



ISSN 0366-502X

БЮЛЛЕТЕНЬ ГЛАВНОГО БОТАНИЧЕСКОГО САДА

Выпуск
191

НАУКА



РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
ГЛАВНЫЙ БОТАНИЧЕСКИЙ САД им. Н. В. ЦИЦИНА

БЮЛЛЕТЕНЬ **ГЛАВНОГО** **БОТАНИЧЕСКОГО** **САДА**

Основан в 1948 году

Выпуск

191



УДК 58
ББК 28.5лб
Б98

Ответственный редактор

академик **Л.Н. Андреев**

Редакционная коллегия:

*Ю.К. Виноградова, Б.Н. Головкин, Ю.Н. Горбунов, А.С. Демидов (зам. отв. редактора),
Е.Б. Кириченко, З.Е. Кузьмин, Л.С. Плотникова, В.Ф. Семихов, А.К. Скворцов,
О.Б. Ткаченко, Н.В. Трулевич, В.Г. Шатко (отв. секретарь)*

Рецензенты:

доктор биологических наук *В.Ф. Семихов*,
кандидат биологических наук **А.И. Макридин**

**Бюллетень Главного ботанического сада / Гл. ботан. сад им. Н.В. Цицина
РАН – М. : Наука, 1948–. – ISSN 0366-502X**

Вып. 191 / Отв. ред. Л.Н. Андреев. – 2006. – 197 с. ; ил. – ISBN 5-02-034154-1.

В выпуске публикуются материалы по интродукции платана, фотерджиллы, юкки в Москве, редких видов древесных флоры Сибири в Красноярске, орехоплодных на Нижнем Дону, североамериканских видов ели на Кольском полуострове, тропических растений в Узбекистане. Приводятся сведения по флоре бассейнов рек Угры и Жиздры, сообщается о находках новых и редких видов на Приволжской возвышенности и в Нижнем Приамурье, о результатах изучения анатомии и морфологии архаичных цветковых, четырех видов орхидных, двух видов папоротников, а также представителей семейств березовых и ивовых. Помещены также данные по физиологии и биохимии, защите растений, информация и рецензии на книгу.

Для интродукторов, систематиков, морфологов и анатомов, физиологов и специалистов по защите растений.

По сети “Академкнига”

Editor-in-Chief

L.N. Andreev, Member Russian Academy of Sciences

Editorial Board:

*Yu.K. Vinogradova, B.N. Golovkin, Yu.N. Gorbunov, A.S. Demidov (Deputy Editor-in-Chief),
Ye.B. Kirichenko, Z.E. Kuzmin, L.S. Plotnikova, V.F. Semikhov, A.K. Skvortsov, O.B. Tkachenko,
N.V. Trulevich, V.G. Shatko (Executive Secretary)*

Reviewed by:

V.F. Semikhov, Dr.Sc. (Biol.), **A.I. Macridin**, Cand. Sc. (Biol.)

**Bulletin of the Main Botanical Garden / Main Botanical Garden named after
N.V. Tsitsin RAS. – Moscow : Nauka, 1948–. – ISSN 0366-502X**

Issue 191 / Ed. by L.N. Andreev. – 2006. – 197 p. ; ill. – ISBN 5-02-034154-1.

The issue contains materials on introduction of plane-tree, fothergilla and yucca into Moscow, rare woody plant species of Siberian flora into Krasnoyarsk, nuciferous plants into the area of the Lower Don, North American species of the genus *Picea* into Kola Peninsula, tropical plants into Uzbekistan. The data on floristic survey over the basins of the Ugra River and the Zhizdra River, on floristic finds of new and rare plant species within the territory of Privolzhskaya Hills and Priamuriye are given. The results of anatomical and morphological studies of some species of archaic angiosperms, four orchid species, two fern species, and several plant species of the families Betulaceae and Salicaceae are inserted. The articles on plant physiology, biochemistry, and plant protection as well as information and a book review are presented.

For introducers, taxonomists, morphologists and anatomists, specialists in the field of physiology and plant protection.

ISBN 5-02-034154-1

© Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН, 2006
© Редакционно-издательское оформление.
Издательство “Наука”, 2006

ИНТРОДУКЦИЯ И АККЛИМАТИЗАЦИЯ

УДК 631.529:635.997(47+57-25)

ПЛАТАН, ФОТЕРДЖИЛЛА И ЮККА В МОСКВЕ

А.К. Скворцов

Настоящая статья, посвященная трем необычным для нашей зоны американским видам, продолжает изложение опыта автора по выращиванию в Москве малоизвестных или совсем новых для Москвы древесно-кустарниковых видов [1, 2]. Необходимые вводные замечания ко всей серии этих статей изложены ранее [2].

Платан. Евразийский *Platanus orientalis* L. в Москве не имеет сколько-нибудь серьезных перспектив. Будет почти ежегодно обмерзать до уровня снега, а то и до земли. Это было многократно подтверждено опытом всех, кто его пытался здесь вырастить. Редер [3] дает ему зону устойчивости VI.

Как на более перспективный, дендрологические сводки указывают на кленолистный, или "лондонский", платан *P. × acerifolia* (Ait.) Willd. Под этим названием объединяется довольно широкий круг гибридов (разных поколений) между евразийским и североамериканским платанами. Редер дает *P. acerifolia* зону V. По данным В.И. Грубова [4], северная граница возможного успешного возделывания *P. acerifolia* в Восточной Европе лежит по линии Гданьск – Минск – Киев – Крым.

Американский платан, *P. occidentalis* L., характеризуется Редером как "самое крупное и, возможно, самое высокое лиственное дерево Северной Америки", которое часто там разводится и по устойчивости может быть отнесено к зоне IV. Вместе с тем Редер тут же отмечает, что этот вид в Европе не очень удался ("not thriving well in Europe"). В.И. Грубов [4] считает, что *P. occidentalis* не более морозостоек, чем *P. orientalis*, особенно чувствительны к морозу молодые сеянцы. Однако в отделе дендрологии ГБС, согласно последней сводке [5], имеются экземпляры *P. occidentalis* семенного происхождения в возрасте до 28 лет и высотой до 5,5 м. Зимостойкость вида оценивается как "II, в суровые зимы IV–V".

В сентябре 1987 г. отряд советско-американской экспедиции ботанических садов посетил северо-запад штата Массачусетс (близ г. Виллиамстаун). Здесь на свежем, еще не задерненном песчано-гравийном наносе р. Хузик (Hoosik) я собрал около сотни однолетних сеянцев платана. Это были еще не ветвящиеся растеньица высотой 8–16 см, в большинстве уже почти закончившие вегетацию; нижние листья пожелтели и частично опали, верхние – у

большинства растений были еще зелеными (как выяснилось позже, среди собранных семян были также *Salix alba* L., *Fagus grandifolia* Ehrh. и *Betula alleghaniensis* Britt. В течение 2 нед семена хранились в холодильниках в Гарварде и Сент-Луисе, 26.IX перевезены в Москву, здесь досмотрены карантинном и высажены в питомнике под легким укрытием. После пребывания в холодильниках пожелтение, побурение и опадение листьев заметно усилилось, так что в общем растения хорошо вписались в московскую позднюю осень. Наряду с этим был и определенный отпад.

На второй год жизни (первый московский) наряду с опять-таки неизбежным отпадом отдельные экземпляры достигли высоты 80 см. В 1991 г. они были посажены небольшими группами в пяти местах в саду. Из них 2 места у р. Лихоборки оказались неудачными: очень агрессивно себя вела местная дикая растительность. Не очень удачной оказалась и сырая поляна среди естественного леса: видимо, здесь малоподходящая суглинистая почва при малопроточном увлажнении.

Лучше всего платаны пошли около водоотводной канавки посреди ореховой рощи. Здесь они уже в 1992 г. достигли высоты более 2 м, а в 2002 г. – 7–8 м и 8–10 см в диаметре ствола. Кора стволов уже трескалась и лущилась характерным для платанов образом. К сожалению, вторая половина лета 2002 г. была крайне сухой, что при неладах с поливом и конкуренции за воду с рядом стоящим местным старым дубом привело у самого большого платана к засыханию верхней части ствола, отчего он стал многоствольным. По другим причинам, но многоствольную стадию также прошел и платан на ближайшем питомнике. Сейчас он самый большой – в 2004 г. высота 8 м, диаметр ствола 12 см.

Зимостойкость наших платанов можно оценить как I–II. Часто перезимовывают и самые верхние почки побегов. К весенним заморозкам чувствителен менее, чем виды *Juglans*. Но московский летний сезон для платана все-таки коротковат.

Сколько еще лет и как проживут наши платаны и дойдут ли они до плодоношения – трудно сказать. Но во всяком случае по общему облику это не какие-нибудь музейные калеки, а нормальные красивые крупнолистные деревья, приглашающие древоводов к выращиванию себе подобных.

Фотерджилла. Это небольшой род из семейства *Hamamelidaceae*, эндемичный для юго-восточных штатов США (от Вирджинии до Алабамы). Редер [3] приводит три вида и указывает для всех них зону V зимостойкости. Вопреки этой характеристике, автору настоящей статьи удалось вырастить фотерджиллу в ботаническом саду Московского университета и убедиться в ее практически полной зимостойкости в Москве [6].

С определением видовой принадлежности по ключу Редера ничего не получилось, пришлось просто оставить название, под которым семена первоначально были получены по обмену, – *Fothergilla gardenii* Murr.

При переходе на работу в Главный ботанический сад туда же было перенесено в 1973 г. и несколько кустов фотерджиллы. Они еще в ботаническом саду университета начали цвести, но не плодоносили. Начали плодоносить с 1980 г. В 1988 г. семена были посеяны, и в 1990 г. (т.е. через две зимы – как и у многих других “твердосемянных” растений, в том числе и видов *Hamamelis*) взошли, а в 1995 г. семена нашей репродукции заплодоносили. Высота растений составила 70–120 см, цветение наблюдалось в первой половине–середине мая; пока не об-

наружено каких-либо злостных вредителей или болезней; осенью листья окрашиваются в ярко-желтые или багрово-красные тона. Осенью 1996 г. я был в Америке и на клумбе у входа в гербарий Гарвардского университета встретил куртину фотерджиллы, совершенно подобную нашей. И это при том, что территория университета не обижена климатом: здесь можно встретить и магнолии, и даже шелковую акацию.

Несомненно, фотерджилла вполне заслуживает более широкого разведения. При этом очень важно ее размножить семенным путем, чтобы создать некоторое гарантийное разнообразие и еще улучшить ее адаптацию к московскому климату.

Юкка. В свое время в ботаническом саду Московского университета *Yucca filamentosa* прожила 10 лет с легким укрытием на зиму [6]. Правда, ее трудно отнести к древесно-кустарниковым растениям, так как она выбрасывает только цветонос, чего мы в Москве от нее не дождались. Но она побудила к тому, чтобы попытаться вырастить в Москве и другие юкки.

В сентябре 1981 г. наша советско-американская экспедиционная группа встретила на северо-востоке штата Колорадо (вблизи г. Форт-Коллинс) на песчаном, почти не задернованном холме среди сухой низкотравной прерии очень эффектную группу *Yucca glauca* Nutt. со стволами высотой 100–120 см. Несколько растений плодоносило. Собранные семена были посеяны в октябре того же года в питомнике на песчаный грунт. Всходы в изобилии появились в 1982–1983 гг. В 1983 г. группа молодых сеянцев была перенесена на более высокую песчаную подсыпку; при этом произошел значительный отпад; оказалось, что пересадок юкка не любит. Плохо удавались пересадки и в дальнейшем.

В течение 6–7 лет сеянцы продолжали выпадать, как казалось, в основном от выпревания (хотя на зиму никакого прикрытия не делалось). Зато другие ежегодно прибавляли в росте и числе листьев. К 1992–1993 г. осталось не более 10 растений, но они выглядели очень здоровыми, перенесли без урона коварный заморозок в конце мая 1993 г. Самый сильный и многолиственный ствол достиг высоты 8–10 см; появилась надежда, что растение дойдет до цветения. Но случилось наступление трудных времен и жесткий дефицит ухода; к 2003 г. растение отмерло. Вероятно, определенную негативную роль сыграли и полевки, размножившиеся в питомнике; как оказалось, им пришлось по вкусу своеобразные, довольно толстые корневища юкки.

Если растения прожили в Москве без укрытия и с очень скромным уходом 20 лет, они могли бы прожить и дольше, если бы не вредители и если бы получить семена из более северных частей ареала (судя по американским “флорам” самая северная точка ареала *Y. glauca* находится на юге канадского штата Альберта). К тому же *Y. glauca* декоративна не столько в цвету, а сколько в своем обычном облике благодаря необычным линейным сизо-голубым жестким зимующим листьям.

ЛИТЕРАТУРА

- 1 Скви́рцов А.К. Каштан зубчатый в Москве // Бюл. Гл. ботан. сада. 2004. Вып. 188. С. 10–13.
2. Скви́рцов А.К. Из опыта выращивания бука в Москве // Там же. 2005. Вып. 190.
3. Rehder A. Manual of cultivated trees and shrubs. N.Y.: MacMillan, 1940.
4. Гру́бов В.И. Семейство Platanaceae // Деревья и кустарники СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1957. Т. 3. С. 241–256.

5. Древесные растения Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина Российской академии наук: 60 лет интродукции. М.: Наука, 2005. 586 с.
6. Скворцов А.К. Редкие древесно-кустарниковые растения из коллекции ботанического сада Московского университета // Бюл. Гл. ботан. сада. 1971. Вып. 8. С. 3–9.

Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН,
Москва

Поступила в редакцию
7.02.2005 г.

SUMMARY

Skvortsov A.K. Plane-tree, Fothergilla and Yucca in Moscow

One-year-old seedlings of *Platanus occidentalis* L. were collected in natural habitats in Massachusetts and then they were transplanted in Moscow in 1987. The plants got acclimatized well. Nowadays the trees reach 8 m in height and 12 cm in diameter of trunk base. The plants of *Fothergilla gardenii* Murr., in spite of their southern area in nature, are notable for regular growth, blossoming and fructification under cultivation in the Main Botanical Garden in Moscow. Seeds of *Yucca glauca* Nutt. were collected in Colorado in 1981, several plants stayed in Moscow till 2002, but they didn't flower.

УДК 575:582.734.3

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ИРГИ КОЛОСИСТОЙ (*AMELANCHIER SPICATA* (LAM.)K. KOCH) В ЕВРОПЕЙСКИХ ИНВАЗИОННЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ

А.Г. Куклина

Большинство видов рода *Amelanchier* Medik. (*Rosaceae*) происходят из Северной Америки. G.N. Jones [1], J.T. Kartesz, R.A. Kartesz в обобщенном флористическом списке [2] приводят 18 видов, а по другим сводкам, 23 вида [3, 4]. Уже в XVIII в. представители рода ирга из Америки росли в Европе [5], а в конце XIX в. – в России. Освоив новые территории, они широко распространились во вторичном (инвазионном) ареале [6].

Согласно “Flora Europaea” [7], в Европе произрастает ирга колосистая (*A. spicata* (Lam.) C. Koch) и *A. grandiflora* Rehd., иногда встречаются *A. canadensis* (L.) Medic. и *A. arborea* (Michx. f.) Fern. F.-G. Schroeder [8, 9] указывает, что в европейских садах и парках растут *A. spicata*, *A. lamarckii* Schroeder, *A. confusa* Nylander, а единично – *A. canadensis* и *A. alnifolia* Nutt.

Э. Регель [10] пишет о появлении в садах одного из лучших кустарников для климата России – *A. vulgaris* β. *canadensis* (называя ее канадской разновидностью). По результатам таксономической обработки этого рода для “Флоры Восточной Европы” [4] оказалось, что самой обычной в посадках является *A. spicata*, а виды *A. lamarckii*, *A. florida* Lindl., *A. alnifolia* – более редкие.

Согласно литературным сведениям, уже в 1910 г. иргу (без указания вида) И.П. Бедро выращивал в Енисейской губернии (Минусинск) [11], а с 1935 г. бо-

лее 5 тыс. саженцев ирги, способных давать обильную корневую поросль, были высажены в лесозащитных полосах Башкирии [12]. Разведением этой культуры в промышленных масштабах в 1939 г. занялся И.Ф. Овчинников [13] в Пермской области (Кудымкар). Из семян ирги (неизвестного вида), переданных Центральной генетической лабораторией им. И.В. Мичурина (ныне г. Мичуринск), были получены взрослые кусты, потомство которых разослали в 114 областей, включая среднюю полосу России, Урал, Северный Казахстан и Приморский край.

Ирга широко культивируется в Западной и Восточной Европе в качестве неприхотливого декоративного и плодового кустарника [14, 15]. Плоды *A. spicata* имеют приятный сахаристый вкус, они содержат 24% сухих веществ, 32,3 мг% витамина С, 0,06% каротина, 3,95% антоцианов, до 11,5% сахаров, 0,57% органических кислот, 0,84% дубильных и красящих веществ [16]. Однако таксономические характеристики *A. spicata* не однозначны, а вопросы, связанные с интродукцией и внутривидовой изменчивостью, недостаточно ясны [6].

Для того чтобы точнее узнать, как ирга колосистая распространилась в инвазионном ареале, а также определить диапазоны внутривидовой изменчивости вегетативных признаков, был изучен гербарный материал в Санкт-Петербурге, в БИНе (LE) и Москве: МГУ (MW), ГБС (МНА).

Для исследования вопросов изменчивости были использованы сборы, которые у нас принимаются за *A. spicata*, из 27 географических районов европейской части вторичного ареала: в Финляндии (Хельсинки, Оулу, Хяменлинна), Германии (Кёльн), Латвии (Мадона) и России (Ленинградская, Московская, Владимирская, Калужская, Тульская, Липецкая и Орловская области). Для сравнения изучали гербарии *A. spicata* из Северной Америки (США, Канада). На каждом образце проведены измерения 10 листовых пластинок, найдена средняя длина (L) и ширина (D), вычислен индекс L/D , характеризующий форму листа. Данные обрабатывали биометрическими методами с помощью пакета компьютерных программ Excel. Вычисляли среднее значение признака (M), диапазон варибельности ($min-max$), среднее квадратичное отклонение (σ).

Судя по гербарным сборам, хранящимся в БИНе (LE), иргу колосистую выращивали в конце XIX в. на Украине (1893 г., Киев); в Литве (1897 г., Вильнюс), России (Тульская обл., г. Новосильск, 1890 г.). В начале XX в. она отмечена: Ленинградская обл., Петергоф (1905 г.); Пенза (1905 г.); Рязанская обл. (с. Галенькино, 1910 г.); Псковская обл. (Новоржевск, 1913 г.); Тверская обл. (Новоторжокский уезд, 1914 г.); Оренбургская обл. (Бугуруслан, 1916 г.). А с 1921–1930 гг. *A. spicata* начала продвигаться на восток и север России, хотя к этому времени была известна уже в Московской (Барвиха, Горенки) и Ярославской областях (пос. Крест-Багор), а также на Урале: Уфа, Стерлитамак, Уральск.

В середине XX в. этот вид распространяется в России еще шире: Воронежская область, Березовск (LE); Владимирская область, Покров, Гусь-Хрустальный (MW); Калужская область, Кондрово (LE); Липецкая область, Елец (MW); Орловская область, Хотинец (MW); Саратовская область (LE); Курская область, Короча (LE) и др.

Как видно из таблицы, средняя длина (3,2–5,2 см) и средняя ширина (2,2–4,0 см) листа у всех растений укладывается в параметры, указанные рядом авторов [1, 4, 14, 15] и демонстрируют относительную однородность этого при-

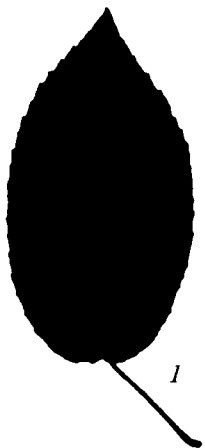
Но- мер	Популяция	Индекс листа (l/d), $M \pm \sigma$	Средняя длина листа, см	Средняя ши- рина листа, см
1	Канада, Онтарио	1,87±0,13	5,37	2,88
2	США, Висконсин	1,68±0,24	3,81	2,30
3	Финляндия, Хельсинки	1,36±0,15	3,25	2,34
4	", Оулу	1,51±0,16	3,63	2,30
5	", Хяменлинна	1,44±0,15	3,69	2,56
6	Германия, Кёльн	1,51±0,21	3,14	2,16
7	Латвия, Мадона	1,36±0,08	3,66	2,71
8	Ленинградская обл., Волхов	1,18±0,13	4,20	3,58
9	", Ораниенбаум	1,38±0,01	4,30	3,14
10	", Елизаветино	1,19±0,06	4,14	3,46
11	", Контори	1,50±0,07	3,42	2,28
12	Московская обл., Битца	1,23±0,18	4,10	3,37
13	", Поречье	1,52±0,19	3,87	2,55
14	", Солнечногорск	1,30±0,18	3,26	2,52
15	", Звенигород	1,39±0,15	3,74	2,69
16	", Подольск	1,24±0,15	4,22	3,52
17	", Воскресенск	1,36±0,16	5,34	3,93
18	", Дмитров	1,29±0,07	3,03	2,35
19	", Серебряный Бор	1,29±0,11	4,94	3,85
20	Москва, Коломенское	1,14±0,17	3,38	2,99
21	Калужская обл., Кондрово	1,30±0,10	5,28	4,01
22	Владимирская обл., Покров	1,38±0,16	4,32	3,13
23	", Гусь-Хрустальный	1,25±0,15	3,97	3,43
24	Тульская обл., Алексин	1,26±0,08	3,58	2,84
25	", Богородск	1,25±0,10	4,32	3,46
26	Липецкая обл., Елец	1,36±0,18	4,16	3,04
27	Орловская обл., Хотинец	1,19±0,10	3,68	2,84

знака в инвазионных популяциях. Полученные на основе этих данных значения индекса листа (l/d) для европейских популяций колеблются в допустимых пределах, от 1,14 до 1,51, отражая невысокий уровень межпопуляционной изменчивости. У подавляющего большинства образцов обратнаяцевидная форма листовой пластинки с закругленной или коротко заостренной верхушкой и округленным или сердцевидным основанием.

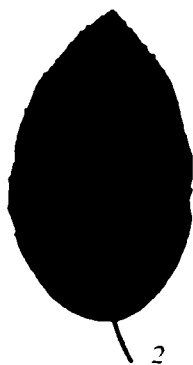
Однако показатели индекса листа (l/d) у американских растений (1,68 и 1,87) характеризуют более вытянутую форму (см. таблицу) и не согласуются с утверждением Н.Н. Цвелева [4] о том, что у *A. spicata* длина листа не превышает его ширину более чем в 1,5 раза. Эта особенность образцов из Америки

Рис. 1. Форма листовой пластинки *Amelanchier spicata* в естественном ареале в Северной Америке (1, 2) и во вторичном европейском ареале (3–8)

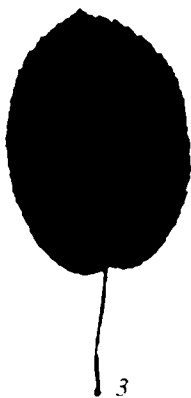
1 – Онтарио, Канада, 2 – Висконсин, США, 3 – Хяменлинна, Финляндия, 4 – Горенки, Московская обл., 5 – Бирюлево, Москва, 6 – ул. Лобачевского, Москва, 7 – Ясная Поляна, Тульская обл., 8 – Жилино, Орловская обл.



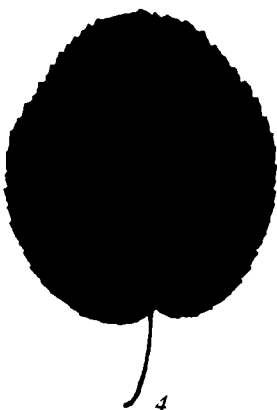
1



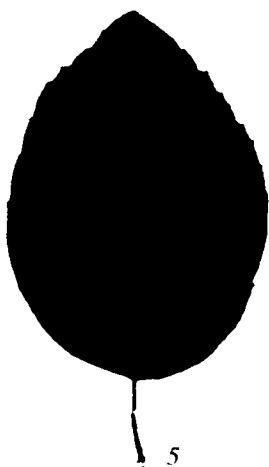
2



3



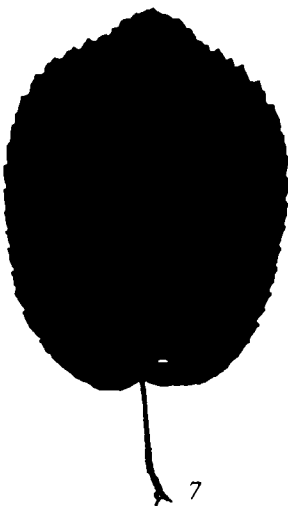
4



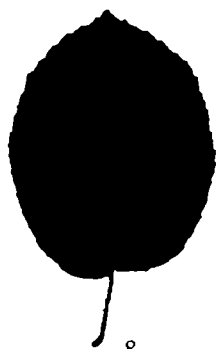
5



6



7



8

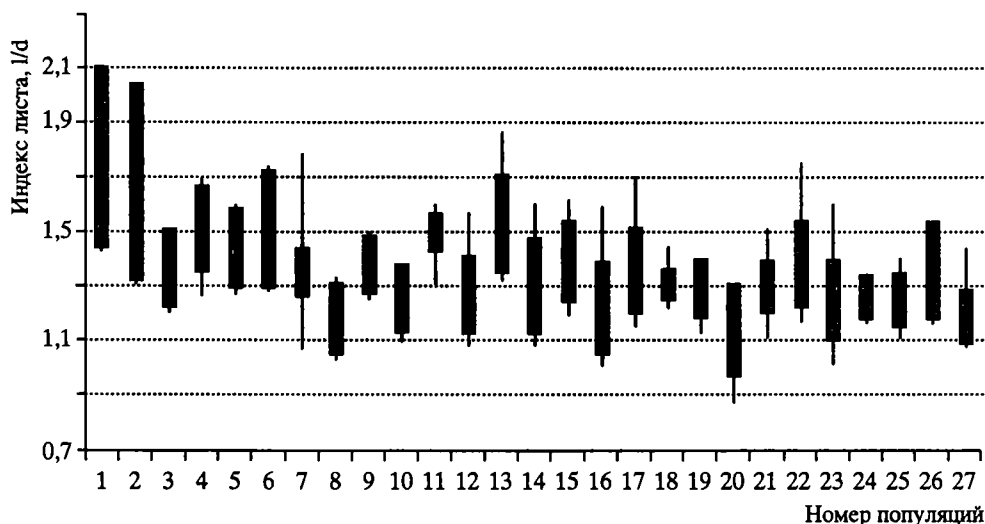


Рис. 2. Диаграмма изменчивости индекса листа (l/d) в популяциях *Amelanchier spicata*
 1 – максимальное значение (max), 2 – среднее квадратичное отклонение (q), 3 – среднее значение (M), минимальное значение (min)

(свойственная *A. canadensis*, *A. lamarckii*) заметна на рис. 1 и 2, где в виде диаграмм показаны перекрывающиеся между собой диапазоны изменчивости формы листа.

Край листа у *A. spicata* (как у *A. canadensis*, *A. lamarckii*) пильчатый с многочисленными острыми зубцами, не достигающими до основания пластинки. Во “Флоре Восточной Европы” [4] число зубцов для листа *A. spicata* – 15–30, а у *A. lamarckii* – 20–40 шт. с каждой стороны, но оно перекрывается и сильно варьирует, что усложняет видовое определение с использованием этих признаков вегетативной сферы.

Особенно сильно рознятся между собой сведения о максимальной высоте кустов *A. spicata*. В естественном ареале в Америке [1] взрослые растения этого вида имеют высоту 0,3–2 м, такие же параметры сообщает G. Krüssmann [3]. Однако во “Flora Europaea” [7] и у многих отечественных авторов [10, 12–15] этот вид описывается как значительно более крупный кустарник (или дерево) высотой до 4–5 м. По “Флоре Восточной Европы” [4] для всех видов этого рода характерна высота до 8 (10) м.

Поскольку таксономические разграничения североамериканских видов *Amelanchier* в значительной степени основаны на признаках генеративной сферы, невозможно делать определенные заключения после анализа отдельных вегетативных признаков. Однако очевидно, что растения, называемые *A. spicata*, которые распространились в европейском инвазионном ареале, представляют собой нечто особенное, не очень похожее на исходный североамериканский вид.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 03-04-48094 и Программы Отделения биологических наук РАН “Биологические ресурсы России: фундаментальные основы рационального использования”.

1. Jones G.N. American species of *Amelanchier* // Ill. Biol. Monogr. 1946. Vol. 20, N 2. P. 1–126.
2. Kartesz J.T., Kartesz R.A. Synonymized checklist of the vascular flora of the United States, Canada, and Greenland. Chapel Hill: Univ. North Carolina press, 1980. 500 p.
3. Krüssmann G. *Amelanchier* Medik // Handbuch der Laubgehölze. B.; Hamburg: Parey, 1976. Bd. 1. S. 148–156.
4. Цвелев Н.Н. *Amelanchier* Medik. // Флора Восточной Европы. СПб.: Мир и семья, 2001. Т. 10. С. 552–555.
5. Schroeder F.-G. Zur Nomenklatur in der Gattung *Amelanchier* (Rosaceae) // Taxon. 1968. Bd. 17, N 6. S. 633–634.
6. Куклина А.Г. Основные этапы интродукции североамериканских видов ирги в Евразию // Новые и нетрадиционные растения и перспективы их использования. М.: Изд-во РУДН, 2005. С. 74–76.
7. Franco J.A. *Amelanchier* Medikus // Flora Europaea. Cambridge: Univ. press, 1968. Vol. 2. P. 28–29.
8. Schroeder F.-G. Exotic *Amelanchier* species naturalised in Europe and their occurrence in Great Britain // Watsonia. 1970. Vol. 8, N 2. P. 155–162.
9. Schroeder F.-G. *Amelanchier* – Arten als Neophyten in Europa // Abh. Naturwiss. Verein Bremen. 1972. Bd. 37, N. 3/3. S. 287–419.
10. Регель Э. Русская дендрология. СПб.: Типография В. Грацианского, 1874. Вып. IV. 473 с.
11. Куминов Е.П. Не пренебрегайте иргой // Приусадеб. хоз-во. 1996. № 6. С. 32–34.
12. Федорако Б.И. Ирга в лесостепной зоне западного Приуралья // Лесн. хоз-во. 1953. № 3. С. 71–72.
13. Овчинников И.Ф. Ирга. Кадымкар: Коми-Перм. кн. изд-во. 1974. 32 с.
14. Пояркова А.И. Ирга – *Amelanchier* Medik. // Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1939. Т. 9. С. 408–413.
15. Артюшенко З.Т. *Amelanchier* Medik. // Деревья и кустарники СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954. Т. 3. С. 495–507.
16. Стрела Т.Е. Биологические особенности видов рода ирга (*Amelanchier* Medik.) и перспективы их хозяйственного использования: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Киев, 1970. 24 с.

Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН,
Москва

Поступила в редакцию
12.03.2005 г.

SUMMARY

*Kuklina A.G. Variation of shadbush (*Amelanchier spicata* (Lam.) K. Koch) in European invading populations*

The North-American plant *Amelanchier spicata* is widely spread all over Europe. The study on herbarium collections (LE, MW, MHA) from 27 geographical localities showed that lamina length, width and form varied slightly. The form of lamina within the natural area in Canada and the USA proved to be more oblong than within the secondary area in Europe. In addition, the plants in nature don't exceed 2 m in height, whereas in Europe they reach 4–5 m.

**РЕДКИЕ И ИСЧЕЗАЮЩИЕ РАСТЕНИЯ
ДЕНДРОФЛОРЫ СИБИРИ
В ДЕНДРАРИИ ИНСТИТУТА ЛЕСА
им. В.Н. СУКАЧЕВА СО РАН**

Р.И. Лоскутов

Один из способов сохранения редких и исчезающих растений дендрофлоры Сибири – это выращивание их в культуре в дендрариях и ботанических садах. Такая работа в дендрарии Института леса была начата в 1977 г. Испытаны 17 видов деревьев и кустарников, относящихся к различным категориям охраны.

ВИДЫ, ТРЕБУЮЩИЕ ГОСУДАРСТВЕННОЙ ОХРАНЫ

Armeniaca sibirica (L.) Lam. – абрикос сибирский

Кустарник или небольшое деревцо до 3 м высотой.

Ареал: Восточная Сибирь (Даурия), Приморский край, Монголия, Китай. Нуждается в охране как растение, сокращающее ареал или обилие в популяциях. Внесен в сводку редких и исчезающих растений Сибири [1]. Семена собраны в Новосибирске. После 100-дневной стратификации посеяны 17.06.1977 г. В том же году получены всходы. Зимостойкость I. Второй образец – семена из Свердловска. Прошли стратификацию в течение 171 дня. Посеяны 12.06.1978 г. В том же году получены всходы. Зимостойкость I. Третий образец – семена, собранные в Читинской области, в окрестностях д. Дургулты 07.08.1979 г. В 1980 г. получены массовые всходы. В мае 1982 г. несколько растений пересажены в дендрарий. Вегетация – с III декады мая до второй половины сентября. Окончание роста побегов – в I–II декаде июля. Цветет с начала III декады мая до конца месяца. Плоды созревают во второй половине августа. Зимостойкость I. Размножается семенами собственной репродукции. Используется в практике зеленого строительства в г. Красноярске и передается для экспозиций в дендрариях школьных лесничеств края.

Amygdalus pedunculata Pall. – миндаль черешковый

Невысокий кустарник с растопыренными ветвями и многочисленными укороченными веточками.

Ареал: Южное Забайкалье, северо-восток Монголии. Редкий вид. Эндемик юга Центральной Сибири. Сокращает ареал или обилие в популяциях. Семена собраны на юге Бурятии в окрестностях пос. Селендума 07.08.02. Посеяны на интродукционном питомнике стратифицированными семенами весной 2002 г. К настоящему времени растут 2-летние сеянцы. Зимостойкость I.

***Cotoneaster lucidus* (Schlecht.) – кизильник блестящий**

Прямостоячий кустарник до 2 м высотой.

Ареал: эндемик, встречается лишь в восточной части Восточного Саяна (Тункинская котловина) и вокруг южной оконечности Байкала. Весьма редок. В дендрарии 9 образцов: из Бердска и Новосибирска, посаженные 2–3-летними сеянцами, и растения, выращенные из семян местной репродукции. Семена, прошедшие стратификацию от 190 до 260 дней и посеянные в мае 1979 г., дали массовые всходы весной 1980 г. Свежезаготовленные семена, посеянные 09.10.1979 г., массовые всходы дали в мае 1981 г. Вегетация – с середины апреля–начала мая до конца сентября. Рост побегов – до начала августа. Цветет со II декады июня до конца июня–начала июля. Плоды созревают в конце августа–начале сентября. В питомнике несколько тысяч экземпляров. Зимостойкость I. Широко применяется в практике зеленого строительства.

***Picea obovata* var. *coerulea* (L. Malisch.) – ель сибирская голубая**

Разновидность ели сибирской с голубой окраской хвои.

Ареал: южное побережье оз. Байкал (в пределах Слюдянского района Иркутской области и Кабанского района Бурятии). Находится под угрозой исчезновения. В дендрарии посажена 10.09.1984 г. 4-летними дичками, выкопанными на побережье Байкала в окрестностях ст. Выдрино. Вегетация с III декады мая до сентября. Окончание роста побегов – в I–II декаде июля. Зимостойкость I.

ВИДЫ, СОКРАЩАЮЩИЕ АРЕАЛ ИЛИ ОБИЛИЕ В ПОПУЛЯЦИЯХ

(требуют местной охраны)

***Salix fragilis* L. f. *sphaerica* – ива ломкая форма шаровидная**

Дерево 15–20 м высотой, до 1 м диаметром.

Ареал: почти по всей территории бывшего СССР, за исключением арктической полосы. В Сибири встречается очень редко. Стеблевые черенки получены из Барнаула (НИИ садоводства Сибири им. М.А. Лисавенко) и высажены в мае 1977 г. (50 экз.). Приживаемость в год посадки и сохранность через год (по осенним учетам) – 100%. Вегетация – со II декады апреля–начала мая до конца августа–начала сентября. Окончание роста побегов – во II декаде августа. В первые два года жизни зимостойкость – III, с 3-летнего возраста и далее – I. Широко применяется в практике зеленого строительства.

***Hippophae rhamnoides* L. – облепиха крушиноватая**

Дерево обычно до 6 (10) м высотой, нередко растущее кустовидно, с ветвями и укороченными побегами, заканчивающимися колючками.

Ареал: запад европейской части бывшего СССР от островов в Балтийском море на севере до Черного моря, Предкавказье и Закавказье, юг Западной Сибири, Алтай, Саяны, Даурия, предгорные равнины, предгорья и горы востока Средней Азии, юг Скандинавии, приатлантические районы, Малая Азия, Иран, Гималаи, Северо-Западный Китай, Монголия.

В дендрарии размножена посадкой 2-летних саженцев из Барнаула и посевом стратифицированных семян из Томска, Свердловска, Москвы, Красноярского края (окрестности оз. Шира) и Красноярска (семена местной репродукции). Вегетация со II декады мая до сентября. Окончание роста побегов – в кон-

це августа. Цветет с конца мая до I декады июня. Плоды созревают в начале сентября. Зимостойкость I. Широко используется как плодое растение и в практике зеленого строительства.

***Rhododendron dahuricum* L. – рододендрон даурский**

Листопадный сильноветвистый кустарник 0,5–2 м высотой.

Ареал: Восточная и Западная Сибирь, Дальний Восток, Монголия, Северо-Восточный Китай, Корейский п-ов и Япония. Растения в возрасте 4–5 лет выкопаны на Алтае в октябре 1977 г. и посажены в дендрарий. Листья разворачиваются в середине апреля. Цветет с середины мая до конца месяца. Зимостойкость I.

***Padus avium* Mill. – черемуха обыкновенная**

Листопадное деревце или кустарник высотой до 10 м с широкояйцевидной кроной.

Ареал: почти вся Азиатская Россия, исключая лишь крайний северо-восток и Арктику, Европа, Ср. и Малая Азия, Монголия, Китай, Япония.

В дендрарии размножена посевом семян, собранных в Майском районе Красноярского края осенью 1979 г. Массовые всходы появились 22.05.1980 г. Вегетация – с начала мая до начала сентября. Окончание роста побегов в I декаде июля. Цветет с 6 лет с конца мая–начала июня в течение 10–12 дней. Семена созревают в конце августа–начале сентября. Зимостойкость I. Широко используется в практике зеленого строительства.

РЕДКО ВСТРЕЧАЮЩИЕСЯ РАСТЕНИЯ

(требуют местной охраны)

***Rosa oxyacantha* Bieb. – шиповник остроиглый**

Низкий (до 1 м) сильноветвистый кустарник.

Ареал: Алтай, Саяны, Монголия. В дендрарии посеян 31.05.1979 г. семенами, собранными в Туве. Всходы появились в 1980 г. Вегетация со II декады мая до III декады сентября. Окончание роста побегов – в середине июля–начале августа. Цветет в конце июня–начале июля до конца июля–начала августа. Семена созревают в I декаде сентября. Зимостойкость I.

***Menispermum dahuricum* DC. – луносемянник даурский**

Двудомная, листопадная, насекомоопыляемая, полукустарниковая лиана до 5 м длиной.

Ареал: Восточная Сибирь, Дальний Восток, Северо-Восточный Китай, Корея, Япония. Семена собраны в Приморском крае в сентябре 1980 г. После 206-дневной стратификации посеяны 19.05.1981 г. Единичные всходы появились в мае 1982 г. В октябре 1983 г. 8 растений пересажены на постоянное место. Вегетация с III декады мая до сентября. Зимостойкость – II. Второй образец – 2-летние растения из Бердска в мае 1977 г. посажены в дендрарий. Вегетация с I–II декады мая до I декады сентября. Цветет с середины июня до начала июля. Зимостойкость III.

***Euonymus sacrosancta* (Rjdz.) Worosch. – бересклет священный**

Кустарник, обычно 1,5–2 м высотой, или небольшое деревце до 4 м.

Ареал: Дальний Восток (Хабаровский и Приморский края), Северо-Восточный Китай, Северная Корея, Япония (о-в Хонсю). Семена собраны в Барнауле в 1982 г. После 238-дневной стратификации посеяны 10.06.1983 г. Единичные всходы 1.08.1983 г. В августе 1985 г. 6 экз. пересажены в школьное отделение питомника. Vegetация – со II декады мая до конца августа. Окончание роста побегов – в июле. Плодоносит. Зимостойкость I.

***Euonymus maackii* L. – бересклет Маака**

Кустарник до 3 м высотой, изредка деревце до 10 м.

Ареал: Юго-Восточная Сибирь, Хабаровский и Приморский края, Корея, Северный и Северо-Восточный Китай.

В дендрарии несколько образцов: 2-летние сеянцы из Омска, посаженные в мае 1977 г., 3-летние сеянцы, выращенные в Новосибирске из семян, собранных на Дальнем Востоке в районе оз. Ханка, посажены в октябре 1977 г., 3-летние сеянцы из Новосибирска, высаженные в мае 1978 г. Растения, выросшие в Красноярске из семян, собранных в Барнауле 3.10.1977 г. и посеянных 7.06.1978 г. Семена местной репродукции, собранные в Красноярске с растений, привезенных из Новосибирска и вступивших в пору плодоношения. Посеяны 22.10.1979 г., массовые всходы – в мае 1981 г. У всех образцов растений вегетация – со II декады мая до начала сентября. Окончание роста побегов – в конце июля. Цветет с начала июля до II декады июля. Плодоносят. Зимостойкость I–II.

***Viburnum opulus* L. – калина обыкновенная**

Кустарник до 3 м высотой или небольшое деревце.

Ареал: Центральная и Западная Сибирь, Европа, Ср. и Малая Азия, Африка. В коллекции два образца: 4-летние саженцы привезены из Новосибирска и посажены в 1978 г. Второй образец – семена, собранные на Алтае, по Чуйскому тракту севернее пос. Майма 2.10.1977 г. После 225-дневной стратификации посеяны 1.06.1978 г. Массовые всходы – в 1979 г. В конце сентября 1982 г. 16 растений посажены в дендрарий. В начале сентября 1983 г. 100 сеянцев пересажены в школьное отделение питомника. Vegetация – с I–II декады мая до конца августа. Окончание роста побегов – в первой половине июля. Цветет с середины июня до начала июля. Плоды созревают в середине сентября. Зимостойкость I.

***Viburnum sargentii* Koene – калина Саржента**

Кустарник 2–3 м высотой.

Ареал: Восточная Сибирь, Дальний Восток, о-в Сахалин, Южные Курильские о-ва, п-ов Корея, Северо-Восточный Китай, Япония.

Семена собраны в Приморском крае в 50 км от Владивостока по трассе Ковалерова 31.08.1980 г. После 206-дневной стратификации посеяны 18.05.1981 г. Массовые всходы – в мае 1982 г. Двухлетние сеянцы (106 экз.) пересажены в школьное отделение питомника 26.10.1983 г. Vegetация – с I декады мая до конца августа. Окончание роста побегов – в середине июля. Цветет с III декады июня до середины июля. Плоды созревают в середине сентября. Зимостойкость I–III. Второй образец – семена, собранные в окрестностях Биробиджана. После 188-дневной стратификации посеяны 31.05.1982 г. Единичные всходы в мае 1983 г.

***Securinea suffruticosa* (Pall.) Rehd. – секуринега полукустарниковая**

Раскидистый кустарник или полукустарник 1,5–2 (2,5) м высотой.

Ареал: юго-восток Восточной Сибири, Дальний Восток, Корейский п-ов, Северо-Восточный Китай. Семена собраны на Алтае в 1977 г. После 226-дневной стратификации посеяны 1.06.1978 г. В этом же году появились массовые всходы. В 3-летнем возрасте пересажены на постоянное место. Вегетация с последних чисел мая до октября. Окончание роста побегов в III декаде сентября. Цветет в начале августа. Плодоносит. Зимостойкость III.

***Tilia cordata* Mill. – липа сердцевидная, мелколистная**

Дерево до 30 м высотой.

Ареал: Европа, Крым, Кавказ, Урал, Западная Сибирь (до Иртыша). 10-летние саженцы привезены из Новосибирска (ЦСБС) и посажены весной 1978 г. (26 экз.). Вегетация – со II–III декады мая до сентября. Окончание роста побегов – в I–II декаде июля. Цветет с середины июня–июля до конца июня–начала августа. Плоды созревают в конце сентября. Зимостойкость – I.

***Rhamnus cathartica* L. – жостер слабительный**

Дерево до 8 м высотой, часто растущее кустообразно.

Ареал: Европа, Западная Сибирь (до Алтая), Северный Казахстан. Трехлетние сеянцы из Новосибирска (18 экз.) пересажены в мае 1978 г. на постоянное место. Вегетация – с конца апреля–II декады мая до конца сентября. Окончание роста побегов – в I декаде июля. Цветет с середины июня до конца месяца. Плоды созревают в конце августа–первой половине сентября. Зимостойкость – I.

Исследования показали, что большинство испытанных редких древесных растений Сибири вполне успешно растут и развиваются в условиях дендрария Института леса им. В.Н. Сукачева СО РАН (Красноярск, Академгородок) и могут быть рекомендованы для широкого использования в практике зеленого строительства.

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Редкие и исчезающие растения Сибири. Новосибирск: Наука, 1980. 224 с.

Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН,
Красноярск

Поступила в редакцию
11.04.2005 г.

SUMMARY

Loskutov R.I. Rare and dangerous woody plant species of Siberia in the Arboretum of Forest Institute named after V.N. Sukachev SB RAS

The data on life form, natural distribution, provenance, pre-sowing treatment of seeds, phenological development and winter hardiness are presented.

ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬ ЖИЗНИ ОРЕХОПЛОДНЫХ РАСТЕНИЙ В КУЛЬТУРЕ НА НИЖНЕМ ДОНУ

А.Н. Мальцева

Выращивание древесных растений в культуре означает широкое использование их человеком, как правило, в улучшенных условиях, тем самым обеспечивая сохранность видов. Для многих растений условия культуры способствуют увеличению периода жизни. Однако это не всегда так. С одной стороны, новые условия могут оказать мягкое отрицательное действие, растянутое на десятки лет, которое не приводит к быстрой гибели растений, но сокращает период жизни, а с другой стороны, сортность растений зачастую ухудшает устойчивость к неблагоприятным факторам среды.

В условиях интродукции оценка перспективности древесного вида представляет собой главный результат наблюдений. Оценка принято подсчитывать по результатам двенадцатилетних наблюдений [1].

Для уточнения потенциальной возможности введения в культуру растений целесообразно было сравнить реальное состояние растений в пятидесятилетнем возрасте с оценкой перспективности этих же экземпляров, проведенной в тринадцать лет. Такие данные позволяют судить о продолжительности жизни интродуцентов в экологически новых для них условиях и могут быть использованы для рекомендаций, способствующих долголетию. К этому следует добавить, что уточнение сроков продолжительности жизни древесных растений *ex situ* имеет большое значение в экономическом аспекте, поскольку смена растений, используемых, например, в озеленении, требует значительных денежных затрат.

Продолжительность жизни орехоплодных растений фиксируется нами по состоянию их в коллекции. В настоящее время в Ботаническом саду Ростовского госуниверситета коллекция орехоплодных содержит 93 таксономические единицы: 17 видов и разновидностей, 67 форм и гибридов, 12 сортов. Всего произрастает около 876 деревьев и кустарников на площади 12 га. При закладке коллекции в 1953–1956 г. И.Е. Чугунов и А.С. Жерновой планировали организовать ее с целью отбора наиболее морозо- и засухоустойчивых, а также высококачественных сортов и форм грецкого ореха. Через 13 лет после создания коллекции из 30 форм *Juglans regia* L. были отобраны 16 морозоустойчивых форм, все они отмечены как засухоустойчивые [2].

В настоящее время в коллекции находятся 30 форм *Juglans regia* L. различного географического происхождения в возрасте 50 лет (477 экземпляров). В результате проведенного анализа формы ореха грецкого распределены по трем группам (табл. 1). Буквой “Ж” отмечены формы, выделенные Жерновым как перспективные. В группу 1 (наиболее жизнеспособных растений) входят 16 форм, ровно столько же, сколько выделено А.С. Жерновым [2]. Однако среди этих форм одни (7 форм) оказались в группе 2, а другие (7 форм) поставлены нами в группу 1. Немногочисленную группу 3 составляют 5 неморозоустойчивых форм азиатского и кавказского происхождения.

Таблица 1
Состояние форм *Juglans regia*

Форма	Число растений					Происхождение посадочного материала
	Всего	% засохшей части кроны				
		До 25%	< 50%	>50%	100%	
Группа 1 (наиболее жизнеспособных растений)						
Десертная (Ж)	6	6	—	—	—	Молдавия, Кишинев. с/х ин-т
Болгарская (Ж)	2	—	2	—	—	То же
Чебану (Ж)	17	—	17	—	—	
Х-2 (Ж)	7	—	7	—	—	Ростовская обл.
Х-3 (Ж)	7	—	7	—	—	Ростовская обл., северный район
Александровская	3	—	3	—	—	Ростовская обл., Александровский район
Шариповская	2	—	2	—	—	Ростовская обл.
Весёлые боковеньки (Ж)	49	—	49	—	—	Украина, дендропарк
Эллипсоидная	9	—	9	—	—	Украина, Львовский ботан. сад
Сросшаяся (Ж)	17	—	17	—	—	То же
Гулькевичи	30	—	30	—	—	Краснодарский край, станция Гулькевичи
Кабардинская	31	—	31	—	—	Нальчик
Закарпатская (Ж)	34	—	34	—	—	Украина, Хустынский лесхоз
Хрупкая	1	—	1	—	—	Украина, Львовский ботан. сад
Альфёрова	7	—	7	—	7	Ростовская обл., Александровский район
Спейская (Ж)	5	3	—	2	—	Молдавия, Кишинев. с/х ин-т
Группа 2 (включающая растения, завершающие период жизнедеятельности)						
Тонкоскорлупая (Ж)	27	—	24	3	—	Молдавия, Кишинев. с/х ин-т
Крупноплодная (Ж)	6	—	4	2	—	Украина, Львовский ботан. сад
Киргизская	7	—	—	7	—	Киргизия, Орехоплодная станция Арсланбоб
Х-4 (Ж)	9	—	6	3	—	Ростовская обл., северный район
Х-5 (Ж)	9	—	8	1	—	Ростовская обл., западный район
Х-7 (Ж)	10	—	9	1	—	Ростовская обл.

Таблица 1 (окончание)

Форма	Число растений					Происхождение посадочного материала
	Всего	% засохшей части кроны				
		До 25%	< 50%	>50%	100%	
Обыкновенная (Ж)	18	–	14	4	–	Молдавия, Кишинев. с/х ин-т
Хутор Малый лог	15	1	8	6	–	Ростовская обл., хутор Малый лог
Бессортная (Ж)	30	–	29	1	–	Украина, Каменец-Подольский ботан. сад
Группа 3 (включающая погибшие растения)						
Идеал– 1	8	–	5	2	1	Узбекистан, Бостандыкское опытное поле
Идеал – 2	12	–	–	12	–	То же
Майкопская	36	–	–	33	–	Майкоп, Опытная станция ВИРа
Краснодарская	27	–	22	4	1	Краснодарский край, Кубанский с/х ин-т
Киргизская	36	3	9	22	2	Киргизия, Орехо-плодная станция Арсланбоб
Итого	477	13/253 (ж)	354	103	7	
%	100	2,72/53,1%	74,21	21,59	1,46	

По методике оценки перспективности интродуцированных растений [3] в группу самых перспективных растений входят экземпляры с количеством сухих побегов, при котором сохраняется форма кроны. Из обследованных деревьев ореха грецкого такие экземпляры относятся к графе с сухой частью кроны до 25%. По оценке А.С. Жернового [2], к этой группе должны были относиться большинство деревьев ореха грецкого – 53,1%. Однако в настоящее время к ней относятся всего лишь 2,72% от общего количества деревьев грецкого ореха.

Большинство (74,21%) составляют растения с сухой частью кроны от 25% до 50%, т.е. с 1/3 частью кроны. Этот факт вряд ли согласуется с продолжительностью жизни *Juglans regia* L. в 200–300 лет [4]. Здесь имеет место сокращение длительности жизни в результате мягкого отрицательного действия окружающей среды и тем самым подвергается временной предел оценки перспективности интродукции растений. Тем более, что экологическое состояние территории коллекции за 50 лет ухудшилось. Так, в 1950-х годах коллекция находилась между г. Ростов-на-Дону и степными массивами. В настоящее время она прилегает к промышленному и самому загрязненному району города. Анализ растений показал превышение в их тканях предельно допустимых концентраций свинца и цинка [5].

Таблица 2
Состояние видов сем. *Juglandaceae* и *Sapindaceae*

Вид	Число растений					Происхождение посадочного материала
	Всего	% засохшей части кроны				
		до 25%	< 50%	> 50%	100%	
Группа 0 (включающая экземпляры с незначительными повреждениями кроны)						
Гибрид <i>J. regia</i> L. × <i>J. cordiformis</i> Max. – Гибрид орех грец- кий × орех сердце- видный	2	2	–	–	–	Не указано
<i>J. rupestris</i> Engelm. f. <i>major</i> (Torr.) Hel- ler. – Орех скальный форма большая	2	2	–	–	–	Узбекистан, Ташкентский ботан. сад
<i>Carya cordiformis</i> (Wangh) C. Koch. – Кария сердцевидная	2	2	–	–	–	Зап. Украина, Гайсинский лесхоз
<i>Carya alba</i> (L.) K. Koch. – Кария белая	1	1	–	–	–	То же
Группа 1 (наиболее жизнеспособные растения)						
<i>Carya pecan</i> (Marsh) Engl et Graebn. – Ка- рия пекан	23	23	–	–	–	Краснодарский край и Влади- восток
Гибрид <i>J. regia</i> L. × <i>J. sieboldiana</i> Max. – Гибрид орех грец- кий × орех Зибольда	2	–	2	–	–	Не указано
<i>Pterocarya</i> <i>pterocarpa</i> (Michx.) Kunth ex I. Iljinsk. – Лапина крылоплод- ная	2	–	2	–	–	Грузия, Батуми и Германия, Кёльн
<i>J. nigra</i> L. – Орех чёрный	7	–	7	–	–	Узбекистан, Ташкентский ботан. сад
<i>J. rupestris</i> Engelm. – Орех скальный	8	–	8	–	–	То же
Группа 2 (включающая растения, завершающие период жизнедеятельности)						
<i>J. cordiformis</i> (Max.) Rehd. – Орех серд- цевидный	8	–	–	8	–	Узбекистан, Ташкентский ботан. сад
<i>J. cinerea</i> L. Орех серый	3	–	1	2	–	Украина, ден- дропарк Весёлые боко- веньки

Таблица 2 (окончание)

Вид	Число растений					Происхождение посадочного материала
	Всего	% засохшей части кроны				
		до 25%	< 50%	> 50%	100%	
Группа 3 (включающая погибшие растения)						
<i>J. manshurica</i> Max. – Орех маньчжурский	11	–	–	9	2	Хабаровск, дендропарк
<i>J. cordiformis</i> Max. – Орех, форма остро- плодная	6	–	–	3	3	Узбекистан, Ташкентский ботан. сад
<i>J. Sieboldiana</i> Max. – Орех Зибольда	8	–	–	6	2	Украина, Каменец-По- дольский ботан. сад
<i>Xanthoceras sorbifolium</i> Bge. – Чекалкин орех	4	–	–	4	–	
Итого	89	30	20	32	7	
%	100	33,7	22,5	35,9	7,9	

В соответствии с принципами создания лесных насаждений отрицается организация массивов из одного вида или породы. Считается, что в таких посадках растения испытывают сильную конкуренцию, вследствие чего обладают ослабленной устойчивостью к неблагоприятным факторам среды.

Следовательно, существуют несколько причин раннего усыхания орехоплодных в коллекции:

- недостаточная морозо- и засухоустойчивость;
- недостаточная устойчивость к городским условиям (газ, дым, пыль);
- ослабление устойчивости из-за большой конкуренции.

Виды орехоплодных растений в нашей коллекции относятся к разным семействам и родам, имеются также межвидовые гибриды. *Juglans nigra* L., *J. rupestris* L., *J. sieboldiana* Vax., *J. cinerea* L., *J. cordiformis* Vax., а также *Carya pecan* (Marsh) Engl et Graebn., *C. alba* (L.) K. Koch и *Xanthoceras sorbifolium* Bunge были рекомендованы к внедрению в производство Ростовской области еще в 1966 г., при этом их не разделяли по степени устойчивости.

Все они сохранились в коллекции, как и некоторые другие орехоплодные, не отмеченные ранее в работах А.С. Жернового. В настоящее время проведена оценка состояния технических видов, результаты которой представлены в табл. 2. В отличие от оценки перспективности интродукции растений, сделанной А.С. Жерновым [2], объекты нами дифференцированы по степени засыхания кроны на четыре группы и четыре графы. В первую группу почти без повреждений крон вошли представители двух родов *Juglans* и *Carya*, а также межвидовой гибрид рода *Juglans*. Межвидовые гибриды *Juglans regia* с *J. cordiformis* и *J. sieboldiana* имеют небольшую часть засохшей кроны, т.е. они в достаточно хорошем состоянии (группы 0 и 1).

Виды 2-й и 3-й групп не соответствуют выводу об их потенциальных возможностях [2]. По растениям коллекции можно заключить, что в условиях

Таблица 3

Состояние видов сем. *Betulaceae* и сортов *Corylus avellana* L.

Вид или сорт	Число растений			Происхождение	
	Всего	% засохшей части кроны		посадочного материала	сорта
		0	< 50%		
<i>Corylus colurna</i> L. – Лещина древовидная	10	10	–	Украина, Умань	–
<i>Corylus heterophilla</i> Fisch. – Лещина разнолистная	1	–	1	Дальний Восток	–
<i>Corylus avellana</i> L. – Лещина обыкновенная	8	8	–	Москва, ГБС	–
Екатерина	15	15	–	Московская обл., Ивантеевский питомник	<i>C. avellana</i> Тамбовская обл. × гибридный элитный фундук № 236
Маша	12	12	–		Гибрид
Московский Рубин	17	17	–		Сорт Ноттингемский × смесь краснолистных сортов
Память Яблокова	17	17	–		Форма № 86 – Гибрид краснолистная лещина сорт Барселона × турецкий сорт Трапезунд
Первенец	11	11	–		<i>C. heterophilla</i> Дальний Восток × <i>C. avellana</i> сорт Ноттингемский
Пушкинский Красный	6	6	–		Гибрид
Северный	9	9	–		Сорт Барселона × <i>C. avellana</i> Подмосковь
Смолин	17	17	–		Гибрид
Тамбовский Поздний	18	18	–		Выбран в Тамбовской области
Тамбовский Ранний	8	8	–		То же
Юннат	11	11	–		Гибрид
Ивантеевский Зелёный	5	5	–		Не указано
Ф. 42–19	27	27	–		
Ф. 359	10	10	–		

Таблица 3 (окончание)

Вид или сорт	Число растений			Происхождение	
	Всего	% засохшей части кроны		посадочного материала	сорта
		0	< 50%		
Ф. 468	11	11	—		
Ф. 324	1	1	—		
Ф. 344	3	3	—		
Ф. 375	4	4	—		
Ф. 391	1	1	—		
Ф. 569	13	13	—		
Ф. 955	3	3	—		
Гибриды лещины обыкновенной	72	62	10	Мичуринск, ЦГЛ	Гибриды
Итого	310	299	11		
%	100	96,5	3,5		

культуры на Нижнем Дону период жизни значительно сокращается у *Juglans cordiformis*, *J. cinerea*, *J. manshurica*, *J. sieboldiana*, *J. cordiformis*.

Xanthoceras sorbifolium имеет две формы: древовидную и кустовидную. В коллекции чекалкин орех представлен высокими и полузасохшими деревьями, возобновляющимися в виде кустовидной формы. Несмотря на то что этот вид отнесен к группе 3, в условиях культуры при проведении обрезки продолжительность жизни у него значительно более 50 лет. Для кустарников это считается длительным периодом жизни.

Представители сем. *Betulaceae* рода *Corylus* имеют возраст около 30 лет. Результаты анализа состояния экземпляров этого рода сведены в табл. 3, причем графы сокращены с четырех до двух, поскольку не были обнаружены кроны с засохшими частями более 50% и совсем погибших растений. Виды и сорта не разделены на группы по состоянию сохранности крон, поскольку все они имеют почти одинаковые повреждения. Такое состояние растений соответствует высшей оценке перспективности растений. Есть все основания предполагать, что виды и сорта, имеющие жизненную форму кустарников, успешно достигнут продолжительности жизни 50 лет. Продолжительность жизни *Corylus colurna* составляет около 200 лет [3].

Наиболее перспективные растения по каждой таблице составляют: грецкий орех — 2,72%; представители рода *Juglans* и *Carya* — 33,7%; представители рода *Corylus* — 96,5%.

Таким образом, установлена разница между предварительной оценкой перспективности орехоплодных растений, сделанной в тринадцатилетнем возрасте, и состоянием в пятидесятилетнем возрасте.

Продолжительность жизни у большинства представителей сем. *Juglandaceae* в культуре сокращается под влиянием мягкого отрицательного действия абиотических и биотических факторов среды. После 50 лет активного внедрения *Juglans regia* в культуру он может быть включен в список культурной флоры Нижнего Дона. Однако при этом следует учесть сокращение продолжительности жизни отдельных эк-

земляков. Учитывая состояние *Carya alba* и *C. cordiformis*, а также большинства деревьев *C. pecan*, их можно рекомендовать для условий Нижнего Дона как более устойчивые, чем виды рода *Juglans*. Виды рода *Corylus* имеют хорошее состояние. Кроме того, *Corylus avellana* имеет свойства потенциального эргазиофита, т.е. является претендентом на включение в список культурной флоры Нижнего Дона.

ЛИТЕРАТУРА

1. Зайцев Г.Н. Методика биометрических расчетов. М.: Наука, 1973. 251 с.
2. Жерновой А.С. Интродукция и акклиматизация хозяйственных форм и сортов грецкого ореха в Ростовской области. Ростов н/Д, 1966. 58 с.
3. Лапин П.И., Сиднева С.В. Оценка перспективности интродукции древесных растений по данным визуальных наблюдений // Опыт интродукции древесных растений. М.: Наука, 1973. С. 7–67.
4. Деревья и кустарники СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1951. Т. 2. 610 с.
5. Природа г. Ростова-на-Дону. Ростов н/Д: Изд-во Рост. ун-та. 1999. 262 с.

Ботанический сад Ростовского государственного университета,
Ростов-на-Дону

Поступила в редакцию
3.03.2005 г.

SUMMARY

Maltseva A.N. Longevity of nuciferous plants under cultivation within the area of the Lower Don

The prospects for plant introduction were assessed firstly at the age of 13 and then once again at the age of 50. The comparative analysis of results, obtained at the different stages of plant development, showed that a reliable appraisal of the prospects could be assessed at the age of 25.

УДК: 581.543:582.475.2(470.21)

ОСОБЕННОСТИ ФЕНОЛОГИИ НЕКОТОРЫХ СЕВЕРОАМЕРИКАНСКИХ ВИДОВ РОДА *PICEAE* В УСЛОВИЯХ КОЛЬСКОГО СЕВЕРА

О.Б. Гонтарь, Л.А. Казаков

Понимание адаптации интродуцентов к суровым условиям Европейского Севера требует всестороннего изучения динамики их роста и развития в разных географических широтах. Важные аспекты этих исследований – фенологические наблюдения и последующая обработка данных с выведением закономерностей и связей.

Дендрарий северных и высокогорных видов, где проводили изучение интродуцентов из Северной Америки, расположен на территории Апатитского филиала Полярно-альпийского ботанического сада-института (ПАБСИ). Общая площадь интродукционной экспозиции дендрария составляет 2,6 га и состоит из 6 отделов, часть из которых подразделяется на подотделы [1]. Отдел “Северная Америка” занимает территорию в 0,7 га и содержит в общей сложности 64 образца растений

Таблица 1
Характеристика объектов исследования

Вид	Происхождение	Возраст, лет	Высота, м
<i>Picea obovata</i>	Аутохтонный вид	16	5,7
<i>P. glauca</i>	Аляска*	12	1,85
	Свердловск**	13	1,37
<i>P. pungens</i> f. <i>glauca</i>	Фиорд*	12	0,81
<i>P. mariana</i>	Канада*	22	2,3
<i>P. engelmannii</i>	Вашингтон**	23	2,26

* Семена, собранные в природе; ** семена из культуры.

(54 вида, в том числе 11 видов хвойных деревьев, 11 видов лиственных деревьев и 32 вида кустарников).

На североамериканском континенте род ель включает в себя достаточно большое число видов, но только 7 из них (*P. breweriana* Wats., *P. engelmannii* Engelm., *P. glauca* Voss., *P. mariana* Britt., *P. pungens* Engelm., *P. rubra* Link., *P. sitchensis* Carr.) можно отнести к числу типично северных и высокогорных. Это наиболее перспективные для интродукции на Крайний Север виды. Исследования североамериканских видов ели проводили в сравнении с аборигенным видом (табл. 1). Род ель представлен в дендрарии 11 видами, 2 из которых произрастают в отделе "Север Фенноскандии" и являются аборигенными, а 5 видов – из Северной Америки. Представители рода испытываются в ПАБСИ с 1945 г. За это время было апробировано 12 видов и 7 декоративных форм, из них 6 видов – североамериканские, а 4 – аборигенные. *Picea rubra* испытывалась в Саду, но выпала в тот же год, не пережив зиму [2].

Фенологические наблюдения проводили с момента всхода семян исследуемых образцов растений по методике, принятой в ботанических садах [3]. Согласно этой методике отмечали следующие фазы: набухание вегетативных почек (пб1), распускание вегетативных почек (пб2), начало роста линейных побегов (пб3), окончание роста побегов (пб4), одревеснение основания побегов (ол), полное одревеснение побегов (о2), начало обособления хвои (л1), полное обособление хвои (л2), образование зимней верхушечной почки (пч). Некоторые виды только вступили в генеративную фазу развития, а потому в данной статье не рассматривались.

Адаптацию растений оценивали в баллах зимостойкости по 7-балльной шкале ГБС [3] и репродуктивной способности по 5-балльной шкале Каппера [4].

Проведенные исследования позволили установить, что из всех испытанных видов наиболее близка по динамике сезонного развития к местному виду *Picea glauca* (табл. 2).

Прохождение некоторых фаз у нее отмечено даже на 1–3 дня раньше, чем у *P. obovata*. У остальных видов североамериканских елей фенофазы проходят позже. Особенно различаются сроки прохождения фазы начала линейного роста побегов (с опозданием на 10 сут у ели черной и 9 сут у ели Энгельмана), окончания роста побегов (на 16 сут у ели ситхинской, 17 сут у ели черной и 15 сут у ели Энгельмана), начала одревеснения побегов (на 14 сут у ели ситхинской, 22 сут у ели черной и 18 сут у ели Энгельмана) и полного одревеснения побегов (на 15 сут у ели колючей ф. голубая, на 1 сут у ели ситхинской, на 17 сут у ели черной и на 15 сут у ели Энгельмана).

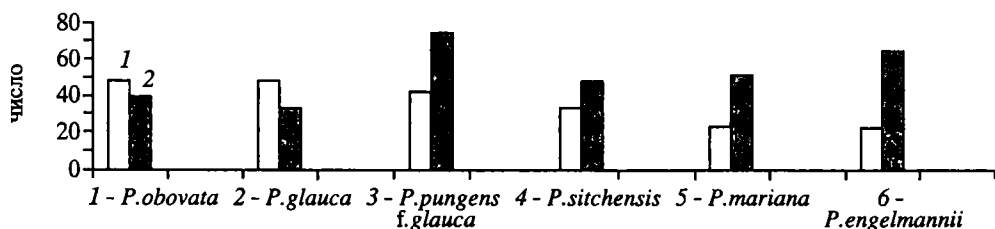
Таблица 2
Фенологические показатели некоторых видов ели

Вид	Средние фенодаты							
	пб1	пб2	пб3	пб4	о1	о2	л1	л3
<i>P. obovata</i>								
Апатиты	26,05	8,06	8,06	21,07	9,07	12,08	13,06	22,06
Петрозаводск	15,05	28,05	28,05	2,08	20,07	24,08	6,06	14,06
<i>P. glauca</i>								
Апатиты	22,05	5,06	5,06	25,07	6,07	15,08	12,06	28,06
Петрозаводск	11,05	2,06	2,06	26,07	18,07	19,08	10,06	17,06
<i>P. mariana</i>								
Апатиты	6,06	21,06	21,06	7,08	31,07	29,08	2,07	8,07
Петрозаводск	17,05	31,05	31,05	30,07	21,07	21,08	5,06	14,06
<i>P. pungens</i> f. <i>glauca</i>	28,05	13,06	13,06	26,07	14,07	27,08	20,06	3,07
<i>P. sitchensis</i>	26,05	11,06	11,06	6,08	23,07	1,09	16,06	1,07
<i>P. engelmannii</i>	23,05	17,06	17,06	5,08	27,07	27,08	22,06	1,07

Таблица 3
Сравнительная характеристика прироста побегов в длину у некоторых видов ели

Вид	Пункт интродукции	Возраст, лет	Высота, м	Годичный прирост, мм	Продолжительность роста, сут
<i>Picea obovata</i>	Петрозаводск	23	6,4	84	23–57
	Апатиты	16	5,7	167	37–47
<i>P. glauca</i>	Петрозаводск	33	11,2	78	34–70
	Апатиты	12	1,85	198	33–50
<i>P. mariana</i>	Петрозаводск	19	4,7	69	34–60
	Апатиты	22	2,3	150	24–70
<i>P. pungens</i> f. <i>glauca</i>	Апатиты	13	1,37	71	38–52
<i>P. sitchensis</i>	Апатиты	12	0,81	50	34–81
<i>P. engelmannii</i>	Апатиты	23	2,26	78	24–49

Анализ среднестатистических фенодат сезонного развития некоторых видов ели, произрастающих в Апатитах и Петрозаводске (ближайшем к нам интродукционном пункте), показал, что у местного вида *Picea obovata* фенофазы набухания и развития вегетативных почек, начала линейного роста побегов, обособления и вызревания хвои на побегах наступали в Апатитах в среднем на 10 дней позже, чем в Петрозаводске. Примерно на 10 дней раньше заканчивался рост побегов, начиналось и заканчивалось одревеснение побегов.



Рост и одревеснение побегов у видов ели
1 – рост побегов, 2 – одревеснение побегов

Показатели роста и одревеснения побегов также варьируют у разных видов и по годам, но сохраняют определенную зависимость: у *Picea glauca* период одревеснения побегов меньше продолжительности роста побегов, как и у местного вида *Picea obovata*, а у других видов ели из Северной Америки продолжительность одревеснения побегов превышает продолжительность роста побегов (см. рисунок).

При сравнении показателей роста и прироста побегов у интродуцентов ели [5] замечено снижение высоты и увеличение годичного прироста побегов у растений, находящихся в более северном городе Апатиты (табл. 3). Причины столь больших различий в приростах пока не установлены. Но следует отметить, что все образцы, испытываемые в Петрозаводске, имеют культурное происхождение и получены из южных ботанических садов. Продолжительность роста меньше у апатитских *Picea obovata* и *P. glauca*, но больше у апатитской же *Picea mariana*. К сожалению, нет данных о росте и приросте побегов по другим видам.

ВЫВОДЫ

Наиболее близка по фенологическому развитию, динамике роста и одревеснению побегов к местному виду *Picea glauca*.

Адаптивные способности *Picea glauca* и *P. mariana* обеспечивают интенсивный рост этих североамериканских видов в условиях Кольского Севера.

ЛИТЕРАТУРА

1. Казаков Л.А., Гонтарь О.Б. Дендрарий северных и высокогорных видов // Бюл. Гл. ботан. сада. 1994. Вып. 6. С. 33–38.
2. Казаков Л.А. Интродукция хвойных в Субарктику. СПб.: Наука, 1993. 144 с.
3. Александрова М.С., Булыгин Н.Е., Ворошилов В.Н. Методика фенологических наблюдений в ботанических садах СССР. М.: ГБС АН СССР, 1975.
4. Каппер В.Г. Об организации ежегодных систематических наблюдений над плодоношением древесных растений // Требования по лесному опытному делу. Л., 1930. Вып. 8. С. 103–139.
5. Кищенко И.Т. Сезонный рост побегов у представителя рода *Picea* (Pinaceae) в условиях интродукции // Ботан. журн. 1994. Т. 79, № 11. С. 59–65.

Полярно-альпийский ботанический
сад-институт им. Н.А. Аврорина
Кольского научного центра РАН,
Апатиты, Мурманская область

Поступила в редакцию
1.11.2004 г.

*Gontar O.B., Kazakov L.A. Phenological features of several North-American species of the genus *Picea* in the north of Kola Peninsula*

The phenological rhythm of six introduced spruce species were compared with phenology of indigenous *Picea obovata* Ledeb. The phenology of *P. glauca* was considered to be the most similar to the phenology of *P. obovata*. Growth rate of *P. glauca* and *P. mariana* under cultivation in the European North was even higher than in some natural habitats.

УДК (631.529+635.952.2):635.952

ВЛИЯНИЕ ОТРИЦАТЕЛЬНЫХ ТЕМПЕРАТУР НА ТРОПИЧЕСКИЕ РАСТЕНИЯ, ИНТРОДУЦИРОВАННЫЕ В УЗБЕКИСТАНЕ

В.П. Печеницын, Н.М. Кармишина

Известно, что в тропиках растения могут повреждаться даже при температурах выше нуля. Это так называемая "простуда", или переохлаждение растений [1].

В условиях интродукции данные о влиянии температурного стресса на тропические растения крайне скудны. Есть указание, что в оранжерее кратковременное понижение температуры до $-1...-2^{\circ}$ выносят лишь субтропические виды [2]. В то же время И.П. Горницкая [3] отмечает удивительную устойчивость тропических растений к относительно низким положительным температурам.

В период нашего многолетнего мониторинга коллекции тропических и субтропических растений ботанического сада НПО "Ботаника" Академии наук Республики Узбекистан (свыше 900 видов) неоднократно наблюдались стрессовые кратковременные (4–6 ч) воздействия пониженных положительных и даже отрицательных (до -4°) температур.

В данном сообщении рассматривается реакция лишь видов чисто тропического происхождения или тех, у которых лишь край ареала захватывает субтропическую область. Систематическая принадлежность видов, их распространение и характеристика условий местообитаний приводятся по данным широко известных трудов [4–8].

На основании изучения реакции тропических видов на временное понижение температуры воздуха нами разработана шкала повреждения растений:

- слабо выраженные – 0 баллов – видимых повреждений нет;
- легко обратимые – 1 балл – повреждение отдельных листьев;
- 2 балла – повреждение большей части или всех листьев (пластинок листьев у видов *Araceae*);
- обратимые – 3 балла – повреждение молодых побегов (черешков листьев у видов *Araceae*);
- трудно обратимые – 4 балла – повреждение всей надземной части;
- необратимые – 5 баллов – гибель растения.

Наиболее чувствительны к понижению температуры пестролистны́е формы травянистых интродуцентов. Так, уже при 7...6° тускнеет розовая окраска листьев у *Syngonium podophyllum* f. *rosea*, слегка желтеют листья у *Sanchezia nobilis* v. *variegata*, форм *Dieffenbachia picta* и *D. seguina*, у *Scindapsus aureus* 'Marble Queen', интенсивно розовеют края пестроокрашенных листьев *Pedilanthus tithymaloides* f. *variegates*. При 5...4° сходные симптомы становятся заметными у пестролистных древесных растений – форм *Ficus benjamina*, *F. elastica*, *Schefflera actinophylla*.

Дальнейшее понижение температуры вызывает повреждение листьев или их опадение. Опадение зеленых листьев без видимых признаков повреждения – это, по-видимому, ответная реакция нарушения деятельности корневой системы.

Даже при отсутствии видимых повреждений воздействие низких положительных температур проявляется через 1,5–2 мес пожелтением старых листьев (виды *Alocasia*, *Dieffenbachia*, *Philodendron*, *Syngonium*, пестролистны́е формы *Schefflera actinophylla*) или появлением деформированных новых листьев у *Ficus elastica*.

Наименее устойчивыми к температурному стрессу оказались травянистые интродуценты из сем. *Acanthaceae*, *Begoniaceae*, *Commelinaceae*, *Euphorbiaceae*, *Maranthaceae*, *Piperaceae*, *Urticaceae*, произрастающие в Тропической Америке и Юго-Восточной Азии. Многие из них погибают уже при кратковременном воздействии низких положительных температур. Ареал этих видов охватывает влажные тропические леса с узко ограниченными экологическими условиями, основной показатель которых – незначительные колебания суточных и годовых температур – в пределах 3–4°. Это обитатели Индонезийской, Вест-Индской, Амазонской и Гвинейской провинций.

В то же время виды из сем. *Acanthaceae*, характеризующиеся обширным ареалом и произрастающие в тропических лесах Юго-Восточной Азии, где суточные амплитуды температуры достигают 15–20°, оказались более устойчивыми (*Acanthus ilicifolius*, *Beloperone guttata*, *Porphyrocoma pohliana*, *Ruellia amoena*, *Strobilanthes dyerianus*).

Значительно устойчивее оказались травянистые интродуценты из сем. *Bromeliaceae*, произрастающие в природе в условиях неравномерного увлажнения, с ярко выраженным сухим периодом, резкими суточными колебаниями температур (до 15°) [9]. Виды родов *Aechmea*, *Billbergia*, *Dyckia*, *Neoregelia*, *Pitcarnia* из Вест-Индской, Южнобразильской, Горно-Перуанской провинций оказались достаточно пластичными, выдержав без особых повреждений температуру –1° (табл. 1).

Довольно устойчивыми оказались травянистые споровые растения, в основном эпифиты верхнего яруса тропических лесов Центральной и Южной Америки, чья природная климатическая зона характеризуется значительными суточными колебаниями температуры (до 7°). Все интродуцированные виды успешно выдержали температурный стресс –1°, кроме *Selaginella vogelli* – эндемика тропических лесов Западной Африки (Гвинейская провинция).

Значительный интерес представляет анализ реакции представителей сем. *Araceae*, среди которых высокая пластичность характерна для видов *Aglaonema*, *Epipremnum*, *Monstera*, *Philodendron*, *Scindapsus*, *Spathiphyllum*, *Steudnera*, *Syngonium*, природная экологическая ниша которых определяется высотой над уровнем моря [10]. Для видов многих родов сем. *Araceae*, травянистых по своей природе, характерно одревеснение побегов, иногда значительное (виды *Aglaonema*, *Anthurium*, *Dieffenbachia*, *Epipremnum*, *Monstera*, *Philodendron*,

Таблица 1

Степень повреждения тропических растений при кратковременном воздействии
низкой температуры (в баллах)

Вид	Температура					Вид	Температура				
	0	-1	-2	-3	-4		0	-1	-2	-3	-4
Споровые растения						<i>Hypoestes</i>	1				
<i>Aspleniaceae</i>						<i>phyllostachia</i>					
<i>Asplenium</i>	1*					<i>Justicia</i>	3*				
<i>nidus</i>						<i>peruviana</i>					
<i>A. viviparum</i>	2					<i>Pseuderanthe-</i>	5*				
<i>Blechnaceae</i>						<i>mum albiflorum</i>					
<i>Blechnum</i>	2					<i>P. atropurpureum</i>	5*				
<i>gibbum</i>						<i>Pophyrocoma</i>		3			
<i>Stenochlaena</i>	(1-2)*					<i>pohlana</i>					
<i>tenuifolia</i>						<i>Ruellia amoena</i>		3			
<i>Davalliaceae</i>						<i>R. portellae</i>		4			
<i>Nephrolepis</i>	2-3					<i>R. schaueriana</i>		3			
<i>cordifolia</i>						<i>Sanchezia nobilis</i>		3			
<i>N. exaltata</i>	2					<i>var. variegata</i>					
<i>Polypodiaceae</i>						<i>Strobilanthes</i>		3			
<i>Platycerium</i>	2					<i>dyerianus</i>					
<i>bifurcatum</i>						<i>Thunbergia</i>		3			
<i>Polypodium</i>	2					<i>grandiflora</i>					
<i>crassifolium</i>						<i>Agavaceae</i>					
<i>Pteridaceae</i>						<i>Dracaena</i>	2*				
<i>Adiantum</i>	3					<i>brasiliensis</i>					
<i>macrophyllum</i>						<i>D. deremensis</i>	3*		4		
<i>Pteris biaurita</i>	1					<i>Dracaena</i>	(4-5)*				
<i>P. longifolia</i>	2					<i>godseffiana</i>					
<i>Selaginellaceae</i>						<i>Dr. reflexa</i> var.	3*				
<i>Selaginella</i>	5*					<i>variegata</i>					
<i>vogelii</i>						<i>Dr. sanderiana</i>	3*				
Семенные растения						<i>Annonaceae</i>					
<i>Acanthaceae</i>						<i>Annona muricata</i>	2				
<i>Acanthus</i>	3					<i>Artabotrys</i>	(0-1)*				
<i>ilicifolius</i>						<i>hexapetalus</i>					
<i>Beloperone</i>	3					<i>Apocynaceae</i>					
<i>guttata</i>						<i>Plumiera rubra</i>	2				
<i>Crossandra</i>	5*					<i>var. acutifolia</i>					
<i>pungens</i>						<i>Thevetia</i>	(1-2)*				
<i>Fittonia gigantea</i>	(4-5)*					<i>neriifolia</i>					
<i>Fittonia</i>	5*					<i>Araceae</i>					
<i>verschaffeltii</i>						<i>Aglaonema</i>	(1-2)*				
<i>F.v. var.</i>	4*					<i>commutatum</i>					
<i>argyroneura</i>						<i>A. modestum</i>	2*				
<i>Hemigraphis</i>	5*					<i>A. simplex</i>	1				
<i>colorata</i>						<i>A. treubii</i>	4*				
<i>H. repanda</i>	5*					<i>Alocasia</i>	2*				
						<i>cucullata</i>					
						<i>Al. italicum</i>	3*				
						<i>Al. macrorrhiza</i>	2		3		
						<i>Anthurium</i>	3-4				
						<i>andreaum</i>					
						<i>Ant. bakeri</i>	3*				
						<i>Ant. crystallinum</i>	5*				

Таблица 1 (продолжение)

Вид	Температура					Вид	Температура				
	0	-1	-2	-3	-4		0	-1	-2	-3	-4
<i>Ant. inconspicuum</i>		2*				<i>Steudnera</i>		1*			
<i>Ant. lindenianum</i>		(2-3)*	3			<i>colocasiaeifolia</i>					
<i>Ant. magnificum</i>		2*				<i>Syngonium</i>		(1-2)*			
<i>Ant. polyrrhizum</i>		5*				<i>auritum</i>					
<i>Ant. scandens</i>		(2-3)*				<i>S. macrophyllum</i>		(1-2)*			
<i>Ant. scherzeria-num</i>		2*				<i>S. podophyllum</i>		(2-4)*			
<i>Ant. variabile</i>		1*				<i>S. p. var.</i>		2			
<i>Ant. veitschii</i>		3*				<i>albolineatum</i>					
<i>Dieffenbachia</i>		5*				<i>S. wendlandii</i>		2*			
<i>amoena</i>						<i>Xanthosoma</i>		3*	4		
<i>D. bausei hort.</i>		3*				<i>violaceum</i>					
<i>D. oerstedii</i>		2*				Araliaceae					
<i>Epipremnum</i>		0	1			<i>Dizygoteca</i>		1*			
<i>giganteum</i>						<i>elegantissima</i>					
<i>Monstera</i>		2-3	3		4	<i>Schefflera</i>			1		2
<i>deliciosa</i>						<i>actinophylla</i>					
<i>M. d. var.</i>		1				Asclepiadaceae					
<i>gata'</i>						<i>Asclepis</i>		2-3*			
<i>M. dubi</i>		3*				<i>curassavica</i>					
<i>M. karwinskyi</i>		1*				<i>Dischidia</i>		5*			
<i>M. oblique</i>		3*				<i>benghalensis</i>					
<i>Philodendron</i>		3-4				Asphodeliaceae					
<i>andreaum</i>						<i>Chlorophytum</i>		2*			
<i>Ph. bipennifolium</i>		2*				<i>hoffmannii</i>					
<i>Ph. crassum</i>		2				<i>Ch. orchidastrum</i>		2*			
<i>Ph. elegans</i>		5*				Asteraceae					
<i>Ph. erubescens</i>		1		3		<i>Eupatorium</i>		1*			
<i>Ph. glaziovii</i>		1*				<i>odoratum</i>					
<i>Ph. imbe</i>		1	3			<i>Gynura</i>		1			
<i>Ph. lacinum</i>	2*	5*				<i>aurantiaca</i>					
<i>Ph. laciniatum</i>		5*				<i>Senecio petasitis</i>		1			
<i>Ph. micans</i>	5*					Begoniaceae					
<i>Ph. sanguineum</i>		3*				<i>Begonia albo-</i>		5*			
<i>Philod. scandens</i>		(3-4)*				<i>picta</i>					
<i>Ph. selloum</i>		1*	1			<i>Begonia</i>		3*			
<i>Ph. squamiferum</i>		5				<i>argenteoguttata</i>					
<i>Ph. verrucosum</i>		5*				<i>hort.</i>					
<i>Pistia stratiotes</i>		2-3				<i>B. glabra</i>		5			
<i>Pothos</i>		5*				<i>B. glaucophylla</i>		5*			
<i>celatocaulis</i>		1*				<i>B. goëgoënsis</i>		5*			
<i>P. scandens</i>						<i>B. heracleifolia</i>	3*				
<i>Raphidophora</i>	1	2	2		4	<i>B. h. nigricans</i>		3*			
<i>decursiva</i>						<i>B. leptotricha</i>	5*				
<i>Scindapsus</i>		1*				<i>B. metallica</i>		5*			
<i>aureus</i>						<i>B. sanguinea</i>		3*			
<i>S. hederaceus</i>		1*				<i>B. serratifolia</i>		5*			
<i>S. pictus</i>		5*				<i>B. speculata</i>	5*				
<i>Spathiphyllum</i>		2*				<i>B. ulmifolia</i>		5*			
<i>blandum</i>											
<i>S. wallisii</i>		4*									

Таблица1 (продолжение)

Вид	Температура					Вид	Температура				
	0	-1	-2	-3	-4		0	-1	-2	-3	-4
Bignoniaceae						<i>Pyrrhema</i>	4*				
<i>Kigelia pinnata</i>		1*				<i>Iodigessi</i>					
<i>Spathodea</i>		2*				<i>Rhoeo discolor</i>	3*				
<i>campanulata</i>						<i>Setcreasia</i>	3*				
Bombacaceae						<i>purpurea</i>					
<i>Bombax</i>		1-2				<i>Siderasis fuscata</i>	5*				
<i>macrocarpum</i>						<i>Spironema</i>	3*				
<i>Ceiba pentandra</i>		1-2				<i>fragrans</i>					
<i>Chorisia speciosa</i>		1-2				<i>Tinantia erecta</i>	3*				
Bromeliaceae						<i>Tradescantia</i>	1-2				
<i>Aechmea</i>		(1-2)*				<i>albiflora</i>					
<i>bracteata</i>						<i>T. albiflora</i>	4*				
<i>Ae. bromeliifolia</i>		2*				<i>T. al. f. albo-</i>	4*				
<i>Ae. calyculata</i>		3*				<i>vittata</i>					
<i>Ae. fasciata</i>		3*				<i>T. blossfeldiana</i>	3*				
<i>Ae. miniata</i>				5*		<i>T. fluminensis</i>	2*				
<i>Ae. nudicaulis</i>		2*				<i>Zebrina pendula</i>	1-2				
<i>Ae. weilbachii</i>		3*				<i>Z. purpusii</i>	1-2				
<i>Ananas comosus</i>		3*				Dioscoreaceae					
<i>Neoregelia</i>				5*		<i>Dioscorea</i>	1				
<i>murechallii</i>						<i>macroua</i>					
<i>Billbergia</i>				5*		<i>D. discolor</i>	1-2				
<i>amoena</i>						Euphorbiaceae					
<i>B. leopoldii</i>		3*				<i>Acalypha hispida</i>	(4-5)*				
<i>B. portiana</i>	3*					<i>A. wilkesiana</i>	3				
<i>B. pyramidalis</i>		2*				<i>Codiaeum</i>	(2-3)*				
<i>B. saundersii</i>		(2-3)*				<i>variegatum var.</i>					
<i>Bromelia karatas</i>		3*				<i>pictum</i>					
<i>Dyckia fosteriana</i>		1*				<i>Euphorbia</i>	3-4			3-5	
<i>Pitcairnia</i>		2				<i>pulcherrima</i>					
<i>maidifolia</i>						<i>Pedilanthus</i>	3*				
Caricaceae						<i>tithymaloides</i>					
<i>Carica papaya</i>		2				<i>f. variegata</i>					
Commelinaceae						<i>Phyllanthus</i>	2				
<i>Callisia elegans</i>		2*				<i>juglandifolius</i>					
<i>Coleotrype</i>		3*				<i>P. grandifolius</i>	1				
<i>nataliensis</i>						Fabaceae					
<i>Commelina</i>		4*				<i>Bauhinia</i>	1				
<i>benghalensis</i>						<i>grandiflora</i>					
<i>Cyanotis</i>		3*				<i>Erythrina</i>	1				
<i>somaliensis</i>						<i>speciosa</i>					
<i>Dichorisandra</i>		3*				<i>Tamarindus</i>	2				
<i>thyrsiflora</i>						<i>indica</i>					
<i>D. albo-marginata</i>		(2-3)*				Gesneriaceae					
<i>D. reginae</i>		2				<i>Achimenes</i>	5*				
<i>Gibasis</i>		5*				<i>coccinea</i>					
<i>geniculata</i>						<i>Ach. grandiflora</i>	5*				
<i>Phaeosphaerion</i>		3*				<i>Aeschynanthus</i>	3*				
<i>leiocarpum</i>						<i>microcanthus</i>					
						<i>Aes. pulcher</i>	5*				

Таблица 1 (продолжение)

Вид	Температура					Вид	Температура				
	0	-1	-2	-3	-4		0	-1	-2	-3	-4
<i>Aes. speciosus</i>		(4-5)*				<i>F. elastica</i>		(0-3)*	3	5	4-5
<i>Columnnea</i>		4*				<i>F. elastica</i>		0			
<i>gloriosa</i>						'variegata'					
<i>C. microphylla</i>		5*				<i>F. eriobotryodes</i>		0-2*	3	5	5
<i>Episcia</i>		5*				(= <i>F. afzelii</i>)	0-1				
<i>dianthiflora</i>						<i>F. glomerata</i>		3			
<i>Hypocyrtia glabra</i>		(3-4)*				<i>F. kirkii</i>		(1-4)*			
<i>Kohleria hirsuta</i>		2-3				<i>F. lyrata</i>	0	(0-2)*	5		4-5
<i>Saintpaulia</i>		(4-5)*				<i>F. macrophylla</i>	0-1	(1-2)*	2		5
<i>ionantha</i>						<i>F. monckii</i>		(1-3)*			
<i>Sinningia</i>		3*				<i>F. montana</i>	0-1				
<i>speciosa</i>						(= <i>F. quercifolia</i>)					
<i>Streptocarpus</i>		(2-3)*				<i>F. mucosa</i>	5				
<i>rexii</i>						<i>F. natalensis</i>	2-3	3			
Lamiaceae						<i>F. nitida</i>	0-1				
<i>Coleus blumei</i>		(4-5)*				<i>F. pisifera</i>	0	(1-2)*	3	3-4	4-5
Leeaceae						<i>F. platypoda</i>		(0-1)*	4-5		
<i>Leea</i>	5*					<i>F. roxburghii</i>	0-1	3*			
<i>atropurpurea</i>						<i>F. rubiginosa</i>	1	(4-5)*	3		
<i>L. guineensis</i>		3		5		<i>F. salicifolia</i>		2*			
Malvaceae						<i>F. superba</i> var.		0*			
<i>Hibiscus</i>		3				<i>henneana</i>					
<i>rosasinensis</i>						<i>F. triangularis</i>		(4-5)*	4-5		
<i>Pavonia spinifex</i>		1-2*				<i>F. vallis-choudae</i>		(2-5)*	1-2		
Maranthaceae						<i>F. watkinsiana</i>		4*			
<i>Calathea lietzei</i>		2				Musaceae					
<i>C. crocata</i>	5*					<i>Musa ensete</i>		2*			
<i>C. makoyana</i>	5*	4				<i>M. mannii</i>		2*			
<i>C. ornate</i>		4				<i>M. paradisiacal</i>		2*			
<i>C. zebrine</i>		(3-5)*				Myrtaceae					
<i>Ctenanthe</i>	1-2	2*				<i>Eugenia hookerii</i>		1*			
<i>compressa</i>						<i>E. uniflora</i>		2*			
<i>Marantha</i>		3				<i>Psidium guayava</i>		1*			
<i>leuconeura</i>						<i>P. littorale</i>		1*			
Mimosaceae						Oleaceae					
<i>Enterolobium</i>		2*				<i>Jasminum</i>		0*			
<i>contotrisiliquum</i>						<i>parviflorum</i>					
<i>E. timbouva</i>		2*				<i>J. sambac</i>		0			
Moraceae						Orchidaceae					
<i>Ficus abyssinica</i>		3*				<i>Cymbidium</i>		(4-5)*			
<i>F. allipica</i>			2			<i>simulans</i>					
<i>F. aspera</i> f.		2				<i>Dendrobium</i>		3*			
<i>parcelli</i>						<i>phalaenopsis</i>					
<i>F. baileyana</i>		3*		5	4-5	Palmae					
<i>F. benghalensis</i>		(0-1)*	1			(Arecaceae)					
<i>F. benjamina</i>		1*	5	3-5	5	<i>Chrysalidocarpus</i>			5		
<i>F. binnendijkii</i>		(0-3)*		4	5	<i>lutescens</i>					
<i>F. capensis</i>		(1-2)*				<i>Livistonia</i>	5*				
<i>F. cyathistipula</i>		(2-3)*	1-2			<i>rotundifolia</i>					

Таблица1 (окончание)

Вид	Температура					Вид	Температура				
	0	-1	-2	-3	-4		0	-1	-2	-3	-4
Pandanaceae						<i>Hoffmannia</i>	2*				
<i>Pandanus veitchii</i> hort.		(3-4)*				<i>discolor</i>					
Phytolaccaceae						Rutaceae					
<i>Petiveria alliacea</i>	5*					<i>Murraya paniculata</i>	0				
<i>Rivina humilis</i>		1				Solanaceae					
<i>R. purpurascens</i>		1				<i>Cyphomandra betacea</i>	2-3				
<i>Trichostigma peruviana</i>	5*					Urticaceae					
Piperaceae						<i>Boehmeria scabrella</i>					4
<i>Peperomia bovinii</i>		3*				<i>Pellionia argentea</i>	3-4				
<i>P. caperata</i>		5*				<i>P. daveauana</i>	3-4				
<i>P. griseo-argentea</i>		5*				<i>P. pulchra</i>	5				
<i>P. hoffmaniana</i>		(3-4)*				<i>Pilea cadieri</i>	1				
<i>P. hybrida</i> hort.		3*				<i>P. grandis</i>	3				
<i>P. incana</i>		3*				<i>P. nummularifolia</i>	2*				
<i>P. langsdorffii</i>	5*					<i>P. spruceana</i>	4*				
<i>P. obtusifolia</i>	3*					Verbenaceae					
<i>P. magnoliaefoli</i>		2*				<i>Lantana camara</i>	1				
<i>P. pereskiaefoli</i>		3*				<i>L. hypsida</i>	1				
<i>P. puteolata</i>	5*					<i>Tectona grandis</i>	1-2				
<i>P. rubella</i>		3*				Vitaceae					
<i>P. serpens</i>		3*				<i>Cissus adenopoda</i>	2				
<i>Piper betle</i>		(3-4)*		4		<i>C. discolor</i>	2				
<i>P. cubeba</i>		5*				<i>C. quadrangularis</i>	3*				
<i>P. ornatum</i>		5*				<i>Tetrastigma vainierianum</i>	1-2				
<i>P. sylvaticum</i>		0-1				Zamiaceae					
Plumbaginaceae						<i>Zamia latifolia</i>	4				
<i>Plumbago zeylanica</i>		1*				Zingiberiaceae					
Polygonaceae						<i>Curcuma angustifolia</i>	4				
<i>Muehlenbeckia platyclada</i>		1*	2			<i>Elettaria cardamomum</i>	1				
Rubiaceae											
<i>Hamelia patens</i>		1*									

* Растения, выращиваемые в вагонах; остальные – непосредственно в открытом грунте.

Scindapsus, *Steudnera*, *Syngonium*). Именно такие виды оказались наиболее устойчивыми, выдержав температурный стресс -3° (*Anthurium lindenianum*, *Philodendron erubescens*) и даже -4° (*Monstera deliciosa*, *Raphidophora decursiva*). Отметим, что И.П. Горницкая [3] считает степень одревеснения побегов одним из показателей устойчивости интродуцентов к факторам среды – температуре и влаге.

Но даже при наличии такого мощного приспособительного признака, как одревеснение побегов, решающим фактором устойчивости по отношению к

температурному стрессу все же является температурный спектр в местах естественного произрастания интродуцентов, что наглядно видно на примере видов *Philodendron*. У видов данного рода при понижении температуры до -1° прослеживаются все признаки повреждения от начальных (скручивание листовой пластинки и изменение ее окраски, появление бурых пятен), характерных для *Ph. bipennifolium*, *Ph. imbe*, *Ph. scandens*, *Ph. selloum*), до летальных, гибели растений – *Ph. elegans*, *Ph. laciniatum*, *Ph. mamei*. Ареал этого рода охватывает тропические леса Центральной и Южной Америки, при этом экологическая ниша наиболее устойчивых видов (Южнобразильская и Вест-Индская провинции) характеризуется колебаниями суточных температур от $4-6^{\circ}$ до $16-18^{\circ}$. По-видимому, у этих видов при температурном стрессе в условиях интродукции проявляются защитно-приспособительные реакции, выработанные в естественных условиях.

Наиболее устойчивыми к температурному стрессу среди интродуцентов оказались древесные растения – представители различных континентов из сем. *Annonaceae*, *Apocynaceae*, *Asteraceae*, *Bombacaceae*, *Bignoniaceae*, *Moraceae*, *Myrtaceae*, *Rutaceae*. Это *Kigelia africana* и *Spathodea campanulata* (сем. *Bignoniaceae*) – типичные представители зоны вечнозеленых и полувечнозеленых лесов Западной Африки, поднимающиеся до высоты 4000 м над ур. моря и растущие также в переходной зоне лесной саванны к экваториальному лесу.

Неоднородность экологических условий в местах естественного обитания обусловила высокую экологическую толерантность и большинства видов *Ficus*. Из 29 видов этого рода в коллекции от пониженной температуры погиб лишь *F. tucusa* – обитатель островов Тихого океана. В то же время целый ряд видов выдержали температурный стресс -3° и даже -4° .

Устойчивыми оказались и широко распространенные в тропиках и культивируемые виды *Artabotrys hexapetalus* и *Annona muricata* (сем. *Annonaceae*).

В то же время наши неоднократные попытки иметь в коллекции открытого грунта такие древесные растения, как *Theobroma cacao* (Тропическая Америка) и *Mangifera indica* (тропические леса обоих полушарий) не увенчались успехом, поскольку растения погибали уже при понижении температуры до $5...6^{\circ}$.

Как видно из табл. 2, среди нашей коллекции наиболее устойчивыми оказались 30 видов, из них после воздействия -2° сохранилось 16 видов, после -3° – 6 видов, после -4° – 8 видов.

По жизненным формам эти виды распределились следующим образом:

травянистые растения – 2 вида, их возобновление происходит за счет мощного корневища;

травянистые растения и лианы с одревесневающими побегами – 7 видов, у этих видов наиболее жизнеспособные почки, за счет которых возобновляются растения, расположены в нижней, наиболее одревесневшей части побега;

деревья и кустарники – 21 вид.

В заключение необходимо отметить, что индивидуальная устойчивость растений к температурному стрессу зависит от ряда факторов, среди которых можно выделить следующие:

возраст растений – молодые растения (1–3-летние) менее устойчивы, чем взрослые (5–10-летние);

способ культивирования – растения, высаженные в грунт, переносят температурный стресс легче, чем выращиваемые в вазонах;

условия выращивания – более жесткие условия содержания повышают устойчивость к пониженной температуре.

Таблица 2

Виды тропических растений, сохранившиеся после воздействия отрицательных температур $-2...-4^{\circ}$

Температура, $^{\circ}\text{C}$		
-2	-3	-4
Agavaceae		
<i>Dracaena deremensis</i> (Д)		
Araceae		
<i>Alocasia macrorrhiza</i> (Т)	<i>Anthurium lindenianum</i> (ТО)	<i>Monstera deliciosa</i> (Л)
<i>Epipremnum giganteum</i> (Л)	<i>Philodendron erubescens</i> (Л)	<i>Raphidophora decursiva</i> (Л)
<i>Philodendron imbe</i> (Л)		
<i>Philodendron selloum</i> (Л)		
<i>Xanthosoma violaceum</i> (Т)		
Araliaceae		
		<i>Schefflera actinophylla</i> (Л)
Euphorbiaceae		
	<i>Euphorbia pulcherrima</i> (К)	
Moraceae		
<i>Ficus allipica</i> (Л)	<i>Ficus benjamina</i> (Л)	<i>Ficus baileyana</i> (Л)
<i>Ficus benghalensis</i> (Л)	<i>Ficus binnendijkii</i> (Л)	<i>Ficus elastica</i> (Л)
<i>Ficus cyathistipula</i> (Л)		<i>Ficus lyrata</i> (Л)
<i>Ficus eriotryodes</i> (Л)		<i>Ficus pisifera</i> (Л)
<i>Ficus macrophylla</i> (Л)		
<i>Ficus platypoda</i> (Л)		
<i>Ficus rubiginosa</i> (Л)		
<i>Ficus triangularis</i> (Л)		
<i>Ficus vallis-choudae</i> (Л)		
Piperaceae		
	<i>Piper betle</i> (К)	
Polygonaceae		
<i>Muehlenbeckia platyclada</i> (К)		
Urticaceae		
		<i>Boehmeria scabrella</i> (К)

Примечание. Д – дерево, К – кустарник; Т – травянистое растение; ТО – травянистые растения с одревесневающими побегами; Л – лиана с одревесневающими побегами.

Подводя итог мониторинга, можно заключить, что основной составляющей устойчивости тропических растений к температурному стрессу является происхождение их из мест со значительными колебаниями суточных или сезонных температур.

Вторая особенность, способствующая повышению устойчивости, – наличие одревеснения побегов или принадлежность к жизненной форме дерево или кустарник.

ЛИТЕРАТУРА

1. Вальтер Г. Общая геоботаника. М.: Мир, 1982. 264 с.
2. Сааков С.Г. Оранжерейные и комнатные растения. Л.: Наука, 1983. 621 с.
3. Горницкая И.П. Интродукция тропических и субтропических растений, ее теоретические и практические аспекты. Донецк: Донецчина, 1995. 302 с.
4. Вальтер Г. Растительность Земного шара. М.: Прогресс, 1968. Т. 1. 557 с.
5. Параметры тропического климата для технических целей. Л.: Гидрометеиздат, 1973. 515 с.
6. Bailey L.H., Bailey E.Z. Hortus Third. L., 1976. 1290 p.
7. Willis J.C. Dictionary of the flowering plants and ferns. Cambridge: Univ. press, 1973. 1244 p.
8. Разумовский С.М. Ботанико-географическое районирование Земли как предпосылка успешной интродукции растений // Интродукция тропических и субтропических растений. М.: Наука, 1980. С. 10–27.
9. Коровин С.Е., Чеканова В.Н. Бромелии в природе и культуре. М.: Наука, 1984. 167 с.
10. Черевченко Т.М., Приходько С.М., Майко Т.К. и др. Тропические и субтропические растения закрытого грунта. Киев: Наук. думка, 1988. 412 с.

Ботанический сад НПИЦ "Ботаника"
Академии наук Республики Узбекистан,
Ташкент

Поступила в редакцию
5.07.2005 г.

SYMMARY

Pechenitsyn V.P., Karmishina N.M. Effect of subzero temperatures on tropical plants, introduced into Uzbekistan

The reaction of tropical plant species on short-term exposure to low temperatures (down to -4°) was investigated under greenhouse conditions. The plant species, growing in nature in regions with pronounced fluctuations of daily and seasonal temperatures, proved to be the most resistant to temperature stress. The trees and shrubs with well-lignified shoots also had an advantage over herbaceous plants.

УДК 581:9(471.318)

О РАЗЛИЧИЯХ ФЛОРЫ БАССЕЙНОВ РЕК УГРЫ И ЖИЗДРЫ НА ТЕРРИТОРИИ НАЦИОНАЛЬНОГО ПАРКА “УГРА” (КАЛУЖСКАЯ ОБЛАСТЬ)

Н.М. Решетникова

Бассейны левобережных притоков Оки, рек Угра и Жиздра отличаются богатой и своеобразной флорой, уже давно привлекавшей внимание ботаников. Эти флоры отражают характерные черты растительного покрова севера и юга Калужской области. По этой территории проходит ряд естественных географических границ, поэтому можно было предположить, что у ряда видов изменяется “поведение”: не только частота и распределение по территории, но и местообитания, которые осваивает вид в данном районе. Выявление этих особенностей распространения и было целью исследования.

Начиная обработку данных (уже сделав подробные записи), я вначале попробовала описать распространение видов по памяти. Кроме того, и я, и А.В. Щербаков расспрашивали об общих впечатлениях сотрудников, работавших с нами в поле. Выяснилось, что встреченные 1–3 раза редкие растения запоминаются хорошо и их первоначальная оценка совпадает с полученными в результате обработки описаний данными. Оценка повсеместных видов тоже более или менее объективна. Что же касается видов, распространенных спорадически, то оказалось, что она зависит: 1) от нашего пристрастного отношения, от заметности или интересности их для коллектора; 2) от того, насколько часто вид попадает на глаза в районе базы или места проживания; 3) от сравнения с районом, хорошо знакомым исследователю. При этом многие, даже опытные флористы замечают новые для себя виды в неисследованном ранее им районе, но могут пропустить привычные, но редкие для этой конкретной территории растения.

Особый интерес представляет собой не просто выявление и сравнение видового состава флоры, но и выявление того, как на разных территориях изменяются местообитания видов и разработка подходов к их сравнению. Все это может позволить собрать дополнительные данные для описания своеобразия локальных или региональных флор.

Район исследований. Реки Угра и Жиздра – левобережные притоки Оки, их устья отстоят друг от друга примерно на 30 км. Угра течет с северо-запада, и

большая протяженность вместе со сменой ландшафтов определяют смену растительных сообществ и флоры по ее долине. Жиздра – с юго-запада, а долина ее является природным рубежом между левобережными ландшафтами Мещевского ополья, практически сплошь распаханными, и залесенными зандровыми равнинами на правобережье. Поэтому в отличие от долины р. Угры наибольшая контрастность растительности наблюдается здесь не по длине реки, а между ее склонами. На правобережье р. Жиздры сохранились участки и лесов засечной черты – широколиственные леса, и участки старых сосняков. Долины и придолинные участки обеих рек в Калужской области почти на всем протяжении входят в территорию национального парка “Угра”. Расстояние между ближайшими точками изучаемых участков – около 35, а наиболее отдаленные разнесены на 120 км.

Описания территории в поле маршрутно-флористическим методом вначале проводили по разработанной А.В. Щербаковым методике [1, 2 и неопубликованные данные], основанной на идеях В.В. Алексина – для каждого маршрута составляется отдельный список флоры (на заготовленных заранее бланках). Маршрут при этом привязывается к некоторой локальной площади (в идеальном случае – к ландшафтному выделу). Например: окрестности озера, большой по площади участок поймы, левобережье реки на протяжении 5–10 км, долина небольшой речки, ряд надпойменных террас на некотором протяжении реки или участок леса, ограниченный долинами ручьев, несколько кварталов леса, ограниченные просеками или интересное урочище. Протяженность маршрута составляла 3–15 км.

Впоследствии этот метод был нами несколько изменен, с учетом подхода Б.А. Юрцева [3]. Последний предлагал оценивать не только наличие вида на локальной территории, но, на основе геоботанических описаний, оценивать меру преуспевания вида в данных ландшафтно-климатических условиях (активность вида). Понятие “активность вида”, по Б.А. Юрцеву, включает: 1) разнообразие заселенных им экотопов (эвритопные и стенопотные); 2) степень равномерности распределения видов на территории – частота присутствия вида в характерном для него экотопе (повсеместные и спорадически распространенные) и частота экотопа на территории для стенопотных видов (виды обычных, повсеместных экотопов и виды редких экотопов); 3) обилие на основных местообитаниях (по трехбалльной шкале). А.В. Щербаков составлял флористические списки маршрутов без указания местообитания, а Б.А. Юрцев рассчитывал активность вида на основе большого количества геоботанических описаний. Мы попытались совместить описания маршрутов с регистрацией местообитаний.

На каждом маршруте (ландшафтном выделу) составлялся отдельный список всех видов сосудистых растений, в 2004 г. с указанием конкретных местообитаний каждого вида.

Если на маршруте вид повторно встречался в том же местообитании, мы уже не включали это местообитание в описание еще раз (в описании следующего маршрута снова указывали). Обилие было указано только в тех случаях, когда вид встречался в нехарактерном числе (т.е. или *единично* для широко распространенных видов, или *аспектировал* для редких).

Перечень, включающий 25 местообитаний, приводится в табл. 1.

Для возможности сравнения данных с данными других авторов (прежде всего геоботанических) мы первоначально пытались выделить группы местообитаний на основе классов сообществ Браун-Бланке [4].

Таблица 1

Учитываемые местообитания и их номер в наших описаниях, а также приблизительное соответствие им классов сообществ по системе Браун-Бланке (по: Миркину и др. [4])

Название местообитания	Номер в описаниях	Класс сообществ по Браун-Бланке	Краткая характеристика сообщества по Миркину и др. [4]
Широколиственные леса и осинники с богатым подростом	1	<i>QUERCO-FAGETAE</i>	Мезофильные и мезоксерофильные широколиственные листопадные леса на богатых почвах в зоне умеренного климата
Хвойные леса	2	<i>VACCINIO-PICEETAE</i>	Бореальные хвойные леса на бедных кислых почвах с развитым моховым покровом
Хвойно-широколиственные леса на плакоре	3		
Сосняки на дюнах	4		
Сосняки на склонах в долинах рек	5		
Березовые и осиновые леса	6		
Ельники приручевые	7		
Заболоченные леса со сфагнумом	8	<i>VACCINIETAE ULIGINOSI</i>	Заболоченные леса со сфагновыми мхами, занимающие промежуточное положение между классами <i>Vaccino-Piceetae</i> <i>Oxucosso-Sphagnetae</i>
Верховые и переходные болота	9	<i>OXYCOCCO-SPHAGNETAE</i>	Олиготрофные и олиго-мезотрофные сфагновые верховые и переходные болота
Ключевые болота, выходы ключей	10		
Открытые склоны долин рек (по большей степени с элементами остепнения)	11		
Пойменные луга	12	<i>MOLINIO-ARRHENETERETAE</i>	Вторичные послелесные луга умеренной зоны Евразии, формирующиеся на месте широколиственных лесов на достаточно богатых незасоленных почвах
Залежи	13	<i>ARTEMISIETAE-VULGARIS</i>	Рудеральные сообщества высокорослых дву- и многолетних видов
Пустоши с разреженным травяным покровом	14	<i>SEDO-SCLERANTHETAE</i>	Травянистые сообщества на слабообразованных песчаных почвах

Таблица 1 (продолжение)

Название местообитания	Номер в описаниях	Класс сообществ по Браун-Бланке	Краткая характеристика сообщества по Миркину и др. [4]
Обочины, придорожные луговины	15	<i>PLANTAGINETAE MAJORIS</i> и следующий ниже	Сообщества низкорослых, устойчивых к выпасу мезофитов и гигрофитов на спортивных площадках во дворах, у дорог
Суходольные луга, опушки, поляны	16	<i>TRIFOLIO-GERANIETAE SANGUINEI</i>	Луговые сообщества лесных опушек и редколесий
Реки	17	<i>LEMNETEA</i>	<div style="display: flex; align-items: center;"> <div style="font-size: 3em; margin-right: 10px;">}</div> <div> <p>Сообщества свободноплавающих на поверхности и в толще воды неукореняющихся плейстофитов</p> <p>Сообщества прикрепленных ко дну растений с плавающими на поверхности или погруженным в толщу воды листьями</p> <p>Водные и околотовные сообщества прикрепленных ко дну и возвышающихся над водой растений</p> </div> </div>
Старицы и озера	18	<i>POTAMETEA</i>	
		<i>PHRAGMITI-MAGNOCARICTEA</i>	
Берега – прирусловые валы, ивняки	19	<i>SALICETAE PURPUREAE</i>	Пойменные прирусловые ивово-тополевые леса и кустарниковые сообщества
Отмели	20	<i>ISOETO-NANOJUNCETAE</i>	Сообщества эфемерных растений на песчано-илистых отмелях и пересыхающих участках дна пресноводных водоемов
Колеи дорог и мелкие канавы	21	<i>BIDENTETEA TRIPARTITAE</i>	Синантропные сообщества с преобладанием однолетних видов нарушаемых переувлажненных местообитаний
Нитрофильные участки – помойки	22	<i>GALIO-URTICETEA</i>	Естественные и антропогенные нитрофильные сообщества затененных мест и опушек в лесопарках, скверах, в поймах рек и ручьев
Сероошаники	23		
Поля и огороды (для сорняков)	24	<i>SECALIETAE</i>	Сегетальные сообщества зерновых культур
		<i>CHENOPODIETAE</i>	Сообщества однолетников, представляющие начальные стадии восстановления экосистем после нарушений
Дубравы на склонах	25		

Таблица 1 (окончание)

Название местообитания	Номер в описаниях	Класс сообществ по Браун-Бланке	Краткая характеристика сообщества по Миркину и др. [4]
Парки, аллеи, сады	26	<i>ROBINIETAE</i>	Сообщества искусственных древесных насаждений
Поймы лесных ручьев	27		
Черноольшаники	28	<i>ALNETEA</i> <i>GLUTINOCAE</i>	Низинные эутрофные черноольховые, пушистоберезовые заболоченные леса и заросли ивовых кустарников на торфянистой почве

Нас привлекло в этой системе то, что она, во-первых, опирается в первую очередь на состав флоры (что удобно при выбранном методе описаний), а, во-вторых, в достаточной мере разработана. На том уровне, на котором мы рассматривали местообитания, различие между сообществом (классом сообществ) и экотопом не всегда можно определить (например, обсуждая пойменные луга). По большому счету те же единицы можно (или следовало бы) называть экотопами, но понятие “экотоп” не столь четко разработано (например, не существует общепринятой системы экотопов), поэтому мы предпочли говорить “местообитание”, хотя в отдельных случаях это полный синоним экотопа (или в других случаях класса сообществ). В процессе работы мы несколько модифицировали группы местообитаний по сравнению с классами системы Браун-Бланке. Было добавлено несколько, с нашей точки зрения, особо типичных экотопов: *обочина дороги и поймы лесных ручьев* (для того, чтобы отделить при этом нитрофильные мусорные места от нитрофильных естественных участков в поймах лесных ручьев), а также характерные для левобережья р. Жиздры *боровые сосняки на флювиогляциальных песках*, а также *открытые склоны речных долин*. Мы объединили также ряд синантропных классов и уменьшили, таким образом, их число, для того чтобы их количество было соотносимо с количеством классов природной растительности и более или менее отражало их соотношение в растительном покрове (для удобства обработки данных). Здесь следует заметить, что при анализе более антропогенно трансформированной территории число классов нарушенных местообитаний можно и увеличить. При анализе водных местообитаний мы отказались от отдельных описаний сообществ плавающих, укореняющихся и прикрепленных ко дну гидрофитов, зато анализировали отдельно озера и реки (как водоемы с течением и без), а также флору прируслового вала и отмелей.

Флора национального парка “Угра” была хорошо изучена А.К. Скворцовым, С.Р. Майоровым и Н.В. Воронкиной, составившими предварительный список флоры к обоснованию его создания, ими были также выделены места скопления редких видов, и мы воспользовались данными этих авторов для разработки маршрутов. А.К. Скворцов впервые посетил территорию, принадлежащую сейчас национальному парку, в 1949 г., обследуя окрестности “Чертова городища”, а также очаг интересной боровой флоры на правобережье Жиздры против Козельска. С 1970 г. А.К. Скворцов начал постепенно изучать флору до-

лины Угры и ближайшей придолинной полосы, прошел все течение Угры в пределах Калужской области, более чем на половине протяжения реки по обоим берегам. Хотя все экскурсии, и пешие, и автомобильные, были очень кратковременными, в общем итоге накопилось порядочно сборов и наблюдений. Некоторые из них были опубликованы [5–9]. А.К. Скворцов стоял у истоков образования национального парка [10]. С.Р. Майоров в школьные годы жил в г. Со-сенском (вблизи современных границ национального парка). Его первая научная работа была посвящена флоре Козельского района, которую он изучал интенсивно в 1983–1984 гг., а позднее – эпизодически. Им составлены подробные описания боровой флоры напротив г. Козельска, окрестностей р. Серены, в течение ряда лет он наблюдал адвентивные (зачужбинские виды), распространяющиеся по железнодорожным путям в окрестностях Козельска и пос. Механический завод [11–18].

В.Н. Воронкина много лет изучала флору области с экспедициями по определению ресурсов лекарственных растений, участвовала в установлении границ территории национального парка. В течение ряда лет она проводила практику студентов Калужского государственного педагогического университета вблизи и на территории парка: в с. Дворцы и д. Горбенки (долина р. Угры) и на базе “Отрада” на правобережье Жиздры [19–22]. Н.В. Воронкина вместе с А.К. Скворцовым изучали флору бассейна Угры, в частности у д. Никола-Ленивец [23], а также Галкинского леса (вместе с В.Н. Морозовым).

Нашими маршрутами охвачены все интересные во флористическом отношении участки, упомянутые А.К. Скворцовым, С.Р. Майоровым и Н.В. Воронкиной в обосновании к созданию национального парка как наиболее ценные флористические объекты, а также открытые склоны долин южной экспозиции, сохранившиеся старовозрастные леса (согласно картам лесоустройства), некоторые старинные усадьбы, сфагновые болота. С целью полного выявления адвентивных видов отдельно осмотрены поля, окрестности поселков и обочины шоссе-ных дорог, железнодорожные насыпи, но подробное описание этой составляющей флоры не входило в наши задачи, гораздо больше нас интересовали натурализующиеся адвентивные виды и пути их внедрения в естественные сообщества.

Флору национального парка “Угра” мы начали изучать в 2002 г., проводя (вместе с С.Р. Майоровым) производственную практику студентов кафедры высших растений МГУ. На Жиздринском участке были составлены описания **40 маршрутов** (сделано 71 описание, некоторые пройдены по несколько раз в разные сезоны). Работы проводили в июле 2002 г., в начале июня и с середины июля 2003, в конце апреля–начале мая и в июне 2004. На Угорском составлены описания **42 маршрутов** (сделано 72 описания). Работы велись в июне и в первой половине августа 2003 г., в первой половине мая, конце июня и в августе 2004 г. В них принимали участие также Е.А. Грошеникова, В.И. Золотов, Е.О. Королькова, Я.В. Косенко, М.Д. Логачева, В.А. Печерская, С.В. Полевова, А.Н. Решетников, М.В. Ремизова, Н.С. Тихомирова, И.А. Шанцер (МГУ, ГБС РАН, ИПЭЭ РАН). Помощь при обследовании засек оказал М.В. Бобровский (Пушчинский филиал МГУ). Кроме составления описаний, был собран гербарный материал, сборы (более 2000 листов) переданы в МГУ и МНА.

Сведения из летних полевых описаний, результаты определения собранных гербарных образцов, некоторые данные, полученные в результате анализа сборов, хранящихся в гербарии Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова (МГУ), Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина и Ка-

лужского государственного университета (сборы студенческих практик), внесены в таблицу (в Excel), где обозначено присутствие каждого вида на отдельном маршруте, а номера маршрутов расположены по течению рек. В результате мы получили приблизительную картину распределения каждого вида по территории. Так, например, ряд видов сменяется сверху вниз по течению Угры¹, что отмечал ранее и А.К. Скворцов. Понимая маршруты как площадь на территории, можно обсуждать также и связь некоторых видов с определенными подстилающими породами или ландшафтами (в обсуждении). В два столбца таблицы включены номера местообитаний, в которых отмечен вид: отдельно для долины р. Жиздры и для долины р. Угры. Если на разных маршрутах сообщество повторялось, то его вносили повторно для того, чтобы можно было впоследствии разделить единичные находки в отдельных сообществах от сообществ, где вид широко распространен. При описании флоры водоемов мы также воспользовались данными А.А. Шмытова [24–28]. Сведения по поздноцветущим маревым Жиздринского участка (где нам не удалось сделать описания в августе) приводятся на основании данных С.Р. Майорова. Частота некоторых редких видов по отношению к видам средней встречаемости может оказаться в результате несколько завышенной.

В результате к предварительному списку флоры национального парка было добавлено около 120 видов. Составленный нами вместе с А.К. Скворцовым, С.Р. Майоровым и Н.В. Воронкиной конспект флоры национального парка “Угра” вышел в 2005 г. в серии “Флора и фауна национальных парков” [29].

На одном маршруте по Жиздринскому участку в среднем отмечено 237 видов. Минимальное число видов – 89 (участки широколиственного леса), максимальное – 410 (долина р. Серены по правому берегу: открытые склоны – “цирк” южной экспозиции, черноольшаник у выходов ключей в основании склонов, склоны, поросшие березняком и липой, пойма речки Серены). На одном маршруте по Угорскому участку в среднем отмечено 235 видов, минимальное число видов – 60 (Галкинское болото – бывшие торфоразработки – озеро и сфаговое болото со сплавиной вокруг), максимальное – 396 (долина Угры ниже д. Олоньи горы: песчаная пустошь и залежь в пойме Угры, пойменный луг (мало нарушенный сенокосом) и крутые склоны долины, поросшие широколиственным лесом разного состава, с выходами грунтовых вод – ключами – при основании).

На территории бассейнов р. Жиздры и р. Угры (в пределах национального парка) в целом отмечено 967 видов и гибридов (из анализа исключены культурные не дичающие виды, ряд сложных в определении в полевых условиях микровидов и редкие гибриды). Заносные и распространяющиеся из культуры виды входят в это число, так как возможность их натурализации тоже характеризует территорию. **Распространение отличается у 461 из 967 видов, т.е. примерно у**

¹ Только в северо-западной части Угорского участка (примерно выше устья Течи) встречаются *Phegopteris connectilis*, *Festuca ovina*, *Carex globularis*, *Malaxis monophyllos*, *Rumex pseudonatronatus* – примерно до д. Папаево, *Gypsophila muralis*, *Silene dioica*, *Hepatica nobilis*, *Lupinus polyphyllus* – распространяется, *Trifolium campestre*, *Calluna vulgaris*, *Androsace filiformis*, *Thymus pulegioides*. Только в нижнем течении р. Угры распространены *Brachypodium sylvaticum*, *Helictotrichon pubescens*, *Neottia nidus-avis*, *Carex sylvatica*, *Polygonum bistorta*, *Trollius europaeus*, *Cardamine amara*, *Filipendula vulgaris* – ниже д. Папаево, *Potentilla alba* – тоже ниже д. Папаево, *Coronilla varia* – ниже Товарково, *Angelica archangelica*, *Eryngium planum* – ниже с. Палатки, *Pulmonaria obscura* – ниже с. Палатки, *Ajuga genevensis* – ниже д. Натальинки, *Phlomis tuberosa*, *Nepeta pannonica* – выше встречен в одной точке у устья Вори, *Veronica spicata*, *Pedicularis kaufmannii* – отмечен единично еще у р. Вори, *Galium odoratum*, *Inula hirta*.

половины (см. табл. 2). Лишь на Угорском участке отмечено 93 вида, а на Жиздринском – 147, остальные 220 видов зарегистрированы в обоих бассейнах, но существенно отличаются по частоте или местообитаниям.

В табл. 2 для каждого вида приведено число маршрутов, на которых он отмечен в бассейне р. Жиздры и в бассейне р. Угры, а также местообитания, где он регистрировался в каждом из них. Для удобства сравнения в ней исключены повторения основных местообитаний, а единичные и малочисленные находки приведены в скобках (иногда промежуточные места обитания записаны через дефис). Подробные записи позволили выявить не только наличие или отсутствие вида на территории, но и различия в особенностях распространения для ряда видов в долине рек Угры и Жиздры. При этом интересным представляется в первую очередь то, что стоит за этими различиями: иная частота характерного для вида местообитания, иной набор местообитаний или изменение разнообразия заселенных им экотопов (смена или изменение экологической ниши вида). Отличающиеся по распространению виды выделены жирным шрифтом. Это виды, у которых более чем в 2 раза отличается частота (число маршрутов, на которых они отмечены), или при некотором отличии в частоте (примерно на треть) заметно меняются и местообитания, или те случаи, когда местообитания изменяются.

Столь заметная разница во флоре двух близлежащих долин рек, связана, во-первых, с разницей ландшафтов и местообитаний в долинах этих рек, во-вторых, с разницей в подстилающих породах (и, следовательно, характеристик почвы), отличием климатических факторов. По этой территории проходит граница природных зон: Угорский участок относится к подзоне смешанных хвойно-широколиственных лесов, а по Жиздринскому проходит граница распространения широколиственных лесов.

Большее число видов, свойственных лишь долине Жиздры, обусловлено большим разнообразием местообитаний на этом участке.

1. Здесь проходит **граница широколиственных лесов** и сохранились участки древних “засек” с комплексом широколиственных видов: *Carex remota*, *Allium ursinum*, *Corydalis marschalliana* (вне засек отмечена в небольшом числе), *Dentaria bulbifera*, *D. quinquefolia*, *Lunaria rediviva* (на Угре отмечен на одном маршруте – по широколиственному лесу и сероольшанику), *Euonymus europaea*, *Acer campestre*, *Conioselinum vaginatum*, *Torilis japonica*, *Omphalodes scorpioides*, *Arctium nemorosum*. В окрестностях засек из посадок распространяется и возобновляется *Larix sibirica*.

2. Иной состав у **хвойно-широколиственных и хвойных лесов** вблизи засек. Здесь широко распространены виды, на Угре более редкие: *Carex brunnescens*, *C. rhizina*, *Polygonatum multiflorum*, *Anemone ranunculoides*, *Mercurialis perennis*, *Viola mirabilis*, *Swida sanguinea*, *Linnaea borealis*, *Adoxa moschatellina*. Вообще на Угре не отмечены *Botrychium lunaria*, *Moehringia lateriflora*, *Kadenia dubia*, растущие в сложном сосняке, и *Cypripedium calceolus* – из елово-широколиственного леса.

Часть из перечисленных выше видов традиционно связывается с широколиственными лесами, но другие виды (например, *Linnaea borealis* – 11 маршрутов на Жиздре и 3 на Угре, *Carex brunnescens* – по соснякам в противопожарных канавках), в большом числе растущие на правобережье Жиздры по соснякам зеленомошным, считаются представителями бореальной флоры. Чаше, чем на Угре, растет и *Festuea ovina* по хвойно-зеленомошным лесам. Местами в сложных сосняках возобновляется и растет в большом числе *Caragana arborescens*, по ним же встречаются *Sambucus racemosa*, *Impatiens parviflora* (хотя по частоте бузина не отличается).

Таблица 2

Частота и местообитания по каждому виду на изученной территории

Вид	Встрече- но на р. Жизд- ре (всего 40 марш- рутов)	Встрече- но на р. Угре (всего 42 маршру- та)	Местообитания на р. Жиздре	Местообитания на р. Угре
<i>Matteuccia struthiopteris</i> (L.) Tod.	18	17	1, 25, 27, (3, 7, 19)	1, 10, 23, 27, (15)
<i>Athyrium filix-femina</i> (L.) Roth	24	35	1, 2, 3, 6, 7, (27, 28)	1, 2, 3, 6, 23, 27, 28 (5, 10)
<i>Cystopteris fragilis</i> (L.) Bernh.	7	7	1склон, 25	1склон, Зовраг
<i>Gymnocarpium dryopteris</i> (L.) Newm.	12	25	2, 3, 7, (27, 28)	1, 2, 3, 5, (6)
<i>Dryopteris carthusiana</i> (Vill.) H.P. Fuchs	30	36	1, 2, 3, 6, 8, (4, 19)	1, 2, 3, 6, 23, (5, 8, 27)
<i>D. carthusiana</i> × <i>D. expansa</i>	1		Выходы песчанника	
<i>D. cristata</i> (L.) A. Gray	7	7	8, 7, 27–10	6, 8, 9, 28
<i>D. cristata</i> × <i>D. carthusiana</i>	1	1	8–9	28
<i>D. expansa</i> (C. Presl) Fraser-Jenkins et Jermy	4	14	2, 7	1, 2, 3, (6, 23)
<i>D. filix-mas</i> (L.) Schott	28	32	1, 2, 3, 25, (6, 27)	1, 3, 6, 23, (2, 25)
<i>Polystichum braunii</i> (Spenn.) Fee	2	4	1овраг	1овраг
<i>Phegopteris connectilis</i> (Michx.) Watt	5	6	1–3, 27	1–3, 3; (2)
<i>Thelypteris palustris</i> Schott	3	3	9, 9–19	9, 28
<i>Pteridium aquilinum</i> (L.) Kuhn	25	29	2, 3, 4, 6, 8, 14, 25	2, 3, 5, 6, 8, 11, 15, 25
<i>Polypodium vulgare</i> L.	1		Выходы песчанника	
<i>Botrychium lunaria</i> (L.) Sw.	1		3	
<i>Ophioglossum vulgatum</i> L.		1		16заболоч.
<i>Salvinia natans</i> (L.) All.	3		18	
<i>Equisetum arvense</i> L.	27	28	10, 11, 12, 14, 15, 20, 19, (25)	11, 12, 13, 14, 15, 16, 19, (6, 23)
<i>E. fluviatile</i> L.	17	21	9, 10, 12, 18, 19	9, 12, 17, 18, 19, 27
<i>E. hyemale</i> L.	18	19	1, 1склон, 3, 11–25, 27	1склон, 3, 5

Таблица 2 (продолжение)

Вид	Встрече- но на р. Жизд- ре (всего 40 марш- рутов)	Встрече- но на р. Угре (всего 42 маршру- та)	Местообитания на р. Жиздре	Местообитания на р. Угре
<i>E. palustre</i> L.	11	10	10, (21карьер)	10, (12, 15, 27торфораз.)
<i>E. pratense</i> L.	24	27	1, 3, 25, 27	1, 3, 6, 23, 25, (5, 16)
<i>E. sylvaticum</i> L.	21	24	1, 2, 3, 8, 16, 27	3, 6, 16, 23, 27, (1, 2, 12, 11–25, 26)
<i>E. variegatum</i> Schleich. ex Web. et Mohr	1		Мшистая канава	
<i>Huperzia selago</i> (L.) Bernh. ex Schrank et Mart.	3	2	2, 3, 7	2, 3
<i>Lycopodium annotinum</i> L.	8	10	2, 4, 7, 8	2, 3, 8
<i>L. clavatum</i> L.	6	18	2	2, 3, (6)
<i>L. complanatum</i> L.	1	2	2	2
<i>Lycopodiella inundata</i> (L.) Holub	1		4карьер	
<i>Abies sibirica</i> Ledeb.		2		1(26овраг), 26
<i>Picea abies</i> (L.) Karst.	26	33	1, 2, 6, 7	1, 2, 3, 5, 6
<i>Pinus sylvestris</i> L.	28	35	2, 3, 4, 8, 14, (1, 7, 11)	2, 3, 5, 6, 8, 9, 14, (11, 12)
<i>Larix sibirica</i> Ledeb.	1		1посадки	26
<i>Juniperus communis</i> L.	14	21	2, 3, 4, 5, 27, (6, 16)	2, 3, 5, 6, 8, 11
<i>Typha angustifolia</i> L.	1		18	
<i>T. latifolia</i>	18	11	10, 18, 21, (12заболоч.)	9, 10, 18, 21карьер
<i>Sparganium erectum</i> L. s. l.	10	11	17, 18, 19	17, 18
<i>S. glomeratum</i> Laest.	1		27	
<i>S. minimum</i> Wallr.	1	1	Ручей	Сплавина
<i>S. simplex</i> Huds.	6	4	17, 18,	17, 18
<i>Potamogeton</i> <i>acutifolius</i> Link	1		18	
<i>P. alpinus</i> Balb.	1	1	17	17
<i>P. × babingtonii</i> A. Bernn.		1		17
<i>P. berchtoldii</i> Fieb.	2	2	18, 21	9, 18, 21
<i>P. compressus</i> L.	7	1	18	18
<i>P. crispus</i> L.	4	3	17, 18	17
<i>P. × decipiens</i> Nolte		3		17
<i>P. friesii</i> Rupr.	1	1	18	17
<i>P. gramineus</i> L.		1		9
<i>P. lucens</i> L.	4	12	17	17

Таблица 2 (продолжение)

Вид	Встрече- но на р. Жизд- ре (всего 40 марш- рутов)	Встрече- но на р. Угре (всего 42 маршру- та)	Местообитания на р. Жиздре	Местообитания на р. Угре
<i>P. natans</i> L.	9	10	18	17, 18, (9)
<i>P. obtusifolius</i> Mert. et Koch		1		18
<i>P. pectinatus</i> L.	5	15	17	17
<i>P. perfoliatus</i> L.	5	15	17, 18	18
<i>P. praelongus</i> Wulf.		1		18
<i>P. pusillus</i> L. s. str.		1		18
<i>P. trichoides</i> Cham. et Schlecht.	5		18	
<i>Scheuchzeria palustris</i> L.		1		
<i>Triglochin palustris</i> L.		3		10 на склоне
<i>Alisma lanceolatum</i> With.	1		12 западины	
<i>A. plantago-aquatica</i> L.	23	21	12, 15, 18, 20,	15, 17, 18, 21, (10)
<i>Sagittaria sagittifolia</i> L.	10	13	18	17, 18,
<i>Butomus umbellatus</i> L.	8	12	17, 18,	17, (18)
<i>Elodea canadensis</i> Michx.	11	11	18, (17)	17, (18)
<i>Hydrocharis morsus- ranae</i> L.	9	10	28, 21	17, 18
<i>Stratiotes aloides</i> L.	7	1	18	18
<i>Agropyron cristatum</i> (L.) Beauv.	1		15	
<i>Agrostis canina</i> L.	9	13	9, 21	8, 9, 21
<i>A. gigantea</i> Roth	13	12	12, 13, 19	13, 14, 19, 24, (15, 16)
<i>A. stolonifera</i> L.	18	20	10, 12 западины, 20, 21	10, 20, 21, (6, 9, 18)
<i>A. tenuis</i> Sibth.	30	34	11, 12, 14, 15, 16, (2)	5, 6, 11, 12, 13, 14, 13, 15, 16, (22)
<i>A. vinealis</i> Schreb.	11	4	14, (2,4,11)	14-2
<i>Alopecurus aequalis</i> Sobol.	11	4	18, 20, 21	18, 20, 21
<i>A. geniculatus</i> L.	9	10	11, 15, 21	10, 15, 21
<i>A. pratensis</i> L.	25	17	11, 12, 16, 19, (10)	12, 16, (11)
<i>Anisantha tectorum</i> (L.) Nevski	4		15	
<i>Anthoxanthum</i> <i>odoratum</i> L.	22	27	6, 11, 12, 15 (2, 16, 25)	2, 3, 5, 6, 11, 12, 14, 16, (4, 13, 25)
<i>Apera spica-venti</i> (L.) Beauv.	2		24	
<i>Arrhenatherum elatius</i> (L.) J. et C. Presl	2	4	12	12
<i>Avena fatua</i> L.	1		15	
<i>Beckmannia</i> <i>eruciformis</i> (L.) Host	9	1	12, 18, (19)	12

Таблица 2 (продолжение)

Вид	Встрече- но на р. Жизд- ре (всего 40 марш- рутов)	Встрече- но на р. Угре (всего 42 маршру- та)	Местообитания на р. Жиздре	Местообитания на р. Угре
<i>Brachypodium pinnatum</i> (L.) Beauv.	12	14	бсклон, 11, 25	3, 6, 5, 11, 25
<i>B. sylvaticum</i> (Huds.) Beauv.	3	7	25	1, 3, 25
<i>Briza media</i> L.	21	31	11, 12, 16, (6, 10)	5, 6, 11, 12, 16, (10)
<i>Bromopsis benekenii</i> (Lange) Holub	1	1	6 – почти 5	3
<i>B. inermis</i> (Leys.) Holub	26	28	11, 12, 15, 19, (2)	5, 11, 12, 13, 19, (10, 14, 25)
<i>B. riparia</i> (Rehm.) Holub	2	1	15насыпь	11в основании
<i>Bromus commutatus</i> Schrud.	1		15	
<i>B. mollis</i> L.	9	5	14, 15, (11)	15, (11)
<i>B. japonicus</i> Thunb		1		15
<i>B. secalinus</i> L.		1		24
<i>Calamagrostis arundinacea</i> (L.) Roth	26	24	2, 3, 4, 6, 7, 25, (1склон, 11)	2, 3, 5, 6, 25, (1, 11)
<i>C. canescens</i> (Web.) Roth	19	17	6, 9, 16, 19, 21карьер	6, 8, 9, 16, (3, 12, 27торфораз.)
<i>C. epigeios</i> (L.) Roth	30	38	2, 4, 11, 12, 14, 15, 16, 25, (2, 21 карьер)	5, 6, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 25, (2, 8, 9)
<i>C. langsdoeffii</i> (Link) Trin. (<i>C. purpureum</i> auct.)		2		9
<i>Catabrosa aquatica</i> (L.) Beauv.	6	3	10	10, 27торфораз.
<i>Cynosurus cristatus</i> L.	8	13	16	11, 16, (12, 14)
<i>Dactylis glomerata</i> L.	30	38	1-15, 11, 12, 13, 15, (25)	3, 5, 6, 11, 12, 15, 16, (8, 19, 23, 25)
<i>Deschampsia caespitosa</i> (L.) Beauv.	33	34	1, 3, 5, 6, 10, 11, 12, 15, 16, (7)	2, 3, 6, 8, 10, 11, 12, 14, 15, 16, 23, (1, 5)
<i>Digitaria aegyptiaca</i> (Retz.) Willd	1		15	
<i>D. ischaemum</i> (Schreb.) Muehl	2	2	15	15
<i>Echinochloa crusgalli</i> (L.) Beauv.	4	7	15, 20	13, 14, 24, (21)
<i>Elymus caninus</i> (L.) L.	15	15	5, 27, 28	3, 19, 23, 25, 27
<i>E. fibrosus</i> (Schrenk) Tzvel.	1		15	
<i>E. repens</i> (L.) Nevski	23	32	11, 12, 14, 19, (16)	11, 12, 13, 14, 15 19, (10, 22)
<i>Eragrostis minor</i> Hort	1		15	
<i>Festuca altissima</i> All.	1	1	1	1

Таблица 2 (продолжение)

Вид	Встрече- но на р. Жизд- ре (всего 40 марш- рутов)	Встрече- но на р. Угре (всего 42 маршру- та)	Местообитания на р. Жиздре	Местообитания на р. Угре
<i>F. arundinacea</i> Schreb.	8	8	11, 15	13, 14, 15
<i>F. beckeri</i> (Hack.) Trautv.	9		4, 2-4, (12)	
<i>F. filiformis</i> Pourr.	1	1	11	11
<i>F. gigantea</i> (L.) Vill.	11	24	1, 1-15, 27	1, 2-15, 3, 5, 6, 23, 27
<i>F. ovina</i> L.	9	5	2, 25	2, 5, 11
<i>F. pratensis</i> Huds.	26	32	11, 12, (14, 16)	11, 12, 13, 15, 16, (3, 5)
<i>F. rubra</i> L.	30	38	6, 11, 12, 14, 16, 20, 25	3, 5, 6, 12, 13, 14, 16, (3, 25)
<i>F. rupicola</i> Heuff.	1		15	
<i>F. trachyphylla</i> (Hack.) Krajina	4	2	11, 15	15
<i>F. valesiaca</i> Gaudin	1		11	
<i>Glyceria fluitans</i> (L.) R. Br.	19	18	10, 17, 18, 21	18, 19, 20, 21, 27,
<i>G. lithuanica</i> (Gorski) Gorski	1		8	
<i>G. maxima</i> (C. Hartm.) Holmb.	15	2	10, 18, (21)	17-19, 18
<i>G. nemoralis</i> (Uechtr.) Uechtr. et Koern.	2	3	28	10, 10-28 в массе
<i>G. notata</i> Chevall.	6	13	10	10, 21, 23, 27горфораз.
<i>Helictotrichon pubescens</i> (Huds.) Pilg.	10	7	11, 12, 15, 25, (16)	11, 12, (5, 16)
<i>Hierochloe odorata</i> (L.) Beauv.	14	4	4, 11, 12, 16	5, 11, 16
<i>Koeleria cristata</i> (L.) Pers.	2		4, 11, 12-14	
<i>K. delavignei</i> Czern. ex Domin	4		12опушка сосняка	
<i>K. glauca</i> (Spreng.) DC.	15		4, 14, 15, 16поляна	
<i>K. grandis</i> Bess. ex Gorski	6	2	2, 4, 5, (16)	4, 5
<i>K. sabuletorum</i> Czern. ex Domin.	1		11	
<i>Leersia oryzoides</i> (L.) Sw.	5	7	20, 19	10, 17, 19
<i>Lerchenfeldia flexuosa</i> (L.) Schur.		2		3
<i>Lolium perenne</i> L.	1	2	15	15
<i>Melica nutans</i> L.	26	36	1, 2, 3, 6, 25	1, 3, 5, 6, 11, 23, 25, (15)

Таблица 2 (продолжение)

Вид	Встрече- но на р. Жизд- ре (всего 40 марш- рутов)	Встрече- но на р. Угре (всего 42 маршру- та)	Местообитания на р. Жиздре	Местообитания на р. Угре
<i>Milium effusum</i> L.	17	19	1, 3, (2, 6, 7)	1, 3, (6, 11)
<i>Molinia caerulea</i> (L.) Moench	16	10	2, 6, 8	2, 6, 8, (11, 16)
<i>Nardus stricta</i> L.	8	10	12, 14, 16	2, 11, 16
<i>Panicum miliaceum</i> L.	1	15		
<i>Phalaroides arundinacea</i> (L.) Rauschert	24	30	12, 19, (10, 18)	10, 12, 18, 19, (3, 14, 27)
<i>Phleum phleoides</i> (L.) Karst.	8	10	11, 15, 25	11, 12, 14, 25
<i>P. pratense</i> L.	27	37	11, 12, 14, 15, 16, (25)	5, 11, 12, 14, 15, 16, (6)
<i>Phragmites australis</i> (Cav.) Trin. ex Steud.	17	12	9, 10, 12западина, 19, 21,	9, 10, 17, 21
<i>Poa angustifolia</i> L.	25	26	4, 11, 12, 14, 16, (2, 6, 15)	5, 11, 12, 14, 25, (3, 15, 16)
<i>P. annua</i> L.	22	20	15, (16)	15
<i>P. bulbosa</i> L.	1	1	11	11
<i>P. compressa</i> L.	17	13	11, 14, (15, 16)	5, 11, 14, 15
<i>P. humilis</i> Ehrh. ex Hoffm. (<i>P. pratensis</i> subsp. <i>irrigata</i> (Lindm.) Lindb. f.)		1		16
<i>P. nemoralis</i> L.	30	24	1, 3, 5, 25, (11-1, 2, 6, 9-27)	1, 2, 3, 5, 25, (6, 11, 23склон)
<i>P. palustris</i> L.	22	22	11, 12, 14, (15)	11, 12, 14, 16заболоч., 27, (6, 13, 15, 19, 21)
<i>P. pratensis</i> L.	29	31	9, 12, 16, 19, (6)	6, 11, 12, 13, 15, 16, (14, 21, 21)
<i>P. remota</i> Forsell.	5	1	7, 10в лесу	10-28
<i>P. supina</i> Schrad.	10	3	15, 21	15
<i>P. trivialis</i> L.	26	22	7, 10, 15, 18-19, 19, 27, (6)	10, 12, 13, 15, 16, 19, 23, 27, (2, 6, 9, 28)
<i>Puccinellia distans</i> (Jacq.) Parl.	3	1	15	10-15
<i>Scolochloa festucacea</i> (Willd.) Link		1		18
<i>Setaria glauca</i> (L.) Beauv.	1	7	14	13, 14, 15
<i>S. viridis</i> (L.) Beauv.	4	6	13, 14,	13, 14
<i>Sieglingia decumbens</i> (L.) Bernh.		1		16
<i>Trisetum flavescens</i> (L.) Beauv.		3		11, 12
<i>T. sibiricum</i> Rupr.	1		16пойма ручья	
<i>Zizania aquatica</i> L.		1		18

Таблица 2 (продолжение)

Вид	Встрече- но на р. Жизд- ре (всего 40 марш- рутов)	Встрече- но на р. Угре (всего 42 маршру- та)	Местообитания на р. Жиздре	Местообитания на р. Угре
<i>Blasmus compressus</i> (L.) Panz. ex Link	4	4	10	10
<i>Carex acuta</i> L.	22	27	10, 12, 16, 17, 18, 19, (21, 28)	9, 10, 17, 18, 19, (27)
<i>C. acutiformis</i> Ehrh.	8	1	28, (27)	28
<i>C. appropinquata</i> Schum.	3	1	28(10-28)	28
<i>C. aquatilis</i> Wahlenb.	1		12	
<i>C. atherodes</i> Spreng.		1		12
<i>C. brizoides</i> L.	1		15опушка	
<i>C. brunnescens</i> (Pers.) Poir.	7	3	2, (4, 7)	2
<i>C. caryophyllea</i> Latourr.	7	15	11, (25)	5, 11, 25
<i>C. cespitosa</i> L.	13	8	12, 28-10, (7)	10, 12, 16заболоч., (3)
<i>C. cinerea</i> Poll.	11	14	6, 7, 8, 12, 21, 27	6, 9, 16заболоч.
<i>C. contigua</i> Hoppe	25	31	11, 12	5, 11, 12, 13, 25, (3)
<i>C. diandra</i> Schrank	3	2	9торфораз.; 16заболоч.	Торфораз.
<i>C. digitata</i> L.	22	26	1-25, 2, 3, 6, (4, 7)	1, 2, 3, 5, 6, 35
<i>C. dioica</i> L.	1		9	
<i>C. disperma</i> Dew.	1		8	
<i>C. echinata</i> Murr.	4	2	8, 9	8, 15
<i>C. elongata</i> L.	13	9	6, 7, 27, 28	6, 8, 9, (12, 16, 23)
<i>C. ericetorum</i> Poll.	15	6	2, 4, 11, 14	2, 5, 14
<i>C. flava</i> L.	4	2	10	10, 16заболоч.
<i>C. globularis</i> L.	3	3	8	8, 9по краю
<i>C. hirta</i> L.	33	30	11, 12, 14, 15, 16, (2, 3, 20)	11, 12, 14, 15, 16, (3, 6, 13, 19)
<i>C. juncella</i> (Fries) Th. Fries	1		9	
<i>C. lasiocarpa</i> Ehrh.	2	9	9	9
<i>C. leporina</i> L.	23	19	11, 12, 15, 16	12, 15, 16, 16заболоч., (2, 3, 23)
<i>C. limosa</i> L.		2		9
<i>C. loliacea</i> L.	1		8	
<i>C. montana</i> L.	4	11	25, (6-1)	5, 25, (2, 3)
<i>C. muricata</i> L.	1	2	6-25	25
<i>C. nigra</i> (L.) Reichard.	17	18	8, 9, 10, 12	8, 9, 10, 12, 16
<i>C. omskiana</i> Meinsh.		2		9
<i>C. pallescens</i> L.	23	32	2, 6, 11, 12, 15, 16,	2, 3, 5, 6, 11, 12, 15, 16, (25)
<i>C. panicea</i> L.		4		10, 16
<i>C. paniculata</i> L.	1		28-10	
<i>C. pilosa</i> Scop.	25	20	1, 2, 3, 25, (6, 7)	1, 2, 3, 5, 6, (11)

Таблица 2 (продолжение)

Вид	Встрече- но на р. Жизд- ре (всего 40 марш- рутов)	Встрече- но на р. Угре (всего 42 маршру- та)	Местообитания на р. Жиздре	Местообитания на р. Угре
<i>C. praecox</i> Schreb.	21	10	11, 12, 14, (5, 16)	11, 14, (12)
<i>C. pseudocyperus</i> L.	12	5	18, 21, 28,	9, 18
<i>C. remota</i> L.	3		1 овраг	
<i>C. rhizina</i> Blytt ex Lindbl.	16	6	3, 25, (1, 7, 11)	2, 3, (1)
<i>C. riparia</i> Curt.	5	2	27, 28	28
<i>C. rostrata</i> Stokes	14	13	9, 10, 18, 21,	9, 10, 12, 21, торфораз.
<i>C. supina</i> Wahlenb.	1		4	
<i>C. sylvatica</i> Huds.	5	6	1	1, 5, 3-15
<i>C. vaginata</i> Tausch	5	1	8, 3-27	8
<i>C. vesicaria</i> L.	20	20	12, 21, 28	8, 9, 12, 16, 27
<i>C. vulpina</i> L.	21	7	12, (14, 19)	12, 16, 21
<i>Cyperus fuscus</i> L.	5		20	
<i>Eleocharis acicularis</i> (L.) Roem. et Schult.	1	3	20	20
<i>E. ovata</i> (Roth) Roem. et Schult.	1	1	21	21
<i>E. palustris</i> (L.) Roem. et Schult.	12	6	10, 18, 20	9, 10, 18
<i>Eriophorum latifolium</i> Hoppe	1		10	
<i>E. polystachyon</i> L.	2	6	9	9
<i>E. vaginatum</i> L.	2	8	8, 9	8, 9
<i>Pycnus flavescent</i> (L.) Reichenb.	1		20	
<i>Rhynchospora alba</i> (L.) Vahl		1		9
<i>Scirpus lacustris</i> L.	4	19	18	17
<i>S. radicans</i> Schkuhr	4		19, 20	
<i>S. sylvaticus</i> L.	28	30	1-15, 10, 12, 18, 19, 27, 28	10, 11, 12, 16заболоч., 19, 21, 27, 28
<i>Acorus calamus</i> L.		9		17, 18, 19
<i>Calla palustris</i> L.	10	7	9, 27, 28	9, 10
<i>Lemna gibba</i> L.	1		17	
<i>L. minor</i> L.	15	14	18, 21	18, 17, 21,
<i>L. trisulca</i> L.	10	8	18, 21	9, 18,
<i>Spirodela polyrrhiza</i> (L.) Schleid.	10	7	18, 21	17, 18, 21
<i>Juncus alpinoarticulatus</i> Chaix ex Vill.	1	1	21карьер	21на болоте
<i>J. articulatus</i> L.	12	14	10, 20, 21	10, 20, 21,
<i>J. bufonius</i> L.	14	14	20, 21, (14, 19)	14, 15, 20, 21

Таблица 2 (продолжение)

Вид	Встрече- но на р. Жизд- ре (всего 40 марш- рутов)	Встрече- но на р. Угре (всего 42 маршру- та)	Местообитания на р. Жиздре	Местообитания на р. Угре
<i>J. compressus</i> Jacq.	19	14	10, 15, 16заболоч.	10, 11, 20
<i>J. conglomeratus</i> L.	1		Карьер	
<i>J. effusus</i> L.	17	14	21, 28, (2, 16)	21, (8, 9, 10, 16)
<i>J. filiformis</i> L.	7	11	8, 21, 28, (2)	8, 9, 16заболоч., (3)
<i>J. inflexus</i> L.	1		10	
<i>J. nastantus</i> V.Krecz. et Gontsch.		1		20
<i>J. tenuis</i> Willd.	15	21	15, 21, (28)	15, 21, (11, 13)
<i>Luzula multiflora</i> (Retz.) Lej.	23	30	11, 12, 15, 16, 25	11, 12, 13, 15, 16, (2, 5, 6, 14)
<i>L. pallescens</i> Sw.	11	8	11, 12, 15, 16, 25	2(15), 5, 11, 12,
<i>L. pilosa</i> (L.) Willd.	23	30	2, 3, 4, 6, (7, 16)	1, 2, 3, 5, 6, 23, (13, 25)
<i>Allium angulosum</i> L.		1		11
<i>A. oleraceum</i> L.	20	15	11, (25)	11, (5, 12, 25)
<i>A. rotundum</i> L.	4		11	
<i>A. ursinum</i> L.	5		1	
<i>Anthericum ramosum</i> L.		2		11, (25)
<i>Convallaria majalis</i> L.	30	33	1, 2, 3, 4, 5, 6, 25, (11, 16опушка)	2, 3, 4, 5, 6, 25, 27, (1)
<i>Gagea erubescens</i> (Bess.) Schult. et Schult. fil.	4	2	11	11
<i>G. lutea</i> (L.) Ker-Gawl.	6	4	1	1, 11-23
<i>G. minima</i> (L.) Ker- Gawl.	8	4	1, 11,	1, 11-23
<i>Lilium martagon</i> L.		1		1
<i>Maianthemum bifolium</i> (L.) F. W. Schmidt	21	28	2, 3, 6, 7, 8, (25)	1, 2, 3, 5, 6, 8, (25)
<i>Paris quadrifolia</i> L.	22	30	1, 2, 3, 27, 28	1, 2, 3, 5, 23, 25, 27
<i>Polygonatum</i> <i>multiflorum</i> (L.) All.	21	10	1, 3, 6, 25, (2)	1, 3
<i>P. odoratum</i> (Mill.) Druce	25	12	2, 3, 4, 25 (1, 6)	2, 3, 5, (6, 25)
<i>Scilla sibirica</i> Haw.	1	1	1-26	1-26
<i>Veratrum lobelianum</i> Bernh.	1		16	1
<i>Iris pseudacorus</i> L.	14	2	12, 10, 27, 28	27
<i>I. sibirica</i> L.	3	1	12	16
<i>Cephalanthera</i> <i>longifolia</i> (L.) Fritsch		1		5
<i>Cypripedium calceolus</i> L.	1			3
<i>Dactylorhiza baltica</i> (Klinge) Orlova	1	2	10	10, 16заболоч.

Таблица 2 (продолжение)

Вид	Встрече- но на р. Жизд- ре (всего 40 марш- рутов)	Встрече- но на р. Угре (всего 42 маршру- та)	Местообитания на р. Жиздре	Местообитания на р. Угре
<i>D. cruenta</i> (O.F. Muell.), Soo	1	1	10	10
<i>D. fuchsii</i> (Druce) Soo	8	5	3	3, (5)
<i>D. incamata</i> (L.) Soo	6	6	10, 12, 16заболоч.	10, 12, 16
<i>D. maculata</i> (L.) Soo	8	8	10, 12, 16	10, 11, 12, 16
<i>Epipactis atrorubens</i> (Hoffm. ex Bernh.) Schult.	1		Зовраг	
<i>E. helleborine</i> (L.) Crantz	2	1	6, 25широколист	посадки сосны
<i>E. palustris</i> (L.) Crantz	1	1	10	10
<i>Goodyera repens</i> (L.) R. Br.		4		2
<i>Herminium monorchis</i> (L.) R. Br.		1		хвойный лес
<i>Listera ovata</i> (L.) R. Br.	3		6, 16	
<i>Malaxis monophyllos</i> (L.) Sw.		5		3, 6-15
<i>Neottia nidus-avis</i> (L.) Rich.	6	3	1, 3	1, 3
<i>Orchis militaris</i> L.		1		15
<i>Platanthera bifolia</i> (L.) Rich.	10	18	6, 16	3, 6, (2-15, 4, 5, 8, 11, 12, 16)
<i>Populus alba</i> L.		1		1-26
<i>P. balsamifera</i> L. (<i>P. longifolia</i> Fisch)		7		15, 26
<i>P. tremula</i> L.	28	35	1, 2, 3, 4, 6, 14, 25, (27)	1, 3, 5, 6, 25, (8, 10, 23)
<i>Salix acutifolia</i> Willd.	10		12, 14, 18, 19	
<i>S. alba</i> L.	16	24	19, (11, 13, 14, 15)	19, (14, 15, 17)
<i>S. aurita</i> L.	11	15	2, 3, 8, 16	2, 3, 6, 8, 9
<i>S. bebbiana</i> Sarg.		1		16
<i>S. caprea</i> L.	29	31	1, 2, 3, 4, 6, 11, 12, 15, 16, 25	3, 5, 6, 9, 11, 15, 16
<i>S. cinerea</i> L.	30	21	6, 12, 14, 19, 21	8, 12, 19, 21
<i>S. dasyclados</i> Wimm.	2	5	18, 19	19, 19 у ручья, у реки
<i>S. fragilis</i> L.	23	20	15, 19	12, 16, 19, (1, 23)
<i>S. myrsinifolia</i> Salisb.	19	23	10, 11, 12, 16, (2, 3, 21 карьер)	6, 9, 15, 16(11, 13)
<i>S. pentandra</i> L.	7	9	12, 15, 16	12, 15, 27торфораз., (9)
<i>S. pentandra</i> × <i>S. fragilis</i>		1		19
<i>S. rosmarinifolia</i> L.	4		4, 9, карьер	
<i>S. starkeana</i> Willd.	12	4	4, 6, 8, 16, 25	16

Таблица 2 (продолжение)

Вид	Встрече- но на р. Жизд- ре (всего 40 марш- рутов)	Встрече- но на р. Угре (всего 42 маршру- та)	Местообитания на р. Жиздре	Местообитания на р. Угре
<i>S. triandra</i> L.	27	25	9, 12, 15, 19, 19-20	15, 19, (10, 12)
<i>S. viminalis</i> L.	12	24	14, 19	19; 10, 15
<i>Alnus glutinosa</i> (L.) Gaertn.	25	12	12, 16, 19, 27, 28, (6)	10, 19, 27, 28
<i>A. incana</i> (L.) Moench		29		11, 19, 23, 27, (2, 3, 5, 16)
<i>Betula pendula</i> Roth	23	27	1, 6, 11, 13, 24, 25	1, 3, 6, 11, 12, 16, (9, 15, 25)
<i>B. pubescens</i> Ehrh.	22	25	1, 2, 3, 6, 9, 16, 28	1, 3, 5, 8, 9, 25
<i>Corylus avellana</i> L.	23	34	1, 3, 5, 6, 25, (2, 7)	1, 3, 5, 6, 25, (2, 11)
<i>Quercus robur</i> L.	33	34	1, 2, 3, 5, 6, 25, (12)	1, 2, 3, 11, 5, 25, (8)
<i>Ulmus glabra</i> Huds.	12	13	1, (6)	1, (5, 23)
<i>U. laevis</i> Pall.	18	11	19, 21, 25	1пойма, 25, 27, (10)
<i>U. pumila</i> L.	1		15	
<i>Cannabis sativa</i> L.		1		Торфораз.
<i>Humulus lupulus</i> L.	22	27	10, 19, 27, 28	11, 19, 23, 27, 28
<i>Urtica dioica</i> L.	33	35	1, 10, 11, 12, 19, 22, 25, 27, 28	1, 2, 10, 15, 19, 22, 23, 27, 28
<i>U. urens</i> L.	1	1	22	22
<i>Thesium arvense</i> Horvat.	1		11	
<i>T. ebracteatum</i> Hayne	4		11, (16-5вырубка)	
<i>Asarum europaeum</i> L.	27	26	1, 6, 25, (2, 13, 27)	1, 3, 6, 5, 23, 25, (2, 11, 16)
<i>Polygonum amphibium</i> L. (<i>Persicaria amphibia</i> (L.) S. F. Gray)	8	13	15, 18	12, 13, 17, 18
<i>P. aviculare</i> L. s. 1.	21	23	12, 14, 15	15, (12, 13)
<i>P. bistorta</i> L. (<i>Bistorta</i> <i>major</i> S. F. Gray)	11	5	12, (28)	12, 16, (11)
<i>P. convolvulus</i> L. (<i>Fallopia convolvulus</i> (L.) A. Löve)	17	13	13, 15, 19, 20,	15, 24
<i>P. dumetorum</i> L. (<i>F. dumetorum</i> (L.) Holub)	1	15	15	19, 22, 23, 25, 27, (11, 15)
<i>P. hydropiper</i> L. (<i>Persicaria hydropiper</i> (L.) Spach)	12	22	15, 20, 21	10, 15, 21, (27)
<i>P. lapathifolium</i> L. s. 1. (<i>Persicaria lapathifolia</i> (L.) S. F. Gray)	5	14	15, 19	13, 19, 19, 24, (20)
<i>P. minus</i> Huds. (<i>Persicaria minor</i> (Huds.) Opiz)	9	11	15, 21	15, 20, 21, (10)

Таблица 2 (продолжение)

Вид	Встрече- но на р. Жизд- ре (всего 40 марш- рутов)	Встрече- но на р. Угре (всего 42 маршру- та)	Местообитания на р. Жиздре	Местообитания на р. Угре
<i>P. persicaria</i> L. (<i>Persicaria maculata</i> (Rafn.) A. Löve)	9		15, 20	
<i>Rumex acetosa</i> L. s. str.	10	8	12, (карьер)	6, 12, 16
<i>R. acetosella</i> L.	27	21	2, 11, 12, 14, 15, (16)	5, 11, 13, 14, 15, (16)
<i>R. aquaticus</i> L.	10	14	10, 12, 28	10, 12, 18, 19, 27, (21, 16заболоч.)
<i>R. aquaticus</i> × <i>confertus</i>	1		10	
<i>R. confertus</i> Willd.	28	29	11, 12, 14, 15, (16, 20)	12, 14, 15, (11, 16, 25)
<i>R. crispus</i> L.	13	11	12, 22, (10, 19)	12, 13, (11, 16)
<i>R. hydrolapathum</i> Huds.	6		18, 19	
<i>R. longifolius</i> DC.		2		14
<i>R. maritimus</i> L.	3	3	20, 22	19
<i>R. obtusifolius</i> L. s. 1.	16	23	1-15, 15, (19, 27-15)	13, 15, 23, (6, 3-15)
<i>R. pseudonatronatus</i> (Borb.) Borb. ex Murb.	1	4	12	12
<i>R. thyrsiflorus</i> Fingerh.	32	27	2, 11, 12, 14, 16, (15)	5, 11, 12, 14, (3, 13, 19)
<i>Atriplex hastata</i> L. (A. <i>calotheca</i> (Rafn.) Fries)	2		20, 22	
<i>A. nitens</i> Schkuhr	4		19, 22	
<i>A. patula</i> L.	7	2	15, 19	15
<i>A. tatarica</i> L.	1		15	
<i>Chenopodium album</i> L.	19	21	15, 19, 20	12, 13, 15, 19, 24,
<i>C. glaucum</i> L.	3	3	15, 20	15
<i>Ch. hybridum</i> L.	2		15, 24	
<i>Ch. polyspermum</i> L.	5	1	20, 24	24
<i>Ch. rubrum</i> L.	1		22	
<i>Corispermum</i> <i>declinatum</i> Stephan ex Iljin	3		15, (4)	
<i>C. hyssopifolium</i> L.	2	1	15, 20	20
<i>C. marshallii</i> Stev.	1		20	
<i>Kochia scoparia</i> (L.) Schrader	1		15	
<i>Salsola tragus</i> L. (<i>Salsola australis</i> R. Br.)	1		15	
<i>Amaranthus albus</i> L.	1		15	
<i>A. blitoides</i> S.Wats.	1		15	

Таблица 2 (продолжение)

Вид	Встрече- но на р. Жизд- ре (всего 40 марш- рутов)	Встрече- но на р. Угре (всего 42 маршру- та)	Местообитания на р. Жиздре	Местообитания на р. Угре
<i>A. retroflexus</i> L.	3	3	15, 20, 24	13, 15
<i>Arenaria saxatilis</i> L.	1		4	
<i>A. serpyllifolia</i> L.	21	12	11, 12, 14, 15	11, 13, 14, 15
<i>Cerastium arvense</i> L.	4	7	11, 12, (6)	12, (6, 11, 13)
<i>C. holosteoides</i> Fries	30	31	11, 12, 15, 16, (25)	11, 12, 13, 14, 15, 16, (5, 23)
<i>Coronaria flos-cuculi</i> (L.) A. Br. (<i>Coccyganthe flos- cuculi</i> (L.) Fourr.)	30	23	10, 11, 12, 15, 16, (25)	10, 12, 15, 16, (5, 13, 23)
<i>Cucubalus baccifer</i> L.	5	14	19	10, 19, (25)
<i>Dianthus armeria</i> L.	1		11	
<i>D. arenarius</i> L.	6		4	
<i>D. borbasii</i> Vandas	12		11, 12, 14, (4)	
<i>D. deltoides</i> L.	20	17	12, 14, 15	11, 12, 14, 16
<i>D. fischeri</i> Spreng.	13	24	11, 12, 14	11, 12, 14, 15, 19, (6, 16)
<i>Gypsophilla altissima</i> L.	1		15	
<i>G. muralis</i> L. (<i>Psammophiliella</i> <i>muralis</i> (L.) Ikonn.)	13	13	11, 12, 14, 20	13, 14, 15, 24
<i>Herniaria glabra</i> L.	23	11	14, 15, 20, (11)	14, 15, (11)
<i>H. polygama</i> J. Gay	1		15	
<i>Moehringia lateriflora</i> (L.) Fenzl	1		Пойменный лес	
<i>M. trinervia</i> (L.) Clairv.	19	31	1, 2, 3, 6, 25, (15, 27)	1, 2, 3, 5, 6, 11, 23, (1овраг, 10, 15, 25)
<i>Myosoton aquaticum</i> (L.) Moench	16	21	10, 15, 19, 28	10, 15, 19, 21, 23, 27
<i>Otites parviflora</i> (Ehrh.) Grossh.	5		4	
<i>Sagina nodosa</i> (L.) Fenzl		1		Торфораз.
<i>S. procumbens</i> L.	10	7	12, 15, 21, 22	15, 16, 21
<i>Saponaria officinalis</i> L.	6	21	15, 19	12, 14, 19, (5, 11, 13, 25)
<i>Scleranthus annuus</i> L.	16	13	4, 12, 13, 14	11, 13, 14, 15, 24
<i>S. perennis</i> L.	7		14-12, 4	
<i>Silene alba</i> (Mill.) E.H.L. Krause (<i>Melandrium album</i> (Mill.) Garcke)	22	20	11, 14, 15, 20	12, 13, 14, 19

Таблица 2 (продолжение)

Вид	Встрече- но на р. Жизд- ре (всего 40 марш- рутов)	Встрече- но на р. Угре (всего 42 маршру- та)	Местообитания на р. Жиздре	Местообитания на р. Угре
<i>S. dioica</i> (L.) Clairv. (<i>Melandrium dioicum</i> (L.) Coss. et Germ.)		4		3, 23
<i>S. noctiflora</i> L.	1	24		
<i>S. nutans</i> L.	28	23	2, 4, 11, 14, (6, 25)	2, 5, 11, 25, (6, 14)
<i>S. tatarica</i> (L.) Pers.	10	6	11, 12, 14, 20	12, 14, 19
<i>S. viscosa</i> (L.) Pers.	1	24		
<i>S. vulgaris</i> (Moench) Garcke (<i>Oberna behen</i> (L.) Ikonn.)	15	21	12, 15, 19	12, 13, 14, 16, (5, 11, 25)
<i>Spergula arvensis</i> L.	5	10	11, 13, 20	13, 15, 24
<i>Spergularia rubra</i> (L.) J. et C. Presl	5	9	14, 15, 20	13, 14, 15, 24
<i>Stellaria graminea</i> L.	28	36	11, 12, 15, 16, (25)	11, 12, 14, 15, 16, (1, 2, 5, 13)
<i>S. holostea</i> L.	31	23	1, 2, 6, 7, 25	2, 3, 5, 23, (5, 25)
<i>S. media</i> (L.) Vill.	17	15	1-15, 15, 22	3-15, 13, 15, 20, 24
<i>S. nemorum</i> L.	15	26	1, 19, 27, 28, (3)	1, 3, 6, 10, 23, 27, (16, 19)
<i>S. uliginosa</i> Murr. (S. alsine Grimm)	1	1	15-21	15
<i>Steris palustris</i> Retz.	7	10	12, 16заболоч., 21	10, 16, 12, 27
<i>S. viscaria</i> (L.) Rafin.	29	26	2, 4, 11, 12, 14, 25, (15, 16)	3, 5, 11, 12, 14, 16, (19)
<i>Nuphar lutea</i> (L.) Smith	13	20	18	17
<i>Nymphaea candida</i> J. et C. Presl	6	9	18	17, (18)
<i>Ceratophyllum</i> <i>demersum</i> L.	7	11	17, 18	17, 18
<i>Aconitum lasiostomum</i> Reichenb.	15	10	1, (3, 7)	(1, 3, 5, 6, 28)
<i>Actaea spicata</i> L.	7	17	1, 3	1, 3, (6, 23)
<i>Anemone nemorosa</i> L.	1	2	3	2, 3
<i>A. ranunculoides</i> L.	18	8	1, 3, 25, (6, 28)	1, 3, 23, (10)
<i>A. sylvestris</i> L.	3	9	11, 25	11, 25, (5, 12)
<i>Aquilegia vulgaris</i> L.	2	2	15	15
<i>Caltha palustris</i> L.	19	8	12, 27, 28, (10, 16)	10, 16, 27, 28
<i>Consolida regalis</i> S. F. Gray	4	8	13, 24	13, 14
<i>Delphinium elatum</i> L.		5		12, 19
<i>Ficaria verna</i> Huds.	14	10	1, 12, 25, 27, (6, 10)	11, 12, 23, 27, 28, (1, 3, 16)
<i>Hepatica nobilis</i> Mill.		9		1, 3, (2)
<i>Myosurus minimus</i> L.	5	12, 15		

Таблица 2 (продолжение)

Вид	Встрече- но на р. Жизд- ре (всего 40 марш- рутов)	Встрече- но на р. Угре (всего 42 маршру- та)	Местообитания на р. Жиздре	Местообитания на р. Угре
<i>Pulsatilla patens</i> (L.) Mill.	7	1	4, 6	5
<i>Ranunculus acris</i> L.	30	32	11, 12, 15, 16	6, 11, 12, 13, 15, 16
<i>R. auricomus</i> L. s. l.	24	21	1, 6, 12, 15, 25,	1, 6, 11, 12, 15, 16, 25, (3)
<i>R. cassubicus</i> L. s. l.	21	21	1, 2, 3, 27, (25)	1, 2, 3, 5, 6, (23, 25)
<i>R. circinatus</i> Sibth.	1	12	17	17
<i>R. flammula</i> L.	10	9	12, 15, 20, 21	21
<i>R. kauffmannii</i> Clerc (incl. <i>R. divaricatus</i> Schränk p. p.)		3		17
<i>R. lingua</i> L.	1	1	18-19	19
<i>R. polyanthemos</i> L.	29	21	11, 12, 14, 16, (6, 25)	11, 12, 16, 25, (5, 27)
<i>R. repens</i> L.	34	30	1, 7, 10, 12, 15, 19, 20, 27, 28	6, 10, 11, 15, 16, 19, 21, 23, 27, 28
<i>R. sceleratus</i> L.	13	6	12, 15, 18, 20, 21	5, 10, 18
<i>R. trichophyllus</i> Chaix (incl. <i>R. divaricatus</i> Schränk p. p.)	1		17-18?	
<i>Thalictrum</i> <i>aquilegifolium</i> L.	15	12	1, 3, 16,	3, 6, 12, 25, 27, (1)
<i>Th. flavum</i> L.		6		11, 19
<i>Th. minus</i> L.	12	18	11, 12, 14, 19	11, 12, (5, 16, 25)
<i>Th. minus</i> × <i>lucidum</i>		1		12
<i>Th. lucidum</i> L.	28	31	11, 12, 16, (10, 14, 19, 28)	10, 11, 12, 16, (15, 25)
<i>Th. simplex</i> L.	2	3	11	11
<i>Trollius europaeus</i> L.	7	5	12, 16	16, (3, 12)
<i>Chelidonium majus</i> L.	24	23	1, 2, 3, 4, 6, 25	1, 3, 5, 6, 23, (27)
<i>Corydalis cava</i> (L.) Schweigger et Koerte	1	2	1	1
<i>C. intermedia</i> (L.) Merat		2		1
<i>C. marschalliana</i> Pers.	4		1	
<i>C. solida</i> (L.) Clairv. (<i>C. bulbosa</i> (L.) DC)	7	7	1, (3, 25, 28)	1, 3, 23
<i>Fumaria officinalis</i> L.	3	3	12, 24	14, 24
<i>Alliaria petiolata</i> (Bieb.) Cavara et Grande	3	19	10впар	1, 3, 10, 23
<i>Allysum calicinum</i> L.	1		15	
<i>A. desertorum</i> Stapf	1		14	
<i>Arabidopsis thaliana</i> (L.) Heynh.	6	8	11, 14, 15, (16)	13, 14, 15, 24

Таблица 2 (продолжение)

Вид	Встрече- но на р. Жизд- ре (всего 40 марш- рутов)	Встрече- но на р. Угре (всего 42 маршру- та)	Местообитания на р. Жиздре	Местообитания на р. Угре
<i>Arabis gerardii</i> (Bess.) Koch	2		12 на обнаженной земле	
<i>A. pendula</i> L.		2		12
<i>Armoracia rusticana</i> Gaertn., Mey. et Scherb.	2	1	19, 22	22
<i>Barbarea stricta</i> Andrz.		1		19
<i>B. vulgaris</i> R. Br. (<i>Barbarea arcuata</i> (Opiz ex J. et C. Presl.) Reichenb.)	5	6	10, 12, 13, 15	12, 13
<i>Berteroa incana</i> (L.) DC.	23	25	11, 12, 14, 15, (3)	11, 12, 13, 14, (5, 16, 19)
<i>Brassica campestris</i> L.	3	1	13, 24,	24
<i>Bunias orientalis</i> L.	19	26	11, 12, 15, (14)	11, 12, 13, 15, 19, (10, 22)
<i>Camelina microcarpa</i> Andrz.	2		15	
<i>Capsella bursa-pastoris</i> (L.) Medik.	15	20	12, 15, 19, 20, 24	13, 14, 15
<i>Cardamine amara</i> L.	11	4	1, 10, 27, 28	10, 28
<i>C. dentata</i> Schult.	3	5	10, 18	10, 12, (21)
<i>C. impatiens</i> L.	7	20	1-15, 3-15	1, 3, 10, 11, 23, 27, 28
<i>C. trifida</i> (Poir.) B.M.G. Jones	1		12	
<i>Cardaminopsis arenosa</i> (L.) Hayek.	2	1	15, 25-11	5
<i>Chorisporea tenella</i> (Pallas) DC.	1		24	
<i>Dentaria bulbifera</i> L.	5		1	
<i>D. quinquefolia</i> Bieb.	5		1	
<i>Descurainia sophia</i> (L.) Webb ex Prantl	9	1	15	11, 14, 15
<i>Draba nemorosa</i> L.	15	1	11, 14, 15, 25	14
<i>Erophila verna</i> (L.) Bess.	2	2	11, 15	14
<i>Erucastrum gallicum</i> (Willd.) O.E.Schucz	1		15	
<i>Erysimum</i> <i>cheiranthoides</i> L.	13	10	15, 19, 20	13, 19, 25-11
<i>E. hieracifolium</i> L.	3		4, 15	
<i>Lepidium densiflorum</i> Schrud.	12	1	11, 12-14, 14, 15	15
<i>L. ruderales</i> L.	1	1	22	22

Таблица 2 (продолжение)

Вид	Встрече- но на р. Жизд- ре (всего 40 марш- рутов)	Встрече- но на р. Угре (всего 42 маршру- та)	Местообитания на р. Жиздре	Местообитания на р. Угре
<i>Lunaria rediviva</i> L.	6	1	1, (27)	1, 23
<i>Raphanus raphanistrum</i> L.	4	7	12, 15	13, 24
<i>Rorippa amphibia</i> (L.) Bess	9	14	17, 18, 19, 20	17, 19, (20)
<i>R. × anceps</i> (Wahlenb.) Reichenb.	1		12, 19	
<i>R. × armoracioides</i> (Tausch) Fuss	1		20	
<i>R. palustris</i> (L.) Bess.	13	8	15	13, 15, 21
<i>R. sylvestris</i> (L.) Bess.	4	12	13, 15	19, 20
<i>Sinapis arvensis</i> L.	1	2	13, 19-20	13
<i>Sisymbrium altissimum</i> L.	2		15	
<i>S. loeselii</i> L.	2		15	
<i>S. officinale</i> (L.) Scop.	1	2	22	15, 22
<i>S. strictissimum</i> L.		14		19, 23, (10, 15)
<i>Syreña montana</i> (Pall.) Klok.	1		15	
<i>Thlaspi arvense</i> L.	7	4	11-13, 15	13
<i>Turritis glabra</i> L.	23	17	4, 6, 11, 12, 14, 15, 25	5, 11, 13, 14, 16, (24)
<i>Drosera rotundifolia</i> L.	3	2	21карьер	9
<i>Jovibarba sobolifera</i> (Sims) Opiz		1		5
<i>Sempervivum ruthenicum</i> Schnittsp. et Lehn.	6		2-5, 4, 6	
<i>Sedum acre</i> L.	20	13	11, 14, 15, 20-14	11, 12, 13, 14
<i>S. maximum</i> (L.) Hoffm.	16	1	2, 4	5
<i>S. purpureum</i> (L.) Schult.	12	14	2, 11, 12, 19, 25	5, 12, 14, 25
<i>Chrysosplenium alternifolium</i> L.	16	13	1, 3, 27, 28	10, 23, 27
<i>Parnassia palustris</i> L.	1		16заболоч.	
<i>Grossularia reclinata</i> (L.) Mill.	6	10	1, 3, 25	1овр, 3, 23, 25
<i>Ribes nigrum</i> L.	18	11	10, 27, 28	3, 10, 23, 27, 28
<i>R. spicatum</i> Robson	2	3	1, 25	3, Зусадьба
<i>Agrimonia eupatoria</i> L.	15	24	11, 12, 16	5, 6, 11, 12, (16, 19)
<i>A. pilosa</i> Ledeb.	14	21	3, 11, 15	3, 15, 16, (19)
<i>A. procera</i> Wallr.	1	3	11	11
<i>Alchemilla vulgaris</i> L.	32	35	1-15, 11, 12, 14, 15, 16, 25	3, 5, 6, 11, 12, 15, 16, (23, 25)

Таблица 2 (продолжение)

Вид	Встрече- но на р. Жизд- ре (всего 40 марш- рутов)	Встрече- но на р. Угре (всего 42 маршру- та)	Местообитания на р. Жиздре	Местообитания на р. Угре
<i>Amelanchier spicata</i> (Lam.) C. Koch	2	5	3(5)	2, 3, 25
<i>Aronia mitchurinii</i> Sckvorts. et Maitul.	2		8сосняк	
<i>Comarum palustre</i> L.	13	10	9, 12	9, (6)
<i>Crataegus curvisepala</i> Lindman	2		11, 12	
<i>C. sanguinea</i> Pall.	2	1	12	15
<i>Filipendula ulmaria</i> (L.) Maxim.	32	37	1, 3, 7, 10, 12, 16, 27, 28	10, 11, 12, 23, 27, 28, (3, 5, 6, 15, 19-18)
<i>F. vulgaris</i> Moench	27	17	11, 12, (16, 25)	11, 12, (5, 16, 25)
<i>Fragaria moschata</i> (Duch.) Weston	2	7	3	3 (1, 5, 25)
<i>F. vesca</i> L.	33	38	2, 3, 5, 6, 11, 15, 16, 25, 27, (14)	1, 23, 5, 6, 11, 16, (13, 25)
<i>F. viridis</i> Duch.	23	18	11, 12, (14)	11, (12, 16, 25)
<i>Geum aleppicum</i> Jacq.	12	11	6, 13, 15, 16	11, 12, 15, 16
<i>G. × intermedium</i> Ehrh.	1	1	15-1	3
<i>G. rivale</i> L.	30	33	1, 10, 12, 16, 19, 27	3, 6, 10, 11, 12, 16, 23, 27, (19, 28)
<i>G. urbanum</i> L.	24	32	15(1, 2, 6, 11, 12, 16, 25)	1, 3, 6, 15, 23, (5, 11, 25)
<i>Malus domestica</i> Borkh.	8	12	15, 25, 26	12, 26
<i>M. sylvestris</i> Mill.	19	26	3, 6	3, 6, 23, 25
<i>Padus avium</i> Mill.	27	35	1, 3, 11, 12, 19, 27, 28	1, 3, 6, 11, 19, 23, 27, (2, 5)
<i>Potentilla alba</i> L.	4	8	11	11, 25
<i>P. anserina</i> L.	26	27	10, 11, 12, 16-21, 20	10, 12, 15, 16, 19, 20, (11)
<i>P. arenaria</i> Borkh.	6		4	
<i>P. argentea</i> L.	30	35	11, 12, 14, 15, 16, (6, 13, 20)	11, 12, 13, 14, 15, 16, (5, 25)
<i>P. collina</i> Wib.	1		4	
<i>P. bifurca</i> L.	1		15	
<i>P. erecta</i> (L.) Raeusch.	20	26	3, 6, 8, 12, 16, (11, 15, 21)	2, 3, 5, ' 6, 8, 12, 16, (11, 15)
<i>P. goldbachii</i> Rupr.	19	8	11, 12, 15, 16	11, 14, 15, (3, 5)
<i>P. heptaphylla</i> L.	1		11	
<i>P. intermedia</i> L.	13	17	11, 12, 14, 15	13, 14, 15, (24)
<i>P. norvegica</i> L.	3	3	15, 21	13, 15
<i>P. reptans</i> L.	7	7	10, 12, 15-21	10, 11западина
<i>P. recta</i> L.	1		11	
<i>Pyrus communis</i> L.	17	15	(2, 6, 11, 12, 16, 25)	(3, 5, 11, 16, 25)
<i>Rosa dumalis</i> L.	2		11	

Таблица 2 (продолжение)

Вид	Встрече- но на р. Жизд- ре (всего 40 марш- рутов)	Встрече- но на р. Угре (всего 42 маршру- та)	Местообитания на р. Жиздре	Местообитания на р. Угре
<i>R. glauca</i> L.	1	2	15	6, 16
<i>R. majalis</i> Herzm.	23	17	4, 6, 12, 15, 25	5, 6, 11, 15, 16, 25
<i>R. pimpinellifolia</i> L.		1		15
<i>R. rugosa</i> Thunb.	1		15	
<i>R. villosa</i> L.	1	1	11	11
<i>Rubus caesius</i> L.	23	21	6 у реки, 10, 11, 15, 19, 25	10, 11, 19, 23, 25-11), (1 овраг, 12)
<i>R. idaeus</i> L.	31	33	1, 2, 3, 4, 5, 6, 19, 25, 28	2, 3, 6, 8, 11, 23, 25, 28
<i>R. nessensis</i> W. Hall	12	1	2, 8, 28 по опушке	6
<i>R. saxatilis</i> L.	19	31	2, 3, (7, 5, 27)	2, 3, 5, 6, (8, 11, 25)
<i>Sanguisorba officinalis</i> L.	3	2	12	12, (11)
<i>Sorbaria sorbifolia</i> (L.) A. Br.	1	5	16	3, 6, 12, 23, 26
<i>Sorbus aucuparia</i> L.	24	34	2, 3, 6, (1, 25, 27)	2, 3, 5, 6, 23, (1, 8, 25, 27)
<i>Anthyllis vulneraria</i> L. s.l.	7	23	15, 16	11, 12, 13, 14, 15, 16
<i>Astragalus arenarius</i> L.	3		4	
<i>A. cicer</i> L.		3		11, 25
<i>A. glycyphyllos</i> L.		16		3, 5, 11, 25, (12, 16)
<i>Caragana arborescens</i> Lam.	7	7	5, 6, 26	Зусадьба, 26, склон у деревни
<i>Chamaecytisus ruthenicus</i> (Fisch. ex Woloszcz.) Klaskova	14		2, 4, (6, 14)	
<i>Coronilla varia</i> L.	3	3	15	11
<i>Genista tinctoria</i> L.	6		4, 6	
<i>Lathyrus niger</i> (L.) Bernh.	8	3	11, 25, (1, 6)	5, 25
<i>L. pallescens</i> (Bieb.) C. Koch	1		15	
<i>L. pratensis</i> L.	27	26	11, 12, 15, 16, (10, 14)	11, 12, 15, 16, (6, 13)
<i>L. sylvestris</i> L.	7	13	11, 25	5, 11, 15, 25, (6)
<i>L. tuberosus</i> L.	1		15	
<i>L. vernus</i> (L.) Bernh.	26	19	1, 3, 6, 25	1, 3, 5, 6, 25
<i>Lotus comiculatus</i> L.	19	20	11, 15	11, 12, 13, 15, (16)
<i>Lupinus luteus</i> L.		1		13
<i>L. polyphyllus</i> Lindl.	4	5	15	12, 13, 15,
<i>Medicago falcata</i> L.	23	29	11, 12, 15, 19, (10)	11, 12, 13, 14, 15, 16, (19)
<i>M. falcata</i> × <i>M. sativa</i> (<i>M. × varia</i> T. Martin)	1	1	15	15

Таблица 2 (продолжение)

Вид	Встрече- но на р. Жизд- ре (всего 40 марш- рутов)	Встрече- но на р. Угре (всего 42 маршру- та)	Местообитания на р. Жиздре	Местообитания на р. Угре
<i>M. lupulina</i> L.	20	20	11, 12, 15	11, 12, 13, 15, (14, 24)
<i>M. sativa</i> L.	3	3	15	15
<i>Melilotus albus</i> Medik.	22	19	12, 15	11, 12, 14, 15, (13)
<i>M. officinalis</i> (L.) Pall.	9	5	15	15, (5, 11)
<i>Ononis arvensis</i> L.	2	1	12	12
<i>Trifolium alpestre</i> L.	7	15	11, 25	5, 11, 25
<i>T. arvense</i> L.	6	22	11, 12, 14	11, 12, 13, 14, 15
<i>T. aureum</i> Poll.	4	23	11, 16	11, 13, 14, 15, 16
<i>(Chrysaspis aurea</i> (Poll.) Greene)				
<i>T. campestre</i> Schreb.	5	3	15	13, 15
<i>(Chrysaspis campestris</i> (Schreb.) Desv.)				
<i>T. hybridum</i> L.	15	24	14, 15	13, 15, 16, (23)
<i>(Amoria hybrida</i> (L.) C. Presl)				
<i>T. medium</i> L.	25	27	11, 12, 15, 16, 25	5, 6, 11, 14, 15, 16, 25
<i>T. montanum</i> L.	24	19	11, 14, (4, 16, 25)	5, 11, (15, 16)
<i>(Amoria montana</i> (L.) Sojak)				
<i>T. pratense</i> L.	25	31	11, 12, 15, 16, (19)	11, 12, 13, 15, 16
<i>T. repens</i> L. (<i>Amoria</i> <i>repens</i> (L.) C. Presl)	28	28	12, 14, 15, 16, (11)	12, 13, 15, (5, 11, 16, 22)
<i>T. spadiceum</i> L.	2	1	12	12
<i>(Chrysaspis spadicea</i> (L.) Greene)				
<i>Vicia angustifolia</i> Reichard	3	9	12, 14	13, 14, 15
<i>V. cracca</i> L.	32	35	11, 12, 14, 15, (19, 25)	11, 12, 13, 15, 16, (3, 5, 6)
<i>V. cassubica</i> L.	3	1	5, 25, (2, 11)	5
<i>V. dumetorum</i> L.	1		25	
<i>V. hirsuta</i> (L.) S. F. Gray	3	13	12	11, 13, (12)
<i>V. sativa</i> L.	2	3	15	15, 24
<i>V. sepium</i> L.	32	32	1, 3, 6, 11, 12, 15, 16, (25)	3, 6, 11, 12, 15, 16, 25, (13, 14, 23)
<i>V. sylvatica</i> L.	6	5	1, 3, 25	1, 3, 25
<i>V. tenuifolia</i> Roth		1		11(5)
<i>V. tetrasperma</i> (L.) Schreb.	16	21	11, 14, 16	11, 13, 14, 15
<i>V. villosa</i> Roth.		2		13
<i>Erodium cicutarium</i> (L.) L'Her.	5	7	15, 24	13, 14, 24

Таблица 2 (продолжение)

Вид	Встрече- но на р. Жизд- ре (всего 40 марш- рутов)	Встрече- но на р. Угре (всего 42 маршру- та)	Местообитания на р. Жиздре	Местообитания на р. Угре
<i>Geranium palustre</i> L.	17	18	10, 12	12, 16, 16-10, 5, 6)
<i>G. pratense</i> L.	24	26	12, (6, 11, 22)	12, 16, (11, 19)
<i>G. pusillum</i> L.	1	2	15	15
<i>G. robertianum</i> L.	8	5	1	23
<i>G. sanguineum</i> L.	8	14	4, 11, 25	5, 11, 25
<i>G. sibiricum</i> L.	4	2	15	15
<i>G. sylvaticum</i> L.	13	16	1, 3, 5, 11, 12, 25, (15, 16)	3, 5, 6, 15, 26
<i>Oxalis acetosella</i> L.	12	30	2, 3, 6, 7	2, 3, 5, 6, 8, 23
<i>O. stricta</i> L.		1		13
<i>Linum catharticum</i> L.	2	5	Карьер, 16заболоч.	11, 15
<i>Radiola linoides</i> Roth	1		4карьер.	
<i>Polygala amarella</i> Crantz		1		16заболоч.
<i>P. comosa</i> Schkuhr	20	12	11, 12, 16	11, 12, 16
<i>P. vulgaris</i> L.	2	6	16	16
<i>Euphorbia helioscopia</i> L.		1		26
<i>E. virgata</i> Waldst. et Kit.	26	16	11, 12, 14, (14, 16)	11, 12, 14, (5, 13, 19, 25)
<i>E. semivillosa</i> Proch		1		12
<i>Mercurialis perennis</i> L.	24	10	1, 3, 25, 27	1, 3, 25, (23)
<i>Callitriche cophocarpa</i> Sendtner	2	2	21	21
<i>C. hermaphroditica</i> L.	1		18	
<i>C. palustris</i> L.	4	2	12, 21	21
<i>Euonymus europaea</i> L.	23		1, 25	
<i>E. verrucosa</i> Scop.	28	28	1, 2, 3, 6, 25	1, 2, 3, 5, 6, 25
<i>Acer campestre</i> L.	5		1	
<i>A. negundo</i> L.	8	2	12, 15, 19	15, 14
<i>A. platanoides</i> L.	26	19	1, 2, 3, 25, (6)	1, 2, 3, 4, 23, 25
<i>Impatiens noli-tangere</i> L.	22	25	10, 7, 19, 27, 28	1, 10, 3, 23, 27, 28
<i>I. parviflora</i> DC.	5	2	5, 15, 26	3, 10
<i>Frangula alnus</i> Mill.	23	31	2, 3, 4, 5, 8, 12, 16	2, 3, 5, 6, 8, 9, 23, 25, (11)
<i>Rhamnus cathartica</i> L.	8	2	11	25
<i>Tilia cordata</i> Mill.	32	30	1, 3, 5, 25, 27	1, 3, 5, 6, 27, (19, 23)
<i>Lavatera thuringiaca</i> L.	8	13	11, (12, 15)	11, 14, 15, (5, 26)
<i>Malva pusilla</i> Smith	2	3	15, 22	15
<i>Hypericum hirsutum</i> L.	3	1	5, 11	25
<i>H. maculatum</i> Crantz	18	27	12, 16, (2, 4, 6, 25)	3, 5, 6, 11, 12, 16, (13, 15, 23, 25)
<i>H. perforatum</i> L.	18	26	11, 12	5, 11, 12, 16, (13, 14, 25)

Таблица 2 (продолжение)

Вид	Встрече- но на р. Жизд- ре (всего 40 марш- рутов)	Встрече- но на р. Угре (всего 42 маршру- та)	Местообитания на р. Жиздре	Местообитания на р. Угре
<i>Elatine hydropiper</i> L.		1		18
<i>Viola arvensis</i> Murr.	18	16	11, 12, 14	12, 13, 15, (11)
<i>V. canina</i> L.	20	23	2, 11, 12, (25)	5, 11, 16, (25)
<i>V. collina</i> Bess.	18	13	3, 5, (1, 6, 25)	3, 5, 6, 25, (11)
<i>V. × contempta</i> Jord.	4	4	14, 15	13, 14
(<i>V. arvensis</i> × <i>V. tricolor</i>)				
<i>V. epipsila</i> Ledeb.	2	8	7, 8	8, 27, (6, 16заболоч.)
<i>V. hirta</i> L.	8	17	11, 12, 25	5, 11, 25
<i>V. mirabilis</i> L.	23	16	1, 3, 25, (27)	1, 2, 3, 5, 25, (23)
<i>V. × neglecta</i>	2	3	3	3, 6
F.M. Schmidt. (<i>V. nemoralis</i> × <i>V. riviniana</i>)				
<i>V. nemoralis</i> Kutz.	12	22	2, 3, 6, (12)	3, 6, (5, 16)
<i>V. elatior</i> Fries	1		25	
<i>V. palustris</i> L.	5	4	3, 6, 12, 15, 27	6, 15, 16
<i>V. persicifolia</i> Schreber	2		12	
<i>V. riviniana</i> Reichenb.	12	13	3, 6, 27	1, 3, 6, (2)
<i>V. rupestris</i> F. W. Schmidt	9	10	2, 4, 11	2, 4, 5, (11)
<i>V. tricolor</i> L.	8	3	12, 20	12, 16
<i>V. selkirkii</i> Pursh ex Goldie		1		3
<i>V. suavis</i> Bieb.		1		25
<i>V. uliginosa</i> Bess.	1	1	бзаболоч.	бзаболоч.
<i>Daphne mezereum</i> L.	6	10	1, 3	1, 3, 5, (2)
<i>Lythrum salicaria</i> L.	20	25	10, 11, 12, 18, 19, 27, 28	10, 12, 16заболоч., 17, 19
<i>Peplis portula</i> L.	3	2	20, 21	21
<i>Chamerion angustifolium</i> (L.) Holub	27	22	6, 12, 15, 15, 19, карьер	6, 13, 15, (3, 5)
<i>Circaea alpina</i> L.	2	6	3	3
<i>C. intermedia</i> Ehrh.		1		1-2Зовраг
<i>C. lutetiana</i> L.	4	6	1овраги	Зв пойме, 23, 28
<i>Epilobium collinum</i> C. C. Gmel		1		14, 16
<i>E. ciliatum</i> Raf.	11	19	12, 15, 19, 20	10, 13, 15, (8, 16)
<i>E. hirsutum</i> L.	7	10	10	10, (27)
<i>E. montanum</i> L.	5	15	11, 15-3, 15-5	3, 6, (1, 25)
<i>E. nervosum</i> Boiss. et Buhse	2	6	10	10

Таблица 2 (продолжение)

Вид	Встрече- но на р. Жизд- ре (всего 40 марш- рутов)	Встрече- но на р. Угре (всего 42 маршру- та)	Местообитания на р. Жиздре	Местообитания на р. Угре
<i>E. palustre</i> L.	7	22	10, 21, 28	9, 10, 28
<i>E. parviflorum</i> Schreb.	3	3	10	10
<i>E. pseudorubescens</i> A. Skvorts.		1	22	13
<i>E. roseum</i> Schreb.	3	10	10	10, (27)
<i>E. tetragonum</i> L.	1	3	12	13, 14
<i>Oenothera biennis</i> L.	19	14	11, 12, 14, 15, 19,	13, 14, 15
<i>O. oakesiana</i> (A. Gray) Robbins ex S. Wats. et. Coult.		1		14
<i>O. rubricaulis</i> Klebahn.	1		15	
<i>Trapa natans</i> L.	1		18	
<i>Myriophyllum spicatum</i> L.	3	19	17	17
<i>M. verticillatum</i> L.	2	1	18	18
<i>Hippuris vulgaris</i> L.		3		17
<i>Aegopodium podagraria</i> L.	33	35	1, 3, 12, 22, 25, 27	1, 3, 6, 23, 25, (15, 27)
<i>Angelica archangelica</i> L.	14	9	10, 12, 16сырой, 19	10, 19
<i>A. sylvestris</i> L.	30	35	1, 6, 12, 16, 19, 27, 28, (3, 10, 25)	3, 5, 6, 11, 12, 16, 23, 27, (14, 25)
<i>Anthriscus sylvestris</i> (L.) Hoffm.	35	32	1, 12, 15, 19, 22, (10, 11, 16)	3, 11, 12, 15, 19, 22, 23, (10, 16, 25)
<i>Carum carvi</i> L.	22	13	11, 15, 12	11, 15, (12, 16)
<i>Chaerophyllum aromaticum</i> L.	10	29	1-15, 19, 15-25	1, 3, 23, 25, (5, 11, 19, 27)
<i>C. bulbosum</i> L.	3	13	1	12, 15, 19
<i>C. prescottii</i> DC.	6?	2	12, 19	19
<i>Cicuta virosa</i> L.	7	4	19	19, 27
<i>Conioselinum vaginatum</i> (Sprengel) Thell.	3		1	
<i>Conium maculatum</i> L.	2	1	22	22
<i>Daucus carota</i> L.	6	1	11	14
<i>Eryngium planum</i> L.	16	15	11, 12	11, 12, 14, (19)
<i>Heracleum sibiricum</i> L.	31	26	12, 15, 19	12, 15, 19, 22, (11, 23, 25)
<i>H. sosnowskyi</i> Manden.	9		11, 13, 15	
<i>Kadenia dubia</i> (Schkuhr) Lavrova et Tichom.	1		5	
<i>Laserpitium latifolium</i> L.	1	2	25	11, 25

Таблица 2 (продолжение)

Вид	Встрече- но на р. Жизд- ре (всего 40 марш- рутов)	Встрече- но на р. Угре (всего 42 маршру- та)	Местообитания на р. Жиздре	Местообитания на р. Угре
<i>L. prutenicum</i> L.	8	10	(5, 6, 12, 25)	5, (6, 11, 15)
<i>Oenanthe aquatica</i> (L.) Poir.	15	8	10, 17, 18	18, 28
<i>Pastinaca sativa</i> L.	13	6	15, (12, 19)	15, (14)
<i>Pimpinella saxifraga</i> L.	25	38	6, 11, 12, 14, 16, 26	3, 5, 6, 11, 12, 14, 15, 16, 25
<i>Sanicula europaea</i> L.		1		3
<i>Selinum carvifolia</i> (L.) L.	15	14	6, 12	6, 15, 16, (3)
<i>Seseli annuum</i> L.	3	1	11	11
<i>S. libanotis</i> (L.) Koch	22	25	11, 12, 15, 19, (14)	11, 12, 14, 15, 19
<i>Sium latifolium</i> L.	3		18	
<i>Thyselnum palustre</i> (L.) Raf	7	11	9, 12	9, (10, 27)
<i>Torilis japonica</i> (Houtt.) DC.	3		1	
<i>Swida sanguinea</i> (L.) Opiz	10	2	25	25, (3, 5)
<i>Chimaphila umbellata</i> (L.) W. Barton	9	7	2, 4	2, (3, 4)
<i>Moneses uniflora</i> (L.) A. Gray		1		3
<i>Orthilia secunda</i> (L.) House	14	27	2, 3, (4, 6)	2, 3, 6, (4, 5)
<i>Pyrola chlorantha</i> Sw.	1	3	2	2
<i>P. minor</i> L.	10	17	2	
<i>P. rotundifolia</i> L.	17	17	2, 3, 6, (7, 10)	2, 3, 6, (5)
<i>Hypopitys monotropa</i> Crantz	2	7	1-3	2, 3, (1, 6)
<i>Arctostaphylos uva-ursi</i> (L.) Sprengel		2		2
<i>Andromeda polifolia</i> L.	1	5	9	9
<i>Calluna vulgaris</i> (L.) Hill	12	7	2, 4, 8	2, 9
<i>Chamaedaphne</i> <i>calyculata</i> (L.) Moench		4		9
<i>Ledum palustre</i> L.	2	4	8, 9	8, 9
<i>Oxycoccus palustris</i> Pers.	1	6	9	9
<i>Vaccinium myrtillus</i> L.	20	23	2, 3, 6, 8	2, 3, 6, 8, 9, (4)
<i>V. uliginosum</i> L.	3	4	9	9
<i>V. vitis-idaea</i> L.	22	23	2, 4, 8	2, 3, 5, 6, 8, 9
<i>Androsace elangata</i> L.	1		11	
<i>A. filiformis</i> Retz.	6	4	11, 21	21
<i>A. septentrionalis</i> L.	10	2	11, 14-12, 15, (16)	11, 13

Таблица 2 (продолжение)

Вид	Встрече- но на р. Жизд- ре (всего 40 марш- рутов)	Встрече- но на р. Угре (всего 42 маршру- та)	Местообитания на р. Жиздре	Местообитания на р. Угре
<i>Centunculus minimus</i> L.	1		4карьер	
<i>Hottonia palustris</i> L.	5		18, 21	
<i>Lysimachia nummularia</i> L.	34	34	2, 6, 10, 12, 16, 27, (1, 10, 19, 25)	1, 2, 3, 5, 6, 10, 19, (15, 21, 23, 25, 27)
<i>L. vulgaris</i> L.	30	33	1, 2, 3, 6, 12, 10, 25, 28	1, 3, 5, 6, 8, 9, 12, 13, 16, 19, 23
<i>Naumburgia thyrsiflora</i> (L.) Reichenb.	10	14	28	9, (10, 18, 28)
<i>Primula veris</i> L.	24	24	11, 12, 25, (1, 16)	5, 11, 12, 16, 25
<i>Trientalis europaea</i> L.	16	12	1, 2, 3, 8, (4, 6)	2, 3, 6, 8, (5)
<i>Fraxinus excelsior</i> L.	10	4	1	1ключи, 11, 25
<i>Centaurium erythraea</i> Rafn	3	9	14, 15	13, 14, 15, 16
<i>Gentiana cruciata</i> L.	2	2	11	11
<i>Gentiana</i> <i>pneumonanthe</i> L.		1		16
<i>Menyanthes trifoliata</i> L.	5	3	9, 21	9
<i>Vinca minor</i> L.		1		1
<i>Vincetoxicum</i> <i>hirundinaria</i> Medik.	8	11	4, 11, 25	5, 11, 25
<i>Calystegia sepium</i> (L.) R. Br.	11	19	12, 19, 21	12, 15, 19, (11, 16, 23)
<i>Convolvulus arvensis</i> L.	15	17	11, 12, 15	11, 12, 13, 15, 24
<i>Cuscuta campestris</i> Yunker	1		14	
<i>C. epithymum</i> (L.) Nathh.	1	15	11	11, 12, 16, (10)
<i>C. europaea</i> L.	7	5	19, 28	19, 23
<i>Polemonium caeruleum</i> L.	15	10	12, 16	12, 15, 16
<i>Asperugo procumbens</i> L.	2		Сбитые луга	
<i>Boraga officinalis</i> L.	1	1	24	24
<i>Cynoglossum officinale</i> L.	4	1	11	11
<i>Echium vulgare</i> L.	15	2	11, 14, 15	11, 14
<i>Lappula squarrosa</i> (Retz.) Dumort.	7	1	11	11
<i>Lithospermum arvense</i> L.	1	1	11	13
<i>L. officinale</i> L.	4	1	11	11
<i>Lycopsis arvensis</i> L.	2	4	13, 24	13, 14
<i>Myosotis arvensis</i> (L.) Hill	10	17	11, 12, 14	11, 12, 13, 14
<i>M. caespitosa</i> K. F. Schultz	5	2	15	15, (21)

Таблица 2 (продолжение)

Вид	Встрече- но на р. Жизд- ре (всего 40 марш- рутов)	Встрече- но на р. Угре (всего 42 маршру- та)	Местообитания на р. Жиздре	Местообитания на р. Угре
<i>M. nemorosa</i> Bess.	1		16сырой	
<i>M. palustris</i> (L.) L.	21	20	10, 18, 19, 20, 21	10, 12, 16, 21, 27
<i>M. sparsiflora</i> Pohl	12	12	11, 19(10, 15)	ловраг, 11, 23, (19)
<i>M. stricta</i> Link ex Roemer et Schultes	17	9	11, 14-12, 14715	11, 14, (12)
<i>M. suaveolens</i> Waldst. et Kit.	2		11, 14, 15	
<i>M. sylvatica</i> Ehrh. ex Hoffm.		2		3, 6, 16-6
<i>Nonea pulla</i> (L.) DC.	5		11	
<i>Omphalodes scorpioides</i> (Haenke) Schrank	3		1	
<i>Pulmonaria angustifolia</i> L.	4	4	25	11, 25, (5)
<i>P. obscura</i> Dumort.	21	15	1, 3, 6, (25)	1, 3, (6, 23, 25)
<i>Symphytum asperum</i> Lepech.	1	1	22	15, 23
<i>Acinos arvensis</i> (Lam.) Dandy	13	10	11, (15, 16)	11, (12, 14)
<i>Ajuga genevensis</i> L.	8	12	11, (5, 25)	11, 12, (5, 14, 15)
<i>A. reptans</i> L.	26	30	3, 6, 7, 27, (2, 12, 16)	2, 3, 6, 23, (1, 5, 15)
<i>Ballota nigra</i> L.	2		22	
<i>Betonica officinalis</i> L.	21	33	11, 12, 16, 25, (3, 6)	5, 6, 11, 12, 16, 25, (13)
<i>Clinopodium vulgare</i> L.	19	33	1, 3, 15, (2, 6)	3, 5, 6, 11, 25, (14, 16)
<i>Dracocephalum</i> ruyschiana L.	1	1	4	5
<i>D. thymiflorum</i> L.	3		15	
<i>Elsholtzia ciliata</i> (Thunb.) Hyl.	1	2	24	24
<i>Galeobdolon luteum</i> Huds.	24	23	1, 3, 25	1, 3, 6, 23, (5, 25)
<i>G. bifida</i> Boenn.	8	21	13, 15, 24	12, 13, 15, 23, 24
<i>G. ladanum</i> L.	3	9	15	13, 14, 15
<i>G. speciosa</i> Mill.	2	10	15, 22	13, 15, 19
<i>G. tetrahit</i> L.		4		13, 15
<i>Glechoma hederacea</i> L.	32	32	1, 3, 6, 12, 19, 25, 27, (11, 16)	1, 3, 6, 10, 16, 23, 25, (5, 11)
<i>Lamium amplexicaule</i> L.	1		24	
<i>L. hybridum</i> Vill.		1		24
<i>L. maculatum</i> (L.) L.	20	23	1, 19, (2, 10)	1, 3, 6, 23, 19, (10, 24)
<i>L. purpureum</i> L.	1	2	24	24
<i>Leonurus quinquelobatus</i> Gilib.	15	22	11, 15, 22, (25)	11, 15, 22, (19, 25)

Таблица 2 (продолжение)

Вид	Встрече- но на р. Жизд- ре (всего 40 марш- рутов)	Встрече- но на р. Угре (всего 42 маршру- та)	Местообитания на р. Жиздре	Местообитания на р. Угре
<i>Lycopus europaeus</i> L.	24	21	10, 18, 19, 27, 28	9сплавина, 10, 15, 18, 27, 28, (16)
<i>Mentha arvensis</i> L.	24	26	10, 12, 18, 19, 24, 28	10, 13, 15, 19, 24, 27, (11)
<i>Nepeta pannonica</i> L.	1	6	11	11
<i>Origanum vulgare</i> L.	6	22	11, 25	11, 25, (5, 6, 12, 15)
<i>Phlomis tuberosa</i> L.		6		11, 12, (25)
<i>Prunella grandiflora</i> (L.) Scholler	2	1	25	11
<i>P. vulgaris</i> L.	30	31	11, 12, 15, 16	3, 11, 12, 15, (5, 6, 21)
<i>Salvia glutinosa</i> L.		1		25
<i>S. pratensis</i> L.	4	1	11, (12, 25)	11
<i>S. tesquicola</i> Klok. et Pobed.	1		15	
<i>S. verticillata</i> L.	1		11	
<i>Scutellaria galericulata</i> L.	21	21	10, 12, 19	6, 9, 10, 15, 19, 28
<i>S. hastifolia</i> L.	3	1	12	12
<i>Stachis annua</i> (L.) L.		3		11, 13
<i>S. palustris</i> L.	20	26	12, 19, 20, 28	6, 10, 13, 19, 23, 28
<i>S. recta</i> L.	1	1	11	25
<i>S. sylvatica</i> L.	13	15	1, 3, 25, 27	1, 2, 3, 23, 25, 27
<i>Thymus loevyanus</i> Opiz	2		15	
<i>T. marschallianus</i> Willd.		1		25
<i>T. pulegioides</i> L.	2	11	15	5, 11, 12, 16
<i>Solatnum dulcamara</i> L.	13	14	19-18, 28, (2, 3)	10, 27, 28, (3, 12) 19-18
<i>S. nigrum</i> L.	2	2	22, 24	22
<i>Hyoscyamus niger</i> L.	2		12, 22	
<i>Chaenorhinum minus</i> (L.) Lange	3		15, 20	
<i>Euphrasia officinalis</i> L.	4	15	12, 14, 15	11, 15, 16
<i>Lathraea squamaria</i> L.	3	2	1, 25	1, 3
<i>Limosella aquatica</i> L.	4	1	20, 21	21
<i>Linaria vulgaris</i> Mill.	25	26	11, 12, 14, 15, 16, 20	11, 12, 13, 14, 15, 19
<i>Melampyrum</i> <i>nemorosum</i> L.	32	31	2, 3, 611, 12, 14, 16, 25	2, 3, 5, 6, 15, 16, 23, 25
<i>M. pratense</i> L.	18	19	2, 4, (6)	2, 3, 6, 8, (12)
<i>Odontites vulgaris</i> Moench	9	19	11, 12-14, 15	11, 14, 15
<i>Pedicularis kaufmannii</i> Pinzg.	6	8	12	11, 12, 25
<i>P. palustris</i> L.	2		16заболоч., карьер	

Таблица 2 (продолжение)

Вид	Встрече- но на р. Жизд- ре (всего 40 марш- рутов)	Встрече- но на р. Угре (всего 42 маршру- та)	Местообитания на р. Жиздре	Местообитания на р. Угре
<i>Rhinanthus angustifolius</i> C.C.Gmel.	14	16	7, 11, 12, 16	11, 12, 16, (13, 14, 15)
<i>R. minor</i> L.	7	7	12, 15, 16	10, 11, 12, 16
<i>Scrophularia nodosa</i> L.	27	27	6, 11, 16, 19, 25	2, 6, 11, 19, 23, 25, (3, 5)
<i>S. umhrosa</i> Dumort.	4	4	10	10
<i>Verbascum lychnitis</i> L.	1		15, 16	
<i>V. nigrum</i> L.	12	22	11, (12, 14, 19)	11, 12, 14, 16, (13, 19, 23)
<i>V. thapsus</i> L.	10	13	11, 14, 15	11, 12, 15, 19, (25)
<i>V. agrestis</i> L.		3		24
<i>V. anagallis-aquatica</i> L.	9	9	10, 20	10, 17
<i>V. arvensis</i> L.	14	6	11, 12, 13, 14	13, 14
<i>V. austriaca</i> L.	1		4, 15	
<i>V. beccabunga</i> L.	3	10	10	10
<i>V. chamaedrys</i> L.	35	37	2, 4, 6, 11, 12, 14, 25	2, 3, 5, 6, 11, 14, 16, 25
<i>V. incana</i> L.	6		4	
<i>V. longifolia</i> L.	21	30	12, 19	11, 12, 19, 20
<i>V. officinalis</i> L.	21	29	2, 4, 6, (11, 16)	2, 3, 6, (16, 25)
<i>V. opaca</i> Fries.	1	1	13	13
<i>V. prostrata</i> L.	1		11	
<i>V. scutellata</i> L.	5	8	12, 12	12, 21
<i>V. serpyllifolia</i> L.	9	16	12, 15, (3)	13, 15, (11, 12)
<i>V. spicata</i> L.	13	3	2, 4, 14	4, 5, 14, (11)
<i>V. spuria</i> L.	1	1	11	11
<i>V. teucrium</i> L.	7	20	11, 25	11, 12, 14, 25, (15, 16)
<i>V. verna</i> L.	15	17	14, (11, 15)	11, 12, 14, 15
<i>Utricularia minor</i> L.		4		9
<i>U. vulgaris</i> L.	5	11	18, 21	9, 18
<i>Plantago intermedia</i> DC	6	1	20	13
<i>P. lanceolata</i> L.	25	31	11, 12, 16, (15)	11, 12, 14, 16, (3, 5, 6)
<i>P. major</i> L.	29	32	15, 21, (11)	13, 15, 21, (3)
<i>P. media</i> L.	28	29	11, 12, 14, 15, 16	5, 11, 12, 14, 16
<i>P. scabra</i> Moench	2		15	
<i>Galium aparine</i> L.	3	11	19, 24	10, 19, 23
<i>G. boreale</i> L.	1	22	5	11, 12
<i>G. intermedium</i> Schult.	17	20	3, 25, (5, 6)	1, 3, 25, (5, 6)
<i>G. mollugo</i> L.	34	39	11, 12, 16; 5, 6, 14	3, 5, 11, 12, 15, 16; 2, 8
<i>G. mollugo</i> × <i>verum</i>	5	2	12	12
<i>G. odoratum</i> (L.) Scop.	9	6	1	1, 3, 25
<i>G. palustre</i> L.	19	27	12, 19-18, 28, (15)	9, 10, 12, 6, 18, 19, 27, (8)

Таблица 2 (продолжение)

Вид	Встрече- но на р. Жизд- ре (всего 40 марш- рутов)	Встрече- но на р. Угре (всего 42 маршру- та)	Местообитания на р. Жиздре	Местообитания на р. Угре
<i>G. physocarpum</i> Ledeb. (<i>G. rubioides</i> p. p. auct. non L.)	11	1	12, 25	
<i>G. rivale</i> (Sibth. et Smith) Griseb.	17	27	11, 12, 16, 22	10, 12, 16, 19, 23
<i>G. spurium</i> L.	5	1	15	12, 24
<i>G. trifidum</i> L.		4		9сплавнины
<i>G. triflorum</i> Michx.		1		2-3
<i>G. uliginosum</i> L.	18	17	10, 12, 16	10, 12, 16, 27
<i>G. verum</i> L.	23	21	11, 12, 14	11, 12, 14, 16, (25)
<i>Linnaea borealis</i> L.	11	3	2, 3	2
<i>Lonicera tatarica</i> L.	2		15	
<i>L. xylosteum</i> L.	27	30	1, 3, 25, (2, 6)	1, 3, 5, 6, 23, 25
<i>Sambucus racemosa</i> L.	17	16	2, 15, 25	2, 3, 5, 15, 23
<i>Viburnum opulus</i> L.	26	31	2, 3, 6, 10, 16, 25, 28	1, 3, 5, 6, (16, 23, 26)
<i>Adoxa moschatellina</i> L.	17	11	1, 3, 25, (2, 14)	1, 3, (23, 25)
<i>Valeriana officinalis</i> L. s.l	15	33	11, 12, 16	3, 5, 6, 10, 11, 12, 16
<i>Knautia arvensis</i> (L.) Coul.	29	38	11, 12, 16, 25	3, 5, 11, 12, 14, 16, (6, 15, 25)
<i>Scabiosa ochroleuca</i> L.	1		11	
<i>Succisa pratensis</i> Moench	6	24	6, 16	3, 6, 15, 16, (8)
<i>Echinocystis lobata</i> (Michx.) Torr. et Gray	9	21	19	19
<i>Adenophora liliifolia</i> (L.) A. DC.		1		11?
<i>Campanula</i> <i>bononiensis</i> L.	3	15	11	11, (5, 12)
<i>C. cervicaria</i> L.		2		6
<i>C. glomerata</i> L.	14	29	11, 12, 25	5, 6, 11, 12, 16, 25, (1, 13)
<i>C. latifolia</i> L.	10	13	1, (19, 25)	1, 25, (3, 19, 27)
<i>C. patula</i> L.	29	34	6, 11, 12, 15, 16, (14, 25)	3, 6, 11, 12, 1315, 16, (5, 14)
<i>C. persicifolia</i> L.	19	24	2, 6, 25, (3, 11)	3, 5, 6, 11, 25, (16)
<i>C. rapunculoides</i> L.	13	25	11, 12, 19, 25	11, 12, 16, 15, (3, 5, 19)
<i>C. rotundifolia</i> L.	29	26	2, 4, 11, 16, (14)	2, 3, 6, 11, (12, 13, 16)
<i>C. sibirica</i> L.	1		11	
<i>C. trachelium</i> L.	13	12	3, 25, (11)	1, 25, (3)
<i>Jasione montana</i> L.	15	19	11, 14, (15, 16)	11, 14, (2)
<i>Achillea cartilaginea</i> Ledeb.	18	5	12	11, 19

Таблица 2 (продолжение)

Вид	Встрече- но на р. Жизд- ре (всего 40 марш- рутов)	Встрече- но на р. Угре (всего 42 маршру- та)	Местообитания на р. Жиздре	Местообитания на р. Угре
<i>A. millefolium</i> L.	34	35	11, 12, 14, 15, 20, (2, 4, 25)	11, 13, 14, 15, 16, (3, 4, 19, 25)
<i>Ambrosia artemisiifolia</i> L.	1		15	
<i>Antennaria dioica</i> (L.) Gaertn.	12	17	2, 4	2, 5, (3, 11, 16)
<i>Anthemis arvensis</i> L.		3		13, 15
<i>A. cotula</i> L.	1		15	
<i>A. tinctoria</i> L.	3	2	11	11
<i>Arctium lappa</i> L.	3	4	15-1, 22	12, 22, (25)
<i>A. minus</i> (Hill) Bernh.	2	4	15	15, 23
<i>A. nemorosum</i> Lej.	1		1-15	
<i>A. tomentosum</i> Mill.	22	26	15, 22, (12, 19)	15, 19, (16, 23)
<i>Artemisia absinthium</i> L.	27	23	11, 12, 14, 15	11, 14, 15, (13, 19, 22)
<i>A. argyi</i> Levl. et Vaniot.	1		15	
<i>A. austriaca</i> Jacq.	2		15	
<i>A. campestris</i> L.	27	26	11, 12, 14, 15, 16	11, 12, 13, 14, 15, (16)
<i>A. scoparia</i> Waldst. et Kit.	1		Карьер	
<i>A. sieversiana</i> Willd.	1		15	
<i>A. vulgaris</i> L.	27	33	11, 12, 15, 19, 22	11, 12, 14, 15, 19
<i>Aster salignus</i> Willd.	1	1	15	15
<i>Bellis perennis</i> L.	1		12	
<i>Bidens cernua</i> L.	7	7	18, 20, 21	10, 18, 21
<i>B. tripartita</i> L.	16	21	19, 20, 21	10, 15, 21, 24
<i>Carduus acanthoides</i> L.	12	1	11, 12, 15, 25	11
<i>C. crispus</i> L.	19	24	19, 22	3, 15, 19, 22, 23; 10, 12, 13
<i>C. nutans</i> L.	5	1	12	12
<i>Carlina vulgaris</i> L. s. 1.	9	15	11, 14, 16	13, 14, 16
<i>Centaurea cyanus</i> L.	4	10	15	24
<i>C. jacea</i> L.	31	35	11, 12, 14, 15, 25	11, 12, 13, 14, 15, 16, (22)
<i>C. montana</i> L.		1		1
<i>C. phrygia</i> L.	6	6	6, 16	6, 15, 16
<i>C. scabiosa</i> L.	5	30	11, 12, 14	5, 11, 12, 15, 16, 25
<i>Chamomilla recutita</i> (L.) Rauschert		1		15
<i>C. suaveolens</i> (Pursh) Rydb.	10	13	12, 15, 21	13, 15
<i>Cichorium intybus</i> L.	22	27	11, 12, 15	11, 12, 14, 15, 19
<i>Cirsium arvense</i> (L.) Scop. s.str.	2		12	

Таблица 2 (продолжение)

Вид	Встрече- но на р. Жизд- ре (всего 40 марш- рутов)	Встрече- но на р. Угре (всего 42 маршру- та)	Местообитания на р. Жиздре	Местообитания на р. Угре
<i>C. heterophyllum</i> (L.) Hill		7		6, 16, (3, 15)
<i>C. oleraceum</i> (L.) Scop.	18	10	1, 7, 10, 27, 28, (3)	10, (3, 19, 23, 27)
<i>C. palustre</i> (L.) Scop.	7	15	бзаболоч., 10, 16	16, (12, 15)
<i>C. palustre</i> x <i>C.</i> <i>oleraceum</i>	1		6-19	
<i>C. polonicum</i> (Petrak) Iljin	6	1	11, 12	12
<i>C. setosum</i> (Willd.) Bess.	19	34	10, 12, 13, 15, 22	11, 10, 12, 13; 14, 24,
<i>C. vulgare</i> (Savi) Ten.	7	25	11, 15	11, 12, 14, 16, (6, 13, 22)
<i>Crepis biennis</i> L.		2		15, 13
<i>C. paludosa</i> (L.) Moench	14	11	1, 6, 16, 27, 28,	3, 10, 27, (23)
<i>C. praemorsa</i> (L.) Tausch	1	1	25	25
<i>C. sibirica</i> L.	1	1	25	25
<i>C. tectorum</i> L.	16	10	11, 14, 15	14, 15
<i>Erigeron acris</i> L.	20	17	11, 12, 14	11, 13, 14, 15
<i>E. canadensis</i> L.	20	25	11, 12, 14, 15, 20	11, 13, 14, (20)
<i>Eupatorium</i> <i>cannabinum</i> L.	4	1	10	10
<i>Filago arvensis</i> L.		6		14
<i>Galinsoga ciliata</i> (Rafin.) Blake (G. <i>quadriradiata</i> Ruitz et Pav.)	1	1	24-22	24
<i>Gnaphalium</i> <i>sylvaticum</i> L.	8	20	6, 11, 14	11, 13, 14, 16, (5, 24)
<i>G. uliginosum</i> L.	14	13	15, 19, 20	13, 14, 15, 21
<i>Helichrysum</i> <i>arenarium</i> (L.) Moench	13	3	11, 14	11, 14
<i>Hieracium jaccardii</i> Zahn		1		2
<i>H. umbellatum</i> L.	32	34	2, 4, 11, 12, 14, 16, 25	2, 3, 5, 6, 11, 12, 13, 14, 25
<i>Hypochoeris radiata</i> L.	5	1	15, карьер	15
<i>Inula britannica</i> L.	2	13	12, 15	12, 19, 20
<i>I. hirta</i> L.	3	6	11	11, 25, (5)
<i>I. salicina</i> L.	12	11	11, 25	11, 12, 25
<i>Jurinea cyanoides</i> (L.) Reichenb.	8		4	
<i>Lactuca serriola</i> L.	4	2	15	15

Таблица 2 (продолжение)

Вид	Встрече- но на р. Жизд- ре (всего 40 марш- рутов)	Встрече- но на р. Угре (всего 42 маршру- та)	Местообитания на р. Жиздре	Местообитания на р. Угре
<i>Lactuca tatarica</i> (L.) C. A. Mey.		1		14
<i>Lapsana communis</i> L.	13	24	1-15, 15	1-15, 3-15, 11, 14, 15, 23, 25
<i>Leontodon autumnalis</i> L.	23	29	15, 16	13, 14, 15
<i>L. hispidus</i> L.	13	23	11, 12, 16	11, 12, 15, (2, 5, 6)
<i>Leucanthemum vulgare</i> Lam.	31	37	11, 12,	11, 12, 13, 14, 5, 16
<i>Matricaria perforate</i> Merat	14	18	15	13, 15, 22, 24
<i>Mycelis muralis</i> (L.) Dumort.	4	19	2	2, 3, 6, 23
<i>Onopordum acanthium</i> L.	1		11	
<i>Petasites hybridus</i> (L.) Gaerth., Mey. et Scheb.	1		10-11 у села	
<i>P. spurius</i> (Retz.) Reichenb.	14		19, 20, (12-14)	
<i>Phalacrolooma annuum</i> (L.) Dumort.	1		15 в широколиственном лесу	
<i>P. septentrionale</i> (Fern. et Wieg.) Tzvel.	19	24	11, 12, 14, 16	11, 12, 13, 14, 15
<i>Picris hieracioides</i> L.	5	16	2, 15	5, 11, 12, 15, 16
<i>Pilosella onegensis</i> Norrl.	9	18	2, 12, 15, 16	6, 15, 16
<i>P. officinarum</i> F. Schultze Sch. Bip.	29	28	2, 3, 4, 5, 11, 14, (16, 25)	2, 3, 5, 11, 14, 15, 16
<i>Pulicaria vulgaris</i> Gaertner	1		12	
<i>Pyrethrum corymbosum</i> (L.) Scop.	1	1	25	25
<i>Rudbeckia laciniata</i> L.		1		16, 26
<i>Scorzonera humilis</i> L.	7	9	4, 6, 11	5, 25, (6)
<i>Senecio fluviatilis</i> Wallr.	5	16	10, 12, 19	10, 12, 19
<i>S. jacobaea</i> L.	13	21	11, 14	11, 12, 13, 14, 16, (5, 6)
<i>S. viscosus</i> L.	2		15	
<i>S. vulgaris</i> L.	1	1	15	24
<i>Serratula tinctoria</i> L.	3	6	25, (2, 14)	25, (6, 11)
<i>Solidago serotinoides</i> A. et D. Löve	1	2	15	15, 23
<i>S. virgaurea</i> L.	29	38	2, 3, 4, 6, 11, 12, 14, 16, 25	2, 3, 5, 6, 11, 12, 14, 16, 25, (23)

Таблица 2 (окончание)

Вид	Встрече- но на р. Жизд- ре (всего 40 марш- рутов)	Встрече- но на р. Угре (всего 42 маршру- та)	Местообитания на р. Жиздре	Местообитания на р. Угре
<i>Sonchus arvensis</i> L.	8	15	15, 24	13, 14, 15, 24
<i>S. asper</i> (L.) Hill	1	1	24	24
<i>S. oleraceus</i> L.	1	3	24	24
<i>Tanacetum vulgare</i> L.	30	33	11, 12, 15, 19, 25	11, 12, 13, 15, 19, 22
<i>Taraxacum officinale</i> Wigg.	34	29	12, 14, 15, 25	12, 13, 15, (10, 16, 23)
<i>Tragopogon dubius</i> Scop.	1		15	
<i>T. orientalis</i> L.	11	12	12, 25	12, 19
<i>Trommsdorffia</i> <i>maculata</i> (L.) Bernh.	7	2	25	11, 25
<i>Tussilago farfara</i> L.	19	20	10, 15, 19	10, 13, 15,
<i>Xanthium albinum</i> (Widder) H. Scholz	8		15	
<i>X. strumarium</i> L.	1		24	

3. Напротив г. Козельска особо выделяется ландшафт с высокими, до 8–10 м, **песчаными дюнами, поросшими разреженными сосняками** с комплексом песколюбивых видов, уникальным для Калужской области (и редким для Средней России в целом), и заболоченными междюнными понижениями. Только здесь произрастают *Lycopodiella inundata*, *Festuca beckeri*, *Koeleria cristata*, *K. glauca*, *Carex brizoides*, *C. dioica*, *C. juncella* (в канаве в заболоченном понижении), *Salix rosmarinifolia*, *Arenaria saxatilis*, *Dianthus arenarius*, *Otites parviflora*, *Pulsatilla patens* (на Угре известен из одной точки, где растет в небольшом числе), *Sempervivum ruthenicum*, *Aronia mitchurinii* Sckvorts. et Maitul. (распространяется по заболоченным по соснякам), *Potentilla arenaria*, *P. collina*, *Astragalus arenarius*, *Chamaecytisus ruthenicus* (как и следующий вид, был собран А.К. Скворцовым в сосняках нижнего течения Угры у с. Дворцы, с территории, уже близкой к Оке и не вошедшей в изучавшийся нами район), *Genista tinctoria*, *Radiola linoides*, *Centunculus minimus*, *Veronica incana*, *Jurinea cyanoides*. В большом числе встречаются редкие на Угре *Koeleria grandis*, *Carex ericetorum* (этот вид растет и по окрестным соснякам и выходит здесь на пустоши), *C. vaginata* (растет и по окраинам переходных болот, и по локальным понижениям в ельниках), *Polygonatum odoratum*, *Sedum acre*, *S. maximum*, *Rubus nessensis*, *Veronica spicata*, *Helichrysum arenarium*.

По этим боровым пескам проходит железная дорога, где **на насыпи** встречается, а иногда и распространяется целый ряд адвентивных видов (условия вокруг моделируют более южные территории), тот же процесс идет по обочинам проселочной дороги, идущей параллельно: *Agropyron cristatum*, *Anisantha tectorum*, *Avena fatua*, *Elymus fibrosus*, *Eragrostis minor*, *Carex supina* (разрастается на площади в несколько метров), *Ulmus pumila*, *Gypsophilla altissima*, *Allysum*

calicinum, *Camelina microcarpa*, *Erucastrum gallicum*, *Erysimum hieracifolium*, *Sisymbrium altissimum*, *Syrenia montana*, *Potentilla bifurca*, *Lathyrus pallescens*, *L. tuberosus*, *Dracocephalum thymiflorum*, *Salvia tesquicola*, *Thymus loevyanus*, *Chaenorhinum minus* (растет и на отмелях), *Veronica austriaca* (растет уже и по опушке близлежащих сосняков), *Plantago scabra*, *Ambrosia artemisiifolia*, *Artemisia austriaca*, *A. sieversiana*, *Senecio viscosus*.

На насыпи, а также по обочинам дорог и различным нарушенным местообитаниям, реже по отмелям встречается комплекс маревых и амарантовых, отсутствующий севернее, на Угре: *Atriplex hastata*, *A. nitens*, *A. patula* (этот вид был отмечен в небольшом числе на Угре), *A. tatarica*, *Chenopodium hybridum*, *Ch. rubrum*, *Corispermum declinatum*, *C. hyssopifolium* (отмечалась и по отмелям, а А.К. Скворцовым собрана в низовьях Угры у д. Дворцы, где тоже росла в небольшом числе на отмелях), *C. marshaliellii* Stev. (в небольшом числе была собрана на отмелях против Козельска), *Kochia scoparia*, *Salsola australis*, *Amaranthus albus*, *A. blitoides*.

4. **Пойма Жиздры** в отличие от Угры сложена песками, в которых русло весьма неустойчиво. Поэтому здесь много **озер-старич** (которые к тому же и лучше прогреваются). Только по старицам Жиздры отмечены *Salvinia natans*, *Typha angustifolia*, *Potamogeton acutifolius*, *P. trichoides*, *Alisma lanceolatum*, *Lemna gibba*, *Rumex hydrolapathum*, *Ranunculus trichophyllus*, *Trapa natans*, *Sium latifolium*.

Заметно чаще и в большем числе, чем на Угре, на Жиздре встречаются следующие прибрежно-водные и водные виды: *Typha latifolia*, *Stratiotes aloides*, *Glyceria maxima*, *Carex pseudocyperus*, *Iris pseudacorus*, *Oenanthe aquatica*, *Hottonia palustris*.

Только в **пойме Жиздры** и по опушкам на песках отмечены *Koeleria delavignei*, *Dianthus borbasii*, *Scleranthus perennis*, *Allysum desertorum*, *Crataegus curvisepala*, *Ononis arvensis* – в нижнем течении, *Viola persicifolia*, *Cirsium arvense* (L.) Scop, s.str. А.В. Крылов в 2003 г. нашел *Cardamine trifida* – новость для Калужской области.

По всей пойме в массе произрастают и некоторые из видов аспектируют (а на Угре отмечены в меньшем числе или лишь в нижнем течении): *Agrostis vinealis*, *Beckmannia eruciformis*, *Carex praecox*, *C. vulpina*, *Polygonum bistorta*, *Arenaria serpyllifolia*, *Herniaria glabra*, *Caltha palustris*, *Myosurus minimus*, *Ranunculus sceleratus*, *Draba nemorosa*, *Lepidium densiflorum*, *Filipendula vulgaris*, *Fragaria viridis* (на Угре растет в основном по склонам, а в долине Жиздры растет в массе и в пойме, причем встречаются растения с очень крупными, 2–3 см, цветками), *Potentilla goldbachii*, *Polygala comosa*, *Euphorbia virgata*, *Carum carvi*, *Daucus carota*, *Androsace septentrionalis*, *Myosotis stricta*, *Scutellaria hastifolia*, *Veronica arvensis*, *Galium physocarpum* (G. rubioides p. p. auct. non L.), *Achillea cartilaginea*, *Carduus acanthoides*, *C. nutans*, *Cirsium polonicum*, *Crepis tectorum*.

5. На **лугах у мелких речек р. Жиздры** отмечены не растущие на Угре *Trisetum sibiricum*, *Veratrum lobelianum*, *Listera ovata*, *Arabis gerardii*, *Myosotis nemorosa*, *Pedicularis palustris*. И в большем числе, чем на Угорском участке, *Hierochloa odorata* (также и по опушкам сосняков и в пойме), *Salix starkeana*.

6. Существенно различается и **флора отмелей и берегов** – лишь на **Жиздре** произрастают *Cyperus fuscus*, *Scirpus radicans*, *Salix acutifolia*, *Polygonum persicaria*, *Rorippa × armoracioides* (хотя один из родительских видов распространен уже на Угре), *Chaenorhinum minus*, *Plantago intermedia*, *Petasites spurius*, *Xanthium*

albinum. Только на прирусловом валу р. Жиздры (а на Угре пока нет) натурализуется *Acer negundo*. На отмелях у р. Серены Д.И. Литвинов [30] указывал *Ruscus flavescens* в окрестностях д. Шамордино, а А.Ф. Флеров [31] – для Жиздры и Серены без уточнения местонахождений.

На отмелях в большом числе растут редкие в этом местообитании на Угре *Alopecurus aequalis* (в то время как близкий вид *A. geniculatus* растет в основном по колеям дорог), *Eleocharis palustris*, *Polygonum convolvulus*, *Limosella aquatica*.

Зато отмечены лишь на отмелях Угры: *Acorus calamus*, *Juncus nastantus*. По берегам и прирусловым валам Угры в большом числе растут виды, которые на Жиздре встречаются реже, в меньшем числе или даже в других местообитаниях: *Scirpus lacustris*, *Salix alba*, *S. dasyclados*, *S. viminalis*, *Salix pentandra* × *S. fragilis*, *Polygonum dumetorum* (в долине Жиздры отмечен лишь на вырубках), *P. lapathifolium* L. s. 1., *Cucubalus baccifer*, *Rorippa sylvestris*, *Inula britannica*, *Senecio fluviatilis*.

7. Отдельно расположенный участок “Чертово Городище” с выходами песчанника также характеризуется уникальными находками: *Polypodium vulgare*, *Dryopteris carthusiana* × *D. expansa*, *Sparganium glomeratum*, *Carex disperma*, *Epipactis atrorubens*.

8. Существенно различается состав флоры черноольшаников в бассейнах этих рек (кстати, *Alnus glutinosa* растет в целом чаще на Жиздре), на Жиздринском участке они существенно богаче по флоре, только здесь отмечена *Carex paniculata* и значительно чаще растут *C. acutiformis*, *C. appropinquata*, *C. cespitosa*, *C. riparia*, *Epilobium palustre*.

Нельзя не упомянуть, что именно здесь по поймам лесных ручьев местами развиваются настоящие приручьевые ельники, где отмечены *Glyceria lithuanica*, *Poa remota*, *Carex loliacea*.

Еще один вид, характеризующий этот участок, – *Equisetum variegatum* в придорожной канаве.

Угорской участок характеризуется следующими особенностями.

1. Здесь проходит граница распространения ряда более северных видов, связанных с хвойными и хвойно-широколиственными лесами, *Lerchenfeldia flexuosa*, *Goodyera repens*, *Malaxis monophyllos*, *Hepatica nobilis*, *Jovibarba sobolifera*, *Viola selkirkii*, *Sanicula europaea*, *Moneses uniflora*, *Arctostaphylos uva-ursi*, *Galium triflorum*, *Hieracium jaccardii*.

Значительно чаще (и в более разнообразных сообществах) встречаются *Gymnocarpium dryopteris*, *Dryopteris expansa*, *Lycopodium clavatum* (однако распространение других плаунов не различается), *Juniperus communis*, *Actaea spicata*, *Malus sylvestris*, *Rubus saxatilis*, *Oxalis acetosella*, *Viola nemoralis*, *Circaea alpina*, *Epilobium montanum*, *Pyrola minor*, *Hypopitys monotropa*. Всего в двух местах, но зато в большом числе растет *Anemone nemorosa*.

Чаще и на более разнообразных местах регистрировалась *Valeriana officinalis*, но не исключено, что эти указания относятся к разным микровидам.

Из старых усадеб распространяется (вероятно, условия вполне благоприятны) *Abies sibirica*, совершенно натурализовалась и расселяется *Myosotis sylvatica*, на месте бывших поселков растет *Populus balsamifera* L. (*P. longifolia* Fisch) и в одной точке, но в большом числе отмечена *Lilium martagon*.

По склонам долины Угры, поросшим широколиственным лесом, чаще и в большем числе, чем в широколиственных лесах Жиздры, растут *Polystichum braunii*, *Brachypodium sylvaticum*, *Corydalis cava*, *C. intermedia*.

2. На этой территории имеются **переходные и верховые болота** (значительно превышающие по площади болота в междюнных понижениях Козельского района). Ряд редких видов растет на **сплавинах** вокруг озер. Не встречаются на Жиздре *Potamogeton gramineus*, *Scheuchzeria palustris*, *Calamagrostis langsdorffii*, *Carex limosa*, *C. omskiana*, *Rhynchospora alba*, *Chamaedaphne calyculata*, *Utricularia minor* (по канавам чаще растет *U. vulgaris*), *Galium trifidum*. В большем числе произрастают *Carex lasiocarpa*, *Eriophorum polystachyon* *E. vaginatum*, *Thyselinum palustre*, *Viola epipsila* (в окрестностях), *Andromeda polifolia*, *Ledum palustre*, *Oxycoccus palustris*.

3. Только здесь имеется **материковое озеро** у д. Озерки с уникальной флорой: *Potamogeton praelongus*, *Potamogeton obtusifolius*, *Scolochloa festucacea*, *Elatine hydropiper*.

4. **Небольшие реки** с каменистым дном и холодной водой (за счет множества ключей) – притоки Угры р. Воря и р. Ресса имеют свойственный более северным флорам набор видов (в том числе и гибридогенных): *Potamogeton × babingtonii*, *Potamogeton × decipiens* (растет и в самой Угре), *Ranunculus circinatus* (отмечен и в притоке Жиздры р. Серены, но в долине р. Угры встречается в большем числе), *R. kauffmannii*, *Hippuris vulgaris* (единично отмечен и в р. Сосенке – притоке р. Жиздры). В самой Угре по заводям растет *Myriophyllum spicatum* (довольно редкая на р. Жиздры), по мнению А.А. Шмытова, этот вид в Калужской области предпочитает минерализованную воду, хотя севернее наблюдался нами и в водоемах с признаками олиготрофии.

Чаще отмечены, но это связано с недостатком описаний водной флоры Жиздры, *Potamogeton lucens*, *P. pectinatus*, *P. perfoliatus*, по данным А.А. Шмытова, они также часты и на Жиздре.

5. Существенную разницу в распространении ряда видов обуславливает проходящая по низовьям Угры юго-восточная **граница ареала серой ольхи** (*Alnus incana*), ряд видов, в массе встречающихся по сероольшаникам, растет здесь также в большом числе по обочинам дорог и у ручьев в елово-широколиственных лесах или в сложных ельниках – это *Festuca gigantea*, *Rumex obtusifolius*, *Moehringia trinervia*, *Myosoton aquaticum*, *Silene dioica* (этот вид вообще отсутствует на Жиздре), *Stellaria nemorum* *Alliaria petiolata*, *Cardamine impatiens*, *Circaea intermedia* (в овраге), *C. lutetiana*, *Chaerophyllum aromaticum*, *Galium aparine*, *Mycelis muralis*. На Жиздринском участке эти виды встречаются или преимущественно по обочинам дорог, или по оврагам в широколиственных лесах (в засеках), а иногда еще и на мусорных местах. *Geranium robertianum* растет в широколиственных лесах в засеках на Жиздринском участке, а на Угорском – по сероольшаникам.

Именно по сероольшаникам в большом числе распространяются *Sorbaria sorbifolia* – на площади в несколько километров, *Symphytum asperum* и *Solidago serotinoidea*. Способность ряда заносных видов натурализоваться в пойменных сероольшаниках объясняется, видимо, 1) относительным богатством почвы в них (многие адвентивные виды нитрофильны), 2) некоторыми нарушениями растительного покрова, регулярно происходящими в поймах и освобождающими локальные участки для первоначального появления чужеродных видов.

6. На Залидовских лугах (части палеодолины Оки) были отмечены по **старицам** *Zizania aquatica*, *Potamogeton pusillus* L. s. str., а по самим лугам растет *Euphorbia semivillosa*.

7. На Жиздринском и Угорском участках различается **флора лугов как пойменных, так и материковых**. По пойме и на приустьевом валу у р. Угра встре-

чены отсутствующие на Жиздре *Trisetum flavescens*, *Carex atherodes*, *Delphinium elatum*, *Thalictrum flavum*, *Barbarea stricta*, *Sisymbrium strictissimum*, *Filago arvensis* (странно, но этот вид не отмечен по сбитым пескам на Жиздринском участке). На опушке березняка собран *Campanula cervicaria*.

В значительно большем числе растут *Rumex pseudonatronatus*, *Dianthus fischeri*, *Saponaria officinalis*, *Bunias orientalis* (местами аспектирует), *Agrimonia eupatoria*, *Trifolium arvense*, *T. aureum*, *Centaureum erythraea*, *Cuscuta epithymum*, *Verbascum nigrum*, *Galium boreale*, *G. palustre*, *G. rivale*, *Valeriana officinalis*, *Succisa pratensis*, *Campanula glomerata*, *Cirsium vulgare*, *Leontodon hispidus*, *Carlina vulgaris* L. s. 1., *Phalacrolooma septenprionale* (по пустошам в пойме – в массе), *Picris hieracioides*, *Pilosella onegensis*.

8. В бассейне Угры сохранились **олиготрофные низкотравные лужки** по небольшим ручьям, в последнее время исчезающие в связи с прекращением сенокосения и выпаса, где отмечены *Ophioglossum vulgatum*, *Sieglingia decumbens*, *Salix bebbiana*, *Polygala amarella*, *P. vulgaris*, *Viola uliginosa*, *Gentiana pneumonanthe*, *Cirsium heterophyllum* (в бассейне р. Жиздры редок), *Cirsium palustre* (7 маршрутов на Жиздре, 14 на Угре).

9. Нельзя не отметить ряд редких **орхидных**, отмеченных только на Угорском участке: *Cephalanthera longifolia*, *Hermidium monorchis*, *Orchis militaris*. Значительно чаще и в более разнообразных местообитаниях растет *Platanthera bifolia*.

Различаются флора **сорняков и состав растений на обочинах дорог**.

Лишь на Жиздре: *Apera spica-venti* (на Угре не зарегистрирована, хотя, возможно, просматривалась), *Bromus commutatus*, *Digitaria aegyptiaca*, *Juncus compressus* (в верховьях Угры почти не встречается, а на Жиздре растет и по ключевым болотам, и по сыроватым лугам в поймах ручьев), *Herniaria polygama*, *Silene noctiflora*, *S. viscosa*, *Chorispora tenella*, *Sisymbrium loeselii*, *Heracleum sosnowskyi* (широко распространился по территории, местами на залежах образует сплошные заросли, широкой полосой растет местами вдоль шоссе), *Asperugo procumbens*, *Lamium amplexicaule*, *Anthemis cotula*, *Artemisia scoparia*, *Tragopogon dubius*, *Xanthium strumarium*. Чаще на Жиздре: *Bromus mollis* (растет в большом числе по обочинам дорог), *Poa supina* (местами на лесных полянах растет на площадях в несколько квадратных метров), *Descurainia sophia*, *Pastinaca sativa*, *Galium spurium*, *Hypochoeris radiata*.

Лишь на Угре: *Bromus japonicus*, *B. secalinus*, *Rumex longifolius*, *Lupinus luteus*, *Oxalis stricta*, *Euphorbia helioscopia*, *Epilobium collinum*, *Oenothera oakesiana*, *Galeopsis tetrahit*, *Lamium hybridum*, *Stachis annua*, *Veronica agrestis*, *Anthemis arvensis*, *Crepis biennis*. Чаще на Угре: *Setaria glauca* (в то время как *S. viridis* почти не изменил частоты, а по наблюдениям С.Р. Майорова, на Жиздре растет чаще), *Juncus tenuis* (на Жиздре реже), *Lupinus polyphyllus* (в массе разрастается по обочинам, выходит на пустоши, а потом и на луга в пойме), *Trifolium hybridum*, *Vicia angustifolia*, *V. hirsuta*, *V. villosa*, *Epilobium tetragonum*, *Myosotis arvensis*, *Galeopsis bifida*, *G. ladanum*, *G. speciosa*, *Veronica serpyllifolia* (местами на залежах в большом числе), *Gnaphalium sylvaticum*.

Очень любопытен **различный состав флоры на южных склонах** в долинах рек. Так как именно они являются резерватом для сохранения и проникновения степных видов (так называемый феномен “Окской флоры” и вообще видов, широко распространенных южнее). Долина р. Жиздры расположена южнее, поэтому наличие ряда видов, отсутствующих на Угре, здесь представляется вполне естественным: *Festuca valesiaca* (есть и еще один вид из этого комплекса – *Festuca rupicola*), *F. trachyphylla* (производит впечатление аборигенного ви-

да, на Угре растет реже, в меньшем числе и только по обочинам дорог), *Koeleria sabuletorum*, *Allium rotundum*, *Thesium arvense*, *Th. ebracteatum*, *Dianthus armeria*, *Potentilla heptaphylla*, *P. recta* L., *Rhamnus cathartica* (на Угре редок), *Viola elatior*, *Seşeli annuum* (на Угре единично), *Androsace elongata*, *Myosotis suaveolens*, *Nonea pulla*, *Ballota nigra*, *Salvia pratensis* (на Угре один раз), *Salvia verticillata*, *Verbascum lychnitis*, *V. × collinum* Schrad. (*V. nigrum* × *thapsus*), *Veronica prostrata*, *Campanula sibirica*, *Onopordum acanthium* и также *Cynoglossum officinale* (известен из Угры с одной точки), *Echium vulgare* (на Угре встречается реже – в двух местах), *Lappula squarrosa* (на Угре в одной точке), *Lithospermum officinale* (на Угре – в одной точке). На склонах речных долин, поросших липняком или березняком с дубом, отмечены *Lathyrus niger* и один раз *Vicia dumetorum* (новость для Калужской области, вторая находка этого вида в России).

Но в это же время ряд южных видов, найденных в долине Угры, отсутствует на Жиздре: *Bromopsis riparia* (в долине р. Жиздры отмечен только на железнодорожной насыпи), *Anthericum ramosum*, *Arabis pendula*, *Astragalus cicer*, *A. glycyphyllos*, *Coronilla varia* (на Жиздре растет только по вторичным местообитаниям), *Vicia tenuifolia*, *Viola suavis*, *Phlomis tuberosa*, *Salvia glutinosa*, *Thymus marschallianus*, *T. pulegioides* (западный вид, на Жиздре известен в одной точке близ обочины дороги), *Adenophora liliifolia*. Чаще и в значительно большем числе на Угре растут *Carex caryophyllea*, *C. montana*, *Anemone sylvestris*, *Potentilla alba*, *Anthyllis macrocephala*, *Lathyrus sylvestris*, *Trifolium alpestre*, *Linum catharticum* (этот вид, конечно же, не южный, но связан с обнажениями известняков по долине Угры), *Viola hirta*, *Nepeta pannonica*, *Origanum vulgare*, *Veronica teucrium*, *Campanula bononiensis*, *C. rapunculoides*, *Centaurea scabiosa*.

Чем можно объяснить своеобразие южных склонов на Угре и наличие ряда южных видов только на них? Не исключено, что распространение “Окской флоры” могло идти не только с юга, но и из современного анклава, находящегося севернее по Оке в окрестностях Лужков. А.К. Скворцов [32] отмечал, изучая долину Оки, как число южных видов сокращалось при продвижении от Лужков к югу, что было подчеркнуто еще и Д.И. Литвиновым. Вторая возможная причина – это то, что часть современной долины Угры от ее устья до пос. Товарково (устья р. Шани) представляет собой палеодолину Оки. Таким образом, низовья Угры, это, можно сказать, даже часть долины Оки, а не собственно Угры. Третий немаловажный момент – общее направление течения Жиздры на изучаемом участке более меридиональное, чем на Угре: направление течения Угры на изучаемом участке – с запада на восток, а Жиздры – с юга на север. Кроме того, склоны долины Угры сложены более твердыми породами, чем склоны долины Жиздры, и пойма значительно уже. Поэтому число подходящих южных склонов на Угре значительно больше – почти в каждой излучине есть южный склон, а иногда и подобие “цирка”, защищенного от неблагоприятных внешних воздействий (именно такое строение “цирка”, аккумулирующего тепло, свойственно и окрестностям Лужков). Все излучины же Жиздры локализованы в песчаной пойме, а общий характер склонов долины скорее западный и восточный, чем северный и южный. Может сказываться и разница в подстилающих породах – моренах московского оледенения на Угре и днепровского – на Жиздре, хотя возраст выходов известняков в общем одинаковый – каменноугольные отложения.

Различается флора ключевых болот на склонах – на Жиздре распространены или отмечены *Catabrosa aquatica*, *Glyceria notata* (на Угре растет преимущественно по колеям дорог, а здесь по ключам встречается форма с сизыми побе-

гами, растущая в массе именно по ключам), *Eriophorum latifolium*, *Juncus inflexus*, *Dactylorhiza cruenta*, *Rumex aquaticus* × *confertus* (*Rumex dolosus* Valt), *Eupatorium cannabinum*, *Petasites hybridus*. На Угре чаще встречаются *Triglochin palustris*, *Glyceria nemoralis*, *Carex panicea*, *Epilobium nervosum*, *E. roseum*, *Veronica beccabunga*. Часть этих различий, видимо, связана с большей облесенностью Угорских склонов.

Из изложенного выше можно сделать несколько общих выводов.

Метод маршрутно-флористического описания территории позволяет описать различия в распространении видов и выявить не только различия по частоте встречаемости, но и по местообитаниям на локальных территориях. Причины некоторых изменений не очевидны (например, бореальные *Linnaea borealis* и *Festuca ovina*, более часто встречаются на Жиздре, чем на Угре), но именно в этих изменениях и проявляется своеобразие территорий. Даже близлежащие (в пределах одного речного бассейна Оки) локальные территории могут существенно различаться не только по составу флоры, но и особенностям распространения растений.

При некоторых изменениях условий обитания на разных территориях в сходных местообитаниях нередко обитают разные, но родственные виды – таких примеров на изложенном материале много: на Жиздре по отелям *Polygonum persicaria* на Угре сменяется *P. lapatifolium*, *P. convolvulus* – *P. dumetorum*, *Rorippa* × *armoracioides* на Жиздре – *R. sylvestris* на Угре; на приустьевом валу Жиздры обычна *Salix acutifolia*, а на Угре – *S. dasyclados* и *S. viminalis* (а распространение *S. triandra* не меняется); по низкотравным лугам Жиздры растет *Trisetum sibiricum*, там же и на склонах – *Polygala comosa*, а на Угре по низкотравным лугам – *Polygala amarella* и *Polygala vulgaris*, по пойменным лугам – *Trisetum flavescens*; по пойменным лугам Жиздры – *Galium physocarpum*, там же на Угре – *G. boreale*, у ключей на Угре – *Glyceria nemoralis*, на Жиздре – *G. notata*, в засеках на Жиздре в массе – *Corydalis marschalliana*, а по широколиственным участкам долины Угры – *C. cava*. На обочинах дорог в долине Жиздры обычен *Juncus compressus*, а на Угре – *J. tenuis*. Возможно, как отмечал В.И. Василевич [33, 34], эти отличия носят статистический характер, когда случайным образом на одну территорию попадает и распространяется один вид, а на другую – другой, что бывает верно при описании небольших локальных участков, но может верно и на большой площади.

Кроме того, имеется ряд преимуществ маршрутно-флористического метода (Флористических описаний отдельных маршрутов, с указанием местообитаний, в которых встречен вид):

1) Прослеживается распределение видов по территории и появляется возможность привязки к определенной площади и сравнения с геологическими и географическими историческими, антропогенными и др. данными.

2) Можно составить детальное описание экологической приуроченности вида на изучаемой локальной территории, не ссылаясь на общие данные из определителей, и выявить специфику именно этого района. Ранее подобная оценка давалась пост-фактум.

3) Основные показатели, к отражению которых применялось понятие “активность” [разнообразие заселенных им экотопов (эвритопные и стенопотные); степень равномерности распределения видов на территории: частота присутствия вида в характерном для него экотопе (повсеместные и спорадически распространенные) и частота экотопа на территории для стенопотных видов; обилие на основных местообитаниях], находят отражение при флористических описаниях (причем во флорах со значительно большим числом видов). По сравнению

с геоботаническими методами повышается скорость описания (особенно заметно на мозаичной территории).

4) Полученные данные по флоре отдельных ландшафтных выделов могут быть использованы также при описании экотроп или выделения ключевых ботанических территорий. Закладываются основы мониторинга флоры.

5) Выделяются потенциально агрессивные инвазивные виды и уязвимые для их внедрения естественные местообитания на данной локальной территории.

В заключение хотелось бы поблагодарить за обсуждение методики работы А.В. Щербакова, В.С. Новикова, М.С. Игнатова, А.К. Скворцова, С.Р. Майорова.

Мы благодарны за помощь в организации работ администрации национального парка "Угра", особенно директору В.П. Новикову и сотрудникам М.И. Алексанину, Т.А. Гордеевой, В.А. Гришенкову, А.Н. Иванову, Л.П. Колобаевой, С.Н. Морозову, С.М. Новикову, В.В. Образцовой, А.С. Образцову, Д.М. Павлову, Т.И. Павловой, Н.А. Пиликову, М.И. Тропиной, З.П. Якушкиной, Н.К. Храпунову и многим другим, а также признательны И.Н. Модину (МГУ, кафедра геофизики) и В.Н. Морозову (селекционер, д. Люблинка), Н.В. Воронкиной (КГПУ).

Существенную помощь в сборе гербарного материала оказали сотрудники и студенты кафедры высших растений биологического факультета МГУ С.В. Полевова, Я.В. Косенко, М.Д. Логачева, С.С. Панкова, Е.А. Грошникова, В.А. Печерская, М.В. Ремизова, сотрудники ГБС Е.О. Королькова, Н.С. Тихомирова, И.А. Шанцер и В.И. Золотов, а также А.Н. Решетников.

Работа выполнена за счет гранта РФФИ проекту 04-04-49641 а.

ЛИТЕРАТУРА

1. Щербаков А.В., Тихомиров В.Н. Сбор и первичная информация при изучении региональных флор водоемов // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1994. Т. 99. Вып. 3. С. 111–116.
2. Щербаков А.В., Полевова С.П., Решетникова Н.М. К динамике изучения флоры особо охраняемой природной территории // История и развитие идей П.П. Семенова-Тян-Шанского в современной науке и практике школьного образования: Материалы Всерос. науч.-практ. конф., посвящ. 175-летию со дня рождения П.П. Семенова-Тян-Шанского. Липецк, 2002. Т. 2: Зоология, ботаника, экология. С. 208–209.
3. Юрцев Б.А. Флора Сунтар-Хаята: Проблемы истории высокогорных ландшафтов Северо-Востока Сибири. Л.: Наука, 1968. 235 с.
4. Миркин Б.М., Наумова Л.Г., Соломец А.И. Современная наука о растительности. М.: Логос. 2000. 264 с.
5. Скворцов А.К. Изучение флоры запада Нечерноземного центра (Брянской, Калужской и Смоленской областей) // Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики: Материалы II рабочего совещ. по сравн. флористике, Неринга. 1983. Л., 1987. С. 203–209.
6. Скворцов А.К. Некоторые новые данные о флоре Смоленской и Калужской областей // Ботан. материалы гербария Ботан. ин-та АН СССР. 1961. Т. 21. С. 438–450.
7. Скворцов А.К. Прогресс в изучении флоры западных областей Нечерноземного центра РСФСР (Брянской, Калужской, Смоленской) // Состояние и перспективы исследования флоры Европейской части СССР: (Материалы совещ., Декабрь, 1983). М., 1984. С. 10–15.
8. Скворцов А.К. О распространении элементов Окской флоры в южных районах Московской области и в соседних районах Тульской и Калужской областей // Растительность и почвы нечерноземного центра Европейской части СССР. М., 1969. С. 76–97.
9. Скворцов А.К. Материалы к флоре Калужской области // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2005. Т. 110, вып. 2. С. 73–80.
10. Скворцов А.К. Река Угра – жемчужина среднерусской природы // Природа. 1980. № 9. С. 14–24.

11. Лукин В.Б., Майоров С.Р., Щербаков А.В. Новые данные о флоре водоемов юго-востока Калужской области // Сб. тез. докл. "Биологическое разнообразие Калужской области. Проблемы и перспективы развития особо охраняемых природных территорий". Калуга, 1996. Ч. 2. С. 18–21.
12. Майоров С.Р. Дополнения к калужской флоре // Флористические исследования в Центральной России: Материалы науч. конф. "Флора Центральной России", Липецк, 1–3 февр. 1995 г. М., 1995. С. 58–60.
13. Майоров С.Р. К биологии плауна заливаемого в Калужской области // Сб. тез. докл. "Биологическое разнообразие Калужской области. Проблемы и перспективы развития особо охраняемых природных территорий". Калуга, 1996. Ч. 2. С. 15–17.
14. Майоров С.Р. Некоторые итоги изучения флоры Козельского района Калужской области // Там же. С. 3–6.
15. Майоров С.Р. Новые сведения о распространении некоторых видов растений в Центральной России // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1996. Т. 101, вып. 3. С. 86–90.
16. Майоров С.Р. О распространении чабрецов в Калужской области // Вопросы археологии, истории, культуры и природы Верхнего Поочья: Тез. докл. VII конф., 17–18 апр. 1997 г. Калуга: Гриф, 1998. С. 208–210.
17. Майоров С.Р. Пустырь у г. Козельска – один из перспективных пунктов мониторинга адвентивной флоры Калужской области // Краеведческие исследования в регионах России: Материалы Всерос. науч.-практ. конф., посвящ. столетию со дня рождения А.И. Куренцова, 2–4 марта 1996 г. Орел, 1996. Ч. 2: Ботаника, география, экология, методика и другие вопросы краеведения. С. 17–18.
18. Майоров С.Р., Волоснова Л.Ф., Дараган Е.А. Новые флористические находки в Калужской области // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1993. Т. 98, вып. 6. С. 118–122.
19. Воронкина Н.В. Флора макрофитов пойменных озер р. Жиздры // Вопросы археологии, истории, культуры и природы Верхнего Поочья: Материалы IX конф., 21–23 марта 1999 г. Калуга, 2001. С. 272–274.
20. Воронкина Н.В., Романова Р.А. Редкие виды растений, находящиеся под угрозой исчезновения на территории Дзержинского района Калужской области // Изучение природы бассейна реки Оки: Тез. докл. Межрегион. науч.-практ. конф. "Река Ока – третье тысячелетие", г. Калуга, 21–25 мая 2001 г. Калуга, 2001. С. 54–56.
21. Воронкина Н.В., Романова Р.А. Флора боров на дюнах Калужской области // Флористические исследования в Центральной России на рубеже веков: (Материалы науч. совещ. (Рязань, 29–31 янв. 2001 г.)). М., 2001. С. 47–49.
22. Воронкина Н.В., Романова Р.А., Шмытов А.А. Редкие и исчезающие виды растений, произрастающие в Дзержинском и Юхновском районах Калужской области // Природа и история Поугорья: (Краеведческие очерки). Калуга, 2001. Вып. 2. С. 49–57.
23. Воронкина Н.В. Окрестности Николо-Ленивца – уникальная природная территория Калужской области // Сб. тез. докл. "Биологическое разнообразие Калужской области. Проблемы и перспективы развития особо охраняемых природных территорий". Калуга, 1996. Ч. 2. С. 81–83.
24. Шмытов А.А. Новости для флоры водоемов Калужской области // Флористические исследования в Центральной России на рубеже веков: Материалы науч. совещ. Рязань, 29–31 янв. 2001 г. М.: Ботан. сад МГУ, 2001. С. 163–165.
25. Шмытов А.А. Флора водоемов бассейна реки Угры (Калужская область) // Труды регионального конкурса научных проектов в области естественных наук. Калуга, 2002. Вып. 3. С. 356–373.
26. Шмытов А.А. Флора водоемов бассейна реки Угры в Калужской области // Известия Калужского Общества изучения природы местного края. Калуга, 2002. Кн. 5: Сборник научных трудов / Под ред. В.Е. Кузьмичева и С.К. Алексеева. С. 186–210.
27. Шмытов А.А. Флора водоемов бассейна р. Оки (Калужская область) // Труды регионального конкурса научных проектов в области естественных наук. Калуга, 2003. Вып. 4. С. 191–205.
28. Шмытов А.А., Щербаков А.В. Интересные находки во флоре водоемов Калужской области // Вопросы археологии, истории и природы Верхнего Поочья: Материалы VIII регион. науч. конф., 17–19 марта 1999 г. Калуга, 2001. С. 284–288.

29. Решетникова Н.М., Скворцов А.К., Майоров С.Р., Воронкина Н.В. Сосудистые растения национального парка "Угра": (Аннотированный список видов) // Флора и фауна национальных парков. Калуга, 2005. Вып. 6.
30. Литвинов Д.И. Список растений дикорастущих в Калужской губернии, с указанием полезных и вредных. Калуга, 1895. 112 с.
31. Флеров А.Ф. Флора Калужской губернии. Калуга: Оценочно-стат. отд. Калуж. губернской земской управы, 1912. Ч. 1: Литература по флоре Калужской губернии. 61 с.; Ч. 2: Собственные исследования. 435 с.; Ч. 3: Список растений Калужской губернии. 264 с.
32. Скворцов А.К. О распространении элементов окской флоры в южных районах Московской области и в соседних районах Тульской и Калужской областей // Растительность и почвы нечерноземного центра Европейской части СССР. М., 1969. С. 76–97.
33. Василевич В.И. Почему существуют многовидовые растительные сообщества // Ботан. журн. 1979. Т. 64, № 3. С. 341–349.
34. Василевич В.И. Современные представления о растительном сообществе // Там же. 1989. Т. 74, № 8. С. 1100–1107.

Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН,
Москва

Поступила в редакцию
28.05.2005 г.

SUMMARY

Reshetnikova N.M. On floristic differences between basins of the Ugra river and the Zhizdra river within the area of National Park "Ugra" (Kaluga Province)

The data on floristic survey in the river basins of the Ugra and the Zhizdra, two tributaries of the Oka, located not far away from each other, are presented. The total list of plants includes 967 species. Floristic composition of both basins differs by halves. The method of floristic survey, supporting the registration of such floristic differences, is described. The possible causes of floristic peculiarity are analyzed. Special attention is paid to the localities of plant species.

УДК 581.9(471.43)

НОВЫЕ И РЕДКИЕ РАСТЕНИЯ ПРИВОЛЖСКОЙ ВОЗВЫШЕННОСТИ В САМАРСКОЙ И УЛЬЯНОВСКОЙ ОБЛАСТЯХ

С.В. Саксонов, Т.Б. Силаева, Н.А. Юрицына

Несмотря на хороший уровень флористической изученности Приволжской возвышенности в целом, отдельные ее регионы требуют дополнительного обследования. Прежде всего, это относится к тем участкам, которые находятся на границе административных областей. К сожалению, региональные ботаники зачастую изучают не естественные флоры, а лишь их части (участки), которые входят в состав той или иной области. Подтверждением этому служат опубликованные работы по флорам субъектов Российской Федерации (Ульяновской, Пензенской, правобережья Саратовской областей, Республики Татарстан и т.д.). Не создано флоры Приволжской возвышенности или ее сколь-либо соразмерных естественных ландшафтных образований.

В результате планомерных исследований флоры Поволжской возвышенности, проводимых Институтом экологии Волжского бассейна Российской академии наук с коллегами из высших учебных заведений региона, выявлены новые, ранее не указанные виды сосудистых растений, редкие виды, требующие мер охраны, уточняется география произрастания ранее известных растений.

В 2004 г. в рамках третьей экспедиции-конференции, посвященной 100-летию со дня публикации известной работы В.И. Смирнова “К флоре Жигулевских гор Симбирской губернии” [1], были обследованы приволжские горы на участке пос. Кашпир (Сызранский район Самарской области) – д. Панышино (Радищевский район Ульяновской области) с центром горой Форфосом (267 м над ур. моря).

Ниже помещены сведения о новых и редких для региональных флор (Самарской и Ульяновской обл.) видах растений, а также критические замечания, касающиеся их таксономии, экологии и распространения. Сборы растений, документирующие находки, хранятся преимущественно в гербариях Института экологии Волжского бассейна РАН (г. Тольятти) и Мордовского университета в Саранске (GMU), отдельные образцы переданы в MW – Гербарий им. Д.П. Сырейщикова МГУ им. М.В. Ломоносова и LE – Гербарий Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН; MOSP – Гербарий Московского педагогического государственного университета.

Carex melanostachya Bieb. ex Willd. – Кашпир, степные склоны, сырые западины; Панышино, надпойменная всхолмленная терраса, западины. Евразийский лугово-степной вид. В большинстве региональных флористических работ этот вид указывается как обычное растение, с чем мы, по крайней мере в отношении Приволжской возвышенности, не можем согласиться. Т.В. Егоровой [2] для всего Волжско-Донского флористического района для вида приводятся только 2 точки: в Мордовии и Рязанской области. Если южнее Самарской Луки *C. melanostachya* – обычный компонент степных западин, сырых, нередко солонцеватых мест, то севернее – становится редким. Для Татарстана вид не указан [3], в Ульяновской области встречается лишь в Радищевском районе [4]. Настоящие находки этой осоки устанавливают конкретные места произрастания, а именно вблизи северной границы ареала.

Allium _paniculatum L. – Панышино, надпойменная холмистая терраса. Средиземноморский степной вид. Как и *C. melanostachya*, этот вид в описываемом районе находится на северной границе своего ареала. В Татарстане *A. paniculatum* не встречается, а южнее Самарской Луки (где отсутствует) – становится более или менее обычным видом.

Atraphaxis frutescens (L.) С. Koch – Кашпир, склоны обращенные к Волге; Панышино, степные мергелистые склоны к северу от села. Древнесредиземноморский горно-степной вид. До настоящего времени самой северной точкой ареала вида являлась самаролукская популяция, известная еще со времен П.С. Палласа [5]. Находка *A. frutescens* на юге Ульяновской области представляет существенный ботанико-географический интерес и подтверждает вхождение данного вида в местную флору [6, 7].

Petrosimonia brachiata (Pall.) Bunge – Панышино, надпойменная холмистая терраса. Древнесредиземноморский пустынно-степной вид. Очень редкий галофитный вид, известный из немногих пунктов, лежащих значительно южнее и восточнее (ближайшая точка, по данным Т.И. Плаксиной [8]), – Большечерниговский район Самарской области). Относится к новинкам ульяновской флоры и расширяет ареал к северу.

Petrosimonia glaucescens (Bunge) Iljin – Панышино, надпойменная холмистая терраса. Древнесредиземноморский пустынно-степной вид. Новинка флоры Приволжской возвышенности.

Dianthus rigidus Bieb. (секция *Barbulatum* F. Williams, подсекция *Barbulatum* (F. Williams) Kuzmina – Кашпир, степные южные склоны; Панышино, ур. Форфос, каменистые склоны. Понтическо-заволжско-казахстанский степной (меловой) субэндемик. Довольно редкое растение меловых и мергелистых склонов. Ранее был известен для Кузоватовского и Новоспасского районов Ульяновской области [4] и Шигонского района Самарской области. Все указанные пункты находятся вблизи северо-западной границы ареала вида.

Alyssum gymnopodium P. Smirn. – Кашпир, степные склоны; Панышин, ур. Форфос. Волжско-Донской горно-степной эндемик. В восточной части Приволжской возвышенности к северу от Самарской Луки становится редким, южнее – довольно обычным видом в соответствующих каменистых местах обитания.

Erucastrum gallicum (Willd.) O.E. Schulz – Кашпир, на отвалах сланцевого карьера; Панышино, оползни севернее села. Средиземноморский степной вид. Очевидный занос.

Указывается впервые для Самарской области, совсем недавно найден на карбонатных обнажениях в Ульяновской области: в 2003 г. близ с. Котяково [9], в 2004 г. близ сел Кадышево и Русские Горенки Карсунского района (21.08.2004, Т. Силаева, И. Кирюхин, Н. Бармин – GMU). В правобережной части Саратовской области редко встречается в Вольском и Саратовском районах [10], а в Татарстане – лишь в окр. Альметьевска [3]. Во флоре европейской части (Волж-Дон.) указывается только для Курской и Воронежской областей [11]. Новые находки *E. gallicum* свидетельствуют о расширении ареала этого адвентивного вида на восток.

Glaucium corniculatum (L.) J. Rudolph – Кашпир, на отвалах сланцевого карьера. Древнесредиземноморский горно-степной вид. Местонахождение расположено близ северной границы ареала. На северо-западе Приволжской возвышенности в Пензенском уезде собирался в конце XIX в. И.И. Спрыгиным (LE), в начале XX в. А.А. Урановым (MOSP). С 1999 г. наблюдается на карбонатных обнажениях в окр. с. Селищи Атяшевского района Республики Мордовия [12].

Potentilla bifurca L. (подрод *Schistophyllidium* Juz. ex Fed., секц. *Bifurcae* (Th. Wolf) Grossh.) – Кашпир, на отвалах сланцевого карьера; Панышино, оползни севернее села. Сибирский вид, в Восточной Европе – как заносное. На Приволжской возвышенности встречается редко, однако по долине Волги расселяется по аллювиальным пескам и заходит в населенные пункты. Другой способ распространения – железные дороги [2, 13, 14]. Наши экземпляры относятся к типовому подвиду. В правобережье Саратовской области замещается близким – *P. orientalis* Juz. [6]. Р.В. Камелин [15] не нашел отличий между *Potentilla bifurca* и *P. orientalis*, признавая последний за синоним. Видовая дифференциация *P. orientalis* требует дальнейшего изучения.

Astragalus helmii Fisch. – Панышино, ур. Форфос, каменистые склоны. Заволжско-казахстанский горно-степной эндемик. Один из немногих видов заволжской эндемичной флоры, встречающийся на Приволжской возвышенности. Изолированный Волгой, наиболее восточный фрагмент ареала (для Приволжской возвышенности – западный) *A. helmii* охватывает Самарскую Луку и южные районы Ульяновской области, граничащие с Самарской. Во Флоре Восточной Европы учтена лишь самаролукская популяция [16].

Astragalus rupifragus Pall. – Панышино, ур. Форфос, каменистые склоны. Восточноевропейско-западноазиатский горно-степной вид. На Приволжской возвышенности имеет ограниченное распространение. Ульяновская популяция (Ульяновский, Сенгилеевский, Новоспасский и Радищевский районы; недавно обнаружен на северо-западе области близ сел Котяково, Татарские Горенки, Русские Горенки (LE, GMU)) располагается на северо-западной границе ареала вида [4].

Astragalus testiculatus Pall. – Кашпир, степные склоны; Панышино, ур. Форфос. Восточноевропейско-южносибирский горно-степной вид. Распространение этого вида сходно с предыдущим, однако встречается гораздо чаще и в местах произрастания образует крупные ценопопуляции. Вообще все представители секции *Trachycereis* Bunge (*A. rupifragus*, *A. testiculatus* и *A. dolichophyllus* Pall.), встречающиеся на Приволжской возвышенности, требуют критической обработки.

Astragalus zingeri Korsh. – Кашпир, степные склоны; Панышино, ур. Форфос. Средневожский горно-степной эндемик. В исследуемом районе на Самарской Луке, а возможно, и по всему ареалу варьирует по опушению листьев (большинство экземпляров имеют голые сверху листочки, у других хорошо заметно опушение); трубка чашечки или с примесью черных волосков или без них; соцветие от сжатого, почти головчатого, до вытянутого (последний признак нельзя считать абсолютным, ибо на одних и тех же экземплярах часто встречаются соцветия различной формы). Это позволило С.И. Коржинскому [цит. по: 17] выделить следующие формы: *f. capitatus* (соцветие сжатое), *f. spicatus* (соцветие вытянутое, листочки линейно-продолговатые), *f. latifolius* (соцветие вытянутое, листочки продолговатые), а В.И. Талиеву – *f. albicaulis* (листочки 3–5-парные, эллиптические, цветки в меньшем числе). Биологические особенности популяции *A. zingeri* в классическом месте произрастания (Жигули) были изучены Е. Орешко и Т. Плаксиной [18].

Hedysarum grandiflorum Pall. – Кашпир, степные склоны; Панышино, ур. Форфос. Южно-восточноевропейский горно-степной эндемичный вид. Включен в Красную книгу РСФСР [19] и многие региональные списки редких и исчезающих видов. В изучаемом районе, как, впрочем, и в левобережных районах Самарской, Саратовской областей и Республики Татарстан, это одно из обычных растений каменистых склонов, образующее большие ценопопуляции, нередко доминирует в разнотравно-ковыльных и типчаковых степях. На западе Приволжской возвышенности в последние годы обнаружено на самом северо-западе Ульяновской области в правобережье Суры в Карсунском районе [9].

Polygala cretacea Kotov – Кашпир, степные склоны; Панышино, ур. Форфос. Волго-Донской горно-степной эндемик. Довольно редкое раннецветущее растение. Указываемый Т.И. Плаксиной [8] для всех районов Волго-Уральского региона *P. hybrida* DC., вероятно, относится к *P. cretacea*. На северо-западе Приволжской возвышенности совсем недавно обнаружен в Чамзинском районе Республики Мордовия [12]; видимо, к этому же виду относятся сборы Нижегородской экспедиции: Сергач. у. Бл. с. Чуфарова, мергелистый склон, 1.06.1925, П.А. Смирнов (MW).

Euphorbia stepposa Zoz. ex Prokh. – Кашпир, степные склоны; Панышино, ур. Форфос. Заволжско-казахстанский горно-степной субэндемичный вид. Вид находится на северо-западной границе ареала. Новинка флоры Ульяновской области Т.И. Плаксиной [8] не указывается для Предволжья Самарской области, где известен по сборам С.И. Коржинского, Д.И. Литвинова и других исследователей

конца XIX – начала XX в. [20]. Вид из секции *Paralias* Dumort. подсекции *Conicocarpae* (Prokh.) Prokh., близкий к *E. seguierana* и *E. glareosa*. Различительными признаками служат следующие: у *E. stepposa* листья от 5 до 20 мм шир., туповатые, стебель толстоватый; у *E. seguierana* листья до 5 мм шир., линейные или линейно-ланцетные с малозаметными жилками, на верхушке заостренные, стебли тонкие, прутьевидные; у *E. glareosa* листья 0,3–0,9 см шириной и от 1 до 4 см длиной, все растение бархатистое от коротких сосочковидных волосков.

Euphorbia seguierana Neck. – Кашпир, степные склоны; Паньшино, ур. Форфос. Восточноевропейско-казахстанский степной вид. В типичных местах обитания (каменистых известняковых и меловых степях) довольно обычное растение, однако севернее Самарской Луки становится редким. Описываемые пункты лежат вблизи северной границы ареала вида. Исследования последних лет показали, что на северо-западе Приволжской возвышенности границей распространения вида, вероятно, служит р. Сура, на ее правобережье в 2003–2005 гг. он обнаружен во множестве пунктов в Вешкаймском, Инзенском, Карсунском районах Ульяновской области [9].

Euphorbia subtiillus Prokh. – Кашпир, степные склоны; Паньшино, ур. Форфос. Понтический степной вид. Таксономический статус ульяновских (правобережных) растений требует уточнения, о чем писал еще Я.И. Проханов [20].

Euphorbia glareosa Pall. ex Bieb. (*E. volgensis* Kryshch.) – Кашпир, степные склоны; Паньшино, ур. Форфос. Средневолжский меловой эндемик. Ранее в Ульяновской области отмечался лишь в Николаевском районе [4]. Т.И. Плаксиной [8] не указывается для Предволжья Самарской области.

Ferula caspica Bieb. – Кашпир, степные склоны; Паньшино, ур. Форфос. Понтическо-заволжско-казахстанский степной вид. Большая часть ареала находится за Волгой. В Предволжье, по данным “Флоры Восточной Европы” [21], встречается только в Ульяновской (что не подтверждается исследованиями [4]) и Воронежской областях. Однако на Приволжской возвышенности вид известен из работ К.К. Клауса, В.И. Смирнова и Б.А. Келлера (вторая половина XIX – начало XX в.) в ряде правобережных районов Саратовской области, подтвержденных современными исследованиями [10]. Находка *Ferula caspica* в указанных местах может трактоваться как наиболее северная из ныне известных на Приволжской возвышенности.

Malabaila graveolens (Spreng.) Hoffm. (*Pastinaca clausii* (Ledeb.) M. Pimen.) – Кашпир, степные склоны. Древнесредиземноморский степной вид. Во “Флоре Восточной Европы” [22] указан лишь на Галичьей горе и в окр. г. Богучар. “Флора юго-востока европейской части СССР” [23] указывает этот вид для большего числа пунктов, например для Приволжской возвышенности, по сборам К.К. Клауса в окр. Хвалынска, по сборам Б.А. Келлера и В.И. Талиева для Саратовской области и Красноармейца. В ряде пунктов этот вид указан и для Заволжья [23], что подтверждается исследованиями Т.И. Плаксиной [8]. По новым данным [10], в правобережье Саратовской области этот вид нередок. Вероятно, что кашпирская популяция *M. graveolens* в Приволжской возвышенности находится на северной границе.

Centaureum pulchellum (Sw.) Druce – Кашпир, степные склоны, балка Большая стрелка. Древнесредиземноморский луговой вид. Из-за небольших размеров легко просматривается. На Приволжской возвышенности отмечается природная редкость вида в связи со специфическими (солонцеватыми) условиями обитания [4, 10]. В правобережной части Татарстана, по-видимому, исчез [3], не удастся подтвердить старое указание К.Е. Мурашкинский [24] для

бассейна р. Рудни на юге Нижегородской области. Новинка флоры Самарской области.

Trachomitum sarmatiense Woodson – Сызранский район, Самарская область, Самарская Лука, обрывистый берег Волги в окр. с. Печерское. Восточноевропейский луговой вид. Встречается довольно редко. Сызранско-Самаролукская популяция, открытая геологом А.П. Павловым [25], известна с середины XIX в., равно как и Танеевская популяция в правобережье Татарстана, которая также известна более 100 лет [3]. Редок вид и в южной части Приволжской возвышенности на территории Саратовской области [10]. Не удается объяснить и подтвердить загадочную находку кендыря в начале XX в. более чем в 250 км от Волги в окр. с. Починки на юге Нижегородской области [24, 26]. Сборы *T. sarmatiense* в окр. Сызрани подтверждают присутствие этого редкого вида в составе приволжской флоры и позволяют надеяться, что он будет найден и в Ульяновской области, где ранее отмечался в аналогичных условиях [4], но это место произрастания ныне затоплено водами Куйбышевского водохранилища.

Argusia sibirica (L.) Dandy – Панышино, песчаный берег Куйбышевского водохранилища на юго-западной окраине села. Евразийский луговой вид. В Ульяновской области ранее был известен в Ульяновском и Чердаклинском районах [4]. Встречается как в естественных биотопах (исключительно по аллювиальным пескам Волги), так и в антропогенных, например по железным дорогам [14]. По нашему мнению, этот интересный и редкий на Приволжской возвышенности вид аборигенный, находящийся на северо-западной границе ареала.

Phlomoides pungens Willd. – Кашпир, степные склоны; Панышино, ур. Форфос. Средиземноморский степной вид. В пределах изучаемого района находится на северо-западной границе ареала, его численность невысокая. Отмечено исчезновение *P. pungens* в некоторых локальных флорах, например Самарской Луки, где был указан в 1769 г. И.И. Лепехиным [27] и П.С. Палласом [28].

Salvia nutans L. – Кашпир, степные склоны; Панышино, ур. Форфос. Восточноевропейский лесостепной вид. Довольно широко представлен в растительных сообществах каменистых степей, но жестко привязан к ковыльникам, с близким залеганием материнских пород. Наряду с перистыми ковылями – индикатор слабо нарушенных степных сообществ.

Veronica incana L. – Кашпир, степные склоны; Панышино, ур. Форфос. Евросибирский степной вид. Находится на северо-западной границе ареала. Начиная с Самарской Луки, южнее и восточнее становится более или менее обычным элементом степных фитоценозов. Например, близ южных границ бассейна Суры в Балтайском и Базарно-Карабулакском районах Саратовской области [29] так же обычен, как в Радищевском районе Ульяновской и Сызранском районе Самарской областей. Распространение вида на Приволжской возвышенности, в особенности в бассейне р. Суры (бывший Городищенский уезд Пензенской губ.), откуда был известен по единственному указанию И.И. Спрыгина [30], требует специального изучения.

Rubia tatarica (Trev.) Fr. Schmidt. – Сызранский район Самарской области, Самарская Лука, обрывистый берег Волги в окр. с. Печерское; Панышино, песчаный берег Куйбышевского водохранилища на юго-западной окраине села. Восточноевропейско-казахстанский луговой вид. В своем распространении вид связан с долиной Волги, где после строительства Саратовского и Куйбышевского водохранилищ резко сократил численность. В Татарстане и Ульяновской области, по-видимому, исчез [3, 4], а в Саратовской области встречается довольно редко [10]. В обработке семейства *Rubiaceae* Е.Г. Победимовой [31] для флоры

европейской части СССР *R. tatarica* не приведен для Приволжской возвышенности. В более ранних обработках [32, 33] этот вид указывается для ряда пунктов Приволжской возвышенности, также связанных с долиной Волги. В связи с этим выглядит необоснованным отсутствие указания о произрастании этого вида в обобщающей работе Т.И. Плаксиной [8]. Наиболее крупная из сохранившихся популяций *Rubia tatarica* на Самарской Луке известна с начала XX в. [1] и до настоящего времени представлена большим числом особей (особенно в Жигулевском заповеднике), проходящих весь цикл онтогенеза.

Galium octonarium (Klok.) Soo (секция *Asperuloides* Pobed.) – Кашпир, степные склоны; Панышино, ур. Форфос. Восточноевропейско-западноазиатский степной вид. Облигатный кальцефил. Изредка встречается по каменистым известняковым склонам и на обнажениях мела. На Приволжской возвышенности чаще встречается в восточной половине районов, на северо-западе в последние годы обнаружен во многих пунктах Карсунского и Инзенского районов Ульяновской области (GMU), но как и *Euphorbia seguierana* на левый берег Суры не перекрывает.

Scabiosa isetensis L. – Кашпир, степные склоны; Панышино, ур. Форфос. Заповолжско казахстанский горно-степной вид. На Приволжской возвышенности проходит западная граница ареала. В последние годы неожиданно найден на северо-западе возвышенности в Атяшевском районе Республики Мордовия и Карсунском районе Ульяновской области [9, 34]. В исследуемом районе это растение – обязательный элемент растительных сообществ каменистой степи, однако встречается небольшими группами или одиночными особями.

Tripolium pannonicum (Jacq.) Dobrosz. – Панышино, надпойменная всхолмленная терраса, западины. Древнесредиземноморский галофитный луговой вид. Новинка флоры Ульяновской области. Редок и в Саратовской области [10]. По данным Т.И. Плаксиной [8], в Самарской области встречен один раз на крайнем юге (Большечерниговский район). Нами это действительно редкое растение было обнаружено в Правобережье в пойме р. Тишерека (Шигонский район) [35], где этот вид входит в состав ассоциации *Bolboschoeno maritimo*–*Glaugetum maritimo* союза *Cirsion esculenti* V. Golub, 1994 класса *Astereta tripolium* Westhoff et Beeftink in Beeftink 1962 [36].

Galatella angustissima (Tausch) Novopokr. – Кашпир, степные склоны; Панышино, ур. Форфос. Евразийский лесостепной вид. Одно из типичных растений лесостепи каменистых склонов, находящееся на Приволжской возвышенности вблизи северной границы ареала. Саратовские ботаники [10] синонимизируют этот вид с *G. divaricata* (Fisch. ex Bieb.) Novopokr., который также принадлежит к секции *Fastigiata* Novopokr, что, на наш взгляд, не так. Это растение замещает *G. angustissima* в степных районах и приурочено к галофитным местам обитания. К этой же секции относится и *G. crinitoides* Novopokr, описанный из Северного Казахстана, встречается на Приволжской возвышенности крайне редко, например на горе Стрельной в Жигулевском заповеднике на Самарской Луке. Вобщем же виды этой секции еще недостаточно изучены и гибридизируют между собой, в том числе и между секциями. На отклонение от типичных представителей рода *Galatella* на Самарской Луке указывал Д.И. Литвинов [37]. Нами совместно с Н.Н. Цвелевым [38] в Жигулевском заповеднике отмечены гибриды *G. biflora* × *G. villosa*, похожие на *G. crinitoides*, но более высокие (обычно 30–60 см) и всегда без язычковых цветков (у *G. crinitoides* обычно имеются немногие слабообразованные и бледно-окрашенные язычковые цветки).

Tanacetum sclerophyllum (Krasch.) Tzvel. (*T. kittarianum* (C.A. Mey) Tzvel. subsp. *sclerophyllum* (Krasch.) Tzvel.) – Кашир, степные склоны; Паньшино, ур. Форфос. Средневолжский горно-степной эндемик. Довольно сложный слабоизученный комплекс близкородственных видов, объединяемых под общим названием *T. kittarianum*.

Отличительные признаки этих растений следующие: *T. kittarianum* – листья серовато-зеленые от довольно обильного и долго сохраняющегося опушения, нежесткие, корзинок от 1 до 8 на длинных цветоножках (5–10 см); *T. uralense* (Krasch.) Tzvel. – листья в начале развития более менее серовато-зеленые, затем зеленые от рассеянно-волосистых до почти голых, относительно жесткие, корзинок 1–8 на цветоножках 2–7 см длиной); *T. sclerophyllum* – листья в начале развития более менее опушенные, серовато-зеленые, позднее зеленые, часто почти голые, жесткие. Корзинок в числе 1–6 (в жигулевской популяции обычно 1–3) на ножках 3–10 см длиной. Приведенные признаки перекрываются, что затрудняет определение вида. Однако прослеживается общая закономерность в географическом распространении этих видов и ценологических условиях обитания. На Приволжской возвышенности встречается два из названных выше: *T. kittarianum* – растения ксеромезофитных условий степных склонов и остепненных лесных полей средней и южной части возвышенности; *T. sclerophyllum* – типичный ксерофит крутых склонов с обнажениями карбонатных пород, избегающий сильного задернения приволжской части возвышенности. *T. uralense* встречается лишь в Заволжье и, вопреки мнению Н.Н. Цвелева [39], на востоке Волгу не переходит. Этот вид входит в состав белостебельноастрагало-типчаково-обыкновеннобедренцовой ассоциации, являющейся редким растительным сообществом [40].

Artemisia santonica L. – Кашир, степные склоны; Паньшино, ур. Форфос. Восточноевропейско-казахстанский пустынный вид. Описанные находки уточняют распространение вида в пределах его северной границы ареала. Севернее может распространяться как заносное, находя подходящие биотопы с засолением, например вдоль железных дорог [41].

Senecio kirgisicus DC. – Кашир, степные склоны; Паньшино, ур. Форфос. Восточноевропейско-казахстанский степной вид. На Приволжской возвышенности встречается довольно редко, лишь в приволжской части на территории Ульяновской, Самарской и Саратовской областей. Настоящие находки *S. kirgisicus* расширяют представления о распространении вида в Ульяновской области, где до этого он был известен лишь в Мелекесском и Новомалыклинском районах [4] и в правобережной части Самарской области. Вероятно, что обнаруженные популяции находятся вблизи северо-западной границы ареала вида.

Jurinea multiflora (L.) В. Fedtsch. – Кашир, степные склоны; Паньшино, ур. Форфос. Древнесредиземноморский степной вид. Ранее указывался для Ульяновской [4] и Самарской [8] областей, но без привязки к конкретным пунктам. В южной части Приволжской возвышенности – нередок [10], в пределах Ульяновской области вид находится на северной границе ареала.

Acroptilon repens (L.) DC. – Кашир, степные склоны; Паньшино, надпойменная холмистая терраса. Древнесредиземноморский лугово-степной вид. Указанные пункты, по-видимому, лежат в области северной границы ареала. Севернее встречается как заносный, отнесен к числу карантинных сорняков, отмечен во многих пунктах. На северо-западе Приволжской возвышенности известен давно: Нижегор. губ., Лукоян. у., хутор Арзинка, остепненные южные склоны к речке Арзинке, 2.07.1926, М. Назаров (MW).

Chartolepis intermedia Boiss. – Панышино, надпойменная холмистая терраса. Древнесредиземноморский луговой вид. В южных районах встречается вкраплениями, обусловленными условиями произрастания (солонцеватые луга). Новинка флоры Ульяновской области, где, по-видимому, проходит северная граница ареала.

Scorzonera stricta Hornem. (секция *Foliosae* (Boiss.) Lipsch.) – Кашпир, степные склоны; Панышино, ур. Форфос. Восточноевропейско-казахстанский степной вид, спорадически распространенный в восточной части Приволжской возвышенности. На территории Самарской Луки там, где *S. stricta* обитает совместно с *S. taurica* Bieb., отмечают промежуточные формы, которые иногда рассматривают в ранге гибридного вида *S. × glastifolia* Willd., на что указывает Н.Н. Цвелев [42].

Taraxacum serrotinum (Waldst. et Kit.) Poir. – Кашпир, степные склоны; Панышино, ур. Форфос. Древнесредиземноморский степной вид, спорадически встречающийся на степных склонах с черноземными и перегнойно-карбонатными, а также солонцеватыми почвами по всей приволжской части Приволжской возвышенности. В северной части изредка, в южной – обычно. На Самарской Луке встречается лишь в юго-западных (окр. с. Переволоки) и юго-восточных (окр. с. Подгоры) районах.

ЛИТЕРАТУРА

1. Смирнов В. К флоре Симбирской губернии. Казань, 1904. 24 с. (Протоколы заседаний О-ва естествоиспытателей при Имп. Казан. ун-те, 1903–1904. Прил. 231).
2. Егорова Т.В. Осоки (*Carex* L.) России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1999. 772 с.
3. Бакин О.В., Розова Т.В., Ситников А.П. Сосудистые растения Татарстана. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 2000. 196 с.
4. Благовещенский В.В., Раков Н.С. Конспект флоры высших сосудистых растений Ульяновской области. Ульяновск, 1994. 116 с.
5. Паллас П.С. Путешествие по разным провинциям Российской империи. СПб., 1773. Ч. 1. 657 с.
6. Благовещенский В.В., Масленников А.В., Раков Н.С. Создание Красной книги Ульяновской области – необходимый шаг в сохранении биоразнообразия Среднего Поволжья // Природа Симбирского Поволжья. 2003. Вып. 4. С. 123–127.
7. Перечень (список) объектов растительного и животного мира, занесенных в Красную книгу Ульяновской области // Красная книга Ульяновской области: (Грибы, животные) / Администрация Ульянов. обл. Ульяновск: УлГУ, Т. 1. С. 14–32.
8. Плаксина Т.И. Конспект флоры Волго-Уральского региона. Самара: Изд-во Самар. ун-та, 2001. 388 с.
9. Силаева Т.Б., Кирюхин И.В. Материалы к флоре бассейна реки Суры // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2005. Т. 110, вып. 2. С. 81–86.
10. Еленевский А.Г., Радыгина В.И., Буланый Ю.И. Определитель сосудистых растений Саратовской области: (Правобережье Волги). М., 2001. 278 с.
11. Котов М.И. Сем. 66. *Brassicaceae* Burnett – Крестоцветные // Флора европейской части СССР. Л.: Наука, 1979. Т. 4. С. 30–148.
12. Редкие растения и грибы: Материалы ведения Красной книги Республики Мордовия за 2004 г. / Т.Б. Силаева, А.М. Агеева, Н.А. Бармин и др. Саранск: Изд-во Мордов. ун-та, 2004. 48 с.
13. Силаева Т.Б. О некоторых новых и редких видах флоры Мордовии // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1981. Т. 86, вып. 5. С. 98–102.
14. Бармин Н.А. Адвентивная флора Республики Мордовия: Дис. ... канд. биол. наук. М., 2000. 302 с.
15. Камелин Р.В. Лапчатка – *Potentilla* L. // Флора восточной Европы. М.; СПб.: Изд-во СПб ГХФА, 2001. Т. 10. С. 394–452.

16. Васильева Л.И. Род 18. Астрagal – *Astragalus* // Флора европейской части СССР. Л.: Наука, 1987. Т. 6. С. 47–76.
17. Федченко Б.А., Базилевская Н.А., Борисова А.Г. Сем. 51. *Leguminosae* – Бобовые // Флора юго-востока европейской части СССР. Л., 1931. Т. 5. С. 557–633.
18. Орешко Е., Плаксина Т. Биологические особенности природной популяции астрагала Цингера (*Astragalus zingeri* Korsh.) в классическом месте произрастания // Экологические проблемы заповедных территорий. Тольятти: ИЭВБ РАН, 2003. С. 152–164.
19. Красная книга РСФСР: Растения. М.: Агропромиздат, 1988. 590 с.
20. Проханов Я.И. Молочай в Среднем Поволжье. Куйбышев: Облгиз, 1941. 76 с. // (Тр. Куйбышев. ботан. сада; Вып. I).
21. Виноградова В.М. Род 42. Ферула – *Ferula* L. // Флора восточной Евррпы. М.; СПб.: Товарищество научных изданий КМК, 2004. Т. 11. С. 388–389.
22. Виноградова В.М. Род 57. Малабайла – *Malabaila* Hoffm. // Там же. С. 407.
23. Воронов Ю.Н. 459. *Malabaila* Hoff. – Малабайла // Флора юго-востока европейской части СССР. Л., 1931. Т. 5. С. 834–835.
24. Мурашкинский К.Е. К флоре Нижегородской губернии. II // Тр. Ботан. сада Юрьев. ун-та. 1907. Т. 7 (1906 г.), вып. 2. С. 77–80.
25. Кнорринг О.Э. Сем. *Arosynpaseae* – Кутровые // Флора юго-востока европейской части СССР. М.; Л., 1936. Т. 6. С. 50–51.
26. Ненюков Ф.С. Заметки по флоре Нижегородской губернии. II // Тр. Ботан. сада Юрьев. ун-та. 1908. Т. 8 (1907 г.), вып. 1. С. 10–16.
27. Раков Н.С., Саксонов С.В. И.И. Лепехин – первый русский поволжский ботаник // Самарская Лука: Бюл. 2005. № 16. С. 274–316.
28. Саксонов С.В. Ботаническая изученность Самарской Луки (от Палласа до Спрыгина) // Там же. 1994. № 5. С. 33–80.
29. Шилова И.В. Конспект флоры северной части Саратовского Правобережья (Балтайский и Базарно-Карабулакский районы). Саратов: Научная книга, 2002. 46 с.
30. Спрыгин И.И. О некоторых редких растениях Пензенской губернии. 4-е сообщ. Пенза, 1927. 16 с.
31. Победимова Е.Г. Сем. 135. *Rubiaceae* Juss. – Мареновые // Флора европейской части СССР. Л.: Наука, 1978. Т. 3. С. 88–118.
32. Кречетович В.И. Род 580. *Rubia* L. – Марена // Флора юго-востока европейской части СССР. М.; Л., 1936. Т. 6. С. 265–266.
33. Маевский П.Ф. Флора средней полосы европейской части СССР. Л.: Колос, 1964. 880 с.
34. Силаева Т.Б., Тихомиров В.Н., Майоров С.Р. Редкие и исчезающие растения Мордовии. Саранск: Изд-во Мордов. ун-та, 1996. 72 с.
35. Голуб В.Б., Лысенко Т.М., Саксонов С.В. Галофитная флора гидроморфных солончаков Самарской области // Самарская Лука: Бюл. 1996. № 8. С. 199–302.
36. Голуб В.Б., Лысенко Т.М. Травянистая растительность нижней части поймы р. Тишерека (Самарская область) // Там же. 1999. № 9/10. С. 119–142.
37. Литвинов Д.И. Отчет о командировке в Жигули с 24.06. по 24.07.1927 г. // Отчет о деятельности Академии наук Союза Советских Социалистических Республик за 1927 г.: Отчет о научных командировках и экспедициях. Л.: Изд-во АН СССР, 1928. Т. 2. С. 60–63.
38. Цвелев Н.Н. Род 82. Солонечник – *Galatella* Cass. // Флора европейской части СССР. СПб.: Наука, 1994. С. 189–194.
39. Цвелев Н.Н. Род 70. Пижма – *Tanacetum* L. // Там же. С. 142–147.
40. Юрицына Н.А., Саксонов С.В. О некоторых редких растительных сообществах юго-востока Ульяновской области // Материалы Междунар. конф. “Природное наследие: изучение, мониторинг, охрана”. Тольятти: ИЭВБ РАН, 2004. С. 312–314.
41. Бармин Н.А. Новые заносные виды в Мордовии // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1998. Т. 103, вып. 6. С. 59–60.
42. Цвелев Н.Н. Род 15. Козелец – *Scorzonera* L. // Флора европейской части СССР. Л.: Наука, 1989. Т. 8. С. 37–46.

Saksonov S.V., Silayeva T.B., Yuritsyna N.A. New and rare plants of Privolzhskaya Hills in Samara and Uliyanovsk Provinces

The data on plant species, new and rare ones for these regions, are given. The critical notes, concerning taxonomy, ecology and distribution of the species, are also presented.

УДК 581.9(571.6)

НОВЫЕ И РЕДКИЕ ВИДЫ РАСТЕНИЙ ДЛЯ ФЛОРЫ НИЖНЕГО ПРИАМУРЬЯ

М.В. Крюкова

В течение 1996–2004 гг. автором проводились флористические исследования на территории Нижнего Приамурья в составе различных отрядов Института водных и экологических проблем (ИВЭП) Дальневосточного отделения РАН с целью ревизии местообитаний редких и исчезающих видов сосудистых растений и уточнения их современного состояния и распространения после катастрофических пожаров 1998–2002 гг. В сборах помимо автора, принимали участие д-р биол. наук С.Д. Шлотгауэр, канд. биол. наук Л.А. Антонова, канд. биол. наук Т.Г. Сапожникова, канд. биол. наук В.В. Шамов, Т.Н. Толмачева, А.В. Ермошкин, которым автор выражает благодарность за помощь в проведении экспедиционных работ.

Ниже приводится список новых для территории Нижнего Приамурья, а также редких видов сосудистых растений, распространение которых было уточнено и дополнено новыми сведениями. Виды растений расположены в алфавитном порядке, номенклатура таксонов соответствует сводке С.К. Черепанова [1]. Список документирован гербарными образцами, хранящимися в ИВЭП ДВО РАН (Хабаровск). Дубликаты переданы в Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН (МНА).

Asplenium ruta-muraria L. Редкий вид, спорадически встречающийся на скалах и крупных камнях из известняка и близких к нему пород в умеренных широтах Евразийского континента, отмечен на северо-востоке Северной Америки [2]. На территории Нижнего Приамурья изолированные местообитания находятся в нижнем течении р. Уссури. Дополнительно отмечен в бассейне р. Амгунь, в долине нижнего течения р. Нилан (левый приток р. Амгунь), на карнизах карбонатных скал под правым бортом долины реки, 19.VIII.2004. Указанный новый пункт обитания в бассейне р. Амгуни дополняет известные местонахождения этого вида в бассейне Нижнего Амура, устраняя имеющийся разрыв между южными (долина р. Уссури, хр. Малый Хинган) и северными (побережье Охотского моря) ценопопуляциями на российском Дальнем Востоке.

Carex quadriflora (Kük.) Ohwi. Амуро-японский неморальный вид, растет в лиственных, хвойно-широколиственных и хвойных лесах преимущественно в южной части Сихотэ-Алиньского хребта [3]. На территории Нижнего Приамурья известен из двух пунктов в бассейнах рек Матай, Анюй [4, 5]. Дополнительно

приводим для бассейна среднего течения р. Хор: западный макросклон северной половины хр. Сихотэ-Алинь, долина р. Кафэ, нижнее течение ее правого притока – р. Сагды-Селанка, правобережье, хвойно-широколиственный лес в распадке, 28.V.2004. Данное местонахождение в долине р. Кафэ существенно расширяет существующие представления об ареале *C. quadriflora* в бассейне Нижнего Амура.

Cypripedium calceolus L. Редкий декоративный вид, достаточно широко распространенный в умеренной зоне Евразийского континента. Встречается спорадически и небольшими по численности ценопопуляциями в различных типах долинных и горных лесов [6]. К данным о распространении *C. calceolus* на территории Нижнего Приамурья следует добавить новые местонахождения: бассейн р. Хор, долина р. Кафэ, среднее течение ее правого притока – р. Сагды-Селанка, правобережье, юго-восточный склон, кедрово-широколиственный лес близ выходов известняков, 13.IX.2002; долина нижнего течения р. Уссури (правый приток р. Амур), окрестности пос. Шереметьево, дубняк леспедецевый на высокой террасе реки, 6.VIII.2004.

Dracopcephalum multicolor Kom. Эндемичный вид, распространен на каменистых склонах, скалах и осыпях, реже – в дубняках на восточном макросклоне хр. Сихотэ-Алинь вдоль морского побережья [7]. Для территории Нижнего Приамурья приводится впервые: западный макросклон Северного Сихотэ-Алиня, долина р. Анной (правый приток р. Амур) в среднем течении, скальные выходы напротив устья р. Бомболи, карнизы скал, каменистые осыпи, 16.VII. 1999.

Epipogium aphyllum (F.W. Schmidt) Sw. Реликтовый вид, имеющий евразийский дизъюнктивный ареал. В Хабаровском крае известен на Северном Сихотэ-Алине, где отмечался в тенистых, сыроватых, чаще хвойных или смешанных лесах в окрестностях пос. Софийское и в бассейне р. Тумнин [8]. Обнаружена еще одна ценопопуляция в бассейне р. Амгунь: долина реки в среднем течении, левобережье, ельник папоротниково-зеленомошный в междуречье Эбкан-Ясина, склон юго-восточной экспозиции, 15.VIII.2004.

Festuca litvinovii (Tzvel.) E. Alexeev. Амурский лесостепной вид, известен из нескольких изолированных пунктов произрастания в северной части бассейна Нижнего Амура [9]. Нами приводится для бассейна р. Хор: западный макросклон Северного Сихотэ-Алиня, долина р. Кафэ, нижнее течение ее правого притока – р. Сагды-Селанка, правобережье, выходы известняков, карнизы скал, 10.VI.2003. Данное местонахождение в бассейне р. Хор существенно расширяет существующие представления об ареале *F. litvinovii* в бассейне Нижнего Амура.

Galium platygalum (Maxim.) Pobed. Амуро-корейский неморальный вид. В бассейне Нижнего Амура известен из одного местонахождения в нижнем течении р. Уссури, где представлен небольшими по численности ценопопуляциями. Растет на открытых сухих каменистых склонах южной экспозиции, под пологом хвойно-широколиственных и широколиственных лесов, на скалах, преимущественно известняковых [10]. Указанные новые пункты обитания в бассейне р. Хор дополняют известные местонахождения этого вида в южной части Нижнего Приамурья: среднее течение р. Хор, скальные выходы под левым бортом долины реки в 2,5 км вверх по течению от пос. Гвасюги, 19.VII.1996; долина р. Кафэ, нижнее течение ее правого притока – р. Сагды-Селанка, выходы известняков под левым бортом долины реки, ельник неморальный в распадке, 5.VII.2004. Необходимы дополнительные исследования распространения и состояния ценопопуляций *G. platygalum* в южной части бассейна Нижнего Амура для уточнения его статуса.

Lychnis ajanensis (Regel et Til.) Regel. Редкий эндемичный вид Охотского побережья, растет на злаково-разнотравных и остепненных лугах, щебнистых и каменистых склонах, приречных и приморских береговых склонах и скалах [11]. Для территории Нижнего Приамурья приводится впервые: бассейн среднего течения р. Амгунь (левый приток р. Амур), низовья р. Нилан, выходы известняков под правым бортом долины реки, карнизы скал, 19.IX.2003. Выявленное местонахождение в долине р. Нилан в бассейне р. Амгунь является наиболее южным, дополняющим современные представления об ареале эндемичного представителя рода *Lychnis* L. на Дальнем Востоке.

Minuartia verna (L.) Hieron. Евразийско-североамериканский аркто-альпийский вид растения, sporadически встречающийся на территории российского Дальнего Востока на скалах и каменистых склонах, преимущественно в северной половине [12]. Для территории Нижнего Приамурья приводится впервые: бассейн среднего течения р. Амгунь (левый приток р. Амур), низовья р. Нилан, выходы известняков под правым бортом долины реки, карнизы скал, 19.IX.2003.

Physocarpus amurensis (Maxim.) Maxim. Уязвимый реликтовый вид, растет в подлеске широколиственных и хвойно-широколиственных лесов, в зарослях кустарников, на каменистых, преимущественно известняковых склонах, скалах южной части Приморского края и в долине среднего течения р. Амур на хр. Малый Хинган [13]. Для территории Нижнего Приамурья был известен из населенных пунктов, где используется для озеленения улиц и парков. Впервые приводится для бассейна нижнего течения р. Амур в составе природных растительных сообществ: бассейн р. Хор, долина р. Кафэ, нижнее течение ее правого притока – р. Сагды-Селанка, правобережье, хвойно-широколиственный лес по склонам у выходов известняков, 12.IX.2002; там же, выходы известняков, каменистые осыпи, площадки у основания скал, кустарниково-разнотравные группировки, 8.VI.2003.

Polystichum braunii (Spenn.) Fée. Евразийско-североамериканский представитель лиственных, смешанных и хвойных лесов умеренных широт. В бассейне Нижнего Амура известен из нескольких пунктов в долине реки [14]. Дополнительно отмечен в бассейне р. Хор, в приустьевой части р. Сагды-Селанка (правый приток р. Кафэ), правый берег, кедрово-широколиственный лес в распадке, 8.VI.2003.

Scirpus nipponicus Makino. Уязвимый реликтовый вид растения, произрастающий на мелководьях и заболоченных берегах водоемов южной части Дальнего Востока. На территории Нижнего Приамурья был встречен в 1995 г. на оз. Петропавловском в окрестностях г. Хабаровска и по берегам небольших пойменных водоемов в приустьевой части р. Тунгуска [15]. Обнаружен на мелководье оз. Халиковское в междуречье Амгунь-Керби в окрестностях пос. им. Полины Осипенко, расположенного в долине среднего течения р. Амгунь (левый приток р. Амур), 18.VIII.2004. Выявленное местонахождение в долине р. Амгунь удалено от известных ранее более чем на 400 км и является наиболее северным, дополняющим современные представления об ареале данного представителя *Scirpus* L. в бассейне р. Амур.

S. triangulatus Roxb. Юго-Восточноазиатский вид, достигающий в своем распространении южной части российского Дальнего Востока. Ранее был известен с бассейна верхнего течения р. Уссури (правый приток р. Амур), где отмечался по берегам небольших пойменных водоемов [16]. Выявлен в долине нижнего течения р. Уссури, по берегам водохранилища “Соболевское”, расположенного в

пойме р. Первая Седьмая (правый приток р. Уссури), в 13 км к югу от г. Вяземского, 8.VII.2004. Данное местонахождение в нижнем течении р. Уссури удалено от известных ранее почти на 200 км и является наиболее северным, существенно расширяющим существующие представления об ареале *S. triangulatus* в бассейне Нижнего Амура.

Urtica laetevirens Maxim. Амуро-японский неморальный вид, встречается в широколиственных и хвойно-широколиственных долинных лесах южной половины хр. Сихотэ-Алинь [17]. Для территории Нижнего Приамурья приводится впервые: западный макросклон северного Сихотэ-Алиня, бассейн р. Хор, долина р. Кафэ, нижнее течение ее правого притока – р. Сагды-Селанка, хвойно-широколиственный лес у выходов известняком на правобережье реки, 24.VII.2003.

Работа выполнялась при финансовой поддержке РФФИ (грант № 04-04-97001 от 30.06.2003 г.).

ЛИТЕРАТУРА

1. Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 990 с.
2. Цвелев Н.Н. *Asplenium ruta-muraria* L. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л.: Наука, 1991. Т. 5. С. 43.
3. Кожевников А.Е. *Carex quadriflora* (Kük.) Ohwi // Там же. 1988. Т. 3. С. 272.
4. Крюкова М.В. Новые и редкие виды растений на Северном Сихотэ-Алине // Ботан. журн. 2003. Т. 88, № 9. С. 135–139.
5. Добровольная С.В. Новые и редкие виды сосудистых растений Анюйского национального парка (Хабаровский край) // Бюл. Гл. ботан. сада. 2004. Вып. 187. С. 43–45.
6. Вышин И.Б. *Cypripedium calceolus* L. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Наука, 1996. Т. 8. С. 303–304.
7. Пробатова Н.С. *Dracosephalum multicolor* Kom. // Там же. 1995. Т. 7. С. 326.
8. Крамная С.В., Антонова Л.А. Надбородник безлистный – *Epipogium aphyllum* (F.W. Schmidt) Sw. // Красная книга Хабаровского края. Хабаровск: ИВЭП ДВО РАН, 2000. С. 100–101.
9. Пробатова Н.С. *Festuca Hitvinovii* (Tzvel.) E. Alexeev // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л.: Наука, 1985. Т. 3. С. 256.
10. Петелин Д.А. *Galium platygaliu* (Maxim.) Pobed. // Там же. 1991. Т. 5. С. 229–230.
11. Шлотгауэр С.Д. *Lychnis ajanensis* (Regel et Til.) Regel // Красная книга Хабаровского края. Хабаровск: ИВЭП ДВО РАН, 2000. С. 50–51.
12. Павлова Н.С. *Minuartia verna* (L.) Hiern // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. СПб.: Наука, 1996. Т. 8. С. 41–43.
13. Якубов В.В. *Physocarpus amurensis* (Maxim.) Maxim. // Там же. С. 128–129.
14. Цвелев Н.Н. *Polystichum braunii* (Spenn.) Fée // Там же. Л.: Наука, 1991. Т. 5. С. 46–57.
15. Крюкова М.В. Конспект водно-прибрежной флоры Среднеамурской низменности. Препринт. Владивосток; Хабаровск: ИВЭП ДВО РАН, 1999. 44 с.
16. Кожевников А.Е. *Scirpus triangulatus* Roxb. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л.: Наука, 1988. Т. 3. С. 185.
17. Гельтман Д.В. *Urtica laetevirens* Maxim. // Там же. 1991. Т. 5. С. 106.

Институт водных и экологических проблем ДВО РАН,
Хабаровск

Поступила в редакцию
08.04.2005 г.

SUMMARY

Kryukova M.N. New and rare plant species in the flora of Priamuriye

The data on new finds of rare and dangerous plant species, included in the Red List of Khabarovsk Krai, are presented.

УДК 581.145.2-267+582.67+575.86:582.67

О ТИПЕ ПЛОДА *DEGENERIA VITIENSIS* I.W. BAILEY ЕТ А.С. SM. (*DEGENERIACEAE*) И РОДСТВЕННЫХ ТАКСОНОВ АРХАИЧНЫХ ЦВЕТКОВЫХ

М.С. Романов, А.П. Меликян,
А. Пальмарола Бехерано, А.В. Бобров

Плоды представителей *Magnoliaceae* (полимерные, вскрывающиеся и экспонирующие семена с саркотестой) и *Degeneria* I. W. Bailey & A.C. Sm. (мономерные, не вскрывающиеся и содержащие семена с саркотестой) традиционно рассматриваются как наиболее архаичные листовки. Именно от этих двух первоначальных подтипов выводятся все прочие типы листовок, а также и иные апокарпные (а затем опосредованно – и ценокарпные) плоды. В связи с этим особое значение приобретает выделение морфогенетических типов плодов [1], связанных определенными модусами морфолого-анатомических преобразований [2]. Мы полагаем, что одна из важнейших карпологических характеристик – тип плода – должна определяться не только и не столько морфологическими признаками, но и, что намного важнее, анатомической структурой перикарпия.

Родственные связи семейств *Magnoliaceae* и *Degeneriaceae* окончательно не ясны. Например, А.Л. Тахтаджян [3–6] сближает *Degeneria* с *Magnoliaceae*, а J. Hutchinson [7, 8] включал *Degeneria* в состав семейства *Winteraceae*. Следует отметить, что для последнего семейства, как и для *Degeneria*, характерны не вскрывающиеся плоды, содержащие экзотестальные семена, лишённые саркотесты (в отличие от *Magnoliaceae* и *Degeneria*). А. Cronquist [9] склонялся к рассмотрению *Winteraceae* и *Degeneriaceae* как родственных, но сепаратных семейств, хотя последнее, в свою очередь, связано и с *Magnoliaceae*. На наш взгляд, филогенетические связи различных групп цветковых растений могут быть выявлены только при использовании детально исследованных карпологических признаков [10], но именно на них систематики и эволюционисты обращали недостаточное внимание.

С целью определения структурных признаков базальных типов плодов нами были изучены морфология плодов и анатомия перикарпия представителей наиболее архаичных, по мнению ряда авторов, рецентных групп магнолиофитов – *Degeneriaceae*, *Magnoliaceae* и *Winteraceae*. Плоды *Degeneria vitiensis* I.W. Bailey & A.C. Sm. были исследованы на разных стадиях развития.

Развивающиеся и зрелые плоды *Degeneria vitiensis* (собранные на о-ве Вити Леву, архипелаг Фиджи) были любезно предоставлены академиком А.Л. Тах-

таджаном. Материалы для исследований были также любезно присланы Prof. J. Bannister (ОТА) и получены из карпологической коллекции Ботанического музея БИН РАН и Гербария БИН РАН (LE). Материалы для исследований были собраны авторами в течение 1997–2004 гг. в Jardín Botánico Nacional de la República de Cuba (Habana) (HAJB), Сухумском ботаническом саду и Дендропарке им. Н.Н. Сметцова (Сухуми) (SUCH), Субтропическом ботаническом саду Кубани (Сочи), Дендропарке “Южные культуры” (Сочи), Дендрарии НИИ Гор-лесэкол (Сочи) и в оранжереях ГБС РАН (Москва). Свежесобранные плоды фиксировали в 70°-ном этиловом спирте или высушивали. Сухие плодики перед проведением анатомических исследований выдерживали в смеси Страсбургера (96°-ный этиловый спирт–глицерин–дистиллированная вода = 1 1 1), а затем заплavляли в парафин без проводки. С помощью салазочного микротомы были получены срезы толщиной 10, 20 и 30 мкм. Срезы делали в поперечном и радиальном направлениях по отношению к продольной оси плодика. Для уточнения деталей анатомического строения и степени одревеснения клеточной стенки в различных топографических зонах проводили реакцию на одревеснение с флороглюцином и соляной кислотой. Все гистохимические исследования проводили по стандартным методикам [11, 12]. Готовые срезы заключали в глицерин. Рисунки изготовляли с поперечных срезов, наиболее информативных при изучении анатомии перикарпия [13].

Degeneria vitiensis I. W. Bailey & A. C. Sm. (*Degeneriaceae*)

Плод апокарпный, мономерный, развивается из монокарпелъного (очень редко бикарпелъного) гинецея. Карпель характеризуется отчетливо билатеральной кондупликатной формой. В опыленной карпели преимущественное развитие получает ее вентральная сторона, в результате чего молодой плод начинает постепенно изгибаться. На разных стадиях развития плод имеет эллипсоидально-почковидную форму. Зрелый плод достигает размеров 12 × 4,5 см. Вентральная сторона более длинная, от апекса плода до основания протягивается остаточная папиллозная поверхность до 14 см длиной. В плоде двумя рядами располагается 20–32 семени, покрытых яркой саркотестой. Перикарпий дифференцирован на наружную жесткую кожистую и внутреннюю сочную зоны. Внутренняя зона перикарпия образует поперечные выросты, вдающиеся в промежутки между семенами. Уже в только что опыленной карпели развивается несколько кольцевых перегородок, разделяющих семязачатки. Зрелые розовато-бордовые плоды опадают, не вскрываясь, а затем иногда, уже значительно подгнив, могут трескаться вдоль вентрального шва (А.Л. Тахтаджян, личн. сообщ.; [14]).

Анатомическое строение перикарпия *Degeneria* было изучено на разных стадиях развития плода. У перикарпия развивающегося плода около 1,2 см длиной 47–74 слоя клеток (рис. 1, 1). Экзокарпий представлен однослойной эпидермой, сложенной квадратно-округлыми тонкостенными клетками с флобафенами в полостях. Экзокарпий покрыт толстой равномерной кутикулой. Мезокарпий сложен 45–72 слоями паренхимных клеток, образующих три зоны. Наружная зона сложена 2–5 слоями прямоугольно-округлых клеток, содержащих флобафены в полостях, среди них располагаются немногочисленные крупные эллипсоидальные смолосодержащие клетки. Срединная зона образована 18–25 слоями паренхимных клеток и многочисленными одиночными или собранными в группы по 2–12 склереидами с одревесневшими стенками. В периферических слоях встречаются отдельные эллипсоидальные смолосодержащие клетки.

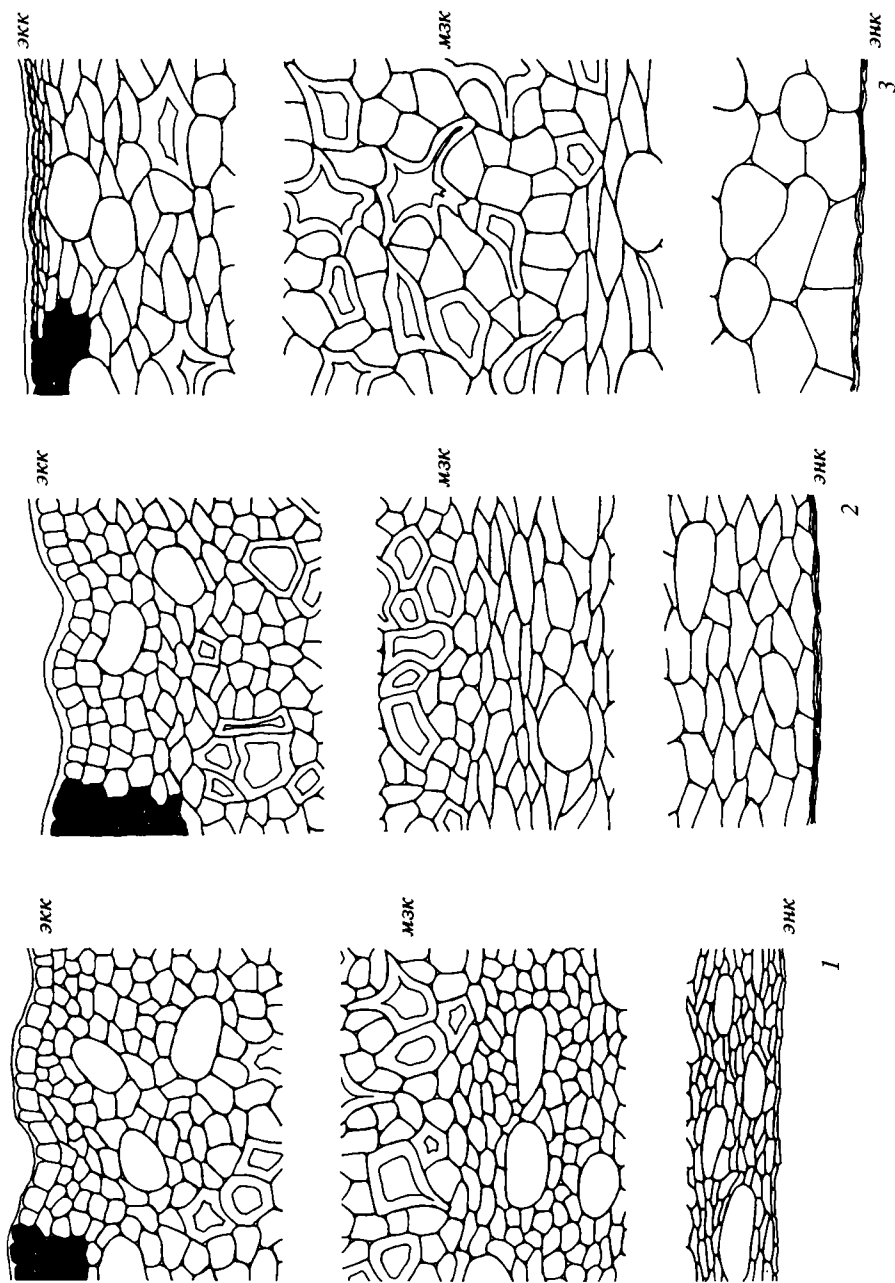


Рис. 1. Анатомическое строение перикарпия *Degeneria vitensis* на разных стадиях развития (поперечные срезы)
 1 – развивающийся плод около 1,2 см длиной, 2 – незрелый плод около 3 см длиной, 3 – зрелый плод, экк – экзокарпий, мэк – мезокарпий, энк – эндокарпий

Внутренняя зона мезокарпия образована 25–42 слоями мелких тонкостенных клеток, преимущественно удлинённых в тангентальном направлении, среди которых располагаются относительно многочисленные эллипсоидальные смоло-содержащие клетки. Эндокарпий сложен тонкостенными бесцветными смяты-ми клетками, вытянутыми в тангентальном направлении. Внутренняя кутикула не развита.

У перикарпия развивающегося плода около 3 см длиной 57–98 слоев клеток (рис. 1, 2). Экзокарпий представлен однослойной эпидермой, сложенной квадратно-округлыми тонкостенными клетками с флобафенами в полостях. В эпидерме встречаются пары клеток, возникшие в результате недавнего деления в радиальной плоскости. Экзокарпий покрыт толстой равномерной кутикулой. Мезокарпий сложен 55–96 слоями клеток, формирующих три зоны. Наружная зона сложена 3–5 слоями прямоугельно-округлых клеток, содержащими флобафены в полостях, и разбросанными среди них немногочисленными крупными смолосодержащими эллипсоидальными клетками. Срединная зона образована 24–36 слоями паренхимных клеток с многочисленными одиночными или собранными в группы по 2–12 склереидами с одревесневшими стенками. В периферических слоях встречаются отдельные эллипсоидальные смолосодержащие клетки. Внутренняя зона мезокарпия образована 28–55 слоями частично смятых тонкостенных клеток, удлинённых в тангентальном направлении. Среди них располагаются многочисленные эллипсоидальные смолосодержащие клетки. Эндокарпий сложен тонкостенными бесцветными клетками, значительно вытянутыми в тангентальном направлении. Внутренняя кутикула не развита.

У перикарпия зрелого плода 105–157 слоев клеток (рис. 1, 3). Экзокарпий представлен однослойной эпидермой, сложенной вытянутыми в тангентальном направлении эллипсоидальными клетками с незначительно неравномерно утолщенными стенками и заполненными флобафенами полостями. Экзокарпий покрыт очень толстой равномерно развитой кутикулой. Мезокарпий сложен 103–155 слоями клеток, образующих три зоны. Наружная зона сложена 3–5 слоями вытянутых в тангентальном направлении эллипсоидально-угловатых некрупных тонкостенных клеток с флобафенами в полостях и разбросанными среди них немногочисленными крупными эллипсоидальными смолосодержащими клетками. Срединная зона образована 30–45 слоями паренхимных клеток и многочисленными одиночными или собранными в группы по 2–12 склереидами с одревесневшими стенками; толщина стенок у разных склереид может значительно варьировать. В периферических слоях встречаются отдельные эллипсоидальные смолосодержащие клетки. Внутренняя зона мезокарпия образована 70–105 слоями тонкостенных клеток, удлинённых в тангентальном направлении в периферической части и имеющих округло-угловатую форму во внутренней части. Среди паренхимных клеток располагаются довольно многочисленные округлые смолосодержащие клетки. Эндокарпий сложен тонкостенными бесцветными смятыми клетками, очень сильно вытянутыми в тангентальном направлении. Внутренняя кутикула не развита.

Paramanglietia aromatica (Dandy) Hu & W. C. Cheng (*Magnoliaceae*)

Плод – спиральная, апокарпная, шишковидная, полимерная, деревянистая многолистовка, образованная 29–46 нормально развитыми, массивными сильно удлинёнными в радиальном направлении одно-, трехсеменными плодиками-листовками. Плод эллипсоидальной формы, 7–9 × 5–7,5 см, развивается из спирального апокарпного гинецея. Плодики в плане эллипсоидально-ромбоидаль-

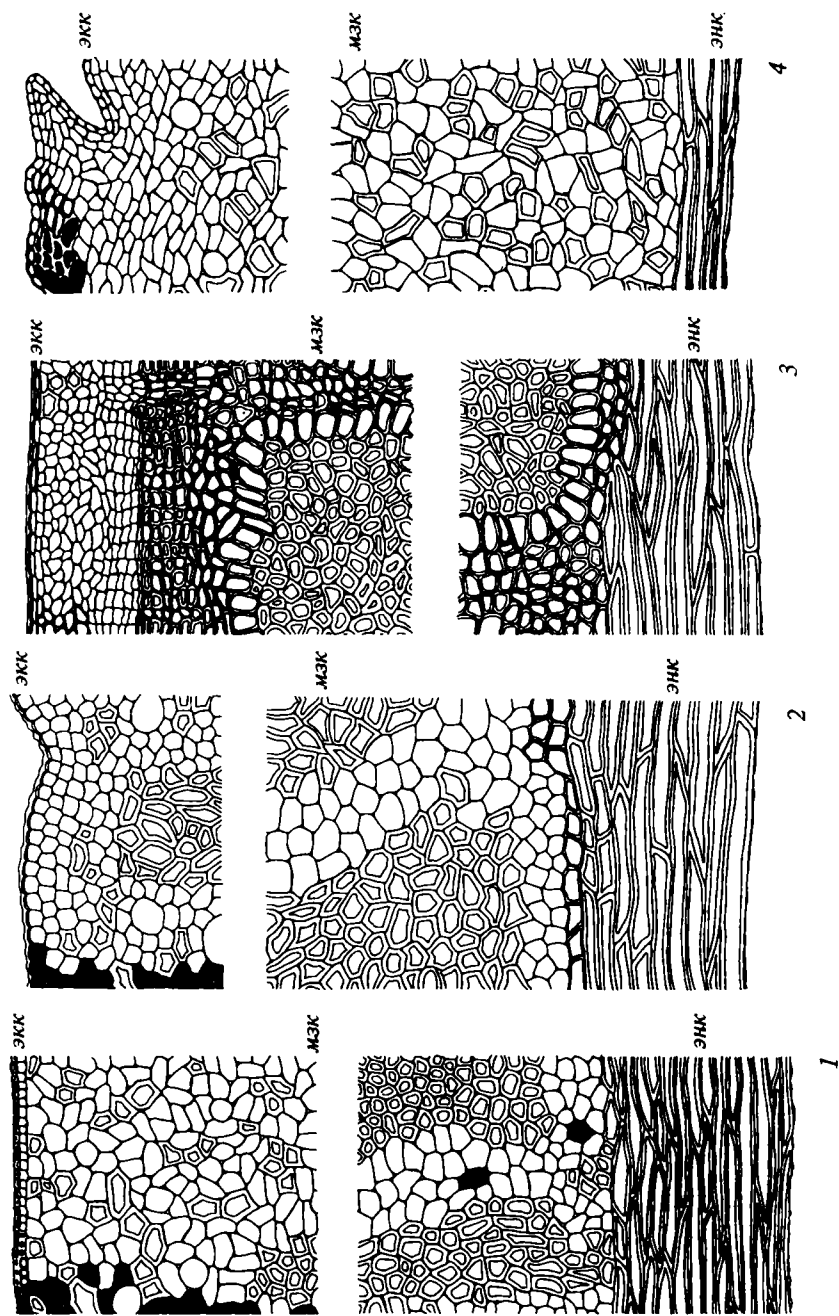


Рис. 2. Анатомическое строение перикарпия зрелых плодов (поперечные срезы)

1 – *Paratamanglietia aromatica*, 2 – *Magnolia delavayi*, 3 – *Talauma hodsoni*, 4 – *Michelia champaca*. Ост. усл. обозн. см. рис. 1

ные с хорошо выраженным дорзальным швом, крепятся к мощной оси цветоложа. При высыхании плода плотно расположенные плодики расходятся, каждая листовка вскрывается независимо от других вдоль вентрального шва, а затем частично вдоль дорзального. В гнезде плода располагаются семена, которые могут вывешиваться на проводящих пучках фуникулулов.

У перикарпия зрелого плода 165–209 слоев клеток (рис. 2, 1). Экзокарпий представлен эпидермой, сложенной мелкими округло-квадратными клетками с сильно утолщенными стенками, окрашенными флобафенами, и щелевидными полостями, а также гиподермой, образованной округло-квадратными клетками с незначительно утолщенными стенками, которые, как и полости, окрашены флобафенами. Кутикула на поверхности экзокарпия сильно волнистая, толстая. Мезокарпий состоит из 150–190 слоев паренхимных клеток и подразделяется на две зоны. Наружная, более массивная зона мезокарпия сложена клетками с флобафенами в полостях, среди которых располагаются одиночные или собранные в небольшие группы типичные склереиды и округлые смолосодержащие клетки. Внутренняя часть мезокарпия состоит из типичных паренхимных клеток, некоторые из которых содержат флобафены в полостях, групп склереид, состоящих из 50–60 клеток, и относительно многочисленных округлых смолосодержащих клеток. Группы склереид могут прилегать к клеткам эндокарпия и сочленяться с ним. Эндокарпий состоит из 13–17 слоев сильно вытянутых в тангентальном направлении клеток со значительно утолщенными и полностью одревесневшими стенками. Клетки внутренних слоев обычно вытянуты сильнее. Кутикула на внутренней поверхности перикарпия тонкая, неравномерная, волнистая.

Magnolia delavayi Franch. (Magnoliaceae)

Плод – спиральная, апокарпная, шишковидная, полимерная, деревянистая многолистовка, образованная 60–105 плотно расположенными на массивной оси цветоложа нормально развитыми (иногда партенокарпными) одно-, двусеменными плодиками-листочками. Плод яйцевидной формы, 8–12,5 × 4,5–5,5 см. Каждый влодик в плане эллипсоидально-ромбовидный с длинным сильно вытянутым носиком, частично прирастает вентральной стороной к оси плода. При созревании листовки расходятся друг от друга и вскрываются независимо. Вскрытие листовок происходит по хорошо выраженному дорзальному шву, а затем может переходить на вентральную сторону, при этом носик не разделяется. Из гнезда каждого плодика на проводящих пучках фуникулулов вывешивается 1–2 семени.

У перикарпия зрелого плода 68–111 слоев клеток (рис. 2, 2). Экзокарпий представлен однослойной эпидермой из ронных квадратно-округлых клеток с неравномерно утолщенными стенками и заполненными флобафенами полостями. Кутикула широко волнистая. Мезокарпий состоит из 60–100 слоев мелких паренхимных клеток. Наружная часть мезокарпия сложена изодиаметрическими клетками с флобафенами в полостях, располагающимися между ними одиночными или группами до 30 типичных склереид и отдельными округлыми эфирно-масляными клетками. Основная часть мезокарпия состоит из паренхимных клеток и располагающихся между ними очень крупных косо радиально ориентированных групп склереид, включающих до 80–110 клеток. Стенки клеток 1–3 внутренних слоев паренхимы мезокарпия могут незначительно утолщаться и одревесневать. Эндокарпий состоит из 7–10 слоев сильно вытянутых в тангентальном направлении клеток с утолщенными одревесневшими стенками.

Клетки отличаются по размеру и форме, прилегающие к мезокарпию короче, а самый внутренний слой сложен более длинными и крупными клетками, покрытыми тонкой неравномерной кутикулой.

Сходное строение плодов характерно для представителей *Magnolia* L. s. str. subgenus *Magnolia* (excl. sect. *Maingola* Dandy), *Magnolia acuminata* L., видов *Manglietia* Blume (см. также [15, 16]).

***Talauma hodsoni* Hook. f & Thomson (Magnoliaceae)**

Плод – спиральная, гемисинкарпная, шишковидная, полимерная многолистовка, образованная 80–115 плотно сомкнутыми, одно-, двусеменными (или партенокарпными) листовками. Плод эллипсоидально-яйцевидной формы, 9–12 × 6,5 см. В процессе формирования плода все плодики плотно сомкнуты, граница каждого плодика четко выражена. При вскрывании и высыхании плод растрескивается по границам соседних листовок, плодик отрывается от приросшего к мощной узко-эллипсоидальной оси основания и вскрывается от основания кверху по дорзальному и вентральному швам примерно до середины толщины листовки. Таким образом, от разросшейся оси отпадают отдельные вскрывшиеся плодики, оголяя расположенные на оси семена красного цвета, сидячие по 1–2 в каждой неглубокой ячейке.

У перикарпия зрелого плода 225–241 слой клеток (рис. 2, 3). Экзокарпий представлен однослойной эпидермой, состоящей из прямоугольных клеток с неравномерно утолщенными стенками. Кутикула на поверхности перикарпия довольно толстая, ровная. Мезокарпий состоит из 215–225 слоев клеток и подразделяется на три зоны. Наружная зона – неравномерно развитая гиподерма, сложенная 4–10 слоями некрупных клеток с неравномерно утолщенными стенками, окрашенными флобафенами, среди которых встречаются отдельные типичные склереиды. В следующей зоне, представленной 11–15 слоями клеток, расположенных практически ровными рядами, можно выделить три неравные и неравномерные подзоны. Наружные 4–6 слоев клеток имеют волнистые, незначительно утолщенные, одревесневшие стенки. Затем располагается 1–2 слоя клеток с тонкой, сильно смятой волнистой стенкой, окрашенной черно-коричневыми флобафенами. Самая внутренняя часть этой зоны представлена прямоугольными склереидами и немногочисленными паренхимными клетками с утолщенными стенками, окрашенными флобафенами. При переходе к самой массивной внутренней части мезокарпия наблюдается нарушение аккуратного расположения склереид в рядах и слоях второй зоны. Во внутренней зоне мезокарпия клетки паренхимы имеют утолщенные, частично одревесневшие стенки. Клетки паренхимы разделяют массивные (обычно эллипсоидально-округлые) группы склереид (до 200 клеток). У клеток в центре группы стенки сильно утолщены и одревесневшие стенки радиально расходящихся от них склереид утолщаются и одревесневают слабее. В мезокарпии располагаются многочисленные дериваты мощных проводящих пучков. Эндокарпий состоит из 9–15 слоев вытянутых в тангентальном направлении клеток с утолщенными одревесневшими стенками. Клетки самого внутреннего слоя длиннее и покрыты фрагментарной кутикулой.

Сходное строение плодов характерно для других видов *Talauma* Juss.; однако у них происходит значительная редукция числа слоев эндокарпия до 1–2. У некоторых видов происходит сокращение числа плодолистиков до 8–14 (см. также [16, 17]).

Michelia champaca L. (Magnoliaceae)

Плод – спиральная, апокарпная, колосовидная, полимерная многолистовка, образованная 3–30 нормально развитыми 3–12-семенными или партенокарпными листовками, расположенными на длинной поникающей искривленной оси и чередующимися с очень немногочисленными, также спирально расположенными неразвившимися карпелями (всего до 30). Плод достигает размеров 2–15 см длиной, каждый плодик – сферо-эллипсоидальная листовка, достигающая размеров 1–2 × 0,6–1,7 × 0,7–1,6 см с практически не выраженным дорзальным швом, но хорошо развитой сатурой. Листовки крепятся к удлинённой оси очень непротяжённым основанием. Вскрытие начинается с вентрального шва и переходит на дорзальную сторону; из полости плода на проводящих пучках фуникулов вывешиваются яркоокрашенные семена. При созревании, высыхании и вскрытии плодики становятся деревянисто-кожистыми.

У перикарпия зрелого плода 64–100 слоев клеток (рис. 2, 4). Экзокарпий представлен однослойной эпидермой, состоящей из овально-угловатых клеток с флобафенами в стенках. Кутикула на поверхности перикарпия довольно тонкая, волнистая. Мезокарпий состоит из 60–95 слоев клеток и условно подразделяется на две зоны. Клетки наружной части мезокарпия представляют собой 1–7 слоев паренхимных клеток с утолщенными стенками, окрашенными флобафенами и флобафенами в полостях. В основной части мезокарпия среди паренхимных клеток располагаются одиночные или группы по 2–18 типичных склерид и отдельные округлые, крупные эфирно-масличные клетки. Эндокарпий состоит из 3–4 слоев вытянутых в тангентальном направлении клеток с утолщенными одревесневшими стенками. Кутикула неравномерная, тонкая.

Сходное строение плодов характерно для других видов *Michelia* L., *Magnolia* s. str. subgenus *Yulania* (Spach) Reichenbach, *Magnolia* section *Maingola*, *Elmerrillia* Dandy и *Alcimandra* Dandy [16].

Bubbia balansae (Baill.) Van Tiegh. (Winteraceae)

Плод анокарпный, мономерный. Рядом с единственным развитым плодиком могут сохраняться 1–2 недоразвитые карпели. Плодики эллипсоидально-обратнояйцевидные, слабо дорзовентрально уплощенные, 9 × 6 × 4 мм, в основании развивается короткая ножка до 1 мм длиной. От апекса плодика на вентральной стороне спускается остаток воспринимающей поверхности протяженностью 1–3 мм, обычно заканчивающийся выше уровня середины плодика. В плоде располагается 3–7 коричнево-черных семян. Зрелый коричнево-пурпурный кожистый плодик не вскрывается.

У перикарпия зрелого плода 35–52 слоя клеток (рис. 3, 1). Экзокарпий представлен однослойной эпидермой, сложенной эллипсоидальными клетками с незначительно неравномерно утолщенными стенками и заполненными флобафенами полостями. Экзокарпий покрыт очень толстой волнистой кутикулой. Мезокарпий сложен 33–50 слоями клеток, образующих три зоны. Наружная зона – гиподерма – сформирована 2–8 рядами угловато-округлых паренхимных клеток с флобафенами в полостях; среди паренхимных клеток располагаются крупные округлые смолосодержащие клетки, прилегающие к экзокарпию. Срединная зона образована 18–26 слоями паренхимных клеток с многочисленными одиночными или собранными в группы по 2–14 типичных склерид. Внутренняя зона мезокарпия сложена 11–16 слоями паренхимных клеток, незначительно удлинённых в тангентальном направлении; среди них располагаются относительно многочисленные округло-

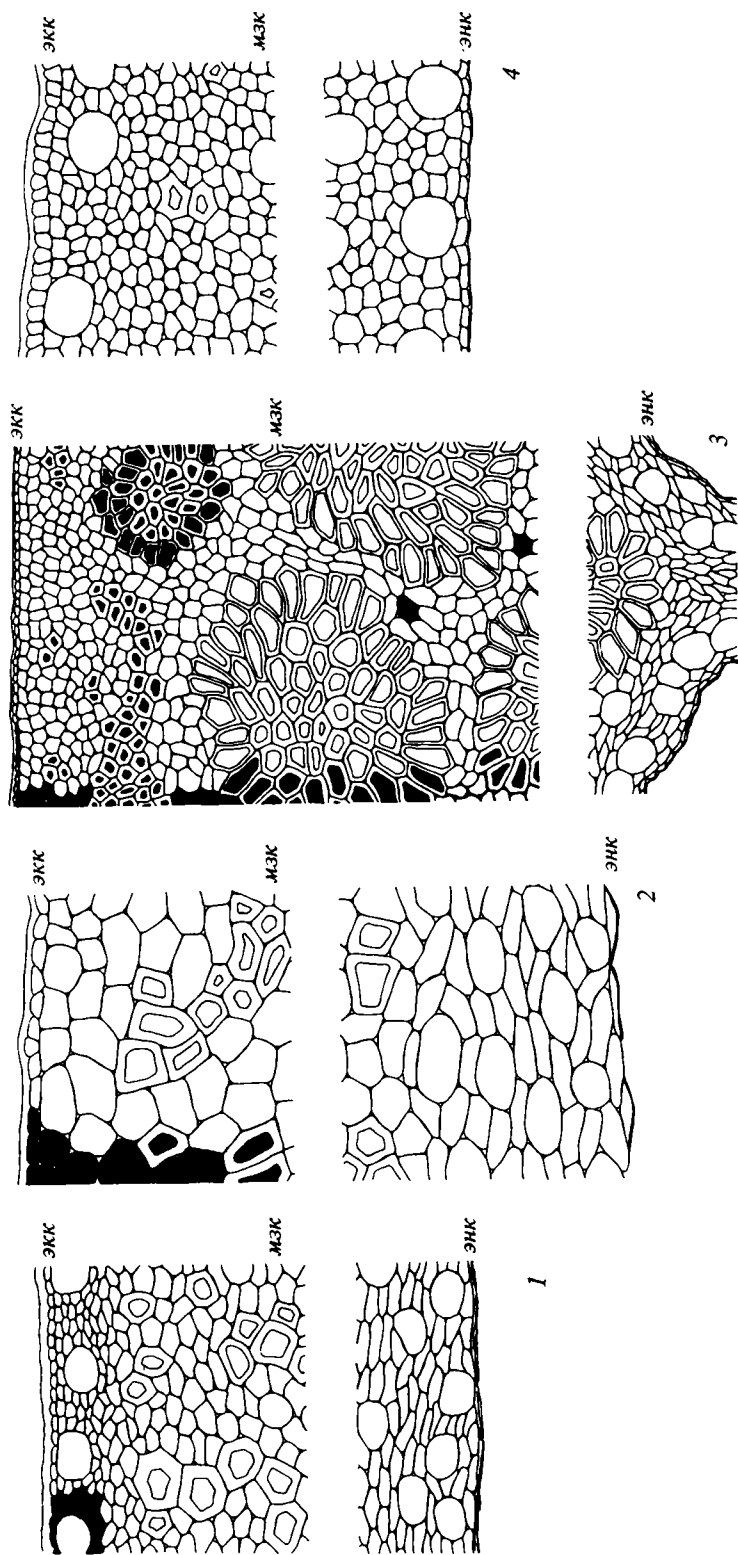


Рис. 3. Анатомическое строение перикарпия зрелых плодов (поперечные срезы)

1 – *Bubbia balansae*, 2 – *Belliolium crassifolium*, 3 – *Zygogonium bicolor*, 4 – *Pseudowintera colorata*. Ост. усл. обозн. см. рис. 1

эллипсоидальные смолосодержащие клетки. Эндокарпий фрагментарный, представлен однослойной внутренней эпидермой, сложенной сильно вытянутыми в тангентальном направлении тонковеретеновидными клетками с практически невыраженной узкой полостью. Внутренняя кутикула слабо развита.

Сходное строение плодов характерно для *B. howeana* Van Tiegh. [16].

***Belliolum crassifolium* (Baill.) Van Tiegh. (Winteraceae)**

Плод спиральный, апокарпный, олигомерный. На цветоложе располагается 2(3) плодика, рядом с которыми могут сохраняться недоразвитые карпели. Плодики обратнойцевидные, слабо дорзовентрально уплощенные, $10 \times 7 \times 6$ мм, в основании развивается ножка около 1 мм длиной и около 1–2 мм в диаметре. На апексе плодика располагается остаток воспринимающей поверхности, протяженностью около 2 мм. В плоде размещается 3–6 коричневато-черных семян. Зрелые кожистые черновато-пурпурные плодики не вскрываются.

У перикарпия зрелого плода 29–57 слоев клеток (рис. 3, 2). Экзокарпий представлен однослойной эпидермой, сложенной эллипсоидально-угловатыми клетками с тонкой стенкой и флобафенами в полостях. Экзокарпий покрыт толстой равномерной кутикулой. В экзокарпии располагаются немногочисленные замыкающие клетки устьиц. Мезокарпий сложен 27–55 слоями клеток, образующих три зоны. Наружная зона – гиподерма – образована 4–9 рядами угловато-округлых паренхимных клеток, содержащих флобафены в полостях. Среди паренхимных клеток располагаются отдельные смолосодержащие клетки, а также одиночные и группы по 2–17 типичных склереид, иногда содержащие флобафены в полостях. Срединная зона сформирована 14–32 слоями паренхимных клеток с многочисленными одиночными или собранными в группы по 2–26 склереид. Внутренняя зона мезокарпия образована 9–14 слоями относительно некрупных тонкостенных клеток, преимущественно удлинённых в тангентальном направлении, среди которых располагаются относительно многочисленные округло-эллипсоидальные смолосодержащие клетки. Эндокарпий однослойный, сложен тонкостенными бесцветными смятыми паренхимными клетками, вытянутыми в тангентальном направлении, с практически невыраженной узкой полостью. Внутренняя кутикула равномерно развита, нетолстая.

Сходное строение плодов характерно для *B. pancheri* (Baill.) Van Tiegh. [16].

***Zygogynum bicolor* Van Tiegh. (Winteraceae)**

Плод спиральный, синкарпный, полимерный, приплюснуто-сферический, $20\text{--}26 \times 16\text{--}20$ мм, образован 10–24 полностью сросшимися плодиками. На поперечном срезе стенка плода очень толстая; гнезда соседних плодиков разделяются тонкими перегородками. Внутренние стенки и полости плодиков радиально расходятся от верхней части цветоложа. Плод развивается из синкарпного гинецея, но у каждого плодика формируется собственная папиллозная поверхность до 2 мм длиной, имеющая в плане овальную форму. Границы между сросшимися плодиками на поверхности зрелого плода не выражены. К дистальной части плодиков крепится 10–20 черных семян. При созревании плодик становится красновато-коричневым, деревянистым, зрелый плод не вскрывается.

У перикарпия зрелого плода 112–183 слоя клеток (рис. 3, 3). Экзокарпий представлен однослойной эпидермой, сложенной очень мелкими эллипсоидально-угловатыми клетками с тонкой стенкой и флобафенами в стенках и полостях. Экзокарпий покрыт довольно толстой ровной кутикулой. Мезокарпий многослойный, сложен 110–181 слоем клеток, образующих три зоны. Наружная зона – ги-

подерма – сформирована 4–17 рядами угловато-округлых паренхимных клеток, содержащих флобафены в полостях и стенках; среди паренхимных клеток располагаются одиночные или группы по 2–11 типичных склереид с флобафенами в полостях. Срединная зона образована 100–150 слоями склереид, собранных в очень крупные округлые группы по 50–180 клеток, в полости большинства склереид откладываются флобафены. Между группами склереид располагаются узкие тяжи паренхимных клеток, иногда частично смятых и содержащих в стенках флобафены, иногда флобафены также накапливаются в полостях. Внутренняя зона мезокарпия сложена 6–14 слоями некрупных паренхимных клеток, преимущественно удлинённых в тангентальном направлении, среди них располагаются относительно многочисленные округло-эллипсоидальные клетки, содержащие смолы в своей полости. Эта третья, внутренняя, зона мезокарпия участвует в образовании перегородок между гнездами синкарпного плода, мощность перегородки может достигать 35 слоев клеток, а в срединной части перегородки может располагаться дериват крупного радиально-направленного проводящего пучка. Эндокарпий фрагментарный, представлен однослойной внутренней эпидермой, сложенной тонкостенными бесцветными клетками, вытянутыми в тангентальном направлении. Внутренняя кутикула равномерно развита, нетолстая.

Pseudowintera colorata (Raoul) Dandy (Winteraceae)

Плод спиральный, апокарпный или гемисинкарпный, олигомерный. Обычно развивается 1–2 плодика, рядом с которыми на неразросшемся цветоложе могут сохраняться 1(2) недоразвитые карпели. Плодики могут срастаться вентральными сторонами, степень срастания варьирует очень сильно – от свободных плодиков до срастания поверхностями вдоль всей высоты и значительного сближения папиллозных поверхностей соседних плодиков, занимающих субапикальное положение. Плодики косояйцевидные, достигают размеров 5–11 × 6 × 6 мм. Чуть выше середины плода на вентральной стороне располагается остаток воспринимающей поверхности протяженностью около 1 мм. Семена в плоде окружены со всех сторон сочной, сильно развитой пуплой. В плоде располагается 1–7 черных семян. Сочные зрелые пурпурно-черные плодики не вскрываются.

У перикарпия зрелого плода 46–62 слоя клеток (–112) (рис. 3, 4). Экзокарпий представлен однослойной эпидермой, сложенной квадратно-округлыми клетками с незначительно неравномерно утолщенной стенкой. Экзокарпий покрыт толстой равномерной кутикулой. Мезокарпий сложен 44–60 слоями паренхимных клеток, в местах сильного разрастания мезокарпия и образования своеобразной пульпы, окружающей семена со всех сторон, развивается до 110 слоев паренхимных клеток. Среди них располагаются многочисленные смолосодержащие клетки. Во внешней части мезокарпия располагаются немногочисленные одиночные или группы по 2–7(–27) типичных склереид. В мезокарпии встречаются дериваты мощных проводящих пучков. Эндокарпий однослойный, сложен равномерно развитыми эллипсоидально-прямоугольными тонкостенными клетками, вытянутыми в тангентальном направлении с хорошо выраженной полостью. Внутренняя кутикула равномерно развита, нетолстая.

Tasmannia insipida R. Br. ex DC. (Winteraceae)

Плод апокарпный, мономерный, развивается из единственной карпели, крепящейся к неразросшемуся цветоложу. Плодик продолговато-обратнояйцевидной формы, слабо дорзовентрально уплощенный, 13–20 × 7–10 × 5–8 мм, иногда на короткой ножке до 1 мм длиной, перикарпий сочный. От

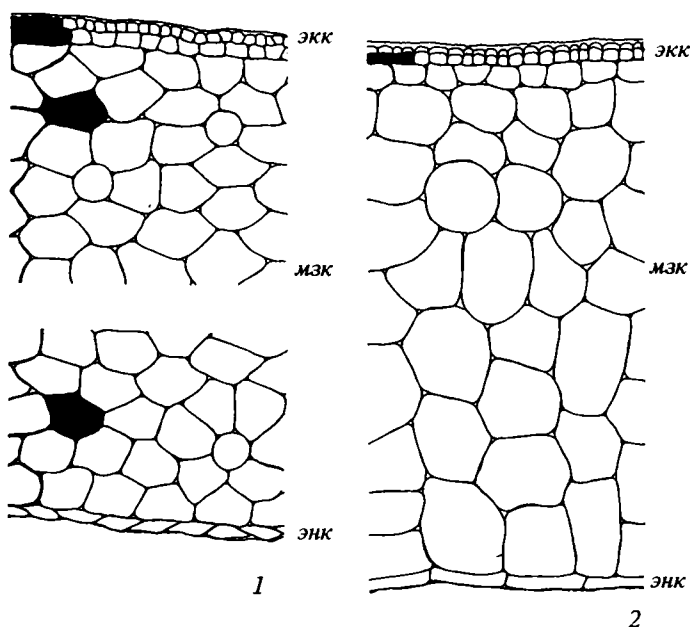


Рис. 4. Анатомическое строение перикарпия зрелых плодов (поперечные срезы)
1 – *Tasmannia insipida*, 2 – *Drimys winteri*. Ост. усл. обозн. те же, что на рис. 1

апекса плодика вдоль всей вентральной стороны спускается остаток воспринимающей поверхности, заканчивающийся несколько выше основания плодика. В плоде располагается 15–27 темно-коричневых семян. Семена располагаются двумя хорошо выраженными рядами, разделенными продольной и поперечными перегородками. Зрелые розово-пурпурные плодики не вскрываются.

У перикарпия зрелого плода 21–29 слоев клеток (рис. 4, 1). Экзокарпий представлен однослойной эпидермой, сложенной угловато-округлыми клетками с тонкой стенкой и заполненными флобафенами полостями. Кутикула тонкая, неравномерная. Мезокарпий сложен 19–27 слоями крупных паренхимных клеток, содержащих флобафены в тонких стенках, среди которых располагаются многочисленные округлые смолосодержащие клетки с тонкими и очень незначительно одревесневшими стенками. Наружный слой мезокарпия – гиподерма – сложена неровными деформированными округло-прямоугольными клетками с флобафенами в полостях. Часть клеток мезокарпия также содержит флобафены в полостях, в мезокарпии располагаются дериваты проводящих пучков. Продольная перегородка между ложными гнездами завязи образована 20–30 слоями клеток мезокарпия. Поперечные перегородки образованы меньшим числом слоев клеток. Эндокарпий представлен однослойной эпидермой, образованной тонкостенными тангентально-удлиненными эллипсоидально-веретеновидными клетками. Клетки эндокарпия выстилают с обеих сторон перегородки плода. Внутренняя кутикула тонкая, неравномерно развитая.

Сходное строение плодов характерно для *T. lanceolata* (Poir.) A.C. Sm., *T. stipitata* (Vickery) A.C. Sm. [16].

Плод спиральный, апокарпный, олигомерный. Рядом с 1–6 плодиками на неразросшемся цветоложе могут сохраняться недоразвитые карпели. Плодики неравно-обратнойцевидные, слабо латерально уплощенные, $10 \times 6 \times 5$ мм. В верхней части плодика на вентральной стороне располагается остаток воспринимающей поверхности протяженностью около 1 мм. В плоде располагается 3–7 черных семян. Сочные зрелые сизовато-пурпурные плодики не вскрываются.

У перикарпия зрелого плода 9–14 слоев клеток (рис. 4, 2). Экзокарпий представлен однослойной эпидермой, сложенной прямоугольно-квадратными клетками с очень сильно утолщенной наружной стенкой и заполненными флориферными полостями. Наружная кутикула мощная, мелковолнистая. Мезокарпий сложен 7–12 слоями крупных паренхимных клеток с тонкими стенками, среди которых располагаются отдельные округлые эфирно-масличные клетки. Клетки наружного слоя мезокарпия мельче, их можно рассматривать как не полностью дифференцированную гиподерму. В мезокарпии располагаются дериваты мощных проводящих пучков. Эндокарпий однослойный, сложен удлинненными в тангентальном направлении клетками прямоугольной формы. Внутренняя кутикула тонкая, неравномерно развитая.

Сходное строение плодов характерно для *D. granatensis* L. f. [16].

Морфолого-анатомические исследования плодов представителей семейств *Degeneriaceae*, *Magnoliaceae* и *Winteraceae* позволили выявить значительное многообразие их морфологических признаков и структуры перикарпия. Нами установлено, что плоды всех представителей *Magnoliaceae sensu strictissimo* (исключая *Liriodendron* L. [16, 18, 19]) являются вскрывающимися многолистовками, плодики которых характеризуются значительной мощностью перикарпия и развитием четко дифференцированного сильно склеренхиматизированного и зачастую очень многослойного эндокарпия.

Апокарпные мономерные не вскрывающиеся распространяющиеся барохорно и сгнивающие плоды *Degeneria* очень сильно отличаются от вскрывающихся листовок *Magnoliaceae*. Внутренняя, многослойная часть мезокарпия и однослойный эндокарпий *Degeneria* сложены тонкостенными клетками, не способными обеспечивать вскрывание плода. Несмотря на сходство в гистологической дифференциации наружной зоны мезокарпия представителей обоих семейств (паренхима с включенными в нее склереидами и отдельными секреторными клетками), структуры внутренней зоны мезокарпия и, особенно, эндокарпия у *Degeneriaceae* (и *Winteraceae*) и *Magnoliaceae* принципиально разные. Еще I. W. Bailey и A.C. Smith [20] в первоописании *Degeneria* указывали, что плоды представителей *Degeneriaceae* и *Magnoliaceae* настолько отличны, что даже нет необходимости их сравнивать. Некоторое сходство репродуктивных органов представителей обоих семейств заключается в строении семян – для них характерно развитие мощной саркотесты и внутренней склеренхиматизированной зоны. Однако семена *Degeneria* могут быть отнесены к промежуточному типу между мезоэндотестальным и эндотестальным [21], тогда как семенная кожура представителей *Magnoliaceae sensu strictissimo* отчетливо эндотестальная [22, 23]. Структура секреторной системы в семенах *Degeneriaceae* и *Magnoliaceae* также значительно различается. Для *Magnoliaceae* характерны крупные маслосодержащие клетки, а у *Degeneria* развиваются мощные группы смоляных вместилищ. Вероятнее всего, семена с мощной саркотестой и каменистой внутренней зоной являются в обоих семействах своеобразным “наследством” от некоторых анцестральных форм, характеризовавшихся эндозоохорией. Семена современ-

ных *Magnoliaceae* распространяются преимущественно эндозоохорно, однако семена *Degeneria*, заключенные в мощный перикарпий, утратили возможность к подобной диссеминации, яркая окраска их саркотесты – признак рудиментарный. Вскрытие плодов *Degeneria*, по нашему мнению, было изначально невозможно вследствие особенностей структурной дифференциации перикарпия (кожистая внешняя часть и сочная внутренняя).

По нашему мнению, невскрывающиеся плоды *Degeneria*, изначально адаптированные к барохории, представляют собой принципиально отличающийся от листовки тип плода. Нами установлено, что такой же тип плода характерен для представителей *Winteraceae*, в том числе к этому типу относятся явно вторично вскрывающиеся паракарпные плоды *Takhtajania* M. Baranova and J.-F. Leroу, анатомическое строение которых было изучено Т. Deroин [24]. Новый тип плода мы предлагаем назвать **винтериной (winterina)**, поскольку его наибольшее морфолого-анатомическое разнообразие характерно для представителей *Winteraceae*. Подчеркнем, что родовые названия *Wintera* aust. и *Winterana* aust. незаконны, что позволит избежать ассоциации наименования нового типа плода с названием какого-либо определенного таксона. Основные отличия винтерины от листовки заключаются соответственно 1) в особенностях дифференциации перикарпия: паренхимные клетки со склеренхимными элементами в наружной части мезокарпия и паренхимные с секреторными клетками во внутренней и нелигнифицированный однослойный эндокарпий / паренхимные клетки с крупными массивами склеренхимы во внутренней части мезокарпия и многослойный одревесневший эндокарпий и 2) в отсутствии вскрытия или вскрытии плодиков. Листовка и винтерина не могут быть связаны друг с другом модусами морфолого-анатомических эволюционных преобразований, их возможно производить лишь от мегаспорофиллов гипотетических семенных папоротников. Таким образом, винтерина – апокарпный, геми-, или эусинкарпный, или паракарпный, в типе невскрывающийся, многосеменной, кожистый или сочный, барохорно или зоохорно распространяющийся плод, развивающийся на слабо развитом цветоносе; перикарпий изначально дифференцирован на внешнюю кожистую часть (паренхима с включенными группами склерид – наружная часть мезокарпия) и внутреннюю сочную часть (паренхима с многочисленными секреторными клетками – внутренняя часть мезокарпия и однослойный недревесневший эндокарпий). Винтериной также называется каждый плодик в соответствующем полимерном плоде; различают поливинтерины, олиговинтерины и моновинтерины.

По-видимому, весьма прогрессивным эволюционным шагом стала редукция саркотесты в семенах типа *Degeneria* (заключенных в невскрывающихся плодах) и становление экзотестальных семян типа *Winteraceae*. Параллельно с этим происходили частичная или полная редукция склерид во внешней части мезокарпия и формирование олиго- или мономерных плодов с сочным или кожистым перикарпием, характерных для *Winteraceae*. При этом сохранялся сходный общий план строения карпелей *Winteraceae* (например, *Tasmannia* DC. и *Bubbia* Van Tiegh.) и *Degeneria* [25–27]. Гистологическая дифференциация перикарпия зрелых плодиков *Bubbia* и *Bellicolum* Van Tiegh. аналогична таковой в развивающихся плодах *Degeneria* (ср. рис. 1,1–1,3 и 3,1, 3,2), при этом они характеризуются практически одинаковыми размерами. Наибольшего развития достигает паренхима в перикарпии представителей *Tasmannia*, *Drimys* и *Pseudowintera* Dandy, а также *Takhtajania* (см. [24]): относительно немногослойный полностью паренхимный перикарпий с секреторными клетками (порой со следами одревеснения

тонких оболочек – *Drimys* J.R. Forster & G. Forster и *Tasmannia*) и единичными склереидами (*Pseudowintera*). Плоды представителей *Drimys* являются эндоорнитохорными [28]. Целостность экзотестальных семян *Winteraceae* не нарушается агентами диссеминации, как и целостность предположительно мезоэндотестально-эндотестальных семян гипотетических анцесторов *Degeneria*.

В качестве наиболее архаичных плодов *Winteraceae* нами рассматриваются полимерные плоды *Bellium* и *Bubbia*. Их плодики с хорошо выраженной дифференциацией перикарпия на наружную кожистую часть, образованную паренхимными клетками с включенными среди них группами склереид, и внутреннюю сочную часть, сложенную паренхимными клетками с располагающимися среди них смолосодержащими клетками, значительно схожи с таковыми *Degeneria*. Согласно результатам изучения васкуляризации плода *Degeneria* [14], для ее анцесторов были характерны олигомерные или полимерные плоды (гинецей). В процессе эволюции плоды анцесторов *Bubbia* подвергались разнообразным морфолого-анатомическим преобразованиям: редукция числа плодиков до одного (виды *Bellium*, *Bubbia* и *Tasmannia*), редукция склеренхимных элементов мезокарпия (*Tasmannia* и *Drimys*, а также *Takhtajania* – см. [24]), прогрессивное развитие своеобразных выростов перикарпия, сопровождающееся образованием перегородок и пульпы в плодиках апокарпных плодов (*Tasmannia p. p.*, *Pseudowintera*), формирование гемисинкарпных плодов (*Pseudowintera*, а также *Exospermum* Van Tiegh. [29]), полимерных синкарпных плодов (*Zygogynum* Baill.) и, наконец, возникновение вторично вскрывающихся паракарпных плодов *Takhtajania* [24]. Derooin [24] указывает, что вскрывание плодов *Takhtajania* является уникальной чертой среди *Winteraceae* и что никаких гистологических приспособлений к этому в плодах нет. Стенка плода разрывается просто между латеральными пучками либо рядом со сросшимися латеральными пучками соседних карпелей, т.е. **аналогично** септицидному или латеральному вскрыванию. В целом перикарпий *Takhtajania* сложен паренхимой и, по нашему мнению, анатомически очень сходен с таковым *Drimys* и *Tasmannia*. Паракарпный гинецей *Takhtajania* следует производить от общего с *Drimys* и *Tasmannia* анцестрального типа, но не от гемисинкарпного, характерного для *Exospermum* и *Pseudowintera*, или синкарпного, типичного для *Zygogynum*. В мощном многослойном мезокарпии синкарпного плода *Zygogynum* развиваются очень крупные концентрические группы склереид, заполняющие практически весь объем внешней части мезокарпия; аналогичные концентрические группы склереид были обнаружены в перикарпии гемисинкарпных плодов *Exospermum* [29]. В то же время у некоторых видов *Exospermum* развиваются относительно немногочленные группы склереид, схожие с таковыми видов *Bubbia*. Таким образом, можно заключить, что плоды *Exospermum*, а затем *Zygogynum* могут быть произведены от анцестора, общего с *Bubbia*.

В процессе филломорфогенеза исходного типа поливинтерны, характерной для гипотетических анцесторов *Degeneria* и *Winteraceae*, образованной относительно крупными плодиками с кожистой (заметно склеренхиматизированной) наружной частью перикарпия и сочной внутренней частью, сформировались производные подтипы плодов. Редукция числа плодиков поливинтерины (*Bubbia p. p.*, *Bellium p. p.*) привела к формированию олиговинтерины (*Bubbia p. p.*, *Bellium p. p.* и *Pseudowintera p. p.*) и моновинтерины (*Degeneria vitiensis*, *Bubbia p. p.* и *Bellium p. p.*). Плодики дивинтерин *Pseudowintera colorata* могут срастаться внешними поверхностями, образуя гемисинкарпную дивинтерину. В то же время от базальной (апокарпной) поливинтерины происходит гемисин-

карпная поливинтерина *Exospermum*, а затем синкарпная поливинтерина *Zygogynum*. В плодах *Exospermum* и *Zygogynum* наблюдается прогрессирующая склеренхиматизация мезокарпия.

На самых ранних стадиях морфогенеза исходного типа поливинтерины произошло формирование сочной поливинтерины, перикарпий которой полностью лишен склеренхимных элементов (*Drimys* р. р. и *Tasmannia* р. р.). В данном случае олигомеризация плодиков также приводит к формированию олиговинтерины (*Drimys* р. р. и *Tasmannia* р. р.) и моновинтерины (*Tasmannia* р. р. и *Drimys* р. р.). Из апокарпной сочной олиговинтерины, лишенной склеренхимных элементов в перикарпии, сформировалась паракарпная нескрывающаяся дивинтерина, характерная для гипотетических анцесторов *Takhtajania* и некоторых рецентных таксонов *Canellaceae* [16]. Впоследствии паракарпные плоды *Takhtajania perrieri* (Capuron) Baranova & J.-F. Leroу из-за неравномерного развития плодиков стали нерегулярно вскрываться.

В качестве наиболее архаичных листовок представителей *Magnoliaceae* s.strss. мы склонны рассматривать апокарпные шишковидные полимерные деревянистые многолисточки *Paramanglietia* Hu & W. C. Cheng, образованные значительно удлинненными в радиальном направлении (относительно оси плода) листовками, вскрывающимися сначала по вентральному шву, а затем частично и по дорзальному [30]. Перикарпий плодика характеризуется многослойностью, сильной склеренхиматизацией мезокарпия и мощным многослойным эндокарпием. Эта разновидность многолисточки сходна с плодами среднемелового *Archaeanthus* Dilcher & Crane [31], обнаруженного на территории Северной Америки и проявляющего, по мнению авторов, сходство с большинством представителей порядка *Magnoliales* [9]. Полимерная (100–130-членная) шишковидная многолисточка *Archaeanthus* образована значительно радиально-удлинненными вентрально вскрывающимися плодиками, перикарпий которых дифференцирован на экзокарпий, мезокарпий, в котором обнаружены радиально-удлинненные волокна, и эндокарпий, сложенный тангентально-удлинненными волокнами. Такая многолисточка может рассматриваться как анцестральный тип плода для представителей *Magnoliaceae*. Путем обычных морфолого-анатомических преобразований от плодов *Archaeanthus* могут быть произведены апокарпные полимерные плоды *Paramanglietia*.

По-видимому, довольно рано исключительное вентральное вскрывание плодиков некоторых *Magnoliaceae* трансформировалось в дорзовентральное, а затем – и в дорзальное. Так, для значительного числа представителей *Magnoliaceae* характерны апокарпные шишковидные полимерные деревянистые многолисточки, образованные удлинненными в радиально-продольном направлении листовками, вскрывающимися сначала по дорзальному шву и только затем, иногда, по вентральному. Наиболее архаичными среди них являются многолисточки представителей секций *Gwillimia* DC. и *Lirianthe* (Spach) Dandy рода *Magnolia*, характеризующиеся массивностью перикарпия, значительной склеренхиматизацией мезокарпия и очень многослойным одревесневшим эндокарпием (до 16 слоев).

Предположительно, также рано возник еще один альтернативный способ вскрывания листовок – трансверзальное вскрывание, или вскрывание путем отпадения верхней части плодиков. Так, у *Talauma hodsoni* нами обнаружены гемисинкарпные шишковидные полимерные деревянистые многолисточки, образованные плодиками, практически полностью отпадающими при вскрывании плода и обнажающими разросшуюся эллипсоидальную ось плода с прикрепленными

ми к ней семенами. Перикарпий *T. hodsoni* очень многослойный, характеризуется сильно склеренхиматизированным мезокарпием и многослойным одревесневшим эндокарпием (до 15 слоев). Следует отметить, что для всех остальных изученных видов *Talauma* характерна редукция эндокарпия до 1–2 слоев, что, по-видимому, связано с приобретением адаптации к осуществлению трансверсального вскрывания.

Выявленные нами архаичные морфолого-анатомические типы шишковидных многолисточков современных *Magnoliaceae* являются исходными для последующего формирования производных типов. Основные направления морфолого-эволюционных преобразований могут быть сведены к следующим: образование геми- и эусинкарпных плодов, редукция числа плодиков, уменьшение (но в некоторых случаях – наоборот, вторичная полимеризация) числа слоев мезокарпия, уменьшение склеренхиматизации мезокарпия, приводящее к приобретению плодиками сочности (в единичных случаях происходит прогрессивное усиление склеренхиматизации мезокарпия, например, у видов *Talauma* [17] или *Pachylarnax* Dandy [32]), редукция числа слоев клеток эндокарпия (однако у *Kmeria* Dandy и *Pachylarnax* число слоев эндокарпия увеличивается до 20–40).

Альтернативой шишковидной многолисточке было возникновение колосовидной многолисточки. В этих многолисточках у разных таксонов сильно варьирует степень прирастания вентральных частей плодиков к оси плода – от минимального (*Michelia champaca*, *Michelia montana* Blume) до почти полного (*Magnolia heptapeta* (Buc'hoz) Dandy). В целом для колосовидных многолисточков характерны следующие направления эволюции: редукция числа плодиков, развитие карпофора, уменьшение (реже – вторичная полимеризация) числа слоев мезокарпия, редукция числа слоев клеток эндокарпия и слабее выраженное одревеснение их стенок.

Высказанное нами предположение о том, что плоды *Winteraceae* и *Degeneriaceae* изначально являются нескрывающимися барохорными или эндозоохорными (и их нельзя производить от вскрывающихся листочков), находит подтверждение в работах других исследователей. Так, по мнению G. Gottsberg [33], ранние цветковые имели сочные нескрывающиеся плоды, которые распространялись рептилиями (заурохория). Со временем в распространении этого базального типа плода стали принимать участие птицы (орнитохория) и млекопитающие (териохория), что было связано с эволюцией фауны в меловом периоде. Gottsberger, I. Silberbauer-Gottsberger и F. Ehrendorfer [28] подчеркивают, что для многих *Magnoliales* s. l. характерны сочные нескрывающиеся плодики. Авторы задаются вопросом, разве не могли цветковые изначально иметь нескрывающиеся плоды или плодики, содержащие семена с твердой тестой? Ведь сочный зрелый плод достаточно привлекателен для животных, которые могут поглотить его вместе с семенами. Авторы указывают, что их предположения противоречат широко распространенным взглядам, сформулированным L. Van der Pijl [34] и Corner [35, 36], согласно которым базальным типом плода всех цветковых является вскрывающаяся листовка, экспонирующая семена, снабженные саркотестой или ариллусом. Проведенное нами изучение морфологических и анатомических признаков плодов архаических цветковых подтверждает существование двух исходных типов плода – вскрывающейся листовки, экспонирующей семена с саркотестой, привлекательной для животных-распространителей, и нескрывающейся винтерины, первоначально содержащей семена с саркотестой (которая, скорее всего, не привлекала распространителей вследствие за-

щиты семян мощным перикарпием), распространяющихся барохорно и сгнивающих на почве. Очень рано в процессе эволюции перикарпий некоторых винтерин приобрел сочность, а саркотеста семян редуцировалась. В качестве аттрактанта животных-распространителей этой группы винтерин стал выступать их сочный перикарпий.

Замечательно, что представители семейства *Magnoliaceae* s. strss. (обладающие листовками в узком понимании) распространены преимущественно в Северном полушарии, на территориях, ранее входивших в состав Лавразии. Согласно исследованиям ряда авторов [37–39], представители этого семейства, первоначально распространенные в континентальной Юго-Восточной Азии, мигрировали в Северную Америку (а затем, впоследствии, уже оттуда – в Южную Америку) во время многочисленных изменений климата как через район Берингии, так и по цепочке массивов суши через Европу и Гренландию. Находка в Северной Америке *Archaeanthus*, мелового представителя цветковых растений, близкородственного *Magnoliaceae*, позволяет предположить, что подобные миграции имеют весьма длительную историю. В то же время представители еще двух изученных нами семейств – *Degeneriaceae* и *Winteraceae* (обладающие плодами – винтеринами) – распространены почти исключительно в Южном полушарии. Исследования J. Doyle [40] показывают, что семейство *Winteraceae* возникло на территории Гондваны – это подтверждается палеоботаническими данными. И именно в Южном полушарии в конце мелового периода происходили основные эволюционные преобразования анцесторов *Winteraceae*, сопровождаемые активными миграционными процессами [40]. Рецентные формы *Degeneriaceae* также известны только из Южного полушария. Таким образом, эволюция двух различающихся базовой структурой плода групп архаических цветковых – семейства *Magnoliaceae* и родственных таксонов, с одной стороны, и семейств *Degeneriaceae* и *Winteraceae* и филогенетически связанных с ними таксонов, с другой, – происходила, вероятно, на географически разобщенных территориях. Наши карпологические данные не подтверждают близких филогенетических взаимоотношений *Magnoliaceae* с *Degeneriaceae* и *Winteraceae*, но свидетельствуют о тесных родственных связях между двумя последними семействами.

Авторы искренне признательны Академику А.Л. Тахтаджяну за любезно предоставленный для исследований материал, а также проф. J. Bannister, проф. Е.С. Чавчавадзе и проф. Ю.Н. Карпуну, оказавшим неоценимую помощь при получении и сборе плодов *Magnoliaceae* и *Winteraceae*. Исследование выполнено при поддержке РФФИ – проекты №№ 02-04-49748-а, 05-04-49204-а, 05-04-49143-а.

ЛИТЕРАТУРА

1. Каден Н.Н. О некоторых основных вопросах классификации, типологии и номенклатуры плодов // Ботан. журн. 1961. Т. 46, № 4. С. 496–504.
2. Меликян А.П. О некоторых общих тенденциях в эволюции и специализации плодов // Проблемы эволюционной морфологии и биохимии в систематике и филогении растений. Киев: Наук. думка, 1981. С. 117–125.
3. Тахтаджян А.Л. Система и филогения цветковых растений. М.; Л.: Наука, 1966. 612 с.
4. Тахтаджян А.Л. Система магнолиофитов. Л.: Наука, 1987. 439 с.

5. Сравнительная анатомия семян. Двудольные: *Magnoliidae, Ranunculidae*. Л.: Наука, 1988. Т. 2. 256 с.
6. *Takhtajan A.L.* Diversity and classification of flowering plants. N.Y., 1997. 643 p.
7. *Hutchinson J.* Evolution and phylogeny of flowering plants. *Dicotyledones: Facts and theory*. L., N.Y.: Acad. press, 1969. 717 p.
8. *Hutchinson J.* The genera of flowering plants (*Angiospermae*). *Dicotyledones*. Koenigstein: Koeltz, 1980. Vol. 1. 516 p.
9. *Cronquist A.* An integrated system of classification of flowering plants. N.Y.: Columbia Univ. press, 1981. 1262 p.
10. Меликян А.П. Сравнительная карпология и систематика покрытосеменных растений // IX Моск. совещ. филогении растений. М.: МОИП: 1996. С. 86–88.
11. Прозина М.Н. Ботаническая микротехника. М.: Высш. шк., 1960. 206 с.
12. *Ruzin S.E.* Plant microtechnique and microscopy. N.Y.: Oxford Univ. press, 1999. 322 p.
13. *Roth I.* Fruits of angiosperms. B.: Borntraeger, 1977. 675 p.
14. *Swamy G.L.* Further contribution to the morphology of the *Degeneriaceae* // J. Arnold Arboretum. 1949. Vol. 30, N 1. P. 10–38.
15. *Romanov M.S., Sorokin A.N., Nikishina A.B.* Systematic of the genus *Magnolia* L. s. str. (*Magnoliaceae* Juss.) on the base of carpological data // Материалы Междунар. конф. студентов и аспирантов по фундаментальным наукам “Ломоносов”. М.: Изд-во МГУ, 2002. Вып. 7. С. 51–52.
16. Романов М.С. Сравнительная карпология и филогения представителей надпорядка *Magnoliales*: Дис. ... канд. биол. наук. М., 2004. 366 с.
17. Романов М.С., Сорокин А.Н. Строение плода и систематическое положение *Talauma* Juss. (*Magnoliaceae*) // Материалы Междунар. конф. студентов и аспирантов по фундаментальным наукам “Ломоносов-2001”. М.: Изд-во МГУ, 2001. Вып. 6. С. 36.
18. Романов М.С., Бобров А.В., Константинова А.И. Сравнительная карпология *Liriodendron* L. (*Magnoliales*) // VII Молодеж. конф. ботаников в Санкт-Петербурге. СПб.: БИН РАН, 2000. С. 33.
19. Романов М.С. Сравнительная карпология рода *Liriodendron* L. (*Magnoliaceae* s. str.) в связи с его положением в филогенетической системе // Бюл. Гл. ботан. сада. 2004. Вып. 188. С. 147–155.
20. *Bailey I.W., Smith A.C.* *Degeneriaceae*, a new family of flowering plants from Fiji // J. Arnold Arboretum. 1942. Vol. 23, N 4. P. 356–365.
21. Меликян А.П., Плиско М.А. Семейство *Degeneriaceae* // Сравнительная анатомия семян. Л.: Наука, 1988. Т. 2. С. 8–10.
22. *Corner E.J.H.* The seeds of dicotyledons. Cambridge: Cambridge Univ. press, 1976. Vol. 1. 311 p.
23. Меликян А.П., Плиско М.А. Семейство *Magnoliaceae* // Сравнительная анатомия семян. Л.: Наука, 1988. Т. 2. С. 11–17.
24. *Deroit T.* Notes on the vascular anatomy of the fruit of *Takhtajania* (*Winteraceae*) and its interpretation // Ann. Mo. Bot. Gard. 2000. Vol. 87, N 3. P. 398–406.
25. *Bailey I.W., Nast C.G.* The comparative morphology of *Winteraceae*. II. Carpels // J. Arnold Arboretum. 1943. Vol. 24, N 4. P. 472–481.
26. *Bailey I.W., Swamy G.L.* The conduplicate carpel of *Dicotyledons* and its initial trends of specialization // Amer. J. Bot. 1951. Vol. 38, N 4. P. 373–379.
27. *Endress P.K.* Diversity and evolutionary biology of tropical flowers. Cambridge: Cambridge Univ. press, 1996. 511 p.
28. *Gottsberger G., Silberbauer-Gottsberger I., Ehrendorfer F.* Reproductive biology in the primitive relic angiosperm *Drimys brasiliensis* (*Winteraceae*) // Plant Syst. Evol. 1980. Vol. 135, N 1. P. 11–39.
29. *Carlquist S.* *Exospermum stipitatum* (*Winteraceae*): observations on wood, leaves, flowers, pollen, and fruit // Aliso. 1982. Vol. 10, N 2. P. 277–289.
30. *Romanov M.S., Melikian A.P., Bobrov A.V.* Fruit structure of “living fossils” – *Degeneria* (*Degeneriaceae*) and *Paramanglietia* (*Magnoliaceae*) in connection with early evolution of angiosperms // Тезисы V Чтений памяти А.Н. Криштофовича. СПб.; БИН РАН, 2004. P. 92–93.
31. *Dilcher D.L., Crane P.R.* *Archaeanthus*: An early angiosperm from the Cenomanian of the Western Interior of North America // Ann. Mo. Bot. Gard. 1984. Vol. 71, N 2. P. 351–384.

32. Romanov M.S., Bobrov A.V., F.Ch. Pericarp structure and fruit type of *Pachylarnax* Dandy (*Magnoliaceae*) // Ботанические исследования в Азиатской России: Материалы XI Съезда Рус. ботан. о-ва. Барнаул: АзБука, 2003. Т. 1. Р. 279–280.
33. Gottsberger G. The structure and function of primitive angiosperm flower // *Acta bot. neerl.* 1974. Vol. 23, N 6. P. 461–471.
34. Pijl van der. Principles of dispersal in higher plants. N.Y.: Springer, 1972. 162 p.
35. Corner E.J.H. The Durian theory extended. I // *Phytomorphology*. 1953. Vol. 3, N 5. P. 465–476.
36. Corner E.J.H. The Durian theory extended. II. The arillate fruit and the compound leaf // *Ibid.* 1954. Vol. 4, N 2. P. 152–165.
37. Law Y.W. A preliminary study on the taxonomy of the family *Magnoliaceae* // *Acta phytotaxon. sinica*. 1984. Vol. 22, N 2. P. 89–109.
38. Law Y.W. Studies on the phylogeny of *Magnoliaceae* // *Proc. Intern. Symp. Family Magnoliaceae*. Beijing, 2000. P. 3–13.
39. Azuma H., Garsia-Franco J.G., Rico-Gray V., Thien L.B. Molecular phylogeny of the *Magnoliaceae*: The biogeography of tropical and temperate disjunctions // *Amer. J. Bot.* 2001. Vol. 88, N 12. P. 2275–2285.
40. Doyle J.A. Paleobotany, relationships, and geographic history of *Winteraceae* // *Ann. Mo. Bot. Gard.* 2000. Vol. 87, N 3. P. 303–316.

Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина Российской Академии наук,
Москва,
Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова,
Национальный ботанический сад, Университет Гаваны,
Куба

Поступила в редакцию
29.04.2005 г.

SUMMARY

Romanov M.S., Melikian A.P., Palmarola Bejerano A., Bobrov A.V. F.Ch. The fruit type of *Degeneria vitiensis* I.W. Bailey and A.C. Sm. (*Degeneriaceae*) and allied taxa of archaic angiosperms

The fruit type, traditionally treated as a follicle in the families *Degeneriaceae*, *Magnoliaceae* and *Winteraceae*, was divided into two separate morphogenetic types according to the morphological-anatomical structure of pericarp. The first type is a follicle in the narrow sense. The basal type of follicle is a cone-like polyfollicle, which consists of numerous ventrally dehiscent fruitlets with massive lignified endocarp (the most archaic recent taxa of *Magnoliaceae*). The second type is a winterina. The archaic types of winterina are a few indehiscent fruitlets with parenchymal endocarp (hypothetical ancestors of *Degeneriaceae*, recent taxa of *Winteraceae*). The derivative fruit types, e.g. a spikelike follicle in advanced taxa of *Magnoliaceae* and a monowinterina in the genus *Degeneria* and in some species of *Bubbia*, originated in the course of evolution on the basis of basal types of polyfollicle and polywinterina, correspondingly. A follicle and a winterina are the basal archaic morphogenetic fruit types of angiosperms, derived from megasporophylls of hypothetical ancestors. The families *Degeneriaceae* and *Winteraceae* are closely related, but they are significantly separated off the family *Magnoliaceae*.

ИЗУЧЕНИЕ МИКОРИЗЫ ЧЕТЫРЕХ ВИДОВ КОРНЕВИЩНЫХ ОРХИДНЫХ (*CYPRIPEDIUM CALCEOLUS* L., *C. MACRANTHON* SW., *C. GUTTATUM* SW. И *LISTERA CORDATA* (L.) R.Br.)

Т.Н. Виноградова, Д.С. Пчелкина, Е.А. Салтыкова

Особенности микоризообразования у орхидных являлись темой многочисленных исследований как в нашей стране, так и за рубежом. Известно, что чаще всего корни взрослых растений подвергаются периодическому вторжению гриба [1, 2]. Гифы гриба не проникают в проводящие и меристематические ткани; они присутствуют в эпидермальных клетках, но переваривание их происходит только в клетках коры [3, 4]. Часто переваривание гриба начинается после повторного заражения, и два процесса – переваривание и заселение – протекают одновременно в разных клетках [2, 3]. Исследователи орхидных указывают на два периода особенно активного переваривания грибов у представителей рода *Orchis* – во время максимальной активности развития вегетативных органов и при плодоношении (Vermeulen, 1947, цит. по [2]).

Как и у других микоризообразующих фотосинтезирующих растений [5], у орхидных интенсивность развития микоризы зависит от освещения растений [6–8]. Отмечают также, что с увеличением площади листовой поверхности, мощности корневой и проводящей систем растений интенсивность микоризной инфекции обычно уменьшается. С этим правилом согласуется уменьшение интенсивности микоризной инфекции от ювенильных особей к генеративным [2, 6]. Однако для некоторых видов, таких как *Cypripedium guttatum* или *Epipactis thunbergii*, наблюдали увеличение степени микоризной инфекции при увеличении размеров растений [2]. Кроме того, было обнаружено, что интенсивность микоризной инфекции зависит от механического состава почвы, содержания в ней органических веществ, pH почвы и ряда других факторов [2, 9].

Согласно наблюдениям П.В. Куликова и Е.Г. Филиппова [10], распределение микоризообразующих грибов в корнях некоторых видов орхидных неоднородно. Зона заселения грибом занимает относительно небольшую часть его длины (обычно до 1/5). У *Listera ovata*, вида, близкого к изучаемому нами *L. cordata*, П.В. Куликов и Е.Г. Филиппов отмечают две зоны микоризной инфекции корня: близ верхушки (с интенсивностью микоризной инфекции, С, около 5%) и близ основания (С до 20%). У *C. calceolus* и *C. macranthon* было обнаружено, что расположение зоны микоризной инфекции зависит от экологических условий произрастания: в болотных местообитаниях наблюдается более высокая интенсивность инфекции (до 30%) и расположение микоризной зоны корня на расстоянии 2–3 см от верхушки, причем у *C. macranthon* отмечено появление второй зоны микоризной инфекции на расстоянии 10–12 см от верхушки корня, тогда как в суходольных местообитаниях у *C. calceolus* микоризная зона располагается близ середины корня, а у *C. macranthon* иногда может быть не выражена.

И.В. Татаренко [2] проследила за закономерностями микоризообразования у 31 вида орхидных Приморского края, относящихся к 11 типам жизнен-

ных форм. Согласно ее выводам, автотрофные орхидные, относящиеся к разным жизненным формам, несколько различаются по степени микоризной инфекции и другим особенностям микоризообразования. В частности, у короткорневищного *C. macranthon* микориза формируется очень медленно, выражена слабо или совсем отсутствует на автотрофной стадии развития. Грибы проникают в многолетние корни на 2–3-й год жизни растения и продолжают медленно распространяться по ним в течение нескольких лет. Длиннокорневищные орхидные заражаются грибом сильнее, чем короткорневищные виды. Интенсивность заражения увеличивается с возрастом, корень как бы “накапливает” гифы гриба в течение нескольких лет. Обычно у этого вида интенсивность микоризной инфекции, C , составляет от 8 до 30%, но в старых корнях взрослых растений может достигать 40–50%. Грибы проникают в корень лишь при достижении им определенной длины; так, в молодых корнях *C. guttatum* длиной менее 4 см $C = 0\%$, тогда как в корне длиной 7 см $C = 5\%$. Для другого длиннокорневищного вида, *L. cordata*, И.В. Татаренко указывает C до 30%, причем в молодых корнях длиной до 3–5 см грибы отсутствуют [11].

Интенсивность микоризообразования в значительной степени связана с экологической приуроченностью растения. Так, корни генеративных растений *C. guttatum*, собранные на сухих песчаных почвах, не имели грибов; на богатых почвах в широколиственном лесу $C = 9\%$, в нарушенном местообитании, подвергающемся ежегодному выжиганию, $C = 32\%$ [2].

Однако определяющим фактором для основных микосимбиотических процессов И.В. Татаренко считает жизненную форму растения-хозяина, приводя в доказательство сравнение интенсивности микоризной инфекции пяти видов, собранных одновременно в одном местообитании, и еще две группы видов, в каждой из которых есть виды, принадлежащие к разным жизненным формам, но имеющие одинаковую экологическую приуроченность [2]. Очевидна сложность анализа таких разнородных данных. Пять видов, собранных в одном местообитании и выбранных И.В. Татаренко для сравнения, не только относятся к разным жизненным формам, но также и к разным таксономическим группам. Такая “разнофакторность” материала чревата появлением мнимых повторностей (pseudoreplications – термин, введенный Стюартом Хёлбертом в 1984 г.) [12]. Поэтому трудно однозначно утверждать, зависит ли интенсивность микоризной инфекции исследованных И.В. Татаренко видов от их жизненных форм или же от систематической принадлежности этих видов. Что касается других двух групп видов, проанализированных ею, одинаковая экологическая приуроченность сама по себе не означает одинаковых условий обитания, поскольку является отражением лишь определенной, большей или меньшей, экологической амплитуды по ряду факторов. Для проверки гипотезы о решающем значении жизненной формы для процессов микоризообразования необходимы, на наш взгляд, более широкие исследования, материал для которых требуется собирать специально.

Вот почему нам показалось интересным сравнить интенсивность микоризной инфекции у видов, относящихся к близким жизненным формам (длинно- и короткорневищные виды) и обитающим совместно (две пары видов). Три из четырех видов относятся к роду *Cypripedium* (подсемейство *Cypripedioideae*), четвертый – к роду *Listera* (подсемейство *Neottioideae*).

Cypripedium guttatum, по классификации И.В. Татаренко [11], является своеобразным эталоном длиннокорневищной летне-зеленой жизненной

формы, так ею и называемой: *C. guttatum*-тип (с. 43). Взрослые особи *C. guttatum* имеют интенсивность микоризной инфекции от 25 до 40% [11]. *C. calceolus* и *C. macranthon*, согласно [11], относятся к *Cephalanthera longibracteata*-типу, короткокорневищной жизненной форме. Согласно данным [11], у обоих этих видов микоризные взаимодействия развиты крайне слабо, $C = 0,5\%$.

Жизненная форма *L. cordata* близка к *C. guttatum*, однако ввиду способности к вегетативному размножению с помощью корневых отпрысков это растение отнесено И.В. Татаренко к особому *L. cordata*-типу, длиннокорневищной факультативно корнеотпрысковой жизненной форме. Образование корневых отпрысков и семенное размножение описаны, в частности, в [13]. Микориза *L. cordata*, по данным [11], развита средне (C до 30%).

Выбранные нами для проведения исследования виды – *Cypripedium macranthon*, *C. guttatum*, *C. calceolus* и *L. cordata* – это две пары видов, в которых один из видов короткокорневищный, а другой – длиннокорневищный. Каждая пара была собрана в одном местообитании в одно и то же время.

Корни *C. calceolus* и *L. cordata* были собраны 13 июля 2004 г. на Карельском берегу Белого моря (Кандалакшский район Мурманской области), в 1 км к востоку от Беломорской биостанции МГУ им. Н.А. Перцова (далее ББС) на широте Полярного круга, в сосновом зеленомошном лесу с примесью ели, в нижней части склона северной экспозиции. Корни *C. macranthon* и *C. guttatum* были собраны 5 августа 2004 г. в Аскизском районе Республики Хакасия в окрестностях с. Казановка (лог Малхая, 53°16' с.ш., 90°05' в.д., 683 м над ур. м.) [14], в средневозрастном березняке на склоне западной экспозиции, вблизи от постоянного скотопргона.

Как уже отмечалось, интенсивность микоризной инфекции зависит от площади листовой поверхности (на которую влияет, в числе прочего, возраст растения) и освещенности местообитания. Поэтому для исследования во всех случаях брали корни крупных генеративных (цветущих) экземпляров из приблизительно равных по освещенности участков популяций.

Корни фиксировали 70%-ным раствором этанола. Срезы делали вручную с помощью опасной бритвы. С двухсантиметрового участка корня делали от 5 до 10 (в среднем 8) срезов. Срезы обрабатывали разведенным водой до бледно-желтого цвета аптечным раствором йода для подкраски крахмальных зерен и изучали с помощью светового микроскопа М-9. Для каждого участка корня определяли средний (по нескольким срезам) процент клеток, зараженных грибами. Кроме того, по общепринятой методике [15], определяли интенсивность

микоризной инфекции по формуле $C = \frac{\sum_{i=1}^{i=5} n_i \cdot i}{N \times K} \cdot 100\%$, где n_i – число срезов

с баллом i , N – общее число исследованных срезов, K – наивысший балл шкалы учета (5). Такая методика учета менее точна, чем подсчет процента клеток, зараженных грибом, но она широко используется [2, 10, 11 и мн. др.], что дает возможность сравнивать полученные нами результаты с результатами других авторов. По этой же методике определяли и другой показатель – частоту встречаемости гриба F , показывающую, какая часть срезов корня содержит гриб.

КОРОТКОКОРНЕВИЩНЫЕ ВИДЫ

Cypripedium calceolus. Было проанализировано 7 корней длиной от 6 до 16 см. В нашем материале частота встречаемости микоризной инфекции, *F*, у этого вида составила от 0 до 42% (в среднем около 20%). Интенсивность микоризной инфекции, *C*, не превосходит 12%, что согласуется с данными И.В. Татаренко [2, 11]. Зона заражения часто расположена непосредственно у основания корня, ее протяженность – от 4 до 8 см, причем наибольший процент клеток, заселенных грибом (на отдельных срезах – до 35%), наблюдается в середине этой зоны. Иногда наблюдается две зоны микоризной инфекции – небольшое количество клеток, заселенных грибом, у основания корня и затем ближе к середине или кончику корня основная зона микоризной инфекции. Это дополняет данные П.В. Куликова и Е.Г. Филиппова [10], которые наблюдали вторую зону локализации гриба только у *Cypripedium macranthon*.

Cypripedium macranthon. Были проанализированы 10 корней длиной от 6 до 12 см. Корни этого вида заражены грибом в несколько большей степени, чем у *C. calceolus*. *F* составила от 3 до 75% в разных корнях (в среднем около 38%). Единственный корень в нашем материале, длина которого была несколько меньше 4 см, оказался не заселен грибом. У коротких корней (до 6 см) *C* составила 12–18%, у корней, длина которых достигала 8–12 см, – до 26–60%.

В зоне микоризной инфекции грибы заселяют от 22 до 95% клеток коры. Эта зона часто локализуется в середине корня, и тогда корень на протяженности 2 (реже 4) см от основания не содержит клеток гриба, а клетки коры там заполнены крахмальными зернами. Зона заражения в этом случае может иметь протяженность от 2 до 6 см, а последние 0,5–1 см корня свободны от гриба. В других случаях зона микоризной инфекции начинается сразу у основания корня и также имеет протяженность 2–6 см. В двух случаях у корней, длина которых достигала 10–12 см, отмечена вторая зона микоризной инфекции. Это согласуется с данными П.В. Куликова и Е. Филиппова [10], однако интенсивность микоризной инфекции изученных нами растений оказалась в среднем несколько выше, чем в изученном ими материале, где она составила 30%.

ДЛИННОКОРНЕВИЩНЫЕ ВИДЫ

Cypripedium guttatum. Было изучено 10 корней длиной от 8 до 18 см. Частота встречаемости гриба, *F*, обычно 32–57% (в среднем 44%), но в одном из изученных корней она составила 80%. Интенсивность микоризной инфекции, *C*, – от 14 до 46%, что согласуется с данными, указанными в литературе [2, 11].

В зоне микоризной инфекции на отдельных срезах гриб занимает до 45% клеток коры (у одного из корней – до 80% клеток коры). Эта зона часто занимает середину корня, ее протяженность иногда 6–8 см. В нескольких случаях наблюдали еще одну небольшую зону заражения у основания корня, а в двух случаях на протяжении корня размещались три зоны заражения, что ранее исследователями не отмечалось.

Listera cordata. Было изучено 11 корней длиной от 6 до 10 см, два из них – с почками (корневыми отпрысками) на конце. Корни этого вида орхидных в наибольшей степени заселены грибами. *F* в нашем материале составила от 60 до 95% (в среднем 75%), *C* – от 35 до 55%, что превосходит значения, указанные в исследовании И.В. Татаренко [11] (до 30%). В корнях этого вида обычно выяв-

ляется одна зона микоризной инфекции, начинающаяся сразу от основания корня и продолжающаяся практически до его кончика (только самые молодые 0,5–1 см свободны от гриба). На отдельных срезах до 80–100% клеток коры могут быть заселены грибом. Часто наибольший процент клеток коры, заселенных грибом, отмечается в середине или ближе к кончику корня. Только у одного из исследованных корней отмечены две зоны заражения. Наиболее высокая интенсивность микоризной инфекции отмечается у корней, на кончике которых начали развиваться корневые отпрыски.

Как уже отмечалось, нами были выбраны две пары видов (*C. calceolus* и *L. cordata*; *C. macranthon* и *C. guttatum*), собранные в двух местообитаниях, одно из которых находится на побережье Белого моря, а другое – в Хакасии. Каждая из двух пар – это короткокорневищный (*C. calceolus* с Белого моря; *C. macranthon* из Хакасии) и длиннокорневищный (*L. cordata* с Белого моря; *C. guttatum* из Хакасии) виды. Согласно [11], можно было предположить, что у короткокорневищных *C. calceolus* и *C. macranthon* интенсивность микоризной инфекции окажется ниже, чем у “парных” к ним *L. cordata* и *C. guttatum*.

Однако интенсивность микоризной инфекции *C. macranthon* в среднем несколько выше (от 12 до 60%), чем у *C. guttatum* (от 11 до 46%), т.е. среди двух близкородственных видов, корни которых были собраны в одном местообитании, интенсивность микоризной инфекции оказалась выше у длиннокорневищного вида.

Следует добавить, что два эти вида обитали на склоне, находящемся недалеко от мест выпаса и скотопрогона коров и лошадей. На склоне, занимаемом ценопопуляциями этих видов, отмечены лежки скота, где побеги башмачков были примяты и (реже) повреждены. В то же время на склоне, особенно в нижней его части, регулярно попадались лепешки свежего и старого навоза. Возможно, этими факторами объясняется довольно высокая для обоих этих видов интенсивность микоризной инфекции. Однако наши наблюдения показывают, что популяции не являются угнетенными: они достаточно плотные, полночленные, с относительно высоким (более 10%) процентом плодообразования. Умеренный выпас, на наш взгляд, не наносит фатального ущерба этим двум видам, по крайней мере на территории Хакасии, где мы собирали материал.

Во второй же паре у короткокорневищного *C. calceolus* интенсивность микоризной инфекции (от 0 до 12%) намного ниже, чем у длиннокорневищного *L. cordata*, у которого она составила от 35 до 43% для корней без корневых отпрысков и 51–55% у растений с корневыми отпрысками, что вполне согласуется с гипотезой [11]. Однако эти два вида принадлежат не только к разным родам, но и к разным подсемействам. Представителей рода *Listera* и *Neottia* [16, 17] можно считать автотрофными и гетеротрофными членами одного рода, имеющими *Epipactis*-подробного предка; можно предположить, что по крайней мере у некоторых представителей рода *Listera* интенсивность микоризной инфекции будет высока по причине близкого родства с чисто микотрофными видами. О *L. cordata* к тому же известно [12], что у нее иногда образуются корневые отпрыски на корневых отпрысках, еще не имеющих зеленых листьев, но уже утративших связь с материнским автотрофным растением. Это можно расценивать как факультативный переход к длительному чистому микосимбиотрофизму. Поэтому, на наш взгляд, исходя из изложенного выше, нельзя с уверенностью утверждать, что более высокая интенсивность микоризной инфекции у *L. cordata* связана именно с ее жизненной формой.

Таким образом, связь между интенсивностью микоризной инфекции и жизненными формами орхидных не столь однозначна. Однако поскольку и особенности микоризообразования, и жизненная форма растения являются в определенной степени отражением стратегии вида, эти показатели все же должны быть связаны между собой. Связь этих показателей требует более пристального и широкого изучения.

ЛИТЕРАТУРА

1. Залукаева Г.Л. О микоризах тропических и субтропических орхидей в оранжерейной культуре // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1990. Т. 95, вып. 3. С. 111–117.
2. Татаренко И.В. Микориза орхидных (Orchidaceae) Приморского края // Ботан. журн. 1995. Т. 80, № 8. С. 64–72.
3. Harvais G., Hadley G. The development of *Orchis purpurella* in asymbiotic and inoculated cultures // New Phytol. 1967. Vol. 4. P. 217–230.
4. Peterson R.L., Currah R.C. Synthesis of mycorrhizae between protocorms of *Goodyera repens* (Orchidaceae) and *Ceratobasidium cereale* // Canad. J. Bot. 1990. Vol. 68. P. 1117–1125.
5. Келли А. Микотрофия у растений. М.: Изд-во иностр. лит, 1952. 240 с.
6. Сизова Т.П., Вахрамеева М.Г. Особенности микоризы любки двулистной и ятрышника Фукса в зависимости от их возрастного состояния // Вестн. МГУ. Сер. 16, Биология. 1984. № 2. С. 27–31.
7. Ziegenspeck H. Orchidaceae: Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas. Bd. 1, Abt. 4. Stuttgart, 1936. 840 S.
8. Schaede R. Die pflanzlichen Symbiosen. 1962. 240 S.
9. Маракаев О.А. Эндотрофная микориза орхидных Архангельской области // Современные проблемы биологии и химии / Ярослав. гос. ун-т. Ярославль, 1998. С. 37–41.
10. Куликов П.В., Филиппов Е.Г. Особенности микоризообразования в онтогенезе орхидных умеренной зоны в природе и культуре *in vitro* // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2003. Т. 108, вып. 1. С. 51–59.
11. Татаренко И.В. Орхидные России: Жизненные формы, биология, вопросы охраны. М.: Аргус, 1996. 207 с.
12. Козлов М.В. Мнимые повторности (pseudoreplication) в экологических исследованиях: Проблема, не замеченная российскими учеными // Журн. общ. биологии. 2003. Т. 64, № 4. С. 292–307.
13. Виноградова Т.Н. Ранние стадии развития тайника сердцевидного в природных условиях // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1996. М.: 101, вып. 4. С. 82–92.
14. Скворцов В.Э. Дополнения к флоре Хакасии и южной части Красноярского края // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2002. Т. 107, вып. 6. С. 71–74.
15. Селиванов И.А. Микосимбиотрофизм как форма консортивных связей в растительном покрове Советского Союза. М.: Наука, 1981.
16. Dressler R.L. The Neottieae in orchid classification // Lindleyana. 1990. Vol. 5, N 2. P. 102–109.
17. Dressler R.L. The Spiranthoideae: grade or subfamily? // Ibid. P. 110–116.

Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН, Москва
Гимназия № 1567, Москва

Поступила в редакцию
9.03.2005 г.

SUMMARY

Vinogradova T.N., Pchelkina D.S., Saltykova E.A. Study on fungus roots in four rhizomatous orchid species (*Cypripedium calceolus* L., *C. macranthon* Sw., *C. guttatum* Sw. u *Listera cordata* (L.) R. Br.)

The fungus roots of two pairs of orchid species, collected in the same localities, were investigated. The roots of *C. macranthon* and *C. guttatum* were collected in Khakassia in a middle-aged birch forest at west slope. The mycorrhizal infection in *C. macranthon*, the plant species with long rhizomes, was on an average slightly higher (from 12% to 60%) than in *C. guttatum* (from 11% to 46%), the plant species with short rhizomes. Thus between two close related species, which roots were collected in the

same locality, the intensity of mycorrhizal infection was higher in the species with long rhizomes. The roots of *C. calceolus* and *L. cordata* were collected in Murmansk Province in a pine mossy forest, mixed with spruce in the lower part of north slope. The intensity of mycorrhizal infection in *C. calceolus*, the plant species with short rhizomes, was much worse (from 0 to 12%) than in *L. cordata* (from 35% to 45% for roots without sprouts and 51%–55% for roots with sprouts). These two orchid species belong to different genera and to different subfamilies. One cannot confirm with confidence that the higher intensity of mycorrhizal infection in *L. cordata* is connected with life form, but not with taxonomy. On the whole, the hypothesis that fungi less infect species with short rhizomes than species with long rhizomes requires further examination.

УДК 582.35

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАТОМО-БИОМОРФОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ СПОРОФИТОВ ДВУХ ВИДОВ *MICROSORIUM* (POLYPODIACEAE)

Н.М. Державина

Выявление особенностей анатомической структуры и специфики биоморф растений в связи с приспособлением к произрастанию в разных экотопах составляет важные задачи экологической анатомии и морфологии. Их решение позволяет понять, каким путем в ходе адаптациогенеза растения разрешали противоречия с внешней средой.

Целью исследования послужил поиск у двух близкородственных видов папоротников структурных характеристик, связанных с идиоадаптациями, и на этой основе выделение признаков, которые могли бы служить задачам диагностики.

Исследование проведено на материале фондовой оранжереи ГБС РАН. Изучены спорофиты 2 видов рода *Microsorium*: *M. punctatum* (L.) Copel и *M. pteropus* (Blume) Copel. Срезы (парадермальные и поперечные) сделаны по общепринятой методике [1]. Анатомические рисунки выполнены с помощью рисовального аппарата (РА-4, Россия) и светового микроскопа Биолам Д-13 ("Ломо", Россия). Биоморфологическая характеристика видов дана согласно разработкам И.Г. Серебрякова [2, 3], Т.И. Серебряковой [4], Н.И. Шориной [5] и И.И. Гуреевой [6]. В работе использована методика анализа фотосинтетического аппарата растений, предложенная А.Т. Мокроносовым [7, 8]. Обработка данных проведена с помощью лабораторного комплекса Siams Mesoplant (Екатеринбург, Уральский госуниверситет, кафедра физиологии растений). Из средней части вайи делали высечки и помещали в 70°-ный этанол. Этот материал использован для получения почти всех количественных характеристик.

Структурная характеристика вайи. Удельная поверхностная плотность вайи (УППВ) – сухая масса единицы площади вайи и площадь вайи определены весовым методом. Количество клеток на единицу площади вайи подсчитано после мацерации тканей в 20%-ном растворе КОН с помощью гемоцитометрической камеры Горяева (ПО "Красногвардеец", Москва). Число хлоропластов определено под микроскопом после мацерирования высечек в 5%-ном растворе CrO_3 в 1 N HCl.



Рис. 1. *Microsorium punctatum*



Рис. 2. *Microsorium pteropus*

С помощью системы анализа изображений определены: толщина вайи на поперечных срезах, сделанных замораживающим микротомом, парциальные объемы тканей, а также площадь поверхности и объем клеток и хлоропластов, которые рассчитаны по двумерным показателям проекций.

Внутренняя ассимиляционная поверхность вайи вычислена путем определения индекса мембран клеток (ИМК) или общей площади поверхности наружных мембран клеток на единицу площади вайи. Это произведение числа клеток и средней площади поверхности клеток. Аналогично определен индекс мембран хлоропластов (ИМХ) или суммарная поверхность наружных мембран хлоропластов.

Методика предусматривает также анализ пластидного аппарата растения. Однако достоверные данные для *M. punctatum* получить не удалось из-за быстрого разрушения хлоропластов.

Число повторностей от 20 до 30, ошибка средних величин не превышает 5%.

***M. punctatum* – Микросориум точечный** (рис. 1). Встречается во влажных тропиках Северной Индии, Южного Китая, Индонезии, Северной Австралии, Полинезии, Африки и Маскаренских о-вов [9]. Ведет эпифитный образ жизни в основании и средней части больших ветвей деревьев в условиях слабого затенения или полного освещения [10]. G. Kunkel [11] отмечает, что он типичен для деревьев высокоствольного леса, может встречаться в саванновых лесах и на стволах культурных растений (*Citrus*, *Mangifera*, *Cola*, *Hevea*). Выращивается в оранжереях. Ризомы обладают антибактериальным свойством, вайи – слабым, диуретическим, ранозаживляющим [12].

***M. pteropus* – Микросориум крылоножковый (тайландский папоротник)** (рис. 2). Широко распространен в лесах низменностей и горных лесах от Индии до Индонезии, включая Южный Китай, Филиппины и Малайзию [13]. Обитает на камнях, гниющих стволах деревьев по берегам ручьев и источников, в местах, затопляемых в период дождей. Культивируется во влажных оранжереях. Популярен как аквариумное растение, хорошо себя чувствующее в мягкой воде с куточком вываренного кислого торфа под корнями [14].

Морфология. *M. punctatum*. У средневозрастных спорофитов короткие желтовато-зеленые ризомы, толщиной до 1 см. Благодаря обильному ветвлению и последующей партикуляции формируется компактный клон из насаивающихся ризомов. Вайи, как у большинства видов семейства *Polypodiaceae*, располагаются на дорзальной стороне ризомов в 2 ортостихах. Из-за коротких “междоузлий” они сильно сближены, поэтому возникает подобие “гнезда”. Придаточные корни черного цвета образуют плотную губчатую массу (см. рис. 1).

Вайи мономорфные – трофоспорофиллы, бледно-зеленого или желтовато-зеленого цвета, кожистые, толстые (см. таблица). Они состоят из филлоподия высотой 0,5–1,0 см, короткого черешка (до 1 см) и избегающей продолговатой пластинки с тупой верхушкой и цельным краем (рис. 3). Их длина в условиях оранжереи составляет 40–50 см, в природе – нередко 1,0–1,5 м [15]. На границе между филлоподием и черешком возникает отделительный слой со строго фиксированным местом отделения. Жилкование закрытое, близкое к сетчатому (см. рис. 3). Главная жилка мощная, выделяется с обеих сторон вайи (гладкая округлая на нижней стороне и почти плоская на верхней). Жилки 2-го порядка отходят от нее под углом 35–40°. Жилки последующих порядков образуют густую сеть ареол, погруженных в мезофилл. Рекуррентные (включенные) жилки заканчиваются в верхней эпидерме гидатодами. Продолжительность жизни вайй более года, поэтому *M. punctatum*, вероятно, вечнозеленое растение.

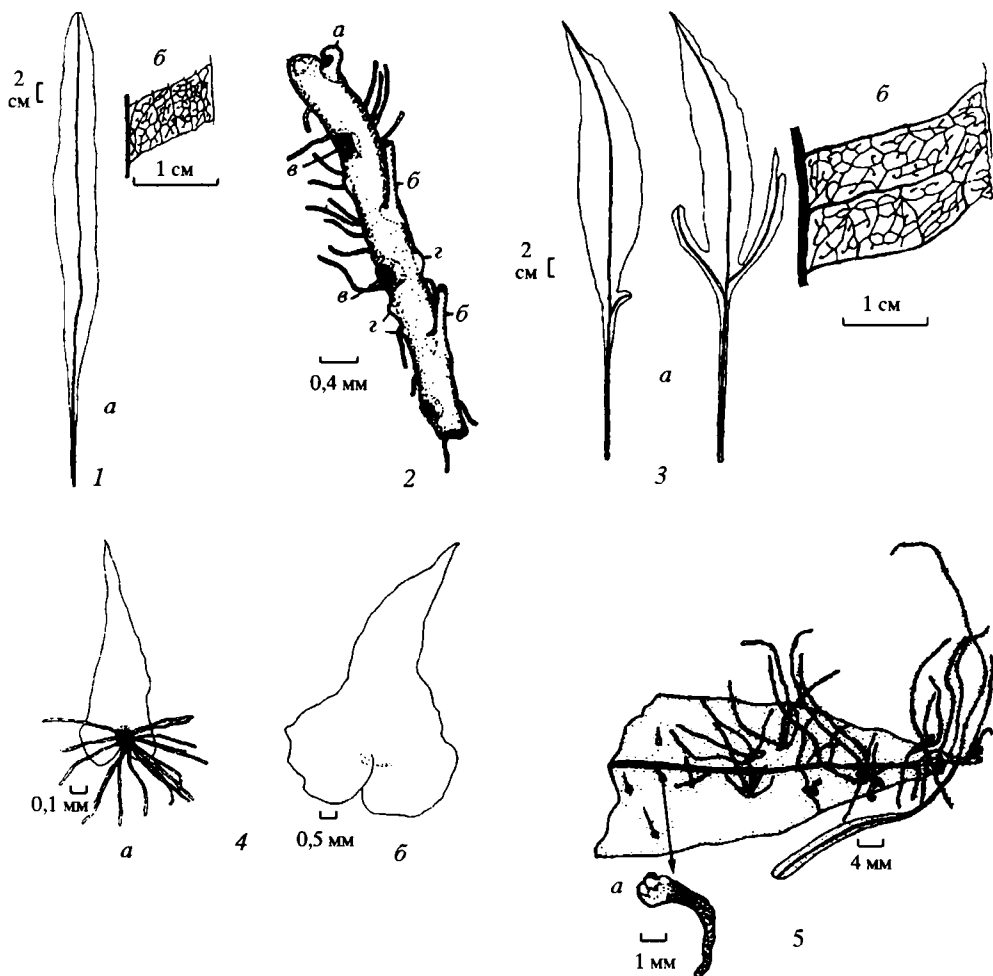


Рис. 3. *M. punctatum* (1: а – трофоспорофилл, б – жилкование) и *M. pteropus* (2 – верхушка ризома (чешуи удалены, корни подрезаны)): а – зачаток вайи, б – черешок развернувшейся вайи, в – филлоподий опавшей вайи, з – зачатки боковых ризомов; 3: а – трофоспорофиллы, б – жилкование; 4 – чешуи: а – с основания вайи, б – с ризома; 5 – фрагмент вайи с почками: а – почка увеличена (чешуи удалены)

Сорусы равномерно распределены по нижней поверхности вайи между краем и средней жилкой. Парафизы двуклеточные, булабовидной формы. Аннулюс из 14 клеток. Споры билатеральные с гладкой энзиной. Заростки сердцевидные с сосочковидными трихомами по краю [15].

Главная ось, зачатки боковых ризомов и основания вайи одеты редкими овальными или ланцетными клатратными чешуями. Терминальная почка обеспечивает монопоидальное нарастание ризома. Боковые ризомы возникают на главной оси нерегулярно, несколько ниже оснований вайи между вайями одной ортостихи и соответственно напротив вайи другой ортостихи. Закладаются они вблизи апекса ризома из промеристем, экстраксиллярно [16]. Таким образом, этот вид можно отнести к акрогенным папоротникам в понимании К. Goebel [17] с *Polypodium*-типом ветвления в соответствии с предста-

*Некоторые показатели структуры фотосинтетического аппарата двух видов
Microsorium*

Показатель	<i>M. punctatum</i>		<i>M. pteropus</i>	
Площадь вайи, см ²	81,0		89,0	
Толщина вайи, мкм	795,9		151,2	
Масса единицы площади вайи, мг/дм ²	613,3		226,6	
Объем одной клетки, тыс./мкм ³	266,0		э 26,2	г 23,7
Число клеток в единице площади, тыс./см ²	41,7		97,7	
Число хлоропластов в клетке, шт.	—		23,6	
Объем одного хлоропласта, мкм ³	—		94,7	
Число хлоропластов в единице площади, млн/см ²	—		2,3	
Парциальные доли тканей на поперечном срезе, %	э	12,9	э*	30,2
	ф	80,4	ф	64,3
	п	5,3	л	—
Объем клетки, приходящийся на 1 хлоропласт (КОХ), мкм ³	—		1055,0	
Суммарный объем хлоропластов в объеме клетки $V_{хл}/V_{кл}$, %	—		э 8,5	г 9,4
Индекс мембран хлоропластов (ИМХ), см ² /см ²	—		2,6	
Индекс мембран клеток (ИМК), см ² /см ²	10,1		э 7,0	г 6,3
Отношение площади поверхности клеток к объему, мкм	0,1		э 0,3	г 0,3

Примечание. э — эпидерма, г — гиподерма, ф — фотосинтезирующая ткань, п — проводящая ткань, * — содержит хлоропласты, (—) — нет достоверных данных. В таблице приведены средние арифметические данные.

влениями W. Troll [18]. Последний автор рассматривает этот тип ветвления на примере *Polypodium vacciniifolium*, у которого число вайи равно числу боковых ризома, закладывающихся регулярно напротив вайи. Число хромосом в роде $n = 36$ [15].

***M. pteropus*.** У средневозрастных спорофитов более длинные, чем у *M. punctatum* ризома (“междоузлия” длиной до 0,6–0,8 см) (см. рис. 2). Они дорсивентральные, ползучие, зеленого цвета, ломкие, диаметром до 0,5–0,8 см (до 1,0 см по Nayar [15]). Ломкость ризома обеспечивает дезинтеграцию особей. Придаточные корни, ветвящиеся до 3–4-го порядков, располагаются на нижней стороне ризома в 3–4 более или менее выраженных рядах. На верхней стороне ризома, как и у *M. punctatum*, в 2 ортостихах (см. рис. 3) находятся мономорфные вайи — трофоспорофиллы. Их пластинки темно-зеленого цвета, тонкие (см. таблицу), цельные продолговатые или с небольшими 1–2 ушковидными выростами в основании или тройчатораздельные с острой верхушкой, цельным краем и низбегающим основанием. Их длина в условиях оранжереи до 40 см, ширина — 2–3 см. В условиях оранжереи вайи разворачиваются непрерывно, живут более года. При кратковременном понижении гидратуры воздуха вайи засыхают. Пос-

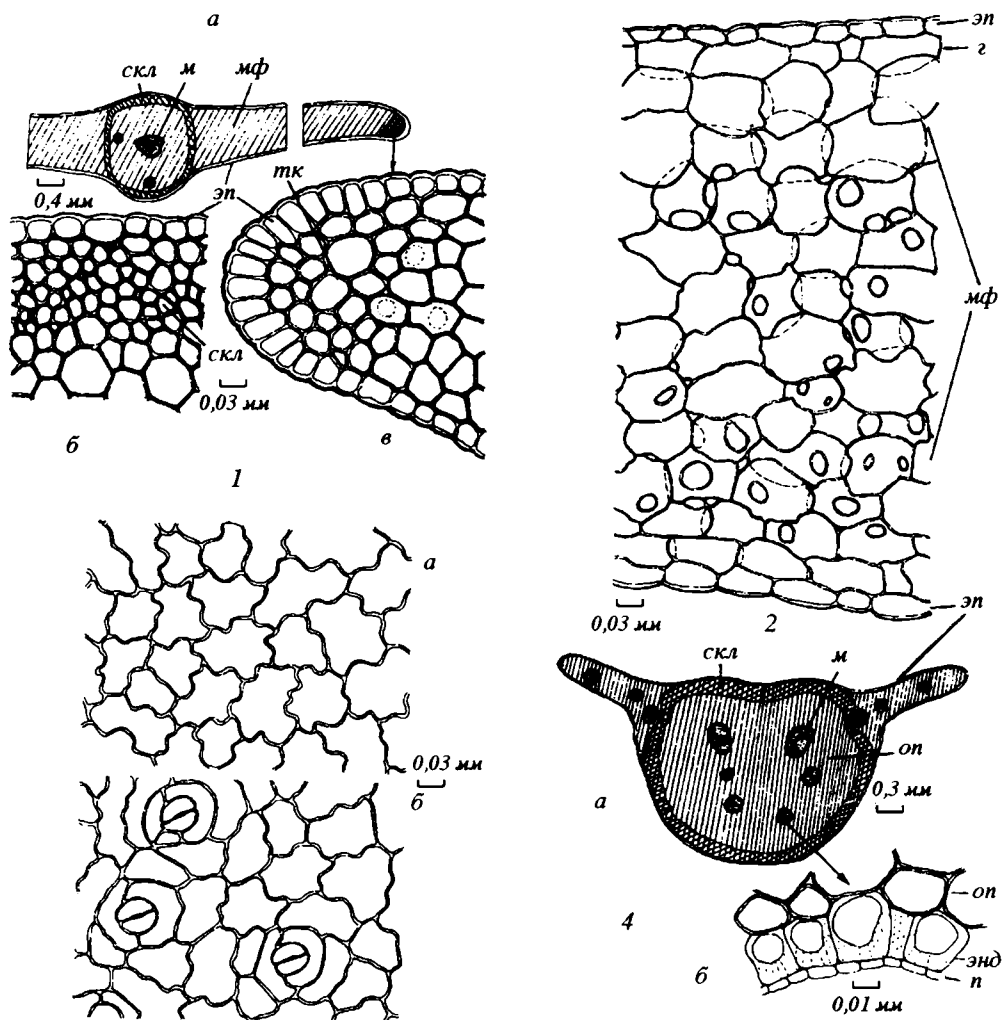


Рис. 4. *M. punctatum*

1: а – схема поперечного среза вайи: эп – эпидерма, МФ – мезофилл, скл – склеренхима, м – меристема, б – периферические слои клеток в области средней жилки, в – край вайи: тк – толстостенные клетки; 2 – поперечный срез вайи: г – гиподерма; 3: а – верхняя эпидерма, б – нижняя эпидерма; 4: а – схема поперечного среза черешка: оп – основная паренхима, б: энд – эндодерма, п – перицикл. Ост. усл. обозн. см. рис. 2

ле смачивания способны восстановить тургор. Длительный водный дефицит не выносят.

Ризом на молодых участках, основания вай и черешки густо одеты черепитчато расположенными клатратными чешуями темно-коричневого цвета длиной 1–3 мм (см. рис. 3). На старых участках ризома чешуи изреживаются. Они прикрепляются основанием; по форме – узко- или широкояйцевидные с оттянутой верхушкой и перекрывающимися “крыльями” (ложнопельчатные [15]). В основании некоторые чешуи несут пучки одноклеточных трихомов (ризоидов по Nayyar [15]). Особенно много таких чешуй на черешках вай (см. рис. 3). Пуч-

ки трихомов могут располагаться и на покровных клетках черешка. Изредка по краю чешуи обнаруживаются железистые трихомы.

Жилкование, как и у *M. punctatum*, закрытое с густой сетью арвол, приближающееся к сетчатому (см. рис. 3). Жилки 2-го порядка располагаются под углом в 60–90° к главной жилке. Свободные ответвления жилок больших порядков, как и у предыдущего вида, заканчиваются гидатодами.

Сорусы распределены, как и у *M. punctatum*, по всей нижней поверхности вайи. Видовым признаком являются длинные нитевидные однорядные парафизы. Споры билатеральные. Гаметофиты лентовидные, часто ветвящиеся, без сосочковидных трихомов по краю [15].

Интересная особенность вида заключается в способности к образованию адвентивных почек – вегетативная диаспория (см. рис. 3). У вай, лежащих в воду, или фрагментов сорванных вай, начиная с верхушки, по всей поверхности пластинки закладываются почки, у которых сначала формируются 2–3–5 корней, затем появляются зачатки вай и растет ось ризома. В то же время споровое размножение этого вида не затруднено, в оранжеее в большом числе обнаруживаются гаметофиты этого папоротника.

Боковые ризомы, как и у *M. punctatum*, закладываются нерегулярно и не имеют строгого местоположения на оси ризома. Они растут и напротив вай и посередине “междоузлия”. Причем на одном “междоузлии” можно встретить не 1, как обычно бывает, а 2 почки (см. рис. 3).

Анатомия. *M. punctatum*. Как видно на схеме поперечного сечения вайи по периметру средней жилки находится кольцо одревесневших волокон склеренхимы (рис. 4). По краю вайи клетки эпидермы вытянуты по высоте, их оболочки утолщены, наружная стенка покрыта кутикулой. Субэпидермально расположены 1–2 слоя клеток с толстыми неодревесневшими оболочками (рис. 4). На детальном поперечном срезе пластинки вайи верхняя эпидерма состоит из сравнительно мелких, слабовыпуклых покровных клеток, сжатых по высоте (см. рис. 4). Наружные стенки несколько толще внутренних и антиклинальных. На парадермальных срезах клетки верхней эпидермы паренхимны со слабоизвилистыми стенками (см. рис. 4). Субэпидермально расположен 1 слой клеток гиподермы. Под ней 10–12-слойная хлоренхима из водозапасающих клеток с выростами, слабо дифференцированная на округлые или овальные (2–3 слоя) и сжатые в плоскости вайи клетки.

Вайи гипостоматические. Устьица расположены вровень с покровными клетками или слегка погружены. На 1 мм² в среднем 40 устьиц. Устьичный аппарат поло- или кополоцитный [19] (см. рис. 4). Оси устьиц ориентированы параллельно средней жилке вайи. Покровные клетки нижней эпидермы со слабоизвилистыми стенками. Наружные стенки клеток верхней и нижней эпидермы покрыты кутикулой.

Черешок на поперечном срезе в средней части почти округлый (слегка сжат по высоте) с небольшим адаксиальным желобком и 2 рожковидными выростами (см. рис. 4). Снаружи он одет эпидермой, покрытой кутикулой. Субэпидермально расположена склеренхима из 3–4 слоев (не заходящих в выросты) волокон с одревесневшими оболочками. В клетки основной паренхимы погружены меристелы: 6 – в средней части черешка и по 3 – в выростах. Ксилема в меристелах 2–3-лопастная. Эндодерма с утолщенными внутренними тангентальными и антиклинальными стенками (см. рис. 4), в них находятся флобафены.

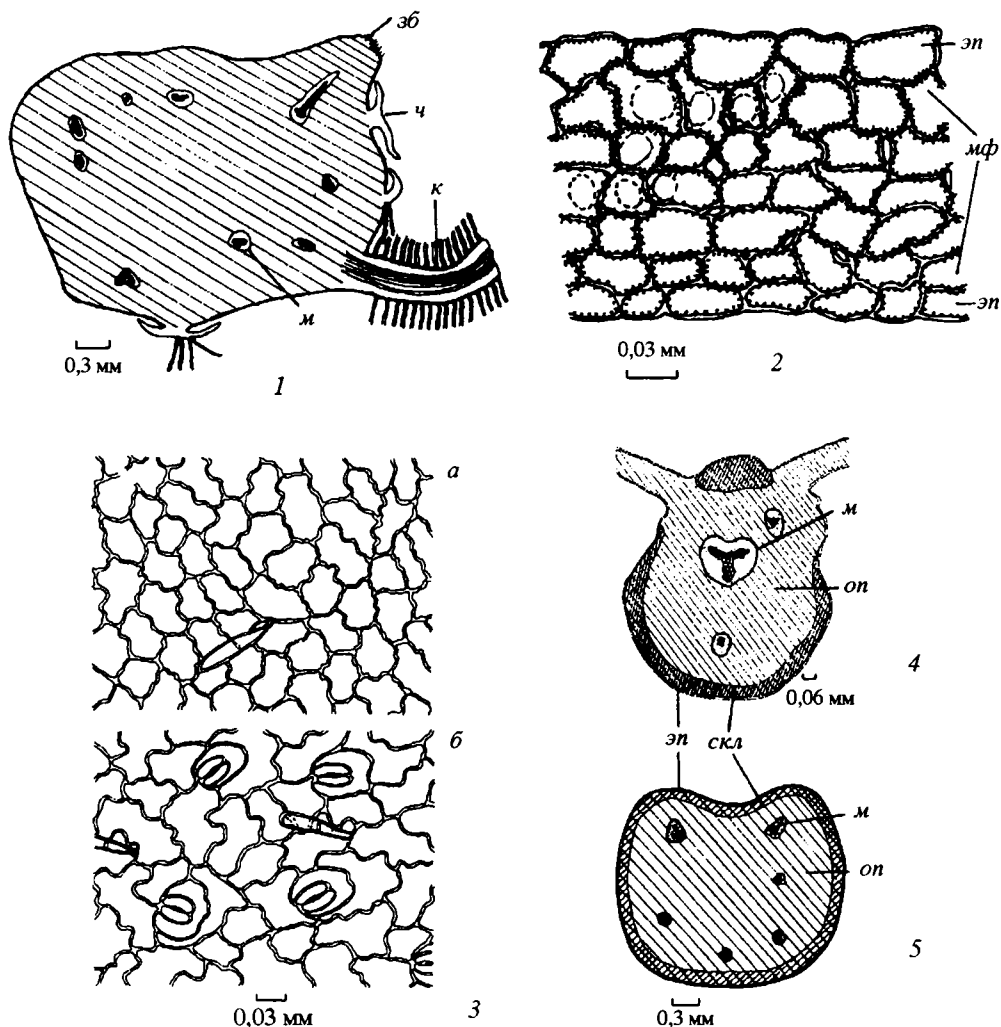


Рис. 5. *M. pteropus*

1 – схема поперечного среза ризома: ч – чешуя, зб – зачаток бокового ризома, к – корень; 2 – поперечный срез вайи; 3: а – верхняя эпидерма, б – нижняя эпидерма; 4 – схема строения средней жилки вайи; 5 – схема поперечного среза черешка (Ост. усл. обозн. см. рис. 3)

M. pteropus. На поперечном срезе в области “междоузлия” ризом явно дорсивентрален (сжат в спинно-брюшном направлении). Проводящая система ризома представлена диктиостелой из 8–9 меристел (рис. 5).

Как видно на поперечном срезе пластинки вайи (см. рис. 5) верхняя эпидерма состоит из сравнительно крупных, сжатых по высоте покровных клеток. В отличие от *M. punctatum* она содержит хлоропласты. Оболочки клеток равномерно утолщены. На парадермальных срезах клетки верхней эпидермы паренхимны, со слабоизвилистыми стенками и редкими простыми двухклеточными трихомами (см. рис. 5). Под эпидермой расположен 4–6-слойный мезофилл, слабо дифференцированный на 1 слой лопастных более или менее вытянутых пер-

пендикулярно эпидерме клеток и 3–5 слоев уплощенных по высоте клеток с мелкими межклетниками.

Как и у *M. punctatum*, вайи этого вида гипостоматические. Устьица расположены вровень с покровными клетками. Их оси не имеют определенной ориентации по отношению к поверхности вайи (см. рис. 5). Число устьиц на 1 мм² в среднем равно 80. Устьичный аппарат поло- и кополощитный [19]. В нижней эпидерме, как и в верхней, обнаружены простые двухклеточные трихомы. На парадермальном срезе покровные клетки имеют большие размеры по сравнению с верхней эпидермой.

Над и под центральной жилкой на поперечном срезе находится до 7 слоев волокон склеренхимы с одревесневшими оболочками (см. рис. 5). В основную паренхиму погружены меристелы: 1 крупная центральная и 2–3 мелких. Ксилема 3-лопастная. Эндодерма темно-коричневого цвета, с флобафенами.

Черешок на поперечном срезе в средней части почти округлый с адаксиальным желобком (см. рис. 5). Снаружи он одет эпидермой. Кортекс по периферии представлен кольцом склеренхимы с одревесневшими оболочками клеток. В паренхиме погружены 6 меристел, с 2–3-лопастной ксилемой, флоэмой и перидиклом.

***M. punctatum*.** Как известно, эпифиты самых нижних частей стволов деревьев живут в довольно постоянных условиях водоснабжения [10]. Обитатели средней и верхней частей крон форофитов (термин Ochsner, 1928; цит по: [10]), как *M. punctatum*, часто испытывают водный дефицит и недостаток почвы. A.F.W. Schimper [20] считает, что в отношении водного баланса они вполне сопоставимы с ксерофитами. При адаптации к неблагоприятным условиям среды эпифиты демонстрируют многообразие морфологических (проявляющихся на разных структурных уровнях) и функциональных приспособлений. Мы коснемся их обсуждения на биоморфологическом и клеточнотканевом уровнях и, выборочно, функциональном.

Биоморфологические и функциональные адаптации. Благодаря коротким ветвящимся ризомам, агрегации частикул и тесно сближенным вайям у этого папоротника формируется “ложногнездовая” структура (компактный клон). Вместе с рыхлой массой переплетенных корней она играет важную роль в удержании гумуса, который может впоследствии утилизироваться другими эпифитами [10]. Этот вид попадает в число гумусных (Went, 1940; цит. по: [10]) эпифитов. Однако он аккумулирует небольшое количество перегноя и является олиготрофом. Это объясняется спецификой “ложногнездовой” структуры: здесь не образуется “правильная воронка”, как у высокоспециализированных папоротников-гнезд (*Asplenium nidus*, *Drynaria meyeniana*), накапливающих большое количество гумуса. Поэтому *M. punctatum*, вероятно, занимает промежуточное положение между протоэпифитами и типичными узкоспециализированными гнездовыми эпифитами в понимании A.F.W. Schimper [20]. Аккумуляция перегноя происходит за счет мертвых листьев, мелких веток форофита, отмирающих вай и корней самого папоротника, пыли, приносимой ветром. Кстати, обильное развитие эпифитов отмечено вблизи пыльных дорог [10], а *M. punctatum*, как было отмечено, часто встречается на культурных растениях. Кроме того, материал органического и неорганического происхождения на деревьях несут термиты и древесные муравьи. Исследования состава дождевой воды, стекающей с листьев разных форофитов, показало сравнительно высокий процент N, P, K, Ca, Mg, сахаров и др. [10]. В свете изложенного трудно не согласиться с мнением (Ruinen (1953); цит. по [10]) о том, что благодаря выделениям живых тканей

колонизация форофитов эпифитами возможна даже в условиях минимума питательных веществ. В связи с этим можно предположить, что способность к быстрой абсорбции воды и растворенных в ней метаболитов во время короткого ливня и удержание ее – одна из важных особенностей эпифитов и исследованного вида в частности.

В дождевом лесу Западной Африки была изучена [10] влагоемкость гумуса у 3 папоротников-эпифитов: *Drynaria laurentii*, *Microsorium punctatum* и *Platyserium angolense*. У *Microsorium* она оказалась ниже, чем у *Drynaria*, но выше, чем у *Platyserium*. Этот же автор приводит сведения, что pH водного экстракта гумуса *Microsorium* (от 5,6 до 6,3) лежит в кислой среде (ацидофильность). Эту особенность многих *Polypodiaceae* отмечал еще S.H. Gams [21].

В экстремальных условиях существования (“лабиринт между жаждой и голодом” – [22]) важную роль играет интенсивность транспирации, которая у эпифитов влажного тропического леса колеблется в широких пределах [10]. У *M. punctatum* она сравнительно невелика – 2% в час от сырой массы (для сравнения: у *Oleandra distenta* – 2,4%; *Nephrolepis undulata* – 4,2%, *Asplenium geppii* – 10,7%) [10].

Немалое значение в период засухи имеет осмотическое давление в клетках вай. У эпифитов средней и верхней частей крон форофитов оно колеблется от 15 до 34 атм; у теневых гигрофитов – от 4 до 6,5 атм [20].

Накоплению и удержанию влаги у исследованного вида также способствуют: сравнительно толстые и короткие ризомеры, кожистые цельные вайи, покрытые кутикулой. Они ориентированы вертикально, что, возможно, уменьшает угол падения солнечных лучей и препятствует перегреву вай, чешуи на ризомах и зачатках вай и ризомов – приспособление для гидрорегуляции [13], сочленение между филлоподием и черешком обеспечивает “листопадность”. Можно предположить, что с наступлением сухого периода папоротник способен к частичному сбрасыванию вай для уменьшения испаряющей поверхности.

Адаптации на клеточно-тканевом уровне. Формирование толстых вай за счет развития водозапасающей паренхимы, сравнительно мелкие клетки верхней эпидермы считают [23] показателем неоптимального водного режима, наличие кутикулы, по мнению тех же авторов, не ксероморфный синдром, а признак вечнозеленых растений, небольшое число устьиц и относительно крупные их размеры способствуют более эффективному контролю за потерей воды (Ceulemans et al., 1978; Bissing, 1982; цит. по [24]), гидатоды в верхней эпидерме – мезо- и гигроморфная черта [25]. Эти структуры способствуют удалению избытка воды и солей из растения, по поводу функций гиподермы существуют разные точки зрения. Есть мнение, что она – место запасаания питательных веществ [26, 27] либо воды [28]. Другие авторы считают [29], что это структурное приспособление экологического характера, участвующее в снижении транспирации, защищающее от сильного нагревания и обусловленное длительной жизнью листьев. Эта точка зрения согласуется с предположением (Darling, 1989 и др.; цит. по [24]) о том, что, помимо водозапасающей функции гиподерма защищает хлоренхиму от ультрафиолетового излучения, обеспечивает поглощение большей части ФАР и уменьшает тепловую нагрузку на растение. Кроме этого, она участвует в транспорте веществ в субэпидермальных слоях мезофилла, мощная губчатая паренхима, вероятно, не только выполняет водозапасающую функцию и регулирует газообмен, но и обеспечивает эффективное поглощение солнечной энергии из-за ее многократного рассеивания в межклетниках [30], наличие отростков у клеток губчатой ткани, как из-

вестно, – сциоморфная черта. С этих позиций *M. punctatum* нельзя назвать “чистым” гелиофитом, хотя, по классификации Г. Ричардса [31], он вполне может быть отнесен к солнечным эдифитам или фотофитам (Grabb et al., цит. по [10]), густая сеть жилок обычно считается ксероморфной чертой. Однако при изучении растений тропического дождевого леса и мангров было показано [23], что не всегда жилкование – показатель интенсивности транспирации и критерий ксероморфности, дорсивентральность мезофилла (слабо выраженная) – гигро- и мезоморфная черта (либо гелиоморфная), наличие в эндодерме черешков флобафенов (продуктов окисления танинов), которые обладают водоудерживающими свойствами [32].

***M. pteropus*.** Как было сказано, это сухопутное растение, нуждающееся в затенении и повышенной влажности почвы и воздуха, от которой максимально зависит гидратация его клеток. Если этот папоротник хорошо выносит затопление, то на разных уровнях организации у него выявляются черты, присущие и сухопутным растениям, и заходящим в воду.

На биоморфологическом уровне его адаптации близки к характерным для гигрофитов и гидрофитов: цельные и тройчатораздельные сравнительно крупные вайи, не имеющие специальных приспособлений для защиты от испарения, тенденция к гетерофиллии, как и у других папоротников, обитающих в лесах вблизи водных потоков (виды рода *Bolbitis*) [33], непрерывное разветвление вайи, т.е. отсутствие синхронизации роста и развития с сезонами года, активное разрастание и вегетативное размножение, т.е. постоянное пополнение популяции молодыми особями вегетативного происхождения, быстро переходящими к спороношению, густой покров из чешуй и трихомов, как губка впитывающих и удерживающих воду.

На клеточно-тканевом уровне на первый план выходят сцио- и гигроморфные черты: сравнительно тонкие пластинки вайи, слабая дифференциация мезофилла, относительно крупные клетки верхней эпидермы с хлоропластами, наличие хлоропластов в покровной ткани ризомов, слабоизвилистые антиклинальные стенки клеток эпидермы, гипостоматичность, отсутствие определенной ориентации осей устьиц, наличие гидатод. В то же время у этого вида выявляются черты, присущие растениям с затрудненным водоснабжением: мелкие немногочисленные межклетники, наличие флобафенов в эндодерме, большее, чем у *M. punctatum*, число устьиц, густая сеть жилок. Последние 2 признака, вероятно, обеспечивают интенсивную транспирацию при избыточном увлажнении и сопряженный с ней фотосинтез.

Количественные показатели фотосинтетического аппарата (см. таблицу). Площадь вайи у исследованных видов почти одинакова, однако они существенно различаются по толщине пластинок. У *M. punctatum* она примерно в 5 раз больше, чем у *M. pteropus*. Толстые пластинки обеспечивают, вероятно, эффективное использование света высокой интенсивности, а тонкие – низкой [34]. Кроме того, толстые вайи выполняют водозапасающую функцию, отсюда высокие значения объема клеток и УППВ этого вида. Но число клеток в единице площади вайи у него примерно в 2 раза меньше, чем у *M. pteropus*, что также объяснимо их большим объемом. У *M. pteropus* мелкие клетки мезофилла и небольшая толщина пластинки, отсюда меньшая сухая масса единицы площади вайи (УППВ).

Модальные значения объема клеток у мезофитов обычно выше, чем у ксерофитов [35]. С этих позиций высокие значения этого показателя у *M. punctatum*, как и ИМК, – мезоморфная характеристика, но развитие водозапасающей

ткани и большие значения парциальной доли фотосинтезирующей ткани на поперечном срезе, как известно, – принадлежность ксерофитов. Зато у *M. pteropus* парциальная доля эпидермы примерно в 2 раза превышала таковую у *M. punctatum*. Эта сравнительно крупноклеточная ткань с хлоропластами вносит, вероятно, немалый вклад в фотосинтетический потенциал вайи. Отношение площади поверхности клеток к объему коррелирует со скоростью диффузии CO_2 из внутрилистового пространства к хлоропластам [36]. Известно, что при увеличении размеров клеток значение этого показателя падает. Это наблюдается у *M. punctatum* объем клеток которого в 10 раз превышает объем клеток у *M. pteropus*. Число хлоропластов, их объем и другие показатели пластидного аппарата у *M. pteropus* лежат в пределах, типичных для папоротников-сциофиотов.

Таким образом, тип строения вайи *M. punctatum* адаптивен в условиях как пониженной, так и повышенной гидратуры внешней среды. Водный стресс растение может перенести и за счет ограничения расходов на транспирацию, и путем запасаания воды в клетках мезофилла вайи (и в паренхиме ризомов), а также других признаков, выявляемых на разных уровнях организации растения. При повышенном водоснабжении излишек воды выводится через гидатоды в верхней и устьица в нижней эпидерме. Эти факты дают основание полагать, что этот папоротник является гомойогидричным гидролабильным растением.

По отношению к ведущим факторам среды его, вероятно, можно считать мезоксерофитом, факультативным гелиофитом, олиготрофом.

Структура вайи *M. pteropus* адаптивна только в условиях оптимального и повышенного водоснабжения. Но в пессимальных условиях гидратуры она практически не дает шансов на выживание. Это растение является гигрофитом, которые из гомойогидричных растений наиболее близки к пойкилогидричным [25], так как не могут активно регулировать водный баланс. Благодаря способности к кратковременному сохранению жизнеспособности в условиях водного стресса его, вероятно, можно назвать гидролабильным папоротником, занимающим промежуточное положение между гомойогидричными и вторично пойкилогидричными растениями. По отношению к другим факторам среды это, вероятно, сциоморфное, эвтрофное ацидофильное растение.

По жизненной форме оба исследованных вида являются дорсивентральными, толстокориевищными, сильноветвящимися, неявнополицентрическими (*M. punctatum* – диффузорнорозеточным, короткокорневищным, слабо вегетативно разрастающимся, *M. pteropus* – безрозеточным, длиннокорневищным, сильно вегетативно разрастающимся), вечнозелеными, травянистыми многолетниками.

Сравнение спорофитов двух видов рода *Microsorium* позволило выявить на разных уровнях их организации таксоноспецифичные и видоспецифичные признаки. **Таксоноспецифичны:** густая сеть жилок с ареолами; наличие гидатод; поло- и кополоцитный устьичный аппарат; расположение сорусов по всей поверхности вайи; наличие парафиз; билатеральные споры; аннулюс из 12–16 клеток; число меристел в черешке. **Видоспецифичны:** тип биоморфы; форма пластинки вайи, ее толщина и консистенция; форма главной жилки на обеих сторонах вайи; степень выраженности жилок; угол, под которым располагаются жилки 2-го порядка по отношению к главной; тип мезофилла и число слоев клеток; УППВ; ИМК; объем клеток; наличие кутикулы, гиподермы, трихомов в верхней и нижней эпидерме; форма чешуй на ризоме; наличие “ризоидов”; форма склеренхимы на поперечном срезе в области главной жилки; строение парафиз; форма зрелых гаметофитов, наличие сосочков по их краю.

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта Президента РФ на поддержку ведущих научных школ (№ НШ – 2125 2003 4). Автор выражает искреннюю признательность В.Л. Шелейковскому за возможность проведения исследований на материале курируемого им отдела водной флоры ГБС РАН.

ЛИТЕРАТУРА

1. Барыкина Р.П., Веселова Т.Д., Девятков А.Г. и др. Справочник по ботанической микротехнике: Основы и методы. М.: Изд-во МГУ, 2004. 312 с.
2. Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. М.: Высш. шк., 1962. 378 с.
3. Серебряков И.Г. Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника. М.; Л., 1964. Т. 3. С. 146–205.
4. Серебрякова Т.И. Еще раз о понятии “жизненная форма” у растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1980. Т. 85, вып. 6. С. 75–86.
5. Шорина Н.И. Экологическая морфология и популяционная биология представителей подкласса *Polypodiidae*: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1994. 34 с.
6. Гуреева И.И. Равноспоровые папоротники Южной Сибири: (Систематика, происхождение, биоморфология, популяционная биология). Томск, 2001. 158 с.
7. Мокроносов А.Т. Мезоструктура и функциональная активность фотосинтетического аппарата. Свердловск: Изд-во Урал. ун-та, 1978.
8. Мокроносов А.Т., Борзенкова Р.А. Методика количественной оценки структуры и функциональной активности фотосинтезирующих тканей и органов // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. 1978. Т. 61. С. 119–133.
9. Kramer K.U., Green P.S. The families and genera of vascular plants. Vol. 1. *Pteridophytes and Gymnosperms*. B.: Springer, 1990. 404 p.
10. Dick J. Ecology of vascular epiphytes in West African rain forest // Acta phytogeogr. suec. 1974. Vol. 59. P. 1–136.
11. Kunkel G. Über den ökologisch-floristischen bzw. Geographischen Anzeigerwert einiger *Pteridophyten* am Beispiel vom vorkommen in Liberia aufgezeichnet // Vegetatio. 1964. Vol. 12, fasc. 1/2. P. 96–102.
12. Singh H.B. Economically viable *Pteridophytes* of India // Pteridology in the new millenium. Kluwer, 2003. P. 421–446.
13. Бобров А.Е. *Polypodiaceae* // Жизнь растений. М.: Просвещение, 1978. Т. 4. С. 205–209.
14. Жданов В.С. Аквариумные растения. М.: Лесн. пром-сть, 1987. С. 56.
15. Nayar B.K. *Microsorium*: Ferns of India // Bull. Nat. Bot. Gard. 1961. N 58. P. 1–38.
16. Шорина Н.И. Морфология почек и корневищ папоротников // Растения в природе и культуре. Владивосток: Дальнаука, 2000. Т. 2. С. 124–138.
17. Goebel K. Verzweigung der Farne // Organographie der Pflanzen insbesondere der Archegoniaten und Samenpflanzen. Jena: Fischer, 1928. Bd. 1. S. 25–100.
18. Troll W. Vergleichende Morphologie der höheren Phflanzen. B.: Borntraeger, 1937. Bd. 1, T. 1. S. 309–516.
19. Sen U., Hennipman E. Structure and ontogeny of stomata in *Polypodiaceae* // Blumea. 1981. N 27. P. 175–201.
20. Schimper A.F.W. Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage. Jena: Fischer, 1935. 588 S.
21. Gams S.H. Ökologie der extratropischen *Pteridophyten* // Verdoorn Fr. Manual of pteridology. The Hague: Hijhoff, 1938. 640 p.
22. Stocker O. Experimentelle Ökologie der Pflanzen // Tabulae Biologicae / Ed. C. Oppenheimer, L. Pincussen. Ed. B.: Junk, 1929. P. 510–686.
23. Васильева В.А., Васильев Б.Р. Морфологическое и анатомическое строение листа некоторых представителей мангров // Вестн. ЛГУ. Сер. 3. 1988. Вып. 1, № 3. С. 24–32.
24. Паутов А.А. Структура листа в эволюции тополей. СПб.: Изд-во СПб. ун-та, 2002. 164 с.
25. Горышнина Т.К. Экология растений. М.: Высш. шк., 1979. 368 с.
26. Lidfors B. Zur Physiologie und Biologie der wintergrünen Flora // Bot. Zbl. 1896. Bd. 68. S. 33–44.
27. Guttenberg H. Studien über das Verhalten des immergrünen Laubblattes der Mediteranflora zu verschiedenen Jahreszeiten // Planta. 1927. Bd. 4, H. 5. S. 726–779.

28. *Hovenkamp P.* A monograph of the genus *Pyrrosia* (*Polypodiaceae*). Leiden; Brill: Leiden Univ. press, 1986. P. 55–56.
29. *Барыкина Р.П., Чубатова Н.В.* О некоторых чертах строения листьев вечнозеленых представителей семейства *Berberidaceae* Juss. // Вестн. МГУ. Сер. 16, Биология. 1980. № 1. С. 25–37.
30. *Культиасов И.М.* Экология растений. М.: Изд-во МГУ, 1982. 384 с.
31. *Ричардс П.* Тропический дождевой лес. М.: Мир, 1961. 448 с.
32. *Михайловская И.С.* Строение растений в связи с условиями жизни. М.: Просвещение, 1977. 103 с.
33. *Гладкова В.Н.* *Aspleniaceae* // Жизнь растений. М.: Просвещение, 1978. Т. 4. С. 222–242.
34. *Лархер В.* Экология растений. М.: Мир, 1978. 185 с.
35. *Мокроносов А.Т., Шмакова Т.В.* Сравнительный анализ мезоструктуры фотосинтетического аппарата у мезофитных и ксерофитных растений // Мезоструктура и фотосинтетическая активность фотосинтетического аппарата. Свердловск: Изд-во Урал. ун-та, 1978. С. 103–105.
36. *Иванова Л.А., Пьянков В.И.* Влияние экологических факторов на структурные показатели мезофилла листа // Ботан. журн. 2002. Т. 87, № 12. С. 17–28.

Орловский государственный педагогический институт

Поступила в редакцию
12.11.2004 г.

SUMMARY

***Derzhavina N.M.* Comparative anatomical-biomorphological analysis of two *Microsorium* species (*Polypodiaceae*)**

The structural analysis at different levels of organization was conducted in *M. punctatum* (L.) Copel and *M. pteroporus* (Blume) Copel in connection with idioadaptations. The ecological groups of ferns were ascertained with reference to the key ecological factors. The specific traits were also distinguished.

УДК 581.4:582.632.1

СТРУКТУРА И ДИНАМИКА РАЗВИТИЯ ВЕГЕТАТИВНЫХ И ГЕНЕРАТИВНЫХ ПОБЕГОВ У НЕКОТОРЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМ. *BETULACEAE*

О.Б. Михалевская, М.В. Костина, Л.В. Скалепова

Морфология вегетативных и генеративных побегов у высших растений сильно различается. Однако о механизмах регуляции их морфогенеза известно очень мало. Некоторую возможность выяснения механизмов регуляции процессов роста и морфогенеза может дать сравнительное исследование динамики развития побегов у видов одного таксона. Целью настоящего исследования было сравнительное изучение динамики развития вегетативных и генеративных побегов у трех представителей семейства *Betulaceae*, что позволило бы обнаружить функциональные связи в процессах роста и развития разных побегов и тем самым выявить некоторые особенности в регуляции их морфогенеза. Сравнительное исследование строения вегетативных побегов и почек у разных видов

семейства *Betulaceae* уже было проведено отдельно у генеративных побегов [1] и у вегетативных побегов [2]. Но сравнения между собой структур генеративных и вегетативных побегов не было сделано. В задачу настоящего исследования входило проведение такого сравнения.

Для исследования были выбраны широко распространенные в умеренной климатической зоне виды древесных растений – *Betula pendula* Roth., *Alnus incana* L. и *Corylus avellana* L. Материал для исследования побегов брали с растений, растущих на территории Главного ботанического сада РАН. Наблюдения за развитием побегов вели на протяжении года. С взрослых особей периодически срезали побеги с нижних хорошо освещенных ветвей кроны, у которых измеряли длину элементарных побегов и определяли в них число метамеров. При определении длины побега у генеративных побегов не учитывали длин верхушечных сережек, а у вегетативных побегов – длин верхушечных почек. При подсчете числа метамеров у генеративных побегов не включали в их число метамеры верхушечной сережки. В каждом метамере измеряли длину междоузлия и листа. Верхушечные и пазушные почки препарировали под биноклем. У вегетативных почек определяли емкость по числу заложённых в них зачатков метамеров.

Почки на побегах у всех исследованных видов закрыты снаружи почечными чешуями, которые развиваются из прилистников. У *Betula pendula* и *Corylus avellana* на нижних метамерах почки зачаток листовой пластинки не развивается или, начав развиваться, вскоре отмирает. Поэтому нижние метамеры почек у этих видов несут только две чешуи и не имеют зачатка листовой пластинки, а нижние метамеры их побегов не имеют листьев. У березы в верхушечных почках не имеют листовых пластинок 3–4 нижних метамера, а в пазушных почках только один метамер без пластинки. В пазушных почках орешника обычно 3 нижних метамера без зачатков листовых пластинок. Показано, что у всех березовых первый филлом¹ на боковых побегах занимает адаксиальное положение, т.е. развернут спинной стороной к оси материнского побега [3].

В почках *Alnus incana* у нижних метамеров, как и у всех остальных метамеров, формируются зачатки листовых пластинок. Подобная особенность в структуре почек описана и у других видов *Alnus* [1, 2]. Эта особенность структуры почек определяет и особенность структуры побегов ольхи, у которых нижние метамеры всегда имеют листья, хотя и несколько меньшего размера, чем листья, расположенные выше. У всех почек *Alnus incana* имеются так называемые ножки, образованные междоузлием нижнего метамера почки, в то время как у всех расположенных выше метамеров почки междоузлий практически нет. При росте побега после распускания почки эти междоузлия сильно вытягиваются, но междоузлия нижних метамеров вытягиваются меньше. Поэтому у ольхи в нижней части выросшего годичного побега всегда имеется зона с менее длинными междоузлиями, по которой можно определять границу между годичными приростами побега. У побегов березы и орешника границу между годичными приростами легко определить по так называемому почечному кольцу, образованному сближенными узлами нижних метамеров побега, на которых нет листовых пластинок, а имеются только почечные чешуи, формирующиеся из прилистников.

¹ В ботанической литературе в качестве обобщающего термина для листовых членов растения используется термин “филлом”. Этот термин охватывает и вегетативные листья, и чешуи, и прицветники, и придаточные органы цветка. См. Эсау К. Анатомия растений. М.: Мир, 1969. С. 310–417.

Таблица 1

Длина и число метамеров у побегов *Betula pendula*

Вид побега		Длина побега, мм		Число метамеров в побеге	
		$M \pm m$	Lim	$M \pm m$	Lim
Удлиненный вегетативный	20	143,2±15,1	46–268	9,2±0,7	6–11
Удлиненный генеративный	22	173,8±19,9	47–370	10,0±0,76	6–12
Укороченный вегетативный	14	1,64±0,1	1–3	4,3±0,8	3–6
Укороченный генеративный	5	6,4±2,4	3–13	4,2±0,6	3–5

Примечание. n – число исследованных побегов или почек; $M \pm m$ – среднее значение и его ошибка; Lim – пределы варьирования измеренного параметра.

У исследованных видов были выявлены разные типы вегетативных и генеративных побегов, различающиеся структурой. У *Betula pendula* как вегетативные, так и генеративные побеги четко подразделялись на удлиненные и укороченные. Различия между ними подробно описаны в ботанической литературе [4–8]. Удлиненные побеги гораздо длиннее и содержат больше метамеров по сравнению с укороченными (табл. 1). Кроме того, на них развиваются соцветия разного пола: на удлиненных побегах – с тычиночными цветками, а на укороченных – с пестичными. Аналогичные различия между удлиненными и укороченными побегами были описаны и у других видов березы [6, 9–11].

Различий между вегетативными и генеративными побегами, как среди удлиненных побегов *Betula pendula*, так и среди укороченных, оказалось гораздо меньше. По числу метамеров они практически не различались. Но по длине генеративные побеги были больше вегетативных (см. табл. 1).

Удлиненные побеги не образуют вегетативных верхушечных почек, так как у них абортируются верхушки перед окончанием их роста. А на укороченных побегах не формируются пазушные почки. У них формируется только верхушечная почка, из которой на следующий год моноподиально нарастает новый укороченный побег. В том случае, когда в верхушечной почке укороченного побега закладывается зачаток женского соцветия, на этом укороченном побеге формируется только одна пазушная почка, из которой в следующем году вырастает новый укороченный побег путем симподиального нарастания оси. Чаще всего как удлиненные, так и укороченные побеги начинают свое развитие из пазушных почек удлиненных побегов.

Емкость зрелых вегетативных зимующих почек на удлиненных и укороченных побегах примерно одинакова, несмотря на то что на укороченных побегах это верхушечные почки, а на удлиненных пазушные (табл. 2).

Удлиненный и укороченный побеги часто развиваются из соседних пазушных почек, расположенных рядом на оси удлиненного материнского побега. Удлиненный побег вырастает обычно из той пазушной почки, которая расположена ближе к верхушке материнского побега. Несмотря на то что оба побега начинают расти одновременно и из соседних пазушных почек, характер их роста

Таблица 2

Емкость зимующих почек *Betula pendula*

Почка	<i>n</i>	<i>M</i> ± <i>m</i>	Lim
Верхушечные почки укороченных побегов	7	6±0,4	5–8
Пазушные почки удлинённых побегов	26	6,9±0,2	5–8

П р и м е ч а н и е. *M* ± *m*, Lim – означают то же, что и в табл. 1.

кардинально различается. Удлиненные побеги растут значительно дольше укороченных и формируют больше листьев. В начале их роста после распускания почки разворачиваются сразу два листа и лишь после некоторой задержки появляется третий лист и следующие, которые разворачиваются не все одновременно, а один за другим через некоторые промежутки времени. Первые два листа, разворачивающиеся почти одновременно, получили название “ранних”, а последующие – “поздних” листьев. Такое разделение на “ранние” и “поздние” листья было описано для ряда древесных пород [12–15]. На укороченных побегах березы разворачиваются только ранние листья, поздних на них не образуется. Вместо них в апексе побега закладываются зачатки метамеров с редуцированными листовыми пластинками и формируется верхушечная почка.

Если сравнить число метамеров у выросших побегов с емкостью почек, из которых они вырастают, то у побегов березы можно обнаружить наличие неоформации, описанной у ряда древесных видов [13–16]. При этом опять проявляется большая разница между удлиненными и укороченными побегами. На удлиненных побегах метамеров в почках заложено меньше, чем их оказывается в выросших побегах. А на укороченных побегах, наоборот, в почках метамеров больше, чем в побегах. Такое различие свидетельствует о том, что при росте удлиненных побегов к уже имевшимся в почках метамерам, т.е. преформированным, добавляются новые неоформированные метамеры, которые закладываются в апикальной меристеме во время роста побега и сразу без периода покоя переходят к видимому росту. Такой неоформации метамеров не происходит при росте укороченных побегов.

Абортация верхушки перед окончанием роста удлиненного побега происходит путем прекращения роста 2–3 верхних метамеров побега с уже начавшими разворачиваться листьями. Эти метамеры вместе со всей расположенной выше верхушкой побега вскоре отмирают и опадают. Если в апикальной меристеме растущего побега начал формироваться зачаток мужского соцветия, то верхушка не абортируется. Зачаток мужского соцветия можно увидеть на верхушке побега невооруженным глазом уже во второй половине июня, т.е. через 1,5–2 мес. после весеннего распускания почки, из которой вырос этот побег. Распускание и цветение этой сережки произойдут только на следующий год весной. Зачатки мужских соцветий закладываются не только в апикальной меристеме побега, но и в апексах одной-двух его самых верхних пазушных почек. Междоузлия метамеров, несущих эти почки, не вытягиваются и поэтому 2–3 зачатка сережек выглядят выходящими как бы из одной точки на верхушке побега. Удлиненные побеги, не образующие зачатка соцветия, растут обычно дольше побегов с зачатками соцветий, но их длина и количество листьев на них в конце вегетации

оказываются меньше, чем у побегов с зачатками соцветий (см. табл. 1), что свидетельствует о меньшей интенсивности их роста.

Укороченные побеги березы заканчивают свой видимый рост гораздо раньше удлиненных побегов. На них разворачиваются только ранние листья, которых бывает обычно 2, реже 1 или 3. После этого на них формируется верхушечная почка с зачатками новых метамеров, из которой на следующий год будет продолжаться моноподиальное нарастание оси укороченного побега. Пазушных почек на вегетативных укороченных побегах не образуется. Но на тех укороченных побегах, в верхушечных почках которых закладывается зачаток женского соцветия, формируется обычно только одна пазушная почка в пазухе одного из листьев. Из нее на следующий год будет продолжаться симподиальное нарастание оси укороченного побега.

В отличие от зачатка мужского соцветия зачаток женского соцветия остается внутри верхушечной почки и его нельзя увидеть невооруженным глазом. Появляется он только весной следующего года при распускании почки. Цветение его происходит одновременно с цветением мужского соцветия.

Различие в динамике развития женских и мужских соцветий березы такое же, как и у реформированных и неоформированных метамеров в вегетативных побегах. Все метамеры укороченного побега и зачаток его соцветия были преформированы в почке. На удлиненном побеге только часть метамеров была преформирована в почке. Его верхние метамеры были неоформированы. Точно так же был неоформирован и переходил к росту без внутриветочного периода развития и зачаток мужского соцветия.

У ольхи и орешника разделения побегов, как у березы, на удлиненные и укороченные не наблюдается. Длины их побегов сильно варьируют от очень коротких до очень длинных. У *Alnus incana* некоторые побеги, вырастающие из пазушных почек, в первый год своей жизни дают очень маленький прирост, но на следующий год они формируют длинные приросты и это не позволяет считать их укороченными побегами.

Абортации верхушек побегов у *Alnus incana* не наблюдается. Все ее длинные и короткие вегетативные побеги формируют закрытые чешуями верхушечные почки. У генеративных побегов формируется разветвленное верхушечное соцветие. Верхушки оси соцветия и его боковых веточек завершаются сережками. Обычно верхушечная сережка и сережки верхних боковых веточек состоят из тычиночных цветков, а сережки на нижних боковых веточках – из пестичных. Иногда все верхушечное соцветие содержит только женские сережки. Нижние боковые веточки соцветия всегда длиннее и содержат больше метамеров, чем верхние боковые веточки. На всех боковых веточках верхушечного соцветия нет зеленых листьев, на них формируются только чешуевидные листья, в пазухах которых также нет и пазушных почек, только на верхних метамерах у некоторых веточек в пазухах чешуи вместо пазушных почек формируются зачатки соцветий. На самой оси разветвленного соцветия зеленые листья тоже не развиваются, за исключением 1–2 самых нижних метамеров этой оси. Всего в состав оси соцветия входит почти половина метамеров побега (табл. 3).

Ветвление оси соцветия происходит путем силлепсиса. Этот способ ветвления наблюдается у многих древесных видов [17–20]. Он проявляется в том, что боковые оси растут одновременно с ростом главной оси. В основании боковых побегов, образующих боковые оси соцветия, нет почечных колец и междоузлий их первого метамера (гипоподий) всегда длиннее междоузлий расположенных

Таблица 3

Длина побегов и число метамеров в почках и побегах *Alnus incana*

Структурная единица	n	Показатель	$M \pm m$	Lim
Почка	18	Число метамеров	6,61±0,25	5–9
Вегетативный побег	19	Длина, мм	80,58±14,8	6–247
		Число метамеров	8,11±0,63	4–13
Генеративный побег с осью соцветия	12	Длина, мм	205,83±14,8	142–310
		Число метамеров	13,25±0,35	12–15
Ось соцветия в генеративном побеге	12	Длина, мм	74,67±5,01	50–103
		Число метамеров	5,58±0,15	5–6

П р и м е ч а н и е. n , $M \pm m$, Lim означают то же, что и в табл. 1.

выше метамеров. У ольхи силлептически ветвиться могут и вегетативные побеги, у которых описано даже два порядка силлептических боковых побегов [21].

Сравнение числа метамеров в побегах и почках, из которых выросли побеги, показало, что метамеров в почках меньше, чем в побегах (см. табл. 3). Это свидетельствует, что во время видимого роста побега в его апикальной меристеме закладываются зачатки новых метамеров, которые сразу же переходят к видимому росту, т.е. происходит неоформация метамеров. Наряду с вегетативными метамерами происходит неоформация метамеров, образующих верхушечное соцветие.

Генеративные побеги ольхи с верхушечным соцветием всегда гораздо длиннее вегетативных побегов и состоят из большего числа метамеров (см. табл. 3).

Зачатки соцветий в верхушках растущих побегов ольхи можно обнаружить под бинокулярной лупой уже в первых числах июля. Рост их продолжается в течение лета и в начале октября на верхушках генеративных побегов можно видеть разветвленное верхушечное соцветие с зачатками мужских и женских сережек, длина которых достигает 3 см. Развертывание и цветение этих сережек происходят только на следующий год весной. Одни из генеративных побегов завершаются системой мужских сережек, ниже которых располагаются боковые оси с женскими сережками. На других генеративных побегах развивается система только с женскими сережками. И в том, и в другом случае боковые оси формируются силлептически.

У *Corylus avellana*, как и у *Alnus incana*, не наблюдается дифференцировки побегов на удлиненные и укороченные, хотя длина элементарных побегов орешника сильно варьирует. Мы обнаружили у орешника элементарные побеги длиной в 2 мм и 401 мм. Особенно длинными вырастают вегетативные побеги. Генеративные побеги у орешника в отличие от ольхи всегда значительно короче вегетативных. Особенно короткими бывают побеги с мужскими соцветиями. Однако число метамеров, расположенных ниже соцветия, у них лишь немного меньше, чем у вегетативных побегов (табл. 4).

Перед окончанием роста вегетативных побегов их верхушки abortируются, поэтому никоянившихся вегетативных верхушечных почек у орешника не образуется. Если на верхушке побега формируется зачаток соцветия, то верхушка побега не abortируется. Нарастание оси побега на следующий год как у вегетативных, так и генеративных побегов происходит симподиально.

Таблица 4

Длина и число метамеров у элементарных побегов *Corylus avellana*

Тип побега	n	Длина, мм		Число метамеров	
		$M \pm m$	Lim	$M \pm m$	Lim
Вегетативный	50	59,7 \pm 7,9	2–222	7,62 \pm 0,24	4–11
Генеративный с мужской сережкой	23	16,9 \pm 1,6	8–34	6,13 \pm 0,33	4–10

П р и м е ч а н и е. n , $M \pm m$, Lim означают то же, что и в табл. 1.

Таблица 5

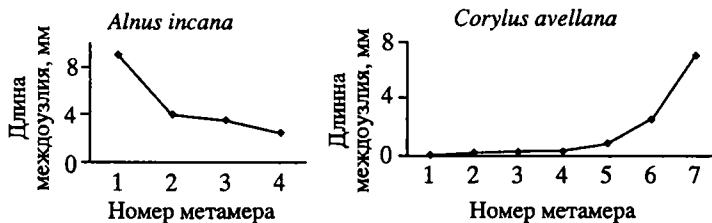
Число метамеров в почках и побегах *Corylus avellana*

Структурная единица	n	$M \pm m$	Lim
Почка	24	9,21 \pm 0,28	6–12
Побег	24	7,96 \pm 0,47	4–13

П р и м е ч а н и е. n , $M \pm m$, Lim означают то же, что и в табл. 1.

Сравнение числа метамеров у закончивших рост вегетативных побегов орешника и у зрелых зимующих почек, из которых вырастают эти побеги (табл. 5), показало, что метамеров в почках немного больше, чем в побегах. Однако если учесть, что при абортации верхушки побег теряет не менее 3 метамеров, то в почке, из которой вырастает побег, оказывается меньше зачатков метамеров, чем всех метамеров в побеге, включая абортированные. Следовательно, у орешника тоже наблюдается неоформация метамеров во время роста побегов.

Раздельнополые цветки орешника, как и у березы и ольхи, собраны в раздельнополые соцветия на верхушках побегов. Мужские и женские соцветия орешника формируются на разных побегах, развивающихся из разных пазушных почек одного материнского побега. Динамика развития этих пазушных почек с зачатками соцветий разного пола сильно различается. Пазушные почки с зачатками мужских соцветий распускаются в том же вегетационном сезоне, в котором вырос их материнский побег. Только происходит это не во время его роста, а немного позже, во второй половине лета. Структура боковых побегов, выросших из этих пазушных почек, свидетельствует, что это побеги пролептические, а не силлептические, так как гипоподии у них очень короткие и в основании побегов имеется почечное кольцо. Этим они отличаются от силлептических боковых побегов в верхушечном соцветии ольхи, у которых гипоподии длинные и нет почечного кольца в основании побега (см. рисунок). Такая структура побегов свидетельствует, что у орешника почка перед ее прорастанием в побег пережила некоторый период торможения роста, во время которого в ней развивались редуцированные метамеры, из которых и сформировалось почечное кольцо. У ольхи боковые веточки соцветия не имели такого периода тормо-



Структура боковых побегов с мужскими соцветиями

У *Corylus avellana* метамеры с 1 по 4 образуют почечное кольцо

жения роста, их рост сразу был интенсивным. Это и обусловило образование у них длинных гипоподиев и отсутствие почечного кольца.

Рост пролептических боковых побегов с мужскими сережками продолжается у орешника до осени. Осенью длина побегов достигает 10–40 мм. На верхушках их находится от 1 до 3 сережек, длина которых достигает 10–15 мм. Все листья побегов с мужскими сережками чешуевидные, зеленых листьев на них не образуется. Но в пазухе чешуевидного листа, расположенного под метамерами с соцветиями, обычно формируется крупная пазушная почка, в которой закладываются зачатки нормальных листьев с пластинками, а в некоторых почках еще и зачаток женского соцветия.

Распускание пазушных почек, из которых у орешника развиваются побеги с женскими соцветиями, происходит только на следующий год весной, т.е. значительно позже почек, из которых развиваются побеги с мужскими соцветиями.

Цветение орешника происходит весной перед разворачиванием листьев. В этот период у почек с женскими соцветиями раздвигаются почечные чешуи и наружу выдвигаются красные рыльца цветков, на которые попадает пыльца, высыпаящаяся из распустившихся мужских соцветий. После цветения метамеры с отцветшими мужскими соцветиями опадают, а из пазушной почки с зачатками листьев, расположенной на неопавшем метамере, вырастает новый побег с зелеными листьями. Рост побегов из почек с женскими соцветиями происходит только после цветения. На них в отличие от побегов с мужскими соцветиями развиваются зеленые листья с пластинками, которые обеспечивают пластическим материалом развитие и рост плодов на верхушке побега.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Сравнение вегетативных и генеративных побегов, проведенное у исследованных видов, обнаружило как сходство, так и различие в их структуре и динамике развития. Сходство проявляется в том, что у тех и других в динамике их развития имеет место как преформация зачатков метамеров в почке перед ее распусканием, так и неоформация зачатков новых метамеров во время внепочечного роста побега. По этому признаку выявились различия между генеративными побегами с соцветиями разного пола. У *Betula pendula* и *Corylus avellana* генеративным побегам с мужскими соцветиями свойственна неоформация, а генеративным побегам с женскими соцветиями – преформация. У *Alnus incana* генеративные побеги как с женскими, так и с мужскими сережками развиваются путем неоформации.

Различия в развитии вегетативных и генеративных побегов заключаются прежде всего в сильном торможении у генеративных побегов формирования и

роста листьев. Особенно сильное торможение развития листовых пластинок наблюдается у генеративных побегов, развивающихся путем неоформации, – в зоне верхушечного соцветия *Alnus incana* и у побегов с мужскими соцветиями у *Corylus avellana*. Неоформация у этих побегов обеспечивает их раннее формирование и рост в год, предшествующий цветению.

Таким образом, проведенное сравнение структуры и динамики развития вегетативных и генеративных побегов позволяет заключить, что развитие этих побегов осуществляется по разным программам.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант Т 330-7).

ЛИТЕРАТУРА

1. Костина М.В. Взаимное расположение и ритм развития мужских и женских сережек у представителей семейства *Betulaceae* // Бюл. Гл. ботан. сада. 2001. Вып. 182. С. 97–112.
2. Kikuzawa K. Leaf survival and evolution in *Betulaceae* // Ann. Bot. 1982. Vol. 50, N 3. P. 345–353.
3. Костина М.В. Строение и положение первых филломов на главной и боковой осях у представителей семейств *Betulaceae* и *Salicaceae* // Бюл. Гл. ботан. сада. 2003. Вып. 182. С. 97–112.
4. Серебряков И.Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М.: Сов. наука, 1952. 391 с.
5. Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. М.: Высш. шк., 1962. 378 с.
6. Артюшенко З.Т., Соколов С.Я. Формирование почек и развитие годичных побегов у некоторых древесных и кустарниковых пород. 1 // Тр. БИН АН СССР. Сер. 6. 1955. Вып. 4. С. 139–156.
7. Maillette L. Structural dynamics of silver birch // J. Appl. Ecol. 1982. Vol. 19, N 2. P. 203–238.
8. Михалевская О.Б., Костина В.Б. Структура, развитие и силлептическое ветвление вегетативных побегов *Betula pendula* Roth. // Бюл. Гл. ботан. сада. 1997. Вып. 174. С. 73–79.
9. Macdonald A.D., Mothersill D.H. Shoot development in *Betula papyrifera*. 1. Short-shoot organogenesis // Canad. J. Bot. 1983. Vol. 61, N 12. P. 3049–3065.
10. Macdonald A.D., Mothersill D.H., Caesar J.C. Shoot development in *Betula papyrifera*. 3. Long-shoot organogenesis // Ibid. 1984. Vol. 62, N 3. P. 437–445.
11. Kauppi A., Rinne P., Ferm A. Initiation, structure and sprouting of dormant buds in *Betula pubescens* // Flora. 1987. Bd. 179, H. 1. S. 55–83.
12. Critchfield W.B. Leaf dimorphism in *Populus trichocarpa* // Amer. J. Bot. 1960. Vol. 47, N 8. P. 699–711.
13. Halle F., Oldeman R.A.A., Tomlinson P.B. Tropical trees and forests: An architectural analysis. B.; Heidelberg; N.Y.: Springer, 1978. 441 p.
14. Крамер П.Д., Козловский Т.Т. Физиология древесных растений. М.: Лесн. пром-сть, 1983. 463 с.
15. Михалевская О.Б. Морфогенез побегов древесных растений: Этапы морфогенеза и их регуляция. М., 2002. 66 с.
16. Kozlowski T.T. Growth and development of trees. Vol. 1. N.Y.; L., 1971. 443 p.
17. Spath H.L. Der Johannistrieb. B., 1912. 91 S.
18. Грудзинская И.А. Летнее побегообразование у древесных растений и его классификация // Ботан. журн. 1960. Т. 45, № 7. С. 968–978.
19. Tomlinson P.B., Gill A.M. Growth habits of tropical trees: Some guiding principles // Tropical forest ecosystems in Africa and South America: A comparative review. 1973. P. 129–143.
20. Михалевская О.Б. Структура и развитие боковых силлептических побегов у древесных растений и представление об элементарном побеге // Актуальные вопросы экологической морфологии растений. М.: Прометей, 1995. С. 70–76.
21. Соколов С.Я. Рост и развитие разветвленного годичного побега у серой ольхи // Ботан. журн. 1963. Т. 48, № 12. С. 1776–1787.

Mikhalevskaya O.B., Kostina M.V., Skalepova L.V. Structure and development dynamics of innovation and fertile shoots in some species of the family Betulaceae

The study revealed both similarity and difference. The similarity manifests itself in pre-formation of metamere primordia inside bud before bud bursting and in neo-formation of new metamere primordia in dynamics of innovation and fertile shoot development. The fertile shoots with male inflorescences in *Betula pendula* and in *Corylus avellana* are characterized by neo-formation, with female inflorescences – by pre-formation. The differences between innovation and fertile shoots manifest themselves in heavy delay of fertile shoot development and leaf growth.

УДК 581.4:623.2

БИОМОРФОЛОГИЧЕСКИЕ АДАПТАЦИИ ИВЫ (*SALIX*) К ЭКСТРЕМАЛЬНЫМ УСЛОВИЯМ ЮЖНОГО УРАЛА И ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

И.А. Гетманец

Представители рода *Salix* L., насчитывающего около 120 видов [1, 2], распространены по всей территории России и сопредельных государств. В этом обширном роде видовое разнообразие увеличивается к северо-востоку России. В пределах этой территории находится один из центров разнообразия и адаптивной радиации этого рода [3].

Ивы играют важную роль в растительном покрове в качестве доминантов и эдификаторов сообществ. Они распространены по речным долинам, лесным и безлесным поймам, по наледным пустошам и болотам, на альпийских плато, склонах и подножьях гор. Их жизненные формы весьма различны: деревья, высокие и низкие кустарники, кустарнички, подушки и даже травы. Редукция кустарничковой биоморфы зашла так глубоко, что часто ивы Арктики причисляют к травянистым видам, о чем говорит и само название *Salix herbacea* L. [4]. В этом же направлении от древесных растений к травянистым прослеживаются тенденции биоморфологической эволюции этого рода [5].

Ивы имеют и большое практическое значение. Их используют в целях мелиорации, как строительный материал для разнообразных поделок и плетеных изделий, как источник танидов и лекарственных веществ, как корм для оленей [6]. Прочность, устойчивость, гибкость древесины, способность к быстрому отрастанию побеговых систем, вегетативная подвижность, активное рассеивание семян и их быстрое прорастание без периода покоя – вот те неполные особенности, способствующие устойчивости ив в природных местообитаниях.

Широкое распространение и разнообразная гамма жизненных форм ивы – это результат высокой пластичности к факторам среды (освещение, затопление, степень аэрации, сухость субстрата). Ивы могут служить четкой моделью биоморфологических адаптаций к определенным экологическим условиям – указывая на тот или иной лидирующий фактор среды обитания.

Нами избрано более 10 видов ивы, особенности биоморф которых служат моделью определенной экологической группы растений. В своем исследовании мы касаемся только некоторых экологических групп, связанных с обитаниями ивы.

Материал был собран экспедиционным и стационарным методами в пределах лесной, лесостепной и степной зон умеренного пояса Южного Урала, Зауралья и Западной Сибири.

В качестве сравнительного привлекали материал из Магаданской области (Охотоморье – на юге; Восточная Чукотка – на севере), предоставленный М.Т. Мазуренко.

Жизненные формы ивы описываются в соответствии с терминологией и методикой, предложенной М.Т. Мазуренко и А.П. Хохряковым [7]. Детали строения жизненной формы приводятся для взрослых растений во втором периоде онтогенеза – равновесия роста и отмирания скелетных осей.

Материал распределен соответственно экологической группе с указанием главного экстремального фактора среды.

Ксерофиты. *S. xerophyla* Floderus (ива сухолюбивая). Жизненная форма описывается из поймы р. Хасын: разреженные заросли кустарников в окрестностях пос. Сплавная Магаданской области.

Ива сухолюбивая – крупный кустарник или одноствольное дерево, высотой 4–6 м, с ажурной кроной (рис. 1). На сухих песчаных надпойменных террасах ива сухолюбивая приспособилась к периодической сухости в жаркие периоды лета. Особи произрастают на достаточно большом расстоянии друг от друга, до 5–10 м. Листья серо-сизые, мягкие, опушенные и теплые на ощупь. Ажурные кроны образованы дуговидно изогнутыми ветвями. Рядом со средневозрастными и старыми растениями много молодых, разновозрастных. Поэтому достаточно легко проследить весь онтогенетический ряд возрастных перестроек.

Модель 1. Крупный геоксилный кустарник высотой до 4 м. Его основание погружено в береговой песок, заросший зелеными мхами и брусничкой. Надземная часть представлена пятью ортотропными стволиками толщиной до 1,5 см. Базальная часть стволиков на высоте до 2 м лишена боковых побегов, и лишь при основании некоторых находятся полукруглые сферобласты, величиной 3 × 3 см. Подземная сфера представлена ксилоподием толщиной до 40–50 см в диаметре, от которого радиально отходят мощные горизонтальные корни. Главный корень до 1 м длиной достигает подрусловых вод.

Модель 2. Одноствольное дерево. Толщина ствола в основании до 10 см. Крона располагается на высоте 1,5 м от поверхности субстрата и представлена раскинутыми в разные стороны дуговидными ветвями. Кронаобразование осуществляется следующим образом. Весной в верхней части побега предыдущего года разворачиваются одна или две верхние боковые почки, из которых в июне формируются соответственно один или два побега ветвления (ПВ). Верхний побег может достигать длины 50 см, но чаще он более короткий. Второй побег ветвления по размерам значительно уступает верхнему. В средней части побега предыдущего года образуются генеративные побеги ветвления розеточного типа. В то же время из спящих почек базальной части системы побега ветвления II–V порядков формируются побеги дополнения. (ПД). Они заполняют середину редкой кроны. Замещающий побег дуговидно изгибается до середины. Периферийная его часть до места сгиба отмирает, после чего остается отмерший пенек не более 3 см. Верхняя часть побегов раз за разом отмирает. Побеги замещаются новыми, вследствие чего крона приобретает “колючий” вид.

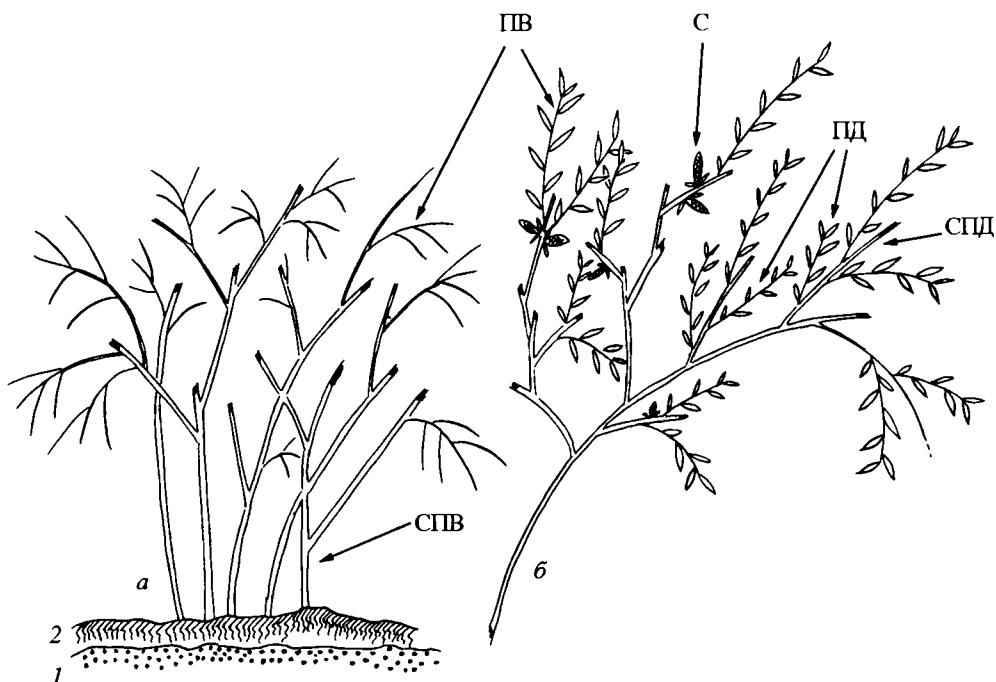


Рис. 1. Схема строения биоморфы ивы сухлюбивой:

а — аэроксильный кустарник, б — отдельная ветвь, 1 — береговой песок, 2 — моховой покров, СПД — система побега дополнения, СПФ — система побега формирования, ПД — побег дополнения, ПВ — побег ветвления (нарастания), ПФ — побег формирования; С — соцветие

По мере нарастания не только годичный ПВ, но и его система, включая систему побега дополнения (СПД), саблевидно изгибается. Изломы, отмершие части, их следы зарастают перидермой, и составная ветвь, как и ствол, со временем выглядят единым целым.

Частая смена генераций побегов — это характерная адаптивная реакция на недостаток влаги в воздухе и почве.

Высокий аэроксильный кустарник и одноствольное дерево биоморфологически можно характеризовать как жизненную форму полудерева по терминологии В.Н. Высоцкого [8]. Казалось бы, такая жизненная форма (ЖФ) совершенно не типична для холодного климата Охотоморья и Верхней Колымы. Однако периоды сухости между паводками, обитание на песках вызывают сильное отмирание верхних частей побегов, компенсирующееся активным возобновлением из спящих почек.

Флювиофиты. Растения пойм, связанные с паводками [9], — ива трехтычинковая (*S. triandra* L.); ива русская (*S. rossica* Nas.); ива корзиночная (*S. viminalis* L.). Жизненные формы описываются из пойм рек Миасс, Юрюзань, Ай, Уй Челябинской области (Южный Урал); р. Тобол Притобольного района Курганской области (Зауралье) и р. Подборная Тюменской области (Западная Сибирь). Широко распространенные по всему Южному Уралу и прилегающим территориям пойменные ивы образуют густые заросли у кромки воды. Их жизненные формы однотипны (рис. 2). Сравнительно высокие, 5–8 м, кусты сомкнуты между собой. Тонкие, не более 5 см толщиной, стволы (системы побегов форми-

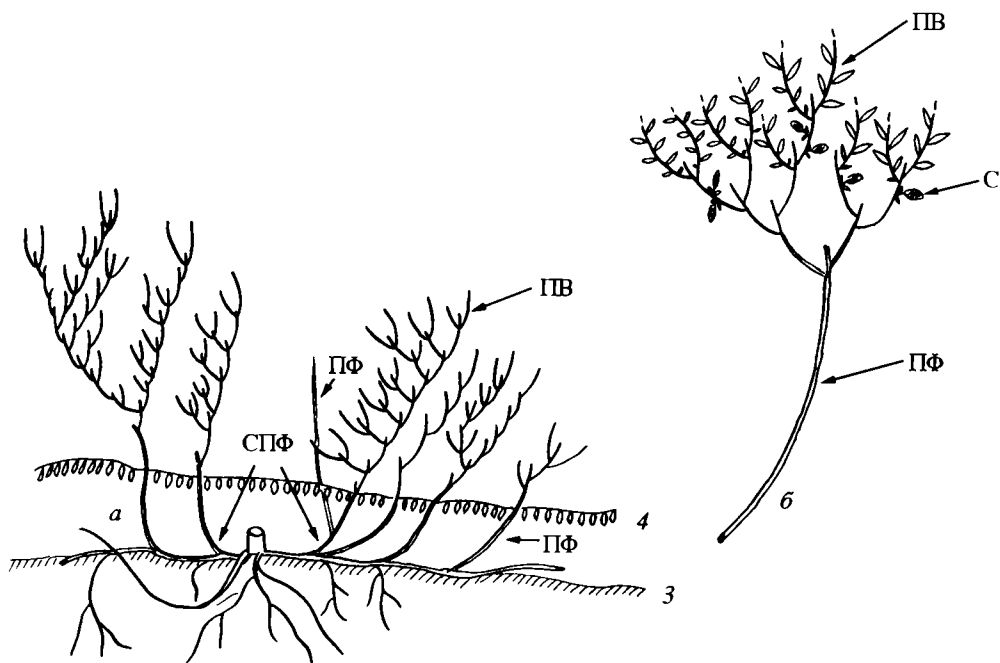


Рис. 2. Схема строения биоморфы ивы русской

а — геоксилый кустарник, б — отдельная ветвь, 3 — граница твердого грунта, 4 — граница воды. Ост. усл. обозн. см. рис. 1

рования — СПФ) имеют вид высоких «хлыстов» с редкой кроной. При раскапывании оказалось, что основания материнских стволиков стелются в приповерхностном слое почвы. Их диаметр достигает 6–8 см. Под землей от них отходят 2–3 побега формирования, базальные части которых тоже прикрыты песчаным субстратом. При выходе на поверхность почвы побеги формирования саблевидно изгибаются, растут ортотропно и на них регулярно отрастают побеги ветвления V–VII порядков. На основании материнского стволика и ПФ близ поверхности почвы, в хорошо прогреваемом и аэрированном слое, обильно развиваются толстые, до 2–3 см, придаточные корни. Они направлены в противоположные друг другу стороны таким образом, что куст оказывается как бы на растяжках. Это поддерживает и укрепляет его.

В столь специфических условиях произрастания *S. viminalis*, *S. rossica*, *S. triandra* нами отмечено обильное семенное возобновление. В конце июня ветер разносит семена, скапливающиеся в рытвинах влажного песчано-илистого субстрата, часто возле речного приплекса. Семена быстро прорастают на сыром песке. Ивовая «рассада» выходит густыми щетками, но многие сеянцы погибают в последующие годы. Двух-, трех-, пятилетние сеянцы подвергаются сильному влиянию тока весенних вод и частично засыпаются песком, который приносит половодье. Развитие верхних боковых почек у таких особей начинается в толще песка. При прорастании через слой песка на главном побеге развиваются этиолированные листья, междоузлия сильно вытягиваются. Эти побеги имеют беловато-розовый цвет и напоминают однолетние ксилоризомы. У сеянцев полегает и покрывается песком основание материнского побега, а большая часть его

оказывается над субстратом. В делювиальной – покрытой слоем песка – части главного побега остается несколько боковых почек. В следующем году под влиянием весенних вод продолжает лежать и засыпаться песком базальная часть материнского побега. На ней разворачиваются спящие почки. Над поверхностью земли оказываются крепкие и сильные побеги формирования. Таким образом начинается образование кустовидной формы роста *S. viminalis*, *S. rossica*, *S. triandra*. Для сеянцев пойменных ив характерно раннее ветвление главной оси и образование нескольких СПФ. При дальнейшем развитии базальные части побегов несколько полегают по направлению течения воды. Песок и ил застревают в густой щетке прутьевидных побегов. Основания ПФ в этом субстрате укореняются. Таким путем идет накопление питательного субстрата, а на нем продолжается быстрое дальнейшее развитие пойменных ив за счет обильной поросли. Именно скорость отрастания побегов формирования и регенерационных побегов обеспечивает им выживание в условиях частых паводков. Под напором водной стихии гибкие ивовые побеги не ломаются, а живут под водой. Гибкость побегов, густое расположение тонких стволиков создают эффект сети, в которую попадает не только ветошь и ил, но и крупные частицы наносов – аллювий. Заросли ив замедляют бурный паводковый поток, препятствуют размыву берегов, таким образом, пойменные ивы – типичные флювиофиты.

Гигрофиты. Растения, обитающие в условиях повышенной влажности почвы и воздуха, по берегам водоемов, на мелководьях и болотах. Своеобразные условия существования на болоте (избыток влаги и наличие торфа с определенной глубиной его залегания) вызывают появление на нем не менее своеобразной как по видовому составу, так и по экологическим особенностям растительности.

Существует группа видов ивы: *S. myrtilloides* L., *S. rosmarinifolia* L., *S. triandra* L., *S. lapponium* L., *S. cinerea* L., *S. myrsinifolia* Salisb и др., связанная своими местообитаниями с болотистым субстратом, покрытием сфагновыми мхами. Эту группу можно отнести к сфагнофилам [10].

На сфагне поселяются многие виды ив, например на северо-востоке Азии *S. krylorii* E. Wolf, *S. pulchra* Chat., *S. reticulata* L., на европейском севере *S. lapponica* L., *S. reptans* Rupr, *S. helvetica* Vill.

Некоторые виды ивы с Южного Урала связаны со сфагновыми покровами: *S. lapponium*, *S. myrtilloides*, *S. cinerea*. Сфагнофилы четко специализированы на бедные в минеральном отношении субстраты, выносят постоянное насыщение почвы водой до самой поверхности. Они выработали определенные структурные приспособления, связанные с адаптацией к жизни в своеобразных условиях стоячей холодной воды болот.

Изучение биоморф сфагнофилов нами проведено на территории болот, расположенных в Южном лесничестве Ильменского государственного заповедника в Челябинской области, а также в Среднеканском районе Магаданской области.

Ивы сфагновых болот представляют собой невысокие кустарники до 1 м высотой, с 2–4 скелетными осями, имеющими этажное строение (рис. 3). Скелетные оси вертикально уходят в сфагновую подушку, погружаются в нее до глубины 43–45 см и укореняются.

У выхода скелетных осей на дневную поверхность активно образуются побеги формирования (дочерние стволики), замещающие материнские скелетные оси, которые закончили развитие (основной цикл). Побег формирования достигает 30–40 см. В первый год он прутьевидный, по всему стеблю несет листья, самые крупные из которых находятся в средней части побега. На второй год верх-

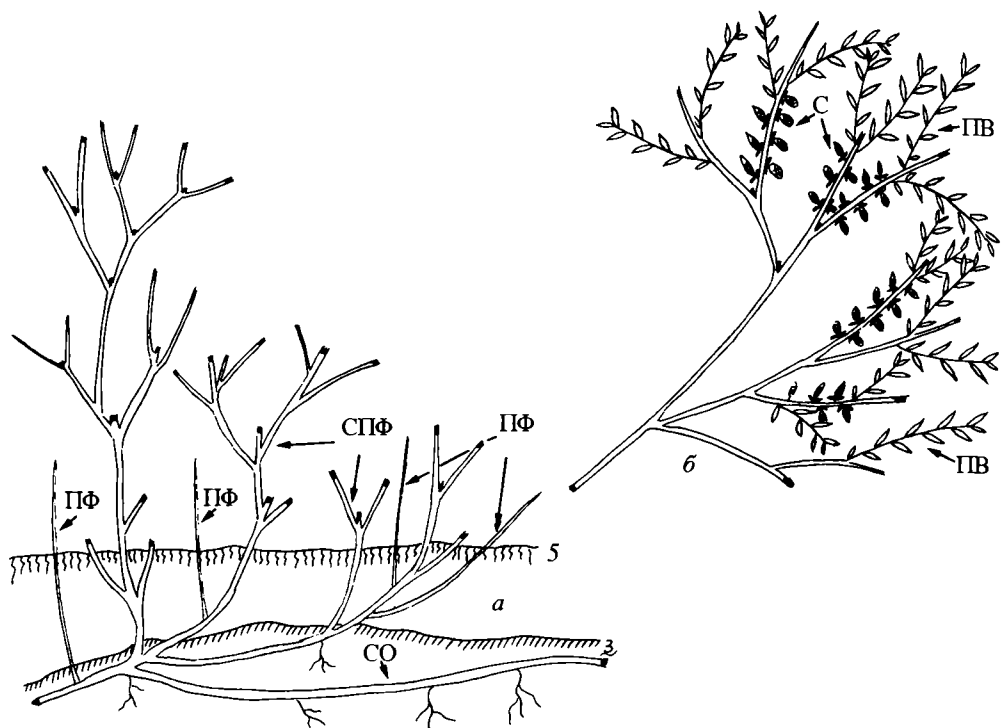


Рис. 3. Схема строения биоморфы ивы черничной

а — геосильный кустарник, *б* — отдельная ветвь ветвления (нарастания), *СО* — скелетная ось, *З* — граница твердого грунта, *5* — моховой покров. Ост. усл. обозн. см. рис. 1

няя часть побега отмирает на 5–6 см, а две верхние пазушные почки производят вегетативные побеги нарастания 10–12 см длиной. Они, как и ПФ, прутьевидные, несут листья по всей своей длине, но их размеры уступают побегу формирования. Исследование биоморф сфагнофилов показало, что кронаобразная часть кустарников представлена побегами нарастания V–VII порядков. На побегах нарастания, предшествующих последнему годичному приросту, расположены генеративные побеги. Генеративные побеги обычно полуспециализированные; несут сережки 3–4 см длиной и два мелких листа. После плодоношения, в конце вегетации, генеративные побеги полностью отмирают, оголяя весь побег предыдущего года. Вся стеблевая часть побега нарастания полностью занята сережками, т.е. реализуются почти все почки, и только его основание несет спящие почки. Достаточно редко из этих почек развиваются побеги ветвления 5–7 см длиной, вегетативные и эфемерные.

Дальнейшее развитие системы побега формирования идет за счет акросимподиального нарастания верхних побегов нарастания. Их верхушка отмирает, а из двух верхних боковых пазушных почек вырастают побеги нарастания следующего порядка. Генеративные побеги образуются в большом количестве. В базальной части побега нарастания формируются побеги ветвления до 10–15 см длиной, как правило, эфемерные. Основной цикл развития системы побега формирования сокращается до 5–7 лет. На смену отмирающей системе побега формирования на границе выхода скелетной оси из сфагновой подушки возникает

побег формирования следующего порядка из спящей почки и начинается образование СПФ. Зона кущения перемещается, так как скелетные оси погружаются в сфагн, укореняются. Погруженная часть уходит вертикально в моховую подушку на глубину 30–40 см. В основании скелетные оси подгнивают. В данном случае наблюдается вертикальное погружение скелетных осей в грунт, подобно багульнику [11].

Самоподдержание вегетативно-подвижных кустов ив-сфагнофилов происходит за счет активного придаточного корнеобразования. И в то же время морфогенезы ив сфагновых болот характеризуются быстрыми сменами скелетных осей за счет четко выраженного кущения. Основной цикл развития проходит в короткие сроки. Почки на побегах реализуются максимально. На смену отмирающим побегам ежегодно приходят молодые. При этом чем больше побегов отмирает, тем большее число приходит им на смену. Следовательно, в специфических условиях сфагновых болот мы наблюдаем сокращение циклов развития побегов и их систем. Налицо, таким образом, интенсификация процессов смен побеговых систем в экстремальных условиях, типичная для многих растений северо-востока России [12].

Молодых растений, проростков в этих местообитаниях нами не было обнаружено. На сфагновом болоте мы встретили только взрослые особи. Следовательно, самоподдержание популяций сфагнофилов происходит за счет клонообразования – укоренения различного рода побегов. Вегетативная подвижность ивы – важная форма биоморфологических адаптаций растений к экстремальным условиям [13]. Ивы ярко демонстрируют эту тенденцию.

ВЫВОДЫ

Экологические группы ивы отражают реакцию на экстремальный фактор среды. Чем выраженнее этот фактор – тем активнее растение приспосабливается к нему. Адаптации могут быть настолько глубокими, что видоизменяют биоморфу растений.

С юга на север и от низин к высокогорьям последовательное сокращение размеров биоморф ивы – от высоких кустарников к низким, с саблевидным изгибом стволов у основания. Небольшая высота кустов, переход к простратности обусловлен изменением направления роста (саблевидным изгибанием) базальных частей стволиков.

Приспособления, связанные с погружением в моховые подушки, сопровождаются резким сокращением размеров растений, быстрой сменой скелетных осей и активным придаточным корнеобразованием.

Прибрежные ивы – высокие кустарники – приспособились к постоянно в течение лета, возникающим паводкам. Они, уподобляясь сетям, улавливают ил и ветошь и создают свою среду обитания.

Частая смена генераций побегов, сильное отмирание верхних частей побегов, компенсирующееся активным возобновлением спящих почек – характерная адаптивная реакция ксерофитов на условия недостатка влаги в воздухе и почве.

Таким образом, наши наблюдения в пределах рода ива позволили отметить множество вариантов адаптивной радиации, которая позволила освоить широкий спектр разнообразных суровых возможностей, появившихся в процессе эволюции в геологическом прошлом.

1. Скворцов А.К. Ивы СССР. М.: Наука, 1968. 264 с.
2. Skvortsov A.K. Willow of Russia and adjacent countries // Biology. 1999. N 39. 305 s.
3. Хохряков А.П. Ивы подсемейства Sempervirentes секции Myrtosalix на северо-востоке Азии // Новости систематики высш. растений. 1979. Т. 15. С. 93–97.
4. Дервиз-Соколова Т.Г. Жизненные формы ив северо-востока СССР // Ботан. журн. 1982. Т. 67, № 7. С. 975–982.
5. Гатицкая Л.Е., Дервиз-Соколова Т.Г., Иванова И.В., Шафранова Л.И. Пути перехода от кустарников к травам в некоторых таксонах покрытосеменных // Четвертое Моск. совещ. по филогении растений. М.: Изд-во МГУ, 1971. С. 6.
6. Неверова Л.А. Геоботаническая характеристика ивняков северного Прикаспия в связи с танидностью и биологическими особенностями основных ценозообразователей: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1970. 34 с.
7. Мазуренко М.Т., Хохряков А.П. Структура и морфогенез кустарников. М.: Наука, 1977. 160 с.
8. Высоцкий Г.Н. Ергеня // Тр. Бюро по прикл. ботанике. 1927. Т. 58. Вып. 8. С. 10–11.
9. Мазуренко М.Т. Аллювиефилы – новая экологическая группа растений // Тр. VI Междунар. конф. по морфологии растений памяти И.Г. и Т.И. Серебряковых. М., 1999.
10. Мазуренко М.Т., Хохряков А.П. О бриофилии растений Арктики и Субарктики // Жизненные формы в морфологии и систематике растений. М., 1986. С. 127–130.
11. Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. М.: Высш. шк., 1962. 378 с.
12. Мазуренко М.Т. Биоморфологические адаптации растений Крайнего Севера. М.: Наука, 1986. 196 с.
13. Тихомиров Б.А. Очерки по биологии растений Арктики. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. 154 с.

Челябинский государственный педагогический университет

Поступила в редакцию
10.11.2004 г.

SUMMARY

Getmanets I.A. Biomorphological adaptations of willow (Salix) to the extreme conditions in the South Urals and West Siberia

The different ecological groups of willow (xerophytes, hydrophytes, fluviophytes) were studied. The willow species, growing on stream banks, were found out to be adapted to high water level. These plants catch silt and tatters and create a habit. The adaptations, conditioned by immersion into moss pillows, are accompanied by sharp reduction in plant size, fast change of skeletal axes and active formation of adventitious roots. The genus willow is a good example of plant plasticity. There is a set of variants of adaptive radiation within the genus and it promotes survival of various willow species under difficult environments.

УДК 581.135

ЛАТЕКС И ПРОТЕАЗЫ У РАСТЕНИЙ

Б.Н. Головкин

Знание закономерностей локализации биологически активных веществ в растениях имеет большое практическое значение прежде всего для медицинских целей. Нет нужды доказывать существование различия в терапевтической значимости цветков перед листьями у одних растений, корневищ перед стеблями – у других, семян перед корнями – у третьих и т.д. Далеко не всегда такое эмпирически найденное различие подкрепляется данными о специфической концентрации действующих веществ в соответствующем органе. Несколько лучше обстоит дело не с органами, а с экскретами растений, например с бальзамами, камедями и смолами, в составе и соответственно в лечебном действии которых наблюдаются достаточно четко выраженные закономерности.

Детальный анализ латексоносных растений позволяет говорить о возможности использования признака “наличие латекса” для прогнозирования применения таких растений в качестве источника протеолитических ферментов. Какие косвенные индикаторные признаки наличия протеаз (своего рода “плёвые железки”, по выражению И.П. Павлова, или, иначе, “лакмусовые бумажки”) можно использовать для поиска у растений, используемых в народной медицине, учитывая то, что слово “фермент”, естественно, было незнакомо народным лекарям? Таких признаков, по нашему мнению, может быть несколько. Перспективными в этом отношении могут быть растения, млечный “сок” (латекс) которых используется для сведения бородавок, для створаживания молока, для борьбы с глистами, при помутнении роговицы глаз.

На высокую способность тиоловых протеиназ створаживать молоко (например, папаина и химопапаина в латексе *Carica papaya*) указывает В.В. Мосолов [1]. Он же говорит о способности их растворять кишечных гельминтов (фицин, в частности, уничтожает яйца аскарид), которые устойчивы к ферментам желудочно-кишечного тракта. Таким специфическим действием обладает только эта группа протеиназ. Использование протеиназ в лечении глазных болезней, видимо, основано на снятии помутнения роговицы при лечении альбуго.

Весьма специфичный признак наличия протеаз заключается в способности латекса размягчать десны, способствуя тем самым удалению больных зубов, и использование латекса для удаления волос (эпиляции).

Латекс большинства растений вызывает контактный дерматит [2], реже он совершенно безвреден. Это относится к растениям различных семейств: *Isotoma*

Таблица 1

Косвенные признаки наличия протеаз в латексе разных таксонов

Семейство, вид	Признак наличия протеаз	Источник	Семейство, вид	Признак наличия протеаз	Источник
Euphorbiaceae	Бородавki	7	<i>E. waldsteinii</i>	То же	7
<i>Euphorbia alpina</i>	мозоли		<i>Jatropha curcas</i>	Бородавki	9
<i>E. amygdaloides</i>	То же	7	<i>J. glandulifera</i>	При помутне- нии роговицы	5
<i>E. anisopetala</i>	Бородавki, мо- золи, эпиляция	7	<i>J. urens</i>	Бородавki	9
<i>E. antiquorum</i>	Бородавki	5,6	<i>Mercurialis</i>	Бородавki,	7
<i>E. chamaesyce</i>	"	7	<i>annua</i>	мозоли	
<i>E. cyparissias</i>	Бородавki,	7	<i>M. perennis</i>	То же	7
	мозоли		Papaveraceae		
<i>E. discolor</i>	То же	7	<i>Chelidonium</i>		7
<i>E. dracunculoides</i>	Бородавki	5	<i>majus</i>		
<i>E. echinus</i>	"	8	<i>Papaver rhoeas</i>	Бородавki	7
<i>E. esula</i>		7	<i>Sanguinaria</i>	Бородавki,	7
<i>E. falcata</i>	Эпиляция	7	<i>canadensis</i>	полипы	
<i>E. ferganensis</i>	"	7	Moraceae		
<i>E. fischeriana</i>	Бородавki,	7	<i>Artocarpus</i>	Очищение ран	5
	мозоли		<i>heterophyllus</i>		
<i>E. helioscopia</i>	Бородавki	6,7	<i>A. lakoosha</i>		5
<i>E. hirta</i>	"	5	<i>Conocephalus</i>	При помутне- нии роговицы	5
<i>E. humifusa</i>		7	<i>suaveolens</i>		
<i>E. jaxaratica</i>	Бородавki,	7	<i>Ficus carica</i>	Бородавki	9
	мозоли		Solanaceae		
<i>E. lamprocarpa</i>	Эпиляция	6,7	<i>Solanum</i>	Коагуляция	10
<i>E. lathyris</i>	Бородавki,	6,7	<i>giganteum</i>	молока	
	мозоли		Cucurbitaceae		
<i>E. lucida</i>	Бородавki	7	<i>Acanthosicyos</i>	То же	10
<i>E. macroceras</i>	Бородавki,	7	<i>horrida</i>		
	мозоли		Onagraceae		
<i>E. maculata</i>	То же	7	<i>Epilobium</i>	Бородавki	10
<i>E. neriifolia</i>	Бородавki	5	<i>hirsutum</i>		
<i>E. palustris</i>	Бородавki,	7	Caricaceae	Удаление	5
	мозоли		<i>Carica papaya</i>	шрамов	
<i>E. paralias</i>	То же	7	Asclepiadaceae		
<i>E. peplis</i>	"	7	<i>Pergularia</i>	Эпиляция	8
<i>E. pilosa</i>	Бородавki	7	<i>tomentosa</i>		
<i>E. pontica</i>	Веснушки	7	Apocynaceae		
<i>E. sarawachanica</i>	Эпиляция	7	<i>Rauwolfia</i>	При помутне- нии роговицы	5
<i>E. segueriana</i>	Бородавki,	7	<i>serpentina</i>		
	мозоли		Cannabaceae		
<i>E. semivillosa</i>	То же	7	<i>Cannabis sativa</i>	Вермицид	11
<i>E. sewerzowii</i>	Эпиляция	7	Apiaceae		
<i>E. stepposa</i>	Бородавki,	7	<i>Ferula foetida</i>		11
	мозоли				

Таблица 2

Виды, в латексе которых зафиксированы протеолитические ферменты

Семейство, вид	Протеаза	Источник	Семейство, вид	Протеаза	Источник
Euphorbiaceae			Moraceae		
<i>Croton tiglium</i>	Протеаза	12	<i>Ficus carica</i>	Фицин	13
<i>Euphorbia cerifera</i>	Сульфгидриль-ная протеаза	7	<i>F. glabrata</i>		13
<i>E. iberica</i>	Эуфорбаин	7	<i>F. ulmifolia</i>		13
<i>E. lathyris</i>	"	7	<i>Maclura brasiliensis</i>	Моринин, маклюрин	12
<i>E. peplus</i>		7	<i>M. pomifera</i>	Мацин, помиферин	9
<i>E. prostrata</i>		7	Caricaceae	Папаин, химопапаин	1, 14
<i>E. pulcherrima</i>		7	<i>Carica papaya</i>		
<i>Hevea brasiliensis</i>	Коалаза, гевайн	12	<i>Pileus mexicanus</i>	Мексикаин	1
<i>Hura crepitans</i>	Гураин	1	Asclepiadaceae		
Asteraceae			<i>Asclepias mexicana</i>	Асклепаин	1
<i>Taraxacum officinale</i>	Тараксализин	15	<i>A. speciosa</i>		1
<i>Cnicus benedictus</i>	Фермент, коагулирующий молоко	12	<i>A. syriaca</i>		1
			<i>Calotropis gigantea</i>	Калотропаин	1

(*Campanulaceae*), *Plumeria* (*Apocynaceae*), *Madura* (*Moraceae*), *Chelidonium*, *Dicentra*, *Sanguinaria* (*Papaveraceae*), *Calocarpum*, *Manilkara* (*Sapotaceae*) и т.д. Поэтому "лакмусовой бумажкой" на протеазы может также служить указание на способность млечного сока вызывать зуд, раздражение кожи и т.п.

Среди сосудистых растений латекс продуцируют около 12 500 видов 900 родов из 20 семейств, главным образом двудольных, реже однодольных, и 1 род папоротников – *Regnellidium* из семейства *Marsiliaceae* [3, 4].

Термин "латекс" применяется анатомами для обозначения жидкости молочного или желтого цвета (реже бесцветной), содержащей суспензию мелких частиц. Наряду с протеиназами они включают углеводороды терпенового типа, алкалоиды (сем. *Papaveraceae*), комплекс витамина В (*Carica*), кристаллы оксалатов и малатов, зерна крахмала и др.

Присутствие латекса не связано ни с габитусами растения, ни с его местобитанием: он встречается как у ксерофитов, так и гигрофитов. У большинства растений он локализуется в определенных тканях, реже – равномерно распределен по всему растению. Вместилища латекса обычно присутствуют в проводящей ткани, в частности во флоэме, иногда в паренхиме.

Наличие латекса и латексоносных структур в растениях многих семейств, весьма далеких друг от друга систематически, видимо, свидетельствует о неоднократном происхождении латексоносной функции (роль которой для самих растений не всегда ясна) и конвергенции этих структур у различных таксонов. В то же время следует отметить, что термин "латекс" трактуется часто весьма

расширенно. Общему мнению, что это не более, чем отброс – продукт метаболизма, противоречит наличие в латексе разных видов уже на ранних этапах развития вместилищ таких специализированных веществ, как алкалоиды (у маковых), а различие в анатомии и химическом составе говорит о разной метаболической значимости латекса у разных таксонов.

Мы предприняли попытку скрининга латексоносных растений, используя упомянутые выше косвенные признаки наличия протеиназ в латексе и прямые указания на наличие протеиназ в латексе. Полученные результаты сведены в табл. 1 и 2.

Данные таблиц подтверждают наше заключение о латексе как месте наиболее вероятной локализации протеолитических ферментов в растениях и позволяют использовать этот признак для скрининга растений – потенциальных источников протеаз.

ЛИТЕРАТУРА

1. Мосолов В.В. Протеолитические ферменты. М.: Наука, 1971. 414 с.
2. Lewis W.H., Elwin-Lewis M.P.F. Medical botany. N.Y.: Wiley, 1977. 515 p.
3. Metcalf C.R. Distribution of latex in the plant kingdom // Econ. Botany. 1967. Vol. 21, N 2. P. 115–127.
4. Эззу К. Анатомия семенных растений. М.: Мир, 1980. Т. 1/2. 558 с.
5. Chopra R.N., Nayar S.L., Chopra I.C. Glossary of Indian medicinal plants. New Dehli, 1958. 330 p.
6. Duke J.A., Ayensu E.S. Medicinal plants of China. Vol. 1/2. Algonac (Mich.): Reference Publ., 1985. 705 p.
7. Растительные ресурсы СССР. Л. – СПб.: Наука, 1985–1996. Т. 1–8.
8. Boulos L. Medicinal plants of North Africa. Algonac (Mich.): Reference Publ., 1983. 286 p.
9. Вульф Е.В., Малеева О.Ф. Мировые ресурсы полезных растений. Л.: Наука, 1969. 565 с.
10. Watt J.M., Breyer-Brandwijk M.G. The medicinal and poisonous plants of Southern Africa. Edinburgh, 1932. 314 p.
11. Асеева Т.А., Найдкова Ц.А. Пищевые растения в тибетской медицине. Новосибирск: Наука, 1991. 129 с.
12. Wehmer C. Die Pflanzenstoffe. Jena: Fischer, 1929. Bd. 1. 640 S.; 1931. Bd. 2. S. 641–1511.
13. Hegnauer R. Chemotaxonomie der Pflanzen. Bd. 1–7. Basel etc.: Birkhauser, 1962–1986.
14. Валуева Т.А., Костанова Е.А., Мосолов В.В., Головкин Б.Н. Сравнительное изучение протеиназ из плодов и листьев дынного дерева // Прикл. биохимия и микробиология. 1988. Т. 24, вып. 6. С. 796–801.
15. Rudenskaya G.N. et al. Taraxalisin – subtilisin-like protease from dandelion – *Taraxacum officinale* Webb. s.l. roots // Plant Physiol. and Biochem. 1996. Special issue. P. 83.

Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН,
Москва

Поступила в редакцию
5.09.2005 г.

SUMMARY

Golovkin B.N. Latex and proteolytic enzymes in plants

On the basis of published data the latex was considered to be the most possible place for localization of proteolytic enzymes in plants. This fact may be an indicator of plants – potential donors of proteolytic enzymes.

РОЛЬ ГЕОГРАФИЧЕСКОГО ФАКТОРА В ФОРМИРОВАНИИ УГЛЕВОДНОГО СОСТАВА ПЛОДОВ ГОЛУБИКИ ВЫСОКОРОСЛОЙ ПРИ ОПТИМИЗАЦИИ МИНЕРАЛЬНОГО ПИТАНИЯ В БЕЛАРУСИ

*Ж.А. Рупасова, В.А. Игнатенко, Е.А. Сидорович, Н.Н. Рубан,
Н.П. Варавина, Р.Н. Рудаковская, Ф.С. Пятница*

В связи с введением в культуру в разных агроклиматических областях Беларуси североамериканского вида – голубики высокорослой и разработкой агротехнических приемов ее возделывания в местных условиях возникла необходимость в исследовании роли географического фактора в проявлении ответной реакции культуры на внесение минеральных удобрений. В этой связи было проведено сравнительное изучение углеводного состава плодов голубики при ее выращивании на адекватно варьирующемся агрофоне в южной и центральной агроклиматических областях Беларуси.

Исследования выполнены в 2001 г. на модельном среднеспелом сорте голубики высокорослой Блюкроп в долгосрочных полевых экспериментах в Брестском (южном) и Ганцевичском (центральном) районах Брестской области. Опытные растения (3-летнего возраста) были высажены в ямы размером 60 × 70 × 50 см, заполненные смесью из соснового опада (50%), сосновой коры (15%) и низинного торфа (35%). Поверхность почвы покрывали мульчирующим слоем свежих сосновых опилок. Для поддержания влажности субстрата на уровне ПВ использовали капельное орошение.

Схема опытов – 8-вариантная: 1 – контроль, без удобрений; 2 – N_{60} ; 3 – P_{60} ; 4 – K_{60} ; 5 – $N_{60}P_{60}$; 6 – $N_{60}K_{60}$; 7 – $P_{60}K_{60}$; 8 – $N_{60}P_{60}K_{60}$. Повторность опыта – 3-кратная. Минеральные удобрения – суперфосфат двойной и сульфат калия вносили однократно в начале вегетации (апрель), сернокислый аммоний – в 3 приема: 50% – в апреле, 30% – в мае и 20% – в июне. Способ внесения удобрений – поверхностный взброс с последующей заделкой на глубину 3–4 см и поливом.

По достижении плодами голубики состояния съемной зрелости во II декаде июля в южном р-не и в I декаде августа – в центральном в их усредненных пробах определяли содержание отдельных фракций растворимых сахаров (глюкозы, фруктозы, сахарозы), пектиновых веществ (гидро- и протопектина), крахмала, целлюлозы с использованием общепринятых методов получения аналитической информации [1, 2] в трехкратной повторности, с последующей статической обработкой полученных результатов [3]. При этом средняя квадратичная ошибка среднего не превышала 1,5–2,0%.

По нашим оценкам, плоды голубики высокорослой весьма богаты углеводами, особенно растворимыми сахарами и пектиновыми веществами, на что указывают материалы табл. 1. Вместе с тем сравнительный анализ усредненных показателей их накопления, приведенных в табл. 2, не выявил сколь-либо существенных различий в содержании растворимых сахаров, крахмала и целлюлозы в плодах голубики из южной и центральной агроклиматических зон республи-

Таблица 1

Содержание углеводов в плодах голубики высокорослой сорта Блюкроп в зависимости от географического фактора и уровня минерального питания (в сухом веществе)

Вариант опыта	Глюкоза	Фруктоза	Сахароза	Сумма сахаров	Глюкоза: Фруктоза	Монозы: Сахароза	Гидропектин	Протопектин	Сумма пектиновых веществ	Протопектин: Гидропектин	Крахмал	Целлюлоза
Южная агроклиматическая область												
1-Контроль	8,59	9,72	1,54	19,85	0,9	11,9	1,55	4,16	5,71	2,7	3,14	6,47
2-N ₆₀	8,38	12,72	2,07	23,17	0,7	10,2	1,72	3,40	5,12	2,0	3,32	5,92
3-P ₆₀	8,59	14,58	1,92	25,09	0,6	12,1	2,94	3,71	6,65	1,3	3,46	7,27
4-K ₆₀	9,21	13,44	1,87	24,52	0,7	12,1	2,12	3,07	5,19	1,5	2,89	7,46
5-N ₆₀ P ₆₀	10,03	15,20	1,97	27,20	0,7	12,8	1,97	2,53	4,50	1,3	3,02	8,65
6-N ₆₀ K ₆₀	9,10	15,10	2,49	26,69	0,6	9,7	1,89	2,71	4,60	1,4	3,81	7,59
7-P ₆₀ K ₆₀	7,14	14,89	2,41	24,44	0,5	9,1	1,87	3,89	5,76	2,1	3,62	9,62
8-N ₆₀ P ₆₀ K ₆₀	8,25	15,11	2,36	25,72	0,5	9,9	1,96	3,93	5,89	2,0	3,74	9,66
Центральная агроклиматическая область												
1-Контроль	6,83	14,65	2,17	23,65	0,5	9,9	1,31	1,80	3,11	1,4	2,84	6,50
2-N ₆₀	7,86	14,83	2,29	24,98	0,5	9,9	1,12	1,71	2,83	1,5	3,25	6,00
3-P ₆₀	7,24	15,15	2,73	25,12	0,5	8,2	1,27	1,62	2,89	1,3	3,48	7,51
4-K ₆₀	8,14	14,44	2,76	25,34	0,6	8,2	1,27	1,59	2,86	1,2	3,64	7,70
5-N ₆₀ P ₆₀	8,79	15,72	2,55	27,60	0,6	9,6	1,15	1,75	2,90	1,5	3,29	8,90
6-N ₆₀ K ₆₀	8,26	9,41	1,90	19,57	0,9	9,3	2,48	2,53	5,01	1,0	3,88	8,95
7-P ₆₀ K ₆₀	7,33	9,23	2,44	19,00	0,8	6,8	1,52	2,68	4,20	1,8	3,41	8,22
8-N ₆₀ P ₆₀ K ₆₀	8,40	11,27	2,79	22,46	0,7	7,0	1,97	2,54	4,51	1,3	3,92	8,70

ки. Однако в первом случае они оказались богаче своих более северных аналогов пектиновыми веществами в среднем в 1,5 раза.

Нашими более ранними исследованиями с другим представителем сем. Брусничные – клюквой крупноплодной – в аналогичной постановке эксперимента [4] также было показано подавление биосинтеза в ее плодах пектиновых веществ при продвижении вида в северные районы республики, в чем можно уловить черты сходства в ответной реакции растений данного ботанического семейства на изменение климатических условий. При этом межрегиональные контрасты в исследованиях с голубикой имели более выраженный характер в отношении протопектина, нежели гидропектина, что обусловило некоторое сужение соотношения фракций пектиновых веществ в центральном районе относительно южного.

Наряду с этим установлено выраженное влияние географического фактора на степень изменения содержания исследуемых веществ в плодах голубики при разном уровне минерального питания в рамках полевых экспериментов. На это указывают заметные различия коэффициентов вариации (V) показателей их накопления в зависимости от района проведения исследований (см. табл. 2). Полагая, что увеличение данного параметра свидетельствует об усилении зависимости углеводного состава плодов от эдафического фактора, можно заключить, что при продвижении с юга в центральные районы республики происходит усиление указанной зависимости у большинства его характеристик. При этом в пуле растворимых сахаров наблюдалось увеличение вариабельности только у доминирующей фракции фруктозы (в 1,5 раза), тогда как для глюкозы и сахарозы, суммарная доля которых в нем не превышала 45%, напротив, показано ее незначительное уменьшение (в 1,1–1,2 раза). Отмеченные различия в индивидуальной реакции отдельных фракций сахаров на изменение агрохимического фона при продвижении голубики в северном направлении обусловили в данном случае небольшое (в 1,1–1,2 раза) увеличение вариабельности соотношений глюкозы и фруктозы, а также моноз и сахарозы.

Что касается пектиновых веществ, обнаруживших наибольший среди углеводов уровень изменчивости в рамках обоих экспериментов, то и для протопектина, и для гидропектина были установлены более высокие его значения (в 1,3 и 1,5 раза соответственно) в условиях более северного района исследований. При этом наблюдалось увеличение вариабельности суммарного содержания пектинов в плодах голубики в 1,9 раза, на фоне ее снижения в 1,6 раза у соотношения их нерастворимой и растворимой фракций. Незначительное (в 1,2 раза) ослабление зависимости от эдафического фактора при продвижении голубики в северном направлении отмечено и у целлюлозы. Наиболее же устойчивым в этом отношении компонентом углеводного состава ее плодов оказался полисахарид крахмал, для которого в данном случае не было выявлено существенных изменений коэффициента вариации.

На фоне обозначенных различий в степени устойчивости отдельных характеристик углеводного состава плодов голубики к воздействию минерального фона в зависимости от географического фактора довольно отчетливо проявилась общность тенденций в характере изменений содержания в них некоторых его компонентов. Так, в обоих районах исследований внесение минеральных удобрений заметно активизировало биосинтез в плодах сахарозы. На это указывают весьма существенные размеры превышения контрольных значений показателей ее накопления в плодах удобрявшихся вариантов опыта (табл. 3). В наибольшей степени это проявилось в южном районе, где при раздельном внесении

Таблица 2

Среднее содержание углеводов и значения коэффициента вариации показателей их накопления в плодах голубики высокорослой сорта Блюкроп (в сухом веществе) в полевом опыте с внесением минеральных удобрений в зависимости от географического фактора (в %)

Статистический показатель	Глюкоза	Фруктоза	Сахароза	Сумма сахаров	Глюкоза: фруктоза	Монозы: Сахароза	Гидропектин	Протопектин	Сумма пектиновых веществ	Протопектин: Гидропектин	Крахмал	Целлюлоза
Южная агроклиматическая область												
<i>M</i>	8,66	13,84	2,08	24,58	0,65	10,98	2,00	3,42	5,42	1,79	3,38	7,83
<i>m</i>	0,30	0,67	0,11	0,82	0,05	0,49	0,15	0,21	0,25	0,18	0,12	0,49
<i>V</i>	9,7	13,7	15,5	9,4	20,1	12,7	20,8	17,6	13,2	27,8	10,1	17,6
Центральная агроклиматическая область												
<i>M</i>	7,86	13,09	2,45	23,40	0,64	8,61	1,51	2,03	3,54	1,38	3,34	7,81
<i>m</i>	0,24	0,95	0,11	1,01	0,05	0,44	0,17	0,16	0,31	0,08	0,13	0,39
<i>V</i>	8,5	20,5	12,9	12,3	23,6	14,5	31,5	23,0	25,1	17,3	10,9	14,1

удобрений данное превышение составило 21–34%, а при комбинированном внесении достигло 53–62%. В центральном же районе контрасты с неудобренным агрофоном имели менее выраженный характер и наиболее отчетливо проявились в вариантах P_{60} , K_{60} , и $N_{60}P_{60}K_{60}$.

Наряду с этим усиление минерального питания стимулировало накопление в плодах голубики и моносахаридов. При этом в южном районе наблюдалось увеличение на 30–56% относительно контроля содержания в них фруктозы, на фоне слабо выраженных изменений уровня глюкозы, тогда как в центральном районе, напротив, отмечена активизация на 6–29% биосинтеза глюкозы при весьма заметном (на 23–37%) снижении содержания фруктозы во всех вариантах опыта с комбинированным внесением удобрений, за исключением $N_{60}P_{60}$, и отсутствии изменений при раздельном их внесении.

Доминирующее положение фруктозы в пуле растворимых сахаров в значительной степени определило степень изменений общего уровня сахаристости плодов голубики в результате внесения удобрений. В южном районе отмечена устойчивая тенденция к его повышению во всех удобрявшихся вариантах опыта на 16–37%, в центральном же районе аналогичная тенденция прослеживалась лишь при раздельном внесении удобрений. В случае же комбинированного их применения, за исключением варианта $N_{60}P_{60}$, наблюдалось снижение общей сахаристости плодов. Нетрудно убедиться, что отмеченные сдвиги в метаболизме сахаров в плодах голубики имели более выраженный характер в условиях южного района и сопровождались соответствующими изменениями соотношения их отдельных фракций (см. табл. 1).

Превращения в комплексе пектиновых веществ при внесении минеральных удобрений в южном районе в основном состояли в увеличении содержания растворимого пектина, сопровождавшемся снижением уровня протопектина. Это однозначно указывало на активизацию процесса растворения последнего (см. табл. 3), что косвенно свидетельствовало об улучшении вкуса плодов голубики. При этом в вариантах $P_{60}K_{60}$ и $N_{60}P_{60}K_{60}$ суммарное содержание пектиновых веществ было соизмеримо с контрольным, тогда как в остальных удобрявшихся вариантах опыта, кроме P_{60} , оно уступало ему на 9–21%. На наш взгляд, это в известной мере снижало лечебную и питательную ценность плодов голубики, поскольку пектины, обладая высоким адсорбирующим действием, способны связывать вредные вещества как внутреннего происхождения, так и введенные извне. Со многими металлами (кальцием, стронцием, свинцом, кобальтом и др.) они образуют нерастворимые комплексные соединения, что содействует выведению из организма тяжелых металлов. Пектины способствуют также выработке витаминов группы В и обладают выраженным гипохолестеринемическим действием [5].

На фоне показанного выше (см. табл. 1) ослабления биосинтеза данных полисахаридов в плодах голубики в условиях центрального района комбинированное внесение минеральных удобрений, за исключением $N_{60}P_{60}$, способствовало существенному обогащению их как гидро- так и протопектина, суммарное содержание которых приближалось к таковому в условиях юга республики (см. табл. 1, 3). Вместе с тем раздельное внесение удобрений, напротив, ингибировало биосинтез пектинов, усиливая тем самым межрегиональные различия в их накоплении.

Несмотря на отсутствие выраженных контрастов в содержании других полисахаридов – крахмала и целлюлозы – в плодах голубики из южного и центрального районов исследований, усиление минерального питания в основном активизировало их биосинтез, особенно в вариантах опыта с комбинированным

Таблица 3

Степень отклонений от контроля содержания углеводов в плодах голубики высокорослой сорта Блюкроп в зависимости от географического фактора и уровня минерального питания (в %)

Вариант опыта	Глюкоза	Фруктоза	Сахароза	Сумма сахаров	Гидропектин	Протопектин	Сумма пектиновых веществ	Крахмал	Целлюлоза
Южная агроклиматическая область									
2-N ₆₀	-2,4	30,9	34,4	16,7	11,0	-18,3	-10,3	5,7	-8,5
3-P ₆₀	0	50,0	24,7	26,4	89,7	-10,8	16,5	10,2	12,4
4-K ₆₀	7,2	38,3	21,4	23,5	36,8	26,2	-9,1	-8,0	15,3
5-N ₆₀ P ₆₀	16,8	56,4	27,9	37,0	27,1	39,2	-21,2	-3,8	33,7
6-N ₆₀ K ₆₀	5,9	55,3	61,7	34,5	21,9	-34,9	-19,4	21,3	17,3
7-P ₆₀ K ₆₀	-16,9	53,2	56,5	23,1	20,6	-6,5	0,9	15,3	48,7
8-N ₆₀ P ₆₀ K ₆₀	-4,0	55,4	53,2	29,6	26,4	-5,5	3,2	19,1	49,3
Центральная агроклиматическая область									
2-N ₆₀	15,1	1,2	5,5	5,6	-14,5	-5,0	-9,0	14,4	-7,7
3-P ₆₀	6,0	3,4	25,8	6,2	-3,0	-10,0	-7,1	22,5	15,5
4-K ₆₀	19,2	-1,4	27,2	7,1	-3,0	-11,7	-8,0	28,2	18,5
5-N ₆₀ P ₆₀	28,7	7,3	17,5	14,4	-12,2	-2,8	-6,8	15,8	36,9
6-N ₆₀ K ₆₀	20,9	-35,8	-12,4	-17,2	89,3	40,6	61,1	36,6	37,7
7-P ₆₀ K ₆₀	7,3	-37,0	12,4	-19,7	16,0	48,9	35,0	20,1	26,5
8-N ₆₀ P ₆₀ K ₆₀	23,0	-23,1	28,6	-5,0	50,4	41,1	45,0	38,0	33,8

внесением удобрений. Позитивное влияние эдафического фактора на содержание крахмала в плодах голубики наиболее ярко проявилось в условиях центрального района, тогда как целлюлозы – в условиях южного.

Таким образом, сравнительное исследование углеводного состава плодов голубики высокорослой при выращивании в опытной культуре на адекватно варьирующемся минеральном фоне в южной и центральной агроклиматических областях Беларуси показало, что географический фактор не оказывает выраженного влияния на содержание в них отдельных фракций углеводов, за исключением пектиновых веществ, но в значительной мере определяет степень изменений углеводного состава плодов при внесении удобрений. Показано, что при продвижении голубики в северном направлении заметно усиливается зависимость от эдафического фактора параметров накопления фруктозы и пектиновых веществ на фоне незначительного ослабления глюкозы, сахарозы и целлюлозы и относительной стабильности урожая крахмала.

Установленные при этом сдвиги в углеводном метаболизме плодов голубики, обусловленные влиянием эдафического фактора, имели наиболее выраженный характер в условиях южной агроклиматической области, особенно при комбинированном внесении удобрений.

ЛИТЕРАТУРА

1. Ермаков А.И., Арасимович В.В., Ярош Н.П. и др. Методы биохимического исследования растений. Л.: Агропромиздат, 1987. 430 с.
2. Завадская И.Г., Горбачева Г.И., Мамушина Н.С. Количественное определение углеводов резорциновым и анилинфталатным методами с помощью бумажной хроматографии // Методика количественной бумажной хроматографии сахаров, органических кислот и аминокислот у растений. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962. С. 17–26.
3. Шмидт В.М. Математические методы в ботанике. Л.: Изд-во ЛГУ, 1984. 288 с.
4. Яковлев А.П., Рупасова Ж.А., Волчков В.Е. Культивирование клюквы крупноплодной и голубики топяной на выработанных торфяниках севера Беларуси: (Оптимизация режима минерального питания). Минск: Тонлик, 2002. 188 с.
5. Шмерко Е.П., Мазан И.Ф. Лечение и профилактика растительными средствами. Баку, 1992. 320 с.

Центральный ботанический сад НАН Беларуси,
Минск

Поступила в редакцию
12.01.2005 г.

SUMMARY

Rupasova Zh.A., Ignatenko V.A., Sidorovich E.A., Ruban N.N., Varavina N.P., Rudakovskaya R.P., Pyatnitsa F.S. The role of geographic factor in forming of carbohydrate composition in great bilberries fruits under optimization of mineral nutrition in Byelorussia

The experiment was conducted in the south and in the central agro-climatic regions in eight variants of fertilizing. The geographic factor was determined not to be important for average values of carbohydrate fraction accumulation, except pectic substances, but it strongly influenced on the extent of changes in carbohydrate composition of fruits under fertilizing. The dependence of fructose and pectin accumulation on edaphic factors tended to increase in the north direction, just as accumulation of glucose, sucrose and cellulose slightly decreased, and accumulation of starch was rather stable. The shifts in carbohydrate metabolism of great bilberries fruits under influence of edaphic factors manifested themselves more intensively in the south region of Byelorussia, especially under combined fertilizing.

НАКОПЛЕНИЕ ФЕНОЛЬНЫХ СОЕДИНЕНИЙ В РАСТЕНИЯХ РОДА *RHODODENDRON*

В.М. Костина, О.Г. Васильева,
М.С. Александрова, Н.В. Загоскина

Высшие растения обладают уникальной способностью к синтезу разнообразных вторичных соединений [1]. К числу наиболее распространенных относятся фенольные соединения, синтезирующиеся практически во всех растительных клетках [2]. Фенольные соединения чрезвычайно разнообразны по структуре и выполняемым функциям. Известно, что они участвуют в процессах фотосинтеза, дыхания, а также регулируют рост, развитие и продуктивность растений [2, 3]. Способность к образованию фенольных соединений зависит от видовой принадлежности растений. Так, у древесных культур в большинстве случаев их содержание выше, чем у травянистых [4]. При этом наибольшее накопление фенольных соединений может быть характерно как для молодых, интенсивно растущих органов, так и для завершивших рост [2, 5]. Имеются данные и о влиянии генетических характеристик растительных клеток, в частности уровня плоидности, на способность к синтезу этих веществ. Метаболизм фенольных соединений может отличаться даже у растений одного рода [6, 7].

Целью настоящего исследования явилось изучение накопления фенольных соединений в тканях некоторых видов рододендрона, поскольку в литературе встречаются лишь единичные сведения об их биосинтетической способности.

Рододендроны – это вечнозеленые, полувечнозеленые или листопадные кустарники, кустарнички, реже деревья. Благодаря многообразию форм и окраске цветков и листьев, декоративности летом и зимой рододендроны занимают достойное место среди красивоцветущих растений. В настоящее время известно более 1300 дикорастущих видов и около 12 000 сортов рододендронов. Они также обладают лекарственными свойствами, содержат эфирные масла и дубильные вещества [8, 9].

С давних времен их успешно применяют в гомеопатии, народной и традиционной медицине. Это обусловлено высокой фармакологической ценностью получаемого при переработке растительного сырья [9].

Рододендроны используют также как технические растения, так как в молодых побегах, листьях и цветках синтезируются и вторичные соединения: эфирные масла, дубильные вещества и танины [9]. Последние, являющиеся представителями соединений фенольной природы, обладают Р-витаминной капилляроукрепляющей и нейрорегуляторной активностью [4].

Объектами исследования явились 6 видов рододендрона, интродуцированных в ГБС РАН и относящихся к различным группам: вечнозеленые – рододендрон Смирнова (*Rh. smirnowii* Trautv.) и рододендрон крупнейший (*Rh. maximum* L.); полувечнозеленые – Р. Ледебур (*Rh. ledebourii* Pojark.) и листопадные – рододендрон японский (*Rh. japonicum* Suring), рододендрон даурский (*Rh. dauricum* L.) и рододендрон Шлиппенбаха (*Rh. shlippenbachii* Maxim.).

Ранее нами было установлено, что наибольшее накопление фенольных соединений характерно для начальных периодов роста рододендрона [10]. В связи

*Содержание суммы растворимых фенольных соединений (ФС) и флаванов (ФЛ)
в однолетних побегах различных видов рододендрона,
взятых в период активного роста (июнь)*

Вид	Группа	ФС	ФЛ	Доля ФЛ от суммы ФС, %
		мг/г свежей массы		
<i>Rh. smirnowii</i>	Вечнозеленый	135,8±2,2	18,7±0,6	14
<i>Rh. maximum</i>		138,6±2,3	27,3±0,8	20
<i>Rh. ledebourii</i>	Полувечно-зеленый	70,6±1,3	8,6±0,3	12
<i>Rh. japonicum</i>	Листопадный	80,1±1,5	6,0±0,2	7
<i>Rh. dauricum</i>		85,4±1,6	24,0±0,7	28
<i>Rh. shlippenbachii</i>		67,9±1,1	10,7±0,5	16

с этим для сравнительного определения биосинтетической способности различных видов рододендрона использовали однолетние побеги, взятые из дендрария Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина РАН (Москва) в период активного роста и цветения (июнь). Собранный материал гомогенизировали и экстрагировали горячим 70%-ным этанолом. В этанольных экстрактах спектрофотометрическим методом определяли суммарное содержание фенольных соединений с реактивом Фолина-Дениса и содержания флаванов с 1%-ным раствором ванилина в 70%-ной серной кислоте [11]. Калибровочные кривые в обоих случаях строили по (–)-эпикатехину. В таблице представлены средние арифметические значения из трех биологических параллелей и их стандартные отклонения.

Из таблицы следует, что изученные виды рододендрона существенно отличались по способности к синтезу фенольных соединений. Наибольшее их накопление отмечалось в тканях вечнозеленых видов *Rh. smirnowii*, *Rh. maximum*, что в 2–2,5 раза выше, чем у других исследованных растений. Листопадные виды *Rh. japonicum*, *Rh. dauricum* обладали практически одинаковой биосинтетической способностью. Наименьшим содержанием суммы растворимых фенольных соединений характеризовались листопадный *Rh. shlippenbachii* и полувечно-зеленый *Rh. ledebourii*.

Как указывалось выше, в растениях синтезируются разнообразные соединения фенольной природы, число которых уже превышает 9000 [2]. Они представлены различными классами и присутствуют в растениях в виде мономерных и полимерных форм. Рододендроны также не исключение. В состав их фенольного комплекса входят флаваны [11], синтез которых характерен для многих видов растений [12]. Эти вещества – одни из наиболее восстановленных соединений фенольной природы, что, по-видимому, и обуславливает их высокую биопогическую активность [12, 13].

Как следует из приведенных в таблице данных, изученные виды рододендрона отличались по содержанию флаванов. Более высокой способностью к их образованию обладали *Rh. smirnowii*, *Rh. maximum* и *Rh. dauricum*. У остальных же видов содержание флаванов было значительно ниже (на 50% и более). В целом на долю флаванов приходилось от 7 до 28% от суммарного содержания в тканях фенольных соединений. Это ниже, чем в период весенней инициации ростовых процессов, когда их доля составляла около 50% от общей суммы растворимых фенольных соединений [10]. Все это свидетельствует о том, что в про-

цессе вегетации растений рододендрона биосинтез фенольных соединений, в том числе флаванов, значительно менялся. Во время их активного роста и цветения активировался синтез соединений нефлавановой природы, структура и механизмы действия которых требуют дальнейшего исследования.

Необходимо также отметить отсутствие взаимосвязи в динамике накопления суммы растворимых фенольных соединений и флаванов. Так, у *Rh. maximum*, обладающего наибольшей из изученных видов способностью к синтезу фенольных соединений, на долю флаванов приходилось 15–20% от их суммарного содержания, тогда как у *Rh. dauricum*, характеризующегося более низкой биосинтетической способностью, она была значительно выше и составляла 28–30%.

Таким образом, полученные данные свидетельствуют о том, что интродуцированные растения рода *Rhododendron* отличаются по способности к синтезу фенольных соединений. Вечнозеленые виды характеризуются более высокой биосинтетической способностью по сравнению с полувечнозелеными и листопадными.

Стрессовые условия оказывают негативное влияние на метаболизм клеток, в том числе за счет возникновения в них свободных радикалов [14]. Фенольные соединения, особенно фенилпропаноиды и флавоноиды, к числу которых относятся и флаваны, являются активными антиоксидантами, которые выводят из клеточного обмена свободные формы кислорода и активные радикалы.

Можно предположить, что листья вечнозеленых видов рододендрона по сравнению с листьями листопадных и полувечнозеленых испытывают более разнообразное действие стрессовых факторов при интродукции, что может быть одной из возможных причин значительного накопления в их тканях фенольных соединений.

Наши дальнейшие исследования будут направлены на изучение динамики накопления фенольных соединений в листьях рододендрона в различные периоды вегетации.

ЛИТЕРАТУРА

1. Лукнер М. Вторичный метаболизм у микроорганизмов, растений и животных. М.: Мир, 1979. 550 с.
2. Запроматов М.Н. Фенольные соединения. М.: Наука, 1993. 280 с.
3. Вольнец А.П., Прохорчик Р.А. Ароматические соединения – продукты и регуляторы фотосинтеза. Минск: Наука и техника, 1983. 80 с.
4. Запроматов М.Н. Основы биохимии фенольных соединений. М.: Высш. шк., 1974. 180 с.
5. Запроматов М.Н., Загоскина Н.В., Стрекова В.Ю., Морозова Г.А. Образование фенольных соединений и процесс дифференциации в каллусной культуре чайного растения // Физиология растений. 1979. Т. 26. С. 485–491.
6. Керкадзе Н.Г. Некоторые вопросы генетики чайного растения // Субтропические культуры. 1983. № 1. С. 42–48.
7. Zaman K. Condensed and hydrolyzable tannis in two soybean (*Glycine max* L. cv. Mandarin) cell lines that differ in their ploidy levels // Acta Soc. bot. pol. 1988. Vol. 57. P. 279–285.
8. Кондратович Р.Я. Рододендроны в Латвийской ССР. Рига: Зинатне, 1981. 332 с.
9. Александрова М.С. Рододендроны. М.: Фитон+, 2001. 192 с.
10. Костина В.М., Загоскина Н.В. Способность растений рода *Rhododendron* к образованию фенольных соединений // Тез. VI Симпоз. по фенольным соединениям. М., 2004. С. 45–46.
11. Запроматов М.Н. Фенольные соединения и методы их определения // Биохимические методы в физиологии растений. М.: Наука, 1971. С. 185–197.
12. Запроматов М.Н. Биохимия катехинов. М.: Наука, 1964. 250 с.
13. Wingsle G., Karpinski S., Hallegren J.E. Low temperature, hight light stress and antioxidant defence mechanisms in higher plants // Phyton. Eurosilva. 1999. Vol. 4. P. 253–268.

SUMMARY

Kostina V.M., Vasilieva O.G., Alexandrova M.S., Zagoskina N.V Accumulation of phenol compounds in the plants of the genus *Rhododendron*

The study on six evergreen, half-evergreen and deciduous species of *Rhododendron* revealed that evergreen rhododendrons were characterized by higher activity of biological synthesis: the maximum content of soluble phenol compounds was found out in these plant species. The relationship between dynamics of phenol compound accumulation and flavon accumulation was absent.

УДК 581.1:582.628.2

СОДЕРЖАНИЕ АНТОЦИАНОВЫХ ПИГМЕНТОВ КАК ПОКАЗАТЕЛЬ УСПЕШНОСТИ ИНТРОДУКЦИИ ОРЕХОВЫХ (*JUGLANDACEAE*)

Г.Н. Чупахина, Т.С. Маргалова, Н.Г. Петрова

Калининградская область обладает богатой дендрофлорой, но проблема сохранения биоразнообразия в настоящее время приобретает все большую актуальность и для данного региона. Ее решение должно сводиться не только к сохранению уже имеющихся видов, но и к его пополнению за счет введения в культуру новых перспективных видов [1]. Успешное решение этой задачи возможно при детальном исследовании механизмов адаптации интродуцентов к новым условиям произрастания. При этом акцентировать внимание необходимо на кардинальные процессы жизнедеятельности растений и на их способность накапливать физиологически активные вещества, в частности обладающие антиоксидантными свойствами [2, 3]. К числу таких соединений относятся антоцианы – пигменты клеточного сока, которые служат показателем физиологического состояния растений, особенно в неблагоприятных условиях [2, 4–7]. Роль данных пигментов в адаптивных реакциях древесных интродуцентов, в частности представителей семейства *Juglandaceae* Lindl., не исследована. В связи с этим целью данной работы явилось изучение накопления антоциановых пигментов в онтогенезе растений трех видов (*Juglans cordiformis* Maxim, *J. regia* L., *J. rupestris* Englem.) семейства *Juglandaceae* Lindl., которые представляют большой интерес как орехоплодные и декоративные растения.

Для анализа использовали листья, собранные на высоте 3–4 м с северной стороны деревьев в 9–10 ч утра. Содержание антоцианов (мкг/г сухой массы) определяли в верхних, средних и нижних листочках спектрофотометрическим методом [8]. Анализы выполняли еженедельно с мая по октябрь 2003 г., определе-

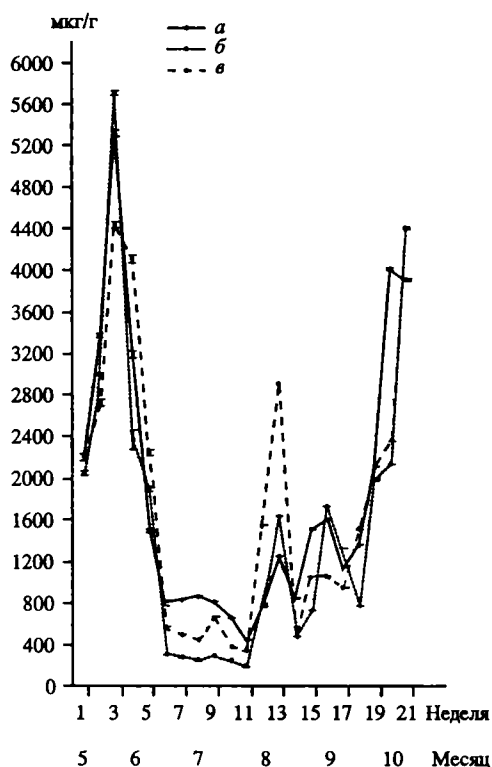


Рис. 1. Содержание антоцианов в верхних (а), средних (б) и нижних (в) листочках *Juglans regia* в онтогенезе

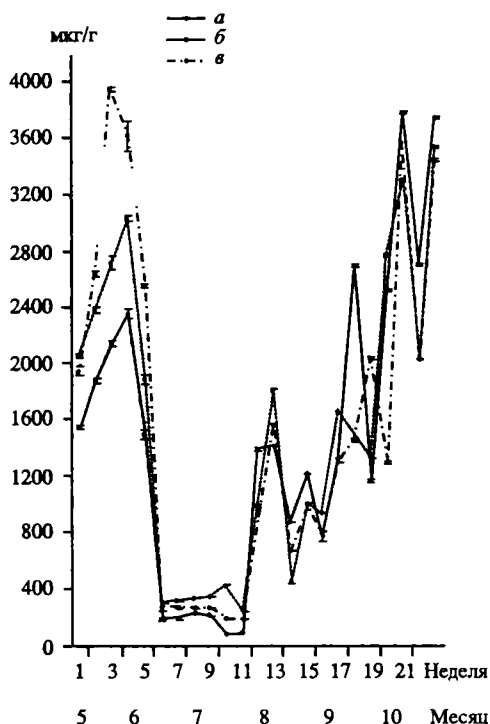


Рис. 2. Содержание антоцианов в верхних (а), средних (б) и нижних (в) листочках *Juglans cordiformis* в онтогенезе

ние содержания антоцианов вызревших плодах проводили с сентября по октябрь.

Анализы проводили в трех повторностях, полученные данные обработаны статистически и представлены в виде средних арифметических значений с указанием среднего квадратического отклонения и коэффициента корреляции.

Результаты фенологических наблюдений за тремя видами рода *Juglans*, в ходе которых фиксировали начало вегетационного периода (появление зеленого конуса листа), распускание первых соцветий, конец цветения (столбики более половины цветков завяли или засохли), плодоношение и конец вегетации (примерно половина листьев с осенней окраской), показали, что растения вида *J. regia* успешно проходили перечисленные выше фенофазы вегетации, которая продолжалась 21 нед. Начало вегетационного периода (II и III декады мая) характеризовалось высоким содержанием антоцианов во всех листочках исследованного вида (рис. 1), но максимальный уровень (5707 мкг/г) был выявлен в средних листочках на 3-й неделе вегетации в мае. С I декады июня (периода окончания цветения) уровень антоцианов резко снизился и сохранялся таковым до III декады июля. Начиная с I декады августа и до конца вегетационного периода (I декады октября) наблюдалось скачкообразное повышение

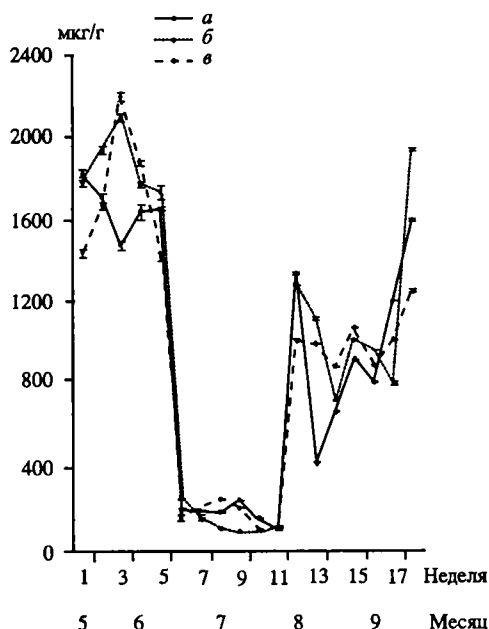
Рис. 3. Содержание антоцианов в верхних (а), средних (б) и нижних (в) листочках *Juglans rupestris* в онтогенезе

содержания антоциановых пигментов во всех листочках с хорошо выраженными максимумами на 13-й (2925 мкг/г); 16-й (1720 мкг/г) и 21-й (4380 мкг/г) неделях вегетации, которые приходились на II декаду августа, I декаду сентября и I декаду октября соответственно.

Фенологические наблюдения за растениями *J. cordiformis* также показали успешное прохождение всех фиксировавшихся фенофаз вегетационного периода, который был наиболее продолжительным среди исследованных видов (23 нед.). Динамика накопления антоциановых пигментов в листьях растений данного вида в онтогенезе повторяла такую у *J. regia*. Так (рис. 2), начало вегетации (II и III декады мая) сопровождалось повышением уровня антоцианов с максимумом (3955 мкг/г) на 3-й неделе вегетационного периода в мае. Однако уже с I декады июня произошло резкое падение уровня антоциановых пигментов, пониженное содержание которых сохранялось до III декады июля. С I декады августа и до конца периода вегетации (II декады октября), как и у *J. regia*, происходило скачкообразное повышение уровня антоцианов с максимумами на 13-й (1813 мкг/г), 15-й (1218 мкг/г), 18-й (2699 мкг/г), 21-й (3783 мкг/г) и 23-й (3745 мкг/г) неделях вегетации, и в конечном итоге уровень антоциановых пигментов приблизился к максимальному их содержанию у растений в весенний период.

Итоги фенологических наблюдений за *J. rupestris* показали, что у него наиболее короткий вегетационный период из всех исследованных видов — 18 нед. Кроме этого, завязывание плоды у данных растений не вызревали. Анализ уровня антоциановых пигментов в листьях показал (рис. 3), что сезонная динамика их накопления подобна тем, которые были отмечены в онтогенезе у двух предыдущих видов. Так, начало периода вегетации (II и III декады мая) характеризовалось самым высоким уровнем антоциановых пигментов с максимумом (2193 мкг/г) для нижних листочков на 3-й неделе вегетации. Начиная с первой декады июня, содержание антоцианов также резко снижалось и сохранялось на низком уровне до III декады июля. С I декады августа и до конца вегетационного сезона (II декады сентября), как и у двух других видов, прослеживалась тенденция скачкообразного повышения уровня антоцианов. Максимумы содержания пигментов приходились на 12-ю (1335 мкг/г), 15-ю (1062 мкг/г) и 18-ю (1937 мкг/г) недели вегетации. Следует отметить, что во все периоды вегетационного сезона уровень антоцианов у растений данного вида был ниже, чем у растений видов *J. regia* и *J. cordiformis* почти в 2 раза.

Таким образом, проведенные исследования содержания антоциановых пигментов в листьях трех видов ореха показали, что закономерность накопления



антоцианов в листьях у всех исследованных видов в онтогенезе была одинакова: начало вегетации (II и III декады мая) характеризовалось максимальным содержанием антоциановых пигментов; с I декады июня (периода окончания цветения) их содержание резко понижалось и до III декады июля оно было минимальным. С I декады августа и до конца вегетации прослеживалась общая тенденция скачкообразного увеличения уровня антоцианов, повышенное содержание которых приходилось на ее конец (октябрь).

Изученные виды имеют различную степень приспособленности к новым условиям, которая отражена в их способности успешно проходить фазы вегетационного периода. Так, среди исследованных видов *J. rupestris* характеризовался наиболее коротким периодом вегетации, неспособностью образовывать зрелые плоды, а также пониженным содержанием антоцианов на протяжении всего онтогенеза. Повышенный уровень антоциановых пигментов во все периоды онтогенетического развития отмечался у *J. regia* и *J. cordiformis*, успешно завершивших плодоношение. Учитывая изложенное, можно предположить, что повышенное накопление антоцианов в листьях – одна из реакций адаптации растений к новым условиям, в которых они обеспечивают, с одной стороны, оптимальный светосбор фотосинтетической радиации, а с другой – препятствуют фотодеструктивным процессам, вызванным видимым светом и излучением в ультрафиолетовой области [6, 7, 9, 10]. Поэтому высокий уровень антоциановых пигментов в начале вегетации (весной), возможно, объясняется действием сильной солнечной радиации и высокой интенсивностью видимого света в это время года за счет наибольшей прозрачности атмосферы [11]. Также усиленный синтез антоцианов в листьях в мае мог быть вызван повышением активности метаболических процессов в молодых растущих тканях в ходе интенсивного роста растений в этот период [2, 6, 12]. Можно предположить, что поглощенная антоциановыми пигментами лучистая энергия используется и в процессах трансформации энергии в биологических мембранах, когда антоцианы, поглощая свет в зеленой области спектра, могут усилить электронный транспорт за счет того, что цитохромы – компоненты электротранспортной цепи – также имеют полосу поглощения в зеленой области спектра [13].

Исследования показали, что летний период 2003 г. характеризовался пониженным содержанием антоциановых пигментов в листьях всех исследованных видов. В период максимальных летних температур (25–28°) была отмечена обратная корреляционная зависимость с высокой степенью сопряженности ($r = -0,604$; $r = -0,778$ и $r = -0,838$; для *J. regia*, *J. cordiformis* и *J. rupestris* соответственно) между температурой окружающей среды и уровнем антоцианов в листьях. Возможно, максимальная летняя температура, зафиксированная в период исследования, вызывала снижение фотосинтеза [14], что привело к торможению синтеза антоциановых пигментов.

Осеннее скачкообразное повышение содержания антоцианов, вероятно, связано с тем, что из-за “демонтажа” фотосинтетического аппарата растения в это время особо подвержены действию света, защиту от которого в зеленой, оранжевой и ультрафиолетовой областях спектра обеспечивают антоциановые пигменты [6].

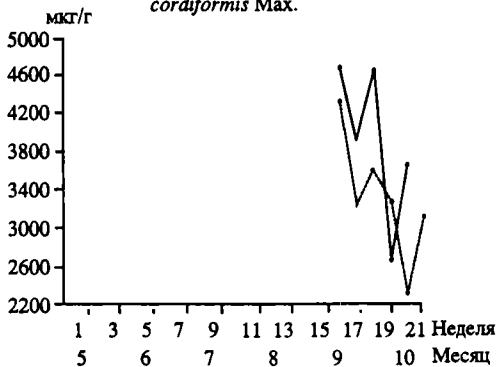
Кроме листьев, антоцианы определяли в плодах двух видов (*J. regia*, *J. cordiformis*), так как у *J. rupestris* Engelm. плоды не вызревали. Анализ антоциановых пигментов у *J. regia* показал (рис. 4), что ядра плодов содержали антоцианы и их уровень был таким же, как и в листьях, при этом он снижался от 17-й к 21-й неделе. Уровень антоциановых пигментов в ядрах плодов растений вида *J. cordi-*

Рис. 4. Содержание антоцианов в ядрах плодов *Juglans regia* и *J. cordiformis* в онтогенезе

formis также к концу вегетации по мере созревания плодов несколько снижался, но абсолютное содержание антоцианов в плодах было высоким (2292–4659 мкг/г). Присутствие антоциановых пигментов в ядрах плодов, возможно, объясняется тем, что их биосинтез косвенно связан с углеводным обменом и биосинтезом крахмала [12]. Также антоцианы могут участвовать в повышении механической прочности плодов, защите их от патогенов и способны ингибировать преждевременное прорастание плодов [10]. Между накоплением этих пигментов в плодах и листьях растений была отмечена обратная корреляционная зависимость ($r = -0,51$; $r = -0,91$); со средней и сильной степенью сопряженности для соответственно.

Таким образом, проведенные исследования показали, что *J. regia* и *J. cordiformis* и *J. rupestris* имели сходную сезонную динамику накопления антоцианов в листьях в онтогенезе: минимальный уровень пигментов (77 мкг/г) был характерен для летнего периода, максимальный – для весеннего и осеннего периодов, когда содержание антоцианов увеличивалось в 50–70 раз. При этом эндогенный пул антоциановых пигментов у двух видов, *J. regia* и *J. cordiformis*, был почти в 2 раза выше, чем у *J. rupestris*, который в условиях Калининградской области не дает зрелых плодов. Таким образом, накопление антоцианов растениями семейства *Juglandaceae* может служить тестом на успешность их интродукции.

— плоды *Juglans regia* L.
— плоды *Juglans cordiformis* Max.



ЛИТЕРАТУРА

- Петрова Н.Г. Интродукция растений семейства *Juglandaceae* Lindl. в Калининградской области: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Калининград, 1999. 22 с.
- Жибоедов П.М., Маслаков Н.И., Руденко С.М. и др. Накопление флавоноидов растениями в Кольской субарктике // V Междунар. симпоз. "Новые и нетрадиционные растения и перспективы их использования". М., 2003. С. 185–187.
- Ревина А.А. Полифункциональная радиопротекторная активность природных пигментов – флавоноидов // Нетрадиционные природные ресурсы, инновационные технологии и продукты: Сб. науч. тр. М., 2003. С. 197–206.
- Мерзляк М.Н., Гительсон А.А., Погосян С.И. и др. Спектры отражения листьев и плодов при нормальном развитии, старении и стрессе // Физиология растений. 1997. Т. 44, вып. 5. С. 707–716.
- Станко С.А., Закман Л.М. К вопросу о физиологической роли антоцианов в растениях // Ботан. журн. 1964. Т. 49, № 3. С. 372–381.
- Мерзляк М.Н. Пигменты, оптика листа и состояние растений // Сорос. образов. журн. 1998. № 4. С. 19–25.
- Мерзляк М.Н., Гительсон А.А., Чивкунова О.Б. и др. Использование спектроскопии отражения в анализе пигментов высших растений // Физиология растений. 2003. Т. 50, вып. 5. С. 785–792.
- Муравьева Д.А., Бубенчикова В.Н., Беликов В.В. Спектрофотометрическое определение суммы антоцианов в цветках василька синего // Фармакология. 1987. Т. 36, вып. 5. С. 28–29.

9. Вольнец А.П., Прохорчик Р.А. Ароматические оксисоединения – продукты и регуляторы фотосинтеза. Минск: Наука и техника, 1983. 156 с.
10. Запрометов М.Н. Фенольные соединения: Распространение, метаболизм и функции в растениях. М.: Наука, 1993. 272 с.
11. Галахов Н.Н. Фитофизиологические закономерности в Калининградской области и в других районах СССР // Ботан. журн. 1962. Т. 47, № 10. С. 1401–1413.
12. Григорянц Л.Г. Антоцианы в побегах лавра благородного // Бюл. Гл. ботан. сада 1981. Вып. 119. С. 51–54.
13. Масленников П.В., Чупахина Г.Н. Влияние монохроматического света на биосинтез антоцианов // Теоретические и прикладные аспекты экологии и биологии. Калининград: КГУ, 2001. С. 48–51.
14. Левин Г.Г. Влияние возраста и экологических факторов на изменение окраски листьев *Swida alba* (Cornaceae) // Ботан. журн. 2002. Т. 87, № 11. С. 68–73.

Российский государственный университет им. И. Канта,
Калининград

Поступила в редакцию
24.02.2004 г.

SUMMARY

Chupakhina G.N., Maragalova T.S., Petrova N.G. The content of anthocyan pigments as an index of successful plant introduction in the Walnut family (Juglandaceae)

The dynamics of anthocyan accumulation in trees of *Juglans cordiformis* Maxim., *J. regia* L. and *J. rupestris* Engelm., cultivated in Kaliningrad Province, proved to be similar during growing season: the minimum content (77 mcg/g) was in summer, the maximum content in spring and in autumn exceeded the summer values 50–70 times. The anthocyan pools in *J. regia* and *J. cordiformis* were twice as large than in *J. rupestris*. The trees of *J. rupestris* don't bear ripe fruits under introduction into Kaliningrad Province. Thus the accumulation of anthocyan may be an indicator of prospects for introduction.

ЗАЩИТА РАСТЕНИЙ

УДК 632(571.56)

ВРЕДИТЕЛИ ШИШЕК КЕДРА СИБИРСКОГО В ВОСТОЧНОМ ЗАБАЙКАЛЬЕ

В.П. Бобринев, Л.Н. Пак

Вредители шишек кедра сибирского в Восточном Забайкалье составляют группу насекомых, личинки которых развиваются за счет репродуктивных органов данной древесной породы. Особенность таких вредителей – скрытый образ жизни (в шишке). Однако некоторые из них могут перемещаться с одной шишки на другую. Вредители живут в виде разобщенных изолированных групп, поэтому имеют мало естественных врагов в мире насекомых, в результате не подвержены вирусным, бактериальным и грибным заболеваниям.

Жизненный цикл вредителей шишек связан с семеношением кедра. Поэтому, как правило, вредители присутствуют только в тех насаждениях, которые вступили в фазу семеношения. Причем нами установлено, что чем продолжительнее семеношение, тем сильнее повреждаются шишки кедра. Если урожайные годы повторяются в течение 2–3 лет подряд, вредителей в насаждении встречается в несколько раз больше, чем в первый урожайный год после неурожайного.

Кроме того, многие вредители шишек имеют временную диапаузу личинок, которая, как правило, совпадает с периодом неурожая.

Для семенного хозяйства вредители шишек кедра представляют большую угрозу. Особенно ощутим ущерб от вредителей на лесосеменных участках, лесосеменных плантациях и семенных заказниках.

По нашим данным, в период массового размножения урожай семян сокращается в 5–10 раз. При этом резко снижается качество семян, а именно всхожесть и энергия прорастания.

Повреждение шишек влияет также на естественное возобновление кедра. В период размножения вредителей всхожесть кедра под пологом леса и на непокрытых лесом площадях (вырубках и гарях) встречается мало. На местах захоронения семян кедра грызунами и птицами в годы массового размножения вредителей вырастают 1–2 сеянца кедра, тогда как в урожайные годы встречается до 20 всходов и более. Таким образом, успех всего лесосеменного дела тесно связан с необходимостью защиты шишек и семян от вредителей.

Среди вредителей шишек кедра на территории Восточного Забайкалья наиболее распространены: шишковая огневка, шишковая пяденица, хвойная цветочная пяденица, шишковая смолевка.

Шишковая огневка (*Dioryctria abietella* Schiff) – это бабочка, которая повреждает внутренние мягкие части шишек и ядра орехов. Передние крылья узкие, серые, задние беловато-серые. Размах крыльев достигает 20–22 мм. Лёт бабочек в Восточном Забайкалье происходит с конца июня до III декады июля в сумерках [1, 2]. Яйца (2–3 яйца) бабочка откладывает на чешуйки молодых шишек. Яйца сначала имеют белую окраску, а затем становятся малиновыми. Появившиеся гусеницы темно-коричневого цвета с двумя продольными светлыми на спине полосами, с 5 парами брюшных ног, бурой головой делают входные отверстия и находятся в шишках до их опадения, т.е. до конца сентября. Если шишки не опадают, гусеницы выползают из шишек в октябре и на зиму прячутся в подстилку на глубину 7–8 см, образуя белый плоский кокон. Весной гусеницы окукливаются, бабочки вылетают из коконов в конце июня–начале июля. Этот вредитель имеет только одно поколение в год, т.е. одногодичный цикл развития. В одной шишке чаще всего живет 2 гусеницы, хотя встречается до 5 шт. На поверхности шишки выделяются капельки смолы, на которых скапливаются экскременты гусениц. Стержень шишки огневка не повреждает.

Шишковая пяденица (*Eupithecia abietaria* Goeze) – бабочка различной окраски и размеров с размахом крыльев 25–30 см. Летают в июне–июле в сумерках. Бабочки откладывают яйца оранжево-красного цвета по 1–4 шт. на чешуйки молодых шишек. Гусеницы короткие, длиной до 15–17 мм, толстые, сверху грязного мясо-красного цвета, снизу грязно-белые, с черной или темно-коричневой головой. Гусеницы прокладывают ход по спирали вокруг стержня по направлению к вершине шишки, полностью уничтожая семена и основания чешуй. Гусеницы иногда подгрызают стержень, вызывая усыхание шишки. Этот вредитель имеет 1–2-летнюю генерацию за счет диапаузы куколок. Зараженные шишки отличаются от незараженных довольно большим скоплением экскрементов красно-коричневого цвета. В отдельные годы пяденица уничтожает до 50% урожая кедра.

Хвойная цветочная пяденица (*Eupithecia strobilata* Nb.) – бабочка различной окраски с размахом крыльев до 20 см. Лет начинается в июле, на молодую шишку откладывает до 300 яиц. Гусеницы короткие, длиной до 11–12 мм, сверху красновато-бурые, снизу – грязно-белые с 5 светлыми продольными волнистыми полосками. Голова и передняя часть груди желто-бурые. Анальный щиток буровато-желтый с 4 парами щетинок. Гусеницы повреждают только молодые шишки, питаются мякотью нижней части чешуек, зародышами орехов. Окукливается в августе–сентябре. Куколка буро-желтого цвета. Генерация одногодичная. Поврежденная шишка в 2–3 раза меньше обычных размеров. Экскременты более или менее равномерно покрывают всю поверхность шишки. Встречаются шишки, поврежденными двумя вредителями – цветочной пяденицей и шишковой огневкой.

Шишковая смолевка (*Pissodes validirostris* Gyll) – жук длиной 6–8 мм красноватого цвета с бурыми светлыми полосами на надкрыльях. Жуки летают в мае и делают “уколы” на шишках, которые затем затекают смолой. В июне самка откладывает по 1–4 яйца на шишку, делая отверстия и приклеивая их к шишке. Появившиеся личинки в июле питаются и окукливаются внутри шишки. Затем молодые жуки в августе–сентябре прогрызают ход и вылетают до опадения шишки. Зимуют в подстилке. Генерация одногодичная.

В практике защиты семенных участков в Восточном Забайкалье чаще всего применяют наземный метод борьбы с использованием генератора ЛГО, ранцевого опрыскивателя ОМР-2.

Результаты наших исследований показали, что эффективными способами борьбы с вредителями в данном регионе служат следующие: против шишковой огневки – 2,5%-ный раствор рогора (действующего вещества) с расходом препарата 10 кг/га (обработку проводят в конце июня–начале июля), против шишковой пяденицы указанная концентрация раствора увеличивается в 3 раза. Против смолевки и других вредителей шишек кедра можно использовать энтобактерин (3%-ный). Для борьбы с огневками, пяденицами можно также использовать 0,3%-ный водный раствор лепидоцида С.К.

ЛИТЕРАТУРА

1. Флоров Д.Н. Вредители сибирского кедра. Иркутск: Кн. изд-во, 1951. 122 с.
2. Бобринев В.П., Пак Л.Н., Фищенко В.В. Кедровые леса Восточного Забайкалья. Новосибирск: Наука, 2004. 264 с.

Институт природных ресурсов, экологии и криологии СО РАН,
Чита

Поступила в редакцию
5.08.2004 г.

SUMMARY

Bobrinev V.P., Pak L.N. Pests of cedar pine cones in East Transbaikalian Region

The damage by pests reduces cedar pine seed yield by 40–50% and hinders forest restoration in Siberia. The measures for plant protection and pest control are recommended.

УДК 006.3

XVII МЕЖДУНАРОДНЫЙ БОТАНИЧЕСКИЙ КОНГРЕСС: ТЕНДЕНЦИИ РАЗВИТИЯ БИОЛОГИИ РАСТЕНИЙ В НАЧАЛЕ XXI ВЕКА

Е.Б. Кириченко

XVII Международный ботанический конгресс состоялся с 17 по 23 июля 2005 г. в Вене (Австрия). Он был организован Венским университетом, научная программа была подготовлена и осуществлена Институтом ботаники Венского университета. В проведении Конгресса и организации сопутствующих мероприятий принимали активное участие сотрудники Венской медицинской академии, Музея естественной истории, Университета природных ресурсов и прикладной биологии.

Конгресс проходил в Международном центре "Австрия", в котором созданы все необходимые условия для проведения крупных научных собраний с многотысячной аудиторией участников.

В работе Конгресса участвовало около 4000 докладчиков. Участниками Конгресса было представлено 30 пленарных лекций по общим проблемам ботаники и фитобиологии, 1400 симпозиальных докладов и 2540 стендовых докладов. Основная программа каждого из шести рабочих дней Конгресса состояла из серии 5 лекций, двух серий по 7 устных сообщений на 14 одновременно проводившихся симпозиумах и двух сессиях, посвященных рассмотрению стендовых докладов.

Обрисовать в одной статье полную картину Конгресса и исчерпывающим образом проанализировать материалы, изложенные хотя бы в десятой части сообщений, не представляется возможным. Поэтому ограничимся рассмотрением наиболее общих черт этого события и коснемся ряда проблем, освещенных в устных и стендовых докладах, в которых отразились тенденции развития биологии растений на современном этапе.

На церемонии открытия участников Конгресса приветствовали от имени президента страны мэр г. Вены г. М. Наурл, от имени правительства министр науки и образования Е. Gehrger, ректор Венского университета, президент XVII МБК профессор Марианна Попп (М. Poppe). В выступлении президента XVI МБК, директора Миссурийского ботанического сада в Сент-Луисе (США) профессора Питера Ревина (P. Raven) был дан анализ новейших достижений бота-

нической науки за шестилетний период, прошедший после предыдущего международного ботанического конгресса.

Во вступительной лекции профессора Вашингтонского университета Дитера фон Веттштейна (D. von Wettstein) "Биология растений в XXI веке" были подытожены успехи, достигнутые во второй половине минувшего столетия в развитии основных направлений молекулярной биологии растений, дана оценка сложившегося общего состояния фитобиологических исследований и перспектив их прогрессивного развития на предстоящем этапе.

Оргкомитетом была выбрана интересная композиция тем пленарных лекций по актуальным вопросам науки о растениях для обсуждения со значительным (около 20% от общей численности участников) представительством слушателей. Ниже приведен перечень проблем, рассмотренных в этих лекциях и их авторы.

1.1 Эволюция покрытосеменных и классификация с использованием данных ДНК. Обзор результатов за последние 15 лет. *M. Chase.*

1.2 Аллелопатия: проблемы и достижения. *Inderjit.*

1.3 Геномы и эпигеномы растений. *R. Martienssen.*

1.4 Оценка экосистем третьего тысячелетия. *H.M. Mooney.*

1.5 Преимущества использования фитотроники в экспериментальных исследованиях экосистем и глобальных изменений в биосфере. *B. Osmond.*

2.1 Пыльца и споры: ключевые подходы к пониманию биоразнообразия Земли. *S. Blackmore.*

2.2 Сайленсинг РНК: черный ящик генетики? *D. Baulcombe.*

2.3 Экспансия и активность "чужеродных" растений: опасения, реальность и неопределенность. *M. Rejmanek.*

2.4 Последовательный сигналинг Нод-фактора на основных этапах формирования корневых клубеньков. *T. Bisseling.*

2.5 Механизмы ответных реакций растений на глобальные изменения атмосферы. *S. Long.*

3.1 Биомиметика растений: достижения и проблемы. *G. Jeronimidis.*

3.2 Контроль роста пыльцевой трубки у цветковых растений. *P. Hepler.*

3.3 Сравнительная филогения семенных растений. *F. Ehrendorfer.*

3.4 Фитогормоны: исследования на молекулярном и организменном уровнях. *E. Beck.*

3.5 Метабомика: метаболизм фенольных соединений у арабидопсиса. *N. Lewis.*

4.1 Зеленый покров Земли в изменяющейся атмосфере. *C. Korner.*

4.2 Развитие аллометрии растений: особенности характеристик в ряду от мхов до деревьев. *K.J. Niklas.*

4.3 Растения, люди и фитохимические препараты. *P.A. Cox.*

4.4 Роль корреляционных черт во взаимоотношениях растений и насекомых. *L. Adler.*

4.5 Притягательные стороны экономической ботаники: биотехнология и молекулярная биология *THEOBROMA CACAO*. *R. Lieberei.*

5.1 Трансгенные пищевые растения третьего мира. *J. Thomson.*

5.2 Ископаемые объекты и эволюция покрытосеменных. *D. Dilcher.*

5.3 Инвазивное растение: масштабная проблема или вопрос для выяснения? *R. Hobbs.*

5.4 Единый взгляд на трансдукцию сигнала у растений. *H. Hirt.*

5.5 Соответствуют ли методы исследования современному этапу развития эволюционной теории? *M. Pigliucci.*

6.1 Эпигенетика растений: связь между информационной РНК и модификациями хроматина. *M. Matzke*.

6.2 CD-ROM и биология растительной клетки. *B. Gunning*.

6.3 Этноботаника Африки. *P. Bukenya-Ziraba*.

6.4 Филогеография растений в Альпах. *P. Taberlet*.

6.5 Геномика и филогения. *W. Martin*.

Большая часть докладов по традиционным направлениям собственно ботанических исследований была посвящена проблемам прогнозирования и диагностики состояния растительного мира планеты, континентальных и региональных флор, актуальным вопросам геоботаники, биогеографии, систематики и филогении растений. Особое внимание было уделено дискуссионным аспектам классификации крупных таксонов и развитию новых подходов систематизации в области флористики. Было констатировано, что после этапа применения множественных таксономических подходов и методик настало время целостного, интегративного синтеза. Эта область ботанической науки получила название синтаксономии. В настоящее время происходит выработка методологических и теоретических оснований этой дисциплины. Отличительные особенности ее – это предпочтительная опора на количественные методы и критериальные оценки в крупномасштабных анализах, применение емких баз данных, использование новых понятий, таких, например, как, “синтетическая флора”, и новых формализованных приемов определения типов растительности и т.д. (М. Chytry, Греция; V. Mosbrugger, ФРГ; С. Chiou, Тайвань; G. Kuhn, Германия).

Рассмотрен многогранный комплекс проблем, касающихся взаимоотношений растений с клубеньковыми, ассоциативными и свободноживущими бактериями, грибами и насекомыми-опылителями (С. Walaga, Австрия; U. Korpe, Германия; A. Duongpaeng, Тайланд; A. Dafni, Израиль; H.R. Etebarian, Иран). Дан анализ особенностей взаимодействий с опылителями-специалистами, привлекаемых цветком исключительно одного вида и опылителями-генералистами, одинаково привлекаемых цветками многих видов растений. В рамках рассмотрения специфики множественных взаимодействий растений с другими организмами и взаимодействий между видами растений получили оценку состояния разработок проблем биоразнообразия и проблем анализа сложных живых систем (L. Adler, США; K.E. Theiss США; J.E. Gresswel, Великобритания; J.D. Thomson, Канада).

В то же время рассматривались вопросы родовой и видовой специфики метаболизма в рамках проблематики, связанной с биологическими основами, разнообразия растений, т.е. фиторазнообразия (A. Jalba, Дания; P. Pushpanagan, Индия). Нельзя не отметить, что в последний период произошло сильное смешение понятийного аппарата этих двух областей исследований – биоразнообразия и фиторазнообразия.

Исключительное внимание в большой серии докладов было сосредоточено на рассмотрении характера глобальных изменений в биосфере Земли и их влияния на состояние растительного мира, фитосферы планеты.

В пленарной лекции Б. Осмонда (B. Osmond, Германия) были показаны возможности и преимущества применения новейших фитотронных средств для раскрытия потенциальных последствий глобальных изменений природной среды в фотосинтетической деятельности древесных растений в лесных ценозах. Были представлены результаты изучения особенностей ассимиляции CO₂ растениями *Populus deltoides*, культивировавшихся в течение 4 лет

при повышенной концентрации углекислоты в атмосфере (400, 800 и 1200 ppm). Эксперименты были выполнены на новой установке Биосфера 2 в научном центре в г. Jülich (Institut of Chemistry and Dynamics of the Geosphere, III- Phytosphere, Германия). Установлены существенные изменения органогенеза, накопления биомассы, локализации усвоенного меченого углерода, а также градиентов локализации элементов минерального питания по высоте растений тополя при многолетней их жизнедеятельности в атмосфере высоких концентраций углекислоты.

Было констатирувано, что глобальные изменения вызывают аномалии на уровне генов, генотипа растительного организма, взаимосвязей растений с другими организмами и в конечном итоге нарушают функциональную целостность биоценозов и экосистем. К категориям глобальных изменений относятся следующие явления планетарного масштаба: а) повышение концентрации CO_2 и метана в атмосфере; б) изменение (потепление) климата; в) изменение состояния озонового слоя в стратосфере и усиление притока ультрафиолетовой радиации в низких слоях атмосферы; г) повышение концентрации озона в атмосфере; д) химическое, биологическое и радиационное загрязнение почвенного покрова и Мирового океана.

Глобальные изменения в природной среде отражаются на функциях растительного покрова, годовичных и сезонных ритмах жизнедеятельности лесов, плодовых насаждений, плантаций технических растений и посевов сельскохозяйственных культур. Новые проблемы фитобиологии, порожденные этими явлениями, и новые условия приложений результатов исследований в этой сфере обсуждались на симпозиумах “Экономическая ботаника и освоение тропических растений”, “Ответные реакции растений на зимний стресс: от уровня экосистем до гена”, “Растения и ультрафиолетовая радиация: от фотобиологии до биосферы”. Развитие этих направлений исследований было стимулировано совершенствованием методологических подходов, теоретического арсенала и прорывом в создании соответствующего научного инструментария, специальной аппаратуры. Важную роль в разработке комплексных и междисциплинарных проблем приобрели экономическая ботаника и инновационная фитобиотехнология. В связи с этим заметный интерес был проявлен к докладам, в которых освещались результаты освоения экономически важных и новых пищевых, ароматических, лекарственных, технических и декоративных растений (S. Mapelli, Италия; D. Selmar, Германия; C. Rohsius, Германия; N.M. Ramaswamy, Индия; M.A.B. Miah, Бангладеш; O.I. Nandi, Швейцария).

Пристальное внимание исследователей привлекают генетические и эпигенетические изменения у полиплоидов. Сформировалось ясное представление, что полиплоиды характеризуются не только суммой хромосомных чисел. В полиплоидах вследствие увеличения числа хромосом запускаются процессы динамичных генетических и эпигенетических изменений, модифицирующих доминантность ядра, метилирование ДНК, сайлесинг и активацию генов и транспозонов, что в конечном итоге формирует новые фенотипы растений. У естественных и искусственных полиплоидов, принадлежащих к разным таксонам, эпигенетические изменения происходят по-разному и по-разному закрепляются в эволюционном процессе (A.A. Levy, Израиль; C. Pires, США; T. Schwarzacher, Великобритания).

Специальный симпозиум был посвящен вопросам нелинейной динамики и пространственно-временным принципам в биологии растений. Академик М. Телле (M. Thellier, Франция) руководитель лаборатории молекулярных ансамблей Уни-

верситета г. Руана (Франция), представил изящные математические решения в описании “функционально-детерминированных структур” у высших растений и дрожжей. Л. Недбал (L. Nedbal, Греция) представил результаты применения методов нелинейной динамики в исследованиях механизмов адаптации фотосинтезирующего аппарата в флуктуирующем свете. А. Монтейро (J.A. Monteiro, Швейцария) показал как поддерживается гомеостаз растений при водном дефиците в результате сложнейших динамических взаимодействий и функционирования сигнальных сетей.

Рассмотрению проблем фотосинтеза были посвящены симпозиумы “Структурная организация Фотосистем I и II”, “Фотосинтетическая фиксация углекислоты” и некоторые другие симпозиумы. Были представлены новые данные о применении рентгеноструктурного анализа в исследовании молекулярной организации светособирающего комплекса и реакционных центров ФС I и II, об участии бикарбоната в актах фотоокисления воды, о возможностях улучшения свойств энзиматического комплекса хлоропластов и их способности осуществлять дискриминацию молекул CO_2 и O_2 (В.В. Климов, Россия; J. Barber, Великобритания; S. Gutteridge, США). Все же в сравнении с предыдущими ботаническими конгрессами на данном конгрессе проблемам фотосинтеза было уделено относительно ограниченное внимание.

Специальные симпозиумы были проведены по вопросам биосинтеза и метаболизма ДНК, РНК, белков, фитогормонов, флавоноидов, углеводов, фенилпропаноидов, физиологической роли неорганических фосфатов. Доклад Н. Баттля (N.H. Battley, Великобритания), был посвящен истории эволюции учения о механизмах генеративного развития и цветения. Согласно современной трактовке цветение обеспечивается видоспецифичной системой активированных генов. В реализации этого многогранного процесса важное участие принимают фитогормоны, микрорибонуклеиновые кислоты, сигнальные соединения (G.G. Simpson, Великобритания; Л.В. Ковалева, Россия; W.M. Fereira, Бразилия; G. An, Республика Корея; I. Machackova, Чехия; И.Г. Тараканов, Россия).

Новые подходы к развитию филогении и эволюционной биохимии растений были освещены в докладах симпозиума “Исследования древних ДНК растений”. Авторы представленных работ настаивали на важности поиска “останков” растений, сохранившихся в течение тысячелетий. Лишь их изучение может позволить сделать достоверные выводы об изменениях, претерпеваемых ботаническими объектами в эволюционном времени. В частности, история эволюции кукурузы на американском континенте была уточнена путем анализа фрагментов ДНК зерновок и пыльцы диких сородичей кукурузы (теосинте и трипсакум), возраст которых был равен 4000 и 2500 лет. Такой подход, включающий также анализ древних гербарных образцов, становится перспективным и в археогенетике (V. Despres, Австрия; T. Brown, Великобритания; R.J. Giles, Великобритания; H.B. Gross, Нидерланды). Для анализа древних ДНК используют модифицированные методы секвенирования и амплификации фрагментов молекул ДНК, образующихся в результате их деградации в течение тысячелетий.

Значительное место в программе Конгресса было отведено докладам, в которых рассматривались проблемы геномики, протеомики и метабомики. Развитие этих направлений исследований определили облик биологии растений в последние десятилетия. Было констатировано, что дальнейший прогресс этих дисциплин очень важен для успешного развития системной биологии растений на предстоящем этапе. В то же время очень важно обеспечить создание соответствующей экспериментальной базы, включающей приборы и методы для прижизненных исследований и регистрации активности жизнедеятельности рас-

тений в полевых и природных условиях (R. Velpoorte, Нидерланды; J. Saukel, Австрия; C. Seger, Австрия).

На целом ряде симпозиумов рассматривали вопросы устойчивости растений к неблагоприятным абиотическим, биотическим и антропогенным факторам. Были рассмотрены новые результаты изучения функций сигнальных систем и сигнальных соединений (в частности NO) и стратегий выживания растений в крайних условиях обитания. Наряду с исследованием механизмов адаптации к действию отдельных стресс-факторов все больше внимания уделяется расшифровке эффектов и адаптационных ответов растений к одновременному действию стрессов различной природы при непрерывном изменении их напряженности (D. Bartels, Германия; Cl. Jonak, Австрия; Д.М. Гродзинский, Украина; С. Queitsch, США; A. Novoplansky, Израиль; В.П. Холодова, Россия; J. Durner, Германия; Е.Б. Кириченко, Россия; Н.Н. Мусиенко, Н.Ю. Таран, А.А. Оканенко, Украина).

Исключительный интерес и оживленную дискуссию вызвали доклады, в которых были освещены варианты концепции программируемой смерти и апоптоза растительной клетки. В последние годы интенсивно исследуются физиолого-биохимические свойства недавно открытой “органеллы смерти” – ридиносомы. Она обнаруживается в клетках деградирующих тканей, в тканях, находящихся в состоянии коллапса (эндосперм прорастающего семени). В ридиносомах выявлена высокая активность цистеин пептидаз и каспаз (K. Apel, Швейцария; H. Uchimya, Япония; A. Zuppin, C. Andreoli, Италия; Y. Makitu, Япония). В контексте развития учения о программируемой смерти клетки сформировалось новое воззрение о функциональной роли активных форм кислорода в растениях. Если исходить из представлений, что эволюция растений происходила в условиях аэробноза, а свободные радикалы суть продукты аэробноза, то объективно им не следует приписывать лишь деструктивную роль в фотосинтезирующей клетке. Показано, что активные формы кислорода могут выполнять “созидательную” функцию в процессах морфогенеза и участвуют в функционировании защитных механизмов при стрессах.

Достойное место в программе Конгресса было отведено рассмотрению места и роли ботанических садов в современном мире. В настоящий период в 153 странах функционирует 2473 ботанических сада, обладающие мировыми и региональными коллекциями живых растений, богатыми семенотеками, криобанками семян, меристем, пыльцы. Располагая такими генофондами, ботанические сады играют центральную роль в сохранении и обогащении национальных сокровищниц генетических ресурсов растений, в их изучении и освоении для целей устойчивого экономического развития государств и осуществляют огромную просветительскую и образовательную деятельность. В этих целях важную организационную и координационную работу выполняют Международная ассоциация ботанических садов и советы ботанических садов различных государств, в том числе и в России (P. Wyse Jackson; D.A. Rae, Великобритания; M.M. Ramsay, Великобритания; I.E. Hernandez Bermejo, Испания; S. He, Китай).

В рамках программы Конгресса были организованы выставки книг и биологических журналов, научных приборов и оборудования. В составе издательских фирм были представлены Koeltz Scientific Books, Missouri Botanical Garden Press, Journal of Experimental Botany, Elsevier Oxford, UK и многие другие известные издательства, выпускающие литературу по биологии растений. Среди приборостроительных организаций были представлены ADC Bioscientific, CLF Plant Sciences, Hansatech Instruments, New England Biolab, Dynamax и многие другие. Новейшие выставленные приборы и системы включали новинки, предназна-

ченные для молекулярных и нанобиотехнологических исследований, для прижизненных исследований с сохранением нативного состояния изучаемых объектов и для регистрации данных при слежении за изменением жизнеспособности крупномерных растений в посевах, насаждениях, лесных массивах в суточном, сезонном и годичном циклах их жизнедеятельности. В этих сопутствующих Конгрессу мероприятиях российские издательские и приборостроительные организации участия не принимали, что, по-видимому, не может считаться выигранным для их дальнейшего эффективного развития.

Состоявшийся ботанический Конгресс, как и другие международные научные собрания, отразил изменения направлений поиска и форм взаимоотношений между сообществами исследователей разных стран. Характер совершенствования организации исследовательских процессов в зарубежных странах проявился в определенной мере в особенностях сделанных докладов. Большая часть докладов представляла собой результат совместных исследований представителей различных учреждений, ВУЗов и частных компаний многих стран. Доклады отличались высокой степенью теоретического осмысления проблемы. Вместе с тем немало докладов при высокой степени своей фундаментальности одновременно отличались выраженной прикладной значимостью для сельского хозяйства, лесопромышленного комплекса, здравоохранения, охраны окружающей среды и т.д. Авторами интересных докладов были молодые исследователи из стран Ближнего Востока, Африки, Австралии, Южной Америки и Юго-Восточной Азии.

Участие представителей российской ботанической школы было ограниченным в сравнении с зарубежными странами. В материалах Конгресса было опубликовано около 150 тезисов отечественных авторов. Непосредственное участие приняли немногим более трети из них (от МГУ им. М.В. Ломоносова, Санкт-Петербургского университета и БИН РАН по ~15 участников, ГБС РАН – 7, ИФПБ РАН – 1, ИФР РАН – 3, МСХА – 1). Устные и стендовые доклады отечественных авторов были представлены достойным образом. Но если принять во внимание, что среди 30 пленарных докладчиков и 150 организаторов симпозиумов не было ни одного представителя России, вряд ли это положение можно считать нормальным.

Главные итоги Конгресса, с нашей точки зрения, можно видеть в следующем.

1. XVII МБК показал, что современное сообщество ботаников и фитобиологов – важнейшая составляющая мирового корпуса биологической науки. Оно решает задачи биологического обеспечения устойчивого экономического развития государств.

2. Глобальные изменения природной среды, проявляющиеся на современном этапе, таят в себе огромный потенциал отрицательных последствий для функционирования растительного мира, фитосферы Земли. В этой ситуации на первый план выдвинулись вопросы воздействия глобальных изменений на состояние природной среды, реализацию планетарных циклов углерода, кислорода, азота, фосфора и серы, эволюцию фитосферы на современном этапе.

3. Вследствие произошедших за три последних десятилетия изменений в состоянии ноосферы наиболее актуальными задачами является развитие следующих направлений фитобиологии:

функциональные системы и механизмы, определяющие разнообразие растений;

фундаментальная биология EX-SITU культивирования растений;

множественные взаимодействия растений с другими организмами и биоразнообразие;

геномика, протеомика и метаболомика растений в условиях глобальных изменений природной среды.

4. Главными обязанностями ботанических садов мира в настоящем и будущем являются следующие:

освоение, поддержание и воспроизводство растительных ресурсов; формирование биологического мировоззрения, экологической культуры, эстетическое воспитание и повышение качества жизни населения; развитие международной сети обмена генофондом растений между ботсадами (IPEN);

перевод в состав коллекций живых растений на территориях садов 60% видов, которым угрожает исчезновение и реинтродукция 10% редких видов в природные биоценозы (до 2010 г.).

5. Весь комплекс достижений фитобиологии за минувший век и новые успехи, которые будут достигнуты наукой о растениях в предстоящий период, должны быть всеобъемлюще, оперативно и эффективно использованы для решения насущных проблем человечества, т.е. для преодоления голода, нищеты и болезней, облагораживания природной среды, обеспечения гармоничных взаимоотношений человека и природы.

Следующий XVIII МБК состоится в 2011 г. в Мельбурне (Австралия).

Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН,
Москва

Поступила в редакцию
24.12.2005 г.

SUMMARY

Kirichenko E.B. XVII International Botanical Congress: the tendencies of plant biology development at the beginning of the XXI century

The analytical survey of reports, delivered at the Congress (July 16–23, 2005, Vienna, Austria) is presented. The basic trends in modern development of botanical science are discussed in detail.

УДК 58.006(471.341)

БОТАНИЧЕСКИЙ САД НИЖЕГОРОДСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА ИМ. Н.И. ЛОБАЧЕВСКОГО

Е.В. Синёва

Ботанический сад ННГУ был основан в 1934 г. С.С. Станковым – профессором Горьковского, а затем Московского университетов. Основу дендрологической коллекции заложили проф. Д.С. Аверкиев и канд. биол. наук С.В. Сиднева, коллекции травянистых растений – С.Л. Кубланова. В годы Великой Отечественной войны основным направлением было выращивание лекарственных растений для нужд фронта и тыла, а в послевоенные годы – снабжение города и

области саженцами плодово-ягодных культур. Н.П. Зернов выводит 6 новых сортов малины и 5 сортов земляники. Дендрарий нашего ботанического сада становится родоначальником древесной коллекции ГБС АН СССР в Москве, куда специально была переведена в 1953 г. С.В. Сиднева. В 1960-х годах директор ботанического сада С.Е. Антонова выводит около 50 сортов гладиолусов. На базе ботанического сада проводят исследования и учебную работу ведущие преподаватели кафедр биологического факультета ННГУ, выполнено 15 кандидатских и 2 докторские диссертации. Первоначально под ботанический сад отводилось 230 га, однако со временем эта площадь значительно сократилась, и сейчас он занимает около 36 га. Почти 70 лет специалисты ботанического сада ННГУ им. Н.И. Лобачевского собирали и изучали коллекцию растений со всего мира, которая в настоящее время насчитывает около 4000 наименований. Это уникальная база для научных и учебных работ эколога-биологического направления, акклиматизации и селекции растений, их интродукции с целью демонстрации биоразнообразия нашего региона. Даже во время войны работникам ботанического сада ценой невероятных усилий удалось сохранить уникальную коллекцию.

Территория сада включает экспозиционную часть, содержащую коллекции растений и питомники, административную часть, занятую административными и хозяйственными постройками, а также естественные растительные сообщества (экологические участки), которые занимают пятую часть сада.

Основной экспозицией сада является дендрарий (19,2 га), где представлены более 1500 таксонов 160 родов растений. Здесь можно видеть и основные виды местной флоры и редкие, экзотические растения Азии, Европы и Северной Америки.

Коллекция вересковых представлена 124 таксонами 19 родов и является одной из лучших в регионе.

Впечатляет коллекция деревянистых лиан, которая насчитывает в настоящее время 174 наименования растений из 13 семейств.

В последнее время активно пополняется коллекция альпийских растений, а всего коллекция травянистых насчитывает 479 таксонов.

Ежегодно осуществляется мониторинг территории ботанического сада и ведется учет аборигенной и адвентивной растительности. Список растений данной группы включает 351 вид из 50 семейств.

На территории сада естественно произрастают и культивируются растения 63 видов различных категорий редкости, в том числе 29 видов из Красной книги России.

Коллекция растений закрытого грунта насчитывает 523 таксона из 88 семейств. В нее входят редкие и реликтовые растения, включенные в Российскую и Международную Красные книги (22 вида). Представляют ценность великовозрастные экземпляры таких растений, как саговники (1941 г. посадки), магнолия крупноцветковая (1941), фикусы (1941–1965), гинкго (1937) и многие другие. Прекрасные агавы, величественные пальмы, изысканные орхидеи, магнолия, мощные фикусы и мимоза вызывают неизменный интерес у посетителей оранжереи.

Ботанический сад ведет свою деятельность в нескольких направлениях.

1. Образовательная. Богатство природного комплекса территории позволяет организовывать полевые практики по широкому профилю экологических и ботанических дисциплин. В 2002 г. на базе ботанического сада организованы курсы для профессиональных садовников и любителей-садоводов в объеме 300 ч, 50 из которых занимают практические занятия.

2. **Научная.** В своей деятельности Ботанический сад руководствуется программой ОБН РАН “Проблемы общей биологии и экологии: рациональное использование биологических ресурсов”:

- разработка теоретических основ и методов интродукции растений;
- анализ интродукционных фондов дикорастущей и культурной флоры;
- разработка научных основ сохранения редких и исчезающих видов растений;
- разработка методов воспроизводства вводимых в культуру растений, размножения растений по различным технологиям;
- изучение селекционно-генетических основ продуктивности растений: проводится изучение перспективности рода шелковица и рода голубика. В условиях сада получено 20 авторских гибридов растений рода рододендрон;
- диагностика, изучение механизмов повышения солеустойчивости растений для создания живых систем в городских условиях;
- освоение биотехнологических методов размножения растений. Данное направление позволит использовать новейшие достижения науки в области технологии живых систем, получить новые среды и клоны растений, интенсифицировать работы по реинтродукции исчезающих видов растений;
- разработка научных основ фитомелиорации и декоративного цветоводства. Только за последние два года на территории сада созданы моховой садик, альпинарий, заложена экспозиция лиан.

3. **Просветительская.** Увеличивается интерес к Ботаническому саду как источнику знаний о природе. Ежегодно только в составе экскурсий ботанический сад посещают более 1500 человек. На территории сада ежегодно во время летних каникул работает межшкольный экологический лагерь (около 100 детей). На базе коллекции и под руководством специалистов Ботанического сада проводят исследования члены научного общества учащихся.

4. В последнее время ботанические сады всего мира осуществляют решение еще одной задачи – **сохранение генофонда растений**, что в условиях нарушенной экологической обстановки приобретает все большую актуальность. В отличие от заповедников и национальных парков ботанические сады имеют возможность изучать и размножать редкие растения.

5. **Garden-деятельность**, т.е. деятельность по сохранению и совершенствованию коллекции растений: создание экспозиций, уход за растениями, обмен посадочным материалом и информацией с другими ботаническими садами России и 40 стран мира. Более 100 лет ботанические сады поддерживают традицию бесплатного обмена семенами. Наш сад ежегодно предлагает семена растений около 500 наименований.

6. **Озеленительская.** Ежегодно ботанический сад ННГУ выделяет посадочный материал древесных растений для школьных дендрариев и детских садов, горожанам для озеленения жилых микрорайонов. Специалисты ботанического сада консультируют население по вопросам озеленения.

7. **Производственная.** В современных экономических условиях средств на содержание коллекции ботанического сада не хватает, в связи с чем работники ботанического сада выращивают и реализуют посадочный материал декоративных растений для озеленения как индивидуальных участков, так и территорий промышленных предприятий.

8. **Туристическая.** Расположение ботанического сада в черте города, прекрасные экспозиции растений, благополучная экологическая обстановка создают все условия для отдыха горожан. Группы растений, представляющие особый

интерес, включают в себя рододендроны и другие вересковые, сирени, чубушники, розы, барбарисы, скумпии и катальпы, древесные лианы, коллекции альпийских, хвойных и тропических растений.

9. Ботанический сад ННГУ им. Лобачевского попадает под действие Закона Российской Федерации об особо охраняемых природных территориях, так как является Памятником природы местного значения и природно-культурного наследия Нижнего Новгорода.

В последнее время специалисты ботанического сада обращают внимание на проблемы, связанные с озеленением именно крупных промышленных центров, например

- изучение, диагностика и повышение солеустойчивости различных видов и форм растений, что позволит решить проблему озеленения проблемных зон с повышенной химической загрязненностью;
- изучение нового и перспективного для нашей страны направления в ландшафте – озеленение крыш зданий. По данным Р. Шуберта и М. Майстерхауза, 150 м² “травяной кровли” обеспечивают годовую потребность в кислороде для 100 человек. Кроме этого, растения на крышах улавливают до 50% пыли, снижают перепад температур, уровень шума, служат дополнительным утеплением кровли, защищают ее от механических повреждений, а главное – нормализуют влажность воздуха на территории предприятия и устраняют выделение вредных летучих веществ при перегреве покрытия крыши.

Ботанический сад ННГУ им. Н.И. Лобачевского – уникальный объект, созданный усилиями поколений ученых нашей страны. Наш долг не только сохранить, но и полностью использовать его потенциал, преумножить его богатства, чтобы он продолжал оставаться одной из самых ярких достопримечательностей нашего города.

SUMMARY

Sineva E.V. The Botanical Garden of Nizhny Novgorod State University named after N.I. Lobachevsky

The 70-year history of the Botanical Garden is elucidated. The data on Garden's botanical collections, main trends in scientific investigations and results of research work are presented.

УДК 019.941

НОВАЯ КНИГА ПО ЭМБРИОКУЛЬТУРЕ ПЛОДОВЫХ РАСТЕНИЙ¹

Е.Б. Кириченко

Эмбриокультура высших растений имеет продолжительную и многоплановую историю. В литературе сохранились упоминания о начинаниях ботаников по выращиванию изолированных зародышей, предпринятых во второй половине XVIII (Bonnet, 1754) и XIX (Sachs, 1859) вв., когда еще не были изучены основные свойства элементов репродуктивной сферы. Многочисленные исследования, выполненные до 30-х годов XX в., позволили установить способность к прорастанию зрелых зародышей, лишенных питательных тканей семени. Однако для решения реальных задач, связанных с культивированием незрелых зародышей, необходимо было создать целый ряд основополагающих теорий и учений. Этому, в частности, способствовало открытие клеточной организации растительного организма Т. Шваном и М.Я. Шлейденом (1838–1839) и митотического деления клетки И.Д. Чистяковым (1878–1879), развитие теории двойного оплодотворения С.Г. Навашиным (1898) и учения о специфике развития оплодотворенных семязачек открытосеменных растений в работах И.Н. Горожанина (1880, 1883) и В.М. Арнольди (1900, 1906). Начальный этап разработки метода эмбриокультуры зародышей *in vitro* относят к первой четверти минувшего века и связывают с именами Е. Ханнига (1908), К. Дитриха (1924), Ф. Лайбаха (1925). Однако серьезные успехи последовали лишь после создания Ф. Уайтом (1932) и Р. Готре (1937) метода культуры тканей растений *in vitro*. Целостные растения из изолированных зародышей получили М. Монние (1968–1973), Р. Моне (1968). С этих пор началась дифференциация направлений исследований по культивированию элементов репродуктивной системы растений.

В 1960-е годы многогранные работы по культивированию изолированных зародышей, органов и тканей были развернуты в Российской Федерации и других бывших республиках СССР и активно развивались до середины последнего десятилетия XX в. Одним из центров развития фитобиотехнологии стал Никитский ботанический сад Академии аграрных наук Украины. Большая заслуга в становлении данного направления исследований принадлежала доктору биологических наук

¹ Здруйковская-Рихтер А.И. Эмбриокультура изолированных зародышей, генеративных структур и получение новых форм растений. Ялта: Изд. Никит. ботан. сада. 2003. 364 с.

А.И. Здруйковской-Рихтер. Рассматриваемая монография “Эмбриокультура изолированных зародышей, генеративных структур и получение новых форм растений” является итоговым произведением автора, в котором обобщены результаты экспериментальных разработок, выполненных в НГБС в период с 1950 по 1993 г.

В монографии дан детальный анализ результатов исследований отечественных и зарубежных авторов по культуре изолированных зародышей, пыльников, оплодотворенных семязпочек и созданию новых форм растений с улучшенными свойствами. Особое внимание уделено оценке успехов использования достижений эмбриокультуры в области межродовой и межвидовой гибридизации хлебных злаков и других ботанических объектов.

В монографии подробно проанализированы особенности роста и развития изолированных незрелых зародышей на различных питательных средах. Показана роль минеральных элементов, аминокислот, углеводов, регуляторов роста, фитогормонов и экстрактов из различных органов в регенерации растений из изолированных генеративных структур. Подчеркнуто, что сложные экстракты генеративных структур особенно эффективны при культивировании недоразвитых зародышей, которые образуются в опытах по отдаленной гибридизации и индуцированном апомиксисе.

Автором признается, что в литературе мало сведений о действии температуры и света на развитие зародышей в культуре. На основании собственных результатов, сделано заключение о положительном влиянии естественного освещения на культивируемые зародыши. Показано, что реакция зародышей на действие абиотических факторов определяется генотипическими особенностями материнских растений, систематическим положением вида.

В книге представлен богатый экспериментальный материал об особенностях морфогенеза *in vitro* цветков и завязей, изолированных неоплодотворенных *in vivo* и оплодотворенных *in vitro* семязпочек, а также изолированных зародышей при культивировании совместно с эндоспермом.

Главное достоинство монографии состоит в освещении опыта культивирования *in vitro* зародышей плодовых растений, оценке физиологической роли факторов, определяющих репродукцию целостных растений в эмбриокультуре.

Большой интерес вызывают данные по соматическому эмбриогенезу и развитию органов в тканях изолированных зародышей и семязпочек плодовых (черешня, персик, миндаль, нектарин, абрикос) растений.

В эмбриокультуре изолированных зародышей плодовых растений убедительно показаны свойства тотипотентности клеток.

Важным итогом выполненных автором и представленных в книге масштабных разработок явилось получение полноценных растений из эмбрионидов плодовых растений. Это раскрывает перспективу повышения эффективности селекционного процесса по созданию новых форм, сортов и гибридов экономически привлекательных видов.

В книге представлена практически полная библиография по рассматриваемой теме.

Монография является убедительным свидетельством преданного служения А.И. Здруйковской-Рихтер избранному призванию. Автор посвятила это итоговое произведение светлой памяти своих учителей Б.П. Токина и В.А. Поддубной-Арнольди.

SUMMARY

Kirichenko E.B. A new book on embryonal culture of fruit plants

(A review of the book "Embryonal culture of isolated embryos, generative structures and creation of new plant forms" by A.I. Zdruikovskaya-Rikhter. Yalta: Edition of Nikita Botanical Garden, 2003. 364 pp.)

The contents of conclusive monograph, devoted to achievements in the field of fruit plant embryoculture in vitro, are analyzed in brief. Perennial fruit plant species are the specific object of investigations, carried out in Nikita Botanical Garden. The state of research work in the field of embryoculture and the results of author's original studies are presented. The best qualities of the book are an elucidation of the experience on embryo cultivation in vitro, an explanation for the role of physiological factors, ensuring plant reproduction in embryoculture.

СОДЕРЖАНИЕ

Интродукция и акклиматизация

Скворцов А.К. Платан, фотерджилла и юкка в Москве	3
Куклина А.Г. Изменчивость ирги колосистой (<i>Amelanchier spicata</i> (Lam.) K.Koch) в европейских инвазионных популяциях	6
Лоскутов Р.И. Редкие и исчезающие растения дендрофлоры Сибири в дендрарии Института леса им. В.Н. Сукачева СО РАН	12
Мальцева А.Н. Продолжительность жизни орехоплодных растений в культуре на Нижнем Дону	17
Гонтарь О.Б., Казаков Л.А. Особенности фенологии некоторых североамериканских видов рода <i>Piceae</i> в условиях Кольского Севера	24
Печеницын В.П., Кармишина Н.М. Влияние отрицательных температур на тропические растения, интродуцированные в Узбекистане	28

Флористика, систематика

Решетникова Н.М. О различиях флоры бассейнов рек Угры и Жиздры на территории национального парка “Угра” (Калужская область)	38
Саксонов С.В., Силаева Т.Б., Юрицына Н.А. Новые и редкие растения Приволжской возвышенности в Самарской и Ульяновской областях	87
Крюкова М.В. Новые и редкие виды растений для флоры Нижнего Приамурья	97

Анатомия, морфология

Романов М.С., Меликян А.П., Пальмарола Бехерано А., Бобров А.В. О типе плода <i>Degeneria vitiensis</i> I.W. Bailey and A.C. Sm. (<i>Degeneriaceae</i>) и родственных таксонов архайчных цветковых	101
Виноградова Т.Н., Пчелкина Д.С., Салтыкова Е.А. Изучение микоризы четырех видов корневищных орхидных (<i>Cypripedium calceolus</i> L., <i>C. macranthon</i> Sw., <i>C. guttatum</i> Sw. и <i>Listera cordata</i> (L.) R.Br.)	121
Державина Н.М. Сравнительный анатомо-биоморфологический анализ спорофитов двух видов <i>Microsorium</i> (<i>Polypodiaceae</i>)	127
Михалевская О.Б., Костина М.В., Скалепова Л.В. Структура и динамика развития вегетативных и генеративных побегов у некоторых представителей сем. <i>Betulaceae</i>	140
Гетманец И.А. Биоморфологические адаптации ивы (<i>Salix</i>) к экстремальным условиям Южного Урала и Западной Сибири	149

Физиология, биохимия

Головкин Б.Н. Латекс и протеазы у растений	157
Рупасова Ж.А., Игнатенко В.А., Сидорович Е.А., Рубан Н.Н., Варавина Н.П., Рудаковская Р.Н., Пятница Ф.С. Роль географического фактора в формировании углеводного состава плодов голубики высокорослой при оптимизации минерального питания в Беларуси	161
Костина М.В., Васильева О.Г., Александрова М.С., Загоскина Н.В. Накопление фенольных соединений в растениях рода <i>Rhododendron</i>	168
Чупахина Г.Н., Маргалова Т.С., Петрова Н.Г. Содержание антоциановых пигментов как показатель успешности интродукции ореховых (<i>Juglandaceae</i>)	171

Защита растений

Бобринев В.П., Пак Л.Н. Вредители шишек кедра сибирского в Восточном Забайкалье ..	177
--	-----

Информация

Кириченко Е.Б. XVII Международный ботанический конгресс: тенденции развития биологии растений в начале XXI века	180
Синёва Е.В. Ботанический сад Нижегородского государственного университета им. Н.И. Лобачевского	187

Критика и библиография

Кириченко Е.Б. Новая книга по эмбриокультуре плодовых растений	191
--	-----

CONTENTS

Introduction and acclimatization

<i>Skvortsov A.K. Plane-tree, Fothergilla and Yucca in Moscow</i>	3
<i>Kuklina A.G. Variation of shadbush (Amelanchier spicata (Lam.) K. Koch) in European invading populations</i>	6
<i>Loskutov R.I. Rare and dangerous woody plant species of Siberia in the Arboretum of Forest Institute named after V.N. Sukachev SB RAS</i>	12
<i>Maltseva A.N. Longevity of nuciferous plants under cultivation within the area of the Lower Don</i>	17
<i>Gontar O.B., Kazakov L.A. Phenological features of several North-American species of the genus Picea in the north of Kola Peninsula</i>	24
<i>Pechenitsyn V.P., Karmishina N.M. Effect of subzero temperatures on tropical plants, introduced into Uzbekistan</i>	28

Floristics, taxonomy

<i>Reshetnikova N.M. On floristic differences between basins of the Ugra river and the Zhizdra river within the area of National Park "Ugra" (Kaluga Province)</i>	38
<i>Saksonov S.V., Silayeva T.B., Yuritsyna N.A. New and rare plants of Privolzhskaya Hills in Samara and Uliyanovsk Provinces</i>	87
<i>Kryukova M.V. New and rare plant species in the flora of Priamuriye</i>	97

Anatomy, morphology

<i>Romanov M.S., Melikian A.P., Palmarola Bejerano A., Bobrov A.V. F. Ch. The fruit type of Degeneria vitiensis I.W. Bailey and A.C. Sm. (Degeneriaceae) and allied taxa of archaic angiosperms</i>	101
<i>Vinogradova T.N., Pchelkina D.S., Saltykova E.A. Study on fungus roots in four rhizomatous orchid species (Cypripedium calceolus L. C. macranthon Sw., C. guttatum Sw. and Listera cordata) (L.R. Br.)</i>	121
<i>Derzhavina N.M. Comparative anatomical-biomorphological analysis of two Microsorium species (Polypodiaceae)</i>	127
<i>Mikhalevskaya O.B., Kostina M.V., Skalepova L.V. Structure and development dynamics of innovation and fertile shoots in some species of the family Betulaceae</i>	140
<i>Getmanets I.A. Biomorphological adaptations of willow (Salix) to the extreme conditions in the South Urals and West Siberia</i>	149

Physiology, biochemistry

<i>Golovkin B.N.</i> Latex and proteolytic enzymes in plants	157
<i>Rupasova Zh.A., Ignatenko V.A., Sidorovich E.A., Ruban N.N., Varavina N.P., Rudakovskaya R.P., Pyatnitsa F.S.</i> The role of geographic factor in forming of carbohydrate composition in great bilberries fruits under optimization of mineral nutrition in Byelorussia	161
<i>Kostina V.M., Vasilieva O.G., Alexandrova M.S., Zagorskina N.V.</i> Accumulation of phenol compounds in the plants of the genus <i>Rhododendron</i>	168
<i>Chupakhina G.N., Maragalova T.S., Petrova N.G.</i> The content of anthocyan pigments as an index of successful plant introduction in the Walnut family (<i>Juglandaceae</i>)	171

Plant protection

<i>Bobrinev V.P., Pak L.N.</i> Pests of cedar pine cones in East Transbaikal Region	177
---	-----

Information

<i>Kirichenko E.B.</i> XVII International Botanical Congress: the tendencies of plant biology development at the beginning of the XXI century	180
<i>Sineva E.V.</i> The Botanical Garden of Nizhny Novgorod State University named after N.I. Lobachevsky	187

Critique and bibliography

<i>Kirichenko E.B.</i> A new book on embryonal culture of fruit plants	191
--	-----

Научное издание

Бюллетень
Главного ботанического сада
Выпуск 191

Утверждено к печати
Ученым советом
Главного ботанического сада
им. Н.В. Цицина
Российской академии наук

Зав. редакцией *Н.А. Степанова*
Редактор *Г.П. Панова*
Художественный редактор *Ю.И. Духовская*
Технический редактор *Т.В. Жмелькова*
Корректоры *А.Б. Васильев,*
Е.Л. Сысоева

Подписано к печати 28.06.2006
Формат 70 × 100¹/₁₆. Гарнитура Таймс. Печать офсетная
Усл.печ.л. 16,3. Усл.кр.-отт. 16,6. Уч.-изд.л. 18,0
Тираж 350 экз. Тип. зак. 497

Издательство "Наука"
117997, Москва, Профсоюзная ул., 90

E-mail: secret@naukaran.ru
www.naukaran.ru

Отпечатано с готовых диапозитивов
в ГУП "Типография "Наука"
199034, Санкт-Петербург, 9 линия, 12

**АДРЕСА КНИГОТОРГОВЫХ ПРЕДПРИЯТИЙ
ТОРГОВОЙ ФИРМЫ "АКАДЕМКНИГА" РАН**

Магазины "Книга-почтой"

121099 Москва, Шубинский пер., 6; 241-02-52 www.LitRAS.ru E-mail:
info@litras.ru
197345 Санкт-Петербург, ул. Петрозаводская, 76; (код 812) 235-40-64

**Магазины "Академкнига" с указанием букинистических отделов и
"Книга-почтой"**

690088 Владивосток, Океанский проспект, 140 ("Книга-почтой"); (код 4232)
45-27-91 antoli@mail.ru
620151 Екатеринбург, ул. Мамина-Сибиряка, 137 ("Книга-почтой"); (код 3433)
50-10-03 kniga@sky.ru
664033 Иркутск, ул. Лермонтова, 298 ("Книга-почтой"); (код 3952) 42-96-20
aknir@irlan.ru
660049 Красноярск, ул. Сурикова, 45; (код 3912) 27-03-90 akademkniga@krasmail.ru
220012 Минск, просп. Независимости, 72; (код 10375-17) 292-00-52, 292-46-52,
292-50-43 www.akademkniga.by
117312 Москва, ул. Вавилова, 55/7; 124-55-00 akadkniga@nm.ru; (Бук. отдел
125-30-38)
117192 Москва, Мичуринский проспект, 12; 932-74-79
127051 Москва, Цветной бульвар, 21, строение 2; 921-55-96 (Бук. отдел)
113105 Москва, Варшавское ш., 9, Книж. ярмарка на Тульской (5 эт.); 737-0333,
737-0377 (доб. 50-10)
117997 Москва, ул. Профсоюзная, 90; 334-72-98 akademkniga@naukaran.ru
630091 Новосибирск, Красный проспект, 51; (код 3832) 21-15-60 akademkniga@mail.ru
630090 Новосибирск, Морской проспект, 22 ("Книга-почтой"); (код 3833)
30-09-22 akdmn2@mail.nsk.ru
142290 Пушкино Московской обл., МКР "В", 1 ("Книга-почтой"); (код 277)
3-38-80
191104 Санкт-Петербург, Литейный проспект, 57; (код 812) 272-36-65
ak@akbook.ru (Бук. отдел)
194064 Санкт-Петербург, Тихорецкий проспект, 4; (код 812) 297-91-86
199034 Санкт-Петербург, Васильевский остров, 9-я линия, 16; (код 812)
323-34-62
634050 Томск, Набережная р. Ушайки, 18; (код 3822) 51-60-36 akademkniga@mail.tomsknet.ru
450059 Уфа, ул. Р. Зорге, 10 ("Книга-почтой"); (код 3472) 24-47-62 akademkniga@ufacom.ru
450025 Уфа, ул. Коммунистическая, 49; (код 3472) 22-91-85

Коммерческий отдел, г. Москва

Телефон для оптовых покупателей: 241-03-09

www.LitRAS.ru

E-mail: info@litras.ru

zakaz@litras.ru

Склад, телефон 291-58-87

Факс 241-02-77

*По вопросам приобретения книг
государственные организации
просим обращаться также
в Издательство по адресу:
117997 Москва, ул. Профсоюзная, 90
тел. факс (495) 334-98-59
E-mail: [initsiat @ naukaran.ru](mailto:initsiat@naukaran.ru)
www.naukaran.ru*
