково-зеленомошном средней тайги Русской равнины (Сыктывкар) в редколесье сосны (относительная полнота – 0.1-0.2) вереск характеризуется средним уровнем жизненности ( $Zh/L$ ) (10.6%). Но на обеих пробных площадях в сомкнутых сосняках (с абсолютной полнотой 18.1–19.8 м<sup>2</sup>/га) в топоаналогичных типах леса южной тайги (Луга, Киров) параметр  $Zh/L$  снижается до экологического минимума (4.9%). Вероятно, это

обусловлено здесь максимальной для региона Русской равнины длиной (86.2–112.0 см) и возрастом зарослей вереска (до 35 лет в Луге).

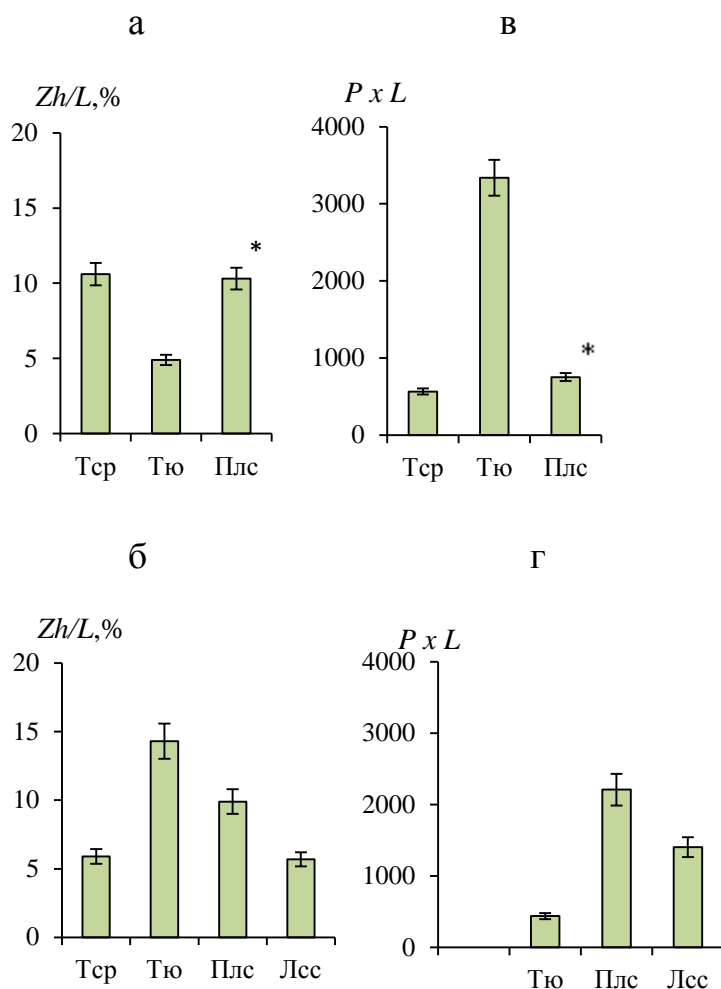


Рисунок 9. Жизненность (а, б) и коэффициент ценотической роли (в, г) *Calluna vulgaris* в географически замещающих топоаналогичных сосняках бруснично-вересково-зеленомошных Русской равнины (а, в) и Западной Сибири (б, г). Тср – тайга средняя, Тю – тайга южная, Плс – предлесостепь, Лсс – лесостепь северная

В географически замещающих сосняках бруснично-вересково-зеленомошных южной тайги и предлесостепи Западной Сибири жизненность ценопопуляций вереска ( $Zh/L$ ), даже в условиях более высокой полноты древостоев (24.4–26.9 м<sup>2</sup>/га) примерно такая же (7.0–7.5%), как на Русской равнине (разница статистически недостоверна). При этом в направлении с севера на юг ареала она вначале – от средней тайги до южной – достоверно возрастает от минимума (5.9%) до оптимальных значений (11.1%), а затем вновь падает до минимума (5.7%). Таким образом, в Западной Сибири прослеживается закономерный зональный тренд изменений жизненности ценопопуляций

вереска, который при близкой полноте, а также и конкуренции древостоя, по-видимому, так же, как и на Русской равнине, может быть обусловлен, прежде всего, соответствующими градиентами гидротермических факторов климата и песчаных почв (таблица 2 в главе 2).

**Ценотическая роль вереска.** Определенные географические градиенты выявляются также и в изменениях «коэффициентов ценотической роли» [Санников, 1992] вереска в формировании травяно-кустарничкового яруса фитоценозов климазамещающих типов сосновых лесов (рисунок 9). Этот комплексный эмпирический параметр структуры ценопопуляций в фитоценозе определяется как произведение среднего проективного покрытия на среднюю высоту травостоя того или иного вида, характеризуя его виртуальный объем в структуре фитомассы травяно-кустарничкового яруса и в некоторой мере отражает его конкурентную роль по отношению к другим видам сообщества.

В топоаналогичных сосняках Русской равнины коэффициент ценотической роли вереска в составе травяно-кустарничкового яруса возрастает почти в 6 раз – с 566 в средней тайге (Сыктывкар) до 3338 в южной тайге (Луга), отражая увеличение абсолютной вегетативной массы вереска (рисунок 9). Примерно такой же рост в 5 раз (от 439 до 2210) ценотического объема вереска прослеживается при переходе от южной тайги к предлесостепи Западной Сибири (рисунок 9), хотя далее к югу он вновь уменьшается в 1.5 раза (до 1405). Вероятно, это связано с повышением засушливости климата и песчаных почв сосняка бруснично-вересково-зеленомошно-мелкотравного в северной лесостепи, по сравнению с его предлесостепным аналогом (таблица 1 в главе 2). В климатически замещающем сосняке бруснично-вересково-молиниевом подзоны северной лесостепи Русской равнины (Пенза), где проективное покрытие вереска составляет около 20–25%, а длина стеблей всего 50–60 см, коэффициент его ценотической роли примерно в два раза ниже, чем в предлесостепи, что, вероятно, отражает большую засушливость климата и почв этого экорегиона.

**Особенности структуры болотных ценопопуляций.** В отличие от Притоболья Западной Сибири, вереск встречается, успешно возобновляется и растет на верховых (олиготрофных) и переходных (мезотрофных) болотах не только на западе, но и на востоке Русской равнины [Петрова и др., 2009]. Результаты изучения морфологической структуры ценопопуляций вереска в зонально замещающих типах сосняков багульниково-кассандрово-сфагновых VI ряда топоаналогов на верховых болотах Русской равнины приведены в таблице 3.

В основной части ареала, в пределах лесной зоны, проективное покрытие зарослей *Calluna vulgaris* (почти полностью приуроченных к верхней, и в меньшей мере к средней, частям нанорельефа кочек) оказалось максимальным в северной тайге (Архангельск,  $50.6 \pm 17.6\%$ ). В подзоне южной тайги запада Русской равнины (Псков) оно уменьшается до уровня ( $18.9 \pm 5.6\%$ ), близкого к таковому в суходольных сосняках бруснично-вересково-зеленомошных той же подзоны (Киров  $18.1 \pm 4.2\%$ , Луга  $29.8 \pm 3.7\%$ ), а на востоке Русской равнины, в сосняке бруснично-чернично-зеленомошном предлесостепи (Н. Новгород), вновь несколько возрастает ( $17.9 \pm 4.9\%$ ).

В общем, по средним параметрам проективного покрытия вереск на верховых болотах Русской равнины почти не уступает, а в северной тайге (Архангельск) превосходит таковые на смежных суходолах. Даже в подзоне предлесотундры, где вереск ассоциируется с редколесьем карликовой березы (*Betula nana*), оно примерно такое же, как в южной тайге (Псков,  $18.9 \pm 5.6\%$ ).

Средняя длина лидирующего побега его кустов на болоте уменьшается с  $81.7 \pm 18.9$  см в северной тайге до  $57.2 \pm 15.6$  см в средней тайге (Псков) и до  $46.5 \pm 17.1$  см в предлесостепи (Н. Новгород). В лесотундре средняя высота кустов вереска ( $68.1 \pm 17.2$  см) несколько выше, чем на верховом болоте в подзоне южной тайги (Псков,  $57.2 \pm 15.6$  см).

По параметрам текущего прироста главных терминальных побегов вереска в длину выявляется отчетливый тренд повышения от предлесотундры (Мурманск) к южной тайге (Псков,  $57.2 \pm 15.6$  см), а затем снижения к предле-

состепи ( $46.5 \pm 17.1$  см). Соответственно изменяются и параметры жизненности ценопопуляций, отражаемые отношением  $Zh/L$  – 13.8 и 8.8 см, соответственно.

В целом по комплексу параметров проективного покрытия и роста ценопопуляции вереска на болотах, даже в северной тайге Русской равнины, характеризуются достаточно высоким жизненным состоянием.

В климатически замещающих типах сосняков бруснично-вересково-зеленомошных Притоболья и в направлении от южной тайги к предлесостепи наблюдается значительное повышение проективного покрытия вереска, вероятно, обусловленное его термофильностью, а затем – его уменьшение к северной лесостепи, по-видимому, связанное с ростом дефицита влажности климата.

В направлении от подзоны средней тайги к предлесостепи обеих ландшафтных стран средняя длина лидирующих побегов, а также их текущий годичный и общий средний прирост достоверно повышаются (за исключением южной тайги Русской равнины), но в Западной Сибири далее к северной лесостепи текущий прирост уменьшается.

Достоверное уменьшение жизненности ценопопуляций вереска в Притоболье отмечено в направлении к северу и югу от максимума в южной тайге, но на Русской равнине определенного тренда не выявлено.

Общее увеличение коэффициента ценотической роли вереска в структуре травянисто-кустарничкового яруса 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.

Параметры жизненности ценопопуляций вереска в сосняке бруснично-чернично-зеленомошном Притоболья (Заводоуспенское) не уступают таковым в географически замещающем топоаналоге Русской равнины (Нижний Новгород), а по проективному покрытию даже превышают их.

## Глава 6. МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ И АНАТОМИЧЕСКИЕ ПАРАМЕТРЫ ОСОБЕЙ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ (*CALLUNA VULGARIS* L.)

Кратко рассмотрим основные морфологические и анатомические особенности годичного побега и листа вереска в Притоболье и на Русской равнине.

*Calluna vulgaris* – вид монотипичного рода *Calluna*, на протяжении обширного ареала которого следовало бы ожидать сходство морфоанатомических признаков [Gaudio et al. 2011; Санников и др., 2014]. Между тем, в результате анализа комплекса морфологических и анатомических признаков особей вереска в популяциях, расположенных на трансекте, ориентированной в направлении с востока на запад ареала (Заводоуспенское – Гомель), нами выявлены некоторые его достоверные географические градиенты (таблица 4).

На этой трансекте с целью изучения сравнительной морфологоанатомической структуры листа *C. vulgaris* (L.) Hull были проанализированы 4 популяционные выборки его особей (Заводоуспенское, Пенза, Сыктывкар, Гомель).

В условиях предлесостепи Западной Сибири терминальные почки годичных побегов часто отмерзают. В этом случае функцию лидирующего побега принимает на себя один из латеральных побегов. В условиях Русской равнины терминальная почка и побег, как правило, сохраняются. Обычно у побега наблюдаются две фазы активного роста в течение вегетационного периода. Нижняя часть, составляющая примерно 2/3 общей длины годичного побега, разрастается. К концу лета в пазухах его нижних листьев закладываются почки, из которых развиваются вегетативные побеги, а в пазухах верхних листьев – генеративные почки. Верхняя часть годичного побега – около 1/3 его общей длины – начинает активный рост после фазы цветения. Листья здесь мелкие – от  $1.2 \pm 0.01$  до  $2.0 \pm 0.04$  мм длиной, междоузлия просматриваются слабо. Листья, прикрывающие нижнюю часть вегетативных побегов,

наиболее крупные – длиной до  $4.0 \pm 0.05$  мм. Аналогично строение и развитие годовичного побега вереска, произрастающего в Западной Шотландии [Mohamed, Gimingham, 1970].

Листья у вереска в Притоболье, как и побег, опушенные, трехгранные [Яковлева, Бармичева, 2005; Онегин, 2008]. Одна грань расположена с абаксиальной стороны, формируя желоб. Как и на Русской равнине, он образован абаксиальной эпидермой, центральная часть которой прогибается вовнутрь. Желоб покрыт одноклеточными часто расположенными трихомами (рисунок 10 б). Клетки абаксиальной эпидермы крупные с извилистыми стенками. Для популяций на Русской равнине характерны более длинные и широкие эпидермальные клетки (таблица 4), по сравнению с Притобольской. Устьица ориентированы вдоль всего желоба с двух сторон листа. Они располагаются группами в количестве от трех до шести (рисунок 10).

Грани листа, расположенные с адаксиальной стороны листа, также покрыты трихомами, но более мелкими (одноклеточными и реже расположенными) (рисунок 8). Клетки эпидермы в условиях предлесостепи Западной Сибири, несколько более мелкие (по сравнению с Гомелем), отличаются менее извилистыми стенками, чем у клеток адаксиальной эпидермы. В популяции Гомеля адаксиальная эпидерма часто безустыичная или с небольшим числом устьиц в средней части пластинки.

Хлоренхима листа вереска, в большинстве случаев двухслойная, четко подразделяется на палисадную и губчатую, как в Притоболье, так и на Русской равнине. Клетки столбчатой хлоренхимы расположены на абаксиальной части листа. В среднем их длина – от  $29.08 \pm 0.29$  до  $35.35 \pm 0.35$  мкм; межклетников мало. К проводящему пучку подходят тяжи, состоящие из клеток губчатой хлоренхимы размером от  $5.52 \pm 0.30$  до  $8.70 \pm 0.33$  мкм и выполняющие в клетке транспортную функцию.

Меньшее количество клеток хлоренхимы примыкает к адаксиальной эпидерме. Они мелкие – 6.40–13.70 мкм, округлой формы.



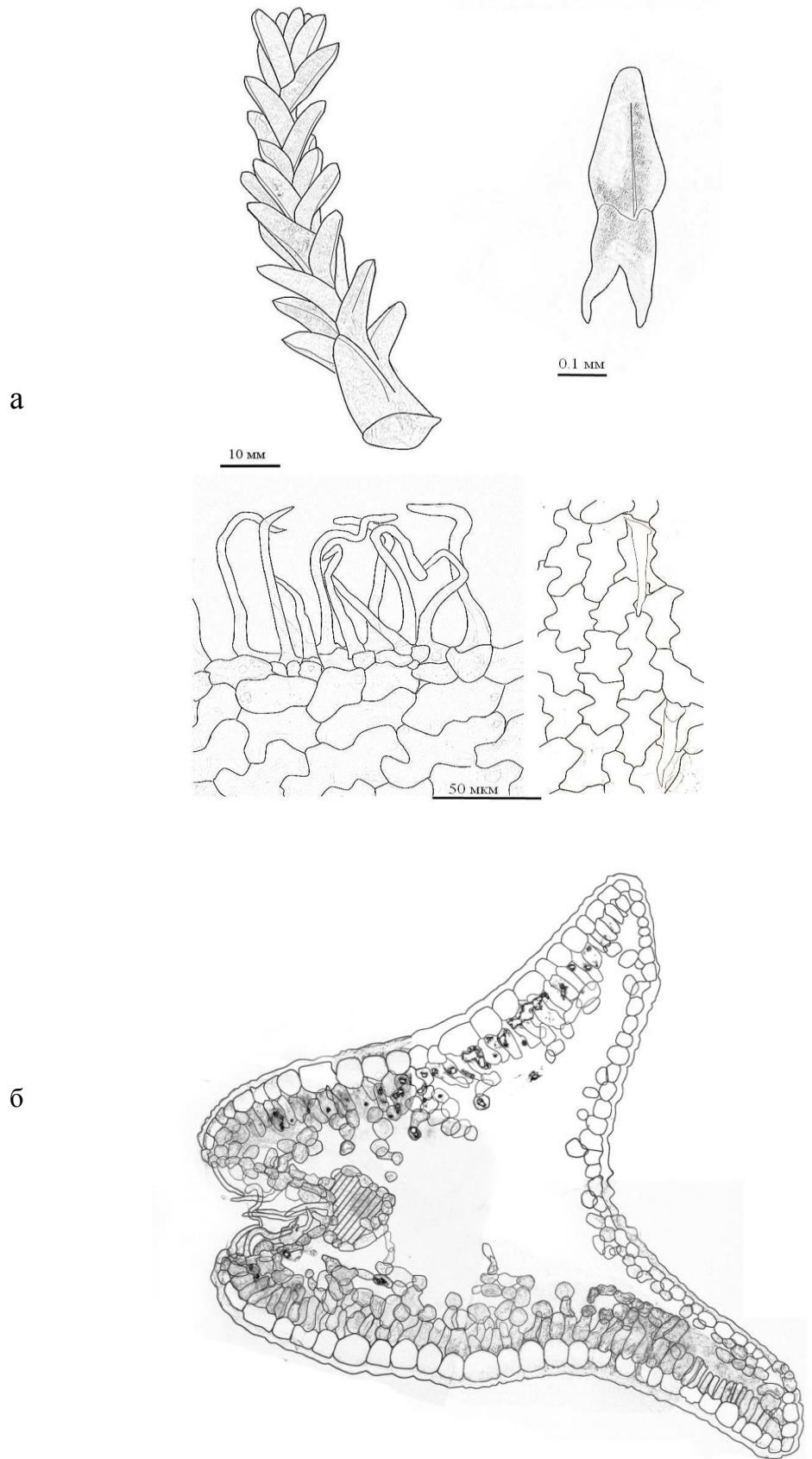


Рисунок 10. Морфо-анатомические параметры годичного побега *C. vulgaris*: а: 1 – фрагмент годичного побега; 2 – лист; 3 – трихомы, окаймляющие желоб, расположенный на абаксиальной стороне листа; 4 – трихомы, расположенные с адаксиальной стороны листа; б: поперечный срез листа (15\*20).

В целом, линейные размеры (толщина и ширина) палисадной и губчатой хлоренхимы, а также их площадь и удлиненность клеток популяций Русской равнины и Притоболья отличаются слабо (таблица 4).

Таблица 4. – Средние анатомические и морфологические параметры листа в популяциях *C. vulgaris* ( $p \leq 0.05$ )

Признаки	Заводоуспенское	Сыктывкар	Пенза	Гомель
	(N=20)	(N=20)	(N=20)	(N=20)
	$M \pm m_M$	$M \pm m_M$	$M \pm m_M$	$M \pm m_M$
$K_{трх}$	17.76±0.75	24.33±0.71	19.27±0.85	10.31±0.60***
$K_{уст}$	13.32±0.63	15.69±0.80	9.74±0.46***	16.44±0.55
$L_{кэ}$	53.10±2.00	55.27±2.23	53.00±2.67	57.73±2.78
$T_{кэ}$	23.24±1.35	24.83±1.74	24.60±1.13	23.87±1.38
$У_{кэ}$	0.44±0.02	0.45±0.02	0.47±0.02	0.42±0.02
$S_{кэ}$	1010.54±70.01	1120.62±67.01***	1144.41±90.19	1159.20±109.45
$P_{кэ}$	170.68±5.78	171.37±5.13	164.79±3.14	181.94±4.43
$L_l$	2.36±0.04***	1.60±0.03	1.74±0.05	1.81±0.05
$T_l$	0.76±0.02***	0.58±0.02	0.41±0.01	0.48±0.01
$У_l$	0.32±0.01	0.37±0.01	0.24±0.01	0.27±0.01

Примечание:  $K_{трх}$  – количество трихом в 50 мкм длины желоба листа;  $K_{уст}$  – количество устьиц в 50 мкм длины желоба листа;  $L_{кэ}$ , мкм – длина клетки эпидермы;  $T_{кэ}$ , мкм – толщина клетки эпидермы;  $У_{кэ}$  – удлиненность клетки эпидермы;  $S_{кэ}$ , мкм<sup>2</sup> – площадь клетки эпидермы;  $P_{кэ}$ , мкм – периметр клетки эпидермы;  $L_l$ , мм – длина листа;  $T_l$ , мм – толщина листа;  $У_l$  – удлиненность листа;  $N$  – повторность измерений. \*\*\* - признаки, по которым дифференцируются изучаемые популяции *C. vulgaris* (при  $p \leq 0.00001$ ).

Максимальные длина и толщина листа найдены нами в Заводоуспенском (2.36±0.04 и 0.76±0.02 мм, соответственно), минимальная (почти вдвое меньше) толщина – в Пензе (0.41±0.01 мм). Разница в параметрах длины и

особенно толщины листа вереска между ценопопуляциями Притоболья (Заводоуспенское) и восточной границы Европейского ареала (Пенза–Сыктывкар) статистически достоверны на высоком доверительном уровне  $p \leq 0.00001$ . Этот признак может служить одним из диагностических для обоснования выделения особых таксонов вереска в Притоболье. Максимальные показатели удлиненности листа выявлены в Сыктывкаре ( $0.37 \pm 0.01$ ).

В отличие от малоизменчивых параметров клеток хлоренхимы, линейные размеры клеток эпидермы в крайних географических точках (Гомель, Заводоуспенское) различаются статистически недостоверно – на 8% ( $57.73 \pm 2.58$  и  $53.10 \pm 2.00$  мкм, соответственно) по длине клетки и на 2.6% по толщине ( $23.87 \pm 1.38$  и  $23.24 \pm 1.35$  мкм, соответственно). Показатель удлиненности клетки эпидермы увеличивается в направлении с востока ( $0.44 \pm 0.02$ ) на запад ( $0.47 \pm 0.02$ ) с небольшим спадом в Гомеле ( $0.42 \pm 0.02$ ). Максимальное число устьиц отмечено в Гомельской популяции ( $16.44 \pm 0.55$ ), а минимальное – в Пензенской ( $9.74 \pm 0.46$ ). Вероятно, достоверно меньшее число устьиц в Пензе ( $p \leq 0.00001$ ) – результат адаптации к засушливому климату лесостепи.

Таким образом, количественный анализ средних морфологических и анатомических параметров листа вереска в его географических удалённых ценопопуляциях на трансекте Гомель–Сыктывкар–Пенза–Заводоуспенское и т.д. выявил их некоторые статистически достоверные градиенты.

Высоко достоверные различия в средних параметрах длины и особенно толщины листа между популяциями вереска в Притоболье (Заводоуспенское) и на восточной границе его европейского ареала (Сыктывкар, Пенза) с другими вероятными различиями (генетическими и экологическими) [Санников и др., 2014 г.; Cherepanova, Petrova, Mishchikhina, 2015] могут служить основанием для выделения длительно изолированной группы *Calluna vulgaris* в качестве особого таксона этого вида.

Статистически достоверные различия по параметрам анатомической структуры клеток гиподермы (особенно хлоренхимы) в изучавшихся популяциях не выявлены.

Достоверно меньшее количество устьиц на листьях вереска в северной лесостепи Русской равнины (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

Задачей данной главы является выявление количественных связей параметров структуры, роста и жизненности ценопопуляций вереска с изменениями параметров конкуренции древостоя-эдификатора сосны в зонально замещающих типах сосновых лесов различных подзон Западной Сибири «сосняках бруснично-вересково-зеленомошных»: средней тайге (Урай), южной тайге (Тавда), а также в сосняке бруснично-чернично-зеленомошном предлесостепи (Заводоуспенское), а также в аналогичных, географически замещающих типах леса на востоке (Н. Новгород) и западе Русской равнины (Луга).

**Западная Сибирь.** На рисунках 11, 12, 13 приведены результаты регрессионного анализа связей текущего прироста терминальных годовичных побегов вереска с индексами корневой, световой и интегральной конкуренции, определенными по методу Н.С. Санниковой [Санникова и др., 2012]. Анализ показал, что в зонально замещающих типах сосняков наблюдается достаточно тесная и достоверная ( $p \leq 0.05$ ) корреляция текущего прироста терминальных побегов вереска с индексом корневой конкуренции. При этом она возрастает в направлении с севера ( $R^2 = 0.29$  в средней тайге, Урай, рисунок 11 а) на юг ( $R^2 = 0.32$  в южной тайге, Тавда, рисунок 12 ж); а в сосняке бруснично-чернично-зеленомошном предлесостепи  $R^2 = 0.43$  (Заводоуспенское, рисунок 13 а). По-видимому, это отражает усиление корневой конкуренции древостоя в связи с ростом дефицита почвенной влаги [Санников, Санникова, 1985; Санникова, 1992, 2009]. В большинстве случаев несколько меньшая ( $R^2 = 0.18$ , Тавда, рисунок 12 з;  $R^2 = 0.27$ , Заводоуспенское, рисунок 13 б), реже такая же ( $R^2 = 0.30$ , Урай, рисунок 11 б), как с индексом корневой конкуренции, парная корреляция характерна и для связей прироста терминальных побегов вереска с индексом световой конкуренции древостоя.

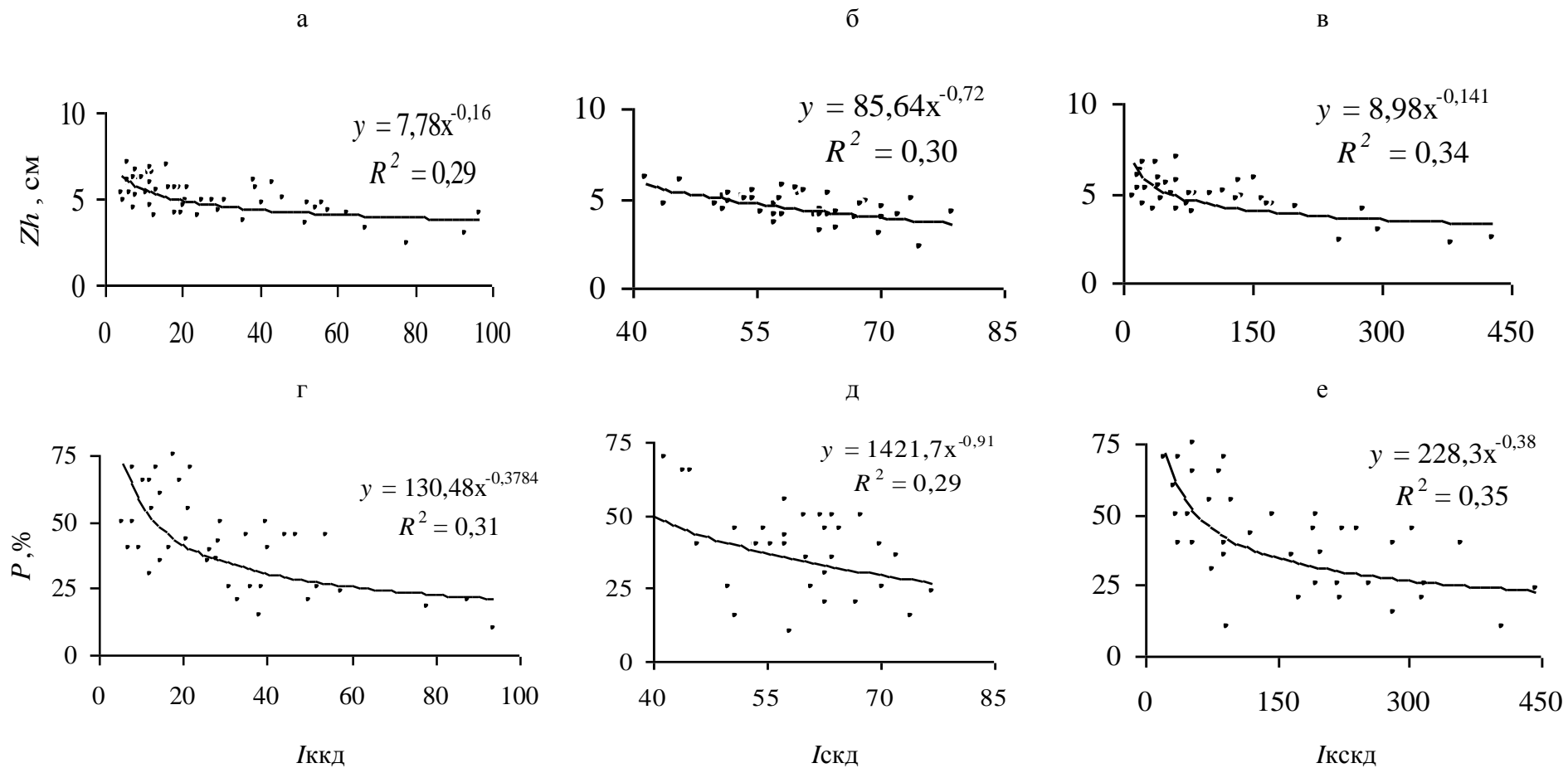


Рисунок 11. Связь текущего прироста ( $Zh$ ) терминальных побегов (а-в) и проективного покрытия (г-е) вереска ( $P$ ) с индексами корневой ( $I_{ккд}$ ), световой ( $I_{скд}$ ) и интегральной ( $I_{ксдд} \cdot 10^{-1}$ ) конкуренции древостоя-эдификатора в сосняке бруснично-вересково-зеленомошном подзоны средней тайги Западной Сибири (Урай),  $p \leq 0.05$ .

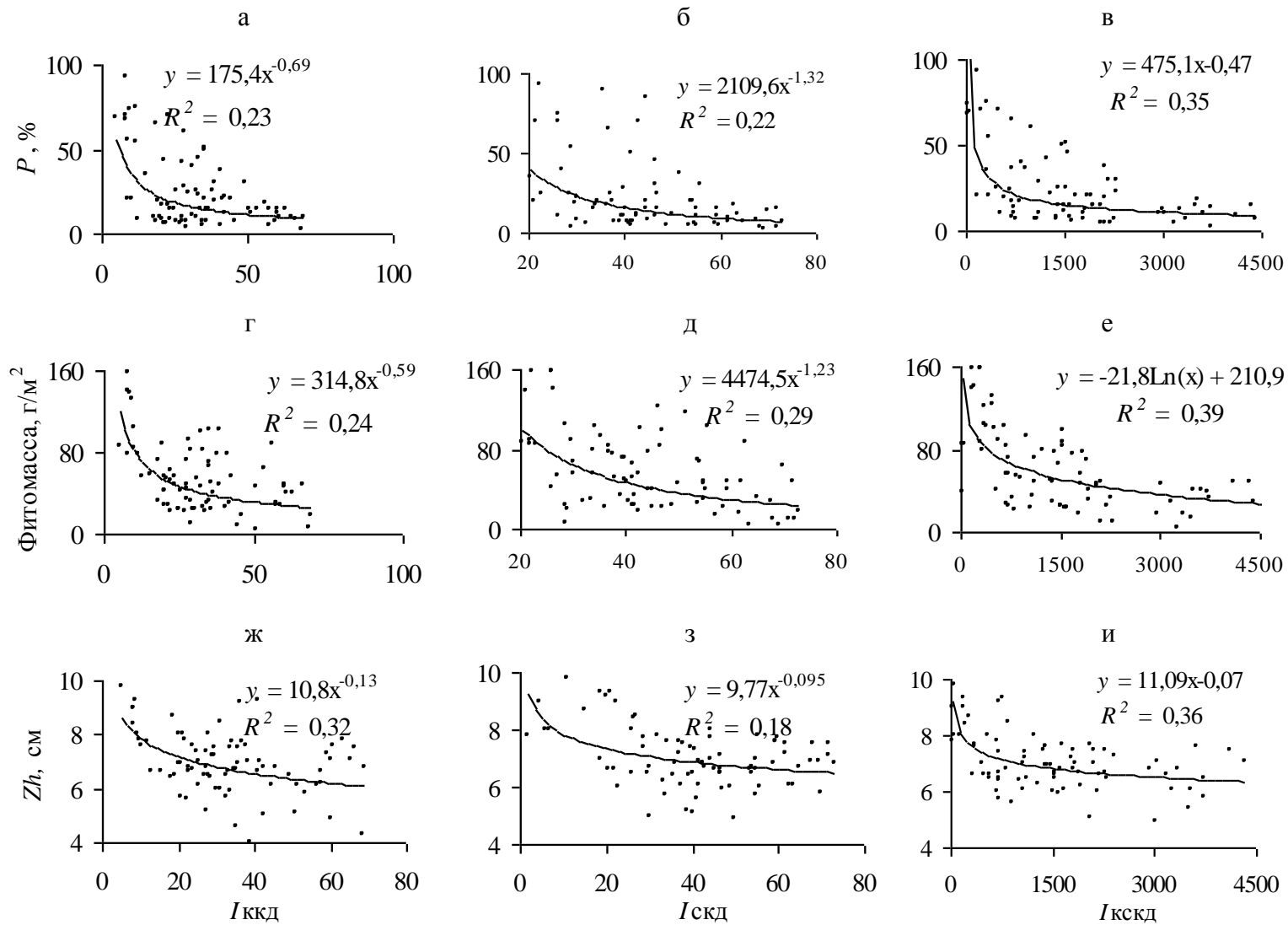


Рисунок 12. Связь проективного покрытия ( $P$ , а-в), фитомассы (г-е) и годовичного прироста терминальных побегов ( $Zh$ , ж-и) вереска с индексами корневой ( $I_{\text{ккд}}$ ), световой ( $I_{\text{скд}}$ ) и интегральной ( $I_{\text{кскд}} \cdot 10^{-1}$ ) конкуренции древостоя-эдификатора сосны в сосняке бруснично-вересково-зеленомошном подзоны южной тайги Западной Сибири (Тавда),  $p \leq 0,05$ .

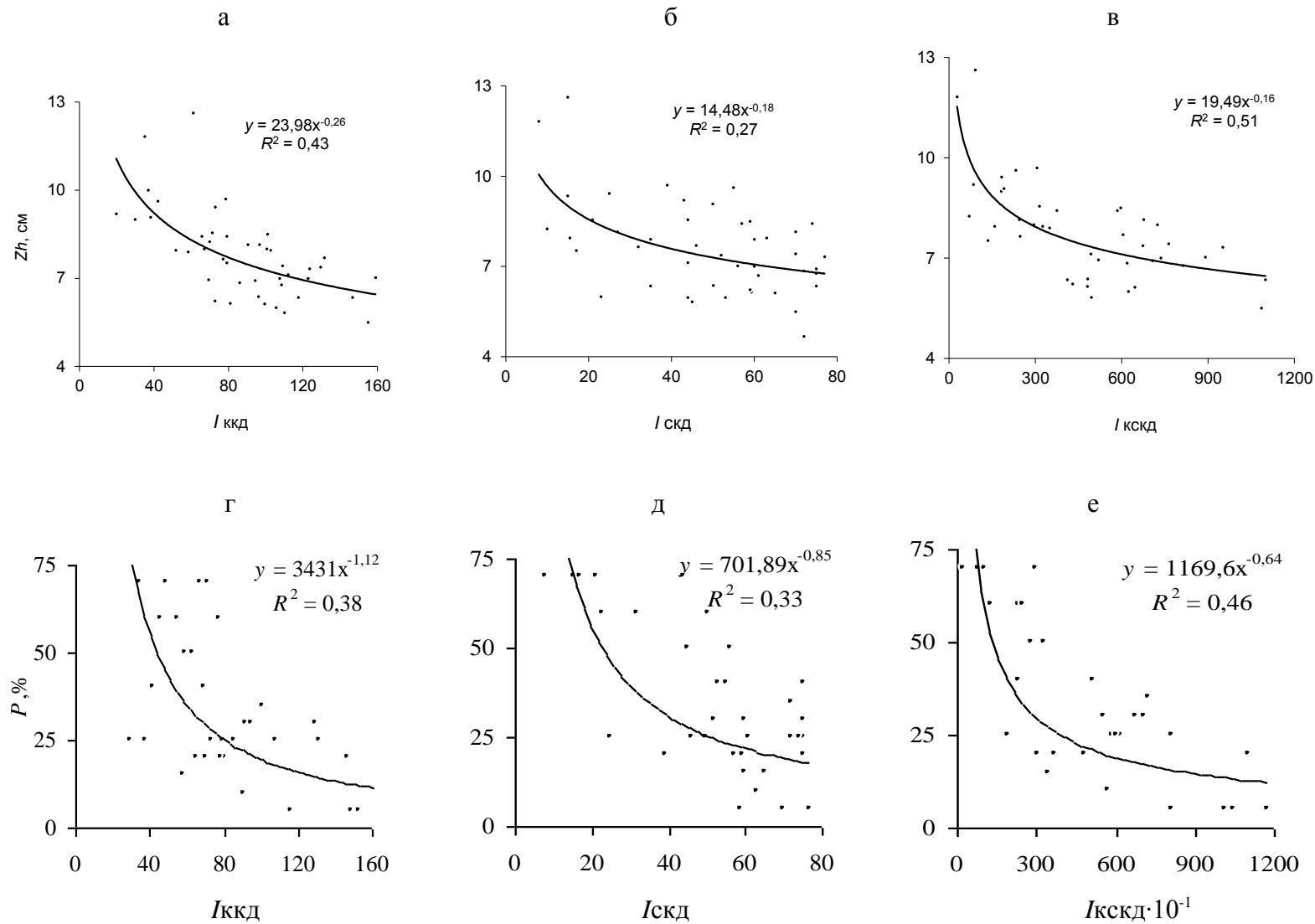


Рисунок 13. Связь текущего прироста терминальных побегов (а-в) и проективного покрытия (г-е) *Calluna vulgaris* с индексами корневой ( $I_{\text{ккд}}$ ), световой ( $I_{\text{скд}}$ ) и интегральной конкуренции ( $I_{\text{кскд}} \cdot 10^{-1}$ ) древостоя-эдификатора в сосняке бруснично-вересково-зеленомошном подзоны предлесостепи и Западной Сибири (Заводоуспенское),  $p \leq 0,05$ .



Множественный корреляционный анализ показал, что относительный вклад фактора корневой конкуренции древостоя в изменчивость параметров роста вереска в среднем достоверно выше (на 56.8–60.0%) доли вклада световой конкуренции (перехвата ФАР) древостоем.

Однако во всех изучавшихся ценопопуляциях вереска наибольшая теснота связей текущего прироста побегов вереска ( $R^2 = 0.34–0.51$ ) – на 17–26% больше, а по проективному покрытию на 59–73% больше, чем с индексами корневой и световой конкуренции древостоя – выявлена с индексом его интегральной конкуренции, определяемой как произведение этих частных индексов. Таким образом, этот комплексный эмпирический индекс общей конкуренции древостоя-эдификатора по отношению к вереску и другим растениям нижнего яруса леса, характеризуется достаточно высокой экологической информативностью для оценки совместного влияния факторов корневой и световой конкуренции на рост вереска других растений нижнего яруса лесных фитоценозов [Санникова и др., 2012].

Аналогичные по форме и близкие по тесноте и достоверности связи с факторами корневой и световой конкуренции древостоев выявлены также для параметров проективного покрытия вереска. Теснота их корреляции с  $I_{ккд}$  изменяется в пределах 0.23–0.38 ( $p \leq 0.05–0.01$ ). При этом в Западной Сибири в одинаковых пределах изменений  $I_{ккд}$  (или  $I_{скд}$ ), даже в одном и том же биогеоценозе, градиенты реакции на них параметров проективного покрытия вереска (соответственно – 55–85% по  $I_{ккд}$  и –65–83% по  $I_{скд}$ ) достоверно (в среднем в 1,5–3 раза) больше, по сравнению с градиентами влияния (–23–51 и 11–56%) на прирост терминальных побегов (таблица 5 и 6). Это означает, что по мере повышения полноты, сомкнутости и конкуренции древостоя процесс изреживания зарослей вереска происходит быстрее темпа уменьшения его роста.

Таблица 5. – Градиенты реакций проективного покрытия вереска на одинаковое увеличение индексов конкуренции древостоя в различных регионах

Ценопопуляция	Иккд		$\Delta P$ , %	Искд		$\Delta P$ , %	Иксд		$\Delta P$ , %
	пределы, ед.			пределы, %			пределы, ед.		
	20	160		20	80		20	160/80	
Урай	42	19	-55	75	26	-65	75	25	-67
Тавда	55	9	-83	41	7	-83	50	9	-82
Заводоуспенское	76	12	-85	75	17	-77	75	12	-84
Н.Новгород	80	14	-91	74	8	-89	78	10	-87
Луга	11	34	-68	10	43	-74	11	41	-72

Таблица 6. – Градиенты реакций текущего прироста ( $Zh$ ) терминальных побегов вереска на одинаковое увеличение индексов конкуренции древостоя (в диапазоне от «окон» до полноты 0.8–1.0) в различных регионах

Ценопопуляция	Иккд		$\Delta Zh$ , %	Искд		$\Delta Zh$ , %	Иксд		$\Delta Zh$ , %
	пределы, ед.			пределы, %			пределы, ед.		
	15	160		20	80		20/10	160/80	
Заводоуспенское	11.2	6.5	-42	10.2	6.8	-22	11.5	6.5	-45
Луга	13.9	6.5	-51	15.5	6.8	-56	15.0	7.0	-53
Урай	7.3	4.4	-40	6.3	4.2	-32	6.7	3.3	-51
Тавда	–	–	–	7.4	6.5	-11	9.4	6.4	-32
Н. Новгород	5.1	6.7	-23	6.4	4.7	-27	4.7	7.9	-40

Анализируя данные таблицы 5, находим, что по реакции на увеличение  $I$  скд расположенная на западе Русской равнины ценопопуляция вереска (Луга) характеризуется (более чем в два раза) большим падением скорости роста терминальных побегов ( $-56\%$ ), по сравнению с ее уменьшением в ценопопуляциях Притоболья (Урай –  $32\%$ , Тавда –  $11\%$ , Заводоуспенское –  $22\%$ ; в среднем на  $-27\%$ ). Разница статистически достоверна. В одинаковых пределах амплитуды  $I$  скд это, вероятно, свидетельствует о том, что теневыносливость вереска в Зауралье существенно выше, чем в Центральной Европе. Действительно, на побережьях Атлантики вереск широко распространен в открытых кустарниковых сообществах – «верещатниках» [Hulten, 1940; Gimingham, 1960; Lyg, 1967; Gimingham 1975; Lang, 1994]. Однако на востоке ареала, особенно в Притоболье, он, как правило, встречается и достаточно жизнеспособен лишь под более или менее сомкнутым пологом сосновых лесов, избегая более интенсивной инсоляции.

Таким образом, выявленные нами достоверные количественные связи свидетельствуют о детерминирующей роли хорологических изменений («мозаичности») структуры и конкуренции древостоя-эдификатора (в пределах одного и того же биогеоценоза) в формировании структуры ценопопуляций вереска.

В сосняке бруснично-вересково-зеленомошном западной части Русской равнины (Луга, рисунок 14) и в аналогичном типе леса Притоболья (Урай, рисунок 11) при равной абсолютной полноте и сомкнутости древостоя сосны ( $19.8 \text{ м}^2/\text{га}$ ) теснота связей текущего прироста побегов вереска с  $I_{\text{скд}}$  ( $R^2 = 0.35$  и  $0.3$ ) различаются слабо. Тем не менее, на западе Русской равнины (Луга) градиент падения скорости текущего роста побегов вереска ( $-56\%$ ) в связи с увеличением до  $80\%$   $I_{\text{скд}}$  в  $1.75\text{--}2.5$  раза больше, чем в Притоболье (Урай, Заводоуспенское –  $32$  и  $22\%$ , соответственно). Можно предположить, что столь резкое увеличение реакции вереска на западе на дефицит ФАР связано с большей гелиофильностью его популяций в центральной части европейского ареала, по сравнению с маргинальной восточной в Западной Сибири.

По градиентам реакций прироста терминальных побегов на общую (отражаемую индексом интегрального коэффициента) конкуренцию древостоя, ценопопуляция вереска в Луге также несколько менее вынослива ( $-53\%$ ), по сравнению с притобольскими ценопопуляциями ( $-32$  и  $-51\%$ , таблица 6).

Теснота связей параметров проективного покрытия в ценопопуляции вереска со всеми индексами конкуренции древостоя на западе Русской равнины (Луга,  $R^2 = 0.43$  с  $I_{\text{ккд}}$ ,  $0.35$  – с  $I_{\text{скд}}$ ,  $0.57$  – с  $I_{\text{скд}}$ ) несколько выше, чем в Притоболье Урай ( $0.31$ ,  $0.29$  и  $0.35$ , соответственно), но по градиентам реакций на увеличение корневой конкуренции и общей конкуренции древостоя (таблица 5) она ( $68\%$ ) в среднем оказалась на  $17\text{--}25\%$  толерантнее, чем восточные ( $55\text{--}85\%$  и  $67\text{--}84\%$  соответственно).

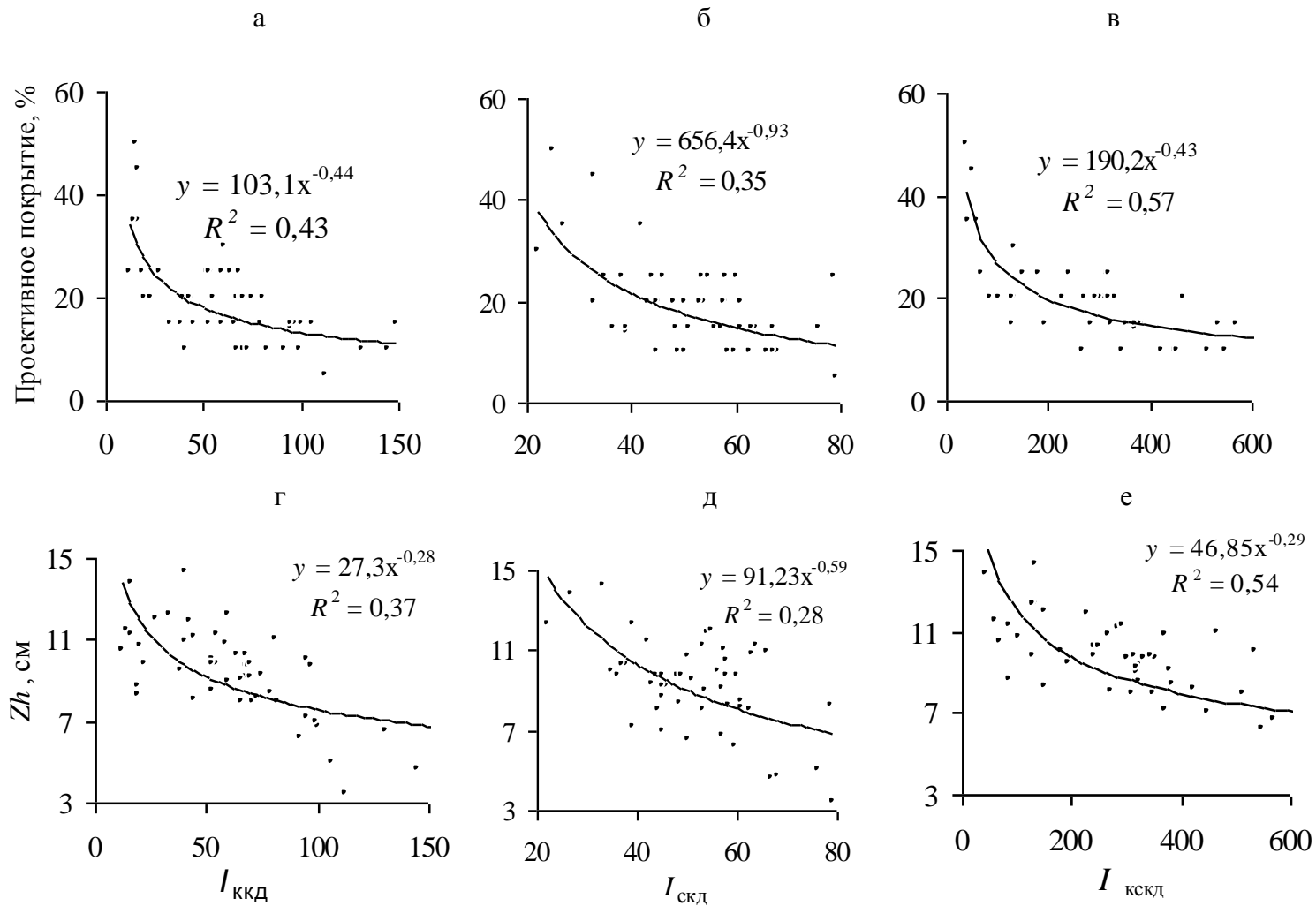


Рисунок 14. Связь проективного покрытия и прироста терминальных побегов вереска с индексами корневой ( $I_{\text{ккд}}$ ) световой ( $I_{\text{скд}}$ ) и интегральной ( $I_{\text{кскд}} \cdot 10^{-1}$ ) конкуренции древостоя-эдификатора в сосняке бруснично-вересково-зеленомошном средней тайги Русской равнины (Луга) ( $p \leq 0.05$ ).

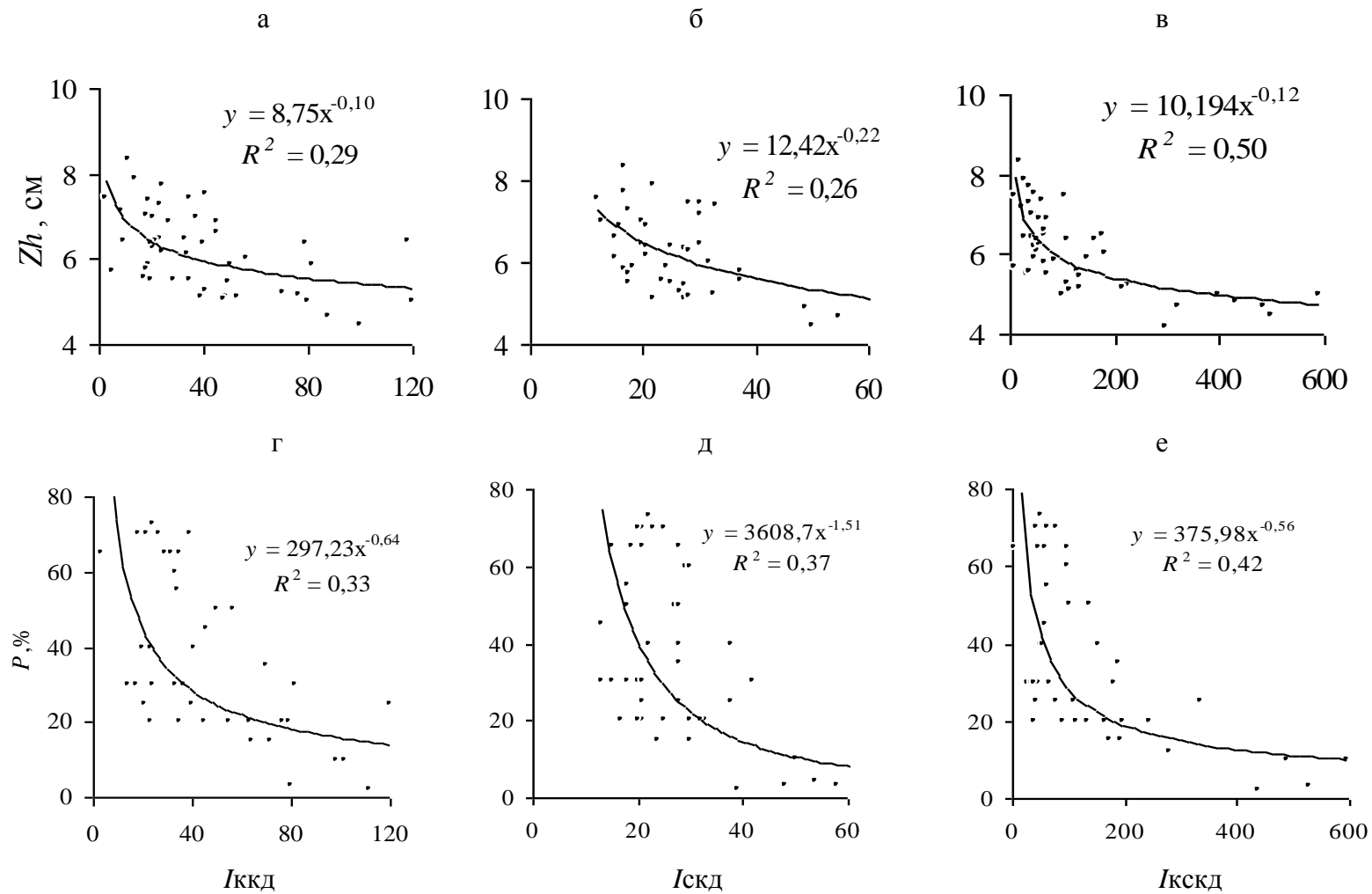


Рисунок 15. Связь прироста ( $Zh$ ) терминальных (а-в) и проективного покрытия *Calluna vulgaris* ( $P$ ) с индексами корневой ( $I_{\text{ккд}}$ ), световой ( $I_{\text{скд}}$ ) и интегральной конкуренции ( $I_{\text{кскд}} \cdot 10^{-1}$ ) древостоя-эдификатора в сосняке бруснично-чернично-зеленомошном подзоны предлесостепи Русской равнины (Н.Новгород) ( $p \leq 0.05$ ).

Поволжская ценопопуляция вереска (Н. Новгород) по параметрам связи с индексами конкуренции древостоя и ее реакциями на них, по-видимому, занимает некоторое промежуточное положение между крайне западной (Луга) и восточными (Урай, Тавда, Заводоуспенское) ценопопуляциями (рисунок 15).

***Особенности реакций вереска и подроста сосны на конкуренцию древостоя.*** На основе микроэкосистемного подхода открывается возможность на количественном уровне – в равных пределах диапазона всех факторов среды микробиотопов одного лесного биогеоценоза – сравнить различия реакций вереска и подроста сосны обыкновенной на корневую и световую конкуренцию древостоя сосны (рисунки 16, 17). Сопоставляя связи параметров прироста терминальных побегов вереска и подроста сосны с параметрами корневой и световой конкуренции древостоя на одной и той же серии 50 учетных площадок в сосняке бруснично-вересково-зеленомошном подзоны средней тайги Западной Сибири (Урай, рисунок 16), приходим к следующим выводам.

Теснота и форма связи прироста терминальных побегов вереска и подроста сосны с факторами корневой конкуренции ( $R^2 = 0.29$  и  $0.35$ , соответственно) и световой конкуренции древостоя сосны ( $R^2 = 0.30$  и  $0.28$ , соответственно) довольно близки. Но при этом в одинаковых пределах увеличения интенсивности корневой конкуренции (от 5 до 80 ед.) градиент уменьшения прироста побегов вереска равен 36%, (рисунок 16 г), что на 55% меньше, чем у подроста сосны (56%). По-видимому, это отражает бóльшую выносливость вереска к фактору корневой конкуренции древостоя, обусловленного перехватом влаги и элементов почвенного питания корнями деревьев.

Еще более значимые различия в реакциях вереска и подроста сосны выявляются по отношению к фактору световой конкуренции древостоя (рисунок 16 б, д). Темп падения скорости прироста терминальных побегов у подроста сосны (70.6%) при его максимальном затенении древостоем ( $I_{скд} = 80\%$ ) на 64% выше, чем у вереска (43%), растущего на тех же учетных

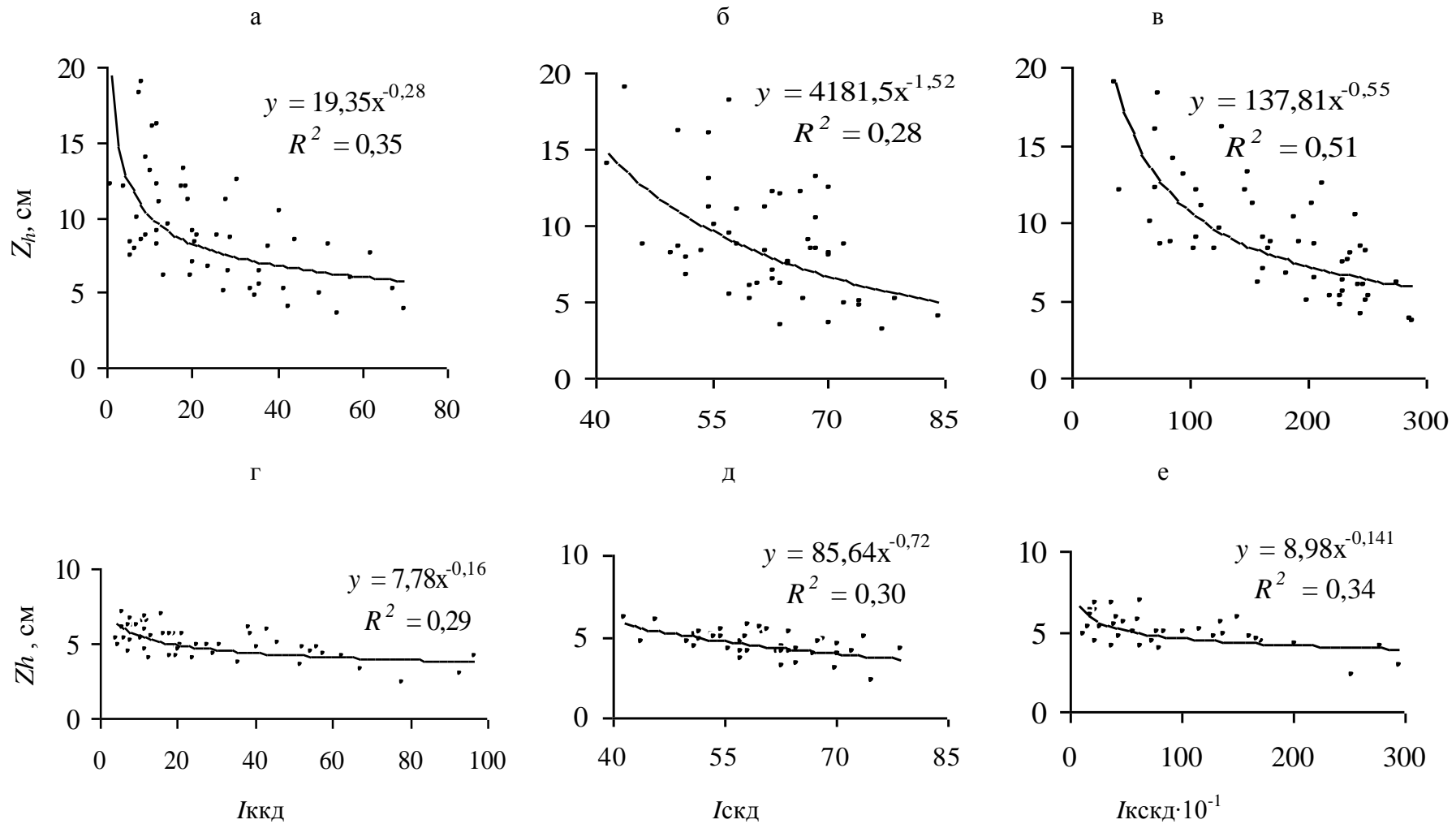


Рисунок 16. Связь текущего прироста ( $Z_h$ ) терминальных побегов сосны (а-в) и вереска (г-е) с индексами корневой ( $I_{ккд}$ ), световой ( $I_{скд}$ ) и интегральной ( $I_{скд} \cdot 10^{-1}$ ) конкуренции древостоя-эдификатора в сосняке бруснично-вересково-зеленомошном подзоны средней тайги Западной Сибири (Урай)  $p \leq 0.05$ .

площадках в одинаковых условиях доступа фотосинтетически активной солнечной радиации.

Выявленная нами связь позволяет предположить, что подрост сосны достоверно гелиофильнее такого характерного вида нижнего яруса сосновых лесов, как *Calluna vulgaris* (L.) Hull. Более высокая требовательность подрост сосны, по сравнению с вереском, вполне объяснима, так как известно, что она является светолюбивым лесообразующим видом-эдификатором первого яруса лесных фитоценозов. В процессе ее онтогенеза уже с 3–5-летнего возраста (на ювенильной стадии подроста) для ее нормального фотосинтеза и выживания требуется освещенность открытого местообитания, а при ее дефиците под пологом леса подрост постепенно угнетается и отмирает [Санников, Санникова, 1985]. В то же время ценопопуляции вереска, возобновившиеся под пологом сосняков после низового пожара, сохраняют жизнеспособность, выживают и даже продуцируют семена в течение многих десятилетий.

Обобщая результаты изучения связей параметров структуры и роста ценопопуляций вереска с индексами конкуренции древостоя-эдификатора сосны обыкновенной можно заключить следующее. 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 индексом корневой конкуренции древостоя.

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 при близкой полноте древостоя теснота связей текущего прироста побегов вереска с индексами конкуренции древостоя слабо отличается от таковых в Притоболье. Однако градиент паде-



ния скорости прироста его побегов при увеличении  $I_{скд}$  здесь в 1.8–2.5 раза больше, чем в Притоболье, что, вероятно, обусловлено большей гелиофильностью вереска.

Аналогичные по форме и близкие по тесноте и достоверности связи с факторами корневой и световой конкуренции древостоев выявлены также для параметров проективного покрытия вереска. Теснота его корреляции с  $I_{ккд}$  изменяется в пределах 0.29–0.43, а с  $I_{скд}$  – 0.26–0.35 ( $p \leq 0.05$ –0.01).

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. Это означает, что 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 лесных фитоценозов, по сравнению с подростом сосны обыкновенной – одного из наиболее гелиофильных лесообразующих видов верхнего яруса.

В целом, выявленные 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*) под пологом зонально и провинциально географически замещающих 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]. Впервые 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 климатически 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 предлесо-

степи 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 жизнеспособности ценопопуляций вереска с факторами конкуренции древостоев. 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. Выявлены увеличение тесноты связи текущего прироста терминальных побегов вереска в направлении от средней тайги к предлесостепи в Притоболье. Его, вероятно, меньшая гелиофильность 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 служить основой разработки системы лесоводственных мер по сохранению и улучшению жизнеспособности и роста редких и исчезающих ценопопуляций вереска обыкновенного, особенно на восточной границе его ареала в Западной Сибири.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Алексеев, В.А. Световой режим леса. / В.А. Алексеев. – Л.: Наука, 1975. – 227с.
2. Алёхин, В.В. Растительность СССР в её основных зонах / Г. Вальтер, В. Алёхин // Основы ботанической географии. – М.; Л., – 1936. – 715 с.
3. Артамонов, В.И. Вереск / В. И. Артамонов // Наука и жизнь. – № 1. – 1991. – С. 158 – 161.
4. Архипов, С.А. Западно-Сибирская равнина / Архипов С.А., Вдовин В.В., Мизеров Б.В., Николаев В.А. – М.: Наука, 1970. – 451 с.
5. Атлас Коми АССР. – М., 1964. – 112 с.
6. Байдал, М.К. Долгосрочные прогнозы погоды и колебания климата Казахстана / М.К. Байдал. – Л.: Гидрометеиздат, 1964. – 447 с.
7. Борисов, А.А. Климаты СССР в прошлом, настоящем и будущем / А.А. Борисов. – Изд-во: Ленинград ун-та, 1975. – 471 с.
8. Будыко, М.И. Глобальная экология / М.И. Будыко. – М.: Мысль, 1977. – 327 с.
9. Вальтер, Г. Растительность земного шара. Физико-экологическая характеристика / Г. Вальтер. – М.: Прогресс, 1974. – Т.2. – 424 с.
10. Василевич, В.И. Очерки теоретической фитоценологии / В.И. Василевич. – Л.: Наука, 1983. – 248 с.
11. Васин, А.Л. О распространении и условиях произрастания вереска обыкновенного в бассейне реки Конда / А.Л. Васин, А.Л. Васина // Биоресурсы и природопользование в ХМАО: проблемы и решения. г. Сургут. – 2006. – С. 67–69.
12. Введенский, Л.В. Геологический очерк западной части Западно-Сибирской низменности. Текст. / Л.В. Введенский // Тр. Всес. геолого-разведочного объединения. Л., 1933. – Вып. 330. – 56 с.
13. Верховланцева, Л.А. Воднофизические свойства почв сосняков-зеленомошников / Л.А. Верховланцева // Тр. Коми фил. АН СССР. – 1972. – № 24. – С. 42–52.

- 14.Верхоланцева, Л.А. Лесная подстилка сосняков лишайниковых и её значение в лесовозобновлении / Л.А. Верхоланцева // Тр. Коми фил. АН СССР. – 1963. – № 12.
- 15.Верхоланцева, Л.А. Почвы северотаежных ельников. Экология ельников Севера / Л.А. Верхоланцева // Тр. Коми фил. АН СССР. – 1977. – № 32. – С. 50–84.
- 16.Верхунов, П.М. Лесотаксационные особенности лесного фонда Урала / П.М. Верхунов. – М., 1991. – Ч.1. – С. 22–43.
- 17.Весёлкин, Д.В. Структура эктомикориз сосны обыкновенной в связи с корневой конкуренцией древостоя / Д.В. Весёлкин // Генетические и экологические исследования в лесных экосистемах. Екатеринбург: Ботанический сад УрО РАН, 2001. – С. 113 – 126.
- 18.Воронов, А.Г. Место биогеографии в системе наук и её будущее / А.Г. Воронов // Теоретические и прикладные аспекты биогеографии. М.: Наука, 1983. – С. 4–10.
- 19.Гаель, А.Г. Возраст и классификация почв на эоловых песках степной зоны / А.Г. Гаель, А.А. Трушковский // Изв. АН СССР. Сер. геогр. – 1962. – № 4. – С. 28–42.
- 20.Гвоздецкий, Н.А. Физико-географическое районирование СССР / Н.А. Гвоздецкий. - М.: МГУ, 1968. – 1968. – 576с.
- 21.Гвоздецкий, Н.А. Физическая география СССР. Азиатская часть. Западная Сибирь / Н.А. Гвоздецкий, Н.И. Михайлов. – М.: Мысль, 1978. – 448 с.
- 22.Гвоздецкий, Н.А. Физическая география СССР. Европейская часть. Кавказ. / Н.А. Гвоздецкий, Ф.Н. Мильков. – М.: Высшая школа, 1986. – 372 с.
- 23.Горчаковский, П.Л. К географии, экологии и истории формирования ареала вереска/ / П.Л. Горчаковский // Ботанический журнал. – 1962. – № 9. – С.1244-1257.

24. Губанов, И.А. Иллюстрированный определитель растений средней России / И.А. Губанов, К.В. Киселева. – М.: Т-во науч. изд. КМК, Инт. технолог. иссл., 2004. – С. 20.
25. Гулисашвили, В.З. Леса СССР / В.З. Гулимашвили, Г.В. Крылов и др. – М.: Наука, 1969. – Т.4. – 768 с.
26. Дадыкин, В.П. Особенности поведение растений на холодных почвах / В.П. Дадыкин. – М.: Изд-во АН СССР. – 1952. – 276 с.
27. Долгова, Л.С. Почвы Зауральской лесостепи в пределах восточных районов Свердловской области / Л.С. Долгова // Тр. Почв. ин-та АН СССР. – 1954. – Т. 43. – С.199–289.
28. Дылис, Н.В. Основы биогеоценологии / Н.В. Дылис. – М.: Изд-во МГУ, 1978. – 150 с.
29. Дылис, Н.В. Структура лесного биогеоценоза (Комаровские чтения) / Н.В. Дылис. – М.: Наука, 1969. – 55 с.
30. Ефрон, И.А. Энциклопедический словарь / И.А. Ефрон, Ф.А. Брокгауз. – С-Петербург: Типо-Литография И.А. Ефрона, 1892. – Т.6. С. 24.
31. Злобин, Ю.А. Принципы и методы изучения ценологических популяций растений / Ю.А. Злобин. – Казань: Изд-во Казанского ун-та, 1989. – 147 с.
32. Иванов, Н.Н. Ландшафтно-климатические зоны земного шара / Н.Н. Иванов. – М.; Л., Изд-во АН СССР, – Т.1. – 1948. – 223 с.
33. Изюмский, П.П. Таксация тонкомерного леса / П.П. Изюмский. – М.: Лесн. пром-сть, 1972. – 88 с.
34. Исаков, Ю.А. Зональные закономерности динамики экосистем / Ю.А. Исаков, Н.С. Казанская, А.А. Тишков. – М.: Наука, 1986. – 151 с.
35. Калмыкова, В.Г. Рельеф Калининской области / В.Г. Калмыкова // Природа и хозяйство Калининской области. – Калинин: Изд-во КГПИ, 1960. – С. 82-122.
36. Каретин, Л.Н. Почвы Тюменской области / Л.Н. Каретин. – Новосибирск: Наука, 1990. – 286 с.

37. Карпов, В.Г. О конкуренции между древостоем и подростом в насаждениях засушливой степи / В.Г. Карпов // Ботан. журнал. – 1955. – Т.50. – № 3. – С. 378–403.
38. Карпов, В.Г. Экспериментальная фитоценология темнохвойной тайги / В.Г. Карпов. – Л.: Наука. – 1969. – 333 с.
39. Кац, Н.Я. Сравнительный анализ развития растительности днепровско-валдайской и послевалдайской эпох / Н.Я. Кац // Труды комиссии по изучению четвертичного периода. – Вып. 13. – 1957. – С. 131 – 140.
40. Климатический атлас СССР / по ред. Ф.Ф. Давитая – М., – 1960. – Т.1. – 181 с.
41. Козубов, Г.М. История лесного покрова европейского Северо-Востока / Г.М. Козубов // Леса Республики Коми. – М. – 1999. – С. 61–69.
42. Комаров, В.Л. Флора СССР Сем. вересковые – *Ericaceae* / Под ред. В.Л. Комарова. – М.-Л., – 1952. – Т.18. – С.8-104.
43. Коржинский, С.И. Tentamen Florae Rossiae orientalis // Зап. акад. наук. – 1898. – Сер. 8. – Т. 7. – Вып. 1. – С. 1–566.
44. Корзухин, М.Д. Конкуренция за свет и динамика модельных особей, независимо распределенных на плоскости / М.Д. Корзухин, М.Г. Тер-Микаэлян // Проблемы экологического мониторинга и моделирование экосистем. – Л.: Гидрометеиздат, 1982. – № 5. – С. 242–248.
45. Корчагин, А.А. Внутривидовой (популяционный) состав растительных сообществ и методы его изучения / А.А. Корчагин // Полевая геоботаника. – М.– Л.: Наука. – 1964. – Т. 4. – С. 63–131.
46. Красная книга Среднего Урала. (Свердловская и Пермская области). Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений / Ред. В.Н. Большакова и П.Л. Горчаковского. – Екатеринбург: Изд-во Урал гос. университета, 1996. – 279 с.
47. Красная книга Свердловской области: Животные, растения, грибы / Сост. Большаков В.Н. и др. – Екатеринбург: Баско, 2008. – 256 с.

48. Красная книга Ханты-Мансийского автономного округа: Животные, растения, грибы / Ред.-сост. А.М. Васин. – Екатеринбург: Пакрус, 2003. – 376 с.
49. Красная книга Пермского края / Министерство градостроительства и развития инфраструктуры Пермского края. Управление по охране окружающей среды Пермского края. Пермский государственный педагогический университет. Пермский государственный педагогический университет. Пермская государственная фармацевтическая академия / Ред. проф. А.И. Шепель. — Пермь: Книжный мир, 2008. – 256 с.
50. Крашенинников, И.М., О новинках для флоры Оренбургской губернии / И.М. Крашенинников, В.М. Крашенинникова // Русский ботанический журнал. – 1908. – № 5-6. – С. 182–190.
51. Крылов, Г.А. Леса Западной Сибири / Г.А. Крылов. – М.: Изд-во АН СССР, 1961. – 254 с.
52. Кудряшов, Б.П. Результат обследования торфяных болот близ села Ожогина Тюменского уезда в 1921 году / Записки Тюменского общества изучения местного края. – Тюмень: Гостипография, 1924. – Вып. 1. – С. 1418.
53. Лакин, Г.Ф. Биометрия. Учебное пособие для биол. спец. ВУЗов. / Г.Ф. Лакин. – М.: Высшая школа, 1980. – 352 с.
54. Лесная энциклопедия: в 2-х т. / Гл. ред. Г.И. Воробьев. – М.: Сов. энциклопедия, 1986. – 631 с.
55. Лесотаксационный справочник для лесов Урала (нормативные материалы для Пермской, Челябинской, Свердловской и Курганской областей, Башкирской АССР) Верхунов П.М. и др. – М.: ЦБНТИлесхоз, 1991. – Ч. I, II. – 483 с.
56. Лимонов, Е.И. Полевой справочник лесоустроителя / Е.И. Лимонов, Ю.Н. Полянский, В.И. Сухих, Л.А. Чернышова. – Горький: Волго-Вятское книжное изд-во, 1966. – 172 с.



57. Лучник, А.Н. Энциклопедия декоративных растений умеренной зоны / А.П. Лучник. – М.: Институт технологических исследований, 1997. – 464 с.
58. Маевский, П.Ф. Флора средней полосы европейской части СССР / П.Ф. Маевский. – М.-Л.: Сельхозгиз, 1953 – 826 с.
59. Малкина, И.С. Фотосинтез и дыхание подроста / И.С. Малкина, Ю.Л. Цельникер, А.М. Яшнина. – М.: Наука, 1970. – 183 с.
60. Малышев, Л.И. Редкие и исчезающие растения Сибири / Л.И. Малышев, К.А. Соболевская. – Новосибирск: Наука, 1980. – 224 с.
61. Мещеряков Ю.А., Геоморфология СССР (Морфоструктура и морфоскульптура) / Ю.А. Мещеряков. – М.: Мысль, 1972. – 520 с.
62. Мишкин, Б.А. Флора Хибинских гор, ее анализ и история / Б.А. Мишкин; под ред. проф. С.В. Юзепчука. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1953. – 112 с.
63. Мищикина, Ю.Д. Анализ зависимости проективного покрытия и роста *Calluna vulgaris* от структуры и функций древостоя-эдификатора *Pinus silvestris* в Притоболье и на Русской Равнине. Екатеринбург: Ботанический сад УрО РАН / Ю.Д. Мищикина, И.В. Петрова, Н.В. Дюбанова // Отечественная геоботаника: Основные вехи и перспективы: материалы Всероссийской конференции (Санкт-Петербург, 20-24 сентября 2011 г. С. 67–68.
64. Науменко, Н.И. Флора и растительность Южного Зауралья / Курганский государственный университет. – 2008. – 512 с.
65. Онегин, С.В. Фармакогностическое изучение вереска обыкновенного (*Calluna vulgaris* (L.) Hull) / С.В. Онегин // Диссертация на соискание ученой степени. На правах рукописи. Пермь. – 2008.
66. Орлов, А.Я. Почвенная экология сосны / А.Я. Орлов, С.П. Кошельков. – М.: Наука. – 1971. – 323 с.
67. Орлова, В.В. Климат СССР. Вып. 4. Западная Сибирь. / В.В. Орлова. – Л.: Гидрометеиздат, 1962. – 360 с.

- 68.Петров, В.В. Мир лесных растений / В.В. Петров. – М.: Наука, 1978. – 168 с.
- 69.Петрова, И.В. Экогеографические особенности ценопопуляций вереска обыкновенного на Русской равнине и в Западной Сибири / И.В. Петрова, С.Н. Саников, Н.С. Санникова и др. // Известия Оренбургского Государственного аграрного университета. – 2009. – № 1(21). – С. 257–261.
- 70.Попов, Н.С. Хозяйственное описание Пермской губернии / Н.С. Попов. – Пермь, 1804. – 276 с.
- 71.Поротников, Л.Т. О достопримечательных местах Тугулымского района и национального парка «Пышминские боры» / Л.Т. Поротников, С.А. Новопащин // Билеты есть. Журнал путешественников. – 2007. – № 9 (21). – С. 8–9.
- 72.Пьявченко, Н.И. Лесное болотоведение / Н.И. Пьявченко. – М.: Изд-во АН СССР, 1963. – 191 с.
- 73.Работнов, Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах / Т.А. Работнов // Т. Ботан. ин-та АН СССР. – 1950. – Сер. 3. – Вып. 6. – С. 7–204.
74. Раковская, Э.М. Общий обзор. Европейская часть и островная Арктика: в 2 ч. Физическая география России / Э.М. Раковская, М.И. Давыдова. – М: Владос, 2001 – Ч. 1. – 286 с.
- 75.Раковская, Э.М. Азиатская часть, Кавказ и Урал: в 2 ч. Физическая география России / Э.М. Раковская, М.И. Давыдова – М: Владос, 2001. – Ч. 2. – 286 с.
- 76.Раменский, Л.Г. Основные закономерности растительного покрова и их изучение / Л.Г. Раменский // Проблемы и методы изучения растительного покрова. – Л.: Наука. – 1971. – С. 25–48.
- 77.Раменский, Л.Г. Учёт и описание растительности (на основе проективного метода) / Л.Г. Раменский. – М.: Изд-во ВАСХНИИЛ, – 1937. – 100 с.

78. Рысин, Л.П. Влияние лесной растительности на естественное возобновление древесных пород под пологом леса / Л.П. Рысин // Естественное возобновление древесных пород и количественный анализ его роста. – М.: Наука, 1970. – С. 7-53.
79. Рысин, Л.П. Сосновые леса европейской части СССР / Л.П. Рысин. – М.: Наука, 1975. – 212 с.
80. Рысин, Л.П. Сосновые леса России / Л.П. Рысин, Л.И. Савельева. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. – 290 с.
81. Санников, С.Н. Экологическая оценка естественного возобновления сосны в Припышминских борах-зеленомошниках: Автореф. дисс... канд. биол. наук. / С.Н. Санников. – Свердловск, 1966. – 30 с.
82. Санников, С.Н. Принципы построения рядов климатически замещающих типов леса / С.Н. Санников // Экология. – 1974. – № 1. – С. 5-12.
83. Санников, С.Н. Популяционно-экологический и микроэкосистемный подходы к изучению естественного возобновления древесных растений / С.Н. Санников, Н.С. Санникова // Экологические исследования в лесных и луговых биогеоценозах равнинного Зауралья. – Свердловск: УНЦ АН СССР, 1979. – С. 3–14.
84. Санников, С.Н. Экология естественного возобновления сосны под пологом леса / С.Н. Санников, Н.С. Санникова. – М.: Наука, 1985. – 150 с.
85. Санников, С.Н. Экология и география естественного возобновления сосны обыкновенной / С.Н. Санников. – М.: Наука, 1992. – 263 с.
86. Санников, С.Н. Подходы к классификации дигрессивно-демутационных рядов динамики биогеоценозов на примере сосновых лесов / С.Н. Санников // Исследование лесов Урала. – Екатеринбург: УрО РАН, 1997. – С. 57–60.
87. Санников, С.Н. Дивергенция, конвергенция и наследование структуры лесных биогеоценозов / С.Н. Санников // Генетическая типология, динамика и география лесов России: Материалы Всероссийской научной конференции (с международным участием), посвященной 100-летию со

- дня рождения Б.П. Колесникова. (21–24 июля 2009). – г. Екатеринбург УрО РАН. – 2009. – С. 56-61
88. Санников, С.Н. Генетическая дивергенция восточноевропейских и притобольских популяций *Calluna vulgaris* (L.) Hull / С.Н. Санников, И.В. Петрова, М.А. Полежаева и др. // Экология. – 2013. – № 4. – С. 1–5.
89. Санников, С. Н. Палеогеографический очерк истории формирования ареала вереска обыкновенного в Притоболье / С.Н. Санников, И.В. Петрова, О.Е. Черепанова // Известия Оренбургского аграрного университета. – 2013. – №6 (44). – С. 185–187.
90. Санников, С.Н. Генетическая и фенотипическая дифференциация Притобольских и Европейских популяций *Calluna vulgaris* (L.) Hull / С.Н. Санников, И.В. Петрова, О.С. Дымшакова, О.Е. Черепанова // Генетика. – 2014. – Т. 50. – № 9. – С. 1050-1058.
91. Санникова, Н.С. К количественной оценке корневой конкуренции одиночного дерева сосны / Н.С. Санникова // Экологические исследования в лесных и луговых биогеоценозах равнинного Зауралья. – Свердловск: УНЦ АН СССР, 1979. – С. 21–26.
92. Санникова, Н.С. Факторы конкуренции древостоя-эдификатора: количественный анализ и синтез / Н.С. Санникова, С.Н. Санников, И.В. Петрова и др. // Экология, – 6. – 2012. – С. 403–409.
93. Санникова, Н.С. Микроэкосистемный анализ ценопопуляций древесных растений. /Н.С. Санников. – Екатеринбург: Наука, – 1992. – 65 с.
94. Санникова, Н.С. Микроэкосистемный анализ структуры и функций лесных биогеоценозов / Н.С. Санникова // Экология. – 2003. – 2. – С. 90–95.
95. Сахаров, М.И. Элементы лесных биогеоценозов / М.И. Сахаров // Док. АН СССР, – 1950. – Т. 71. – Вып. 3. – С. 507–560.
96. Свалов, С.Н. Применение статистических методов в лесоводстве / С.Н. Свалов // Лесоведение и лесопроизводство. М: ВИНТИ, 1985. – Т.4. – С. 1–164.

97. Селянинов, Г.Т. Принципы агроклиматического районирования СССР / Г.Т. Селянинов. М.: Сельхозгиз, – 1958. – С. 7–13.
98. Смолоногов, Е.П. Особенности хода роста сосняков в бассейне р. Конды. Леса Урала и хозяйство в них / Е.П. Смолоногов // Тр. УралЛЮС ВНИИЛМ. Свердловск, –1968. – Вып. 1 – С. 74–108.
99. Смолоногов, Е.П. Эскизы роста сосняков северной и средней тайги Западно-Сибирской равнины /Е.П. Смолоногов, В.И. Иванов // Справочные таблицы для таксации лесов северной и средней тайги Западной Сибири. Свердловск: УНЦ АН СССР. – 1970. – С. 7–11.
100. Соколов, С.А. Ареалы деревьев и кустарников СССР / С.А. Соколов, О.А. Связева, В.А. Кублин. – М.: Наука, 1986. – Т.3. – 182 с.
101. Спиридонов, А.А. К геоморфологии Молого-Шекснинской равнины / А.А. Спиридонов, Н.А. Спиридонова // Вестник МГУ. – 1951. – № 12.
102. Спиридонов, А.И. Геоморфология Европейской части СССР / А.И. Спиридонов. – М.: Высшая школа, 1978. – 335 с.
103. Спрыгин, И. И. Реликтовые растения Поволжья. Материалы по истории флоры и растительности СССР. / И.И. Спрыгин. – М., 1941. С. 293–314.
104. Сукачев, В.Н. Основные понятия лесной биогеоценологии. Основы лесной биогеоценологии / В.Н. Сукачев. – М.: Наука, 1964. – С. 5–49.
105. Тахтаджян, А.Л. Жизнь растений: в 6 т. / А.Л. Тахтаджян, Н. А. Красильников, А. А. Уранов и др.– М.: Просвещение, 1974-1982. – Т.3. – 430 с.
106. Тахтаджян, А.Л. Система магнолиофитов / А.Л. Тахтаджян. – Л.: Наука, Ленинградское отд-е, 1987. – С. 100-102.
107. Тевс, В.Т. Материалы к географическому распространению вереска обыкновенного / В.Т. Тевс // Вопросы фармакогнозии. – 1964. – Вып.2. – С. 29-37.

108. Усольцев, В.А. Фитомасса лесов Северной Евразии: предельная продуктивность и география / В.А. Усольцев. – Екатеринбург: УрО РАН, 2003. – 403 с.
109. Федорчук, В.Н. Лесные экосистемы северо-западных регионов России / В.Н. Федорчук, В.Ю.Нешатаев, М.Л. Кузнецова // Типология, динамика и хозяйственные особенности. - СПб.: ЗАО «Хромис». – 2005. – 382 с.
110. Федченко, Б.А. *Ericaceae*. Флора юго-востока европейской части СССР. / Б.А. Федченко. – № 6 – 1936.
111. Физико-географическое районирование СССР / под ред. Проф. Н.А. Гвоздецкого. – М.: Изд-во Московского университета. – 1968. – 576 с.
112. Флора УССР / А. И. Барбарич; под ред. М. И. Котова А. – Киев: АН Украинской ССР, – 1957. – 543 с.
113. Флора Юго-востока европейской части СССР. Вып. 6 // Под ред. Б.А. Федченко. М.; Л.: Госсельхозиздат, 1936. – 242 с.
114. Чернов, Е.Г. Вереск – *Calluna* / Е.Г. Чернов // Флора Мурманской области Вып.4. М.-Л.: Из-во Ан СССР, 1959. – Т.4. – 394 с.
115. Чудников, П.И. Талицкое учебно-опытное лесничество: Исторический и естественно-исторический очерк. / П.И. Чудников // Тр. по лесн. опыт. делу Талицкого лесн. техникума. – Свердловск, – 1930. – 70 с.
116. Шашко, Д.И. Агроклиматическое районирование СССР / Д.И. Шашко – М.: Колос, 1967. – 329 с.
117. Шварева, Ю.О. Западной Сибири в погодах / Ю.О. Шварева. – М.: Наука. – 1976. – 115 с.
118. Шварева, Ю.О. Климат Западной Сибири в погодах / Ю.О. Шварева. – М.: Наука. – 1980. – 280 с.
119. Шиманюк, А.П. Естественное возобновление на концентрированных вырубках: (По исследованиям в лесах таежной зоны в европей-

- ской части СССР) / А.П. Шиманюк; Отв. Ред. Тимофеев В.П. – Институт леса АН СССР. – М.: Изд-во АН СССР. – 1955. – 355 с.
120. Шишкин, Б.К. Ботанико-географический очерк приморского склона Понтийского хребта / Б.К. Шишкин // Закавказский краеведческий сборник. – Естествознание I. – Серия А. – Тифлис. – 1930.
121. Юдина, В.Ф. Полезные растения Карелии / В.Ф. Юбина, Н.П. Холопцева, Л.А. Либман – Л.: Наука, 1988. – 280 с.
122. Яковлев, Г.П. Ботаника / Г.П. Яковлев, В.А. Челомбитько. – М.: Высш. школа. 1990. – С. 257–259.
123. Яковлева, О. В. Особенности строения и развития абаксиальной эпидермы листа у представителей семейства *Ericaceae* / О.В. Яковлева, Е.М. Бармичева // Бот. журн. – 2005. – Т.90. – №9. – С. 1421–1429.
124. Beijerinck, W. *Calluna*: a monograph on the Scottish heather. Verhandelingen der koninklijke nederlandse akademie van de wetenschappen / W. Beijerinck. – Amsterdam. – 1940. – 38. – P. 1.–180.
125. Böcher, T.W. Studies on the plant geography of the North-Atlantic heath formation II. Danish dwarf shrub communities in relation to those of Northern Europe. Biologiske Skrifter / T.W. Böcher // Kongelige Danske Videnskabernes Selskab 2. – 1943. – № 7. – P. 1-130.
126. British flora. *Calluna vulgaris* Hull / British flora – ed. 2.1.–1808. – 114 p.
127. Britton, A.J. Comparison of techniques to increase *Calluna vulgaris* cover on heathland invaded by grasses in Breckland, south east England / A.J. Britton, R.H. Marrs et al. // Biological Conservation. – 2000. – October 95(3). – P. 227-232.
128. Cajander, A.K. The Theory of Forest Types / A.K. Cajander. – Acta Forestalia Fennica. – 1926. – Vol. 29. – P. 1–108.
129. Cajander, A.K. Forest types and their significance / A.K. Cajander. – Acta Forestalia Fennica 56: 1949. – P. 1–71.

130. Caporn, S.J.M. The effect of exposure to NO<sub>2</sub> and SO<sub>2</sub> on frost hardiness in *Calluna vulgaris* / S.J.M. Caporn, T.W. Ashenden et al. // Environmental and Experimental Botany. – 2000. – April (43)2. – P. 111–119.
131. 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, Yu.D. Mishchikhina // Scvorcovie. Russian Academy of Sciences. – 2015. N 2(1). – P. 35–44.
132. Cheveley, M. The ecology of *Calluna vulgaris* / M. Cheveley, B.SC Rayner // New Phytologist. – 1913. – Vol. 12. – Issue 2. – P. 59–78.
133. Faegry, K. Textbook of Pollen Analysis / K. Faegry, J. Iversen. – Munksgaard. – Copengagen, –1975. – 295 p.
134. Flore de France. Tome X / G.Rouy. – Fevrier. – 1908. – 204 p.
135. Garcfa-Fayos, P. The role of thrips in pollination of *Arctostaphylos uva-ursi* / P. Garcfa-Fayos, A. Goldarazena // Internatoinal Journal of Plant Sciences. – 2008. – 169(6). – P. 776–781.
136. Gaudio, N. Growth and morphology of three forest understorey species (*Calluna vulgaris*, *Molinia coerulea* and *Pteridium aquilinum*) according to light availability / N. Gaudio, P. Balandier, Y. Dumas, C. Ginisty // Forest Ecology and Management. – Elsevier. – 2011. – 261(3). – P.489–498.
137. Gimingham, C.H. Biologikal flora of British Isles: *Caluna* Salisb. A monotypic genus / C.H. Gimingham // J. Ecology. – 1960. – Vol. 48. – N. 2. – P. 455–483.
138. Gimingham, C.H. Ecology of heathland/ C.H. Gimingham - New York: Halsted Press. – 1975. – 334 p.
139. Gimingham, C.H. The effects of fire on regeneration of *Calluna vulgaris* (L.) Hull from seed./ C.H. Gimingham E., Whittaker// J. Ecol. 50: 8. – 1962. – P. 15–822.
140. Ellenberg H. Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer Sicht. 2. / H. Ellenberg Aufl. Stuttgart: Ulmer. – 1978. – 982 p.



141. Hagerup, O. (1950) *Thrips* pollination in *Calluna* / O. Hagerup //Biologiske Meddelelser, Kongelige Danske Videnskabernes Selskab – 1950. – 18(4). – P.1–16.
142. Hultén, E. The Amphi-atlantic plants and their phytogeographical connections / E. Hultén // Kungl. Svenska vetenskapsakademiens handlingar. – Stockholm: Almqvist & Wiksell. Reprinted by Koeltz. – 4:7:1. – 1958. – 340 p.
143. Hutchinson, G.E. Concluding remarks / G.E. Hutchinson - Cold Spring Harbor Symp. Quart. Biol. – 1957. – Vol. 22. – P. 415-427.
144. Kujala, V. Untersuchungen über den Einfluss von Waldbränden auf die Waldvegetation in Nord-Finland. / V. Kujala // Commun. ex instit, quast, forest. Finuland. –1926. – № 10.
145. Lang, G. Quartäre Vegetationsgeschichte Europas: Methoden und Ergebnisse. / G Lang. – Jena; Stuttgart; N.Y., 1994. – 426 p.
146. Lyr, H. Geholzphysiologie / H. Lyr, H. Polster, H.J. Fiedler. – Jena: Fisher, 1967. – 444 p.
147. Mahy, G. Allozyme variation and genetic structure of *Calluna vulgaris* (heather) populations in Scotland: the effect of postglacial recolonization / G .Mahy, R.A. Ennos, A. Jacquemart // J. Herediti. – 1999. – 82. – P.600–654.
148. Mahy, G. Patterns of allozymic variation within *Calluna vulgaris* populations at seed bank and adult stages / G. Mahy, X. Vekemans // J. Herediti. – 1999. – 82. – P. 432–440.
149. Mahy, G. Allozyme diversity and genetic structure in south-western populations of heather, *Calluna vulgaris* / G. Mahy, X. Vekemans, A.L. Jacquemart, J.R. De Sloover // New Phytologist. – 1997. –137(2). – P. 325–334.
150. Mohamed, B.F. The morphology of vegetative regeneration in *Calluna vulgaris* / B.F. Mohamed, S.H. Gimingham // J. New phytology. – 1970. – 63 (3). – P.743–750.

151. National Plant Germplasm System. Taxonomy for Plants / *Calluna*. / <http://www.ars-grin.gov/cgi-bin/npgs/html/taxon.pl?8605>
152. Read, D.J. Mycorrhizal Symbiosis / D.J. Read, S.E. Smith // Third Edition. 2008. NY. Academic Press.
153. Rendell, S. Chloroplast DNA diversity in *Calluna vulgaris* (heather) populations in Europe / S. Rendell, R.A. Ennos // Mol. Ecology. – 2002. – Vol. 11. – N.1. – P. 69–78.
154. Sannikov S.N. Fire ecology of pine forests of Northern Eurasia / S.N. Sannikov, J.G. Goldammer // Fire in ecosystems of boreal Eurasia. Dordrecht-Boston-London: Kluwer Acad. Publ. – 1996. – P. 151–167.
155. Scamoni, A. Das Melico-Fagetum im baltischen Buchermischewald / A. Scamoni // Forstarchiv. – 1956. – 27. – P. 55–59.
156. Stevens, P.F. *Calluna*, *Cassiope* and *Harrimanella*: a taxonomic and evolutionary problem / P.F. Stevens // New Phytologist j. – 1970. – 69. – P.1131–1148.
157. The British Flora. *Calluna vulgaris* / J. Hull – 1808.
158. Walter, H. Vegetation der Erde in öko-physiologischer / H. Walter. – Jena: Fischer. Die gemässigten und arktischen Zonen. – Bd. 2. – 1968. – 1005 p.

## ПРИЛОЖЕНИЯ

Таблица 1. Характеристика типов леса и средних параметров ценопопуляций вереска обыкновенного на пробных площадях.

№	Подзона	Название ПП	Геогр. координаты	Тип леса. Ряд топоаналогов	почва		Доминанты подлеска, травяно-кустарничково и мохового ярусов фитоценоза	Древостой				Средние параметры вереска		
					тип	режим увлажнения		Состав	А, лет	Полнота, м <sup>2</sup> /га	Н, м	Р, %	L, см	Zh, см
<b>Русская равнина (суходол)</b>														
1	Тср	Сыктывкар	61°57' с.ш. 50°36' в.д.	Бр-вк-зМ II	песчаный, железистый подзол	свежая периодически сухая	<i>Vaccinium vitis-idaea</i> , <i>Calluna vulgaris</i> , <i>Antennaria dioica</i> , <i>Calamagrostis</i> , <i>Polytrichum juniperinum</i> , <i>Cladonia Stellaria</i>	10С	35	0.2		22,1	25,5	3,7
2	Тю	Киров	59°42' с.ш. 52°49' в.д.	Бр-вк-зМ II	подзол, рыхлопесчаная	свежая периодически сухая	<i>Vaccinium vitis-idaea</i> , <i>Calluna vulgaris</i> , <i>Arctostaphylos uva-ursi</i> , <i>Polytrichum juniperinum</i>	10С	95	15.6	26	18.1	86.2	4.2
3	Тю	Луга	58°44' с.ш. 29°51' в.д.	Бр-вк-зМ II	песчано-подзолистый	свежая периодически сухая	<i>Vaccinium vitis-idaea</i> , <i>Calluna vulgaris</i> , <i>Carex cricetorum</i> , <i>Pleurozium Schreberi</i> , <i>Dicranum sp.</i>	10С	110	19.8	27	29.8	112	5.5
4	Плс	Нижний Новгород	56°38' с.ш. 44°29' в.д.	Бр-ч-зМ III	связнопесчаный с прослойками ортзанда на глубине 50–70 см,	устойчиво свежая	<i>Vaccinium vitis-idaea</i> , <i>Vaccinium myrtillus</i> , <i>Convallaria majalis</i> , <i>Calamagrostis arundinacea</i> , <i>Pleurozium Schreberi</i> , <i>Polytrichum juniperinum</i> ,	6С4Б	35	9.8	15	12.3	61.2	6.3
<b>Русская равнина (болота)</b>														
5	Лтр	Мурманск	68°52' с.ш. 33°54' в.д.	*ос-сф V	торфяная	мокрая	<i>Calluna vulgaris</i> , <i>Empetrum nigrum</i> , <i>Vaccinium uliginosum</i> , <i>Arctous alpina</i> , <i>Vaccinium vitis-idaea</i>	10Б**	50	(0.3)	0.7	19.3	68.1	2.7
6	Тс	Архангельск	64°21' с.ш. 40°51' в.д.	Бг-ос-сф V	торфяная	мокрая	<i>Calluna vulgaris</i> , <i>Ledum palustre</i> , <i>Cassandra calyculata</i> , <i>Eriophorum vaginatum</i> , <i>Carex sp.</i> , <i>Sphagnum magellanicum</i> , <i>Sph. fuscum</i> , <i>Sph. girgensohnii</i> , <i>Sph. warnstorffii</i>	10С	80	1.24	11	50.6	81.7	6.3
7	Тю	Псков	58°14' с.ш. 28°04' в.д.	Бг-к-сф VI	торфяная	мокрая	<i>Calluna vulgaris</i> , <i>Empetrum nigrum</i> , <i>Oxycoccus palustris</i> , <i>Andromeda polifolia</i> , <i>Ledum palustre</i> , <i>Sphagnum sp.</i>	10С	80	10.1	7	18,9	57.2	9.8
8	Плс	Нижний Новгород	56°36' с.ш. 44°30' в.д.	Бг-к-сф VI	торфяная	мокрая	<i>Calluna vulgaris</i> , <i>Sphagnum sp.</i> , <i>Ledum palustre</i> , <i>Cassandra calyculata</i> , <i>Oxycoccus palustris</i>	10С	35	0.98	5	17.9	46.5	6.6

Западная Сибирь (суходол)														
9	Тср	Урай	60°27' с.ш. 64°30' в.д.	Бр-вк-зМ II	песчаная	свежая периодически сухая	<i>Vaccinium vitis-idaea</i> , <i>Calluna vulgaris</i> , <i>Pulsatilla flavescens</i> , <i>Pleurozium Schreberi</i> , <i>Dicranum undulatum</i> , <i>Polytrichum commune</i> , <i>Cladonia sylvatica</i> , <i>Cl. rangiferina</i> , <i>Cl. verticillata</i> , <i>Cl. bacillaris</i> .	10С	135	19.8	24	16.2	81.9	4.8
10	Тю	Тавда	55°31' с.ш. 65°20' в.д.	Бр-вк-зМ II	рыхлопесчаные с линзами ортзанда	свежая периодически сухая	<i>Calluna vulgaris</i> , <i>Vaccinium vitis-idaea</i> , <i>Calamagrostis epigeios</i> , <i>Pulsatilla flavescens</i> , <i>Antennaria dioica</i> , <i>P. juniperinum</i> , <i>Cladonia sp.</i>	10С	30	5.5	12	9.0	48.8	7.0
11	Плс	Трошкова	57°19' с.ш. 64°24' в.д.	Бр-вк-зМ II	песчаная	свежая периодически сухая	<i>Vaccinium vitis-idaea</i> , <i>Calluna vulgaris</i> , <i>Chimaphila umbellata</i> , <i>Calamagrostis epigeios</i> , <i>Vaccinium myrtillus</i> , <i>Pulsatilla flavescens</i> , <i>Potentilla erecta</i> , <i>Lycopodium</i> , <i>Linnaea borealis</i> , <i>Equisetum hyemale</i> , <i>Goodyera repens</i> , <i>Pleurozium schreberi</i> , <i>Hylocomium splendens</i> , <i>Dicranum undulatum</i> , <i>Ptilium crista-castrensis</i> , <i>P. juniperinum</i> .	10С	110	24.4	25	30.4	72.7	7.2
12	Плс	Заводо-успенское	56° 50' с.ш. 64° 56' в.д.	Бр-ч-зМ III	песчаная	свежая периодически сухая	<i>Vaccinium vitis-idaea</i> , <i>Calluna vulgaris</i> , <i>Chimaphila umbellata</i> , <i>Calamagrostis arundinacia</i> , <i>Antennaria dioica</i> , <i>Pulsatilla flavescens</i> , <i>Pleurozium schreberi</i> , <i>Hylocomium splendens</i>	10С	115	26.9	28	16.8	67.7	7.5
13	Лсс	Курган	55°31' с.ш. 65°20' в.д.	Бр-вк-зМ II	рыхлопесчаная	свежая периодически сухая	<i>Vaccinium vitis-idaea</i> , <i>Calluna vulgaris</i> , <i>Chimaphila umbellata</i> , <i>Calamagrostis epigeios</i> , <i>Lycopodium clavatum</i> , <i>Antennaria dioica</i> , <i>Pleurozium schreberi</i> , <i>Polytrichum commune</i> .	10С	120	21.3	27	17.5	80.3	4.6

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