

Научная статья
УДК 574.3; 582.912.3
DOI: 10.32516/2303-9922.2024.51.2

***Chimaphila umbellata* (Ericaceae) в естественных и техногенных местообитаниях на Среднем Урале**

**Маргарита Александровна Глазырина¹, Наталия Валентиновна Лукина²,
Елена Ивановна Филимонова³**

¹⁻³ Уральский федеральный университет имени первого Президента России Б. Н. Ельцина, Екатеринбург, Россия,

¹ Margarita.Glazyrina@urfu.ru, <https://orcid.org/0000-0001-8258-270X>

² natalia.lukina@urfu.ru, <https://orcid.org/0000-0001-6425-6214>

³ elena.filimonova@urfu.ru, <https://orcid.org/0000-0001-6937-0139>

Аннотация. Обследованы семь ценопопуляций (ЦП) зимюльки зонтичной (*Chimaphila umbellata* (L.) W. Barton) — типичного лесного вида (семейство Ericaceae Juss.). Четыре из них (ЦП1—ЦП4) расположены на промышленных отвалах, три (ЦП5—ЦП7) находятся в естественных лесонасаждениях. Все исследованные ЦП *Ch. umbellata* являются нормальными неполночленными. На промышленных отвалах онтогенетические спектры ЦП в основном унимодальные с максимумом в виргинильном онтогенетическом состоянии (ЦП1, ЦП2 и ЦП4), за исключением ЦП3, где спектр бимодальный с пиками в виргинильном и зрелом генеративном онтогенетических состояниях. В естественных местообитаниях онтогенетические спектры ЦП *Ch. umbellata* — бимодальные левосторонние, с преобладанием молодых генеративных (ЦП5 и ЦП7) и виргинильных (ЦП6) растений. Анализ индексов эффективности (ω) показал, что ЦП1, ЦП3, ЦП4 и ЦП6 *Ch. umbellata* являются молодыми, а ЦП2, ЦП5 и ЦП7 — зреющими. Средние значения числа и площади листьев, длины цветоноса, веса воздушно-сухой массы побега были достоверно выше в лесных фитоценозах на промышленных отвалах. Плодообразование *Ch. umbellata* в техногенных (88,3%) и естественных (90,0%) местообитаниях характеризуется высокими значениями. На морфологические параметры генеративных особей значительное влияние оказывают ценогенетические факторы. Таким образом, в лесных фитоценозах на промышленных отвалах на Среднем Урале формируются экотопы, пригодные для заселения типичного бореального вида — *Ch. umbellata*.

Ключевые слова: *Chimaphila umbellata*, ценопопуляция, фитоценоз, промышленный отвал, онтогенетический спектр, морфология, жизнеспособность, пластичность.

Благодарности. Работа выполнена при финансовой поддержке Министерства науки и высшего образования РФ в рамках выполнения государственного задания УрФУ FEUZ-2023-0019.

Для цитирования: Глазырина М. А., Лукина Н. В., Филимонова Е. И. *Chimaphila umbellata* (Ericaceae) в естественных и техногенных местообитаниях на Среднем Урале // Вестник Оренбургского государственного педагогического университета. Электронный научный журнал. 2024. № 3 (51). С. 21—40. URL: http://vestospu.ru/archive/2024/articles/51/2_51_2024.pdf. DOI: 10.32516/2303-9922.2024.51.2.

Original article

***Chimaphila umbellata* (Ericaceae) in natural and technogenic habitats in the Middle Urals**

Margarita A. Glazyrina¹, Natalia V. Lukina², Elena I. Filimonova³

¹⁻³ Ural Federal University named after the first President of Russia B. N. Yeltsin, Yekaterinburg, Russia

¹ Margarita.Glazyrina@urfu.ru, <https://orcid.org/0000-0001-8258-270X>

² natalia.lukina@urfu.ru, <https://orcid.org/0000-0001-6425-6214>

³ elena.filimonova@urfu.ru, <https://orcid.org/0000-0001-6937-0139>

© Глазырина М. А., Лукина Н. В., Филимонова Е. И., 2024

Abstract. Seven cenopopulations (CPs) of typical forest species (family Ericaceae Juss.) — *Chimaphila umbellata* (L.) W. Barton) were examined. Four of them (CP1—CP4) are located on industrial dumps, three (CP5—CP7) in natural forests. All studied CPs *Ch. umbellata* are standard incomplete species. On industrial dumps, the ontogenetic spectra of CPs are mainly unimodal with a maximum in the virginal ontogenetic state (CP1, CP2 and CP4), with the exception of CP3, where the spectrum is bimodal with peaks in the virginal and mature generative ontogenetic states. In natural habitats, the ontogenetic spectrum of the CP *Ch. umbellata* are bimodal left-sided, with a predominance of young generative (CP5 and CP7) and virginal (CP6) plants. Analysis of efficiency indices (ω) showed that *Ch. umbellata* CP1, CP3, CP4 and CP6 are young, while CP2, CP5, CP7 are maturing. The average values of the number and area of leaves, peduncle length and air-dry shoot mass were significantly higher in forest phytocenoses on industrial dumps. *Ch. umbellata* fruit formation in technogenic (88.3%) and natural (90.0%) habitats is characterized by high values. The morphological parameters of generative individuals are significantly influenced by coenotic factors. Thus, in forest phytocenoses on industrial dumps in the Middle Urals, ecotopes are formed that are suitable for the colonization of a typical boreal species — *Ch. umbellata*.

Keywords: *Chimaphila umbellata*, cenopopulation, phytocenosis, industrial dump, ontogenetic spectra, morphology, vitality, plasticity.

Acknowledgements. The study was funded by the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation as part of the state assignment of the Ural Federal University, FEUZ-2023-0019.

For citation: Glazyrina M. A., Lukina N. V., Filimonova E. I. *Chimaphila umbellata* (Ericaceae) in natural and technogenic habitats in the Middle Urals. *Vestnik of Orenburg State Pedagogical University. Electronic Scientific Journal*, 2024, no. 3 (51), pp. 21—40. DOI: <https://doi.org/10.32516/2303-9922.2024.51.2>.

Введение

Возрастающее с каждым годом антропогенное воздействие на растительный покров Земли приводит к глубоким его изменениям, в частности, к уменьшению числа видов вследствие изменения или прямого уничтожения мест их естественного произрастания. Восстановление биологического разнообразия имеет основополагающее значение для устойчивого развития растительных сообществ. Во многих индустриальных регионах источником нарушения природных ландшафтов и их значительного загрязнения являются отвалы, образованные вследствие деятельности предприятий горнодобывающей и перерабатывающей промышленности [9]. В процессе самозарастания промышленных отвалов на Среднем Урале формируются преимущественно лесные фитоценозы. На определенной стадии формирования данных фитоценозов начинают поселяться типичные лесные виды, характерные для бореальной зоны, в том числе представители семейства Ericaceae Juss. трибы Pyroleae Dumort. [9]. Виды Pyroleae широко распространены на Урале и являются типичными компонентами травяно-кустарничкового яруса хвойных лесов, подвергшихся в регионе многолетним негативным антропогенным воздействиям, следствием которых стало значительное сокращение их биоразнообразия [4].

Изучение видового состава растительных сообществ, выявление эколого-биологических особенностей, адаптационных механизмов и стратегий жизни видов в антропогенно трансформированных местообитаниях, оценка состояния популяций являются важными аспектами сохранения биологического разнообразия и рационального использования растительных ресурсов. Работ, посвященных изучению популяций видов трибы Pyroleae как в естественных, так и нарушенных местообитаниях, крайне мало [11; 12; 29; 46].

Объектом нашего исследования являлась *Chimaphila umbellata* (L.) W. Barton (зимолюбка зонтичная) — циркумбореальный лесной вид. В России произрастает в средней полосе европейской части страны, на юге Западной Сибири, в Восточной Сибири, на Дальнем Востоке, вне России — в Западной Европе, Восточной Азии и Северной Америке [19; 44; 51].

Ch. umbellata — длиннокорневищный вечнозеленый явнополицентрический кустарничек с верхнерозеточными побегами и полной ранней специализированной партикуляцией (рис. 1). Полный онтогенез растения осуществляется в ряду особей вегетативного

происхождения, а онтогенез семенной особи краток (максимум до молодого генеративного возрастного состояния) [3; 9]. Хамефит, мезофит [18]. Данный вид предпочитает хорошо аэрированные песчаные почвы с реакцией среды (рН) в диапазоне от слабокислой до слабощелочной [9; 31]. *Ch. umbellata* является индикатором сухих местообитаний [1], наиболее требовательным к свету видом среди представителей *Rygoleae* [30]. Лекарственный, декоративный вид [5; 45; 50].



Рис. 1. *Chimaphila umbellata* (L.) W. Barton на золоотвале Верхнетагильской государственной районной электростанции (фото авторов)

В некоторых регионах Европы в связи со значительными преобразованиями лесных экосистем, а также увеличением выбросов соединений азота и серы отмечено сокращение численности *Ch. umbellata* почти на 80% [43; 53]. Антропогенные и естественные изменения местообитаний (вырубка сосновых лесов, заболачивание, рекреация и лесные пожары, изменение климата) приводят к сокращению численности популяций данного вида и в России. *Ch. umbellata* занесена в Красные книги более 23 субъектов Российской Федерации с категориями редкости от I до V [19—23]. На Среднем Урале *Ch. umbellata* встречается спорадически повсеместно, исключая северотаежную зону и высокогорья. Вид приурочен к светлым сосновым лесам, соснякам-зеленомошникам, соснякам разнотравно-злаковым и вторичным березово-сосновым лесам [10; 18; 31].

Цель настоящего исследования — дать оценку естественных и антропогенно трансформированных местообитаний *Ch. umbellata* на Среднем Урале и провести анализ популяционных показателей *Ch. umbellata* в различных условиях произрастания.

Материалы и методы

Исследования проведены на Среднем Урале в июне — августе 2019—2022 годов. Изучены четыре ценопопуляции *Ch. umbellata* в лесных растительных сообществах, сформировавшихся в результате процесса самозаращения отвалов горнодобывающей и перерабатывающей промышленности, и три ценопопуляции в естественных лесных фитоценозах (ЛФ).

Первая ценопопуляция *Ch. umbellata* (ЦП1) изучена на Южном отвале Веселовского месторождения бурого угля, в 6 км к югу от г. Карпинска (59°41'20" с. ш., 59°56'10" в. д.; 235 м над ур. м.). Отвалы сложены смесью железистых песков и аргиллитов, реакция среды (рН) варьирует от сильнокислой до слабощелочной. Субстраты отвалов бедны калием, средне и хорошо обеспечены фосфором [33; 38].

Две ценопопуляции ЦП2 и ЦП3 находились соответственно на рекультивированном и нереккультивированном участках золоотвала Верхнетагильской государственной районной электростанции (ВТГРЭС). Золоотвал ВТГРЭС расположен в 5 км от г. Верхний Тагил (Верхнетагильский городской округ Свердловской области) (57°20'45" с. ш., 59°56'46" в. д.; 276 м над ур. м.) [8; 33]. Зола содержит малое количество азота и калия и достаточное количество фосфатов, реакция «свежей» золы (рН) слабощелочная [33; 52].

Четвертая ценопопуляция *Ch. umbellata* (ЦП4) изучена на платообразном террасированном отвале пустых пород и вскрыши Шабровского месторождения тальк-магнезитового камня в 25 км к югу от г. Екатеринбург (56°37'45" с. ш., 60°35'59" в. д.; 322 м над ур. м.). Породы, складываемые в отвал, сильнокаменистые (каменистость 50—90%), реакция среды (рН) слабощелочная. Обеспеченность субстрата азотом и доступными фосфатами очень низкая, обменным калием — средняя и высокая [8; 25].

Пятая ценопопуляция *Ch. umbellata* (ЦП5) изучена в естественном лесном сообществе в 8 км от г. Верхний Тагил (57°21'52" с. ш., 60°00'10" в. д.; 379 м над ур. м.). Рельеф района низкогорный. Преобладающие почвы района подзолистые и дерново-подзолистые [7]. В районе распространены хвойные и смешанные леса.

Шестая ценопопуляция *Ch. umbellata* (ЦП6) располагалась в 1 км от пос. Исток (56°47'04" с. ш., 60°55'23" в. д.; 309 м над ур. м.). В почвенном покрове района преобладают подзолистые и дерново-подзолистые, суглинистые и глинистые почвы. Основными лесами являются сосновые, но в результате вырубок они сменились вторичными березовыми с примесью *Populus tremula* L. [7; 37].

Седьмая ценопопуляция *Ch. umbellata* (ЦП7) изучена в окрестностях биологической станции Уральского федерального университета (УрФУ) (56°36'07" с. ш., 61°03'11" в. д.; 234 м над ур. м.), расположенной в 1,7 км к западу от пос. Двуреченск (Сысертский городской округ Свердловской области). В почвенном покрове района широкое распространение имеют дерново-подзолистые почвы разной степени оподзоливания, нередко в сочетании с болотно-подзолистыми почвами, а также серые лесные почвы. Преобладающим типом растительности в районе биологической станции является лесная, представленная чистыми сосняками [34].

Все местообитания находятся в зоне умеренно континентального климата с характерной резкой изменчивостью погодных условий, хорошо выраженными сезонами года (с холодной зимой и теплым летом) [37]. Одна ценопопуляция (ЦП1) располагалась в подзоне средней тайги и шесть — в подзоне южной тайги.

Геоботаническое обследование лесных фитоценозов проводили по общепринятым методикам [8; 28]. Для изучения фитоценологических условий и структуры ценопопуляций *Ch. umbellata* в каждом местообитании закладывали по две учетные площади ($S = 100 \text{ м}^2$ каждая) и раункиеровские площадки ($S = 0,25 \text{ м}^2$). На них выявляли общее количество видов сосудистых растений (флористическое богатство) и количество видов на учетных площадях (видовую насыщенность). Определяли основные характеристики вертикальной организации растительных сообществ: сомкнутость крон, общее проективное покрытие (ОПП) кустарникового, травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов. Для сравнения флористического состава растительных сообществ проводили факторный анализ. Для этого обилие видов, определенное по шкале Друде, переводили

в экспертные оценки по методике, разработанной Т. С. Чибрик и Ю. А. Елькиным [36]: $un = 1$, $sol = 4$, $sp = 8$, $cop_1 = 16$, $cop_2 = 25$, $cop_3 = 50$.

Оценку условий в местообитаниях *Ch. umbellata* проводили индикаторными методами по шести прямодействующим факторам среды с использованием шести оптимумных экологических шкал Г. Элленберга: освещенность (L), температурный режим (T), влажность почвы (F), кислотность почвы (R), богатство почвы азотом (N) [42]. Значения экологических факторов для местообитания каждой ЦП рассчитывали по видовому составу сообществ с учетом обилия видов [39].

При анализе структуры ценопопуляций *Ch. umbellata* за счетную единицу принимали рамет (особь вегетативного происхождения). Определяли плотность рамет на единицу площади. В соответствии с их описанием в литературных источниках [5] устанавливали онтогенетическое состояние растений. При анализе онтогенетической структуры ценопопуляций вычисляли следующие индексы [8]: возрастности (Δ) [32], эффективности (ω) [13], восстановления ($Iв$) и замещения ($Iз$) [14]. Оценивали эффективность самоподдержания ценопопуляций [27].

Оценку состояния ценопопуляций проводили с использованием организменных и популяционных признаков [2; 15; 35]. Организменные признаки наиболее представленных в ценопопуляциях молодых генеративных рамет: высота побега (см), длина цветоноса (см), число цветков в соцветии (шт.), число завязавшихся коробочек (шт.), число листьев (шт.), параметры листьев (см), площадь листа (см²), общая площадь листьев (см²), масса побега (г). Популяционные признаки: плотность рамет на единицу площади (экз./0,25 м²), доля генеративной фракции (%). Каждый признак оценивали с помощью балльной шкалы. Диапазон каждого признака разбивали равномерно на 5 классов, каждому классу присваивали балл из расчета: наименьший балл соответствовал наименьшим показателям, и так далее в зависимости от значения конкретного признака. Положение каждой исследованной ценопопуляции оценивали по сумме баллов, полученной соответственно по средней величине каждого признака [15]. Результаты представлены в виде полигональных диаграмм [2; 35]. В каждой ЦП оценивали долю плодообразования *Ch. umbellata*.

Для расчета индекса фитоценотической пластичности параметров использовали формулу, предложенную Ю. А. Злобиным с соавторами [16]:

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

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

Индекс виталитета ценопопуляций (IVC) рассчитывали для каждой ценопопуляции по 8 морфометрическим параметрам методом взвешивания средних значений [17].

Образцы подстилки отбирали в каждом обследованном ЛФ и подготавливали к анализу общепринятыми методами [6]. Значения pH измеряли в водной суспензии (1:2,5) с помощью pH-метра («Анион 4100», Россия); содержание общего органического углерода определяли методом Тюрина, а общего азота (N) — по методу Кьельдаля. Для обработки полученных данных использовали программный пакет MS Office Excel и Statistica 12.0. Достоверность различий оценивали по критерию Манна — Уитни при уровне значимости $p < 0,05$.

Результаты и обсуждение

Характеристика растительных сообществ. Обследование Южного отвала Веселовского месторождения бурого угля показало, что на данной территории за 56 лет сформировался смешанный лес (ЛФ1) с преобладанием *Pinus sylvestris* L. с примесью *Betula pendula* Roth и *Betula pubescens* Ehrh. Сомкнутость крон составляла 0,65—0,85. В подросте встречались *Picea obovata* Ledeb., *Pinus sibirica* Du Tour и *Larix sibirica* Ledeb.

В подлеске произрастали *Sorbus aucuparia* subsp. *sibirica* (Hedl.) Krylov и *Salix caprea* L. В травяно-кустарничковом ярусе создавали *Orthilia secunda* (L.) House, *Pilosella caespitosa* (Dumort.) P. D. Sell & C. West (sp—cop₁), *Vaccinium vitis-idaea* L. (sp gr), *Fragaria vesca* L., *Rubus arcticus* L. и *Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop. (sol). *Ch. umbellata* встречалась рассеянно (sol).

Некоторые геоботанические характеристики исследованных растительных сообществ, а также показатели биоразнообразия приведены в таблице 1.

Таблица 1

Характеристики исследованных растительных сообществ

ЛФ	Фитоценоотические характеристики				Биоразнообразии	
	Возраст деревьев	Формула леса	ОПП травяно-кустарничкового яруса, % (X / min—max)	ОПП мохово-лишайникового яруса, %	Общее число видов	Число видов на 0,25 м ² (X / min—max)
ЛФ1	55	8С2Б+Е	22,6 / 8—70	55,0	77	4,6 / 2—10
ЛФ2	45	4Б3Ос2ЕС	33,0 / 10—65	15,0	74	5,1 / 2—8
ЛФ3	35	5Б4ОсС+ЕИ	33,6 / 3—80	25,0	59	4,0 / 3—8
ЛФ4	55	5Б5С	15,1 / 1—45	20,0	49	3,3 / 1—8
ЛФ5	90	5С4ЕБ	57,3 / 20—85	40,0	53	7,3 / 5—11
ЛФ6	80—90	6Б3СОс	47,3 / 15—80	5,0	88	9,6 / 5—12
ЛФ7	>130	10С+Б	59,4 / 10—100	5,0	86	8,6 / 4—11

Примечание: X — среднее значение показателей; min—max — крайние значения показателей.

На рекультивированном участке золоотвала ВТГРЭС с полосным нанесением грунта (ширина полос 6—10 м, толщина — 0,10—0,15 м) за 50 лет сформировался лесной фитоценоз (ЛФ2) с сомкнутостью крон 0,70. В древесном ярусе доминировали *B. pendula*, *P. tremula*, *P. sylvestris*, единично встречались *B. pubescens*, *Alnus incana* (L.) Moench и *Populus* sp. В подросте, кроме основных культур, произрастали *P. obovata*, *P. sibirica*, *L. sibirica*. В травяно-кустарничковом ярусе преобладали: *O. secunda* (cop₁ gr—cop₂), *Pyrola rotundifolia* L., *Lathyrus pratensis* L., *Vicia cracca* L. (sp gr). Рассеянно и группами произрастали виды семейства Orchidaceae Juss. — *Platanthera bifolia* (L.) Rich., *Listera ovata* (L.) R. Br. (sol gr—sp), единичными особями встречались *Malaxis monophyllos* (L.) Sw. и *Epipactis helleborine* (L.) Crantz. *Ch. umbellata* произрастала спорадически небольшими группами на полосах грунта.

На нереккультивированном участке золоотвала ВТГРЭС за 40 лет сформировался лесной фитоценоз (ЛФ3) с сомкнутостью крон 0,55. В составе древесного полога преобладали мелколиственные породы (*B. pendula* и *P. tremula*) с примесью хвойных (*P. sylvestris* и *P. obovata*). В подлеске были зафиксированы *Salix myrsinifolia* Salisb., *Sorbus aucuparia* L., *Prunus padus* L., *Viburnum opulus* L., *Chamaecytisus ruthenicus* (Fisch. ex Wolf.) Klásk. В травяно-кустарничковом ярусе преобладали виды: *Trifolium repens* L., *P. rotundifolia*, *O. secunda*, *Calamagrostis epigejos* (L.) Roth, *P. bifolia* (sp gr—cop₁) [8]. На всей территории участка встречались малочисленные группы *Ch. umbellata*, *Pyrola minor* L., *Pyrola chloranta* Sw., *Moneses uniflora* (L.) A. Gray.

На отвале Шабровского тальк-магнезитового месторождения за 60 лет сформировался лесной фитоценоз (ЛФ4) с доминированием *P. sylvestris* и *B. pendula*. Сомкнутость крон составляла 0,70. В подлеске произрастали *S. myrsinifolia*, *S. aucuparia*, *P. tremula*, а также всходы *P. sylvestris* и *Acer negundo* L. В составе травяно-кустарничкового яруса

преобладали *O. secunda* (sp—cop₁), *Pimpinella saxifraga* L. (sol gr—sp), группами встречались *P. bifolia* (sp gr), *Epipactis atrorubens* (Hoffm.) Besser и *Ch. umbellata* (sol gr).

В естественном лесном фитоценозе, расположенном в 8 км от г. Верхний Тагил (ЛФ5), древесный ярус был представлен *P. obovata* и *A. sibirica* с примесью *P. sylvestris*, *P. sibirica* и *B. pendula*. В подлеске была отмечена *S. aucuparia*, встречалась *Rosa acicularis* Lindl. В травяно-кустарниковом ярусе преобладали следующие виды: *Vaccinium myrtillus* L., *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth, *C. epigejos*, *Elymus fibrosus* (Schrenk) Tzvelev (sp—cop₁), *O. secunda* и *P. media* (sp gr).

В лесном фитоценозе около пос. Исток (ЛФ6) древесный ярус был представлен *B. pubescens*, *B. pendula*, *P. tremula* и *P. sylvestris*, сомкнутость крон составляла 0,50—0,75. В подлеске были отмечены *S. aucuparia*, *P. padus*, встречались *Rubus idaeus* L., *S. caprea*, *Ch. ruthenicus* и *R. acicularis*. В травяно-кустарничковом ярусе (ОПП 15—80%) преобладали: *P. rotundifolia* (cop₂ gr), *O. secunda* (sp gr—cop₁), *Pulmonaria mollis* Wulfen ex Hornem., *Rubus saxatilis* L. (sp gr—cop₁), *Hieracium umbellatum* L. (sp). *Ch. umbellata* произрастала группами (sol gr—sp gr).

В лесном фитоценозе, расположенном в окрестностях биологической станции УрФУ (ЛФ7), древесный ярус был представлен: *P. sylvestris*, *B. pendula*, сомкнутость крон составляла 0,75. В состав хорошо сформированного подлеска входили *P. avium*, *S. aucuparia*, *A. incana*, встречались *Ch. ruthenicus*, *Viburnum opulus* L. и *Rosa canina* L. В травяно-кустарниковом ярусе преобладали *Lycopodium annotinum* L. (sp—cop₁), *V. myrtillus*, *Brachypodium pinnatum* L., *O. secunda* (sp gr—cop₁), *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn (cop₁), *Galium boreale* L., *P. mollis*, *F. vesca*, *Ch. umbellata* (sp gr).

Геоботанические исследования показали, что естественные лесные фитоценозы характеризовались более высокими показателями ОПП травяно-кустарничкового яруса и числа видов на единицу площади по сравнению с техногенными местообитаниями.

Анализ условий обитания *Ch. umbellata* на Среднем Урале показал, что они отличались не только эколого-фитоценозными особенностями, но и разными субстратами. Как правило, корневища и придаточные корни у *Ch. umbellata* располагаются в лесной подстилке на глубине 10—20 см [40]. В исследованных местообитаниях, как в естественных ЛФ, так и в ЛФ, формирующихся на отвалах, толщина подстилки изменялась от 3 до 8 см, в среднем составляя 5 см. Реакция среды исследованных местообитаний варьировала от среднекислой в ЦП1 и ЦП7, слабокислой в ЦП6 и ЦП5 до близкой к нейтральной в ЦП2—ЦП4 (табл. 2). Содержание органического углерода в подстилке изменялось от 31,5% (ЦП3, ЦП4) до 54,5—49,8% (ЦП2, ЦП5). Корреляционный анализ не выявил зависимости морфологических и популяционных показателей *Ch. umbellata* от значений pH и содержания органического углерода в подстилке.

Исследования показали, что подстилка бедна азотом, его содержание варьирует от 1,1% (ЦП7) до 1,7% (ЦП3) (табл. 2).

Известно, что повышенное содержание азота в почве является одним из факторов, оказывающих негативное влияние на распространение *Ch. umbellata* [53]. Это связано с тем, что прорастание и развитие мелких семян *Rufoleae* полностью зависят от грибковых партнеров, поставляющих углерод и другие питательные вещества [47], а увеличение содержания азота в почве оказывает отрицательное влияние на разнообразие эктомикоризных грибов [41]. Корреляционный анализ не выявил зависимости морфологических и популяционных показателей *Ch. umbellata* от содержания азота в подстилке. Аналогичные результаты получены другими авторами [53].

Оценка местообитаний по экологическим шкалам Х. Элленберга [42] показала, что освещенность в них составляла 10—20% от полной ($L = 5,9—6,1$). Климат варьировал

от прохладного ($T = 4,8$) в ЛФ1 до умеренного ($T = 5,0—5,3$) в ЛФ2—ЛФ7. По характеристике влажности почв все местообитания *Ch. umbellata* относились к средневлажным (табл. 2). Средние значения степени увлажнения местообитаний на отвалах ($F = 5,3$) были чуть выше, чем в естественных местообитаниях ($F = 5,0$). Почвы характеризовались как бедные ($N = 3,5—3,7$) или умеренно обеспеченные азотом ($N = 4,0—4,5$), слабокислые ($R = 4,9$) и умеренно кислые ($R = 5,5—6,3$).

Таблица 2

Характеристики экологических условий обитания *Chimaphila umbellata*

ЛФ	Агрохимическая характеристика подстилки			Оценка факторов среды обитания на основе экологической шкалы Элленберга, баллы				
	Реакция среды (рН H ₂ O)	Общий орган. углерод, %	Общий азот, %	L	T	F	R	N
ЛФ1	5,09	27,44	1,18	6,3	4,8	5,3	5,6	3,7
ЛФ2	5,74	31,51	1,38	6,4	5,1	5,3	6,1	4,4
ЛФ3	5,81	35,00	1,71	6,2	5,0	5,5	5,8	4,3
ЛФ4	6,00	25,03	1,01	6,4	5,3	5,2	6,3	3,9
ЛФ5	5,35	31,10	1,12	5,9	5,0	5,1	4,9	3,5
ЛФ6	4,68	33,62	1,21	6,4	5,2	5,0	6,1	4,3
ЛФ7	4,68	33,42	1,10	6,1	5,0	5,0	5,5	4,0

Примечание. Факторы среды обитания на основе экологической шкалы Элленберга: L — освещенность, T — температурный режим, F — влажность почвы, R — кислотность почвы (рН), N — богатство почвы азотом.

Факторный анализ, проведенный на основе сравнения флористического состава растительных сообществ с учетом обилия видов, разделил их на две группы, отличающиеся по доминантам древесного и травяно-кустарничкового яруса. В первую группу объединились фитоценозы ЛФ2—ЛФ4, ЛФ6 с доминированием мелколиственных пород деревьев, преимущественно *B. pendula* (факторная нагрузка 7,3), *P. tremula* (3,8) с примесью *P. sylvestris* (1,5), в подлеске *S. aucuparia* (2,1) (рис. 2). В травяно-кустарничковом ярусе доминировали такие виды, как *P. rotundifolia* (величина факторной нагрузки — 4,0), *O. secunda* (2,3), *Deschampsia cespitosa* (L.) P. Beauv. (1,6), *V. cracca* (1,6), *Festuca rubra* L. (1,5), *L. pratensis* (1,5).

Вторая группа местообитаний ЛФ1, ЛФ5, ЛФ7 характеризовалась преобладанием в древостое *P. sylvestris* (8,2), *P. obovata* (2,0). В травяно-кустарничковом ярусе высокую факторную нагрузку имели: *C. arundinacea* (3,5), *O. secunda* (2,8), *V. myrtillus* (2,7), *Equisetum sylvaticum* L. (1,8), *V. vitis-idaea* (1,4), *C. epigejos* (1,1) (рис. 2). Значение факторной нагрузки у *Ch. umbellata* было выше в фитоценозах с преобладанием хвойных пород (1,1).

Характеристика ценопопуляций *Chimaphila umbellata*. В исследованных растительных сообществах *Ch. umbellata* произрастала редкими группами, встречаемость вида варьировала от 10% (ЦП1) до 35% (ЦП3). Численность рамет *Ch. umbellata* в лесных фитоценозах на отвалах изменялась от 73 экз./200 м² (ЦП2) до 222 экз./200 м² (ЦП4), в контроле — от 20 экз./200 м² (ЦП5) до 168 экз./200 м² (ЦП7). Для *Ch. umbellata* характерен групповой тип распределения особей в пространстве во всех исследуемых местообитаниях (табл. 3). Средняя экологическая плотность рамет на отвалах изменялась от 3,4 до 10,1 экз./0,25 м², в естественных местообитаниях — от 6,7 до 13,5 экз./0,25 м².

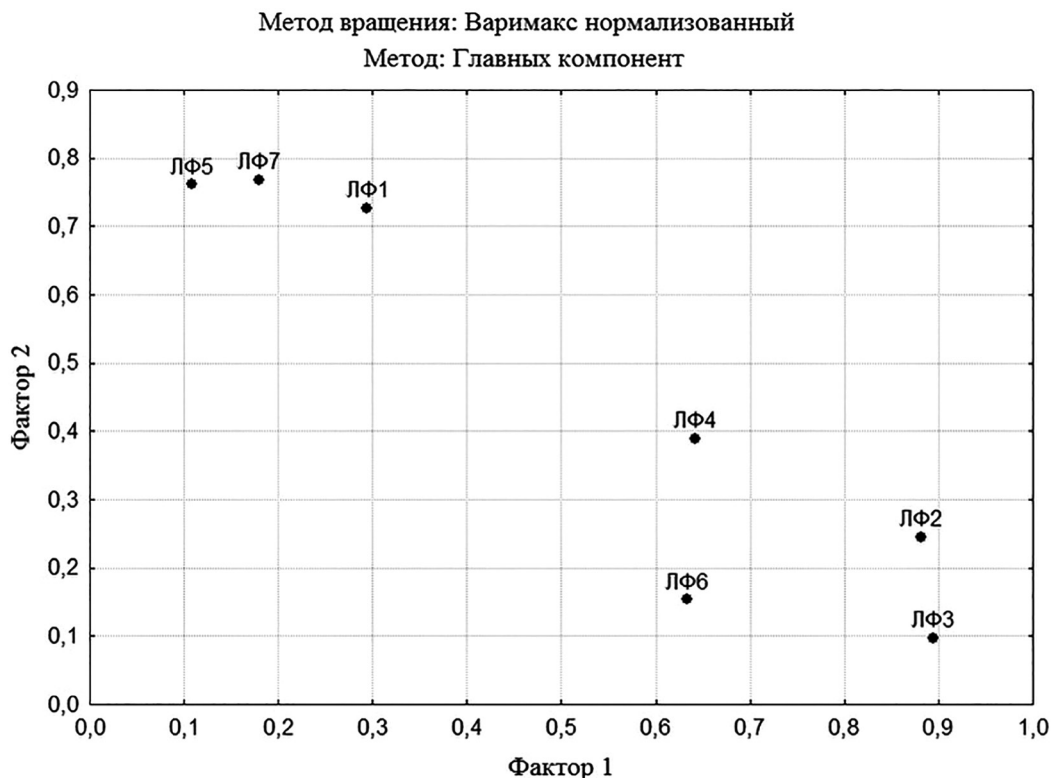


Рис. 2. Взаиморасположение растительных сообществ в факторном пространстве (с учетом обилия видов)

Таблица 3

Экологическая плотность *Chimaphila umbellata* и тип распределения рамет в пространстве

Ценопопуляция	М	X	min—max	S ² /m	Тип распределения
ЦП1	162	10,1	2—21	7,4	групповой
ЦП2	93	4,8	3—7	4,5	групповой
ЦП3	73	3,4	1—14	7,0	групповой
ЦП4	222	10,1	1—20	6,7	групповой
ЦП5	20	6,7	4—9	6,9	групповой
ЦП6	153	13,5	1—34	19,4	групповой
ЦП7	168	10,8	3—43	15,1	групповой

Примечание: М — численность рамет на 200 м²; X — среднее значение плотности, экз./0,25 м²; min—max — крайние значения плотности; S²/m — отношение дисперсии числа рамет в выборках и среднего количества рамет на площадке.

Групповой тип распределения и относительно высокая экологическая плотность объясняются вегетативным размножением вида, а также способностью рассеивать подавляющее большинство семян (до 95,7%) на расстояние не более 5 м [46]. Корреляционный анализ показал достоверно значимую связь плотности рамет *Ch. umbellata* с влажностью местообитаний (F) по шкале X. Элленберга ($r = -0,76$; $p < 0,05$). В более сухих местообитаниях плотность рамет *Ch. umbellata* выше.

Анализ онтогенетической структуры ценопопуляций *Ch. umbellata* показал, что все они являются нормальными неполночленными (в основном отсутствуют проростки и особи сенильного онтогенетического состояния) (рис. 3).

Онтогенетические спектры ценопопуляций *Ch. umbellata* во всех местообитаниях являются левосторонними. На промышленных отвалах спектры в основном унимодаль-

ные с максимумом в виргинильном онтогенетическом состоянии (ЦП1, ЦП2 и ЦП4), исключение составляет ЦП3, где спектр бимодальный с пиками в виргинильном и зрелом генеративном онтогенетических состояниях. В естественных местообитаниях онтогенетические спектры ценопопуляций *Ch. umbellata* — бимодальные левосторонние: в ЦП5 и ЦП7 преобладают молодые генеративные, а в ЦП6 — виргинильные растения (рис. 3).

Ценопопуляции *Ch. umbellata* представлены преимущественно молодыми растениями, значения индексов возрастности (Δ) [32] не превышают пороговое значение (табл. 4). Анализ индексов эффективности (ω) [13] показал, что ЦП1, ЦП3, ЦП4 и ЦП6 *Ch. umbellata* являются молодыми, а ЦП2, ЦП5 и ЦП7 — зреющими. При оценке эффективности самоподдержания ЦП установлено, что ЦП1, ЦП2 самоподдерживаются умеренно, ЦП3, ЦП4 и ЦП6 — эффективно, а ЦП5 и ЦП7 — слабо (табл. 4).

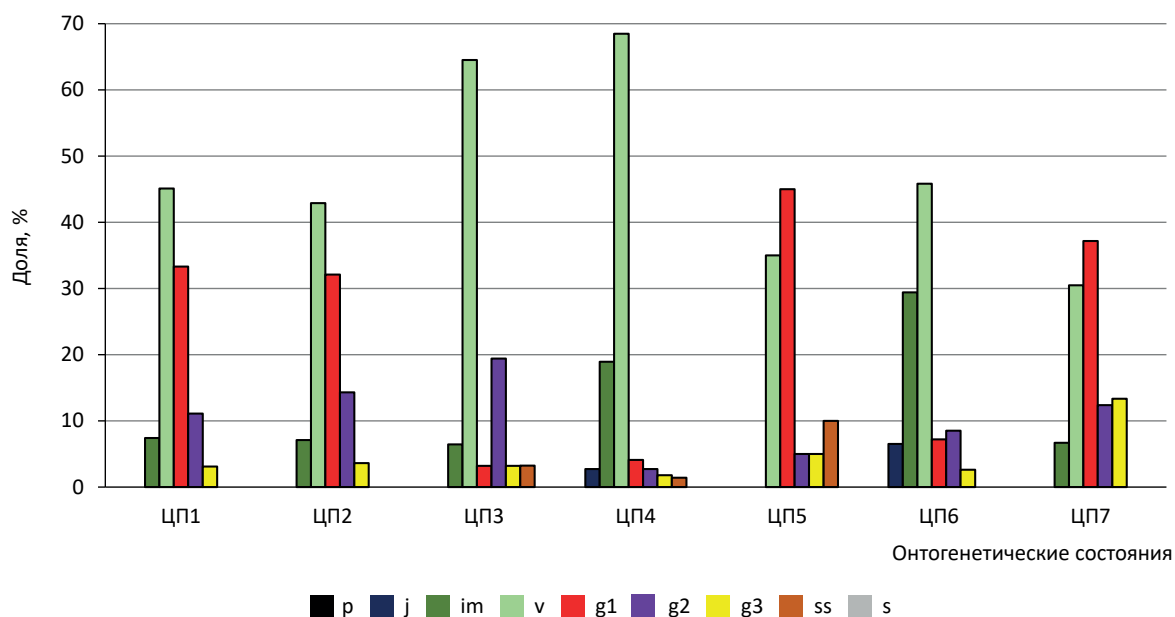


Рис. 3. Онтогенетические спектры ценопопуляций *Chimaphila umbellata*. Онтогенетические состояния: p — проростки, j — ювенильное, im — имматурное, v — виргинильное, g1 — молодое генеративное, g2 — средневозрастное генеративное, g3 — старое генеративное, ss — субсенильное, s — сенильное

Таблица 4

Индексы ценопопуляций *Chimaphila umbellata* в изученных местообитаниях

Ценопопуляция	Δ	ω	Тип ценопопуляции	J_v	J_z	Эффективность самоподдержания	IVC
ЦП1	0,23	0,60	молодая	1,10	1,10	умеренно	1,19
ЦП2	0,24	0,62	зреющая	1,00	1,00	умеренно	1,12
ЦП3	0,24	0,54	молодая	2,75	2,44	эффективно	1,00
ЦП4	0,14	0,40	молодая	10,53	9,09	эффективно	0,95
ЦП5	0,31	0,64	зреющая	0,64	0,54	слабо	1,08
ЦП6	0,15	0,41	молодая	4,46	4,46	эффективно	0,80
ЦП7	0,30	0,66	зреющая	0,59	0,59	слабо	0,87

Примечание: Δ — индекс возрастности ценопопуляции; ω — индекс средней эффективности ценопопуляции. Индексы эффективности самоподдержания ценопопуляций: J_v — индекс восстановления, J_z — индекс замещения; IVC — индекс виталитета ценопопуляции.

Доля растений, находящихся в регенеративном онтогенетическом состоянии, значительно превышает долю генеративных в ЦП3, ЦП4 и ЦП6; незначительно превышает (на

5%) — в ЦП1 и является равной в ЦП2. В ценопопуляциях из естественных местообитаний (ЦП5 и ЦП7) доля генеративных растений больше в 1,6 и 1,7 раза соответственно.

Морфологический анализ генеративных побегов *Ch. umbellata* показал, что значения признаков варьировали как в нарушенных, так и в естественных местообитаниях. Для того чтобы дать оценку зависимости морфологических признаков от условий произрастания, ценопопуляции были объединены в две группы: техногенных и естественных местообитаний. Анализ показал, что средние значения числа и площади листьев, числа мутовок с листьями, длины цветоноса, веса воздушно-сухой массы побега были достоверно выше в лесных фитоценозах на промышленных отвалах. Высота побегов, число цветков и плодов достоверно не различались в исследованных местообитаниях. Коэффициенты вариации (Cv) изменялись в пределах от низких (12%) до очень высоких (49%) (табл. 5) [24]. В целом полученные значения морфометрических параметров не превышали по своим значениям литературных данных [5].

Таблица 5

Некоторые морфометрические параметры генеративных побегов *Chimaphila umbellata*

Параметр	Показатель	ЦП1	ЦП2	ЦП3	ЦП4	ЦП5	ЦП6	ЦП7
Высота побега, см	X±m	17,8±0,5ab	18,4±0,6b	17,8±0,4ab	16,8±0,7a	19,4±1,4b	16,5±1,1a	18,9±0,9ab
	lim	10,4—24,5	12,2—23,5	13,4—21,3	11,8—24,0	14,2—24,2	11,3—24,7	12,1—30,4
	Cv	17	15	12	18	18	25	30
Длина цветоноса, см	X±m	8,2±0,3c	7,9±0,3bc	7,5±0,2bc	6,8±0,4b	5,9±0,6b	4,8±0,2a	7,3±0,2bc
	lim	4,4—12,0	6,3—10,5	5,7—9,6	3,4—9,8	3,8—7,8	3,6—6,4	4,5—9,4
	Cv	25	16	13	23	23	18	16
Число цветков, шт.	X±m	4,1±0,2b	4,0±0,3b	4,5±0,2b	4,2±0,2b	2,2±0,4a	4,5±0,3a	3,9±0,2b
	lim	1—7	2—6	2—6	3—5	1—4	2—6	1—6
	Cv	37	29	27	18	49	24	32
Число плодов, шт.	X±m	3,5±0,2b	3,8±0,3b	3,4±0,3b	3,9±0,2b	2,0±0,5a	3,4±0,3b	3,4±0,2b
	lim	1—6	1—6	1—6	3—5	0—3	1—6	1—6
	Cv	42	34	45	20	40	35	41
Число мутовок с листьями, шт.	X±m	4,4±0,1c	3,8±0,2b	4,0±0,2bc	3,8±0,2b	5,2±0,4d	2,5±0,1a	2,9±0,2a
	lim	3—6	2—5	3—6	2—5	4—6	2—3	2—6
	Cv	19	24	20	21	19	20	34
Число листьев, шт.	X±m	20,5±0,8c	13,3±0,8b	12,9±0,5b	11,7±0,6b	20,5±2,4c	7,6±0,5a	11,9±0,7b
	lim	13—39	7—20	9—21	8—17	14—27	5—11	6—24
	Cv	25	26	22	23	29	24	35
Площадь листа, см ²	X±m	2,15±0,1c	2,50±0,1d	1,89±0,1b	1,91±0,1ab	1,76±0,2b	1,73±0,1b	1,46±0,1a
	lim	1,37—3,03	1,51—3,19	1,31—2,51	1,26—2,51	1,03—2,20	1,32—2,51	0,69—2,45
	Cv	20	15	18	19	23	21	26
Воздушно-сухая масса побега, г	X±m	0,85±0,0b	0,81±0,1a	0,61±0,0a	0,56±0,0a	0,89±0,2b	0,50±0,0a	0,58±0,0a
	lim	0,51—1,45	0,43—1,65	0,39—0,97	0,34—0,81	0,33—1,42	0,31—0,77	0,34—1,02
	Cv	28	37	22	26	43	32	25

Примечание: X±m — среднее значение с ошибкой; lim — пределы значений признака; Cv — коэффициент вариации, %. Разные буквы в строках (a, b, c, d) указывают на достоверные различия изученных параметров между ценопопуляциями при уровне значимости $p < 0,05$.

Корреляционный анализ продемонстрировал достоверно значимую связь между числом зеленых листьев на генеративных побегах *Ch. umbellata* и ОПП мохово-лишайникового яруса ($r = 0,91$; $p < 0,05$). Увеличение числа верхнерозеточных побегов *Ch. umbellata*,

произрастающей в моховом покрове, также отмечено в работе Ю. А. Боброва [3]. Это объясняется высокой средообразующей способностью мохового покрытия в бореальных лесных экосистемах: низкой теплопроводностью, высокой влагоемкостью, а также влиянием мхов на химические процессы в лесной подстилке [26].

Известно, что *Ch. umbellata* производит нектар и в основном опыляется шмелями [49; 53]. Изучение плодообразования показало, что доля завязывания плодов у *Ch. umbellata* во всех местообитаниях имеет высокое значение. В техногенных местообитаниях доля плодообразования в среднем составляла 88,3%, изменяясь от 77,0% в ЦПЗ до 94,0% в ЦП2, в естественных местообитаниях — 90,0%, варьируя от 80,0% в ЦП5 до 96,0% в ЦП7. На основе корреляционного анализа было выявлено влияние освещенности местообитаний (L) по шкалам Х. Элленберга на число цветков и плодов ($r = 0,80$ и $r = 0,88$ соответственно; $p < 0,05$). Влияние освещенности на плодообразование у *Ch. umbellata* отмечено в работе других авторов [48; 53]. Также было установлено, что при увеличении освещенности наблюдается уменьшение высоты особей ($r = -0,80$; $p < 0,05$).

При оценке жизненного состояния ценопопуляций одной из главнейших диагностических характеристик является жизненное состояние особей. Оценка жизненности ценопопуляций по среднему размерному спектру особей (IVС) показала, что в наиболее благоприятных условиях находились растения из ЦП1 на Южном Веселовском отвале, ЦП2 — на рекультивированном участке золоотвала ВТГРЭС и ЦП5 — в естественном лесном массиве, расположенном в 8 км от г. Верхний Тагил (табл. 3). В наименее благоприятных условиях произрастали растения в ЦП6 в лесном фитоценозе около пос. Исток: данная территория характеризовалась относительно более высокой антропогенной (рекреационной) нагрузкой и более низкими показателями влажности субстрата.

По мнению Ю. А. Злобина [16], пластичность представляет собой обратимые адаптивные изменения средних значений параметров, характеризующих статус особей при смене условий обитания. Анализ индексов фитоценотической пластичности (I_p) *Ch. umbellata* показал, что большинство изученных морфометрических параметров характеризовалось высоким уровнем пластичности (рис. 4).

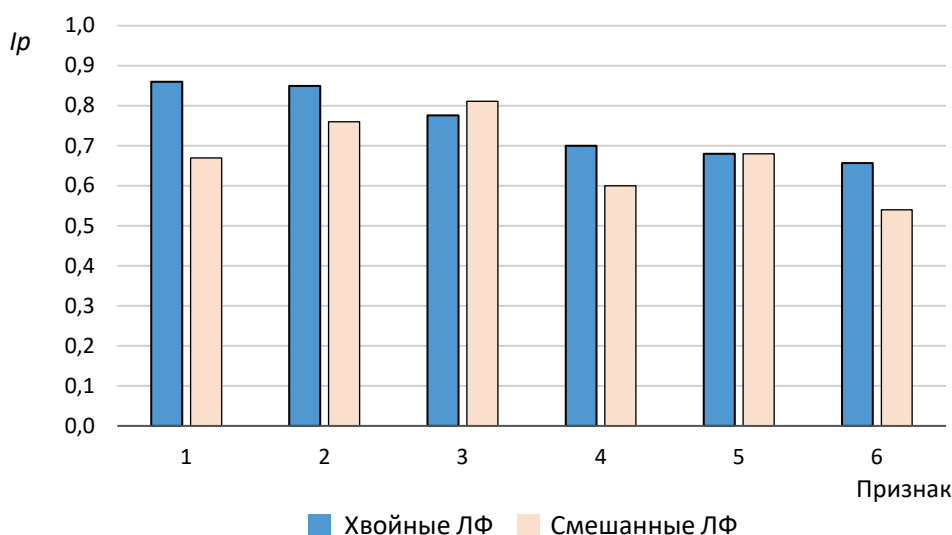


Рис. 4. Фитоценотическая пластичность морфометрических признаков ценопопуляций *Chimaphila umbellata* в хвойных и смешанных лесных фитоценозах: 1 — площадь листа, 2 — длина цветоноса, 3 — воздушно-сухая масса побега, 4 — число цветков на особь, 5 — число листьев, 6 — высота побега

Наиболее отзывчивыми (пластичными) на изменение условий местообитания в хвойных и смешанных лесных фитоценозах являлись такие параметры, как площадь листа

($I_p = 0,86; 0,67$ соответственно), длина цветоноса ($I_p = 0,85; 0,76$) и вес побега ($I_p = 0,78; 0,81$) наименее пластичными — высота побега ($I_p = 0,66; 0,54$) и число цветков ($I_p = 0,70; 0,60$). В хвойных лесах все морфометрические признаки *Ch. umbellata* характеризовались большей пластичностью, чем в смешанных лесных фитоценозах (рис. 4). В техногенных и естественных местообитаниях пластичность морфометрических признаков практически не различалась (0,63 и 0,68 соответственно).

Для оценки отношения растительного организма и ценопопуляции к различным эколого-фитоценотическим условиям применяли комплексный подход [2]. Оценка состояния ценопопуляций *Ch. umbellata* по совокупности организменных признаков показала, что в условиях хвойных бореальных лесов особи чувствуют себя наиболее комфортно. Самые высокие значения суммы баллов (18—22 балла) оказались у особей, произрастающих в среднетаежной зоне и северной части южной тайги (ЦП1—ЦП3, ЦП5). Более низкие по совокупности баллов параметры (13—15 баллов) имели особи, произрастающие значительно южнее (ЦП6, ЦП7) (табл. 6, рис. 5).

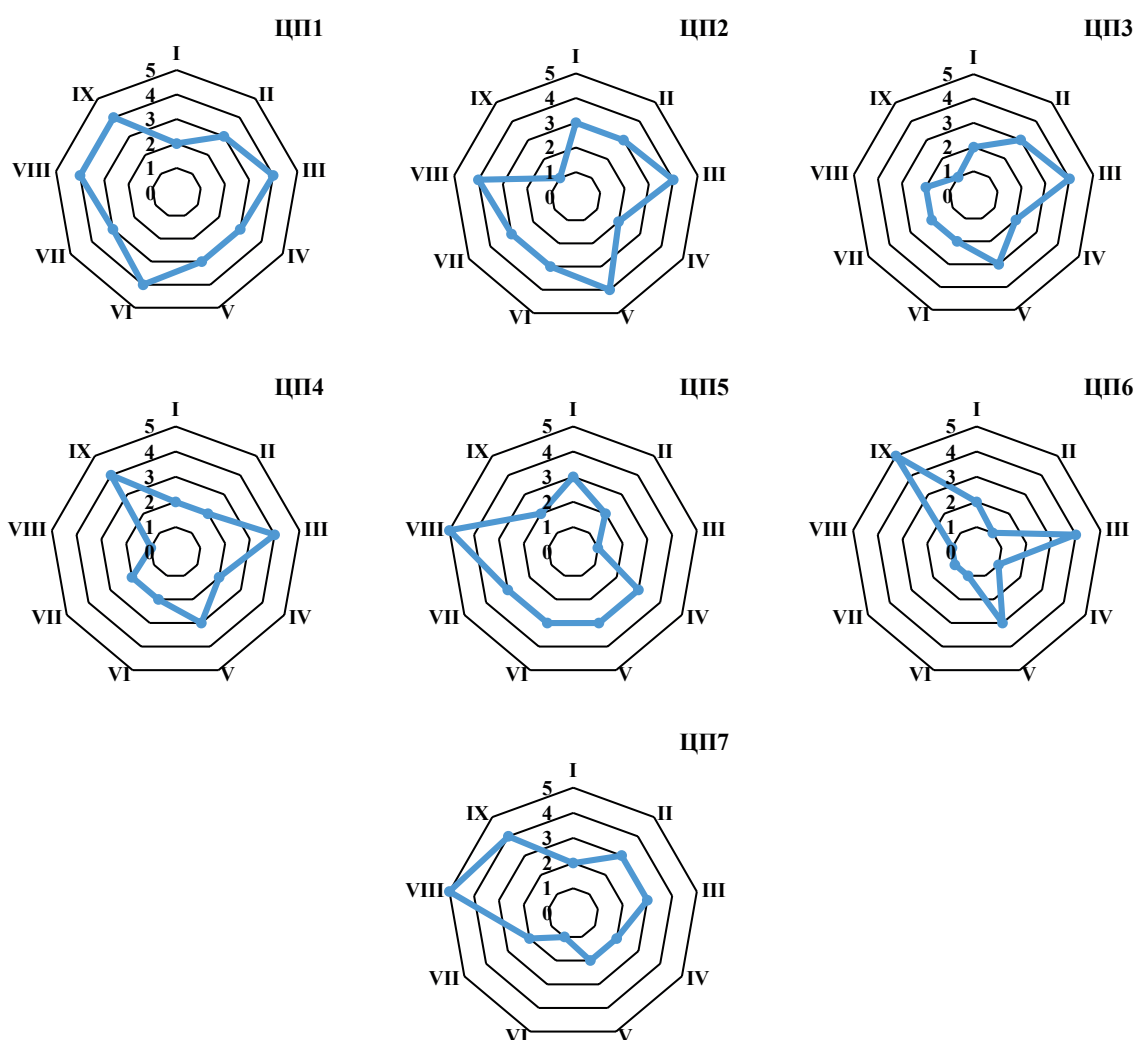


Рис. 5. Оценка состояния ценопопуляций *Chimaphila umbellata* по морфологическим показателям генеративных растений (от 0 до 5 баллов): Организменные признаки: I — высота побега, II — длина цветоноса, III — число цветков на побег, IV — число листьев, V — площадь листа, VI — общая площадь листьев, VII — воздушно-сухая масса побега; Популяционные признаки: VIII — доля генеративных рамет, IX — плотность, экз./0,25 м²

Балльные оценки величины признаков *Chimaphila umbellata*

Признаки	Баллы				
	1	2	3	4	5
Организменные признаки особей g1					
Высота генеративных побегов, см	10,4—14,4	14,5—18,4	18,5—22,4	22,5—26,4	26,5—30,4
Длина цветоноса, см	3,4—5,1	5,2—6,8	6,9—8,5	8,6—10,3	10,4—12,0
Число цветков, шт.	1,0—2,0	2,1—3,0	3,1—4,0	4,1—5,0	5,1—6,0
Число листьев, шт.	5,0—10,4	10,5—15,8	15,9—21,2	21,3—26,6	26,7—32,0
Площадь листа, см ²	0,69—1,19	1,19—1,69	1,69—2,19	2,19—2,69	2,69—3,19
Общая площадь листьев, см ²	10,7—20,7	20,8—30,6	30,7—40,6	40,7—50,6	50,7—60,5
Воздушно-сухая масса побега, г	0,31—0,54	0,55—0,77	0,78—0,99	1,00—1,22	1,23—1,45
Популяционные признаки					
Плотность рамет, экз./0,25 м ²	9,0—19,8	19,9—30,6	30,7—41,4	41,5—52,2	52,3—63,0
Доля генеративных рамет, %	3,4—5,4	5,5—7,4	7,5—9,4	9,5—11,5	11,6—13,5

Корреляционный анализ выявил достоверно значимое влияние географического расположения ценопопуляции на суммарную оценку ее состояния по совокупности организменных признаков ($r = 0,82$; $p < 0,05$), а также на оценку виталитета (*IVC*) ценопопуляции ($r = 0,83$; $p < 0,05$).

Анализ состояния ценопопуляций *Ch. umbellata* по популяционным признакам показал, что доля генеративных рамет и их плотность (экз./0,25 м²) зависят от фитоценологических условий. Наибольшие значения по сумме баллов (7—9) установлены для ЦП, находящихся в хвойных лесах.

Заключение

В 40—60-летних хвойных и смешанных лесных фитоценозах на промышленных отвалах на Среднем Урале формируются экотопы, пригодные для заселения типичного бореального вида *Ch. umbellata*.

Низкие показатели проективного покрытия травяно-кустарничкового яруса, сниженный фитоценологический стресс, отсутствие задернованности, развитый моховый покров, сформированная подстилка создают в техногенных экотопах благоприятные условия для произрастания *Ch. umbellata*.

Установлено, что все ценопопуляции нормальные неполночленные, устойчивые. Самоподдержание ценопопуляций происходит успешно вегетативным и семенным способами. Выявлено достоверно значимое влияние освещенности местообитаний на число цветков и плодов. В лесных фитоценозах с преобладанием хвойных пород *Ch. umbellata* характеризуется относительно высокими морфологическими и популяционными показателями. Менее благоприятными для произрастания *Ch. umbellata* являются антропогенно деградирующие в результате рубок и рекреационной нагрузки вторичные лесные фитоценозы с преобладанием мелколиственных древесных пород.

Список источников

1. Багдасарова Т. В. Зимолубка зонтичная // Биологическая флора Московской области. 1993. Вып. 9. Ч. 2. С. 71—77.
2. Барсукова И. Н., Черемушкина В. А. Состояние ценопопуляций *Prunella vulgaris* (Lamiaceae) в Хакасии // Растительные ресурсы. 2018. Т. 54, № 4. С. 496—515.

3. Бобров Ю. А. Грушанковые России. Киров : Изд-во ВятГГУ, 2009. 137 с.
4. Большаков В. Н., Безель В. С., Таршис Г. И., Таршис Л. Г. Региональная экология // Пособие для учителя. Екатеринбург : Сократ, 1998. 176 с.
5. Ведерникова О. П., Жукова Л. А., Максимова О. В. Онтогенез зимолобки зонтичной (*Chimaphila umbellata* (L.) W. Barton) // Онтогенетический атлас лекарственных растений : учеб. пособие. Йошкар-Ола : Изд-во Мар. гос. ун-та, 2002. Т. 3. С. 46—50.
6. Воробьева Л. А. Теория и практика химического анализа почв. М. : ГЕОС, 2006. 400 с.
7. Гафуров Ф. Г. Почвы Свердловской области. Екатеринбург : Изд-во Урал. ун-та, 2008. 396 с.
8. Глазырина М. А., Баркова Н. Ю., Лукина Н. В., Филимонова Е. И. *Moneses uniflora* (L.) A. Gray на промышленных отвалах Среднего Урала // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии. 2021. № 20-1. С. 102—107. DOI: 10.14258/pbssm.2021021.
9. Глазырина М. А., Лукина Н. В., Филимонова Е. И., Баркова Н. Ю., Коробицина С. Н. Виды трибы Rugoaleae на промышленных отвалах (Средний Урал) // Биологическая рекультивация и мониторинг нарушенных земель : материалы XI Всерос. науч. конф. с междунар. участием, Сатка, 12—16 сент. 2022 г. Сатка : Принтоника, 2022. С. 41—47.
10. Горчаковский П. Л. Растительный мир высокогорного Урала. М. : Наука, 1975. 283 с.
11. Дубровная С. А., Мавлюдова Л. У. Онтогенетическая структура и анализ состояния ценопопуляций *Pyrola rotundifolia* и *Orthilia secunda* в отдельных частях ареала // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. 2019. № 4 (28). С. 35—49. DOI: 10.21685/2307-9150-2019-4-4.
12. Дубровная С. А., Хуснетдинова Л. З., Мавлюдова Л. У., Галимова А. Р., Бикмухаметова З. Ш. Анализ календарного возраста рамет грушанки круглолистной (*Pyrola rotundifolia* L.) при интерпретации онтогенетической структуры вида // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2017. Т. 19, № 2 (3). С. 436—440.
13. Животовский Л. А. Онтогенетическое состояние, эффективная плотность и классификация популяций // Экология. 2001. № 1. С. 3—7.
14. Жукова Л. А. Динамика популяций луговых растений : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Новосибирск, 1987. 32 с.
15. Заугольнова Л. Б. Структура популяций семенных растений и проблемы их мониторинга : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 1994. 72 с.
16. Злобин Ю. А., Скляр В. Г., Клименко А. А. Популяции редких видов растений: теоретические основы и методика изучения. Сумы : Университетская книга, 2013. 439 с.
17. Ишбирдин А. Р., Ишмуратова М. М. Адаптивный морфогенез и эколого-ценотические стратегии выживания травянистых растений // Методы популяционной биологии : сб. материалов VII Всерос. популяционного семинара (Сыктывкар, 16—21 февр. 2004 г.). Сыктывкар : Коми научный центр УрО РАН, 2004. Ч. 2. С. 113—120.
18. Князев М. С., Третьякова А. С., Подгаевская Е. Н., Золотарева Н. В., Куликов П. В. Конспект флоры Свердловской области. Часть 3 : Двудольные растения (Aristolochiaceae — Monotropaceae) // Фиторазнообразии Восточной Европы. 2018. Т. 12, № 2. С. 4—95. DOI: 10.24411/2072-8816-2018-10013.
19. Красная книга Архангельской области / О. В. Аксенова [и др.]. Архангельск : Сев. (Арктич.) федер. ун-т, 2020. 490 с.
20. Красная книга Красноярского края : в 2 т. Т. 2. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и грибов : в 2 ч. / гл. ред. Н. В. Степанов ; отв. ред. Е. М. Антипова. 3-е изд., перераб. и доп. Красноярск : Сибирский федер. ун-т, 2022. 762 с.
21. Красная книга Республики Бурятия : Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и грибов / отв. ред. О. А. Аненхонов. 4-е изд., перераб. и доп. Белгород : Константа, 2023. 343 с.
22. Красная книга Республики Коми / под общ. ред. С. В. Дегтевой. Сыктывкар : Коми республиканская типография, 2019. 768 с.
23. Красная книга Саратовской области: Грибы. Лишайники. Растения. Животные / Мин-во природных ресурсов и экологии Саратовской области. Саратов : Папирус, 2021. 496 с.
24. Мамаев С. А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений. М. : Наука, 1972. 283 с.
25. Махонина Г. И. Экологические аспекты почвообразования в техногенных экосистемах Урала. Екатеринбург : Изд-во Урал. ун-та, 2003. 355 с.
26. Методы изучения лесных сообществ / Е. Н. Андреева [и др.]. СПб. : НИИХ, 2002. 240 с.
27. Османова Г. О., Животовский Л. А. Онтогенетический спектр как индикатор состояния ценопопуляций растений // Известия Российской академии наук. Сер. биологическая. 2020. № 2. С. 144—152. DOI: 10.31857/S0002332920020058.
28. Полевая геоботаника : в 5 т. Т. 3. М. ; Л. : Наука, 1964. 530 с.

29. Полянская Т. А. Экологическое разнообразие ценопопуляций ортилии однобокой *Orthilia secunda* (L.) House // Вестник Воронежского государственного университета. Сер. Химия. Биология. Фармация. 2012. № 1. С. 125—131.
30. Сунцова Л. Н., Иншаков Е. М. Биология растительных систем : учеб. пособие. Красноярск : СибГТУ, 2013. 120 с.
31. Таршис Л. Г. Об изменчивости морфологических и анатомических признаков у видов подсемейства *Ryugoloideae* (Ericaceae) на Урале // Ботанический журнал. 2005. № 8. С. 1197—1208.
32. Уранов А. А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биологические науки. 1975. № 2. С. 7—34.
33. Филимонова Е. И., Лукина Н. В., Глазырина М. А. *Platanthera bifolia* (L.) Rich. в условиях промышленных отвалов Среднего Урала // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии. 2020. Т. 19, № 2. С. 215—220. DOI: 10.14258/pbssm.2020106.
34. Флора и растительность Биологической станции Уральского государственного университета / В. А. Мухин [и др.]. Екатеринбург : Изд-во Урал. ун-та, 2003. 132 с.
35. Черемушкина В. А., Гусева А. А., Макунина Н. И., Асташенков А. Ю., Денисова Г. Р. Фитоценотическая характеристика, онтогенетическая структура и оценка состояния ценопопуляций *Scutellaria scordiifolia* (Lamiaceae) в Сибири // Растительные ресурсы. 2020. Т. 56, вып. 2. С. 138—150. DOI: 10.31857/S003399462002003X.
36. Чибрик Т. С., Елькин Ю. А. Формирование фитоценозов на нарушенных промышленностью землях: (биологическая рекультивация). Свердловск : Изд-во Урал. ун-та, 1991. 220 с.
37. Шакиров А. В. Физико-географическое районирование Урала. Екатеринбург : УрО РАН, 2011. 617 с.
38. Экологические основы и опыт биологической рекультивации нарушенных промышленностью земель / Т. С. Чибрик [и др.]. Екатеринбург : Изд-во Урал. ун-та, 2011. 268 с.
39. Экологические шкалы и методы анализа экологического разнообразия растений. Йошкар-Ола : Марийский гос. тех. ун-т, 2010. 368 с.
40. Antos J. A., Zobel D. B., Fischer D. G. Belowground morphology and population dynamics of two forest understory herbs of contrasting growth form // Botany. 2021. Vol. 99, N 9. P. 569—580. DOI: 10.1139/cjb-2021-0035.
41. Davey M. L., Skogen M. J., Heegaard E., Halvorsen R., Kauserud H., Ohlson M. Host and tissue variations overshadow the response of boreal moss-associated fungal communities to increased nitrogen load // Molecular Ecology. 2017. Vol. 26, N 2. P. 571—588. DOI: 10.1111/mec.13938.
42. Ellenberg H., Weber H. E., Düll R., Wirth V., Werner W., Paulissen D. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa // Scripta Geobotanica, Vol. 18. Göttingen : Verlag Erich Goltze KG, 1991. 248 S.
43. Eriksson O. Floristic Legacies of Historical Land Use in Swedish Boreo-Nemoral Forests: A Review of Evidence and a Case Study on *Chimaphila umbellata* and *Moneses uniflora* // Forests. 2022. Vol. 13, N 10. Art. 1715. DOI: 10.3390/f13101715.
44. Flora of Siberia. Vol. 11: Pyrolaceae — Lamiaceae / ed. by L. I. Malyshev. CRC Press, 2006. 300 p. DOI: 10.1201/9781482279696.
45. Galván I. J., Mir-Rashed N., Jessulat M., Atanya M., Golshani A., Durst T., Petit Ph., Amiguet V. T., Boekhout T., Summerbell R., Cruz I., Arnason J. T., Smith M. L. Antifungal and antioxidant activities of the phytomedicine pipsissewa, *Chimaphila umbellata* // Phytochemistry. 2008. Vol. 69, N 3. P. 738—746. DOI: 10.1016/j.phytochem.2007.09.007.
46. Ilyina V., Senator S., Mitroshenkova A., Kozlovskaya O., Kazantsev I. Population Structure of *Pyrola chlorantha* (Family Ericaceae) at the Southern Range Margin (Samara Region, Russia) // International Journal of Plant Biology. 2022. Vol. 13, N 4. P. 634—643. DOI: 10.3390/ijpb13040051.
47. Johansson V. A., Mikusinska A., Ekblad A., Eriksson O. Partial mycoheterotrophy in Pyroleae: Nitrogen and carbon stable isotope signatures during development from seedling to adult // Oecologia. 2015. Vol. 177, N 1. P. 203—211. DOI: 10.1007/s00442-014-3137-x.
48. Johansson V. A., Müller G., Eriksson O. Dust seed production and dispersal in Swedish Pyroleae species // Nordic Journal of Botany. 2014. Vol. 32, N 2. P. 209—214. DOI: 10.1111/j.1756-1051.2013.00307.x.
49. Knudsen J. T., Olesen J. M. Buzz-pollination and patterns in sexual traits in North European Pyrolaceae // American Journal of Botany. 1993. Vol. 80, N 8. P. 900—913. DOI: 10.2307/2445510.
50. Kushev Ch. B., Kutaev E. M., Lomboeva S. S., Khobrakova V. B., Pavlov S. A. The impact of the *Chimaphila umbellata* (L.) W. P. C. Barton extract on the immune response in animals // AGRITECH-III-2020 : IOP Conf. Series : Earth and Environmental Science. 2020. Vol. 548. P. 072018-1—072018-4. DOI: 10.1088/1755-1315/548/7/072018.

51. Liu Z.-W., Zhou J., Peng H., Freudenstein J. V., Milne R. I. Relationships between Tertiary relict and circumboreal woodland floras: a case study in *Chimaphila* (Ericaceae) // *Annals of Botany*. 2019. Vol. 123, N 6. P. 1089—1098. DOI: 10.1093/aob/mcz018.

52. Lukina N. V., Filimonova E. I., Glazyrina M. A., Maleva M. G., Prasad M. N. V., Chibrik T. S. Chapter 19 — Biological recultivation of fly ash dumps strengthening bioeconomy and circular economy in the Ural region of Russia // *Bioremediation and Bioeconomy (Second Edition): A Circular Economy Approach*. Elsevier BV, 2024. P. 499—527. DOI: 10.1016/B978-0-443-16120-9.00003-0.

53. Lundell A., Cousins S. A. O., Eriksson O. Population size and reproduction in the declining endangered forest plant *Chimaphila umbellata* in Sweden // *Folia Geobotanica*. 2015. Vol. 50. P. 13—23. DOI: 10.1007/s12224-015-9212-1.

References

1. Bagdasarova T. V. Zimolyubka zontichnaya [Umbellate wintergreen]. *Biologicheskaya flora Moskovskoi oblasti* [Biological flora of the Moscow region], 1993, is. 9, part 2, pp. 71—77. (In Russian)

2. Barsukova I. N., Cheremushkina V. A. Sostoyanie tsenopopulyatsii *Prunella vulgaris* (Lamiaceae) v Khakasii [The status of *Prunella vulgaris* (Lamiaceae) coenopopulations in Khakassia]. *Rastitel'nye resursy*, 2018, vol. 54, no. 4, pp. 496—515. (In Russian)

3. Bobrov Yu. A. *Grushankovye Rossii* [Wintergreens of Russia]. Kirov, VyatGGU Publ., 2009. 137 p. (In Russian)

4. Bol'shakov V. N., Bezel' V. S., Tarshis G. I., Tarshis L. G. *Regional'naya ekologiya. Posobie dlya uchitelya* [Regional Ecology. A Manual for Teachers]. Yekaterinburg, Sokrat Publ., 1998. 176 p. (In Russian)

5. Vedernikova O. P., Zhukova L. A., Maksimova O. V. Ontogenez zimolyubki zontichnoi (*Chimaphila umbellata* (L.) W. Barton) [Ontogenesis of wintergreen (*Chimaphila umbellata* (L.) W. Barton)]. *Ontogeneticheskii atlas lekarstvennykh rastenii: ucheb. posobie* [Ontogenetic atlas of medicinal plants. Study guide]. Yoshkar-Ola, Mar. gos. un-t Publ., 2002, vol. 3, pp. 46—50. (In Russian)

6. Vorob'eva L. A. *Teoriya i praktika khimicheskogo analiza pochv* [Theory and practice of chemical analysis of soils]. Moscow, GEOS Publ., 2006. 400 p. (In Russian)

7. Gafurov F. G. *Pochvy Sverdlovskoi oblasti* [Soils of the Sverdlovsk region]. Yekaterinburg, Ural. un-t Publ., 2008. 396 p. (In Russian)

8. Glazyrina M. A., Barkova N. Yu., Lukina N. V., Filimonova E. I. *Moneses uniflora* (L.) A. Gray na promyshlennykh otvalakh Srednego Urala [*Moneses uniflora* (L.) A. Gray on industrial dumps of the Middle Urals]. *Problemy botaniki Yuzhnoi Sibiri i Mongolii — Problems of Botany of South Siberia and Mongolia*, 2021, no. 20-1, pp. 102—107. DOI: 10.14258/pbssm.2021021. (In Russian)

9. Glazyrina M. A., Lukina N. V., Filimonova E. I., Barkova N. Yu., Korobitsina S. N. Vidy triby Pyroleae na promyshlennykh otvalakh (Srednii Ural) [Species of the tribe Pyroleae on industrial waste dumps (Middle Urals)]. *Biologicheskaya rekul'tivatsiya i monitoring narushennykh zemel': materialy XI Vseros. nauch. konf. s mezhdunar. uchastiem, Satka, 12—16 sent. 2022 g.* [Biological reclamation and monitoring of disturbed lands. Proceed. of the XI All-Russia sci. conf. with internat. participation, Satka, Sept. 12—16, 2022]. Satka, Printonika Publ., 2022, pp. 41—47. (In Russian)

10. Gorchakovskii P. L. *Rastitel'nyi mir vysokogornogo Urala* [Flora of the high-mountain Urals]. Moscow, Nauka Publ., 1975. 283 p. (In Russian)

11. Dubrovnaya S. A., Mavlyudova L. U. Ontogeneticheskaya struktura i analiz sostoyaniya tsenopopulyatsii *Pyrola rotundifolia* i *Orthilia secunda* v otdel'nykh chastyakh areala [The ontogenetic structure and analysis of the state of coenopopulation of *Pyrola rotundifolia* and *Orthilia secunda* in certain parts of the range]. *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedenii. Povolzhskii region. Estestvennye nauki — University Proceedings. Volga Region. Natural Sciences*, 2019, no. 4 (28), pp. 35—49. DOI: 10.21685/2307-9150-2019-4-4. (In Russian)

12. Dubrovnaya S. A., Khusnetdinova L. Z., Mavlyudova L. U., Galimova A. R., Bikmukhametova Z. Sh. Analiz kalendarnogo vozrasta ramet grushanki kruglolistnoi (*Pyrola rotundifolia* L.) pri interpretatsii ontogeneticheskoi struktury vida [Analysis of the calendar age of *Pyrola rotundifolia* L. ramets at interpretation of ontogenetic structure species]. *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra Rossiiskoi akademii nauk — Izvestia of Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences*, 2017, vol. 19, no. 2 (3), pp. 436—440. (In Russian) (In Russian)

13. Zhivotovskii L. A. Ontogeneticheskoe sostoyanie, effektivnaya plotnost' i klassifikatsiya populyatsii [Ontogenetic state, effective density and classification of populations]. *Ekologiya*, 2001, no. 1, pp. 3—7. (In Russian)

14. Zhukova L. A. *Dinamika populyatsii lugovykh rastenii: avtoref. dis. ... d-ra biol. nauk* [Dynamics of meadow plant populations. Abstr. Dr. Dis.]. Novosibirsk, 1987. 32 p. (In Russian)

15. Zaugol'nova L. B. *Struktura populyatsii semennykh rastenii i problemy ikh monitoringa: avtofef. dis. ... d-ra biol. nauk* [The structure of seed plant populations and problems of their monitoring. Abstr. Dr. Dis.]. St. Petersburg, 1994. 72 p. (In Russian)
16. Zlobin Yu. A., Sklyar V. G., Klimenko A. A. *Populyatsii redkikh vidov rastenii: teoreticheskie osnovy i metodika izucheniya* [Populations of rare plant species: theoretical foundations and methods of study]. Sumy, Universitetskaya kniga Publ., 2013. 439 p. (In Russian)
17. Ishbirdin A. R., Ishmuratova M. M. *Adaptivnyi morfogenez i ekologo-tsenoticheskie strategii vyzhivaniya travyanistykh rastenii* [Adaptive morphogenesis and ecological-cenotic strategies of survival of herbaceous plants]. *Metody populyatsionnoi biologii: sb. materialov VII Vseros. populyatsionnogo seminara (Syktyvkar, 16—21 fevr. 2004 g.)* [Methods of population biology. Proceed. of the VII All-Russia population seminar (Syktyvkar, Febr. 16—21, 2004)]. Syktyvkar, Komi nauchnyi tsentr UrO RAN Publ., 2004, part 2, pp. 113—120. (In Russian)
18. Knyazev M. S., Tret'yakova A. S., Podgaevskaya E. N., Zolotareva N. V., Kulikov P. V. *Konspekt flory Sverdlovskoi oblasti. Chast' 3: Dvudol'nye rasteniya (Aristolochiaceae — Monotropaceae)* [Summary of the flora of the Sverdlovsk region. Part 3: Dicotyledonous plants (Aristolochiaceae — Monotropaceae)]. *Fitoraznootobrazie Vostochnoi Evropy — Phytodiversity of Eastern Europe*, 2018, vol. 12, no. 2, pp. 4—95. DOI: 10.24411/2072-8816-2018-10013. (In Russian)
19. Aksenova O. V. (et al.) *Krasnaya kniga Arkhangel'skoi oblasti* [Red Book of Arkhangelsk Region]. Arkhangelsk, Sev. (Arktich.) feder. un-t Publ., 2020. 490 p. (In Russian)
20. *Krasnaya kniga Krasnoyarskogo kraja: v 2 t. T. 2. Redkie i nakhodyashchiesya pod ugrozoi ischeznoveniya vidy rastenii i gribov: v 2 ch.. 3-e izd., pererab. i dop.* [Red Book of Krasnoyarsk Territory. In 2 vols. Vol. 2. Rare and endangered species of plants and fungi. In 2 parts. 3rd ed., rev. and enlarg.]. Krasnoyarsk, Sibirskii feder. un-t Publ., 2022. 762 p. (In Russian)
21. *Krasnaya kniga Respubliki Buryatiya: Redkie i nakhodyashchiesya pod ugrozoi ischeznoveniya vidy rastenii i gribov. 4-e izd., pererab. i dop.* [Red Book of the Republic of Buryatia: Rare and endangered species of plants and fungi. 4th ed., rev. and suppl.]. Belgorod, Konstanta Publ., 2023. 343 p. (In Russian)
22. *Krasnaya kniga Respubliki Komi* [Red Book of the Komi Republic]. Syktyvkar, Komi respublikanskaya tipografiya Publ., 2019. 768 p. (In Russian)
23. *Krasnaya kniga Saratovskoi oblasti: Griby. Lishainiki. Rasteniya. Zhivotnye* [Red Book of the Saratov Region: Fungi. Lichens. Plants. Animals]. Saratov, Papyrus Publ., 2021. 496 p. (In Russian)
24. Mamaev S. A. *Formy vnutrividovoi izmenchivosti drevesnykh rastenii* [Forms of intraspecific variability of woody plants]. Moscow, Nauka Publ., 1972. 283 p. (In Russian)
25. Makhonina G. I. *Ekologicheskie aspekty pochvoobrazovaniya v tekhnogennykh ekosistemakh Urala* [Ecological aspects of soil formation in technogenic ecosystems of the Urals]. Yekaterinburg, Ural. un-t Publ., 2003. 355 p. (In Russian)
26. Andreeva E. N. (et al.) *Metody izucheniya lesnykh soobshchestv* [Methods of studying forest communities]. St. Petersburg, NIIKh Publ., 2002. 240 p. (In Russian)
27. Osmanova G. O., Zhivotovskii L. A. *Ontogeneticheskii spektr kak indikator sostoyaniya tsenopopulyatsii rastenii* [Ontogenetic spectrum as an indicator of the status of plant populations]. *Izvestiya Rossiiskoi akademii nauk. Ser. biologicheskaya*, 2020, no. 2, pp. 144—152. DOI: 10.31857/S0002332920020058. (In Russian)
28. *Polevaya geobotanika: v 5 t. T. 3* [Field Geobotany. In 5 vols. Vol. 3]. Moscow, Leningrad, Nauka Publ., 1964. 530 p. (In Russian)
29. Polyanskaya T. A. *Ekologicheskoe raznoobrazie tsenopopulyatsii ortilii odnobokoi *Orthilia secunda* (L.) House* [An ecological variety coenopopulation one-sided *Orthilia secunda* (L.) House]. *Vestnik Voronezhskogo gosudarstvennogo universiteta. Ser. Khimiya. Biologiya. Farmatsiya — Proceedings of Voronezh State University. Ser. Chemistry. Biology. Pharmacy*, 2012, no. 1, pp. 125—131. (In Russian)
30. Suntsova L. N., Inshakov E. M. *Biologiya rastitel'nykh sistem: ucheb. posobie* [Biology of plant systems. A textbook]. Krasnoyarsk, SibGTU Publ., 2013. 120 p. (In Russian)
31. Tarshis L. G. *Ob izmenchivosti morfologicheskikh i anatomicheskikh priznakov u vidov podsemeistva Pyroloideae (Ericaceae) na Urale* [On the variability of morphological and anatomical features in species of the subfamily Pyroloideae (Ericaceae) in the Urals]. *Botanicheskii zhurnal*, 2005, no. 8, pp. 1197—1208. (In Russian)
32. Uranov A. A. *Vozrastnoi spektr fitotsenopopulyatsii kak funktsiya vremeni i energeticheskikh volnovykh protsessov* [Age spectrum of phytocenocenopopulations as a function of time and energy wave processes]. *Biologicheskie nauki*, 1975, no. 2, pp. 7—34. (In Russian)
33. Filimonova E. I., Lukina N. V., Glazyrina M. A. *Platanthera bifolia* (L.) Rich. v usloviyakh promyshlennykh otvalov Srednego Urala [*Platanthera bifolia* (L.) Rich. on industrial dumps in the Middle Urals]. *Problemy botaniki Yuzhnoi Sibiri i Mongolii — Problems of Botany of South Siberia and Mongolia*, 2020, vol. 19, no. 2, pp. 215—220. DOI: 10.14258/pbssm.2020106. (In Russian)

34. Mukhin V. A. (et al.) *Flora i rastitel'nost' Biologicheskoi stantsii Ural'skogo gosudarstvennogo universiteta* [Flora and vegetation of the Biological Station of the Ural State University]. Yekaterinburg, Ural. un-t Publ., 2003. 132 p. (In Russian)
35. Cheremushkina V. A., Guseva A. A., Makunina N. I., Astashenkov A. Yu., Denisova G. R. Fitotsenoticheskaya kharakteristika, ontogeneticheskaya struktura i otsenka sostoyaniya tsenopopolyatsii *Scutellaria scordiifolia* (Lamiaceae) v Sibiri [Phytocenotic characteristics, ontogenetic structure and assessment of the state of *Scutellaria scordiifolia* (Lamiaceae) coenopopulations in Siberia]. *Rastitel'nye resursy*, 2020, vol. 56, is. 2, pp. 138—150. DOI: 10.31857/S003399462002003X. (In Russian)
36. Chibrik T. S., El'kin Yu. A. *Formirovanie fitotsenozov na narushennykh promyshlennost'yu zemlyakh: (biologicheskaya rekul'tivatsiya)* [Formation of phytocenoses on industrially disturbed lands: (biological reclamation)]. Sverdlovsk, Ural. un-t Publ., 1991. 220 p. (In Russian)
37. Shakirov A. V. *Fiziko-geograficheskoe raionirovanie Urala* [Physical and geographical zoning of the Urals]. Yekaterinburg, UrO RAN Publ., 2011. 617 p. (In Russian)
38. Chibrik T. S. (et al.) *Ekologicheskie osnovy i opyt biologicheskoi rekul'tivatsii narushennykh promyshlennost'yu zemel'* [Ecological foundations and experience of biological reclamation of industrially disturbed lands]. Yekaterinburg, Ural. un-t Publ., 2011. 268 p. (In Russian)
39. *Ekologicheskie shkaly i metody analiza ekologicheskogo raznoobraziya rastenii* [Ecological scales and methods of analysis of ecological diversity of plants]. Yoshkar-Ola, Mariiskii gos. tekhn. un-t Publ., 2010. 368 p. (In Russian)
40. Antos J. A., Zobel D. B., Fischer D. G. Belowground morphology and population dynamics of two forest understory herbs of contrasting growth form. *Botany*, 2021, vol. 99, no. 9, pp. 569—580. DOI: 10.1139/cjb-2021-0035.
41. Davey M. L., Skogen M. J., Heegaard E., Halvorsen R., Kauserud H., Ohlson M. Host and tissue variations overshadow the response of boreal moss-associated fungal communities to increased nitrogen load. *Molecular Ecology*, 2017, vol. 26, no. 2, pp. 571—588. DOI: 10.1111/mec.13938.
42. Ellenberg H., Weber H. E., Düll R., Wirth V., Werner W., Paulissen D. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. *Scripta Geobotanica*, vol. 18. Göttingen, Verlag Erich Goltze KG, 1991. 248 p.
43. Eriksson O. Floristic Legacies of Historical Land Use in Swedish Boreo-Nemoral Forests: A Review of Evidence and a Case Study on *Chimaphila umbellata* and *Moneses uniflora*. *Forests*, 2022, vol. 13, no. 10, art. 1715. DOI: 10.3390/f13101715.
44. *Flora of Siberia. Vol. 11: Pyrolaceae — Lamiaceae*. Ed. by L. I. Malyshev. CRC Press, 2006. 300 p. DOI: 10.1201/9781482279696.
45. Galván I. J., Mir-Rashed N., Jessulat M., Atanya M., Golshani A., Durst T., Petit Ph., Amiguet V. T., Boekhout T., Summerbell R., Cruz I., Arnason J. T., Smith M. L. Antifungal and antioxidant activities of the phytomedicine pipsissewa, *Chimaphila umbellata*. *Phytochemistry*, 2008, vol. 69, no. 3, pp. 738—746. DOI: 10.1016/j.phytochem.2007.09.007.
46. Ilyina V., Senator S., Mitroshenkova A., Kozlovskaya O., Kazantsev I. Population Structure of *Pyrola chlorantha* (Family Ericaceae) at the Southern Range Margin (Samara Region, Russia). *International Journal of Plant Biology*, 2022, vol. 13, no. 4, pp. 634—643. DOI: 10.3390/ijpb13040051.
47. Johansson V. A., Mikusinska A., Ekblad A., Eriksson O. Partial mycoheterotrophy in Pyroleae: Nitrogen and carbon stable isotope signatures during development from seedling to adult. *Oecologia*, 2015, vol. 177, no. 1, pp. 203—211. DOI: 10.1007/s00442-014-3137-x.
48. Johansson V. A., Müller G., Eriksson O. Dust seed production and dispersal in Swedish Pyroleae species. *Nordic Journal of Botany*, 2014, vol. 32, no. 2, pp. 209—214. DOI: 10.1111/j.1756-1051.2013.00307.x.
49. Knudsen J. T., Olesen J. M. Buzz-pollination and patterns in sexual traits in North European Pyrolaceae. *American Journal of Botany*, 1993, vol. 80, no. 8, pp. 900—913. DOI: 10.2307/2445510.
50. Kushev Ch. B., Kutaev E. M., Lomboeva S. S., Khobrakova V. B., Pavlov S. A. The impact of the *Chimaphila umbellata* (L.) W. P. C. Barton extract on the immune response in animals. *AGRITECH-III-2020: IOP Conf. Series: Earth and Environmental Science*, 2020, vol. 548, pp. 072018-1—072018-4. DOI: 10.1088/1755-1315/548/7/072018.
51. Liu Z.-W., Zhou J., Peng H., Freudenstein J. V., Milne R. I. Relationships between Tertiary relict and circumboreal woodland floras: a case study in *Chimaphila* (Ericaceae). *Annals of Botany*, 2019, vol. 123, no. 6, pp. 1089—1098. DOI: 10.1093/aob/mcz018.
52. Lukina N. V., Filimonova E. I., Glazyrina M. A., Maleva M. G., Prasad M. N. V., Chibrik T. S. Chapter 19 — Biological recultivation of fly ash dumps strengthening bioeconomy and circular economy in the Ural region of Russia. *Bioremediation and Bioeconomy (Second Edition): A Circular Economy Approach*. Elsevier BV, 2024, pp. 499—527. DOI: 10.1016/B978-0-443-16120-9.00003-0.

53. Lundell A., Cousins S. A. O., Eriksson O. Population size and reproduction in the declining endangered forest plant *Chimaphila umbellata* in Sweden. *Folia Geobotanica*, 2015, vol. 50, pp. 13—23. DOI: 10.1007/s12224-015-9212-1.

Информация об авторах

М. А. Глазырина — кандидат биологических наук, доцент, старший научный сотрудник

Н. В. Лукина — кандидат биологических наук, доцент, старший научный сотрудник

Е. И. Филимонова — кандидат биологических наук, старший научный сотрудник

Information about the author

M. A. Glazyrina — Candidate of Biological Sciences, Associate Professor, Senior Researcher

N. V. Lukina — Candidate of Biological Sciences, Associate Professor, Senior Researcher

E. I. Filimonova — Candidate of Biological Sciences, Senior Researcher

Статья поступила в редакцию 02.05.2024; одобрена после рецензирования 29.07.2024;
принята к публикации 20.08.2024

The article was submitted 02.05.2024; approved after reviewing 29.07.2024;
accepted for publication 20.08.2024