

МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ РОССИИ
МОСКОВСКИЙ ПЕДАГОГИЧЕСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
РОССИЙСКИЙ ФОНД ФУНДАМЕНТАЛЬНЫХ ИССЛЕДОВАНИЙ
МОСКОВСКОЕ ОБЩЕСТВО ИСПЫТАТЕЛЕЙ ПРИРОДЫ
РУССКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО



ТРУДЫ
МЕЖДУНАРОДНОЙ КОНФЕРЕНЦИИ ПО ФИТОЦЕНОЛОГИИ
И СИСТЕМАТИКЕ ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ, ПОСВЯЩЕННОЙ
100-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ А.А.УРАНОВА.

Москва
2001

**МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ РОССИИ
МОСКОВСКИЙ ПЕДАГОГИЧЕСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
РОССИЙСКИЙ ФОНД ФУНДАМЕНТАЛЬНЫХ ИССЛЕДОВАНИЙ
МОСКОВСКОЕ ОБЩЕСТВО ИСПЫТАТЕЛЕЙ ПРИРОДЫ
РУССКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО**

**ТРУДЫ
МЕЖДУНАРОДНОЙ КОНФЕРЕНЦИИ ПО ФИТОЦЕНОЛОГИИ
И СИСТЕМАТИКЕ ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ, ПОСВЯЩЕННОЙ
100-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ А.А.УРАНОВА.**

**Москва
2001**

**Печатается по постановлению Редакционно-издательского Совета
Московского педагогического государственного университета**

**Труды Международной конференции по фитоценологии и систематике
высших растений посвященной 100-летию со дня рождения А.А.Уранова. Под
общей редакцией проф. А.Г.Еленевского. Москва, 2001г.**

при финансовой поддержке:

**Российского фонда фундаментальных исследований
(проект 01.04 58011)**

**Статьи сборника посвящены различным вопросам фитоценологии, по-
пуляционной биологии, систематике и географии высших растений.**

Редакционная коллегия:

**А.Г. Еленевский (отв. редактор), А.М. Былова, В.П. Викторов,
Н.М. Ключникова, Е.И. Курченко, С.К. Пятунина, Н.И. Шорина**

Оригинал – макет: С.Г. Симонова

Сборник подготовлен на кафедре ботаники МПГУ

Московский педагогический государственный университет (МПГУ), 2001

ПРЕДИСЛОВИЕ

Предлагаемый вниманию читателя сборник содержит материалы докладов, представленных на Международную конференцию по фитоценологии и систематике высших растений посвященную 100-летию со дня рождения А.А.Уранова.

Сборник содержит более 130 работ, значительная часть которых написана в рамках основных направлений школы А.А.Уранова. Однако, помимо направлений, ставших традиционными, в сборнике представлены новые тенденции в развитии фитоценологии и популяционной биологии. Редколлегия сочла возможным включить в настоящее издание и некоторые статьи, строго говоря, выходящие за рамки основных направлений конференции. Тем не менее, они несомненно относятся к смежным областям наук и свидетельствуют о многогранности современных тенденций ее развития.

Редколлегия надеется, что сборник вызовет интерес ботанической общественности, поскольку демонстрирует многообразные течения в развитии фитоценологии и систематики высших растений.

А. А. УРАНОВ КАК СИСТЕМАТИК

Московский педагогический государственный университет, Москва, Россия

В научной деятельности А.А.Уранова систематика растений играла большую роль. В течение многих лет А.А.Уранов читал годовой курс лекций по систематике - от бактерий до покрытосеменных, а так же историю систематики в связи с общей историей ботаники – на факультете повышения квалификации преподавателей высших учебных заведений. Интерес к систематике реализовался в трудах 1948 – 1979 годов. Остановимся на двух капитальных произведениях: на учебнике для педвузов, выдержавшем два издания (1-е изд., 1962) и на «Методологических основах систематике растений », вышедших посмертно в 1979 году.

Авторами «Систематики растений» были также Н. А. Комарницкий и Л. В. Кудряшов. А. А. Урановым написаны «Двудольные», а также «Введение и обзор эволюции покрытосеменных», что в сумме составляет около 40% всего текста. Основной акцент сделан на крупные семейства флоры СССР, входящие в учебные программы. Однако вкратце характеризуются и многие менее важные семейства отечественной флоры, а так же многие экзотические семейства, как геснериевые, акантовые, перечные и т. п. Некоторые семейства, имеющие хозяйственное значение, изложены необычно подробно для учебника, что отражает дух времени. Розоцветные, например, занимают 15 страниц. Для оценки филогенетических отношений крупных таксонов покрытосеменных автор излагает различные точки зрения, хотя очевидно более всего склоняется к системе Н. А. Буша с раналиевыми, как исходной группой для всех покрытосеменных и лилиецветными, как исходной группой для остальных однодольных.

«Методологические основы систематики» - серьёзный труд по истории систематики, что удачно отражено в заглавии. Книга охватывает период от античной ботаники до англеравского «Syllabus». А. А. Уранов справедливо полагал, что принципы систематики, изложенные в «Syllabus», сохраняются и сейчас, несмотря на открытие новых фактов и появление нетрадиционных методов исследования. Важнейшая особенность книги – демонстрация теснейших связей между систематикой и анатомией, морфологией, фитогеографией, эмбриологией и другими ботаническими дисциплинами. В книге большое внимание уделено долинеевскому периоду, поскольку автор полагал, что многие основы систематики были заложены ко времени Линнея. Раздел, посвящённый Линнею, следует специально отметить. О Линнее писали особенно много и не всегда хвалебно, восторженно, часто не сообразно с эпохой и философскими взглядами великого учёного. В интерпретации А. А. Уранова Линней предстаёт перед нами как предшественник Дарвина (именно таким видит Линнея и Н. Н. Воронцов в «Развитии эволюционных идей» (1999). Помимо историко-

биологического материала в книге обсуждаются и общие проблемы биологии, например, допустимый предел экстраполяции.

Л.А. Жукова, Л.Б. Заугольнова, Н.И. Шорина, А.М. Былова
**РАЗВИТИЕ ПОПУЛЯЦИОННО-ОНТОГЕНЕТИЧЕСКОГО НАПРАВЛЕНИЯ
 (К 100-ЛЕТИЮ А.А. УРАНОВА.)**

Марийский государственный университет, Йошкар-Ола, Россия

Центр экологии и продуктивности лесов РАН, Москва, Россия

Московский педагогический государственный университет, Москва, Россия

А.А. Уранов – один из основоположников популяционно-онтогенетического направления, сложившегося во второй половине XX столетия в отечественной науке и плодотворно развивающегося в настоящее время. 50-70 годы были посвящены накоплению подробных описаний онтогенеза семенных растений разных биоморф, базировавшихся на достижениях морфологической школы И.Г. и Т.И. Серебряковых (1950, 1964, 1971); разработке периодизации онтогенеза (Пошкурлат, 1941; Работнов, 1950; Уранов, 1967, 1975) и его классификаций (Левин, 1964; Серебрякова, 1971; Смирнова с соавт., 1976; Жукова, 1983, 1985). К началу XXI века описаны онтогенезы более 500 видов растений, в том числе спорофитов и гаметофитов ряда папоротников (Шорина, 1983), а также некоторых видов лишайников (Суетина, Жукова, 1997; Михайлова, 1998), что дает возможность распространить концепцию дискретного описания онтогенеза и на другие царства биосферы. Опубликованы диагнозы и ключи онтогенетических состояний луговых растений, (1981, 1983 а, б), эфемероидов (1987), деревьев и кустарников, (1989), онтогенетический атлас лекарственных растений (1997). Всего в этом принимало участие 150 авторов. Наиболее полно описаны онтогенезы растений широколиственных лесов (Смирнова, 1969, 1987; Старостенкова, 1971, 1977; Смирнова, Торопова, 1974; Смирнова, Черемушкина, 1975; Торопова, 1977; Истомина, 1991; Евстигнеев с соавт., 1992), лугов (Былова, Григорьева, Егорова, Ермакова, Жукова, Курченко, Матвеев, Сугоркина, 1981, 1983 а, б, 1997), степей и полупустынь (Кожевникова, Трулевич, 1971; и др.), горных фитоценозов (Малиновский с соавт., 1984; и др.), сорных и рудеральных растений (Марков, 1980, 1992; Лебедев, 1984). Чрезвычайно актуальны сравнительно немногочисленные исследования, посвященные изучению физиологических маркеров на разных этапах онтогенеза (Былова, Грошева, 1973; Экология ..., 1998). Каждое онтогенетическое состояние характеризуется определенным уровнем активности фотосинтетического аппарата, ферментных систем, содержанием различных фракций воды, белков, вторичных метаболитов, что весьма важно для адаптации растений к меняющейся напряженности экологических факторов и внутрипопуляционных взаимодействий (Евстигнеев, 1988, 1991; Жукова с соавт, 1996 а, б; Пигулевская, 1998). В

МарГУ собран самый крупный онтогенетический гербарий, включающий онтогенетические состояния более 300 видов растений. В 70-90 годы длительные наблюдения в природных популяциях и посадках позволили описать различные проявления поливариантности онтогенеза (Шорина, 1974; Матвеев, 1975; Заугольнова, 1976; Чистякова, 1978, 1987; Жукова, 1979; Истомина, Богомолова, 1991) и выделить 2 надтипа и 5 типов поливариантности: структурный (морфологический, размерный, размножения) и динамический (по темпам развития и ритмологический), в значительной степени определяющий внутривидовое биоразнообразие (Жукова, 1986, 1995; Жукова, Комаров, 1990). Изучению возрастной структуры и динамики ценопопуляций (ЦП) в разных фитоценозах, классификации ЦП были посвящены многочисленные статьи и монографии (Работнов, 1950; Жукова, 1967; Уранов, Смирнова, 1969; Рысин, Рысина, 1976; Ценопопуляции растений, 1976, 1977, 1978; Любарский, Полуянова, 1984; Малиновский с соавт., 1984; Динамика ценопопуляций, 1985; Смирнова, 1987; Заугольнова, Жукова, Шорина, 1988; Восточно-европейские широколиственные леса, 1994; Жукова, 1995; Марков, 1992; The population structure ..., 1985). Для описания ЦП был введен ряд новых демографических параметров: возрастность ЦП (Уранов, 1975), индексы восстановления и замещения (Жукова, 1985, 1995), стабильность баланса ЦП (Заугольнова, 1988), скорость и специфическая скорость развития ЦП (Жукова, 1988, 1995), индекс старения (Глотов, 1998). Особое место среди этих работ занимают последние статьи А.А. Уранова (1975, 1977), развивавшего представления о ЦП как этапе квазициклического развития популяционного потока, рассчитавшего энергетическую «цену» онтогенетических состояний и предложившего коэффициент возрастности ЦП. Возрастность он рассматривал как энергетическое состояние ЦП, зависящее от возрастного состава и степени участия в ценозе. Новым шагом в развитии представлений А.А. Уранова является построение шкалы эффективности онтогенетических состояний, расчет эффективной плотности ЦП и новая классификация ЦП, предложенная Л.А. Животовским (2000, в печати). Разработка балловых шкал определения жизненности особей (Уранов, 1960; Ермакова, 1987) и подробных методик определения жизненности особей и ЦП (Воронцова, Гатцук, Чистякова, 1987); исследование виталитетной структуры ЦП (Злобин, 1984, 1989); мониторинг за изменением жизненности особей на разных этапах онтогенеза (Воронцова, Гатцук, 1976; Жилев, 1986); введение индекса переключений жизненности (Илюшечкина, 1999) – все это позволило связать жизненное состояние ЦП с их продуктивностью и спецификой экотопа. Следующим важным шагом было развитие О.В. Смирновой (1987) представлений о фитоценоטיפах Л.Г. Раменского (1937) и типах стратегии Д. Грайма (1979) с позиции популяционной экологии и выделение видов с разным типом поведения в широколиственных лесах. Крайне мало исследований выявляет связи генетической структуры ЦП с особенностями возрастной и простран-

венной структуры и характером динамики в популяционных потоках (Малиновский с соавт., 1984; Глотов, Жукова, 1995). В серии работ, проводимых под руководством Н.В. Глотова (Экология ..., 1998; Жизнь популяций ..., 1998) показана генотипическая обусловленность демографической изменчивости популяций двух подвигов *Plantago major* L. и приуроченность каждого из подвигов к специфическим экотопам. В последнее время особое значение приобретает анализ экологических ареалов видов растений, диапазонные оценки экологических пространств ЦП, входящих в различные биоценозы (Заугольнова с соавт., 1993; Жукова, Илюшечкина, 1999). Это стало возможным благодаря использованию компьютерных программ, базирующихся на экологических шкалах Л.Г. Раменского с соавт. (1956) и Н.Д. Цыганова (1989), в том числе компьютерного комплекса Ecoscale (Комаров с соавт., 1991; Ханина, 1997). Проникновение популяционных концепций в фитоценологию и биогеоценологию привело к смене ряда парадигм и наиболее крупным обобщениям, рассматривающим экосистему как комплекс взаимодействующих популяций организмов разных трофических уровней (Заугольнова, 1999), как иерархию популяционных мозаик эдификаторов, ключевых и подчиненных видов разных царств. Специфические характеристики элементарных популяционных (демографических) единиц (Смирнова с соавт., 1988, 1993) и их сочетаний позволяют реконструировать потенциальную структуру биоценологического покрова модельных ландшафтов и оценить степень их нарушенности (Смирнова, 1999). Полученные обширные материалы по онтогенезу, возрастной и пространственной структуре ЦП, позволили подойти к созданию имитационных компьютерных моделей для растений разных биоморф (Комаров, 1987; Смирнова с соавт., 1989; Кислюк, Паленова, 1994; Глотов с соавт., 1995). Дальнейшее развитие компьютерного моделирования должно решить ряд важнейших проблем демографии и популяционной экологии. Среди проблем, оставленных А.А. Урановым своим ученикам, слабо разработанны: пространственная структура популяций, проблема взаимодействия ЦП в биоценозах (сопряженность), изучение фитогенных полей популяций и ценозов.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ «Пространственно-временная организация природных популяций растений» № 98-04-49294.

Е.М.Абашкина, О.В.Залесская, Н.С.Сугоркина
ОСОБЕННОСТИ ЛУГОВЫХ ЦЕНОЗОВ В РАЗНЫХ ТИПАХ
КАРСТОВОГО ЛАНДШАФТА ПРИ ЗАПОВЕДНОМ РЕЖИМЕ
Московский педагогический государственный университет, Москва, Россия.

Объектами многолетнего мониторинга являются луговые сообщества карстовых логов Пинежского государственного природного заповедника. Цель ра-

боты - оценка и изучение динамики биоразнообразия луговой растительности карстовых логов для решения вопроса устойчивости луговых ценозов, сформировавшихся в формах поверхностного карста, существующих при заповедном режиме.

Наблюдения проводятся в пределах 4-х постоянных профилей, заложенных в 1994 году в двух карстовых логах в разных типах карстового ландшафта.

Первый тип карстового ландшафта - междуречья с преобладанием суффозионно - просадочных форм карста. К этому типу относится Северный лог. Выделяется пять микробитопов: верх западного склона - широколиственный опушечный комплекс - гераниево - купальничево - лабазниково - манжетковый; средняя часть западного склона - прямоколосоосоково - скердово - купальничево - манжетковый; нижняя часть - дернистошучково - гераниево - прямоколосоосоково - манжетково - купальничево ассоциация; заболоченное дно - ассоциация разнотравно - осоково-таволговая с *Eriophogon vaginatum* L.; опушечный комплекс восточного склона - ассоциация вейниково - элимусово - дернистошучково - купальничево - прямоколосоосоковая. Сомкнутость травостоя - 80-85%. Вертикальная структура четырехъярусная. Высота первого яруса 110-120 см, покрытие 2-5%. В ярусе преобладают генеративные части *Crepis sibirica* L., *Geranium sylvaticum* L. Второй ярус господствует, покрытие 50-60%, высота 70-80 см, представлен вегетативными частями *Crepis sibirica*, *Saussurea alpina* (L.) DC., *Geranium sylvaticum*, *Carex atherodes* Spreng., *Trollius europaeus* L., *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., и *Alchemilla subcrenata* Bus. Третий ярус образован подростом, покрытие 10-20%, высота 15-20 см. Древесные растения низкой жизненности встречаются единично.

Второй тип карстового ландшафта - сильно закарстованные участки, прилегающие к речным долинам, с преобладанием участков карста поверхностного выщелачивания. К этому типу относится Мосеев лог. Выделяются пять микробитопов: опушечный комплекс восточного склона - лисохвостово-извилистошучково - разнотравная ассоциация; микропонижение в днище у восточного склона - дернистошучково - гераниево - таволговая ассоциация; днище лога - лисохвостово - дернистошучково - разнотравная ассоциация; опушечный комплекс на дне лога - вейниково - лисохвостово - разнотравно - зеленомошная; опушечный комплекс в микропонижении у шва западного склона - элимусово - иванчаево - широколиственный. Сомкнутость травостоя 60-85%. В сообществах 3-4 яруса. Высота первого 100-120 см., проективное покрытие 5-10%. Ярус представлен генеративными частями *Alopecurus pratensis* L., *Deschampsia cespitosa* (L.) Beauv., *Filipendula ulmaria* и *Geranium sylvaticum*. Второй ярус 50-55 см, представленный вегетативными частями перечисленных видов, доминирует в травостое, покрытие его 65-80%. Третий ярус сильно разрежен, покрытие 2-5%, высота 15-20 см; ярус составляют веге-

тативные особи *Ranunculus borealis* Trautv., *Veronica chamaedrys* L. и подрост. Четвертый ярус образован гипновыми, политриховыми и сфагновыми мхами, имеет покрытие 80-90%.

Наблюдения показали, что луговые сообщества находятся в устойчивом состоянии. Площадь под луговой растительностью в пределах профилей за годы проведения мониторинга не изменилась, внедрения древесных растений не отмечено. Основным типом динамических процессов являются флюктуации.

А.И.Аджиева, Р.К.Алиев

ФЛОРА КАМЕНИСТЫХ МЕСТ ОБИТАНИЯ НАРАТТЮБИНСКОГО И
КУМТОРКАЛИНСКОГО ХРЕБТОВ ДАГЕСТАНА
Дагестанский государственный университет, Махачкала, Россия

Флора и растительность скал, осыпей Дагестана, почти всегда высоко оригинальные и молодые в эволюционном плане, слабо исследованы. Изучению подвергались, как правило, участки Высокогорного Дагестана, в то же время передовые предгорные хребты республики изобилуют каменистыми субстратами, флора которых мало изучена. Предгорный Дагестан, тянущийся длиной (210 км) полосой, параллельной берегу Каспийского моря, состоит из антиклинальных и моноклинальных складчатых хребтов, среди которых выделяются Нараттюрбинский и Кумторкалинский массивы. Эти хребты имеют высоты от 400 до 764 м над уровнем моря и сложены известняками, песчаниками, глинами неогенового периода.

Растительный покров здесь весьма пестр и разнообразен: от влажных мезофильных лесов до имеющих ксерофитный характер сообществ шибляка и фриганы. В состав флоры входят реликты и эндемики, имеющие связи, как с лесной, так и с нагорно-ксерофитной флорой и растительностью горного Дагестана.

Флора скалистых и осыпных мест обитания изучаемых хребтов не богата по количеству видов (около 100). Состав ее типичен для Дагестана: основное количество видов представляют семейства Compositae (20%), Caryophyllaceae (9%), Gramineae и Cruciferae (по 7 %), Labiatae, Rosaceae и Liliaceae (по 6%). Множество семейств представлено всего одним видом (Dipsacaceae, Polygonaceae, Umbelliferae, Аросунасеае, Hypericaceae, Rutaceae). Как правило, флора каменистых экотопов двух передовых предгорных хребтов Дагестана составлена многолетними травянистыми формами (65 %), основная масса которых - стержнекорневые травы (*Pimpinella aromatica* Bieb., *Linaria macroura* (Bieb.) Chav., *Gypsophila capitata* Bieb., *Jurinea arachnoidea* Bunge.). Около 16 % флоры составляют однолетники, 10 % - кустарники, 6 % - однолетники и лишь 3 % - деревья. На территории Нараттюрбинского и Кумторкалинского хребтов среди растений скал и осыпей выделяется несколько эдафических

групп: петрофиты (17 видов), псаммофиты (11 видов), пелитофиты (10 видов). Многие же виды индифферентны к почвам, либо являются факультативными представителями вышеуказанных групп. Среди петрофитов выделяются наиболее часто встречаемые здесь виды: *Sedum caucasicum* (Grossh.) Boriss., *S. hispanicum* L., *S. rubrum* (L.) Thell., *Asplenium trichomanes* L., *Dianthus lanccolatus* Stev. ex Reichenb., *Asperula danilewskiana* Basin., *Juniperus oblonga* Bieb., *J. sabina* L. Представители семейств Saxifragaceae, Crassulaceae, Cupressaceae, Rubiaceae, представленные всего лишь 2-3 видами, являются доминантными в сложении группировок каменистых экотопов. Флора северных склонов изучаемых хребтов более мезофильна, чем южных. Несмотря на географическую близость Нараттюбинского и Кумторкалинского хребтов, имеется и ряд отличий в составе их флор. Состав растительных сообществ скалистых и осыпных субстратов на хребте Нараттюбе более разнообразен и пестр, сюда включено значительное количество лесных видов: *Asplenium adiantum-nigrum* L., *Populus tremula* L., *Pinus hamata* Sosn., *Quercus petraea* L. ex Liebl., отсутствующих в группировках Кумторкалинского хребта. В то же время, в видовом составе последнего вполне обычны *Centaurea arenaria* Bieb., *Cephalaria uralensis* (Murr.) Schrad. ex Roem. et Schult., *Matthiola daghestanica* (Conti) N.Bush, *Allium moschatum* L., *Onobrychis majorovii* Grossh., *Amberboa glauca* (Willd.) Sosn., наличие которых обусловлено близостью уникального песчаного массива Сарыкум. Кроме того, на каменистых местах Кумторкалинского хребта нередко представители сообществ шибляка: *Cerasus incana* (Pall.) Spach, *Cotoneaster racemiflora* (Desf.) C. Koch., *Atraphaxis pungens* (Bieb.) Jaub. et Spach, *Rhamnus pallasii* Fisch. et Mey. и др.

В соответствии с нашими представлениями флора каменистых и осыпных субстратов предгорного Дагестана интересна, информативна и может служить объектом для изучения истории флоры республики.

Ю.Е.Алексеев

ЭКОЛОГО-ТОПОГРАФИЧЕСКИЕ РЯДЫ ФИТОЦЕНОЗОВ В ШИРОКОЛИСТВЕННЫХ ЛЕСАХ ТУЛЬСКИХ ЗАСЕК.

МГУ, Россия, Москва.

Широколиственные леса Тульских Засек размещены в северной части Среднерусской возвышенности, где средние высотные отметки рельефа составляют 230-250 м, а максимальные достигают 280 м. Кроме долин рек здесь широко развиты балки и овраги, общая площадь которых составляет приблизительно $\frac{1}{4}$ от площади водоразделов. Широколиственные леса региона относятся к тенивому типу (Журнаев, 1980) и размещены на дерново-подзолистых и серых лесных почвах. В настоящее время существует 2 точки зрения относительно эколого-топографических закономерностей распределения лесных фи-

тоценозов в Тульских засеках. Большинство авторов полагает, что в широколиственных лесах Тульской области можно выделить несколько типов леса и связанных с ними типов экотопов (Высоцкий, 1906; Михайлов, 1914; Голосов, 1937; Коновалов, 1949; Попов, 1966; Курнаев, 1980). Противоположная точка зрения, напротив, отрицает существование «горизонтальных» (Архипов, 1939) или «топографических рядов ассоциаций» (Гольдин, 1971). В этой связи в 5 лесничествах Тульских засек были проведены многолетние почвенно-геоботанические исследования, которые включали в себя детальный анализ растительных сообществ, микромофологические и физико-химические исследования почв по эколого-топографическим профилям (Макаров и др., 1997; Макаров, Алексеев и др., 1999). Результаты этих исследований свидетельствуют о наличии геоморфологических закономерностей распределения лесных фитоценозов. На «негидроморфных» элементах мезорельефа водоразделов взаимосвязь почвы и растительности имеет сложный характер. По совокупности признаков здесь выделяются 2 группы фитоценозов: 1) широколиственные леса плакоров и пологих (до $1-3^0$), протяженных водораздельных склонов, 2) широколиственные леса крутых ($15-30^0$) водораздельных и овражно-балочных склонов. Леса первой группы характеризуются типичным набором неморальных видов, образующих хаотично расположенные парцеллы (*Mercurialis perennis* L., *Allium ursinum* L., *Galeobdolon luteum* Huds., *Aegopodium podagraria* L. и др.). Леса второй группы, напротив, отличаются большим разнообразием флоры и структуры (участие березы и осины в древесном ярусе; под полологом кроме названных видов встречаются: *Carex digitata* L., *Bromopsis ramosa* (Huds.) Holub, *Crepis paludosa* (L.) Moench, *Poa nemoralis* L., *Festuca altissima* All.). При этом, на профилях, пересекающих мезорельеф, не наблюдается закономерной смены фитоценозов и типов (подтипов) почв. Результаты статистического анализа свидетельствуют о наличии только некоторых связей в распределении таксонов почв по элементам мезорельефа. Однако, они не отражают катенарные закономерности почвенного покрова. Флористическое разнообразие и структура широколиственных лесов склоновых местообитаний в значительной степени зависит от положения конкретного фитоценоза в овражно-балочной системе. В последней, например, выделяются «отвержки» высоких порядков с каньеновидной структурой (верховья) и «устье» с широко расставленными и более пологими бортами. В связи с этим мера участия отдельных видов и состав парцелл склоновых местообитаний очень разнообразны (здесь отсутствуют парцеллы только *Allium ursinum*). Таким образом, классификации широколиственных лесов могут быть адекватными только с учетом геоморфологической структуры региона и его принадлежности к определенному ботанико-географическому району.

Н.Б.Афанасьева, Н.А.Березина

К ГОЛОЦЕНОВОЙ ИСТОРИИ ШИРОКОЛИСТВЕННЫХ ПОРОД
В НАЦИОНАЛЬНОМ ПАРКЕ "РУССКИЙ СЕВЕР"

Череповецкий государственный университет, Череповец, Россия
Московский государственный университет, Москва, Россия

Реконструкция природной обстановки прошлого необходима для понимания ее современного состояния, направлений естественного изменения, степени антропогенных нарушений, возможности самостоятельного восстановления, обоснования рекультивационных мероприятий. Национальный природный парк Русский Север расположен в центре Вологодской области в полосе контакта средней и южной тайги. Одна из его задач - восстановление естественно-го природного ландшафта вокруг памятников истории и культуры.

Широколиственные породы в современных лесах изучаемой территории представлены лишь в отдельных местонахождениях, состав их обеднен, жизнеспособность снижена, преобладают порослевые экземпляры. Для липы отмечена стелющаяся форма (Ципина Гора, долина р. Соры). Однако зафиксировано хорошее состояние данных пород в посадках, в том числе давно заброшенных, как в д. Карпово. Описано также успешное семенное возобновление на 30-летней вырубке в Андогском лесу. Значительно участие липы и клена платановидного в некоторых осинниках. Неморальные элементы других ярусов растительности в целом довольно благополучны.

Основные материалы по истории лесов района получены с помощью спорово-пыльцевого анализа. Исследованы озерные, торфяные отложения, лесные и луговые почвы. Широколиственные породы на протяжении почти всего голоцена принимали заметное участие в лесах Белозерья, хорошо восстанавливались после нарушений вплоть до последнего тысячелетия. Представляет интерес обнаружение нижнего максимума широколиственных пород и ольхи в придонных слоях Ильинского озера. По сравнению с пиком участия неморальных древесных элементов в верхней половине залежи (соответствующему времени климатического оптимума), он менее выражен. Липа принимает здесь наибольшее участие, не сразу появляются орешник и вяз, полностью отсутствует клен. По всему профилю отмечено довольно значительное участие вяза, сейчас исчезнувшего из растительного покрова.

Традиционные геоботанические исследования были дополнены обращением к гуманитарным источникам. Анализ археологических материалов позволил представить раннюю историю антропогенного воздействия на леса региона. Рассмотрена фитотопонимика региона. Выявлено, что среди самых употребляемых названий - липа, вяз встречен исключительно в гидронимах. Собраны указания на широколиственные породы из разнообразных письмен-

ных источников (летописи, жития местных святых, записки путешественников, социально-экономические акты).

В целом в историческое время широколиственные породы не имели сплошного распространения здесь, но были представлены значительно лучше, чем сейчас, вплоть до образования собственных насаждений из липы и клена на моренных холмах и вяза в поймах. До второй половины 1 тыс. н.э. исследуемые леса почти не подвергались антропогенному прессу. Ощутимое влияние человека началось с земледельческой колонизацией в нашем тысячелетии (пик - в 16 в.). Процесс сведения и изменения лесов тормозился регулярным запустеванием селений, преобладанием мелких участков разработки. До начала промышленных рубок в последние 1,5 столетия широколиственные породы в лесах, вероятно, могли нормально возобновляться. Наряду с тотальными вырубками большое значение имели выборочные (как с целью получения определенной древесины, так и для расчистки лучших земель под подсеки).

Полученные результаты позволяют рекомендовать к восстановлению на территории национального парка в подходящих почвенно-геоморфологических условиях елово-широколиственные и широколиственные насаждения (липовые, кленово-липовые, вязовые в поймах).

Е.В.Байкова

ОСНОВНЫЕ ЭТАПЫ ЭВОЛЮЦИИ РОДА *SALVIA* (LAMIACEAE)

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, Новосибирск, Россия

Эволюционное становление рода шалфей (*Salvia* L.) рассмотрено нами в контексте учения о генезисе флор Земли и современных представлений о тектонических движениях суши (Engler, 1879; Вульф, 1944; Попов, 1963; Raven, Axelrod, 1974; Pitman et al., 1993). Род *Salvia* — крупнейший в семействе Lamiaceae (700 видов по Airy Shaw, 1980). Ареал большинства его видов приурочен к тепломерным и субтропическим областям Северного полушария (в Старом и Новом Свете). Отдельные группы представлены также в Африке и Южной Америке. Анализ ареалов современных видов рода подтверждает гипотезу о его Лавразийском происхождении. В тропических и субтропических областях Африки и Южной Америки шалфей встречается преимущественно в горных районах, куда они проникли, очевидно, в результате более поздних миграций.

Феноритмы современных шалфеев свидетельствуют о том, что их предки развивались в тропическом бессезонном климате (Каламбет, 1981, 1983, 1985, 1987; Байкова, 1996, 1997). Начальные этапы дифференциации рода связаны со становлением мезофильных исходных форм в палеогене (или в конце мела). Первоначальное расчленение родового протипа на несколько типов происходило, очевидно, в тропической или тропическо-субтропической флоре, покры-

вавшей в палеогене значительную часть Лавразии. Один из этих исходных типов дал начало подроду *Calosphace* Benth., автохтонно развившемуся в Новом Свете. Другие стали основой формирования евразийских шалфеев из подродов *Salvia*, *Sclarea* (Moench) Benth. (первоначально общий для обоих подродов исходный тип), и *Leonia* (Llav. et Lex.) Benth. Один из наиболее древних центров формообразования шалфеев приурочен к Восточной Азии. Миграции восточноазиатских типов в Африку должны быть отнесены к палеоцену, когда еще существовала непосредственная связь этих континентов (Raven, Axelrod, 1974).

На ранних этапах генезиса рода, еще в пределах тропической флоры произошла дифференциация литоральных и горных экотипов шалфеев. Однако, основные линии эволюции рода были связаны с формированием субтропических и теплоумеренных флор и постепенной редукцией тропических типов. Так возникли шалфеи умеренно-субтропических влажных горных лесов Восточной Азии (предки современных видов из секций *Drymosphace* Benth. и *Eurysphace* Stib.) и родственные им предковые типы древнесредиземноморских шалфеев подрода *Salvia*, генезис которых тесно связан с палеогеновым субтропическим палеофлороценоотипом "прашибляка" - группировки с господством каштанодубов (Камелин, 1965, 1967, 1973). В составе этого палеофлороценоотипа или сопряженно с ним на Сонорских территориях Северной Америки развивались производные американского тропического исходного типа, а в субтропической флоре Южной Африки - шалфеи, имеющие дальние связи с восточноазиатскими предковыми формами.

Вторичная дифференциация рода происходила в неогене в связи с развитием горных систем Евразии, Центральной и Южной Америки. В этот период лесные типы шалфеев подверглись ксерофилизации. Основные центры неогенового формообразования шалфеев приурочены в Старом Свете к областям Древнего Средиземья, а в Новом Свете - к Мексиканскому нагорью и горной системе Анд. Большинство шалфеев неогенового генезиса связаны с ксерофильными флорами, сформировавшимися в Северном полушарии в миоцене-плиоцене - древнесредиземноморской и мадреанской.

К началу четвертичного периода, основное разнообразие современных типов шалфеев уже было сформировано. Последующие глобальные изменения климата и неоднократные смещения растительных зон в ледниковые и межледниковые эпохи, обусловили распространение с юга на черноземные равнины Европы и Азии нагорно-ксерофильных шалфеев Средиземья и Передней Азии и дали импульс к дифференциации криофильных шалфеев в составе степной и лесостепной растительности Евразии (виды секции *Plethiosphace* Benth. подрода *Sclarea*). Однако криофильная линия эволюции в роде *Salvia* развита слабо, что, очевидно, обусловлено его тропическими и субтропическими исходными типами. В Африке в плиоцене-плейстоцене произошло резкое сокращение ареала мезофильных видов, сохранившихся до настоящего време-

ни лишь горных лесах Сомали, Южной Африки и Мадагаскара. Более ксерофилизованные типы (секции *Heterosphace Benth.* и *Nactosphace Briq.*), напротив, стали основой интенсивного формообразования.

Н.С. Барабанщикова

ДИНАМИКА ВОЗРАСТНО-ПОЛОВОЙ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИИ ГАМЕТОФИТОВ *ATHYRIUM FILIX-FEMINA* (L.) ROTH В ПРИРОДНЫХ УСЛОВИЯХ
Московский Педагогический Государственный Университет, Москва, Россия

Объектами популяционной биологии в основном являются семенные растения. Однако ее методы применимы для анализа поселений гаметофитов папоротников (Шорина, 1987), факт многолетнего существования которых на одних и тех же местах отмечал еще Филлипс (Phillips, 1919, цит. по Miller, 1968). Большинство данных о гаметофитах получено из лабораторных экспериментов. В последние годы внимание исследователей (Науялис, Филин, 1983; Науялис, 1989; Шорина, 1991; Гуреева, 1996, 2000) привлекли вопросы возникновения и развития популяций гаметофитов папоротников именно в природе.

В течение одного года мы изучали в природных условиях модельную популяцию гаметофитов *Athyrium filix-femina* (L.) Roth по методике, разработанной S.Lindsey и A.Dyer (1996). Споры собрали в начале июля 1999 г. в смешанном лесу Подмосковья и посеяли 25.07.1999 г. на стерилизованную лесную почву в пластиковые перфорированные горшочки. Горшочки накрыли чашками Петри с вентиляционными отверстиями и вкопали в смешанном дубово-сосновом лесу в ГПНП Лосиный остров. Выбранный для посадки микробитоп моделировал вывал, условия которого соответствовали естественным местам обитания гаметофитов. Одновременно для изучения начальных стадий развития гаметофитов посеяли споры в чашке Петри на влажную фильтровальную бумагу.

Сначала раз в пятнадцать дней, а через месяц раз в тридцать дней с лесного участка вынимали по одному горшочку и в лаборатории отбирали пробы (десять проб по пять гаметофитов). Всего было просмотрено 350 гаметофитов. Возрастная периодизация онтогенеза гаметофитов проведена на основе критериев, предложенных Н.И. Шориной (1987, 1994).

Результаты исследования показали, что споры, посеянные летом, проросли быстро (на восьмой-десятый день). Прорастание синхронное. На пятнадцатый день 40 % гаметофитов перешли к двумерному росту, а к концу первого вегетационного периода все гаметофиты стали имматурными.

Популяция успешно пережила зиму 1999/2000 гг., отмирающих экземпляров не обнаружено. Антеридии впервые были выявлены в апреле 2000 года у 54% особей, остальные гаметофиты оставались вегетативными. Небольшая часть популяции перешла в виргинильное возрастное состояние.

К середине мая уже 84 % гаметофитов стали мужскими, 8% - женскими, единичные экземпляры были вегетативными и обоеполыми. С этого времени половая структура популяции оставалась относительно постоянной с абсолютным преобладанием мужских гаметофитов (82%). За лето количество женских экземпляров увеличилось вдвое (до 16%), а обоеполые гаметофиты появлялись эпизодически в небольших долях.

С мая на заростках постоянно присутствовали физиологически активные гаметангии. В июле 2000 г. (через год после посева спор и через два месяца после появления первых архегониев) был обнаружен зародыш спорофита.

Анализ возрастного состава популяции позволил выделить шесть возрастных состояний (sp, p, j, im, v, d). Во все сроки наблюдений преобладали иматурные гаметофиты, т.е. популяция имела ярко выраженный левосторонний возрастной спектр.

Е.Е.Баранникова

ЛЕСОВОДСТВЕННО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ МОЖЖЕВЕЛЬНИКОВ МГУЛ, Мытищи, Россия

В современных условиях можжевельники, насчитывающие около 70 видов, широко распространены по всему умеренному поясу Северного полушария, а также в горах тропической зоны Центральной Америки, Индии и Восточной Африки. Ареал их простирается от 70 гр. с.ш. до 12 гр. ю.ш.

Различные виды можжевельников отличаются биологическими особенностями, строением хвои, шишкоягод и исключительным разнообразием жизненных и морфологических форм – от прямостоящих крупных деревьев, достигающих 30 м высоты, до кустарников и причудливо изогнутых стлаников. Часть из них в аридных горных районах Средиземноморья, Передней, Центральной и Средней Азии, Северной Америки образует чистые светлохвойные можжевельниковые леса, редколесья и заросли, другие встречаются лишь в качестве сопутствующих пород и подлеска в хвойных и широколиственных насаждениях умеренного пояса.

Основные массивы можжевельников сконцентрированы на горных склонах Тянь-Шаня, Памира, Копетдага, Больших и Малых Балкан (Мухамедшин, 1965 – 1975 г). В засушливых и высокогорных районах горного Крыма и Кавказа они встречаются небольшими разрозненными массивами. В горах Средней Азии можжевельники – наиболее распространенная аборигенная древесная порода. В целом по всем Среднеазиатским республикам более половины лесов представлено можжевельниками. В Узбекистане они занимают - 81%, Таджикистане – 50%, Киргизии – 41% лесопокрытой площади. В Туркмении можжевельники также основная лесообразующая порода в горных лесах Копетдага, Больших и Малых Балкан (51% склоновых насаждений).

В Азербайджане крупные массивы можжевельных и фишашково-можжевельных редколесий, занимающих 18,3 тыс. га, находятся на высотах 150-600 м над уровнем моря на низких третичных холмах Боздага в пределах Степного плато, расположенного у подножия южного склона Большого Кавказа. В засушливых условиях южного склона Малого Кавказа пояс можжевельных редколесий находится на более высоких отметках (500-1000м). Альпийская граница лесов нередко окаймляется пятнами и зарослями длиннолистной и карликовой формами можжевельника обыкновенного, а на восточных отрогах Большого Кавказа – можжевельником казацким.

В Армении можжевельники занимают 6,5 тыс. га. Они расположены на сильно эродированных склонах южных экспозиций на высотах 600-1700м.

На Черноморском побережье Кавказа можжевельные леса образованы можжевельниками высоким, тяжелопахучим и красным, а стланниковые заросли – длиннолистной и карликовой формой можжевельника обыкновенного. Они сосредоточены преимущественно в низкогорьях Западного Кавказа до высоты 300-400м и занимают 4,5 тыс. га. Широко распространен здесь можжевельник высокий, реже тяжелопахучий и красный. Последний обычно не образует чистых насаждений, а встречается во втором ярусе низкостелатных дубовых и сосновых лесов. Полнота можжевельных лесов 0,5-0,6, средний возраст 80-100 лет, возраст отдельных деревьев достигает 400-600 лет, средний запас древесины на 1 га 30-40 м куб., средний прирост 0,3-0,5 м куб/га, бонитет 1-3.

Неоценимо санитарно-гигиеническое значение можжевельных лесов. По данным проф. Б.П. Токина (1946 г.) один гектар можжевельных насаждений может выделить за один день в окружающую атмосферу до 30 кг летучих веществ с бактерицидными, противогрибковыми и протистоцидными свойствами, образуя своего рода "противомикробную зону". Причем 30 кг летучих фракций фитонцидов теоретически достаточно, чтобы простерилизовать огромный город. Следует подчеркнуть, что наибольшей фитонцидностью отличаются можжевельники казацкий, тяжелопахучий, многоплодный, зеравшанский, полушаровидный, туркестанский и туркменский. Значительно меньше фитонцидная активность у можжевельника обыкновенного и сибирского.

В связи с большой рекреационной нагрузкой за последние годы на Черноморском побережье Кавказа необходимо уделить особое внимание сохранению и приумножению генофонда можжевельных лесов, искусственному лесовыращиванию и широкому использованию арчи при озеленении городов и курортов.

НАБЛЮДЕНИЯ ЗА МАЛОЧИСЛЕННОЙ ПОПУЛЯЦИЕЙ ЯТРЫШНИКА ШЛЕМОНОСНОГО В АРХАНГЕЛЬСКОЙ ОБЛАСТИ

Поморский государственный университет, Архангельск, Россия

Ятрышник шлемоносный (*Orchis militaris* L.) – единственный представитель рода *Orchis* на территории Архангельской области. Несмотря на то, что вид способен переносить холодные зимние температуры, требовательность к теплу и сравнительно высокой влажности в летнее время не позволяет ему проникать выше границы средней подзоны тайги. В Архангельской области известно лишь два местообитания вида, самая северная точка ареала в регионе находится вблизи 62°06' с.ш.

На основной части своего бореального евро-сибирского ареала ятрышник растет в разнообразных фитоценоотических условиях: на лугах (влажных и сухих), среди кустарников, на лесных полянах, в дюнах. Ятрышник шлемоносный – кальцефил. В Архангельской области встречается на дерново-карбонатных почвах: на лугах или лесных луговинах с редким ивняком.

По мнению М.Г.Вахрамеевой, М.Н.Загульского и др. (1995), ятрышник может успешно конкурировать только с низкорослыми видами, а увеличение сомкнутости высокорослых трав и мощное развитие мохового покрова отрицательно сказывается на жизнестойкости и численности популяций. Многие авторы отмечают его способность заселять освободившиеся от хозяйственного использования территории: заброшенные поля, пастбища, дороги и так далее, что, как правило, связывают со стратегией избегания конкуренции со стороны других видов.

Нам удалось исследовать единственную ценопопуляцию ятрышника на лесной трясуново-разнотравной луговине в окружении соснового леса в Каргопольском районе. Этот участок не подвержен сильным антропогенным воздействиям, возможно небольшое вытаптывание в летний период, что, очевидно, не оказывает большого влияния на состояние ценопопуляции. Ввиду малой численности ценопопуляции, мы смогли проследить судьбу всех особей в течение семи лет. Все растения были закартированы соответственно их возрастным состояниям. Максимальная численность (14 особей) была отмечена в начале наблюдения, в 1991 г., затем она снизилась до 7 особей в 1993 – 1995 гг. и увеличилась до 11 в 1997 г. По нашим наблюдениям, плодоношение у *O. militaris* происходит не ежегодно (раз в 3 – 4 года), что, вероятно, объясняется отсутствием надежных опылителей и малочисленностью популяции. В этой связи семенное возобновление нерегулярно, что существенно сказывается на возрастной структуре ценопопуляции. В первый год наблюдения возрастной спектр был бимодальным, с максимумами в ювенильной и генеративной частях (5j: 2im: 2vv: 5g). В 1992г. максимум приходился на генеративные расте-

ния (часть ювенильных растений перешла в имматурное состояние – 2j: 3im: 3vv: 5g). В 1993г. была отмечена элиминация двух имматурных, двух генеративных и одной взрослой вегетативной особи (0j: 2im: 1vv: 4g). Отмирание взрослых экземпляров могло быть обусловлено естественным старением. Выпадение имматурных особей, возможно, обусловлено неблагоприятными условиями зимовки. В этом же году одна из ювенильных особей перешла в состояние вторичного покоя, выйдя из него только в 1996г. В 1994г. наблюдения не проводили. В два последующих года состояние ценопопуляции оставалось критически низким: в 1995 г. – 0j: 1im: 2vv: 4g. Ювенильный экземпляр появился только в 1996г. (1j: 2im: 2vv: 3g), а в 1997г. мы отметили появление сразу четырех ювенильных особей. Возрастной спектр вновь стал бимодальным (4j: 2im: 1 vv: 4g).

Таким образом, семилетние наблюдения за динамикой ценопопуляции ятрышника шлемоносного приводят к выводу о том, что несмотря на крайне низкую численность, несжегодное плодоношение и существенные перестройки возрастного спектра, она устойчиво удерживает занятую территорию и способна к периодическому семенному возобновлению. Отдельные годы благоприятны для появления молодых растений. Возможно, образование малочисленных ценопопуляций на границе ареала – биологическое свойство *O. militaris*, не оказывающее существенного влияния на состояние вида в целом. В таком случае состояние данной ценопопуляции можно определить как стабильно-пессимальное, что, по нашему мнению, более точно характеризует жизнеспособность данной ценопопуляции.

М.П.Бахматова

ФЛОРИСТИЧЕСКИЙ СОСТАВ ПОЙМЕННЫХ ЛУГОВ Р. СЕВЕРНАЯ ДВИНА И МЕРОПРИЯТИЯ ПО ПОВЫШЕНИЮ ИХ ПРОДУКТИВНОСТИ

Поморский государственный университет, Архангельск, Россия

В Холмогорском районе Архангельской области на базе опытной станции “Матигорская” проведено исследование влияния минеральных удобрений на флористический состав и продуктивность луговых травостоев. На краткопийменном злаково-разнотравном лугу центральной поймы реки Северная Двина были заложены три площадки, на которые вносились минеральные удобрения $N_{120}P_{60}K_{60}$ (кг/га). Азотные удобрения вносили по отрастающему травостое весной и после первого укоса, фосфорно-калийные – только весной.

При обработке результатов учитывали плотность побегов, количество вегетативных и генеративных побегов, урожайность. На контрольном и опытном участках проводили геоботанические описания, а также устанавливали участие видов в травостое по обилию массы растений (в % к сухому веществу).

Анализ полученных данных показал, что на удобренных участках в сравнении с контрольным увеличилось количество и общая плотность побегов. Урожайность повысилась на 70% (табл. 1).

Таблица 1. Изменение учитываемых параметров лугового травостоя при внесении минеральных удобрений

| Вариант | Количество генеративных побегов, шт./м ² | Количество вегетативных побегов, шт./м ² | Общее количество побегов, шт./м ² | Урожайность ц/га |
|---|---|---|--|------------------|
| Контроль | 308,6±0,08 | 1706,0±0,01 | 2015,0±2,40 | 35,4±0,04 |
| Внесение N ₁₂₀ P ₆₀ K ₆₀ (кг/га) | 623,0±0,01 | 2380,3±0,04 | 3003,3±0,24 | 60,2±0,08 |

Произошла перегруппировка количественного соотношения компонентов фитоценоза (табл. 2). Доля злаков в травостое удобренных лугов увеличилась на 20%. Положительно отреагировали на внесение удобрений полевица белая, мятлик луговой, тимофеевка луговая. Эти виды на опытных участках вошли в число доминантных наряду с лисохвостом луговым и пыреем ползучим (доминантами контрольного участка). Резко сократилось количество бобовых – их доля в травостое уменьшилась в 10 раз, эти виды вошли в число редких компонентов луга и встречались в единичных экземплярах. Доля разнотравья, как поедаемого, так и ядовитого, уменьшилась вдвое. Бобовые и разнотравье в совокупности составили около 10% биомассы удобренных луговых участков, остальное пришлось на долю злаков.

Таблица 2. Изменение ботанического состава пойменного луга при внесении минеральных удобрений (в % по сухому веществу)

| Виды растений | Контроль | Внесение удобрений |
|---------------------|-----------|--------------------|
| Злаки: всего | 64,9±0,08 | 83,0±0,03 |
| Бобовые: всего | 9,1±0,04 | 0,9±0,05 |
| Разнотравье: всего, | 20,0±0,32 | 10,4±0,12 |
| в т.ч. поедаемое | 11,0±1,10 | 5,5±0,16 |
| ядовитое | 9,0±0,01 | 4,9±0,01 |

Внесение высоких доз минеральных удобрений на луговые фитоценозы приводит к ряду положительных хозяйственных результатов: увеличиваются количество ценных в кормовом отношении злаков и общая урожайность, снижается доля сорного разнотравья. Отрицательной стороной является перегруппировка количественного соотношения компонентов, резкое сокращение числа видов в фитоценозах, особенно бобовых и поедаемого разнотравья. Пойменные луга – наиболее красочные, богатые природные фитоценозы, в их состав входит большое число лекарственных, медоносных, пищевых и других ценных видов растений. Повышение продуктивности пойменных лугов подоб-

ным методом и превращение их почти в чисто злаковые, постепенно может привести к обеднению лугового генофонда до критического состояния.

Таким образом, внесение больших доз минеральных удобрений может быть оправдано с хозяйственной точки зрения, но с экологической стороны оно имеет отрицательные последствия, приводя к серьезному изменению флористического состава лугов, обеднению лугового генофонда, нарушению природного равновесия этих экосистем.

А. Б. Безделев

ИССЛЕДОВАНИЕ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ КАК НЕОБХОДИМЫЙ ЭЛЕМЕНТ ИЗУЧЕНИЯ ВНУТРИВИДОВОГО РАЗНООБРАЗИЯ И БИОРАЗНООБРАЗИЯ ФИТОЦЕНОЗОВ.

Биолого-почвенный институт ДВО РАН, Владивосток, Россия.

В настоящее время все большее распространение получают исследования, направленные на выявление биоразнообразия на самых различных уровнях организации живой материи, начиная с генетического и заканчивая уровнем сообществ. Одним из наиболее значимых, как с эволюционной, так и со структурной точек зрения является внутривидовое биоразнообразие. Отражая процессы видообразования оно является важным показателем пластичности вида, темпов его приспособляемости к изменяющимся условиям обитания.

В большинстве работ рассматривается внутривидовое биоразнообразие исключительно с позиций систематики, тогда как непосредственно наблюдаемая реакция растений на различные условия обитания, выражающаяся в формировании различных жизненных форм, зачастую остается неосвещенной. При описании структуры вида (с точки зрения биоразнообразия) основное внимание уделяется популяциям, систематическим и, реже, морфологическим различиям между ними. В тоже время, практически не отмечается тот факт, что у многих видов, даже в рамках отдельной популяции, можно без труда отметить особи, формирующие различные жизненные формы.

Исследование разнообразия биоморф необходимо и для создания более унифицированной классификации растительных сообществ, основанной на функциональном значении вида, а не на его таксономическом положении. Ведь если рассматривать сходные фитоценозы, удаленные друг от друга на значительное расстояние (в частности таежные леса Дальнего Востока и Алтая), то таксономический состав их будет весьма различен, тогда как биоморфологическая структура останется практически неизменной, т.к. для фитоценоза функциональная роль вида неизмеримо важнее его систематического положения. К сожалению, в настоящий момент исследования биоразнообразия сосредоточено на таксономическом аспекте, в то время как при рассмотрении структурной роли вида в сообществе значительно более важным представляется функцио-

нальный аспект. Недооценка значимости исследования биоморфологического разнообразия не позволяет на данном этапе детально рассматривать сообщество с точки зрения его функциональной приспособленности к условиям среды обитания. Весьма затруднительным представляется и сравнительный анализ фитоценозов, с точки зрения их функционирования, т.к. если выявление жизненных форм растений верхних ярусов не представляет особого труда, то биоморфологическую структуру нижних ярусов определить достаточно сложно в силу более сложной классификации жизненных форм травянистых растений и большой трудоемкости их определения. Этот пробел мог бы быть заполнен исследованиями, посвященными жизненным формам флор достаточно обширных территорий, но подобные работы практически отсутствуют. В тех же исследованиях которые имеются использовались различные методики и классификации жизненных форм, что обесценивает их значение при сравнительных исследованиях.

Необходимо проведение масштабного исследования биоморфологического разнообразия как отдельных флор, так и таксономических групп, основанное на определенной унифицированной методике, что, несомненно, позволит провести в дальнейшем значительные обобщения и синтез различных областей ботанических исследований.

В.Н.Белоус

ФИТОГЕОГРАФИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ПРИКУМСКОЙ ВОЗВЫШЕННОСТИ (СТАВРОПОЛЬСКИЙ КРАЙ)

Ставропольский госуниверситет, Ставрополь, Россия

До недавнего времени Прикумская возвышенность (ПВ) считалась частью Ставропольской возвышенности (СВ) под названием Прикумские высоты. Однако, в свете современной тектонической позиции появились основания для выделения ПВ в самостоятельную морфоструктуру и орографическую единицу (Годзевич, 1995, 1996; Каторгин, 1997). Ввиду данного факта мы попытались уточнить представления о данном ландшафте и сопряжённых с этим фитогеографических особенностях ПВ.

ПВ расположена восточнее СВ. В виде вытянутого к северо-востоку языка она вдается в Терско-Кумскую низменность, на юге постепенно переходит в Кабардинскую предгорную равнину. С севера и запада ПВ ограничивается р.Кумой. ПВ имеет эрозионно-аккумулятивный рельеф, развивающийся на субстрате четвертичных золых и элювиально- делювиальных отложениях, слабо расчлененный ассиметричными речными долинами северо-восточного простираия.

Первые сведения о данной территории, преимущественно описательного характера, содержатся в работах И.А.Гюльденштедта и П.С.Палласа. Доста-

точно подробные флористические изыскания этого района проводили И.В.Новопокровский (1906, 1927) и Я.И.Проханов (1950). Однако, находясь на стыке кавказской, средиземноморской, европейской степной и среднеазиатской пустынной флор, бесспорно заслуживает особого ботанического исследования.

Растительность ПВ приближается к злаковой (типчакowo-ковыльной) степи с ограниченным присутствием разнотравья. С юга к ПВ примыкают предкавказские степи, с севера и северо-востока - обширные приманьчские и прикаспийские степные равнины, а с востока - песчаные полупустыни. Как ещё указывал Я.И.Проханов, ПВ (район Буденновска и Прасковей) "в значительной мере служит в Ставрополье передовым на запад форпостом для многих пустынно-степных видов Туранской (Арало-каспийской) низменности в их медленном продвижении с восток". И действительно, по территории ПВ проходит граница (или лишь незначительно заходит на запад) многих полупустынных прикаспийских видов, таких как *Zygophyllum fabago* L., *Peganum harmala* L., *Frankenia pulverulenta* L., *F. hirsuta* L., *Dodartia orientalis* L., *Astragalus striatellus* Pall. ex Bieb., *Alhagi pseudalhagi* (Bieb.) Fisch., многочисленных представителей семейства *Chenopodiaceae*. Также значителен вес видов с евроазиатским типом ареала (*Medicago caerulea* Less. ex Ledeb., *Astragalus pseudotataricus* Boriss., *A. henningii* (Stev.) Klok., *A. dasyanthus* Pall. и *A. testiculatus* Pall. (последний имеет здесь единственное на Ставрополье местонахождение). Только тут в крае обитает ксеротермический реликт восточнокавказского корня *Haplophyllum villosum* (Bieb.) G. Don fil. ПВ является *locus classicus* для *A. calycinus* Bieb. В полосе урёмного (заливного) леса поймы Кумы отмечен *Vitis sylvestris* C.C. Gmel., а также *Quercus robur* L., который глубоко продвинулся на восток в полосу полупустыни. Данный район является пределом распространения на север ряда чисто лесных видов. ПВ считается восточной границей в крае и для незначительного числа бореальных и кавказских видов (*Astragalus glycyphyllos* L., *A. galegiformis* L. и других).

Таким образом, Прикумская возвышенность характеризуется оригинальностью и самобытностью флоры, где, занимая соответствующие местообитания, соседствуют элементы различных флор.

И.В.Беляева, В.Kirchner, A.J.Hoeggemeier, H.Milke
 К ВОПРОСУ О ТАКСОНОМИИ ЕВРОПЕЙСКИХ ИВ СЕКЦИИ
ARBUSCELLA SERINGE ex DUBY

Ботанический сад УрО РАН, г. Екатеринбург, Россия,
 Botanical Garden Ruhr-University, Bochum, Germany

Несмотря на многочисленные исследования, посвященные видам ивы из секции *Arbuscella*, до сих пор нет полной и ясной картины в таксономии этой

группы. Особенно много споров вызывали и вызывают такие виды, как *Salix phylicifolia* L., *S. bicolor* Ehrh. ex Willd., *S. hegetschweileri* Heer, *S. basaltica* Coste и *S. cantabrica* Rech. f., произрастающие в горах Европы. В связи с этим, целью настоящей работы было выяснение ранга вышеназванных таксонов на основе изучения внутривидовой изменчивости и хорологии этих ив по гербарным материалам и в природе. Работа проводилась с 1997 года по 2000 г.г., были просмотрены по этому циклу гербарные фонды (в том числе типовые образцы) Ботанического института им. В.Л.Комарова (LE), Главного ботанического сада РАН (МНА), Московского государственного университета (MW), Botanische Museum, Berlin-Dahlem (B), Institut fuer Systematische Botanik und Pflanzengeographie der Freien Universitaet Berlin (BSB), Botanische Staatssammlung, Muenchen (M), Institut fuer Allgemeine Botanik, Hamburg (HBG), Technische Universitaet, Dresden, Institut fuer spezielle Botanik, Eidgenoessische Technische Hochschule, Zuerich (ZT). В 1997-1999 г.г. были проведены экспедиционные работы и собран гербарный материал в «locus classicus» для *S. bicolor*, *S. basaltica* и *S. cantabrica* (Германия, Франция, Испания) а также для *S. hegetschweileri* в местечках Obergurgl и Sellarain (Австрия), которые указывались в протологе этого вида наряду с «locus classicus». Кроме природного и гербарного материала нами изучались образцы ив из этой группы, культивируемые в Ботанических садах Германии (Botanischer Garten TU, Dresden; Forstbotanischer Garten Tharandt, Arktisch-Alpiner Garten, Chemnitz), Латвии (National Botanical Garden, Salaspils) и в Ботаническом саду УрО РАН (Екатеринбург).

Анализ полученных результатов показал, что *S. phylicifolia* L., указываемая А.К.Скворцовым (1968) и некоторыми другими авторами (Lautenschlager, 1989; Rechinger, 1992) для гор Западной и Центральной Европы, является *S. bicolor* и отличается от настоящей *S. phylicifolia*, произрастающей в Исландии, Скандинавии, на севере Шотландии и Ирландии, а также на севере Европейской части России, заходя в Западную Сибирь. Основными отличительными признаками европейской *S. bicolor* являются долго сохраняющиеся прилистники, выраженная гетерофиллия ростовых побегов; толстоватые, ребристые почки с тупой или округлой верхушкой, листья, часто чернеющие при сушке с замятой верхушкой, подвороченным краем и опушенные прижатými белыми и (или) рыжеватыми прямыми волосками, продолговатые большей частью светло-бурые прицветные чешуи; соотношение длины ножки коробочки и нектарника (примерно 2:1); количество семян в коробочке (12-14). *S. bicolor* произрастает в субальпийском поясе, вдоль горных ручьев и речек, преимущественно на хорошо дренируемых субстратах в местах залегания основных горных пород, редко заходя в горные леса.

Показано, что внутривидовая структура *S. bicolor* представлена двумя под-видами: *S. bicolor ssp. bicolor* (Гарц, Альпы, Вогезы, Судеты, Татры) и *S. bicolor*

ssp. basaltica (Coste) I. Beljaeva comb. nov. (Французский Центральный массив, Пиренеи, Кантабрийские горы). *S. bicolor ssp. basaltica* отличается от основного подвида наличием на листьях более густого шелковистого опушения, толстыми ребристыми почками, хорошо развитыми и долго сохраняющимися прилистниками, светлыми прицветными чешуями и ярко выраженной гетерофиллией ростовых побегов. *S. hegetschweileri*, таким образом, является синонимом *S. bicolor ssp. bicolor*, а *S. cantabrica* - соответственно - синонимом *S. bicolor ssp. basaltica*.

Н.А. Березина, М.Г. Вахрамеева, Н.К. Шведчикова
О ЛЕСАХ НАЦИОНАЛЬНОГО ПАРКА «СМОЛЕНСКОЕ ПООЗЕРЬЕ»
Московский государственный Университет, Москва, Россия.

Территория национального парка (НП) расположена на северо-западе Смоленской области (Демидовский и Духовщинский районы) в зоне широколиственно-еловых лесов. За последние 200 лет леса Смоленщины подверглись сильным антропогенным нарушениям. До конца XVIII в. леса уничтожались в основном для увеличения площадей пашен и лугов. По данным Генерального межевания (1776-78 гг.) лесистость территории, где ныне располагается НП, составляла 64,4%. С начала XIX века, когда лес приобрел значение товара, из-за массового лесостребления, лесистость региона стремительно уменьшалась. Вырубки зарастали березово-ольховым мелколесьем с примесью ели. Уничтожение леса продолжалось и в начале XX века. В 30-х гг. район характеризовался как малолесный. Леса сильно пострадали в 40-х гг. В 30-х гг. и во второй половине XX века проводились лесовосстановительные мероприятия. А в 70-х гг. утвердилась концепция лесосбережения. Лесовосстановление шло в основном естественным путем. Ныне здесь отмечены все типы ельников и сосняков, вошедшие в эколого-ценотические схемы В.Н. Сукачева. Все ельники, в том числе кислично-зеленомошные, чернично-кисличные, чернично-зеленомошные наряду с набором характерных таежных элементов содержат значительное количество неморальных элементов и в подлеске (орешник), и в травяном ярусе; подрост состоит не только из ели, но и из дуба, клена, осины. Ельник неморальный на поверхностно-подзолистой супесчаной почве на покровных супесях, подстилаемых мореной, отличается не только преобладанием дубравных элементов в подлеске и травяном ярусе, но и подростом исключительно из широколиственных пород (липы, ясеня, клена, ильма). Этот фитоценоз, по-видимому, представляет собой стадию восстановления елово-широколиственного леса, естественного для региона. Значительные площади занимают мелколиственно-еловые леса, также представляющие собой фазы восстановления коренных зональных лесов. Преимущественно это - березово-еловые леса, примесь березы - 30-40% от состава древостоя. В травяном по-

кроме присутствуют виды, характерные как для хвойных лесов (*Oxalis acetosella* L., *Trientalis europaea* L.), так и для березняков (*Viola canina* L., *Fragaria vesca* L.). Присутствие в подросте значительного количества ели (березы лишь единично) свидетельствует о направлении сукцессии в сторону формирования чистого ельника. В елово-осиновых лесах подлесок, подрост и травяной ярус - из неморальных элементов. Подрост (клен, дуб, липа, вяз, осина, ель) указывает на направление сукцессии. Большинство сосняков здесь несет на себе следы антропогенного воздействия. Много молодых восстанавливающихся сосняков. Коренные (восстановившиеся) типы сосняков отмечены в окрестностях оз. Баклановского на вершинах и склонах холмов: сосняк зеленомошный, сосняк бруснично-зеленомошный. Широколиственные леса почти не сохранились. На территории НП они представлены лишь небольшими фрагментами. К широколиственным породам примешана ель. В прошлом основными широколиственными породами на изучаемой территории были дуб и липа. В настоящее время, в результате длительного хозяйственного воздействия в древостоях широколиственных лесов чаще всего доминирует вяз, липа. Значительные площади в НП заняты березняками вторичного происхождения, разнообразными по составу нижних ярусов в зависимости от происхождения березняка, форм прежнего и современного хозяйственного использования, длительности его существования, почвенных условий. Иногда можно наблюдать завершающий этап смены пород: так в березняке орляково-разнотравном многочисленный подрост ели уже начинает выходить в первый ярус. Из мелколиственных лесов в НП встречаются также осинники, сероольшаники и черноольшаники. Для всех осинников характерно обилие неморальных элементов в подлеске, подросте, травяном ярусе. Черноольшаники - коренные леса, располагаются по берегам рек и озер, нередко на торфяниках, формируя богатые местообитания с обильным травостоем. Отмеченные демутационные процессы свидетельствуют не только о лесовосстановлении, но и о сохранении биоразнообразия, как видового, так и фитоценоотического.

О.В.Борисова, Н.Г.Уланова, А.Н.Демидова, Н.В.Куксина
**ОСОБЕННОСТИ ДИНАМИКИ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ БЕРЕЗЫ И ОСИНЫ
 НА ВЕЙНИКОВЫХ ВЫРУБКАХ ЕЛЬНИКОВ ЮЖНОЙ ТАЙГИ**
 Московский государственный университет, Москва, Россия

Рубка еловых лесов в подзоне южной тайги ведет к образованию лиственных древостоев. Динамика ценопопуляций древесных пород на рубках зависит от лесорастительных условий, состава насаждения до рубки, а так же от последующих лесохозяйственных мероприятий.

Цель нашей работы – оценить особенности динамики ценопопуляций березы бородавчатой (*Betula pendula* Roth), пушистой (*B. alba* L.) и осины (*Populus*

tremula L.) на вырубках в течение первых 20-ти лет и рассмотреть влияние рубок ухода за посадками на видовой состав и популяционную структуру мелколиственных пород.

Исследования проводились в сходных лесорастительных условиях на веиниковых вырубках ельников-черничников и кисличников в 1999-2000 гг. Обследованы 8 вырубок: 3 – в Костромской (2, 6, 10 лет), 3 – в Новгородской (1, 4, 7 лет), 2 – в Тверской (14 и 20 лет) области. Заложено 60 учетных площадок 2x2 м (по 30 в Костромской и Новгородской) и 10 площадок 5x10 м в Тверской области. На площадках у всех особей берез и осин измеряли высоту, определяли абсолютный возраст, возрастное состояние и происхождение (семенное – вегетативное).

При рубке леса применялась сходная технология с использованием тяжелой лесозаготовительной техника с последующей расчисткой и посадкой сеянцев ели и сосны в отвалы борозд. Осветление вырубок Костромской и Новгородской области не проводилось. В Тверской области на 14-летней вырубке осветление проводилось один раз, на 20-летней вырубке – с 5-ти лет регулярно через 5 лет.

Ценопопуляции березы бородавчатой на всех вырубках имеют инвазионный тип. Семенное возобновление энергично идет в первые 5-6 лет пока сохраняются участки с нарушенной почвой по бороздам посадок ели и волокам. Эта популяционная волна сохраняется в ходе демутации. Плодоносить береза начинает в 9-10 лет на вырубках. Доля вегетативных порослевых побегов зависит от численности молодых берез в исходном ельнике. От пней поросль может образовываться постоянно, но редко доживает до 5 лет и не достигает виргинильного состояния. При проведении осветления посадок ели значительная часть берез уничтожается, однако уже через месяц формируется многочисленная поросль от пней и корней. Возрастная структура популяции омолаживается, начиная новый цикл развития.

Численность березы пушистой значительно ниже, чем березы бородавчатой на вырубках. В ельниках черничных и кисличных эта порода встречается также реже. Береза появляется из семян на нарушенной влажной почве в первые 5 лет после рубки леса. Именно эти деревья достигают генеративного состояния в 9-10 лет (редко в 5-7 лет). При наличии пней может идти вегетативное размножение порослью. Однако она редко доживает до 4 лет, не достигая высоты 1 метра. К 14-ти годам у березы пушистой спектр возрастных состояний моложе, чем у березы бородавчатой.

Уровень корреляции между высотой и возрастом у берез выше, чем между высотой и возрастным состоянием. Корреляция между возрастом и возрастным состоянием у березы пушистой выше, чем у березы бородавчатой.

Ценопопуляции осины формируются исключительно из корневых отпрысков. Единичные проростки осины редко доживают до 2-ух лет. Наибольшее

количество корневых отпрысков образуется в 1-ый год после рубки. К 5-6 годам новые отпрыски не появляются. Возрастное состояние довольно жестко определяется возрастом отпрысков. Проведение рубок ухода приводит к новым вспышкам образования отпрысков. Спектр возрастных состояний узок и в конкретный момент популяция представлена лишь 2(3) молодыми возрастными состояниями. Популяция осины имеет типичный инвазионный вид.

На вырубках при различной интенсивности осветления посадок ели формируются различные типы лесных сообществ. При соблюдении технологий рубок ухода к 20-ти годам на вырубках образуются ельники, в противном случае – березняки с осиной и елью.

Н.В. Бородина, Т.М. Киселева

**ЭКОЛОГО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЛУГОВОЙ
РАСТИТЕЛЬНОСТИ КИРОВСКОЙ ОБЛАСТИ**

Государственный природный заповедник «Нургуш»,
Вятский государственный педагогический университет, г. Киров, Россия.

Работа проводилась в 6 районах области: Советском, Лебяжском и Малмыжском районах (зона хвойно-широколиственных лесов); Оричевском и Котельничском районах (подзона южной тайги) и на севере области в Лузском районе (подзона средней тайги):

I. Зона хвойно-широколиственных лесов. Материковые луга. Асс.: 1. *Achillea millefolium* L.–*Vicia cracca* L.–*Pimpinella saxifraga* L. с проективным покрытием (ПП) 80%. 2. *Phleum pratense* L.–*Achillea millefolium* с ПП 40%. 3. *Origanum vulgare* L.–*Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn–*Trifolium medium* L. с ПП 65%. 4. *Tussilago farfara* L. с ПП 50%. Пойменные луга. Асс.: 1. *Agrostis tenuis* Sibth.–*Leontodon autumnalis* L.–*Plantago major* L. ПП 50%. 2. *Achillea millefolium*–*Fragaria vesca* L. с ПП 45%. 3. *Deschampsia cespitosa* (L.) Beauv.–*Achillea millefolium* с ПП 45%.

II. Подзона южной тайги. Материковые луга. Ассоциации: 1. *Phleum pratense*–*Agrostis gigantea* Roth–*Achillea millefolium* с ПП 95%. 2. *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth–*Agrostis gigantea*–*Potentilla argentea* L. ПП 85%. Пойменные луга. Ассоциации: 1. *Phleum pratense*–*Festuca pratensis* Huds.–*Filipendula ulmaria* (L.) Maxim. с ПП 98%. 2. *Veronica longifolia* L.–*Trifolium medium*–*Filipendula ulmaria*–*Alopecurus pratensis* L. с ПП 98%. 3. *Alopecurus pratensis*–*Veronica longifolia* с ПП 98%. 4. *Phleum pratense*–*Agrostis gigantea*–*Centaurea phrygia* L.–*Ranunculus acris* L. с ПП 90%.

III. Подзона средней тайги. Пойменные луга. Ассоциации: 1. *Tanacetum vulgare* L.–*Achillea ptarmica* L.–*Veronica longifolia*–*Phalaroides arundinacea* (L.) Rauschert с ПП 75%. 2. *Tanacetum vulgare*–*Veronica longifolia*–*Trifolium medium* с ПП 70%. 3. *Tanacetum vulgare*–*Calamagrostis neglecta* (Ehr.) Gaertn.,

Meу. et Schreb. с ПП 70%. 4. *Filipendula ulmaria*–*Galium boreale* L. с ПП 55%.
5. *Achillea millefolium*–*Hieracium umbellatum* L. с ПП 65%. Результаты анализа даны в табл. 1.

Таблица 1. Сравнительная характеристика экологического состава и географических элементов флоры луговых фитоценозов, %

| Эколого-географическая характеристика | Зона хвойно-широколиственных лесов | | Подзона южной тайги | | Подзона средней тайги |
|---------------------------------------|------------------------------------|-----------|---------------------|-----------|-----------------------|
| | материковые | пойменные | материковые | пойменные | пойменные |
| Экологические группы | | | | | |
| Мезофиты | 92 | 82 | 93 | 73 | 78 |
| Гигромезофиты | 1 | 4 | 2 | 5 | 9 |
| Ксеромезофиты | 7 | 2 | 2 | | |
| Гигрофиты | | 12 | 3 | 21 | 12 |
| Гидрофиты | | | | 1 | 1 |
| Жизненные формы по Раункиеру | | | | | |
| Гемикриптофиты | 64 | 73 | 67 | 80 | 80 |
| Геофиты | 10 | 5 | 15 | 14 | 12 |
| Хамефиты | 4 | 2 | 8 | 5 | 5 |
| Терофиты | 22 | 20 | 10 | 1 | 3 |
| Географические элементы | | | | | |
| Бореальная | 56 | 70 | 80 | 88 | 87 |
| Неморальная | 4 | | | | 1 |
| Неморально-бореальная | 1 | 2 | 2 | 4 | 3 |
| Лесостепная | 14 | 11 | 8 | 4 | 4 |
| Плоризональная | 5 | 2 | 3 | 2 | 1 |
| Сорные | 20 | 18 | 7 | 2 | 4 |

В экологическом спектре флоры во всех луговых фитоценозах преобладают мезофиты. Среди жизненных форм преобладают гемикриптофиты. В луговых фитоценозах зоны хвойно-широколиственных лесов в связи с антропогенным фактором возрастает роль терофитов. Среди географических элементов ведущую роль во всех подзонах играют бореальные виды. На юге области увеличивается количество лесостепных и сорных растений.

Т. Ю. Браславская

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ПАРЦИАЛЬНЫХ ФЛОР ЛУГОВЫХ И ПОЙМЕННЫХ ЛЕСНЫХ МЕСТНОСТЕЙ ПОЛЕСЬЯ

Заповедник “Брянский лес”, Брянская обл., Россия

В недавней публикации (Смирнова и др., 1997) на примере заповедника “Калужские засеки” показано значительное уменьшение видового богатства конкретных флор в лесной и лесостепной зонах при введении заповедного режима на их территориях – за счет повышения лесистости и исчезновения мно-

гих светолюбивых травянистых видов. В связи с этим представляет интерес вопрос о том, в каких сообществах на тех же территориях световая обстановка могла быть подходящей для обитания этих видов в доагрикультурное время. Поиски ответа на него заставляют обратить внимание на растительный покров в поймах средних и крупных рек. Там постоянно формируются молодые участки суши, первое время свободные от древесной растительности, а мозаичная структура экотопов на более старых участках (ложбинно-гривистый мезорельеф) также обуславливает наличие большого числа нелесных сообществ (старичных озер, заболоченностей) и опушечных зон в пойменных лесах на контакте с ними. Чтобы проверить возможность сохранения разнообразия светолюбивых травянистых видов в лесной зоне в составе пойменной растительности, был предпринят анализ флоры пойменных ландшафтов заповедника "Брянский лес". В пойме р.Нерусса, облесенной на 50%, распространены широколиственные леса асс. *Tilio-Carpinetum* и *Ficario-Ulmetum* на пойменных гривах и черноольшаники асс. *Carici elongatae* – *Alnetum* в старых межгривных понижениях. Флора лесных местностей выявлялась путем выполнения геоботанических описаний в лесных массивах, имеющих площадь 1-10 км². Для описания выбирались наиболее старые на данной территории леса (дубово-ясеновые в возрасте не менее 180 лет и ольшаники 90-100 лет), их опушки на берегах внутрилесных стариц, внутрилесные травяные заболоченности и болота. Также были описаны травяные группировки и ивняки (асс. *Salici triandro-viminalis*) на прирусловых отмелях и сформировавшиеся из них на более старых участках берега молодые ясеновые леса. Предполагается, что сообщества перечисленных типов могут присутствовать в не нарушенной хозяйственной деятельностью растительном покрове поймы; всего в них было выполнено 244 геоботанических описания. Для выявления светолюбивой флоры было сделано 126 описаний в суходольных, кратко-, средне- и длительнопоемных луговых сообществах, поддерживаемых сенокошением или выпасом. По данным описаний были составлены общие списки травянистых видов для каждого типа сообществ по отдельности, для антропогенных безлесных сообществ в целом и для условно ненарушенных сообществ в целом. Для характеристики сходства-различия списков использовалась мера экзотичности (Андреев, 1980) – доля в каждом списке видов, отсутствующих в другом списке, с которым проводится сравнение. Для экологического анализа флоры использовались оценки видов в шкалах Элленберга по освещенности и влажности почвы. Сравнение флоры лугов с флорой условно ненарушенных сообществ лесных местностей показало, что первая экзотична по отношению ко второй на 29%, т.е. из 275 травянистых видов, отмеченных на лугах, 80 не встречаются ни в каких условно ненарушенных сообществах поймы. Среди них доля ксерофильных видов (ступени шкалы увлажнения почвы от 1 до 3) выше, а доля гигрофильных и гидрофильных (ступени той же шкалы от 7 до 12) ниже, чем среди

общих для пойменных лугов и условно ненарушенных сообществ видов и чем во флоре пойменных лугов в целом. Спектры по отношению к освещенности для всех трех списков сходны: около 80% видов светолюбивы (занимают в шкале Элленберга ступени с 6 по 9), но среди “экзотичных” видов луговой флоры нет теневыносливых, которые составляют около 1% видов, обнаруженных на лугах в целом. Все обычные виды лугов, отмеченные более чем в 20% описаний, произрастают также и в условно ненарушенных сообществах, причем больше всего их (около 70%) отмечено в прирусловых ивниках и на отмелях. Их встречаемость там мала, только у гигрофильных видов она может достигать 60-80%. Большинство “экзотичных” луговых видов имеет встречаемость менее 20%, некоторые – от 20 до 40%, но многие из этих видов способны быть кодоминантами в луговых сообществах. Из сравнения флор можно сделать вывод, что экотопическая обстановка поймы при отсутствии антропогенных воздействий на растительность создает условия для обитания светолюбивых травянистых видов, но для ксерофильных и большинства мезофильных видов вероятность стабильного существования там низка.

М.В.Буланая

СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИИ МИНДАЛЯ НИЗКОГО

Саратовский государственный университет, Саратов, Россия

К настоящему времени популяционно-онтогенетическими исследованиями охвачено большое количество древесно-кустарниковых растений различных жизненных форм, но недостаточно еще исследованы куртинообразующие вегетативно-подвижные древесные растения, к которым принадлежит миндаль низкий. Миндаль низкий – раноцветущее растение широко распространенное в зоне ковыльно-типчаковых и разнотравно-луговых степей, малотребовательное к почвам, соле- и засухоустойчивое, хорошо растущее при известковании почв, светолюбивое. При исследовании ценопопуляции миндаля счетными единицами были выбраны особь семенного происхождения, рамета (Ценопопуляции растений, 1988) и куртина.

Онтогенез и структура ценопопуляции миндаля низкого изучены в разнотравно-типчаковой степи в окрестностях г. Саратова. Установлено, что в этих эколого-ценотических условиях миндаль возобновляется семенным и вегетативным путем, с преобладанием последнего. Ход онтогенеза особей отражают схемы: $p - j - im - v - g_1 - g_2 - g_3 - s$ (семенной ряд)

$p - im - v - g_1 - g_2 - g_3 - s$ (вегетативный ряд).

Онтогенез миндаля низкого в исследованных эколого-ценотических условиях завершенный. Возрастной спектр ценопопуляции миндаля характеризуется двувершинной кривой с максимумами численности в прегенеративной и генеративной частях. Один из максимумов численности в бимодальном возраст-

тном спектре приходится на иматурные особи, составляющие в популяции 18,2 %. Второй максимум падает на средневозрастные генеративные особи. Они несколько преобладают над иматурными и составляют в ценопопуляции 20,5%. Исследование взрослой части ценопопуляции миндаля показали, что на долю виргинильных особей приходится 11,1%, средневозрастных генеративных – 17,2%, старых генеративных – 13,1%. В этой ценопопуляции отмечены сенильные особи (8,8%). Количество особей прегенеративного периода – 40,4%, в то время как генеративных насчитывается на 10,2% больше, поэтому в ценопопуляции не происходит полной замены генеративной части. Расчеты показали, что на одну особь генеративного периода приходится – 0,05% проростков, 0,16% ювенильных, 0,35% иматурных и 0,21% виргинильных растений. Незначительное число проростков миндаля в исследованных условиях связано, на наш взгляд, с сильным антропогенным воздействием. Важным показателем «благополучия» семенного возобновления может служить коэффициент продуктивности (Левина, 1981), который у молодых и средневозрастных генеративных растений миндаля составляет 21,3%.

Специфика онтогенеза миндаля низкого, как и других древесно-кустарниковых растений, заключается в формировании систем надорганизменного уровня. Такими системами можно считать куртины, являющиеся элементами пространственной структуры ценопопуляции миндаля. Анализируя ценопопуляцию миндаля как совокупность куртин, отличающихся по возрастной структуре, в исследованных эколого-ценотических условиях можно выделить молодые, зрелые и стареющие куртины. Старые куртины миндаля не обнаружены, так как по мере старения куртины происходит ее омоложение вследствие активного вегетативного возобновления. Появление новых молодых особей приводит к усложнению куртины, ее дальнейшему разрастанию и волнообразному изменению ее возрастного состава во времени, т.е. куртины миндаля претерпевают флуктуационные изменения, свойственные многим вегетативно-подвижным древесно-кустарниковым растениям, при которых периоды старения и омоложения чередуются и непрерывно сменяют друг друга. Исследование пространственной структуры ценопопуляций миндаля дало возможность установить, что развитие куртин происходит циклично по типу: молодость – зрелость – старение – омоложение.

А. Д. Булохов

ВЫДЕЛЕНИЕ ЭКОЛОГО-ЦЕНОТИЧЕСКИХ ГРУПП НА ОСНОВЕ ФЛОРИСТИЧЕСКОЙ КЛАССИФИКАЦИИ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

Брянский госпедуниверситет, Брянск, Россия

Основными методами оценки экологии видов и сообществ остается пока анализ их распределение в пространстве комплексных градиентов факторов

среды. Понятие "экологическая группа" (ЭГ) было предложено Е.Вармингом. и используется широко в литературе. Но содержание его в ботанике, фитоценологии и экологии не одинаково. Под термином ЭГ понимается группа видов, выделенная по отношению к одному ведущему фактору среды. Это широко известные типы: мезофиты, гигрофиты, ксерофиты и др. Понятие "мезофит", "ксерофит" не групповое, а типовое. Не случайно А.П.Шенников назвал их не группами, а типами. В фитоценологии и экологии понятие ЭГ имеет иное содержание. ЭГ объединяет виды, поведение которых одинаково по отношению к комбинации факторов среды, а не к одному из них. В таком понимании термин был предложен Г. Элленбергом для классификации сообществ. Виды, входящие в состав группы, предъявляют сходные требования к комплексным градиентам, что позволяет получить достоверную информацию о местообитании сообществ.

Эколого-ценогические группы (ЭЦГ) - совокупность видов с совпадающими экоценоареалами в определенном синтаксономическом пространстве. ЭЦГ отличаются от ЭГ тем, что они не только сходны по требованию к комплексным градиентам, но и "верны" синтаксонам определенного ранга. Главным критерием выделения ЭГ и ЭЦГ является "верность видов" друг другу или условиям местообитания, или же определенным типам сообществ. Существуют и три различные подхода к их выделению: корреляционный анализ межвидовых сопряженностей, прямой градиентный анализ и классификационной, основанный на флористической классификации растительности. Последний метод основан на "верности видов определенным типам сообществ". Более эффективны ординационный и классификационный методы. При классификационном подходе ЭЦГ выделяют по сходству экоценоареалов в синтаксономическом пространстве (Булохов 1992). В качестве критерия их сходства использован класс постоянства видов в синтаксоне. В одну группу объединяются виды, имеющие в сравниваемых синтаксонах постоянство не ниже II класса. Ранг синтаксона – союз, иногда подсоюз. В пределах ассоциации ЭЦГ выделить не целесообразно.

На основе анализа ценофлор 28 союзов лесной, кустарниковой и травяной растительности Юго-Западного Нечерноземья России было установлено 37 ЭЦГ, объединяющих 337 видов.

В сообществах союзов коренной или условно-коренной растительности преобладают стенопотные ЭЦГ, связанные с одним союзом. Таковы ЭЦГ *Cladonia*, *Peucedanum oreoselinum* (L.) Moench, *Molinia caerulea* (L.) Moench, *Trifolium alpestre* L., *Corydalis cava* (L.) Schweigg. et Koerte, *Galeobdolon luteum* Huds., *Ficaria verna* Huds., *Carex elongata* L., *Calystegia sepium* (L.) R. Br. Эврипотные группы более редки: *Pteridium*, *Oxalis*, *Pulmonaria obscura* Dumort.

В сообществах группы классов антропо-зоогенной растительности выявлена общая закономерность: ведущая роль принадлежит эврипотным ЭЦГ охва-

тывающим широкий спектр синтаксонов, так как их виды адаптированы не только к определенным эдафическим условиям, но и к режиму нарушений. Такковы ЭГЦ - *Agrostis tenuis* Sibth., *Deschampsia cespitosa* (L.) Beauv., *Achillea millefolium* L., *Anthoxanthum odoratum* L., *Alopecurus pratensis* L., *Carex acuta* L., *Galium verum* L. Имеются и стенотопные ЭЦГ, связанные с одним союзом: *Astragalus cicer* L., *Festuca valesiaca* Gaudin, *Scabiosa ochroleuca* L. Основу видового состава ЭЦГ составляют дифференцирующие виды, которые подобно видам-детерминантам диагностируют синтаксоны пограничной частью своего ценоареала. ЭЦГ – региональны.

ЭЦГ можно изучать не только на уровне сообществ, но и фитохорий. В этом случае исследуют степень совпадения географических ареалов видов и их фитоценологических оптимумов.

А.М.Былова

ОСОБЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИОННОЙ ЖИЗНИ *RUMEX THYRSIFLORUS* FINGERH.
МПГУ, Москва, Россия

Щавель пирамидальный (*Rumex thyrsiflorus* Fingerh.) – стержнекорневое, многолетнее, поликарпическое травянистое растение, мезофит, гемикриптофит. Произрастает на заливных и суходольных лугах, лесных полянах, по опушкам.

Ценопопуляции (ЦП) щавеля пирамидального (Щ) я изучала на лугах в долине р. Цна (приток Оки) и на водоразделах близ с. Куплиям Егорьевского района Московской области, где в луговых сообществах Щ является доминантом, содоминантом или встречается рассеянно. Гетерогенность ЦП Щ определяется разновозрастностью особей и разной их жизненностью, двудомностью данного вида, а также неравномерностью распределения особей в пределах популяционного поля. Онтоморфогенез Щ описан ранее (Былова, 1999). В большом жизненном цикле Щ можно выделить все возрастные состояния. Возрастная структура ЦП Щ изучена на четырёх участках в разных луговых фитоценозах. 1-ый участок находится на высокой пойме на левом берегу р. Цна, 2, 3 и 4-ый – на суходольных материковых лугах. Содоминантами Щ были тысячелистник обыкновенный, овсяница красная, полевица обыкновенная и тонкая, а на 4-ом участке прослежена динамика возрастной структуры ЦП Щ во второй половине лета. Проведены наблюдения за взаимоотношениями растений Щ со щучкой.

Семена Щ прорастают весной, а также летом и осенью без периода покоя после обильных дождей. В первый же год жизни проростки Щ переходят в ювенильное возрастное состояние.

Возрастные спектры ЦП Щ представлены в таблице 1. Анализ полученных данных позволяет сделать следующие выводы: 1. Во всех ЦП Щ преобладают женские особи. На 3-ем участке в составе ЦП женские особи составляют

86%, а мужские – 14%; 2. ЦП Щ имеют разную возрастность. Как правило, это нормальные полночленные, но иногда особи постгенеративного периода отсутствуют; 3. У Щ нет базового спектра. Пики численности приходятся на разные возрастные группы. Могут быть спектры бимодальные с пиками численности на ювенильных и молодых генеративных или на виргинильных и средневозрастных генеративных; 4. Малое число особей постгенеративного периода можно объяснить тем, что партикуляция или старческий распад особей Щ, приводящий к возникновению сенильных и субсенильных, происходит сравнительно редко. Стержневые корни и каудексы Щ, являющиеся основными местами запасных веществ, содержат много паренхимы, поэтому отмирание и разрушение каудекса и главного корня происходит быстро. Придаточные корни на главах каудекса немногочисленны и часто не могут обеспечить всем необходимым возникшие партикулы; 5. Щ обладает многими признаками эксплоранта или реактивного вида. Резкой динамике подвержена молодая часть ЦП Щ. Во влажные годы осенью плотность проростков в разреженных травостоях вблизи материнского растения может достигать 269 шт./дм². Однако очень велика их элиминация. К концу лета возрастает численность ювенильных особей, что объясняется эффективной инспермацией в микросайтах с разреженным травостоем и быстрым переходом проростков в ювенильные растения в течение 2-3 недель; 6. Изученная демографическая структура ЦП Щ позволяет сделать заключение, что тип динамики флуктуационный, у Щ происходит оборот поколений, и ЦП способны самоподдерживаться, поэтому Щ сохраняет позиции основного ценозообразователя в луговых сообществах; 7. В щучниках Щ встречается рассеянно. И хотя в пределах дерновины щучки (g₂) и ее “свободного кольца” (Жукова) во влажный год может появиться много проростков Щ (в дерновине на площади 78 кв. см – 82, а на пл. 628 кв. см “свободного кольца” – 120), они быстро отмирают, не переходя в j. Однако некоторые особи Щ приживаются и в непосредственной близости от дерновины, и по периферии “свободного кольца” в пределах влияния фитогенного поля щучки встречаются особи Щ v, g₁, g₂, g₃.

Таблица 1.

| № участка | 1 | | 2 | 3 | 4 |
|-----------------|-----------------|------------|------------|------------|------------|
| | 12.08.2000 | 28.08.2000 | 10.08.2000 | 23.08.1993 | 02.10.2000 |
| Возр. состояние | численность в % | | | | |
| j | 44,4 | 61,4 | 6,9 | 20,0 | 5,4 |
| im | 3,2 | 2,7 | 23,1 | 18,7 | 9,8 |
| v | 11,1 | 8,0 | 33,4 | 38,8 | 25,8 |
| g ₁ | 23,0 | 6,5 | 15,3 | 10,0 | 22,7 |
| g ₂ | 17,5 | 11,4 | 16,0 | 12,5 | 25,8 |
| g ₃ | 0,8 | 0,0 | 3,5 | 0,0 | 5,4 |
| ss | 0,0 | 0,0 | 1,5 | 0,0 | 3,2 |
| s | 0,0 | 0,0 | 0,3 | 0,0 | 1,9 |

СИНТАКСОНОМИЧЕСКИЙ КОНТИНУУМ: СУЩЕСТВУЕТ ЛИ ПРЕДЕЛ ДЕЛЕНИЯ?

Ботанический институт РАН, С.-Петербург, Россия

Согласно сложившимся представлениям растительный покров непрерывен, что выражается в наличии постепенных переходов между синтаксонами любого ранга. В тоже время любой синтаксон неоднороден внутри себя, и непрерывное варьирование дает основание делить его и далее на более мелкие группы. В связи с этим возникает вопрос, существует ли какой-то объективный предел деления или же число групп определяется только объемом имеющегося числа описаний, существуют ли в природе однородные по всем показателям группы растительных сообществ?

В работах по количественной классификации растительности, которые интенсивно проводились в 60-е-70-е гг., этот вопрос, как ни странно, никогда не ставился. Последовательное деление совокупности площадок оканчивалось или при условно выбранном уровне сходства, или при заранее заданном числе единиц классификации. Обычно делили набор площадок, полученный в пределах определенной территории и включающий большое число типов растительных сообществ. В такой ситуации довести деление до каких-то элементарных единиц было, конечно, невозможно.

С этой проблемой мы столкнулись при проведении классификации растительности с использованием доминантно-флористического метода (Василевич, 1995), когда в результате деления больших и довольно однородных групп описаний получались очень мелкие флористически однородные группы описаний.

Для проверки того, можно ли выделить крупные группы геоботанических описаний, которые уже не поддаются дальнейшему обоснованному делению, мы взяли по 100-150 описаний, относящихся к одной растительной ассоциации при довольно широком ее понимании при флористической системе классификации.

Возможны разные методы проверки флористической однородности групп описаний. Флористическая однородность 86 описаний остроосоковых лугов (*Caricetum gracilis*) проверялась с помощью межвидовых сопряженностей (по Goodall, 1953). В матрице сопряженностей между 19 видами с встречаемостью от 20 до 60% лишь 6 коэффициентов из 171 превысили 5% уровень значимости, что менее 5% общего числа коэффициентов и свидетельствует о флористической однородности остроосоковых лугов (Стром, 1995). Такой же точки зрения придерживалась D. Blažkova (1971), не выделяя в пределах этой ассоциации каких-либо подчиненных единиц.

При делении ельника черничного и таволговых лугов мы использовали критерий Кокрена, который показывает, насколько равномерно распределена

какая-то группа видов по данной совокупности описаний. Таволговые луга (*Filipenduletum*, 131 описание) по трем группам дифференциальных видов (луговые мезофиты, мезогигрофиты и гигромезофиты, гигрофиты) были разделены на 5 флористически однородных групп описаний. Эти группы содержат 32, 38, 40, 6, и 15 описаний. Четыре группы достаточно велики по числу описаний, и их можно было бы делить и далее, но возможности видового состава исчерпаны. Предел деления поставлен характером варьирования видового состава, а не объемом выборки.

В ельнике черничном 156 описаний удалось разделить только на три группы. Из 165 видов только 12 имели среднюю встречаемость (от 20 до 70%) и могли быть использованы как дифференциальные.

Таким образом, удалось во всех трех случаях получить крупные флористически однородные группы геоботанических описаний, соответствующие элементарным единицам растительности, которые далее нельзя подразделить по флористическим критериям.

В.Н.Василишина

SYMPHYTUM CORDATUM WALDST. ET KIT. EX WILLD.

В УКРАИНСКИХ КАРПАТАХ

Институт экологии Карпат НАН Украины, Львов, Украина

Вследствие уменьшения биологического разнообразия, вызванного антропогенными факторами, использование фиторесурсов ценных видов растений должно базироваться на результатах исследований их хорологии, популяционной структуры, динамики и т. п. Поэтому мы исследовали распространение, структуру популяций, эколого-фитоценоотические особенности карпатского субэндемического вида *Symphytum cordatum* Waldst. et Kit. ex Willd.

В Украинских Карпатах *S. cordatum* встречается в субальпийском, еловом и буковом поясах, где выступает компонентом многих первичных и вторичных сообществ. В субальпийском поясе находится верхняя граница распространения вида. В Восточных Карпатах (хр. Черногора) *S. cordatum* достигает высоты 1800 м над ур. моря. Следует отметить, что в еловом и буковом поясах особи *S. cordatum* расположены более-менее равномерно. Тогда как, в субальпийском поясе они образуют скопления, между которыми остается незанятое пространство. Очевидно, в данном случае групповое распределение особей *S. cordatum* связано с преобладанием вегетативного размножения, в результате которого образуются компактные клоны. Плотность рамет в таких скоплениях очень высока и может достигать 200 побегов на 0,25 м².

Характерными для *S. cordatum* являются мезофитные места произрастания, но он часто встречается и на хорошо увлажненных участках вблизи потоков. В сообществе *Fagetum dentariosum* было исследовано два локуса *S.*

cordatum, которые отличаются между собой условиями увлажнения и освещения. Первый находился в полузатененном месте вблизи потока, а второй – под пологом леса. Результаты исследований показали, что плотность *S. cordatum* в первом из них значительно выше чем во втором; тут встречались особи всех возрастных состояний с высокими морфометрическими показателями. Второй локус характеризовался отсутствием генеративной возрастной группы, особи имели меньшие морфометрические параметры. Можно сделать вывод, что условия сильного затенения неблагоприятно действуют на жизненность *S. cordatum*, а повышенное количество влаги в почве не угнетает, а наоборот способствует развитию особей этого вида. Наиболее благоприятными участками для произрастания *S. cordatum* являются полузатененные места вблизи потоков.

Все исследованные популяции *S. cordatum* нормальные (полночленные и неполночленные), с левосторонним типом возрастного спектра. Молодая часть популяций, которую составляют ювенильные особи, достаточно динамична. Так, их участие изменяется от 12,5 до 31,2%. Это объясняется тем, что подрост требователен к условиям произрастания, он не выдерживает значительного накопления подстилки, затенения и недостаточной увлажненности почвы. Поэтому его появление и развитие возможно только в отдельных локусах. Участие иматурных и виргинильных особей в составе популяций более стабильно. Генеративная группа оказалась наиболее динамичной; количество этих особей может варьировать в широких пределах (от 6,4 до 34,5%). Максимальных значений оно достигает в популяциях *S. cordatum* субальпийского и букового поясов, которые пребывают, очевидно, в оптимальных экологических условиях. Численность постгенеративной возрастной группы невысока, потому что при партикуляции эти особи образуются очень редко. Кроме того, эта стадия непродолжительна.

Основным способом самоподдержания *S. cordatum* служит вегетативное размножение. Роль генеративного воспроизведения незначительна, поскольку в большинстве популяций отмечается очень низкое количество проростков. При умеренном хозяйственном использовании не было выявлено существенного отрицательного влияния на популяции. Можно сделать вывод, что состояние популяций *S. cordatum* в Украинских Карпатах стабильно.

Д. В. Вахненко

СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА УРБАНОФЛОРЫ РОСТОСКОЙ ГОРОДСКОЙ АГЛОМЕРАЦИИ

Ростовский государственный университет, Ростов-на-Дону, Россия

В урбанофлоре Ростовской городской агломерации (РГА) выявлено 848 видов высших растений. К отделу *Equisetophyta* относятся 2 вида, по 1 виду

принадлежат отделам Polypodiophyta и Pinophyta, и 844 вида – к отделу Magnoliophyta, что в процентном выражении составляет по отделам соответственно: 0,23 %, 0,12 %, 0,12 % и 99,53 % от общего количества видов.

Все отделы, за исключением Magnoliophyta, включают по одному классу: Equisetopsida, Polypodiopsida, Gnetopsida. Отдел Magnoliophyta представлен двумя классами: Magnoliopsida (694 вида) и Liliopsida (150 видов). Соотношение видов из классов Magnoliopsida и Liliopsida во флоре РГА составляет 4,63 : 1, в то время как для флоры Нижнего Дона этот показатель равен 3,9 : 1 (Зозулин, Федяева, 1985). Растения флоры РГА принадлежат к 58 порядкам. Из их общего количества – 55 относятся к покрытосеменным, по одному порядку приходится на долю хвощевидных, папоротниковидных и голосеменных.

Во флоре РГА насчитывается всего 102 семейства высших растений. Семейств Magnoliopsida во флоре насчитывается 79, а Liliopsida – 20. Соотношение количества семейств этих классов составляет 3,95 : 1. Среднее число видов, приходящихся на одно семейство равно 8,31. Установлено, что 19 семейств (18,63 % от общего количества семейств в списке) имеют численность от 10 до 132 видов, 4 (3,92 %) – от 7 до 9 видов, 8 (7,84 %) – от 5 до 6 видов, 8 (7,84 %) – по 4 вида, 13 (12,74%) – по 3 вида, 13 (12,74 %) – по 2 вида, 37 (36,27 %) – по 1 виду. На первые пятнадцать мест в спектре ведущих семейств флоры РГА вышли: Asteraceae, Poaceae, Brassicaceae, Fabaceae, Rosaceae, Caryophyllaceae, Lamiaceae, Chenopodiaceae, Scrophulariaceae, Apiaceae, Boraginaceae, Polygonaceae, Ranunculaceae, Solanaceae, Cyperaceae. Коэффициент ранговой корреляции Спирмена – Шмидта (Шмидт, 1987) для спектров семейств флор Нижнего Дона и РГА имеет значение 0,26, что свидетельствует о слабом их сходстве. Соотношение количества видов двух ведущих семейств – Asteraceae/Poaceae для флоры РГА равно 1,69: 1, а во флоре Нижнего Дона – 1,52 : 1.

Во флоре Ростовской городской агломерации отмечено всего 412 родов высших растений (409 родов – Magnoliophyta). На один род приходится в среднем 2,06 видов. К классу Magnoliopsida принадлежит 335 родов, а к Liliopsida – 74 рода, или 81,91 % и 18,09 % от общего количества родов покрытосеменных соответственно. Родовая насыщенность семейств высших растений во флоре РГА равна в среднем – 4,04 : 1. Соотношение количества родов двух ведущих семейств Asteraceae и Poaceae составляет 1,23 : 1.

Отмечено 2 рода, содержащих по 13 видов в каждом, 1 род с 12 видами, 3 рода – по 10 видов, 4 рода – по 9 видов, 1 род – 8 видов, 9 родов – по 7 видов, 8 родов – по 6 видов, 12 родов – по 5 видов, 20 родов – по 4 вида, 28 родов – по 3 вида, 76 родов – по 2 вида, 248 родов – по 1 виду.

Наиболее крупными родами в изучаемой флоре являются: Viola и Veronica (по 13 видов, или по 1,53 % от общего количества высших растений), Taraxacum (12 видов, 1,41 %), Atriplex, Potentilla, Euphorbia (по 10 видов, 1,18

%), *Artemisia*, *Centaurea*, *Gagea*, *Poa* (по 9 видов, 1,06 %), *Plantago* (8 видов, 0,94 %), *Ranunculus*, *Dianthus*, *Chenopodium*, *Rosa*, *Trifolium*, *Vicia*, *Solanum*, *Tragopogon*, *Carex* (по 7 видов, 0,82 %), *Silene*, *Persicaria*, *Rumex*, *Acer*, *Galium*, *Cuscuta*, *Cirsium*, *Xanthium* (по 6 видов, 0,71 %).

Таким образом, урбанофлора РГА отличается значительным своеобразием систематической структуры: многие произрастающие здесь виды являются с точки зрения эколого-фитоценотической приуроченности синантропными. По этой причине доля семейств и родов, к которым принадлежат такие виды, резко увеличена. Вместе с тем, несколько снижено участие семейств и родов, занимающих во флоре Нижнего Дона ведущее положение, но практически не содержащих культурные и сорные виды.

М.Г.Вахрамеева, И.В.Татаренко

О ПОПУЛЯЦИОННОЙ БИОЛОГИИ *GOODYERA REPENS* (ORCHIDACEAE)

Московский государственный университет, Москва, Россия

Московский педагогический государственный университет, Москва, Россия

Goodyera repens (L.)R.Br. - вид, распространенный на всей территории России. Удивительно, что при такой широте ареала вид сохраняет весьма стабильный ритм сезонного развития, ход онтогенеза и морфогенеза побегов, а также популяционную структуру. Вид имеет весьма необычную для наземных орхидей умеренного климата жизненную форму - ползучий побег с вечнозелеными листьями.

Стадия протокорма у гудьеры непродолжительна. Внутрипочечное развитие побега отсутствует. Из апекса сразу начинается рост моноподиального побега с удлинёнными междоузлиями; листья имеют маленькую листовую пластинку и не фотосинтезируют. Этот побег нарастает подземно 1-2 года; затем выходит на поверхность почвы и в течение нескольких лет формирует розетку листьев, размеры которых увеличиваются. После заложения апексом терминального соцветия рост побега прекращается. В тот же или на следующий год после цветения и плодоношения отмирает побег с розеткой листьев.

Возрастные состояния побега: протокорм, подземный побег; j - ювенильный побег - с момента выхода на поверхность почвы первых розеточных листьев; im - имматурный - побег, активно увеличивающий число и размеры розеточных листьев, появляются первые корни; v - виргинильный побег, имеющий розетку из 4-5 и более листьев, способную обеспечить развитие цветоноса, имеет 2-4 корня длиной до 2,5 см; g - генеративный побег, апекс которого сформировал соцветие; s - сенильный побег - сохраняющий розетку листьев в течение года после окончания цветения. В связи с непрерывным нарастанием побега, выраженная периодичность перехода побега из одного возрастного со-

стояния в другое отсутствует. Понятие "период покоя" трудно применимо к вечнозеленому побегу, у которого не исключен подснежный рост.

В виргинильном и генеративном возрастных состояниях побег начинает ветвиться за счет прорастания спящих почек, расположенных на каждом междуузлии. Обычно происходит развитие лишь 1-3 почек. Рост бокового побега полностью идентичен росту первичного моноподиального побега, но продолжительность его может быть значительно меньше вследствие использования на первых этапах развития питательных веществ материнского растения. Вегетативное разрастание и размножение приводит к образованию клонов.

Популяции *Goodyera repens* представлены небольшим числом особей семенного происхождения и многочисленными разновозрастными побегами одного или нескольких клонов. В популяции обычно преобладают иматурные и виргинильные побеги вследствие наибольшей продолжительности этих онтогенетических состояний. Многолетние (1974-1996) наблюдения за популяцией *Goodyera repens* в Московской области, показывают, что погодичные флуктуации возрастной структуры клонов весьма значительны: численность побегов всех возрастных групп, особенно ювенильной и генеративной, может возрастать или сокращаться в 2-5 и более раз. Однако, благодаря разнонаправленности флуктуаций в локусах, изменения в популяции в целом не столь значительны; численность побегов по годам изменяется не более чем в 1,2-2,1 раза.

Длительность жизни локуса в ненарушенных условиях составляет 25-35 лет. При резком изменении условий обитания (особенно режима увлажнения) *G. repens* быстро исчезает. Массовое цветение особей в популяции наблюдается редко. Процент плодообразования колеблется от 20 до 70.

В разных частях ареала популяции *Goodyera* имеют сходную возрастную структуру. Базовый спектр Подмосковной популяции: 25,1; 37,5; 31,2; 6,3; в Калининградской области: 16,5; 45,9; 19,2; 18,4; в Приморском крае: 14,7; 37,7; 32,9; 14,7; в Смоленской области: 29; 34,1; 26,8; 10,1.

В. П. Викторов

НОВЫЙ ПОДХОД К КЛАССИФИКАЦИИ ВНУТРИВИДОВОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ

Московский педагогический государственный университет, Москва, Россия

Изменчивость - общее свойство живых организмов. Она имеет широкий диапазон использования и применяется как к явлениям разного порядка, так и к структурам разного уровня. Для многоклеточных организмов выделяют несколько системных уровней: 1. Популяционно-видовой; 2. Организменный; 3. Цитологический; 4. Молекулярный. А в их пределах - уровни. Так, в пределах популяционно-видового - локальная популяция, географическая популяция; организменного - ткань, орган, система органов. На популяционно-видовом

уровне проявляется внутривидовая изменчивость, на организменном - внутриорганизменная и т.д.

Понятие "внутривидовая изменчивость" часто используется в биологической литературе, но его удовлетворительное определение найти трудно. Обычно исследователи говорят о разных ее формах (наследственной, мутационной, морфологической, половой, экологической, географической, индивидуальной и т.д.). При этом нередко одно и тоже проявление изменчивости обозначается по-разному и наоборот. Так, под индивидуальной изменчивостью понимают как внутрипопуляционную изменчивость, так и изменчивость одноименных структур в пределах особи. Классификации изменчивости посвящена обширная литература (Zederbauer 1907; Robson, Richards, 1936; Майр, 1947; Яблоков, 1966; Мамаев, 1973 и др.).

Наибольшие затруднения при анализе внутривидовой изменчивости возникают в результате смешивании понятий различных подходов ее изучения. В настоящее время четко вырисовываются 2 подхода: генетический и структурно - морфологический.

При генетическом подходе изменчивость делят на модификационную и наследственную. На организм влияют два основных фактора: внутренний (генотип) и внешний (среда). Недооценка одного из них может привести к ошибочным выводам. Так, под модификационной изменчивостью нередко подразумевают внутрипопуляционную изменчивость. Обычно растения, произрастающие в особых условиях (слабая освещенность, "бедная" почва и т.д.) существенно отличаются по ряду признаков, что дает возможность некоторым исследователям принимать их за разные виды. Отнесение тех или иных изменений признаков к наследственным составляет прерогативу генетических методов исследования. Даже при проведении экспериментов по интродукции можно только предположить, что изменения носят наследственный характер.

При структурно - морфологическом подходе анализируются исключительно внешние проявления признаков (морфологическая изменчивость в широком смысле). Сравнение несопоставимых данных, а также неправильная их интерпретация часто приводит к неверным выводам. Прежде всего, это связано с неразработанностью классификации внутривидовой изменчивости.

Мы выделяем 2 категории внутривидовой изменчивости: внутрипопуляционную и межпопуляционную. Гибридогенную изменчивость мы рассматриваем как вариант межпопуляционной на уровне биологического вида.

Формы изменчивости не носят четко уровневого подчинения и проявляются на разных уровнях и подуровнях. Мы выделяем следующие формы:

1. Временная. Она может проявляться в разнице возрастных спектров, в поливариантности онтогенеза. Если популяции существуют более года, на возрастную подформу накладывается сезонная подформа, связанная с цикличностью развития.

2. Половая. Обусловлена наличием двудомных организмов.

3. Экологическая.

4. Флокстурирующая. В эту форму мы относим изменения вследствие влияния аномально меняющихся факторов среды, например, погодных условий (вегетационного сезона, условий перезимовки). К этой же форме следует относить случаи, связанные с перерывами в цветении.

Для правильной интерпретации внутривидовой изменчивости необходимо учитывать изменчивость на организменном уровне. Мы предлагаем ее называть внутриорганизменная. Для нее можно выделить также 2 категории: внутримодульная и межмодульная. В ранге модуля можно рассматривать: метамер, годичный побег, монокарпический побег, система побегов. К сожалению, терминология в этой области еще не полностью разработана. Таким образом, предложенная нами классификация изменчивости может быть применима и к организменному уровню.

В. П. Викторов

ОБ ОБЪЕМЕ РОДА *CAMPANULA* L. (CAMPANULACEAE)

Московский педагогический государственный университет, Москва, Россия

Стремление к созданию более естественной классификации нередко приводит к дроблению крупных и полиморфных таксонов. Эта тенденция в последнее время получила широкое развитие и связана с накоплением новых данных по морфологии, биологии, биохимии и др. Нередко исследователи переоценивают значимость отдельных признаков, что приводит к выделению родов практически не различаемых морфологически.

Campanula L. - один из крупных родов цветковых растений. Однако до сих пор отсутствует его монография в мировом масштабе. У систематиков нет единого мнения об его объеме (Федоров, 1957; Damboldt, 1978; Колаковский, 1991, 1995; Оганесян, 1996, Викторов, 1998, 1999 и др.). В разных классификациях одни и те же виды включаются в разные роды, нередко монотипные. Это связано с большим количеством признаков, которые можно анализировать, а также высокой степенью их изменчивости. Кроме того, исследователи придают отдельным признакам разную таксономическую значимость. Так, А. Декандоль (De Candolle, 1830, 1839) выделил из рода *Campanula* ряд видов в новые роды *Symphandra* A. DC., *Platycodon* A. DC., *Edraianthus* A. DC. В последующие годы были описаны еще ряд родов, в том числе *Adenophora* Fisch. При обработке семейства *Campanulaceae* для Флоры СССР Ан. А. Федоров (1957) выделил 5 новых родов (*Brachycodon* Fed., *Popoviocodonia* Fed., *Asterocodon* Fed., *Sergia* Fed., *Cryptocodon* Fed.), представители которых ранее входили в типовой род. В 1979 г. Т. В. Шулькина описала р. *Gadellia* Schulk. С 1979 г. А. А. Колаковский, основываясь, главным образом, на признаках плодов, выделил 11 новых ро-

дов. Систематики неоднозначно относились к новым родам. Так, М.Э.Оганесян (1986) в конспекте *Campanulaceae* Кавказа признала *Gadellia*, понизила таксономический ранг родов описанных А.А.Колаковским и включила род *Symphuandra* в *Campanula*.

Мы широко понимаем р. *Campanula* и не признаем его дробление. Вполне согласны с отнесением к нему кавказских видов р. *Symphuandra*. Предложенная А.А.Колаковским (1991) система *Campanulaceae* выглядит весьма искусственно. Так, *C. propinqua* Fisch. et Mey. оказывается в р. *Megalocalyx* (Domboldt) Kolak., хотя по совокупности признаков очень близок к *C. sibirica* L. Сравнительно-морфологический анализ изменчивости признаков *C. propinqua* позволил нам (Викторов, Еленевский, 1998) свести его в синонимы *C. dichotoma* L. Некоторые выделенные А.А.Колаковским роды выглядят на первый взгляд вполне естественными группами. Так, кавказские виды *C. ciliata* Steven, *C. bellidifolia* Adam и др., входящие в р. *Hemisphaera* Kolak., имеют общую жизненную форму и сходное строение цветков. Однако в результате ее выделения в ранг рода мы сталкиваемся с рядом сложностей. В частности, необходимо повысить таксономический ранг дальневосточного вида *C. lasiocarpa* Cham., который очень близок по совокупности признаков к сибирскому *C. dasyantha* Bieb. и кавказскому *C. bellidifolia*, но имеет коробочку сходную с *C. garunculus* L. Это приведет к значительному увеличению числа родов, а их определение чрезвычайно затруднено без специальной карпологической подготовки.

Выделение *C. lactiflora* Bieb. в монотипный р. *Gadellia*, главным образом, на основании безрозеточности главного побега, также не целесообразно. Наблюдается изменчивость по степени выраженности эпикотилиа и междоузлий (Судакова, 1983). Подобная изменчивость отмечена у *C. medium* L. Другие признаки также оказались непостоянными. (Викторов, Халипова, 1999).

Не менее сложный вопрос о положении видов р. *Symphuandra* как в сем. *Campanulaceae*, так и в р. *Campanula*. Единственный признак, отличающий оба рода - слипание тычинок. Ан. А. Федоров (1957) отмечал тесную связь двух родов. А.А. Колаковский (1991) и М.Э. Оганесян (1996) кавказские виды р. *Symphuandra* рассматривают как секцию р. *Campanula*. Наблюдения, проведенные сотрудницей ГБС Н.В. Костылевой показывают, что у *C. odontosepala* Boiss при выращивании в затенении пыльники постоянно соединены в трубку, на открытом же участке, как правило, свободные. Не разъединяются пыльники и при повышенной влажности. У *S. pendula* (Bieb.) A.DC. также встречаются цветки со свободными пыльниками. *C. trachelium* L. и *C. alliariifolia* Willd. в тенистых условиях имеют цветки со слипшимися пыльниками. Проведенный нами сравнительно-морфологический анализ показывает искусственность объединения видов на основании слипания тычинок.

О.Г.Воронова, А.А.Донскова

**ПРОСТРАНСТВЕННАЯ СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИИ ЛАПЧАТКИ
ГУСИНОЙ (*Potentilla anserina* L.)**

Тюменский государственный университет, Тюмень, Россия

Размещение особей в популяции может быть либо равномерным (гомогенным), либо групповым (гетерогенным), причем последнее в природе встречается гораздо чаще (Грейг-Смит, 1967; Василевич, 1967; Шорина, 1971 и др). При гетерогенном сложении особи вида размещены на поверхности локусами, являющимися единицами популяции.

Ценопопуляция *Potentilla anserina* L. с участием чистой заросли обнаружена в ходе проведения геоботанических исследований на временно подтопляемом весной пойменном лугу возле небольшого зарастающего озера. Учитывая представление о ценопопуляциях (ЦП) как о совокупности пространственно-временных ценопопуляционных локусов (ЦПЛ), в 1994 году заложили в ЦП лапчатки гусиной 33-метровую трансекту и выделили на ней 3 ЦПЛ, отличающихся друг от друга по степени проективного покрытия. Провели анализ ЦПЛ по следующим параметрам: общая численность особей *Potentilla anserina*, участие подроста, генеративных и постгенеративных растений, возрастной спектр, соотношение особей семенного и вегетативного происхождения.

Численность особей лапчатки гусиной на трансекте составила 18826: в I локусе - 8500 (850/м²), во II- 1603 (178/м²), в III- 8723 (623/м²). В ряду I-II-III усиливается процесс старения, так как уменьшается доля участия подроста (I ЦПЛ - 72%, II- 55%, III- 28%) и увеличивается вклад генеративных растений (I ЦПЛ- 25 %, II-42%, III-67%). Субсенильные и сенильные особи лапчатки гусиной не играют существенной роли в сложении ЦП, так как доля их участия сравнительно мала и колеблется от 2,8% до 4,3%, это связано с тем, что большинство растений лапчатки гусиной заканчивают онтогенез в старом генеративном состоянии.

В ЦПЛ *P. anserina* присутствуют особи всех возрастных состояний, но их соотношение между собой разное, что нашло отражение в типах возрастных спектров: в I и II ЦПЛ - левосторонний с максимумом виргинильных особей, в III - одновершинный симметричный с преобладанием средневозрастных генеративных растений.

I и II ЦПЛ в год наблюдений на 38% пополнились новыми особями, III ЦПЛ - лишь на 20%. Для более полного представления о пополнении ЦП новыми особями сравнили столоны зрелых генеративных растений разных локусов по ряду параметров. Число столонов, формирующихся у зрелых особей, во всех ЦПЛ одинаково, но изменяется их длина, а вместе с нею в прямой зависимости и остальные параметры: чем длиннее стolon, тем больше на нем дочерних розеток и цветков. В чистой заросли (I ЦПЛ), несмотря на высокую

плотность столоны достигают максимальной длины, на них формируется большее число дочерних розеток, чем у столонов во II и III ЦПЛ. В I и II локусах соотношение между образовавшимися особями семенного и вегетативного происхождения почти равны, в III локусе вклад особой семенного происхождения вдвое больше, чем вегетативного.

Из оценки возрастного состава ЦПЛ видно, что они находятся на разных этапах развития. Рассчитав индекс возрастности определили, что чистая заросль занимает пограничное положение между инвазионной и молодой нормальной ЦП, приближаясь к последней, II ЦПЛ относится к молодым нормальным, а III ЦПЛ - к зрелым нормальным ЦП с уклоном к стареющим. Асинхронность развития ЦПЛ определяет гетерогенность ЦП (чередование пятен, отличающихся по плотности и возрастной структуре), а также обеспечивает их устойчивое продолжительное существование.

И.А.Гетманец

ОСОБЕННОСТИ КРАЕВЫХ ПОПУЛЯЦИЙ *SALIX ROSMARINIFOLIA* L.

Челябинский государственный педагогический университет, Челябинск, Россия

Одним из главных направлений популяционной биологии является исследование взаимодействия разных популяций в пределах вида. Поскольку наибольшему варьированию подвержены периферические зоны ареалов, то изучение эколого-биологических особенностей видов на границе ареалов приобретает особую значимость (Милютин, 1991). По нашему мнению, для этих целей особый интерес представляют краевые популяции в географическом и экологическом смысле.

Объектом нашего исследования явились краевые популяции ивы розмаринолистной, расположенные близ западной границы ареала в северной части Приморской низменности в Латвии. Под краевыми популяциями в экологическом смысле, мы вслед за Э.Майром понимаем «популяции, вблизи от минимального уровня средств существования» (Майр, 1968).

Как известно, в основной зоне ареале, соответствующей ценоареалу (Кубаев, 1965), виды находясь в оптимальных условиях произрастания, образуют фитоценозы со своим господством во всех благоприятных биотопах.

Наши исследования показали, что в эдификаторогенной зоне растения данного вида образуют монодоминантные труднопроходимые заросли – чилижники, либо играют роль ассектаторов в кустарниковых сообществах. В этих сообществах ива розмаринолистая представлена высоким (до 2,5 м), многоосным с большой продолжительностью жизни геоксилным кустом. Шаровидная крона образована разнокачественными годичными побегам. В центральной зоне особи проходят полный онтоморфогенез и образуют несколько биоморф, существенно отличающиеся биометрическими показателями.

В краевой или пограничной зоне растения *S. rosmarinifolia* находятся в экстремальных условиях произрастания на бедных в минеральном отношении сухих песчаных субстратах и их участие в фитоценозах незначительное. Особи проходят неполный морфогенез и представлены низкими (до 90 см) аэроксильными малоосными компактными кустарниками с небольшой (до 12-15 лет) продолжительностью жизни. Кроме того, отмечена изменчивость некоторых структурных признаков по сравнению с центральной частью ареала: размеры стволиков, форма кроны, форма и размеры листа (степень оттянутости верхины, угол основания листа).

Выявленные лабильные структурные признаки позволяют выявить различие между популяциями с одной стороны, и являются своеобразными маркерами краевых популяций. Меньший размах изменчивости и снижение полиморфизма в краевых популяциях, вероятно, связан с тем, что эти популяции находясь в экстремальных однородных условиях среды испытывают чрезвычайно сильное воздействие естественного отбора и не могут реализовать весь потенциал своего полиморфизма.

Н.П.Грошева

АНАТОМО-МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ КАЛЕНДУЛЫ
ЛЕКАРСТВЕННОЙ, ВЫРАЩЕННОЙ ИЗ РАЗНЫХ ПО ФОРМЕ СЕМЯН
В ПОСЕМЕЙНЫХ ПОСАДКАХ

Марийский государственный университет, г. Йошкар-Ола, Россия.

Изучались анатомо-морфологические особенности календулы лекарственной в онтогенезе, выращенной из разных по форме семян в посемейных посадках. Наблюдения за развитием календулы лекарственной проводились на опытных делянках, расположенных на агробиостанции университета. Исследования мезоструктуры листа проводили на анатомических срезах по стандартной методике А.Т.Мокроносова и Р.А. Борзенковой (1978). Экспериментальные результаты были обработаны статистически с использованием t-критерия Стьюдента.

Как показали проведенные нами исследования, в ходе онтогенеза календулы лекарственной отмечается следующая закономерность в анатомо-морфологической структуре. Установлено, что наибольшая толщина листовой пластинки, верхнего эпидермиса, палисадной ткани наблюдается у растений в генеративном онтогенетическом состоянии. В ходе онтогенеза наблюдается постепенное снижение числа устьиц на единицу площади листа.

Форма семян повлияла на анатомическую структуру листьев. У растений, выращенных из ладьевидных семян сильнее выражены черты ксероморфизма. У них более утолщен верхний эпидермис и сильнее развита палисадная ткань, а также больше число устьиц на единицу площади.

Статистически значимых различий в анатомической структуре листьев календулы лекарственной, выращенных из разных семян не обнаружено.

Растения, выращенные из ладьевидных семян обладали большей продуктивностью. У них большая масса всего растения, масса надземной части, а также больше число корзинок. Поэтому для выращивания календулы лекарственной с целью получения лекарственного сырья и для получения большей продуктивности рекомендуется посадка ладьевидными сеянками.

Итак, изучение анатомо-морфологической структуры растений календулы лекарственной показало, что она меняется в зависимости от онтогенетического состояния и от формы семян, из которых были выращены растения.

И.И.Гуреева

ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ ПАПОРОТНИКОВ КАК ПРИЧИНА ИХ РЕДКОСТИ Томский государственный университет, Томск, Россия

Среди папоротников России в целом и отдельных ее территорий значительное число видов являются редкими. Основной причиной, обуславливающей редкость многих видов папоротников и их уязвимость, являются особенности биологии. Необходимым условием непрерывного существования вида в ценозе является постоянное самоподдержание его популяций. Самоподдержание в популяциях папоротников может осуществляться вегетативно, когда возобновляются только спорофиты, и спорным путем, при котором спорофиты появляются после полового процесса, происходящего на гаметофитах. Вегетативное самоподдержание может быть эффективным, когда происходит омоложение вегетативного потомства, и не эффективным, происходящим в форме сенильной партикуляции.

При самоподдержании спорным путем необходимо совпадение множества условий для того, чтобы проросли споры, образовались поселения гаметофитов, произошло оплодотворение, появились и прижились проростки спорофитов. Такими условиями являются наличие мест с ослабленной конкуренцией со стороны других растений, в частности - мхов, сохранение жизнеспособности спор после созревания и перезимовки, благоприятная температура и влажность в начале вегетационного сезона, достаточное для образования поселения гаметофитов число спор, попавшее в микроместообитание. Большое значение для существования вида имеет и то, каким образом происходит оплодотворение. У папоротников система размножения включает внутризаростковое оплодотворение, межзаростковое спаривание и межзаростковое скрещивание. Наиболее эффективным для существования вида является межзаростковое скрещивание, при котором в оплодотворении участвуют гаметофиты, образовавшиеся из спор, развившихся на разных спорофитах. Спорофиты, образовавшиеся путем межзаросткового скрещивания являются наиболее жизнеспособными.

Виды, спорофиты которых эффективно размножаются вегетативно и возобновляются через образование гаметофитной фазы, имеют наибольшие шансы для процветания популяций и непрерывного существования в ценозе или местообитании. Виды, спорофиты которых не имеют эффективного вегетативного размножения, а для образования гаметофитов требуются условия, складывающиеся не каждый год, являются более уязвимыми и имеют меньше шансов для выживания в ценозе или местообитании.

Исследование биологии редких и спорадически встречающихся петрофильных видов - *Asplenium trichomanes* L., *A. septentrionale* (L.) Hoffm., *A. ruta-muraria* L., *Cryptogramma raddeana* Fomin, *Aleuritopteris argentea* (S.F. Gmel.) Fee и др., показало, что их спорофиты вегетативно неподвижны и слабо разрастаются вегетативно. Они имеют дерновиноподобную форму роста, т.е. к середине онтогенеза многократное ветвление ризома спорофита приводит к образованию небольших плотных дерновинок, которые, как правило, к концу онтогенеза в результате отмирания старых участков ризомов распадаются на отдельные партикулы. Сенильная партикуляция не обеспечивает эффективное вегетативное размножение, поэтому существование вида в данном местообитании, как и проникновение его в другие целиком зависит от спорового возобновления. Виды произрастают в форме отдельных единичных спорофитов. Несмотря на высокую споровую продуктивность, хорошее созревание спор и наличие свободных щелей, пригодных для развития гаметофиты встречаются в природных условиях очень редко, поскольку для прорастания спор и образования гаметофитов необходимо совпадение многих событий: попадание спор в щель, свободную от других растений, оптимальное увлажнение и температура в период роста и созревания гаметаангиев. О том, что такие условия для развития гаметофитов складываются довольно редко, говорит демографический состав популяционных скоплений спорофитов петрофильных видов: для них характерен преимущественно одновозрастный состав, почти полное отсутствие молодых и преобладание взрослых спорофитов. Это свидетельствует о том, что при благоприятных условиях происходит одновременное развитие некоторого множества гаметофитов, а впоследствии и спорофитов.

И.И.Гурева

ЭКОЛОГИЯ И ДЕМОГРАФИЯ ПОСЕЛЕНИЙ ГАМЕТОФИТОВ ПАПОРОТНИКОВ В ЭКОСИСТЕМАХ КУЗНЕЦКОГО АЛАТАУ

Томский государственный университет, Томск, Россия

Строение ценопопуляций папоротников характеризуется сосуществованием в разной степени обособленных друг от друга поселений гаметофитов и спорофитов. Каждое конкретное поселение гаметофитов не превышает по площади одного-нескольких десятков квадратных сантиметров, а общая пло-

щадь поселений гаметофитов в ценозе определяется наличием микроместообитаний, пригодных для прорастания спор. Гаметофиты разных видов лесных папоротников довольно строго приурочены к определенным микроместообитаниям в ценозах. В лесных ценозах Кузнецкого Алатау поселения гаметофитов *A. filix-femina* (L.) Roth, *Phegopteris connectilis* (Michx.) Watt и *Gymnocarpium dryopteris* (L.) Newm. встречаются на сырой обнаженной почве, преимущественно, на вывалах деревьев, остатках почвы на вывороченных корнях упавших деревьев, сырых обрывчиках по берегам лесных ручьев, по обочинам слабо используемых лесных дорог и тропинок. Поселения гаметофитов *Dryopteris expansa* (C. Presl) Fraser-Jenkins et Jermy, *D. carthusiana* (Vill.) H. P. Fuchs и *D. filix-mas* (L.) Schott обнаружены только на свободных от мхов и других растений участках гниющей древесины: упавших стволах, пнях, щепках. Виды, гаметофиты которых имеют сходные экологические требования, образуют 2-3-видовые поселения. Чаще всего встречаются смешанные поселения гаметофитов *Athyrium filix-femina* и *Phegopteris connectilis*, иногда совместно с ними произрастают и гаметофиты *Gymnocarpium dryopteris*. Смешанные поселения этих видов приурочены к тем же микроместообитаниям, что и одновидовые поселения и различаются по участию видов и соотношению возрастно-половых групп. У петрофильных видов гаметофиты образуют небольшие скопления совместно со спорофитами или произрастают одиночно в пригодных для их развития трещинах скал или на мелкозему между камней.

Характерными чертами более или менее плотных поселений гаметофитов большинства лесных видов являются раздельнополость составляющих их гаметофитов, появление антеридиев на несформировавшихся гаметофитах (неотения) и преобладание в большинстве поселений мужских гаметофитов. Неотенические мужские гаметофиты концентрируются вокруг крупных женских; это справедливо как для одновидовых, так и для смешанных поселений. В поселениях *Athyrium filix-femina* и *Phegopteris connectilis* гаметофиты обоих видов откликаются на антеридиоген друг друга: крупные женские гаметофиты *Athyrium filix-femina* соседствуют с неотеническими мужскими гаметофитами *Phegopteris connectilis* и наоборот. Поселения с низкой плотностью, в которых отдельные гаметофиты отстоят друг от друга более, чем на 3-5 см, состоят преимущественно из обоеполюх гаметофитов. Отдельно растущие гаметофиты, как правило, обоеполюе и встречаются редко. Демографическая (возрастно-половая) структура поселений гаметофитов специфична для каждого конкретного поселения, лабильна и существенно изменяется в течение вегетационного сезона. В начале развития поселения гаметофитов представлены прорастающими спорами и протонемами. В дальнейшем, в результате различий в темпах развития гаметофитов и влияния антеридиогена, структура их поселений усложняется и бывает представлена разными возрастно-половыми группами. Для поселений с большой численностью особей в середине вегетационного сезона

характерно преобладание мужских гаметофитов, среди которых большую часть составляют мелкие америстематические неотенические гаметофиты; в небольшом количестве присутствуют мелкие формирующиеся стерильные, крупные дефинитивные женские и обоеполюе гаметофиты, изредка встречаются дефинитивные стерильные гаметофиты. Во второй половине вегетационного сезона в поселениях увеличивается участие женских гаметофитов, на оплодотворившихся женских гаметофитах появляются зародыши спорофитов, сохраняется довольно высокий уровень участия неотенических мужских гаметофитов, которые образуются из спор, проросших позднее других. К концу вегетационного сезона поселения гаметофитов замещаются поселениями спорофитов, среди которых могут оставаться отдельные разросшиеся сенильные и женские гаметофиты. Иногда поселения гаметофитов могут зимовать в местах, хорошо защищенных снежным покровом. После перезимовки они представлены дефинитивными женскими, разросшимися сенильными гаметофитами и гаметофитами с зародышами спорофитов. Особенностью поселений гаметофитов петрофильных видов папоротников является большее участие обоеполюх гаметофитов, отдельно растущие гаметофиты всегда обоеполюе.

А. Н. Демидова

**ДИНАМИКА ПОПУЛЯЦИЙ *CALAMAGROSTIS CANESCENS* (WEB.)
ROTH НА ВЫРУБКАХ НОВГОРОДСКОЙ И ТВЕРСКОЙ ОБЛАСТЕЙ**
Московский государственный университет, Москва, Россия.

Вейник седеющий - *Calamagrostis canescens* (Web.) Roth – многолетнее длиннокорневищное растение, типичный вид таволговых лугов, сосновых, березовых и еловых лесов средней полосы России. В южной тайге вейник может быть доминантом на вырубках ельников сфагновых, черничных с примесью березы и сосняков травяно-сфагновых.

Цель нашей работы – выделение возрастных состояний, изучение онтогенеза вида и структуры ценопопуляций в одиннадцати различных фитоценозах.

Исследования велись на сплошных вырубках чернично-сфагновых ельников на 2, 3, 4, 8, 12, 20 год после рубки и на таволговых лугах в таежных лесах Крестецкого района Новгородской области и Центрально-Лесном государственном заповеднике (Тверская область). Популяционная структура изучалась на 11 площадках размером 1 кв. м с полным выкапыванием вейника и анализом возрастных состояний всех парциальных кустов.

Изучение онтогенеза вида позволило выделить 9 возрастных состояний.

На молодых вырубках популяции вейника формируются в основном за счет интенсивного вегетативного размножения особей лесной ценопопуляции, сохранившихся после рубки. Доля семенных особей невелика. Первые три года – популяция молодая, инвазионного типа, преобладают растения виргинильно-

го возрастного состояния. На третий год начинается интенсивное цветение. Популяция нормального типа на 4-летней вырубке, половина кустов находится в генеративном состоянии, незначительная часть особей переходит в субсенильное и сенильное состояние. Доля цветущих растений на влажном участке 4-летней вырубке выше, чем на сухом.

На 8-летней вырубке подрост берез и ив образует сомкнутость крон 0,7, поэтому структура ценопопуляции становится двухвершинной. Угнетение вейника за счет уменьшения освещенности и увеличения конкуренции с подростом приводит к преобладанию виргинильных и уменьшению генеративных растений. Наблюдается переход молодых виргинильных растений в состоянии v2 и v3, а не в генеративное. В дальнейшем количество генеративных растений будет уменьшаться.

На 12-летней вырубке вейник будет находиться в угнетенном состоянии, виргинильные растения переходят преимущественно в субсенильные. Однако при проведении рубки ухода (осветление), как например на 20-летней вырубке, популяция может вернуться в более молодое состояние с преобладанием генеративных растений. На вырубках изменения возрастных спектров можно отнести к сукцессионному типу.

В сфагновом ельнике растения вейника угнетены, большую часть составляют особи v1 и g1 возрастных состояний. На таволговом лугу складываются оптимальные экологические условия для вейника. Типичный спектр вида можно отнести к нормальному полночленному с преобладанием виргинильных и генеративных растений.

Н.М. Державина

К ВОПРОСУ ОБ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ АНАТОМИИ
PYRROSIA PETIOLOSA (CHRIST ET BARONI) CHING
 (POLYPODIACEAE)

Орловский государственный университет, Орел, Россия.

Пиррозия черешковая (*Pyrrrosia petiolosa*) – восточно-азиатский, в основном тропический лесной папоротник. В России встречается только в Приморском крае и Приамурье преимущественно на скалах. Это реликтовый вид, сокращающий ареал и численность, включен в Красную книгу СССР (1984) и список редких растений советского Дальнего Востока (Харкевич, Качура, 1981).

Анализ морфологии и анатомического строения вай позволил лучше познать экологию этого вида и понять механизмы его адаптации к условиям среды, т.к. для мест его обитания характерно чередование влажного и сухого сезонов, высоких и низких температур, сильная инсоляция и отсутствие конкуренции с цветковыми растениями (Державина, Храпко, 1990). Материалом для исследования послужили гербарные образцы растений, выдержанных в смеси

этанола, глицерина и воды, и живые растения фондовой оранжереи ГБС РАН. Изучали пластинки и черешки в средней части и основании, срезы (парадермальные и поперечные) готовили по общепринятой методике. Отдельные элементы меристел анализировали на мацерированном материале.

По жизненной форме пиррозия – длиннокорневищный безрозеточный ползучий вечнозеленый гемикриптофит. У нее цельные кожистые вай, состоящие из филлоподия, черешка и пластинки. Морфолого-анатомический особенностей этого папоротника позволил выявить у него целый ряд признаков ксероморфного синдрома: жесткая толстая пластинка и вертикальное лонгитудинальное расположение вай, густое опушение из волосков, свертывание краев пластинки спороносящей поверхностью наружу, густая сеть ареол в ваях, дорсовентральное их строение, наличие кутикулы, гиподермы, многослойной палисадной паренхимы, флобафенов, приуроченность устьиц к нижней эпидерме (гипостоматические вай) и т.д. В условиях затрудненной транспирации экскремирование воды и избытка солей осуществляется через гидатоды. Этот папоротник по нашим наблюдениям хорошо переносит глубокое обезвоживание: у высушенных в гербарии растений после смачивания водой вай восстанавливали тургор, принимали вертикальное положение, закрученные края пластинок расправлялись. На основании всего сказанного трудно согласиться с точкой зрения В.П. Гричук и М.Х. Монозон (1971), считающих пиррозию мезофильным растением. *Rytgosia petiolosa* оценена нами как пойкилоксерофит - пойкилогидричное засухоустойчивое растение. С другой стороны, наличие хлоропластов в эпидерме и извилистые швы ее клеток являются, как известно, признаками теневых листьев. Таким образом, строение вай пиррозии дает основание рассматривать этот вид не как типичный гелиофит, а как форму переходную, пластичную, способную переносить как яркое освещение, так и затенение.

Е.Г. Диденко

ОТНОШЕНИЕ К СВЕТУ ВИДОВ КУСТАРНИКОВОЙ СИНУЗИИ НА РАННИХ ЭТАПАХ ОНТОГЕНЕЗА

Пушчинский государственный университет, Пушкино, Россия.

Сложное ярусное строение лесных ценозов обуславливает пространственную неоднородность световых условий. Известно также, что основным фактором, определяющим возможность и темпы прохождения онтогенеза, является свет. Характер отношения широколиственных деревьев к свету неоднократно обсуждался во многих работах, однако для видов кустарниковой синузидии число работ такого плана невелико. В связи с этим была сделана попытка получить данные, указывающие на отношение кустарников к свету, а именно определить световой минимум, при котором возможно выживание того или иного вида на ранних этапах онтогенеза.

Были исследованы *Corylus avellana* L., *Euonymus verrucosa* Scop., *E. europaea* L., *Swida sanguinea* (L.) Opiz, *Lonicera xylosteum* L., *Frangula alnus* Mill., *Viburnum opulus* L., *Sambucus racemosa* L. Сбор полевого материала проводился в июле-августе 1998-1999 г.г в хвойно-широколиственных лесах заповедника "Брянский лес". Освещенность определялась люксметром LX-101 над каждой особью в течение нескольких солнечных дней в светлый период суток (с 9 до 19 часов). Особи подбирались в местах с относительно выровненным водоснабжением и минеральным питанием.

Для каждого вида существует свой предел толерантности к низкой освещенности, который меняется в ходе онтогенеза. Так, по предварительным данным, ряд по увеличению минимального уровня освещенности над ювенильными особями сублетальной жизнеспособности выглядит следующим образом: *Corylus avellana* (0.40% от полной освещенности), *Euonymus europaea* (0.43%), *Frangula alnus* (0.46%), *Swida sanguinea* (0.47%), *Lonicera xylosteum* (0.53%), *Euonymus verrucosa* (0.71%), *Viburnum opulus* (1.08%), *Sambucus racemosa* (2.14%). Однако с переходом в иматурное состояние ряд значений минимального уровня освещенности выглядит иначе: *Euonymus europaea* (0.57%), *Swida sanguinea* (0.59%), *Lonicera xylosteum* (0.62%), *Corylus avellana* (0.69%), *Frangula alnus* (0.72%), *Euonymus verrucosa* (1.03%), *Viburnum opulus* (1.13%), *Sambucus racemosa* (2.49%). Таким образом, полученные данные указывают на закономерность, присущую всем исследованным видам: для достижения последующего онтогенетического состояния минимальный уровень освещенности должен быть выше, чем на предыдущем этапе онтогенеза. Во многом это связано с увеличением доли дышащих органов и взаимозатенением листьев.

Т.В.Евдина

ОБ ИЗМЕНЕНИИ ВИДОВОГО СОСТАВА СЕМЕЙСТВА CRUCIFERAE ВО ФЛОРЕ ВЛАДИМИРСКОГО ЛЕВОБЕРЕЖЬЯ МПГУ, Москва, Россия

Крестоцветные демонстрируют изменения во флоре под влиянием деятельности человека. На данный момент, количество крестоцветных, известных в регионе, составило 54 вида, 44 - собственные сборы автора, 8 известны по гербарным образцам и 2 по литературным данным. Сравнение проводится с флорой Владимирской губернии А.А.Флорова 1916г. Для этого виды разбили по эколого-фитоценоотическим группам

I. Группа лесных растений: *Alliaria petiolata* (Bieb.) Cavara et Grande, *de*, *Arabis pendula* L., *Lunaria rediviva* L., *Rorippa sylvestris* (L.) Bess.

II Группа луговых растений: *Rorippa austriaca* (Crantz) Bess., *R. brachycarpa* (C.A.Mey.) Woronow, *R. palustris* (L.) Bess., *Turritis glabra* L.

III Группа болотных растений. *Cardamine dentata* Schult., *C. parviflora* L.

IV. Группа прибрежных растений *Cardamine amara* L., *C. impatiens* L., *Rorippa amphibia* (L.) Bess.

V. Группа растений нарушенных местообитаний

A Рудерально-сегетальная группа. *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh., *Barbarea stricta* Andr., *B. vulgaris* R.Br., *Berteroa incana* (L.) DC., *Brassica campestris* L., *Bunias orientalis* L., *Camelina microcarpa* Andr., *C. pilosa* (DC.) Zing., *C. sativa* (L.) Crantz, *Capsella bursa-pastoris* (L.) Medik., *Cardamine pratensis* L., *Cardaria draba* (L.) Desv., *Chorispora tenella* (Pall.) DC., *Descurainia sophia* (L.) Webb ex Prantl, *Draba nemorosa* L., *Erophila verna* (L.) Bess., *Erucastrum gallicum* (Willd.) O.E.Schulz, *Erysimum cheiranthoides* L., *E. hieracifolium* L., *Lepidium densiflorum* Schrad., *L. latifolium* L., *L. ruderales* L., *Neslia paniculata* (L.) Desv., *Raphanus raphanistrum* L., *Rorippa* × *anceps* (Wahlenb.) Reichenb., *Sinapis arvensis* L., *Sisymbrium altissimum* L., *S. loeselii* L., *S. polymorphum* (Murr.) Roth, *S. officinale* (L.) Scop., *S. wolgense* Bieb. ex Fourn., *Thlapsi arvense* L.

B Культурно-одичавшая группа. *A Armoracia rusticana* (L.) Gaertn., *Brassica juncea* (L.) Czern., *B. napus* L., *B. nigra* (L.) Koch, *Hesperis matronalis* L., *Lepidium sativum* L., *Lunaria annua* L., *Matthiola annua* (L.) Sweet.

Среди этих растений отдельно были выделены адвентивные: *Brassica juncea*, *B. napus*, *B. nigra*, *Camelina microcarpa*, *Cardaria draba*, *Chorispora tenella*, *Erysimum hieracifolium*, *Erucastrum gallicum*, *Hesperis matronalis*, *Lepidium densiflorum*, *L. latifolium*, *L. sativum*, *Lunaria annua*, *Matthiola annua*, *Neslia paniculata*, *Raphanus sativus*, *Sisymbrium altissimum*, *S. wolgense*.

После 1916г на территории Владимирского левобережья появилось 15 новых видов. Причем, 14 в 1970-80 годах (*Alliaria petiolata*, *Camelina microcarpa*, *C. pilosa*, *Cardaria draba*, *Chorispora tenella*, *Erucastrum gallicum*, *Hesperis matronalis*, *Lepidium densiflorum*, *L. latifolium*, *Matthiola annua*, *Neslia paniculata*, *Raphanus sativus*, *Sisymbrium altissimum*, *S. wolgense*) и *S. polymorphum* в 1999г. Быстро расселяются 8 видов (*Arabis pendula*, *Bunias orientalis*, *Cardamine parviflora*, *Draba nemorosa*, *Erysimum cheiranthoides*, *E. hieracifolium*, *Lepidium sativum*, *Rorippa austriaca*). Сокращают свою численность 4 вида (*Brassica campestris*, *B. nigra*, *Cardamine pratensis*, *Rorippa brachycarpa*). Вероятно исчезло 3 вида (*Brassica juncea*, *B. napus*, *Camelina sativa*). У некоторых видов произошла смена местообитаний, если например, виды рода *Rorippa*, в 1916г. отмечались вдоль водоемов, по сырым опушкам лесов, то сейчас - по кюветам, канавам, сырым дорогам. Подобное связано с разрушениями их первичных местообитаний.

Исходя из полученных данных, можно сделать следующие выводы:

1) Под влиянием деятельности человека, с 1916г. к настоящему времени видовое богатство на данной территории увеличилось на 30%. Адвентивные виды составили 36% от общего числа крестоцветных.

2) Быстро расселяются и занимают новые территории 16% всех видов, обнаруженных до 1916г, что вместе с новыми составляет 46% от общего числа представителей семейства.

О.И.Евстигнеев

РОЛЬ ЦИКЛИЧЕСКИХ СУКЦЕССИЙ В ПОДДЕРЖАНИИ ЦЕНОТИЧЕСКОГО
РАЗНООБРАЗИЯ ЛЕСНОГО ПОКРОВА ПОЛЕССКИХ ЛАНДШАФТОВ
Заповедник "Брянский лес", станция Нерусса, Россия

Исследование Неруссо-Деснянского полесья показало, что в основе поддержания ценотического разнообразия лесного покрова лежит система сукцессионных циклов. В разных местностях полесского ландшафта причинами развития циклических сукцессий могут выступать разные факторы и их сочетания.

В поймах средних рек ценотическое разнообразие поддерживается эрозионно-аккумулятивной деятельностью реки и поступательным развитием популяций древесных растений. Исследование показало, что формирование лесной растительности в пойме начинается с отмелей, которые сначала зарастают аллювиальными ивам, а затем – широколиственными деревьями. Береговая эрозия и внезапное спрямление меандров периодически разрывают однонаправленные сукцессии, организуемые древесными растениями. При этом формируются укороченные и удлинённые циклы развития растительности. Укороченные циклы возникают, если недавно созданное русло проторило дорогу в молодой пойме и боковое смещение реки начинает размывать берег с раннесукцессионными сообществами. Удлиненные циклы формируются, если русло прокладывает новый путь в зрелой пойме и латеральное смещение реки начинает разрушать берег с позднесукцессионными широколиственными лесами. В обоих случаях сообщества заново начинают путь развития с прирусловых отмелей.

В пойменах малых рек разнообразие сообществ поддерживается деятельностью бобра и поступательным развитием популяций ольхи черной. Благодаря функционированию популяций ольхи растительность действующих поселений бобров, представленная водными, болотными, луговыми и опушечными сообществами, постепенно преобразуются в черноольшаники на месте заброшенных поселений. Использование бобрами территории по "переложной" системе периодически прерывает однонаправленное развитие растительности, определяемое ольхой черной. При этом формируются укороченные и удлинённые циклы развития растительности: если бобры возвращаются на прежнее место на стадии луга - формируются укороченные циклы развития растительности, а если бобры возобновляют строительство на стадии леса - создаются удлинённые циклы.

Отдельные литературные данные (Пучков, 1989; Смирнова, 1998) показывают, что доагрикультурные местности водоразделов представляли собой чередование сомкнутых лесных и открытых луговых сообществ. Светлолюбивая растительность лугов поддерживалась крупными фитофагами – мамонтами, зубрами, тарпанами и другими животными. В современную эпоху зоогенная мозаика сообществ подменилась антропогенной: флора лугов исключительно поддерживается человеком – рубками, палами, сенокошением, выпасом и распашками. На первых этапах ведущая роль при зарастании вырубок, лугов и залежей принадлежит березе, осине и сосне, а на последующих – дубу, липе, клену и ели. Популяции этих видов способны постепенно трансформировать луга и вырубки в елово-широколиственные леса. Однако в современную эпоху развитие ценозов часто прерывается деятельностью человека. Это приводит к формированию укороченных и удлинённых циклов развития сообществ: укороченные циклы возникают, если рубками, распашками и палами уничтожаются раннесукцессионные ценозы (луга, сосняки, березняки и осинники), а удлинённые, – если человек сводит поздне-сукцессионные сообщества с взрослым поколением широколиственных деревьев и ели.

Таким образом, благодаря циклическим сукцессиям поддерживается максимальное ценогическое разнообразие растительного покрова на уровне типов растительности – водных, болотных, луговых, кустарниковых и лесных. Механизм поддержания этого разнообразия осуществляется за счет пространственного перераспределения сообществ, имеющих разный флористический состав.

В.Н.Егорова

ФАКТОРЫ И МЕХАНИЗМЫ АНТРОПОГЕННЫХ СУКЦЕССИЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ПОЙМЕННОЙ ЭКОСИСТЕМЫ РЕКИ ОКИ

Московский педагогический государственный университет, Москва, Россия

Растительность пойменной экосистемы реки Оки (Дединово, Московская обл.) за последние 50 лет испытывает все возрастающий антропогенный пресс. За этот период флористический состав правобережной части поймы сократился в 3–3,5 раза, а на различных частях поймы – в 3–5 раз, по сравнению с флористическим составом ненарушенных и слабонарушенных растительных сообществ 1940 – 1960 гг. Число доминантов и содоминантов сократилось в 4–5 раз. Наблюдается унификация растительных сообществ по всему профилю поймы.

Материалы по динамике численности и структуре ценопопуляций 11 видов злаков и их самоподдержанию, полученные в эколого-антропогенных рядах показали, что эндогенные факторы создают необходимые потенциальные возможности для стабильного функционирования видов в природных сообществах.

Генеративные особи всех видов ежегодно цветут и формируют здоровые и всхожие семена. Реальная семенная продуктивность растений колеблется по годам. Однако эти колебания находятся в пределах уровня, установленного для каждого вида. Функционирование насекомых в генеративной сфере злаков, также не меняют характерного для каждого вида уровня реальной семенной продуктивности, хотя и оказывают влияние на ее динамику.

Ценопопуляции злаков ежегодно формируют потенциальный запас здоровых и всхожих семян, величина которого зависит от численности особей генеративного периода и реальной семенной продуктивности. Количественная характеристика обоих ценопопуляционных параметров колеблется по годам в зависимости от воздействия различных экзогенных факторов. Однако, ежегодно формируемого запаса семян на единицу площади достаточно для стабильного их самоподдержания, а также для увеличения численности. Таким образом, действие эндогенных факторов при формировании потенциальных возможностей самоподдержания видов в природных сообществах компенсирует неблагоприятное воздействие экзогенных факторов на эти процессы. Исключения составляют экстремальные экзогенные ситуации, когда наблюдается отмирание особей генеративного периода. При благоприятном воздействии экзогенные факторы повышают эффективность эндогенных факторов при формировании потенциальных возможностей самоподдержания видов в ценозах. При реализации потенциальных возможностей самоподдержания ценопопуляций видов в природных сообществах соотношение воздействия эндогенных и экзогенных факторов меняется. Материалы по динамике формирования проростков злаков и всех видов в пойменных ценозах при различной антропогенной нагрузке показали, что эффективность семенного размножения растений в конечном итоге определяется экзогенными факторами и мало зависит от факторов эндогенных. Ни для одного вида мы не установили прямой зависимости между числом проростков и числом здоровых и всхожих семян на единицу площади ценоза. Число проростков и их смертность зависят от фитоценотической обстановки.

Комплекс качественных и количественных характеристик фитоценотической обстановки, определяющий формирование и смертность того или иного количества проростков на единицу площади, бывает различным. Отрицательное влияние на формирование проростков и увеличение их смертности в одних случаях обусловлено высоким проективным покрытием, сильным затенением, высокой конкуренцией особей видов доминантов и содоминантов, в других – сильной задернованностью, повышенной освещенностью, повышенной температурой приземного слоя воздуха и пониженным содержанием влаги в поверхностном слое почвы и др. Разнообразен комплекс свойств фитоценотической обстановки, который благоприятствует формированию проростков и уменьшает их смертность в природных сообществах.

В результате такого механизма взаимодействия эндогенных и экзогенных факторов на процессы самоподдержания ценопопуляций растений в ходе антропогенных сукцессий многие виды выпадают из ценозов. Другие виды сокращают численность до критического состояния. Полностью разрушаются структурно-функциональные свойства, характерные для ненарушенных и слабонарушенных пойменных ценозов 1940–1960 гг. По всему профилю поймы наблюдается унификация ценозов по всем основным структурным параметрам – флористическому составу, доминантности, соотношению компонентов. Есть основание считать, что эти процессы необратимы.

Т. Л. Егошина

ВЛИЯНИЕ НЕКОТОРЫХ АНТРОПОГЕННЫХ ФАКТОРОВ НА СОСТОЯНИЕ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *ACHILLEA MILLEFOLIUM* L.

ВНИИ охотничьего хозяйства и звероводства им. Б.М. Житкова, Киров, Россия

Исследования изменений ценопопуляций в процессе восстановительной сукцессии и под влиянием антропогенного стресса проводились в 1994–1998 гг. на пробной площади, образовавшейся в результате зарастания непрерывно возделываемого в течение не менее 20 лет участка пашни. Схема опыта включала 4 варианта: ежегодная срезка побегов; срезка побегов через 1 год; срезка побегов через 2 года; вариант 4 - срезка побегов через 3 года; контроль.

Величины показателей участия вида в сложении сообщества в конце наблюдений на контрольных площадках значительно снизились. Резкое уменьшение величин проективного покрытия и фитомассы *Achillea millefolium* L. произошло в результате естественных изменений в фитоценозе. При этом проективное покрытие *A. millefolium* в 1995 г. уменьшилось в 2 раза и составило 10%, в 1996 г. оно вновь уменьшилось вдвое - до 5%. В 1997–1998 гг. его величина сохранялась на этом уровне. Произошло увеличение с 55% до 75% общего покрытия травяного яруса. Уменьшилась роль сеgetальных и рудеральных видов растений (*Sonchus arvensis* L., *Galeopsis tetrahit* L., *Rumex acetosella* L., *Tussilago farfara* L., *Tripleurospermum inodorum* (L.) Sch.Bip., *Equisetum arvense* L.) и увеличилось значение видов разнотравья (*Trifolium hybridum* L., *T. pratense* L., *Lathyrus pratensis* L.). Индекс биоразнообразия Шеннона-Винера (Биоиндикация загрязнений наземных экосистем, 1988) увеличился с 2,12 в 1994г. до 2,43 в 1998г., количество видов возросло с 22 до 26.

Ежегодная срезка побегов привела к достоверному (кроме количества побегов) снижению изученных параметров, при уровне значимости $P=0,001$. Величина биомассы в конце опыта составила 22,1%, проективного покрытия - 21,6 % от контрольного. На 9,3% уменьшилось количество парциальных побегов на учетных площадках. На 24,8% снизилась их высота. При этом масса одного побега уменьшилась почти в 4,6 раза (на 76,3%). При срезке побегов че-

рез год биомасса побегов после первой срезки уменьшилась в 5,1 раза, после второй - в 5,9 раза и достоверно (при $P=0,1$) отличалась от контрольной в 1998г. Аналогичные изменения отмечены для величины проективного покрытия, которая снизилась после первой срезки сырья в 3,6 раза после второй - в 4,4 раза, численности побегов (в 4,4 раза после второй срезки). Оба показателя достоверно (при $P=0,001$) отличались от контрольных в конце опыта. Значительно меньшее снижение отмечено для показателей массы одного побега (в 1,76 раза после второй срезки). Высота побегов после второй срезки несколько увеличилась (в 1,13 раза). Эти показатели достоверно не отличались от контрольных. При срезке побегов через 2 года все показатели в конце опыта несколько уменьшились, но достоверно (при $P=0,02$) отличалось от контрольного лишь значение величины проективного покрытия. Величина биомассы была ниже контрольной на 17,6%. Величина проективного покрытия снизилась на 11,3%, масса одного побега - на 15,9%, высота побегов - на 3,4%. Численность побегов увеличилась по сравнению с контролем - на 5,6%. При срезке побегов через 3 года отмечено незначительное снижение численности побегов (на 9,9%), их массы (на 12,5%), биомассы (на 13,3%) по сравнению с контролем в 1998г. Но оно не столь сильно, как в вариантах 1-3 и недостоверно. Величина проективного покрытия увеличилась и составила 113,7% от контрольной, достоверно отличаясь от нее при $P=0,1$. Несколько возросла и высота побегов, составив 103,3% от контрольной. Но от контрольной 1998г. достоверно данный показатель не отличался.

В условиях Кировской области при зарастании выведенных из сельскохозяйственного использования земель *A. millefolium* образует высокопродуктивные популяции на залежах третьего и четвертого года зарастания, в дальнейшем его обилие снижается. Полное восстановление зарослей *A. millefolium* при срезании 75% продуктивных побегов происходит не ранее, чем через 4 года после срезки побегов.

И.М.Ермакова, Н.С.Сугоркина, Т.Э.Тарасенко, Е.С.Скворцова
**ВЛИЯНИЕ ХОЗЯЙСТВЕННОГО ИСПОЛЬЗОВАНИЯ НА СТРУКТУРУ
 ТРАВСТОЯ И УРОЖАЙ ПОЙМЕННОГО ЛУГА**

Московский педагогический государственный университет. Москва, Россия

Работа выполнена на Залидовских лугах Дворцовского расширения поймы р. Угры в Калужской области. В 1990 г. луга объявлены памятником природы местного значения, а с 1997 г. вошли в состав национального парка "Угра". Прирусловая пойма всегда использовалась как сенокос-пастбище; центральная пойма до 1980 года была одно-двухукосным угодьем, с 1980 г. использование этой части поймы изменили на сенокосно-пасбищное; есть места прогона ско-

та; до 1993 г. на пойме хранили сено в стогах. Данная работа является частью длительного изучения динамики Залидовских лугов.

Целью исследования явилось изучение влияния способа хозяйственного использования на структуру и урожай травостоя, на распределение биомассы растений модельных видов с разной структурой побегов. В 1993-1995 гг. на 18 участках лугов при разном антропогенном воздействии (сенокосное, сенокосно-пастбищное использование, места бывших стогов), заложенных в разных частях поймы, проводились геоботанические описания и одновременно брались укосы на высоте 7-10 см от уровня почвы с 5-8 площадок в 0,25 м². Укосы были разобраны по хозяйственным группам, и по видам. Полученные пробы разрежали по высоте на три-четыре части, в соответствии с числом и высотой горизонтов, выявленных в структуре травостоя при описании, чтобы определить влияние способов использования на структуру травостоя и вклад в урожай луга отдельных горизонтов.

Способ хозяйственного использования влияет на структуру травостоя. Характерной для данных лугов является трех-, четырехъярусная структура травостоя. Высота травостоя резко возрастает на местах бывших стогов, число ярусов увеличивается на стоговинах двух-, трехлетнего возраста. На местах перевыпаса и прогона скота отмечается снижение высоты, проективного покрытия и упрощение структуры травостоя.

В настоящее время урожай лугов остается достаточно высоким - 25-50 ц/га. Урожай возрастает на местах бывших стогов, при этом качество сена снижается, так как основным компонентом его становится разнотравье; увеличивается доля грубых и малоценных в хозяйственном отношении видов (*Heracleum sibiricum* L., *Anthriscus sylvestris* L.) Hoffm., *Carduus crispus* L., *Bunias orientalis* L. и др.); снижается доля злаков и бобовых. Для определения вклада растений с разной структурой побегов в урожай лугов были выбраны модельные виды разнотравья *Bunias orientalis*, *Heracleum sibiricum*, *Geranium pratense* L., *Galium mollugo* L., и был определен вклад этих растений в урожай отдельных горизонтов травостоя четырех участков при разном хозяйственном использовании, для чего генеративные растения разрежались на фрагменты по 10(20) см и взвешивались. Оказалось, что распределение вклада в урожай растениями модельных видов, отличающихся по структуре побегов, определяется особенностями хозяйственного использования лугов. Тип местообитания мало влияет на структуру растений модельных видов и их вклад в урожай отдельных ярусов фитоценозов.

Проведенные исследования дополняют данные тридцатилетнего мониторинга состояния Залидовских лугов, расширяют знания о распределении биомассы и продуктивности луговых ценозов. Исследования показали, что характер антропогенного воздействия определяет флористический состав лугов, за

ним следует структура травостоев, величина урожая и особенности распределения биомассы внутри ценозов.

Л.А.Животовский

**ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ СПЕКТРЫ, ЭФФЕКТИВНАЯ ПЛОТНОСТЬ И
КЛАССИФИКАЦИЯ ПОПУЛЯЦИЙ РАСТЕНИЙ**
Институт общей генетики им. Н.И.Вавилова РАН, Москва, Россия

Теория А.А.Уранова. 25 лет назад А.А.Уранов (1975) разработал более детальную периодизацию онтогенеза растения, предложенную ранее Т.А. Работновым (1950), выделив 11 онтогенетических состояний. А.А.Уранов ввёл понятие возрастности особи (m_i) как доли энергии, потреблённой ею к данному возрастному состоянию i по отношению ко всей энергии, доступной особи в течение полного онтогенеза. Количественно это выражено формулой $m_i = 1 / (1 + e^{6-i})$.

А.А.Уранов (1975) ввёл также понятие скорости восприятия энергии растением как производную по времени от функции m . Основываясь на этом, мы вводим понятие (энергетической) эффективности $e_i = 4 e^{6-i} / (1 + e^{6-i})^2$ как относительные темпы потребления энергии растениями i -го состояния. Величину e_i можно интерпретировать как величину “нагрузки” растениями i -го состояния на энергетические ресурсы среды (в долях от нагрузки, производимой растениями g_2 этой популяции).

Средняя эффективность популяции. А.А.Уранов (1975) ввёл понятие индекса возрастности популяции (Δ) как средневзвешенные значения от m_i . Соответствующим этому мы вводим среднюю эффективность популяции (ω) как средневзвешенное значение от e_i . А именно, $\omega = \sum p_i e_i / \sum p_i$, или $\omega = \sum r_i e_i$, где p_i – это число растений, находящихся в i -ой возрастной группе, а $r_i = p_i / n$ – их доля в данной популяции (выборке); здесь $n = \sum p_i$ – общее число растений. Среднюю эффективность популяции можно интерпретировать как энергетическую нагрузку на среду, вызываемую “средним” растением (в долях от эффективности растений g_2 этой популяции).

Величина средней эффективности определяется возрастной структурой популяции. Она максимальна в зрелых популяциях - когда присутствует много растений g_2 , и снижается как в молодых, так и в старых популяциях.

Классификация популяций. Л.А.Жукова (1967) и А.А.Уранов, О.В.Смирнова (1969) выделили 4 типа нормальных популяций: молодую, зрелую, стареющую и старую соответственно тому, на какую из онтогенетических групп приходится абсолютный максимум возрастного спектра. Эта классификация позволяет разграничить нормальные популяции с одним максимумом. Однако, она чувствительна к ошибкам выборочности: в выборках небольшого объёма оценка положение максимума может быть смещено. Кроме того, она

оставляет в стороне ряд нередко встречающихся случаев, в частности, возрастные спектры с двумя максимумами.

Анализ возрастной структуры популяций разных видов растений позволил предложить двухходовую таблицу для классификации нормальных популяций, основанную на совместном использовании показателя возрастности Δ и средней эффективности ω . Эта классификация включает случаи, даваемые критерием абсолютного максимума и, дополнительно, охватывает случай двух максимумов путём выделения нового типа популяций – с одновременным наличием значительной доли как молодых, так и старых растений. Такую популяцию мы назвали популяцией переходного типа. Кроме того, из типа молодых популяций мы выделяем зреющие, в которых наблюдается довольно много растений генеративного периода, оставляя термин молодые за популяциями с большей долей растений, не достигших его.

Эффективная плотность популяции. Растения разных онтогенетических состояний осваивают среду обитания с разными темпами, даваемыми величинами ω_i . Следовательно, нагрузка данной популяции на энергетические ресурсы среды обитания не пропорциональна её численности (плотности), а должна быть взвешена соответственно эффективности растений разных возрастных состояний.

Пусть n_i – число растений i -го возрастного состояния на единице площади. Тогда $M = \sum p_i$ – это плотность данной популяции. Мы вводим эффективную плотность популяции (M_e) как сумму эффективностей всех растений на единицу площади: $M_e = \sum n_i \omega_i$, или $M_e = \omega M$, т.е. эффективная плотность равна произведению средней эффективности популяции на её плотность. Иными словами, M_e – это эквивалентное число растений g_2 с той же нагрузкой на энергетические ресурсы среды, что и сама популяция. При одной и той же плотности M , чем моложе или, напротив, старше популяция, тем меньше её эффективная плотность.

Г.Г.Жилыев

ВИТАЛИТЕТНЫЙ АНАЛИЗ ПОПУЛЯЦИЙ ТРАВНИСТЫХ РАСТЕНИЙ КАРПАТ
Институт экологии Карпат НАН Украины, Львов, Украина.

Методы популяционной биологии, направлены на изучение групповых особенностей вида в рамках определенных местообитаний: плотности, численности, демографического состава, механизмов обновления и др. Популяционный подход позволяет дать научно обоснованный прогноз перспектив популяций в среде, динамика которой все больше провоцируется антропогенной деятельностью. Сужение общих ареалов обитания и популяционная инсуляризация, в настоящее время зафиксирована для подавляющего большинства коренных видов флоры Карпат. Поэтому, определение значений минимальной и оп-

тимальной структуры, пространственного контура популяций, ставится в ряд приоритетных вопросов, решаемых в общем контексте жизнеспособности. Она представляется как качественная, интегральная характеристика, детерминируемая индивидуальными (жизненность и жизненное состояние) и групповыми (демографическая структура, онтогенез, расселение, пространственное размещение и пр.) параметрами. В конкретных местообитаниях, жизнеспособность определяется небольшим набором дифференциальных признаков, императивно регламентирующих состояние и долгосрочные перспективы популяций.

Такой подход, определенный как виталитетный анализ, включает последовательный учет потенциальных (наследственных) индивидуальных свойств (жизненности), уровня их реализации в конкретных условиях (жизненного состояния) и жизнеспособности. Он реализован в Карпатах методом 25-летнего мониторинга на трех модельных видах—*Soldanella hungarica* Simonk., *Homogyne alpina* (L.) Cass. и *Petasites kabliianus* Tausch. Ежегодное картирование в пятнадцати местообитаниях высотного профиля фиксированных на трансектах особей и паспортизация их свойств, позволили обосновать критерии изначальной (уже на уровне семян) принадлежности к разным классам жизнеспособности. Они существенно различаются практически по всем индивидуальным параметрам – анатомо-морфологическим, ритмологическим, морфогенезу, семенной и пыльцевой продуктивности и др. Реализации этих потенциалов в конкретных условиях определяет дифференциацию особей по жизненному состоянию. Разные биологические потенциалы особей разной жизнеспособности определяют их приоритеты и преобладание в конкретных местообитаниях. Соотношение и взаимодействие особей разной жизнеспособности, поддерживает структурно-функциональную специфичность популяций и их жизнеспособность. В зависимости от пространственного типа, размещения субпопуляционных единиц, даже в близких эколого-ценотических условиях жизнеспособность популяции неодинаковая. Неполночленности виталитетного и демографического состава, свойственная небольшим, изолированным, точечным популяциям модельных видов, усиливает тенденции инбредной депрессии и снижает фенетическое разнообразие. По тем же причинам, падает жизнеспособность популяционных осколков, возникающих вследствие антропогенной инсультации местообитаний. В отличие от точечных, линейные, континуальные и метапопуляции сохраняют жизнеспособность, эволюционные, репродуктивные и миграционные потенциалы в широком диапазоне естественной и антропогенной воздействующих факторов. Лишь воздействия, разрушающие цельность пространственного контура таких популяций, становятся причиной критической утраты их жизнеспособности. В таких ситуациях они функционируют по островному принципу, как слабо координирующие между собой фрагменты с различной жизненной перспективой.

Л.А. Жукова, О.П. Ведерникова, Е.А. Лежнина
**ВЛИЯНИЕ РАЗЛИЧНЫХ ФАКТОРОВ СРЕДЫ НА ИЗМЕНЧИВОСТЬ
 ФИТОГЕННОГО ПОЛЯ ОСОБЕЙ *DESCHAMPSIA CESPITOSA* (L.) BEAUV.
 Марийский государственный университет, г. Йошкар-Ола, Россия**

Каждый элемент популяции представляет собой источник воздействия на окружающую среду, создающий фитогенное поле (ФП). ФП- часть пространства, в пределах которой среда приобретает свойства, определяемые присутствием в ней конкретного вида. Концепция ФП и этот термин принадлежит А.А. Уранову. (1965). Многочисленные примеры доказывают, что в пределах ФП особей и ценопопуляций (ЦП) изменяется освещенность, увлажнение, температурный режим, содержание веществ в почве (Уранов с савт., 1977; Заугольнова, Михайлова, 1978).

Целью работы является выявление особенностей формирования ФП полей *D. caespitosa* в различных географических условиях, при влиянии некоторых экологических факторов и разной напряженности антропогенных воздействий.

В основу работы положен анализ обширного материала, собранного в экспедициях Л.А. Жуковой (1961-1974) и О.П. Ведерниковой (1979-1984). Исследования проводились в различных географических условиях: на пойменных лугах в Архангельской области, Республики Марий Эл; на материковых лугах и в лесах Карелии; вырубках и лесах Московской, Калужской областей, на субальпийских лугах Карпат. Было описано 43 луговые ЦП при сенокосном и пастбищном использовании и 21 ЦП на вырубках и в лесах. Проанализирован материал и изучена изменчивость площади ФП полей особей щучки в онтогенезе. Минимальное ФП особей луговика дернистого - это площадь, которая приходится на живую, отмершую часть дерновины и «свободное кольцо». Обработка флористических списков фитоценозов проводилась с использованием ECOSCALE (Комаров и др, 1991). Проведен корреляционный анализ и анализ главных компонент (Харман, 1972; Эйзен, 1976). Рассчитаны коэффициенты ранговой корреляции Спирмена (Закс, 1976).

Deschampsia caespitosa (луговик дернистый, щучка) - многолетний травянистый поликарпический плотнодерновинный злак. Космополит, приуроченный к влажному и умеренному климату и почвам с повышенным увлажнением. В экологическом ряду- по почвенному богатству местообитания *D. caespitosa* варьируют от 3 до 19 ступеней; по увлажнению – от 69 до 79; по переменной увлажненности и пастбищной дигрессии занимает 6-9 и 3-5 ступени. Это подтверждает, что щучка является эврибионтным видом. Анализируя характер изменчивости площади ФП особей щучки во всех районах исследования, обнаружено, что в онтогенезе он выражен одновершинной кривой с максимумом в g2 и g3 состояниях: в Архангельской области (455,24 и 596,73 см²); Карелии (1055,35 и 994,16 см²), Вологодской (535,7 и 262,1 см²); Калужской (464,06 и

255,4 см²); Марий Эл(1052,5 и 596,72 см²); Карпатах (640,32 и 638, 86 см²). При изучении влияния факторов среднегодовой температуры воздуха и количества осадков в год на размеры ФП особой луговика дернистого установили, что они не являются определяющими факторами. Прослеживается корреляция размеров площади ФП от увлажнения, переменной увлажнения, богатства почв и пастбищной дигрессии ($r=0,54$), ($r=-0,307$), ($r=-0,37$), ($r=-0,62$).) при $0,05 < P < 0,1$ Наличие положительных связей между площадью общих дерновин щучки и «свободного кольца» с одной стороны, и площадью дерновин и ФП с другой стороны, определяет роль дерновин как источника формирования ФП: ($r=0,92$), ($r=0,77$), ($r=0,90$). Корреляционный анализ подтверждает коэффициенты корреляции между площадью истинного покрытия и площадью ФП ЦП на уровне 0,7. Следовательно формирование ФП *D. caespitosa* и сила их воздействия зависит от размеров территорий, занятых ЦП этого вида в луговых сообществах.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ "Пространственная организация природных популяций растений" №98-04-49294.

Е.С.Закамская, Л.А.Жукова, А.Н.Юсупова
**ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ КОПЫТНЯ
 ЕВРОПЕЙСКОГО, СНЫТИ ОБЫКНОВЕННОЙ И КОСТЯНИКИ**
 Марийский государственный университет, Йошкар-Ола, Россия.

Растительные сообщества представляют подсистему биогеоценоза, комплекс взаимодействующих ценопопуляций, характеризующихся специфической возрастной, пространственной и функциональной структурой, определенным типом стратегии. Количественные соотношения между ЦП разных видов и группами ЦП растений – одна из важнейших черт фитоценоза. Основоположником направления количественного учета взаимоотношений растений в естественных фитоценозах является А.А. Уранов, предложивший в 1935 теорию сопряженности ценопопуляций растений в ценозе.

А.А.Уранов (1955, 1964, 1968) и его ученики: Ю.А. Злобин (1960), Е.И. Курченко (1967, 1962), Л.А. Жукова, Л.И. Воронцова, И.М. Ермакова (1977), рассматривают сопряженность как взаимозависимое изменение концентрации ценопопуляции одного вида при увеличении концентрации другого. В данном случае можно выявить коррелятивную зависимость между количествами ценопопуляциями двух видов, принимая одну ценопопуляцию как действующую – ДВ (точнее ЦПДВ), другую за подчиненную – ПВ (ЦППВ) (Ценопопуляция растений, 1977; 1988).

Цель работы - изучение взаимодействия ценопопуляций копытня европейского (*Asagum europaeum* L.), сныти обыкновенной (*Aegopodium podagraria* L.)

и костяники каменистой (*Rubus saxatilis* L.) в березниках липово-неморальных с возрастом древостоя 20, 35, 65 и 100 лет со сходными условиями экотопа.

Степень воздействия на копытень европейский ЦП действующих видов исследовали тремя методами: по изменению встречаемости, проективного покрытия и биомассы его ценопопуляций. Впервые при изучении сопряженности по полученным данным был проведен однофакторный регрессионный анализ, который позволил установить характер кривых сопряженности.

В результате установлены три типа сопряженности, предложенных А.А. Урановым (1935): индифферентный, отрицательный и двузначный. Положительных и сложных отношений нами зарегистрировано не было. В паре сныть обыкновенная - копытень европейский наиболее часто встречается индифферентный тип сопряженности. По-видимому, это связано, прежде всего, с размещением в разных горизонтах почвы корневищ и системы придаточных корней особой этих видов, относящихся к разным биоморфам. Поэтому при поглощении минеральных веществ и воды они не выступают в роли конкурентов и лишь в березнике липово-неморальном с возрастом древостоя конкурируют за свет.

Расчеты воздействия ЦП костяники каменистой и суммарного влияния ЦП костяники каменистой и сныти обыкновенной на ЦП копытня европейского показали, что наиболее часто встречается отрицательный тип сопряженности. Этот тип межвидовых отношений, вероятно, отражает конкуренцию за свет. Кроме того, между копытнем европейским и костяникой может быть прямая конкуренция побеговых систем полицентрических особей за территорию в изученных фитоценозах.

В демулационном ряду березняков характер кривых сопряженности ЦП выбранных нами видов достаточно лабилен, что подтверждается тремя использованными методами. Такой характер межвидовых отношений позволяет ценопопуляциям копытня европейского, сныти обыкновенной и костянике каменистой сосуществовать совместно достаточно долго удерживать за собой занимаемую территорию, являясь доминантами и содоминантами травяно-кустарничкового яруса изученных фитоценозов, практически не меняя типа стратегии.

Следовательно, при изучении сопряженности можно использовать все три указанных выше метода.

При заготовке лекарственного сырья каждой из описанных выше ЦП видов можно отчуждать лишь небольшую часть побеговых систем взрослых растений, чтобы не нарушить сложившийся баланс взаимодействий ценопопуляций.

Авторы благодарят профессора Л.А. Животовского за помощь в статистической обработке материала.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ (№ 98-04-49294), программы "Университеты России - фундаментальные исследования" (программа 7-1645).

О.В.Залесская

ОНТОГЕНЕЗ *SAUSSUREA ALPINA* L.

Московский педагогический государственный университет, Москва, Россия

Соссюрея альпийская (*Saussurea alpina* L) растение семейства сложноцветных, распространена в равнинной части тундры, лесотундры и бореальных хвойных лесов подзоны средней и северной тайги и в альпийском и хвойном поясах гор Урала, Тянь-Шаня, Алтая, Колымского нагорья, Памира-Алая, гор Средней Европы, Скандинавии и горной части Британских островов. На основной части своего бореально-альпийского ареала соссюрея встречается в тундре, на каменистых склонах, осыпях, галечниках, скалах, лугах, лесных полянах и опушках, по берегам рек и ручьёв. В Архангельской области в Пинежском государственном природном заповеднике вид встречается на разных типах почв и толерантен к свету, занимает открытые пространства. Соссюрея альпийская распространена на материковых лугах в карстовых логах в составе злаково-разнотравных и разнотравных ассоциаций в качестве субдоминанта сообщества. Также она встречается на обнажениях, осыпях склонов, частично задернованном глыбовом карсте в составе пионерных группировок, проявляя свойства эксплерента. Это - многолетнее травянистое длиннокорневищное растение способное к вегетативному размножению с помощью столонов, что особенно активизируется при нарушениях почвенного горизонта - осыпях. Вегетативные побеги *S. alpina* - розеточные, генеративные - полурозеточные, частное соцветие - корзинка. Хороший медонос. У соссюреи нами описано 9 возрастных состояний.

Проростки имеют главный розеточный побег с 2 семядолями и 1 листом заостренно-эллиптической формы. Корневая система представлена главным корнем.

Ювенильные растения однопобеговые розеточные, с 1-2 простыми заостренно-эллиптическими листьями. Основание ювенильного листа неравностороннее, верхушка острая, форма края шиповато-тупогородчатая. Наряду с главным корнем имеются придаточные корни.

Имматурные растения - однопобеговые розеточные с 2 простыми опушенными листьями переходного типа: один лист - ювенильный, другой - ланцетовидной или продолговато-яйцевидной формы. Основание листовой пластинки неравностороннее, верхушка острая, край листовой пластинки расставленно пильчатый. Корневая система придаточная, иногда образуются столоны.

Виргинильные растения имеют 1-2 розеточных побега с 2-6 взрослыми листьями. Лист продолговато-яйцевидной формы. Плагиотропные корневища симподиально ветвятся, образуются единичные столоны. Придаточные корни хорошо развиты, ветвятся до III порядка.

У молодых генеративных растений появляется генеративный полурозеточный побег с 2 нижними стеблевыми черешковыми, ланцетовидными, опушенными, с клиновидным основанием листьями. Средние стеблевые листья сидячие, ланцетовидной формы, заостренные, с открытым расщепленным влагалищем. Самые верхние листья линейные, заостренные, цельнокрайние. Листорасположение очередное. Побеги обогащения III-IV порядков несут 5-12 корзинок. Корневище утолщается и симподиально ветвится, иногда образует столоны.

Средневозрастные генеративные растения надземной частью сходны с молодыми генеративными. Корневища утолщаются и образуют отдельные удлиненные участки (до 10-12 см), имеются остатки генеративных побегов прошлых лет. Корневая система - придаточная.

Старые генеративные растения отличаются своей подземной частью. На старых участках корневищ есть остатки генеративных побегов прошлых лет, мало придаточных корней.

Субсенильные растения размножаются столонами, без распада старого корневища. Растения представлены генеративным отмершим побегом со столоном, на концах которого имеется 1 или 2 дочерние розетки разных лет. Или это розеточные растения с 2-3 листьями виргинильного типа, с мягкими разрушающимися корневищами и редкими придаточными корнями.

Сенильные растения имеют ювенильный или имматурный розеточный побег, отходящий от старого, разрушенного корневища почти лишнего придаточных корней. Их найдено немного.

Л.Б.Заугольнова, Е.А.Платонова

АНАЛИЗ ЛЕСНЫХ КАТЕН ДЛЯ ВЫЯВЛЕНИЯ ИХ ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ ОРГАНИЗАЦИИ

Центр экологии и продуктивности РАН, Москва, Россия
Петрозаводский гос. университет, Петрозаводск, Россия

Представления о функциональной организации растительного покрова базируются на системе концепций, формирующих современную парадигму фитоценологии. Ее основные положения отражены в иерархическом и мозаично-циклическом принципах организации растительного покрова, для которого характерна разномасштабная гетерогенность, вызванная абиотическими, биотическими и антропогенными факторами.

Изучение и анализ лесного покрова включает на первом этапе выбор такой территориальной единицы, которая, с одной стороны, отражала бы наиболее существенные признаки ландшафта, а с другой, была бы доступна для исследования. Как показал опыт работы в лесной зоне, такой единицей является катена, представляющая набор местообитаний, расположенных по стоку. В горизонтальном направлении она соответствует речному бассейну. Катена, как неоднородная единица земной поверхности, включает несколько экотопов, которые выделяются по положению в рельефе и характеру почвообразующих и подстилающих пород, что в совокупности определяет специфику экологических режимов. В каждом из экотопов преобразование среды видами-эдификаторами приводит к формированию биотопов, соответствующих вариантам растительного покрова с разным фитогенным эффектом. Когда биотоп оказывается явно неоднородным по условиям среды, можно также выделять разные микросайты. Таким образом, анализ лесного покрова осуществляется для серии соподчиненных единиц земной поверхности – катена-экотоп-биотоп-микросайт.

Следующий этап анализа включает оценку экологических режимов перечисленных выше единиц с позиций самой растительности на основе экологических шкал. В наших исследованиях использованы диапазонные шкалы Д.М.Цыганова (1983), что позволяет для единиц разного типа и масштаба получить характеристику их экологического пространства, а затем оценить степень их экологической эквивалентности. Экологически эквивалентные территории должны обладать сходной потенциальной растительностью, что служит основой для оценки современного состояния лесного покрова экотопов и катен в целом.

На следующем этапе проводится сопоставление лесного покрова разных экотопов и биотопов как по доминантам разных ярусов, так и по константным видам. Присутствие разных синтаксонов в ограниченном экологическом пространстве позволяет рассматривать их в качестве сукцессионных вариантов. Сопоставление экологического пространства разных единиц в совокупности с непрямым градиентным анализом (Джонгман и др., 1999) позволяет соотнести изменение видового состава растительности с экологическими режимами.

Потенциальную растительность можно представить на основе соотношения разных эколого-ценотических групп видов в составе современной лесной растительности. Знание популяционной стратегии сохранившихся видов дает возможность представить этот состав более детально как ряд ценотической значимости видов. В случае сильного антропогенного преобразования территории, представление о потенциальной растительности может основываться на сопоставлении экологических ареалов характерных видов растений и анализе демографических процессов в их популяциях. Предлагаемые способы анализа позволяют для каждой области экологического пространства определить набор

сукцессионных вариантов лесных сообществ, сходных по экологической структуре, но различающихся составом доминантов.

Работа выполнена при поддержке РФФИ № 98-04-48329 и ФНЦ «Биоразнообразие» № 84.

А. С. Зернов

ОБ ЭНДЕМИЗМЕ ФЛОРЫ СЕВЕРА РОССИЙСКОГО ПРИЧЕРНОМОРЬЯ
Московский педагогический государственный университет, Москва

Флора Севера Российского Причерноморья (СРП) характеризуется довольно высоким уровнем эндемизма. Я думаю ни у кого нет сомнений, что данная территория составляет особую фитохиорию в ранге провинции или подпровинции. Однако ее принадлежность к той или иной флористической области дискусионна. Одни авторы (Малеев, 1947; Тахтаджян, 1978; Хохряков, 1991 и др.) относят ее к Средиземноморской области, другие (Zohary, 1973; Меницкий, 1984 и др.) к Евро-Сибирской (или Циркумбореальной) области. Причем, если первые основываются на флористических особенностях и характере эндемизма территории, то вторые – на типе климатических сообществ. На мой взгляд, первая точка зрения более соответствует критериям флористического районирования.

Эндемичны для СРП 47 таксонов, что составляет примерно 3% от общего состава флоры. Все эндемики флоры СРП, по особенностям ареала можно разделить на локальные (ареал полностью находится на территории СРП) – 14 таксонов и региональные, или субэндемики (ареал помимо СРП охватывает соседние территории). Субэндемики, в свою очередь разбиваются на две основные группы: 1. крымско-новороссийские эндемики (субэндемичные для СРП виды, ареал которых охватывает Крым) – 22 таксона; 2. новороссийско-колхидские эндемики (виды, ареал которых включает СРП и Колхиду) – 11 таксонов. За палеоэндемики (виды, имеющие, вероятно, третичный возраст, косвенным доказательством их древности служит систематическая обособленность и значительная географическая изолированность от ближайших таксонов) можно принять *Galanthus plicatus* M.Bieb., *Dianthus acantholimonoides* Schischkin, *Cleome circassica* Tzvelev, *Potentilla sphenophylla* Th.Wolf, *Astragalus arnacantha* M.Bieb., *Seseli rupicola* Woronow, *Veronica filifolia* Lipsky, *Asperula cretacea* Willd., *Scabiosa olgae* Albov, *Scorzonera schischkinii* Lipsch. et Vass.

Большинство эндемиков – ксерофильные и мезоксерофильные растения. Среди них четко выделяются три основные генетические группы: 1) крымского, 2) колхидского и 3) малоазиатского родства. Среди эндемиков, имеющих крымские связи, преобладают сравнительно молодые и плохо дифференцированные расы. Для *Agropyron cristatum* (L.) P.Beauv. subsp.

sclerophyllum Novopokr., *Thymus helendzhicus* Klokov et Shost. и *T. markhotensis* Maleev можно предположить обособление от близких крымских таксонов в плейстоцене или голоцене, после миграции предковых форм из южнорусских степей. Группа *Sideritis taurica* Steph. s. l. проявляет тесное родство с восточно-средиземноморскими видами и вероятно весь цикл, находящийся в настоящее время в процессе видообразования, следует считать плейстоценовым мигрантом из Восточного Средиземноморья. Пути этой миграции вероятно проходили по обнаженному Черноморскому шельфу (Гроссет, 1979, 1979а). Таким же образом можно объяснить проникновение в СРП *Seseli ponticum* Lipsky, имеющей западно-средиземноморские корни. Среди эндемиков колхидского и малоазиатского родства, напротив, большинство видов хорошо обособлены и довольно древние (часть их можно считать палеоэндемиками). Эндемики малоазиатского корня могут свидетельствовать о существовании древних, вероятно миоценовых, связей ксерофильной флоры СРП с флорами Юго-Восточного Закавказья и Малой Азии, но пути сообщения этих флор неясны. Из 10 видов, принимаемых за палеоэндемики, крымское родство имеют лишь три – *Galanthus plicatus*, *Astragalus arnacantha*, *Asperula cretacea*, а из общего числа эндемиков 20 видов в той или иной степени связаны с Крымом. Таким образом флора СРП имеет определенную близость к крымской, но все же родство флор Горного Крыма и СРП не стоит переоценивать, т. к. оно проявляется, прежде всего, в сравнительно молодых группах.

А.И.Золотухин, Н.Ю.Семенова

ФИТОЦЕНОТИЧЕСКИЕ И СТРУКТУРНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ПОЙМЕННЫХ ЛЕСОВ ПРИХОПЕРЬЯ, СВЯЗАННЫЕ С УСУХАНИЕМ ДУБА

Балашовский филиал СГУ, г.Балашов, Россия

Массовое усыхание дубовых лесов Прихоперья началось в шестидесятые годы. За несколько десятилетий в связи с этим произошли глубокие изменения лесных сообществ. Одной из причин является дефолиация древостоев насекомыми, что способствует развитию нижних ярусов леса, а иногда и смене пород (Работнов, 1998). Последствия массового усыхания дуба почти не изучены. Нами установлено, что по степени поражения дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) болезнями и вредителями лесонасаждения образуют ряд: дубово-липовые, тип - D_2 - поражены на 5- 10%; дубовые, тип D_2 -3 - на 15-20%; дубово-осиновые - тип D_{2-3} - на 30-35%. Наибольшая деградация дубрав отмечена в понижениях рельефа. Для древостоев характерны аномалии в распределении деревьев по ступеням толщины: левая или правая асимметрия, уплощенные или сильно вытянутые верхушки кривых и это связано с гибелью части деревьев или нарушением древостоев рубками.

На многих участках произошло снижение сомкнутости крон деревьев до 0,5 - 0,6. Образующиеся редины и «окна» заполняются зарослями *Acer tataricum* L., *Rhamnus cathartica* L., *Frangula alnus* Mill., а в пригородных лесах *Acer negundo* L. и *Fraxinus lanceolata* Borkh. В этих вторичных сообществах с упрощенной парцеллярной структурой наблюдаются существенные изменения флористического состава и степени развития нижних ярусов.

Характерны изреженные с проективным покрытием 20-30%, чередующиеся с мертвопокровными участками, синузнии *Rubus caesius* L., *Glechoma hederacea* L., *Aristolochia clematidis* L., *Galium rubioides* L., *Urtica dioica* L. (всего 9-15 видов). Наблюдается сильное угнетение или вытеснение из чернокленовых сообществ *Convallaria majalis* L. В более благополучных по санитарному состоянию дубово-липовых насаждениях травяной покров мощный с проективным покрытием 70-80%. Здесь доминируют: *Aegopodium podagraria* L., *Convallaria majalis* L., *Vincetoxicum officinale* Moench, *Urtica dioica* L., *Lathyrus vernus* (L.) Bernh. (всего 25 видов). Повсеместно в лесах Прихоперья резко ухудшилось состояние *Viburnum opulus* L., *Angelica sylvestris* L., *Rosa majalis* Herzm., которые находятся в имматурном или виргинильном возрастном состоянии, имеют небольшие размеры, почти не плодоносят, часто суховершинят. Возможно, что при дальнейшем исследовании их можно использовать в качестве индикаторов состояния лесных сообществ. Высокие конкурентные свойства клена татарского могут быть связаны со значительной аллелопатической активностью его опада, что обнаружено нами в лабора-торных опытах (Золотухин, Семенова, 1998). Клен ясенелистный может стать опасным конкурентом дуба из-за сильной активности выделений, высокой семенной продуктивности и быстрого роста (Золотухин, Сулига, 1999).

Исследуя возрастную структуру ценопопуляций отдельных видов, мы установили, что ландыш майский в Балашовских лесах имеет нормальную полночленную молодую ценопопуляцию с преобладанием виргинильных особей ($p+j$ - 2,5%; im - 4,9%; v - 71,9%; g - 20,7%). По малому числу генеративных растений и слабому семенному возобновлению видно, что данный вид испытывает отрицательное влияние лесопатологического нарушения лесных сообществ и рекреационной нагрузки. На всех пробных площадях ландыш майский имел небольшую высоту (15-18 см), низкое проективное покрытие (6-9%), неравномерное распределение по площади. Формирующиеся в результате лесопатологической деградации дубрав вторичные чернокленовые сообщества представляют собой одну из серий демулационной сукцессии. Они могут длительное время развиваться и восстановление коренных типов леса из-за отсутствия семенного возобновления дуба без участия человека здесь маловероятно.

ДЕГРАДАЦИЯ РАСТИТЕЛЬНОСТИ СТЕПЕЙ СЕВЕРНОГО КАЗАХСТАНА Хакасский государственный университет, Абакан, Россия

Степные экосистемы – довольно уязвимый объект зоогенного воздействия. Несмотря на то, что в последние годы нагрузка скота на пастбищах незначительно уменьшилась, деградационные процессы в Северном Казахстане значительно преобладают над демулационными. Кормовые ресурсы пастбищ составляют 30 млн. гектаров, из которых более 25% находятся на разных стадиях деградации. Такое состояние степной растительности обуславливает неустойчивость кормовой базы, не обеспечивает стабильной продуктивности. Вопросы сохранения травостоя пастбищ в регионе решаются недостаточно.

Многолетние исследования по влиянию выпаса на растительность проводились методом дигрессионных рядов Л.Г. Раменского, И.А. Цаценкина (1956, 1967), которые дополнены и скорректированы для условий Северного Казахстана. Растительность Северного Казахстана относится к степной и частично полупустынной зонам. Основными объектами исследования явились степные пастбища: ковылково – типчаково – разнотравные, песчаноковыльно – типчаково – разнотравные и ковыльно-типчаковые.

На территории Северного Казахстана выделены следующие ступени пастбищной дигрессии: 1-2 – выпас отсутствует; 3-4 – слабый выпас; 5 – умеренный выпас; 6-7 – сильный выпас; 8-9 – полусбой; 10 – абсолютный сбой. По степени выносливости к выпасу растения Северного Казахстана подразделяются на пять групп: 1 – растения устойчивые к выпасу до определённых пределов (*Stipa capillata* L., *Festuca valesiaca* Hack., *Poa bulbosa* L., и др.); 2 – растения отрицательно относящиеся к выпасу (*Stipa rubens* Krasch., *S. lessingiana* Trin., *S. joannis* Čelak. и др.); 3 – индифферентные виды (*Potentilla bifurca* L., *Berteroa incana* (L.) DC.); 4 – растения положительно реагирующие на выпас (*Artemisia scoparia* Waldst., *Euphorbia sequieriana* Neck.); 5 – рудеральные многолетники (*Polygonum aviculare* L.) и однолетние сорняки (*Chenopodium album* L., *Capsella bursa-pastoris* (L.) Medik., *Ceratocarpus arenarius* L.).

Постоянный бессистемный выпас проявляется прежде всего в изменении количественных соотношений ценопопуляций и видового состава фитоценозов. Изменяется проективное покрытие как отдельных видов, так и сообщества в целом от 80% до 40-35% при полусбое (ПД=8). В количественном отношении виды уменьшаются в четыре раза, причём в первую очередь выпадают ценные в кормовом отношении виды. В дальнейшем с усилением выпаса освободившиеся экологические ниши занимают сорные виды, которые господствуют при сильном выпасе и полусбое. В результате происходит изменение фитосреды, перестройка структуры растительных сообществ в сторону упрощения и умень-

шения густоты надземной массы. На смену типичным дерновинным злакам приходят однолетние или многолетние растения с большей конкурентной способностью. Продуктивность и ёмкость пастбищ снижается в 5-7 раз. В конечном итоге отмечаются последовательные фитоценотические смены растительного покрова и его деградация. Так, ковыльно-типчаково-разнотравный тип на чернозёмах превращается в гречишковый; песчаноковыльно-типчаково-разнотравный - соответственно в софоро-молочаевый, а ковылково-типчаковый на каштановых карбонатных почвах – в эбелековый полусобой.

Такой подход к изучению современного состояния растительности Северного Казахстана даёт возможность дифференцированно наметить меры по улучшению при землеустройстве степных регионов, выделить фитоценозы для охраны. В итоге выявлены площади изучаемых сообществ, составлены картограммы по степени сбитости и определены оптимальные нагрузки скота. С целью сохранения и восстановления видового богатства необходимо на слабо и среднесбитых пастбищах установить нагрузку на одну голову КРС от 1,1 га до 2 га. Для пастбищ полностью деградированных требуются коренные меры по восстановлению травостоя.

Н.В.Иванова, Д.В.Московченко

СТРУКТУРА И СОСТАВ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ПРИРОДНОГО ПАРКА “НУМТО” (ТЮМЕНСКАЯ ОБЛАСТЬ).

Институт проблем освоения Севера СО РАН, г. Тюмень, Россия

Природный парк “Нумто”, созданный в 1997 г., располагается в северной части Ханты-Мансийского Автономного округа. Территория парка составляет около 560 тыс.га и включает природные комплексы, имеющие особую экологическую и этнографо-культурную ценность. Воздействие геологоразведки и нефтедобычи до недавнего времени было спорадическим, что придает району особую ценность как своеобразного резервата ненарушенных экосистем.

Большая часть территории парка “Нумто” представляет собой плоскую заболоченную равнину, сложенную четвертичными флювиогляциальными, аллювиальными и озерно-болотными отложениями. Согласно схеме геоботанического районирования Западной Сибири (Растительный ...,1985) территория парка находится в пределах северотаяжной подзоны. Кедровники, являющиеся коренным типом лесов региона, в силу ряда климатических, геолого-геоморфологических и эдафических особенностей распространены незначительно и приурочены к наиболее возвышенным дренированным увалам и речным поймам. Обычно содоминантом является ель, наблюдается примесь березы и сосны. Среди зональных темнохвойных лесов наиболее распространены слово-кедровые леса, местами с лиственницей, кустарничково-зеленомошные, иногда с ольховником в подлеске. По ряду экологических и фитоценологических

свойств они представляют своего рода переходный вариант к темнохвойным лесам среднетаежного типа. Поскольку наиболее крупные массивы их приурочены к хорошо дренированным почвам близ рек и озер, они играют большую водоохранную и водорегулирующую роль и подлежат первоочередной охране.

Более широко распространены на территории парка светлохвойные (сосновые и лиственнично-кедрово-сосновые) леса, произрастающие большей частью на минеральных песчаных "островах" среди болот и на плоских надпойменных речных террасах. Сосновые леса задровых водораздельных равнин, сложенных флювиогляциальными песками, следует рассматривать как квазикаоренные сообщества спонтанной растительности. По мере ухудшения дренажа сосновые леса образуют эколого-фитоценотический ряд: сосновые кустарничково-лишайниковые леса, сосняки багульниково-брусничные, сосняки кустарничково-долгомошные, и заболоченные сосняки сфагновые с преобладанием олиготрофных видов в травяно-кустарничковом ярусе.

Мелколиственные, преимущественно березовые травяно-моховые леса отнесены к категории длительнопроизводных и приурочены к речным и озерным поймам.

На территории парка преобладают болотные комплексы, причем болотообразование идет как путем зарастания озер, так и заболачивания плоских водоразделов. Широко распространены крупнобугристые болота, являющиеся зональным типом для южной полосы северотаежной подзоны. Растительность кустарничково-мохово-лишайниковая на буграх, осоково-пушицево-сфагновая (*Carex limosa* L., *C. rotundata* Wahlenb., *Eriophorum russeolum* Fries, *Sphagnum magellanicum* Brid., *S. angustifolium* C. Jensen) в мочажинах. Значительные участки заняты грядово-мочажинными и грядово-озерковыми болотными комплексами. Гряды сложены оторфованными остатками сфагновых мхов, растительный покров на грядах образуют болотный мирт, ерник, брусника. Лишайники имеют покрытие 10-20%. В менее обводненных мочажинах растительность сфагново-шейхцериевая, в более обводненных – сфагново-топяно-осоковая. Плосковыпуклые грядово-озерные комплексы представляют собой наиболее позднюю из современных стадий развития олиготрофных болот.

По материалам исследований была составлена эколого-фитоценотическая карта парка в масштабе 1:100 000, отображающая основные свойства растительного покрова парка, его строение, флористический состав, экотопическую приуроченность. Легенда-экспликация эколого-фитоценотической карты содержит 28 картографируемых подразделений, 16 из них характеризуют лесную растительность, и 12-болотную. Составленная карта была использована при функциональном зонировании территории парка и разработке комплекса природоохранных мероприятий.

И.И.Истомина, Е.В.Тихонова
СТРУКТУРА ЛЕСНЫХ ФИТОКАТЕН В ПОДЗОНЕ ХВОЙНО-
ШИРОКОЛИСТВЕННЫХ ЛЕСОВ

Центр экологии и продуктивности РАН, Москва, Россия

Опыт исследования лесной катены на примере заповедной территории в подзоне хвойно-широколиственных лесов позволяет предположить, что существует сравнительно небольшое число типов катенных комплексов растительности, несмотря на то, что число составляющих их элементов (типов растительных сообществ) весьма велико. На основе разработанных методических подходов (Заугольнова, 1998, 1999, Заугольнова, Истомина, Тихонова, 2000) был проведен анализ лесной растительности в подзоне хвойно-широколиственных лесов с позиций ее иерархической организованности под воздействием совокупности различных факторов. Лесные катены хорошо различаются по экологическому пространству двух факторов – увлажнения и кислотности. Диапазоны этих факторов связаны с относительной высотой местности, механическим составом почвообразующих пород и карбонатностью подстилающих пород. Экологическая структура (соотношение экологическо-ценотических групп) фитокатен закономерно меняется в этом экологическом пространстве. Низкая кислотность при низком или среднем уровне увлажнения соответствует преобладанию неморальной группы видов. Низкая кислотность при высоком уровне увлажнения ведет к усилению нитрофильной группы в сочетании с неморальной. Высокая кислотность соответствует преобладанию бореальной группы, в составе которой при изменении увлажнения от низкого к высокому уменьшается доля боровых и увеличивается участие таежных, а затем – болотных видов. Средний уровень кислотности и увлажнения соответствует смешанному составу покрова с более или менее равновесным участием неморальной и бореальной групп (таблица 1.).

Различия в биогенном преобразовании экологических режимов, создаваемых экотопом, наиболее четко проявляются в монодоминантных лесных сообществах, которые несут явные признаки антропогенного происхождения. Прямые и косвенные антропогенные преобразования экотопов заключаются в снижении трофности, повышении кислотности почвы, изменении светового и теплового режимов.

Предлагаемые способы анализа позволяют для каждой области экологического пространства определить набор сукцессионных вариантов лесных сообществ, сходных по экологической структуре, но различающихся составом доминантов в одном или нескольких ярусах.

Работа выполнена при поддержке РФФИ № 98-04-48329 и ФНЦ «Биоразнообразию» № 84.

Таблица 1. Характеристика разных типов лесного покрова на примере Приокско-Террасного заповедника

| Диапазоны, баллы шкалы | | Тип лесного покрова | Число видов на 25 кв.м | | Соотношение эколого-ценотических групп, % | | | | | |
|------------------------|------------|----------------------|------------------------|----------|---|------|------|------|------|--------|
| Hd | Rc | | Диапазон | Медиа-на | Bg | Nn | Nt | Pn | Wt | Bet+Md |
| 12,0 13,5 | 5,3 6,4 | Бореально-боровой | 7-30 | 17 | 34,0 | 22,8 | 1 | 16,2 | 5,1 | 20,9 |
| 13,3 13,9 | 5,4 6,5 | Бореально-таежный | 4-25 | 15 | 48,5 | 22,1 | 0,5 | 15,3 | 0,5 | 13,1 |
| 14,1 15,2 | 5,6 4,4 | Бореально-болотный | 6-12 | 7 | 10,8 | 1,4 | | 24,0 | 51,3 | 12,5 |
| 12,7 14,2 | 7,6 5,6 | Бореально-неморальн. | 9-42 | 26 | 30,2 | 46,9 | 3,8 | 3,6 | 1,3 | 14,2 |
| 12,2 13,4 | 6,8 5,6 | Неморальн. боровой | 14-28 | 23,5 | 29,6 | 52,2 | 2,2 | 4,0 | | 12 |
| 12,1 13,9 | 7,7 6,5 | Неморальн. | 10-48 | 22 | 14,9 | 61,9 | 6,8 | 0,8 | 0,8 | 14,8 |
| 13,6 14,1 | 7,4 7,8 | Неморальн. нитрофил. | 14-31 | 21 | 5,8 | 31,4 | 32,8 | 0,4 | 16,9 | 12,7 |

О.П.Ишкова

АНАЛИЗ ЭНДЕМИЧНЫХ ВИДОВ, УЧАСТВУЮЩИХ В СЛОЖЕНИИ ФЛОРЫ РОСТОВСКОЙ ОБЛАСТИ

РГУ, Ростов-на-Дону, Россия.

В сложении флоры Ростовской области, отличающейся богатством и разнообразием, обусловленным особенностями ее географического положения и историческими причинами, и насчитывающей около 1700 видов, значительное участие принимают виды с эндемичными ареалами (50 видов, 2,94 %). В их числе наибольшее количество видов представляют номадийский тип геоэлемента и понтический геоэлемент (по системе Ю.Д. Клеопова, 1990), в пределах которого в зависимости от особенностей распространения выделяются следующие группы эндемиков: восточнопонтичско-прикаспийский – *Centaurea taliewii* Kleop.; понтические – 6 видов: *Allium savranicum* Bess., *Crambe aspera* Bieb. и др.; понтические дизъюнктивные – *Cymbocasma borysthenica* (Pall. ex Schlecht.) Klok., *Genista depressa* Bieb., *Onosma granitcola* Klok.; восточно-понтические – *Calophaca wolgarica* (L. fil.) DC., *Delphinium puniceum* Pall.; прикаспийский – *Astragalus physodes* L.; уральско-волжско-донской – *Lepidium meyeri* Claus; волжско-донские – *Centaurea gerberi* Stev., *Hedysarum cretaceum*

Fisch.; волжско-донецко-донские – *Alyssum gymnopodium* P. Smirn., *Diplotaxis cretacea* Kotov, *Hyssopus cretaceus* Dubjan., *Silene cretacea* Fisch. ex Spreng.; донецко-донские – 11 видов: *Artemisia hololeuca* Bieb. ex Bess., *Astragalus tanaiticus* C. Koch, *Chaenorhizum klokovii* Kotov и др.; днепровско-донские – *Asperula tephrocarpa* Czern. ex M. Pop. et Chrshan., *Linum ucrainicum* Czern.; приазовско-донецкие – *Hyacinthella pallasiana* (Stev.) Losinsk., *Scrophularia donetzica* Kotov; донецкие – *Centaurea donetzica* Klok., *C. protogerberi* Klok.; крымско-донецкий – *Euphorbia cretophila* Klok.; среднедонской – *Centaurea dubjanskiyi* Iljin.

На территорию Ростовской обл. заходят 3 эндемика субсредиземноморского типа циркумэвксинского геоэлемента: крымско-балканский дизъюнктивный эндемик *Prangos trifida* (Mill.) Herrnst. et Heun, кавказский эндемик *Delphinium schmalhauseni* Albov и эндемик Предкавказья *Astragalus calycinus* Bieb., один вид европейского типа восточно-европейского геоэлемента - волжско-донской эндемик *Crataegus ambigua* С.А.Мей. ex А.Веck., один вид центральноазиатского типа геоэлемента - прикаспийский эндемик *Euphorbia undulata* Bieb. и 2 вида, предварительно отнесенных к литоральному типу геоэлемента (характеризующихся распространением по морским литоралиям Европы, Средиземного, Черного и Азовского морей, а возможно, и Арало-Каспийского бассейна): крымско-новороссийско-предкавказский эндемик *Crambe koktebelica* (Junge) N.Busch и причерноморско-азовский эндемик *Crambe pontica* Stev. ex Rupr.

Четыре вида, известные из единичных местонахождений и распространенные в малочисленных локальных популяциях, по классификации Ю.Д. Клеопова (1990) отнесены к группе узколокальных эндемиков. Среди них 2 эндемика Донецкого края *Cleome donetzica* Tzvel. и *Serratula donetzica* Dubovik, 1 узколокальный волжско-донской эндемик *Scrophularia sareptana* Kleop. ex Ivanina и 1 узколокальный эндемик Предкавказья *Iris notha* Bieb.

В своем происхождении 34 вида (*Artemisia hololeuca*, *Hyacinthella pallasiana* и др.), связаны с тимьянниковой исторической свитой растительности (Зозулин, 1970), из них 24 связаны с мелово-тимьянниковым и 10 – с каменисто-тимьянниковым историческими вариантами данной свиты.

6 видов (*Delphinium puniceum*, *Calophaca wolgarica* и др.) связаны с ковыльниковой, 4 вида (*Allium savranicum*, *Centaurea protogerberi* и др.) - с псаммофильно-травянистой, 2 вида (*Crambe koktebelica* и *C. pontica*) – с евролиторальной (песчаный приморский галомезогигрофильный флороценогенетический комплекс А.И. Кузьмичева, 1992) и по одному с древнесредиземнопустынной (Ильин, 1946) (*Euphorbia undulata*), бореальной (*Centaurea donetzica*), субсерофильно-дубравной (*Delphinium schmalhauseni*), травянисто-болотной (*Iris notha*) и неморальной (*Crataegus ambigua*) историческими свитами растительности.

Все вышеперечисленные виды включены в региональный список охраняемых видов Ростовской области, где составляют 23,36 %, а 17 из них (*Prangos trifida*, *Silene cretacea* и др.) - также в Красную книгу РСФСР (1988).

О.П.Камелина

СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ СЕМЕЙСТВ SNEORACEAE И CORIARIACEAE ПО ЭМБРИОЛОГИЧЕСКИМ ПРИЗНАКАМ

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург, Россия

Семейство Снеогасеae относится к кругу родства Rutaceae - Simaroubaceae (Тахтаджян, 1966, 1987). В порядок Rutales включают это семейство большинство авторов новейших систем цветковых растений (Dahlgren, 1983; Thorne, 1983; Takhtajan, 1980, 1997). Род *Sneogium* входил и непосредственно в состав сем. Rutaceae (Endlicher, 1836-1840) или Simaroubaceae (Bentham, Hooker, 1862-1883).

Сравнение эмбриологических признаков сем. Снеогасеae (Камелина, 1985, 1991) и упомянутых выше семейств говорит о том, что характерными лишь для Снеогасеae признаки являются основной тип формирования стенки гнезда пыльника, длительно существующий, морфологически однородный клеточный секреторный тапетум с орбикулами, крупные 3-клеточные пыльцевые зерна с многоплазменными спермиями. Наиболее отличительна семяпочка: она амфитропная, базально прикрепленная на массивном фуникулусе, пальцеобразный вырост которого постепенно врастает в нуцеллус после оплодотворения, в результате чего семяпочка сильно изгибается. Изогнут и зародыш в зрелом семени. Кроме того, для Снеогасеae не отмечены явления апомиксиса и полиэмбрионии, свойственные сем. Simaroubaceae (Nair, Sukumaran, 1960) и, особенно, сем. Rutaceae (Наумова, 1985). Зародыш *Sneogium* не содержит хлорофилла, в отличие от зеленых зародышей Simaroubaceae и Rutaceae (Яковлев, Жукова, 1973).

Таким образом, у сем. Снеогасеae достаточно отличительных индивидуальных эмбриологических признаков, которые подтверждают его самостоятельность. В то же время, многие признаки сходны с семействами порядка Rutales, что позволяет сохранить ему принятое положение в системе этого порядка.

В современных системах родственные связи и положение сем. Coriariaceae в основном ограничиваются порядками Sapindales (Engler, 1931; Dahlgren, 1983) и Rutales (Тахтаджян, 1966, 1980; Thorne, 1983). Существует тенденция и выделения его в отдельный порядок Coriariales (Lindley, 1833; Hutchinson, 1959; Тахтаджян, 1987, 1997).

Сравнительно-эмбриологический анализ (Камелина, 1991) полностью подтверждает включение сем. Coriariaceae в порядок Rutales, с большей ча-

стью семейств которого у него очень много сходных признаков. Это и 5-слойная сформированная стенка гнезда пыльника, и сохраняющийся с кутикулой эпидермис, и фиброзный эндотеций, и клеточный без реорганизации нерегулярно-двуслойный тапетум, и разрушающиеся средние слои. Тип микроспорогенеза у всех семейств одинаков, как и 3-клеточные пыльцевые зерна, свойственные многим из них. Анатропная, с 2 интегументами без эндотелия красинуцеллятная семяпочка с хорошо выраженной гипостазой и проводящим пучком характерна и для других семейств порядка. Это же относится к строению массивного нуцеллуса с 3-4-слойным нуцеллярным колпачком и 6-12 слоями париетальной ткани. Столь же массивный нуцеллус отмечен в сем. *Burseraceae* и *Simaroubaceae*. Сходным образом у всех семейств порядка протекают мегаспорогенез, развитие зародышевого мешка по типу *Polygonum* и дифференциация его элементов. Развитие эндосперма соответствует Нуклеарному типу. Скудный эндосперм в зрелом семени, *Onagrad*-тип эмбриогенеза (Sharma, 1968) и прямой крупный зародыш встречаются также в семействах *Meliaceae*, *Anacardiaceae*, *Simaroubaceae* и *Rutaceae*.

Индивидуальными могут считаться в сем. *Cogiariaceae* такие признаки, как не разрушающиеся до вскрывания пыльника перегородки между гнездами в теках, шипиковатая кутикула на крупных клетках эпидермиса пыльника и характерная форма микропиле в семяпочке. Кроме того, этому семейству не свойственна полиэмбриония, отмеченная у большинства семейств порядка. Все эти признаки могут свидетельствовать в пользу самостоятельности сем. *Cogiariaceae* в порядке *Rutales*. Однако они не кажутся достаточно весомыми для того, чтобы выделить это семейство в отдельный порядок.

Что касается признаков порядка *Sapindales*, то у большинства семейств, входящих в него, зрелый зародыш изогнутый и семя без эндосперма, что резко отличает их от сем. *Cogiariaceae*. Однако следует отметить, что по многим признакам мужских и женских эмбриональных структур сем. *Cogiariaceae* имеет сходство с некоторыми семействами порядка *Sapindales*, но не более, чем любое другое семейство порядка *Rutales* (в объеме системы Тахтаджяна, 1987). И недаром большое сходство по многим признакам позволило R. Thorne (1983) объединить все семейства обоих порядков в один большой порядок *Rutales*.

Н.П.Карпенко

СИНУЗИЯ ЭФЕМЕРОИДОВ В ЛЕСАХ НИЖНЕГО АМУРА

Российский государственный педагогический университет, С.-Петербург, Россия

Разновременная синузия весенних эфемероидов в лесах Нижнего Амура - специфическая группа травянистых растений, которые адаптировались к жизни в условиях различного освещения в весенний и летний периоды. Ко времени полной олиственности леса сплошные ковры эфемероидов как бы исчезают:

вегетация, цветение, плодоношение заканчиваются, наземные побеги отмирают и только в почве остается множество корневищ и луковиц. Несмотря на важное значение весенней синузиды эфемероидов в фитоценозах лесной растительности, многие вопросы видовой состава, продолжительности жизни, сезонные сроки вегетации и др. все еще остаются невыясненными.

На основе флористического и фитоценогического анализа синузиды эфемероидов Нижнего Амура выяснилось, что видовой состав включает 23 вида, распределенные среди 8 семейств. Наибольшее количество эфемероидов относится к семействам Ranunculaceae (9 видов), Papaveraceae (5 видов), Liliaceae (3 вида). Из них наибольшим числом видов представлен род *Anemone* (4 вида). Почти все изученные эфемероиды относятся к лесному фитоценофиту за исключением мака амурского, приуроченного к скалам, и прострелов, характерных для открытых местообитаний.

В основном эфемероиды приурочены к ассоциациям хвойно-широколиственного леса, либо к вариантам их деградации. Обильнее других - ветреница, мак лесной, создающие отдельные микрогруппировки. Остальные виды встречаются рассеянно, куртинами, либо редко.

Жизненные формы объединены в 5 подклассов. Преобладают кистекорневые травянистые поликарпики (9 видов), клубнеобразующие травянистые поликарпики (6 видов), стержнекорневые травянистые поликарпики. В целом эфемероиды Нижнего Амура имеют достаточно широкие ареалы, но есть виды, встречающиеся только на материковой части Дальнего Востока и являются его эндемиками: *Anemone udensis* Trautv. ex С.А.Мей., *Arisema amurense* Maxim. Некоторые растения не были показаны для территории Нижнего Амура. Так, *Anemone umbrosa* С.А.Мей., показанная В.Н. Ворошиловым только для Приморья и южного Амура, собрана нами намного севернее, недалеко от г. Комсомольска-на-Амуре.

Некоторые из изученных эфемероидов можно рекомендовать как пищевые (*Fritillaria maximowiczii* - луковицы). Другие - как кормовые: *Anemone amurense* (Korsh.) Kom., *Adonis amurense* Regel et Radde, виды рода *Corydalis*. Охотно поедаются животными все наземные части растений. Ценными медоносами являются *Hylomecon vernalis* Maxim., виды родов *Anemone*, *Corydalis*, *Chrysosplenium*. Практически все виды обладают лекарственными и декоративными свойствами.

В целом, эфемероиды лесов Дальнего Востока и особенно Нижнего Амура все еще остаются малоизученными. Вместе с тем, их изучение представляет как теоретический, так и практический интерес.

Е. И. Киричок

ЗНАЧЕНИЕ ПРОСТРАНСТВЕННОЙ НЕОДНОРОДНОСТИ СРЕДЫ ДЛЯ ВОЗРОЖДЕНИЯ JUNIPERUS EXCELSA ВЕВ. В ЮГО-ВОСТОЧНОМ КРЫМУ
ЦЭПЛ РАН, Москва, Россия.

Редколесья с можжевельником высоким встречаются в горной местности, где эколого-ценотические условия очень разнообразны. Неоднородность среды в этой ситуации обусловлена сложным, ярко выраженным рельефом; характером субстрата, а также мозаичностью растительности.

Поэтому во время работы, которая проводилась в Крыму в заповедниках Карадагском, “Мыс Мартъян”, заказниках “Новый Свет” и “Канак”, учитывался тип субстрата (мелкозем, щебнистый и каменисто-скальный), экспозиция и крутизна склона. Причем, склоны по крутизне были разделены на три типа: пологий (уклон 0-10 градусов), покатый (уклон 11-20 градусов) и крутой (более 20 градусов). Для выделения склонов по крутизне использовался опыт, описанный в литературе (Фисташка..., 1990).

Также принималось во внимание, что многие кустарники (скупия кожевническая, жасмин кустарниковый, володушка кустарниковая, иглица понтийская, стланик можжевельника красного) формируют сплошные заросли с особым микроклиматом. Под пологом древесных видов (можжевельника высокого, сосны крымской, дуба пушистого), несмотря на редкостойность этих сообществ, также создаются отличные от открытых местообитаний условия – более низкая освещенность, иное увлажнение, большое количество опада, “съезжающее” по склону при значительной его крутизне и не позволяющее закрепиться растениям.

В процессе сбора материала выяснилось, что плотность молодых особей можжевельника высокого была неодинаковой в зависимости от расположения относительно проекций крон материнских деревьев и в пределах проекции кроны на склонах разного типа. Исходя из этого, были выделены 3 области встречаемости молодых растений: проекция кроны, периферия проекции кроны и межкрупное пространство.

Анализ материала показал, что оптимальными условиями для выживания подростка являются пологие и покатые склоны с мелкоземом, так как именно на таких участках наблюдалась максимальная плотность особей прегенеративного периода. Самые неблагоприятные условия для возобновления можжевельника высокого – каменистый субстрат крутых и покатых склонов.

На пологих склонах, покрытых, как правило, мелкоземом, основная часть подростка *Juniperus excelsa* располагалась на периферии проекции крон генеративных деревьев, образуя скопления. В межкрупном пространстве молодые растения размещались крайне неравномерно, как правило, не создавая групп, а под кроной отмечались единичные угнетенные особи. На крутых и покатых

склонах, где скатывание мегастробил было бо́льшим, а площадь, покрытая мелкоземом - меньше, наблюдалось иное распределение: на крутых склонах максимум подроста наблюдался в межкромовом пространстве, а на покатых – количество подроста на периферии проекции кроны материнских особей и между кронами почти не различалось.

Не было обнаружено ни одной молодой особи можжевельника высокого в сплошных зарослях володушки кустарниковой и стланике можжевельника колючего; единичные экземпляры были найдены под грабинником, в зарослях скумпии, жасмина кустарникового и иглицы понтийской даже в оптимальных условиях произрастания можжевельника. Поэтому можно сделать вывод об отрицательном влиянии этих видов на возобновление можжевельника.

Л.Л.Киселва, О.М.Пригоряну

ПАМЯТНИКИ ПРИРОДЫ ОРЛОВСКОЙ ОБЛАСТИ КАК ЯДРА ПЛАНИРУЕМОЙ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ СЕТИ Орловский государственный университет, Россия

В настоящее время в научно-исследовательской лаборатории «Оптимизация динамических процессов биогеоценозов Центральной лесостепи» ведется работа по созданию схемы экологической сети Орловской области. В качестве ядер такой сети выступают ООПТ, в том числе и памятники природы.

На территории области имеется 130 памятников природы, относящихся к 8 основным категориям: лесные, садово-парковые, ботанические, дендрологические, зоологические, гидрологические, ландшафтные, геологические. В потенциально интересные для включения в экосеть Орловской области, нами было выбрано 80 памятников природы, в том числе все лесные (44), ботанические (9), зоологические (5), ландшафтные (1), геолого-ботанические (2), а также: 11 садово-парковых, 5 гидрологических, 2 гидролого-ботанических и 1 дендрологический. Памятники природы, находящиеся на территории г. Орла и районных центров (часть садово-парковых, гидрологических, почти все дендрологические), окруженные со всех сторон застройками, садово-огородными участками и т.п., не имеющие непосредственного контакта с естественной растительностью, в список отобранных 80 памятников природы не вошли.

Зональными типами растительности на территории Орловской области являются широколиственные леса и луговые степи. Поэтому, наиболее интересны в качестве ядер экосети, прежде всего лесные и ботанические памятники природы.

Лесные памятники природы, как правило, занимают наибольшую площадь и представляют собой в большинстве случаев культурные посадки как хвойных, так и широколиственных пород. Ни в одном лесном памятнике природы естественные хвойные леса не представлены. Высокобонитетные насаждения хвойных пород (сосны, ели, реже лиственницы) находятся на территории па-

мятников природы, расположенных в западной части области (Шаблыкинском, Дмитровском и Мценском районах). Культурные насаждения широколиственных пород представлены в основном в юго-восточной половине области. Остатки естественных старовозрастных дубрав имеются на территории всего лишь 6 памятников природы.

Сохранившиеся участки луговых степей области представлены в ботанических и геолого-ботанических памятниках природы. Они имеют огромное значение для сохранения зональных лугово-степных природных комплексов, а также включают в себя более 100 редких и исчезающих видов высших сосудистых растений.

4 ботанических памятника природы представляют особый интерес, так как содержат участки как луговых степей, так и примыкающие к ним дубравные фитоценозы. Такие лесостепные экотоны, характеризующиеся повышенной видовой насыщенностью, можно рассматривать в качестве «хранителей» флористического разнообразия всего лесостепного комплекса, а также видов, сокращающих свой ареал или уже редких.

Анализ характера и расположения памятников природы на территории Орловской области позволил сделать следующие выводы:

1. Основное количество памятников природы отражает примечательные объекты с точки зрения социума, и катастрофически недостаточно памятников природы естественных зональных типов растительных сообществ – лугово-степных и широколиственно-лесных.
2. Четыре района Орловской области (Урицкий, Должанский, Знаменский и Хотынецкий) вообще не имеют памятников природы, потенциально интересных для включения в планируемую экосеть. А такие районы, как Болховский, Сосковский, Троснянский, Верховский, Покровский и Колпнянский имеют незначительное количество (1-2) памятников природы, что не может отразить разнообразие биоты этих районов.
3. Большая часть рассмотренных памятников природы сильно разбросаны между собой, особенно в юго-восточной части области. Лишь небольшая часть лесных памятников природы (в основном, Дмитровского и Мценского районов) входят в состав единых лесных массивов.

И.В.Князева, Е.А.Скочилова, Т.К.Пигулевская
ВЛИЯНИЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ НА МОРФОЭКОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ
ХАРАКТЕРИСТИКИ СЕМЯН *CHELIDONIUM MAJUS* L. И НЕКОТОРЫХ ВИДОВ
РОДА *PLANTAGO*

Марийский государственный университет, Йошкар-Ола, Россия

Для популяционной биологии и экофизиологии большое значение имеет исследование латентного периода в жизни растений. Семя представляет собой

сложную биологическую систему, из которой формируется целый растительный организм, несущий информационную нагрузку о тех условиях среды, откуда были собраны семена.

В литературе есть сведения о тесной корреляции между весом семени и типом местообитания, однако мало сведений о влиянии популяционной плотности (ПП) и света на морфофизиологические показатели семян.

В задачи исследования входило изучить влияние вышеупомянутых факторов на морфологические и физиологические характеристики семян чистотела большого, подорожника большого, включающего два подвида (*Plantago major* L. ssp. *major* и *Plantago major* ssp. *pleiosperma* Pilg.), подорожника среднего и подорожника ланцетолистного. Для исследования использовались семена чистотела большого, собранные из контрастных ценопопуляций (ЦП): «световая», «тенева». Для анализов семян подорожников использовались семена, собранные из искусственных популяций с разной частотой посадки (3, 9 и 20 см), что соответствовало вариантам «густая плотность», «средняя» и «редкая ПП». Семена всех исследованных растений проращивали в чашках Петри на фильтровальной бумаге, смоченной дистиллированной водой. Определяли всхожесть, энергию прорастания семян для всех объектов исследования, а у видов рода *Plantago* измеряли длину и ширину семени микроскопическим методом, определяли массу 1000 семян.

При проращивании семян чистотела большого, взятых из «световой» и «теневого» ЦП, обнаружили, что энергия прорастания семян из «световой» ЦП составляла 85%, а из «теневого» - 26%, всхожесть семян была 92% и 57%, соответственно. Следовательно, для чистотела большого условия формирования семян в «световой» популяции более благоприятны, чем в «теневого».

Результаты анализа семян видов рода *Plantago* показали, что вес семян оказался более других показателей подвержен влиянию ПП. С уменьшением ПП вес семян увеличивался у всех рассматриваемых видов, за исключением *Plantago media* L. Этот же вид не реагировал на ПП и по длине семени. Сравнение веса семян всех видов *Plantago* из природных популяций с таковыми из искусственных популяций выявило статистически значимую разницу между вариантом «низкая частота посадки» и природными популяциями для всех видов подорожника. Следовательно, можно предположить, что все исследуемые виды *Plantago* достаточно хорошо адаптированы к произрастанию в более высокой ПП, а плотность 20x20 см в природе встречается редко.

Исследование влияния последствия ПП на всхожесть и энергию прорастания семян подорожников показали, что с уменьшением ПП эти показатели для семян *P.m.ssp.major*, *P.m.ssp.pleiosperma* и *Plantago lanceolata* L. увеличивались. На всхожесть и энергию прорастания семян *P.media* ПП не оказала никакого влияния. Всхожесть семян *P.media*, *P.lanceolata*, *P.m.ssp.major* и *P.m.ssp.pleiosperma* из природной популяции оказалась ниже по сравнению с

искусственными популяциями на 31-34%, 17-32%, 24-35% и 50-65%, соответственно. Таким образом, выявлена видовая специфика влияния ПП на семена *Plantago*: наиболее стабильными показателями генеративной сферы обладал подорожник средний, а влиянию ПП в большей мере, по сравнению с другими видами, оказался подвержен *P. m. ssp. pleiosperma*.

Итак, общий анализ ряда морфоэкофизиологических характеристик семян чистотела большого и видов рода *Plantago* позволил выявить эффект последствия разных экологических факторов, который для чистотела большого выразился в изменении энергии прорастания и всхожести, а для видов рода *Plantago* еще и в изменении веса и размеров семян. Это может свидетельствовать о видовой специфике эффекта экологических факторов.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 98-04-49294.

И. Н. Коваленко

АНАЛИЗ ФИТОЦЕНОТИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ НИЖНИХ ЯРУСОВ ШИРОКОЛИСТВЕННОГО ЛЕСА МЕТОДОМ СОПРЯЖЕННОСТЕЙ
А. А. УРАНОВА

Сумский государственный аграрный университет, Сумы, Украина

Проведенная по инициативе Б. Уилсона и Э. ван дер Маареля в 1994-1995 годах журналом *Journal of Vegetation Science* дискуссия о механизмах ценогенеза показала, что концепция дифференциации видов растений по экологическим нишам не полностью объясняет реально существующие взаимодействия, имеющие место в растительном покрове. Это возродило интерес исследователей к механизмам взаимоотношений между растениями и их удельному весу в формировании фитоценозов.

Одним из наиболее эффективных методов изучения взаимодействия видов растений является предложенный А. А. Урановым (1935, 1955) метод сопряженностей. Метод состоит в учете закономерных изменений обилия подчиненного вида по мере нарастания обилия действующего вида. В сочетании с современными компьютерными методами аппроксимации кривых сопряженности аналитическими уравнениями метод А. А. Уранова оказывается мощным инструментом анализа ценогенеза.

В 1997-1999 годах этот метод в стандартной форме был использован для изучения характера взаимоотношений между видами растений живого напочвенного покрова в широколиственном лесу (Украина, Сумская область), доминантами которого выступали *Acer platanoides* L., *Tilia cordata* Mill., *Ulmus glabra* Huds., *Fraxinus excelsior* L., *Quercus robur* L. В травяном ярусе преобладали *Aegopodium podagraria* L., *Asarum europaeum* L., *Stellaria holostea* L., *Carex pilosa* Scop., *Galium odoratum* (L.) Scop., *Polygonatum multiflorum* (L.) All., *Glechoma hede-racea* L., *Urtica dioica* L. (всего 41 вид сосудистых расте-

ний). В этом сообществе было заложено 900 пробных площадей, на основании которых выявлена статистически достоверная сопряженность между 11 видами, наиболее распространенными в напочвенном покрове и имеющим встречаемость выше 40%. Построено 110 кривых сопряженности с детальным анализом взаимоотношений 55 пар кривых. Для построения кривых сопряженностей был использован пакет TableCurve 2D версии 2.03 фирмы Jandel Scientific.

Установлено, что двузначная сопряженность характерна для 32,7% пар взаимодействующих видов растений, отрицательная - для 32,7%, положительная - для 27,3% и безразличная - для 7,3%. Случаев сложной сопряженности не выявлено. Полученный материал свидетельствует, что для 92% видов растений напочвенного покрова характерно наличие активных ценотических взаимодействий. Преобладают отношения конкурентного типа, которые начинаются или с обилия действующего вида в 1-2% или (в случае двузначной сопряженности) в зависимости от вида с обилия в 5-45%. Гипотеза В.И.Василевича (1983) об отсутствии в многовидовых сообществах пар "видов-дуэлянтов" подтверждения не получила. В число наиболее активных конкурентов входили как виды с высоким обилием (*Aegopodium podagraria*, *Asarum europaeum*), так и виды с низким обилием (*Carex pilosa*, *Galium odoratum*). Между встречаемостью и обилием видов с одной стороны и мощностью их как конкурентов с другой стороны не было прямого соответствия.

На основе использования для построения кривых сопряженности суммарного проективного покрытия в качестве "действующего вида" установлено, что значения коэффициента "b", который А.А.Уранов рассматривал как выражение направления и мощности взаимодействия видов, лежали в амплитуде от +0,250 до -0,049, составляя в среднем +0,086. Для большинства неморальных видов трав общий фон диффузной конкуренции был благоприятным, а для многих близким к нейтральному. В целом, травяной покров лесного сообщества складывался из активно взаимодействующих видов растений, а характер взаимодействия определялся видовой принадлежностью растений и особенностями их популяций.

А.С.Комаров

КОНЦЕПЦИЯ ДИСКРЕТНОГО ОПИСАНИЯ ОНТОГЕНЕЗА РАСТЕНИЙ И МАТЕМАТИЧЕСКИЕ МОДЕЛИ ДИНАМИКИ ПОПУЛЯЦИЙ

Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения, Пушкино, Россия

В последние двадцать лет произошла смена парадигмы математического моделирования в экологии. Математические модели, использующие строгую технику математического анализа, дифференциальных уравнений и других математических методов анализа непрерывных функций, в большой степени за-

менились имитационными моделями, интенсивно использующими вычислительную технику. Программирование, оперируя дискретными величинами, в ряде случаев позволило перейти от непрерывного к дискретному описанию моделируемых объектов.

Все биологические объекты дискретны. Применение описания, например, численности популяций непрерывными функциями требует ряда упрощающих предположений, касающихся в первую очередь биологического содержания. Аналитические методы анализа дискретных переменных, как правило, сложны и все равно требуют упрощающих предположений. В то же время развитие вычислительной техники в настоящее время дает возможность проследить рост в зависимости от условий внешней среды и пространственного локального взаимодействия друг с другом каждого из 10 000 и более деревьев, составляющих древостой в модельной популяции. Причем моделирование 200-летней динамики системы “древостой - почва” занимает всего десятки минут.

Такие вычислительные возможности позволили поставить принципиально новые задачи в моделировании популяций и сообществ растений: 1) создание индивидуально-ориентированных моделей древостоев, в которых достаточно простое описание правил роста и отмирания отдельных деревьев позволяет проанализировать динамику численности, возрастного состава, продукционных характеристик и круговорота элементов многовидовых разновозрастных древостоев; 2) разработка индивидуально-ориентированных пространственных моделей популяций растений с вегетативным разрастанием, использующих такие понятия дискретной математики, как клеточные автоматы и порождающие грамматики.

Необходимо отметить, что переход к дискретному имитационному моделированию резко увеличил ценность данных, полученных в популяционной биологии растений с использованием концепции дискретного описания онтогенеза растений. В рамках дискретного моделирования возрастные состояния растений могут быть представлены как состояния конечных автоматов, данные по поливариантности онтогенеза могут быть основой для матриц перехода автомата из состояния в состояние и т.д. Это возможно как для древесных, так и для травянистых растений. Объединение понятий и экспериментальных данных, существующих в популяционной биологии растений с современными методами имитационного моделирования должны привести к возникновению новых теоретических концепций и новому объяснению ряда известных экспериментальных фактов.

В докладе приводятся примеры простых имитационных моделей с демонстрацией роли случайных уничтожающих воздействий и поливариантности онтогенеза в устойчивости ценопопуляций травянистых растений, роли фитогенного поля (по А.А.Уранову) в межвидовых взаимоотношениях, эффектов влияния различной геометрии вегетативного разрастания травянистых расте-

ний на динамику возрастной, пространственной и генетической структур ценопопуляций при разных внешних условиях.

А.Б. Конобеева, Н.П. Романова

БИОЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ *VACCINIUM MYRTILLUS* L. В ТАМБОВСКОЙ ОБЛАСТИ.

Мичуринский государственный педагогический институт, Мичуринск, Россия.

Ежегодное сокращение дикорастущих зарослей ягодников в связи с антропогенным влиянием на растительный покров диктует необходимость обратить внимание на охрану их генофонда. Выявление и учет исчезающих растительных объектов является важной задачей для ботаников. Одним из таких объектов в Мичуринском районе является - черника обыкновенная (*Vaccinium myrtillus* L.) Сведения о биологических особенностях в условиях Тамбовской области которой в литературе отсутствуют.

Исследования проводили в 1997-1999гг. в Хоботовском лесничестве Мичуринского района Тамбовской области.

Род *Vaccinium* - древний по происхождению (палеотропический). Его ископаемые остатки найдены в третичных отложениях (Ниденцу, 1890; Braun-Blanquet, 1926). Черника обыкновенная как вид распространена по всей лесной зоне России (в ельниках - зеленомошниках, борах - черничниках, чернично - сфагновых березняках, черничных сосняках еловопихтовых лесах, хвойно - лиственных лесах, влажных черничных ельниках), в моховых, лишайниковых и горных тундрах (Шретер, 1904; Сильвен, 1906; Варминг, 1912; Кирхнер, 1925; Синская и Щепкова, 1928; Розанова, 1934; Серебряков, 1955 и др.). Учитывая ценность черники как пищевого и лекарственного растения (богатый биохимический состав) и слабую изученность особенностей ее роста и развития, мы провели некоторые исследования биологии этого вида. Почва в лесничестве - песчаная, иногда с участками грубого гумуса из полуразло-жившихся растительных остатков. Куртины черники слагают здесь второй ярус лесного сообщества. Они перемежаются с *Calluna vulgaris* (L.) Hull, *Vaccinium vitis idaea* L., *Pyrola rotundifolia* L., *Maianthemum bifolium* (L.) F.W.Schmidt), *Melica nutans* L., *Anthoxanthum odoratum* L., *Triantalis europea* L., *Polytrichum commune*. Местообитание преимущественно низинах, заболоченных оврагах, где достаточно долго сохраняются дождевые и близкие к поверхности грунтовые воды. Здесь черника является содоминантом брусники.

Кустики черники обладают полустелющейся формой с многочисленными ветвями. Глубина залегания корней небольшая - 6 - 10 см. Черника обыкновенная - полиморфный вид (Синская, Щенкова, 1928).

Форма листьев незначительно варьирует: округлая, овальная, эллиптическая. На одном растении она в основном однородная. Венчик колокольчатой формы, иногда шаровидной, белой и светло - розовой окраски. Количество

цветков в кисти 1-2 , на одном растении 2-21. Окраска ягод черная , хорошо выражен восковой налет. Размеры ягод варьируют в пределах 0,5- 1,3 см длины. Форма также различна - округлая , округло - грушевидная, широко - овальная, приплюснутая. В литературе указывается (Regel, 1916) на наличие белоплодной формы (*V. myrtillus* var. *leucosagrum* Dum.), но нами она в районе исследований не найдена. Семенная продуктивность низкая - 2-36 шт на одно растение , а семенное возобновление подавлено ввиду слабого виталитета семян в условиях данного фитоценоза, что не обеспечивает полную устойчивость вида в сообществе. Самоподдержание популяции осуществляется в основном за счет вегетативного размножения. Вегетационный период длится с конца марта до октября (178-184 дня).

Район исследований характеризуется разнообразием погодных условий и не является оптимальным для роста и развития черники (периодическое повторение засушливого периода , неравномерное выпадение осадков в течении вегетации 1997 / 1999 гг., недостаток света). Интенсивный сбор ягод населением, вытаптывание растений влекут за собой существенное снижение жизненного уровня и плотности популяции, а значит и уровня продуктивности вида. В качестве мер по сохранению генофонда черники необходим контроль за сбором сырья, а также ее интродукция в приусадебные хозяйства для пополнения сортифта ягодных культур ценным лечебным растением.

В.Н.Косицын

ИЗМЕНЕНИЕ ПРОДУКТИВНОСТИ *VACCINIUM VITIS-IDAEA* L. ПРИ СМЕНАХ ВОЗРАСТНЫХ СОСТОЯНИЙ СОСНОВОГО ДРЕВОСТОЯ

Федеральная служба лесного хозяйства России, Москва, Россия

Большое научное и практическое значение при изучении структурно-функциональных закономерностей развития лесных экосистем имеет исследование особенностей и тенденций динамики продукционного процесса отдельных их компонентов. В пределах лесного фитоценоза (типа леса) наиболее значительные изменения биологической продуктивности видов наблюдаются при прохождении древостоем последовательных возрастных стадий развития. Брусника обыкновенная (*Vaccinium vitis-idaea* L.) – ксеро-мезофильный, олиготрофный, светолобивый кустарничек, часто выступающий доминантом и содоминантом травяно-кустарничкового яруса таежных фитоценозов. Брусника является хозяйственно-ценным растением: ее плоды и облиственные побеги служат источником ценного лекарственного и пищевого сырья. Исследование динамики биологической продуктивности брусники проводили в древостоях сосняка брусничного разного возраста в подзоне южной тайги на территории Чагодощенского лесхоза Вологодской области. В качестве показателя биологической продуктивности вида была выбрана величина его сырьевой фитомассы.

На свежих вырубках на месте сосняка брусничного брусника быстро адаптировалась к условиям интенсивной освещенности. Здесь было отмечено увеличение годичного линейного прироста ее парциальных побегов, побеги интенсивно ветвились, наблюдалось также увеличение числа генеративных органов брусники. Из-за высокой степени минерализации почвы после лесозаготовительных и лесовосстановительных работ на 3-8 летних вырубках с посадками культур сосны сырьевая масса облиственных побегов брусники (М) все еще в 1.6 раза была меньше, чем в древостоях возрастом 80-100 лет (до рубки), и составляла в среднем 848 кг/га в сыром виде. В то же время урожайность ягод брусники (У) на подобных вырубках практически не отличалась от таковой до рубки древостоя (в среднем 195 кг/га).

По мере роста сосновых культур происходит усиление средообразующей роли древостоя, что, в свою очередь, определяет массовое побегообразование у брусники и она становится основным доминантом травяно-кустарничкового яруса. Максимальные значения М и У отмечались в 15-18-летних культурах сосны при относительной освещенности травяно-кустарничкового яруса 70-80% – соответственно 1537 и 370 кг/га.

Примерно к 25-30 годам происходит смыкание верхнего полога сосновых культур, что вызывает резкое снижение относительной освещенности напочвенного покрова, усиление конкуренции видов за влагу и питательные вещества. Сильное затенение нижних ярусов растительного покрова при сомкнутости древесного полога 0.8-1.0 наблюдается в древостоях сосняка брусничного до возраста 60 лет. Подобное изменение микроклиматических условий неблагоприятным образом сказывается на вегетативном и особенно генеративном развитии брусники; в течение этого периода М равнялась 1026, а У – только 25 кг/га.

В насаждениях старше 60 лет по мере постепенного самоизреживания древостоя и очищения деревьев от нижних ветвей сомкнутость полога снижается до 0.6-0.8, степень пропускания кронами деревьев фотосинтетически активной радиации возрастает и формируется структура травяно-кустарничкового яруса, характерная для сосняка брусничного. В данных условиях величины М и У увеличивались.

Таким образом, установлено, что динамика продуктивности брусники при сменах возрастных состояний соснового древостоя определяется, в основном, световым режимом. Автором созданы математические модели изменения М и У в процессе роста и развития древостоя сосняка брусничного, на основе которых могут быть разработаны специальные мероприятия по повышению продуктивности брусники в таежных фитоценозах.

Е.В.Кочерина

ЧИСЛЕННОСТЬ И ВОЗРАСТНОЙ СОСТАВ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ ЛИСОХВОСТА ЛУГОВОГО (*ALOPECURUS PRATENSIS L.*)
НА ЛУГАХ АРХАНГЕЛЬСКОЙ ОБЛАСТИ

Поморский государственный университет, Архангельск, Россия

Лисохвост луговой - широко распространенный бореальный вид, встречающийся во флоре Архангельской области. Это ценное сенокосное и пастбищное кормовое растение, уже давно введенное в состав травосмесей для сеяных лугов. В травосмесях лисохвост луговой рекомендуется использовать с такими растениями, как ежа сборная, тимофеевка луговая, клевер красный и розовый. Сеяные луга с таким набором растений дают ранний зеленый корм и их можно использовать для повторного укоса.

Изучение численности и возрастного состава ценопопуляций лисохвоста лугового проводилось в летние месяцы 1990 - 1999гг. на пойменных и суходольных лугах с различной степенью антропогенного пресса. Материал собран в Приморском, Холмогорском и Пинежском районах Архангельской области. Для выделения особей разных возрастных состояний использовали критерии, опубликованные в "Диагнозах и ключах возрастных состояний" (ч.1, 1980). Численность и возрастной состав ценопопуляций лисохвоста лугового исследовали согласно общепринятым методикам.

Изучение условий местообитания лисохвоста лугового на лугах Архангельской обл. с помощью шкал Раменского показало, что данный вид является гигромезофитом и предпочитает влажные, хорошо аэрируемые и относительно плодородные почвы. Обычно растет в прирусловой и центральной частях речных пойм среднего и низкого уровня. На суходольных лугах входит в состав верхнего яруса в крупнотравяных и злакоразнотравных ассоциациях.

При анализе ценопопуляций данного вида в качестве элементарной счетной единицы использовали особь как морфологически и физиологически целостное образование, единицу онтогенетического развития. Общая продолжительность онтогенеза лисохвоста лугового на лугах разных типов в пределах района исследований составляет 14-17 лет. На пойменных и суходольных лугах особи лисохвоста лугового представлены двумя жизненными формами: рыхлокустовая и корневищно-рыхлокустовая. 95% исследованных особей имеет рыхлокустовое строение. Доля особей корневищно-рыхлокустовой жизненной формы незначительна.

Анализ возрастных спектров показал, что все исследованные ценопопуляции лисохвоста лугового относятся к нормальному типу. Однако, численность и возрастной состав их на пойменных и суходольных лугах различны и зависят от антропогенной нагрузки. На пойменных лугах, подвергающихся сенокосу, возрастной спектр ценопопуляций левосторонний с преобладанием в нем осо-

бей прегенеративного периода (40% от общей численности особей). Доля особей генеративного периода на таких лугах составляет 22%. На пойменных лугах, используемых как пастбище, в возрастном спектре доминируют особи генеративного периода (60% от общей численности). Уменьшение числа особей прегенеративного периода на таких лугах, вероятнее всего, связано с фактором вытаптывания. На суходольных лугах с различной степенью антропогенной нагрузки особи прегенеративного и генеративного периодов представлены более равномерно. На сенокосных и пастбищных лугах этого типа в возрастном спектре ценопопуляций лисохвоста лугового в наименьшей степени представлены особи ювенильного и иммаатурного возрастных состояний, что также можно объяснить влиянием вытаптывания.

И.Г.Криницын

ОНТОГЕНЕЗ И СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ ПАПОРОТНИКОВ РОДА *BOTRYCHIUM* SW

Костромской государственной университет им. Н.А.Некрасова, Кострома, Россия.

Исследуемые виды рода *Botrychium* Sw.: *B. lunaria* (L.) Sw., *B. multifidum* (S.G.Gmel.) Rupr., *B. matricariifolium* A.Br. ex Koch. являются редкими на всей территории европейской части России, а *B. matricariifolium* впервые отмечен нами для флоры Костромской области. Жизненная форма изучаемых растений по классификации Н.И.Шориной(1996) - моноцентрические вегетативно-неподвижные папоротники. В исследованиях использовались подходы Л.А.Жуковой(1995) и Н.И. Шориной(1985, 1992, 1996). Задачей исследования является выявление особенностей хода онтогенеза, численности, онтогенетического состава и пространственной структуры популяций.

Популяции всех трех видов обитают на суходольных лугах с обедненными, слабокислыми почвами. Анализ геоботанических описаний показал достаточно бедный флористический состав сообществ (20-40 видов), доминантами в которых являются *Festuca ovina* L., *Antennaria dioica* (L.) Gaertn., *Hieracium pilosella* L. и *Deschampsia cespitosa* (L.) Beauv. Популяции этих доминантных видов являются нормальными зрелыми. Все исследованные популяции обитают на лугах, сформированных под воздействием антропогенного фактора на местах хвойношироколиственных лесов. Часть луговых сообществ в результате снизившейся рекреационной нагрузки переходят в редколесье (*Pinus sylvestris* L., *Betula pendula* Roth).

В онтогенезе спорофита выделено 11 онтогенетических состояний и выявлена его поливариантность. Морфологическая поливариантность проявляется по следующим модусам преобразований: разрастание элементов метамера (изменение формы и края пера трофофора, формирование спорангиев на перьях трофофора, преобразование нижних перьев трофофора в спорофоры), измене-

ние числа элементов метамера (формирование 2-х спорофоров на одной вайе), увеличение числа элементов (формирование полицентрических особей). Во временной поливариантности выявлены следующие классы: нормальное развитие, растения в состоянии вторичного покоя, пропуск до 3-х онтогенетических состояний и временное прекращение спороношения. Наибольшее количество проявлений различных форм поливариантности зафиксировано во время засухи 1999 г. .

Изученные популяции *B. multifidum* (S.G.Gmel.) Rupr. и *B. lunaria* (L.) Sw. являются полночленными, с правосторонним онтогенетическим спектром с максимумом на молодых и средневозрастных спороносящих растениях. Такой тип спектра обусловлен слабой интенсивностью спорового возобновления, отсутствием вегетативного размножения, продолжительным (более 50 лет) репродуктивным периодом, прохождением ранних стадий онтогенеза спорофита под землей и высокой уязвимостью молодых особей. Мониторинг показал сравнительно стабильную численность, биомассу и онтогенетический спектр популяций, которые подвержены флюктуационным изменениям, и находятся в состоянии динамического равновесия. При благоприятных условиях такие популяции способны длительно существовать, устойчиво сохраняя за собой место в сообществе и выступая в роли ассектаторов. Популяция *B. matricariifolium* была представлена исключительно особями репродуктивного периода в количестве 19 спорофитов на площади 100 м² . Популяционные скопления исследуемых видов достигают 40 особей, при плотности 7 особей/0.25м² . Пространственное размещение и структура скоплений зависит от нарушений микрорельефа и размещения старых особей.

И.Л.Крылова

ВЛИЯНИЕ АНТРОПОГЕННЫХ ФАКТОРОВ НА ЦЕНОПОПУЛЯЦИИ ЛЕКАРСТВЕННЫХ РАСТЕНИЙ

Москва, Россия

Среди деструктивных факторов (техногенные выбросы, вытаптывание, интенсивный выпас и т.п.) влияющих на ценопопуляции растений, для лекарственных наиболее существенно отчуждение надземной фитомассы при заготовках.

Мы изучали влияние этого фактора в прямом эксперименте на ценопопуляциях *Ledum palustre* L., *Vaccinium vitis-idaea* L., *Menyanthes trifoliata* L., *Convallaria majalis* L., *Adonis vernalis* L. Наблюдения по каждому виду велись в течение 4-5 лет в двух – пяти местообитаниях. Одновременно на контрольных площадках отмечали флюктуационную изменчивость этих ценопопуляций по всем показателям, кроме фитомассы. Варианты опыта предусматривали ежегодное отчуждение побегов и с перерывами в 1-3 года.

Ежегодная эксплуатация в течение трех лет привела к резкой деградации популяций. У брусники и вахты фитомасса уменьшилась в 3 раза, у ландыша и горицвета – в 4 раза, причем у двух последних видов резко изменился состав популяций. У ландыша генеративных побегов стало в 10 раз меньше, а побегов с одним листом – в 3,5 раза больше; популяции стали схожи с теми, что произрастают в пессимальных эколого-фитоценологических условиях. У горицвета не изменилась общая численность, но лишь 9% популяции было представлено крупными экземплярами – более чем с тремя побегами (в начале опыта - 47%).

Дисперсионный анализ показал, что режим эксплуатации сильнее всего влияет на проективное покрытие ($\eta^2 = 0,32 - 0,49$ у багульника; $0,21 - 0,61$ у ландыша; $0,19$ у вахты и $0,10$ у горицвета). Влияние на величину фитомассы несколько меньше ($\eta^2 = 0,22$ у вахты; $0,16 - 0,38$ у ландыша; $0,14 - 0,17$ у багульника; $0,07 - 0,15$ у горицвета). Сильно и достоверно эксплуатация снижает высоту экземпляров ($\eta^2 = 0,09 - 0,19$ ландыш; $0,14 - 0,41$ горицвет), а численность достоверно понижается лишь у ландыша в худших условиях существования (сосново-березовый лес). Через год «отдыха» вахта на мезотрофном болоте восстановила свою фитомассу полностью. У других видов процесс регенерации шел гораздо медленнее. У багульника на приросте предыдущих лет спящие почки образуют замещающие побеги, но даже через два года перерыва эксплуатации их фитомасса составляла 40-55% исходной, причем генеративных побегов было только 4% (в начале опыта 19-27%). У брусники в большинстве местообитаний фитомасса за два года восстановилась на 50-60% и только в сосняке бруснично-зеленомошном – полностью. Ландыш лишь в лучших эколого-ценотических условиях (в дубняке ландышевом) за два года восстановил величину фитомассы, но не структуру популяции. В других сообществах фитомасса ландыша через два года составляла лишь 35-54% первоначальной, а число репродуктивных побегов снизилось с 24 до 8%. Горицвет на степи со слабым выпасом за этот же период восстановил все показатели, а на периодически скашиваемой степи его фитомасса составляла половину исходной, причем процент слабых экземпляров увеличился в 1,5 раза.

Все перечисленные виды – за исключением вахты, обладающей самой высокой регенерационной способностью, – ни скотом, ни дикими копытными не поедаются. Следовательно, в процессе эволюции они не приспособились к частому отчуждению побегов, и регенерационная способность у них низкая. В то же время не только для горицвета, но и для таких не переносящих вытеснение видов, как ландыш, щитовник мужской (*Dryopteris filix-mas* (L.) Schott) и кровохлебка лекарственная (*Sanguisorba officinalis* L.) зачастую благоприятно не полное отсутствие выпаса, а очень слабый (3-4 ступ. шкалы Раменского). При этом почва обогащается, а часть конкурентов устраняется.

Таким образом, в благоприятных условиях, близких к биоценологическому оптимуму, восстановление ценопопуляции идет быстрее. При этом раньше все-

го восстанавливается численность, затем проективное покрытие и надземная фитомасса, позже всего – первоначальная степень развития экземпляров и процент генеративных особей.

М.В. Крюкова

ЗАКОНОМЕРНОСТИ РАЗМЕЩЕНИЯ ВОДНО-ПРИБРЕЖНОЙ ФЛОРЫ НА СРЕДНЕАМУРСКОЙ НИЗМЕННОСТИ

Институт водных и экологических проблем ДВО РАН, Хабаровск, Россия

В бассейне р. Амур особым флористическим разнообразием выделяются водоемы Среднеамурской низменности. Они расположены на стыке двух крупнейших рубежей – Циркумбореальной и Восточноазиатской областей Голарктического царства. Гидрофильная флора Среднеамурской низменности, географически занимающая промежуточное положение, генетически наиболее тесно связана с флорами юго-восточной Азии. Своеобразие флоры водоемов этой территории заключается в повышенном богатстве и разнообразии реликтовых таксонов, находящихся здесь на северо-восточном пределе распространения. Существованию их на этой территории способствует благоприятный комплекс природно-климатических условий в ее южной части, а также р. Амур и ее крупные притоки – Уссури, Сунгари, служащие своеобразными каналами для миграции видов. Современные доминантные виды растений водоемов, связанные в своем распространении с бореальной областью, имеют широкое распространение в Евразии и на других субконтинентах. Большинство из них своим существованием обязаны похолоданию климата в ледниковые периоды. Современные условия благоприятствуют этим видам, и они прочно удерживают свои позиции. К ним относятся такие виды, как *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., *Potamogeton pusillus* L., *Hydrilla verticillata* (L. fil.) Royle.

Результаты систематического, географического, эколого-ценотического анализов флоры водоемов показали ее неоднородность в пределах низменности. В ее структуре, наряду с явлением континуума, свойственного флорам водоемов, как наиболее консервативным, приуроченным к сходным условиям местообитания, наблюдаются черты дискретности. Это связано с различиями природно-климатических условий в ее пределах. Озера южной части Среднеамурской низменности – в бассейнах р. Уссури и его притоков, – представлены небольшими, защищенными от ветров и волнений старицами, хорошо прогреваемыми летом. Растительный покров этих озер богат уникальными реликтовыми видами, такими как *Euryale ferox* Salisb., *Nuphar japonica* DC., *Caldesia reniformis* (D. Don) Makino, *Eriocaulon komarovii* Tzvel., *Rhynchospora faberi* Clarke, *Trapa incisa* Siebold et Zucc., которые к северу, с ухудшением природно-климатических условий, выпадают из состава водно-прибрежной флоры. Небольшие по площади локусы реликтовых видов – *Nelumbo komarovii* Grossh.,

Aldrovanda vesiculosa L., *Potamogeton malainus* Miq., *Sparganium stenophyllum* Maxim. ex Meinsh., *Carex capricornis* Meinsh. ex Maxim., *Eriocaulon decemflorum* Maxim. - отмечены в поймах рек Тунгуска, Биджан, Бира, *Trapella sinensis* Oliv., *Brasenia schreberi* J.F.Gmel., *Monochoria korsakowii* Regel et Maack., *Ceratophyllum ozyetorum* Kom., *Triadenum japonicum* (Blume) Makino – в бассейне оз. Болонь. Они являются самыми северными пунктами обитания термофильных юго-восточноазиатских видов. Суровые природно-климатические условия, а также близость очагов многолетней мерзлоты на севере исследуемой территории, препятствуют широкому расселению этих видов на Нижний Амур. В последнее время, в связи с активным хозяйственным освоением поймы Амура и его притоков, редкие реликтовые виды водоемов Среднеамурской низменности находятся в критическом состоянии.

До сих пор на территории Среднего Амура не создано ни одного заповедника, специализированного на охране редких видов флоры водоемов. Существующие охраняемые природные территории не образуют единый экологический каркас, который бы способствовал поддержанию экологического равновесия водоемов и водотоков средней части бассейна р. Амур. В связи с этим рекомендована схема природоохранного комплекса Среднеамурской низменности, ядром которой должны стать уникальные реликтовые водные сообщества южной части бассейна среднего течения р. Амур. В нем четко выделяются Уссурийский, Кур-Урмийский, Биро-Биджанский и Болоньский участки.

Л.А.Кузнецов, О.Д.Дьякова

НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИОННОЙ БИОЛОГИИ *DROSELA ROTUNDIFOLIA* L.

Ленинградский областной институт развития образования, Санкт-Петербург, Россия.

Предметом нашего исследования послужили популяции росянки из различных мест Ленинградской области и Кандалякшского Госзаповедника (Белое море). В центре внимания был возрастной состав популяций, для чего изучен онтогенез росянки, описаны девять возрастных состояний растения.

Описанные популяции по возрастному составу можно уверенно отнести к типу нормальных со значительным участием генеративных особей, хотя в некоторых из них по численности преобладают виргинильные особи. Изученные популяции можно выстроить в гипотетический ряд (по преобладанию той или иной возрастной группы): jv - v - vg - g. Он отражает и изменение условий увлажнения от избыточного до среднего и умеренного. Наиболее стабильны популяции в условиях устойчивого увлажнения на болот-цах переходного типа - в сосняках пушицево-зеленомошном и пушицево-сфагновом. Незначительно флуктуирует возрастной состав (vg) в сосняках багульниково-зеленомошных, расположенных близ озера, в березняке осоково-сфагновом и ивняке осоково-

сфагновом, расположенных на псбережье о. Ряжков и постоянно увлажняемых морской водой. Наиболее часто уклоняются в сторону омоложения популяции в местообитаниях с колеблющимся увлажнением. Это ерничник пушицево-сфагновый, сосняк воронично-сфагновый (верховые болота), ивняк осоково-сфагновый на заболачивающейся просеке. В засушливое лето в этих популяциях засыхают проростки, и погибают ювенильные и имматурные, а частично и виргинильные растения. В особо засушливые годы спирально завитые цветонсы росянки засыхают полностью или частично так и не развернувшись.

В то же время росянка весьма устойчива к низким зимним температурам, переноса вмерзание в лед. В середине сентября у нее образуется зимующая розетка неразвернувшихся листьев, прикрывающая крупную центральную почку. В начале мая первые листья начинают разворачиваться и в середине июня генеративные особи зацветают. Ювенильные и имматурные особи показываются надо мхом на полторы - две недели позже. Цветение продолжается 5 - 7 дней, в течение лета отмечается повторное цветение. В конце августа - начале сентября семена созревают и высыпаются из коробочек. В плоде насчитывается 80 - 85 семян. Существует мнение, что у росянки основной способ распространения семян анемохория, обеспечивающий дальний перенос семян. Наши наблюдения показали, что росянке более свойственна автохория, и распространение семян происходит в пределах 30 - 35 см от материнского растения. На площадке с таким радиусом встречаются в среднем 20 - 25 особей разного возраста. (Плотность изученных нами популяций колебались от 100 до 800 особей на м².) В целом распределение особей по площади носит случайный характер. Проростки часто обнаруживаются рядом с материнским растением, нередко в пазухах черешков листа. Указание на вегетативное размножение росянки ошибочно. В обширной литературе, посвященной насекомоядности росянки, основное внимание обращается на последний феномен. Справедливо утверждается (Дарвин, 1875; Березина Н. А. и др., 1983), что питание животной пищей есть приспособление к исключительно бедному субстрату. Растение извлекает из своих жертв прежде всего минеральные соли, в первую очередь балансируя азотное питание. Наиболее активно хищничают взрослые генеративные особи. По нашим наблюдениям у них на два листа можно обнаружить одно насекомое, у более молодых особей с мелкими листьями соотношение изменяется - 3:1. Это позволяет предположить, что проростки, ювенильные растения, не имеющие способности ловить насекомых, должны испытывать еще большие трудности с минеральным питанием. Однако, можно полагать, это компенсируется другой биологической особенностью росянки: на всех проростках была обнаружена микориза, что опровергает мнение В. Д. Александровой (1955). Гифы гриба оплетают семя и корешки проростка, внедряются в ткань стебля. Эндотрофная микориза возникает с зигомизетами.

Именно столь широкие возможности компенсировать недостаток минеральных солей в субстрате позволяют считать этот фактор несущественным для состава популяций. В условиях, связанных с приморскими фитоценозами на Белом море и получающими минеральное питание, встречаются как стабильные, так и неустойчивые популяции. Это же можно сказать и о бедных местообитаниях в Ленинградской области.

Проведенные исследования позволили установить некоторые особенности популяционной биологии росянки и их экологическую обусловленность.

М.В.Куликова

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ВИДОВ *AGRIMONIA EUPATORIA*, *A. PILOSA* И *A. PROCERA* ПРИ ИНТРОДУКЦИИ.

Главный Ботанический сад РАН, Москва, Россия

Agrimonia eupatoria L., *A. pilosa* Ledeb. и *A. procera* Wallr.- многолетние травянистые растения сем. Rosaceae, произрастающие диффузно в Московской области. *A. eupatoria* применяется в народной медицине. Последние фармакогностические исследования показали, что данный вид может применяться для регуляции функции печени, улучшения пищеварения, обладает желчегонным, вяжущим, кровоостанавливающим, мочегонным, противовоспалительным и противоопухолевым действием.

Мы провели сравнительный анализ 3 близких видов рода *Agrimonia* в условиях культуры. Экспериментальная работа проводилась на опытном участке ГосБиомузея им. К.А.Тимирязева (г. Москва) в 1997-2000 г.г. В качестве исходного материала были взяты плоды указанных видов с растений, культивируемых в течение ряда лет в ГБС РАН и ВИЛР.

Корневище у экземпляров *A. eupatoria* короткое 1-1.5 см, толстое - до 7-8 см шириной, хорошо развита система придаточных корней. У растений вида *A. pilosa* корневище горизонтальное, тонкое - 1-2 см длиной, до 6 см шириной, придаточные корни нитевидные длиной 20-25см; у *A. procera* - 1.5 x 5 см, придаточные корни толстые, шнуровидные, длиной 35-40 см.

Число цветonoсных побегов у молодых генеративных экземпляров различно у изучаемых видов: *A. eupatoria* - 1-2 на II году вегетации (4-6 на III году вегетации); *A. pilosa* - 1-4 (7-12); *A. procera* - чаще всего 1 (3-5).

Высота генеративных побегов у *A. eupatoria* 70-100 см, у *A. pilosa* - 80-110 см, в отличие от 110-150 см у *A. procera*. При этом длина главного соцветия составляет соответственно 1/4 часть от высоты всего олистивного побега у *A. eupatoria* и *pilosa*, 1/3 часть у *A. procera*.

У растений *A. pilosa* наблюдается обильное образование побегов обогащения на соцветии: 4-10 паракладиев I порядка и 1-4 паракладии II порядка на каждом паракладии I порядка. У растений *A. eupatoria* и *procera* ветвление не

столь обильно: 1-6 паракладиев I порядка, паракладии II порядка обнаружены в единичных случаях. У *A. eupatoria* стебель опушен длинными и короткими простыми волосками; у двух других видов опушение стебля только длинными волосками. У *A. eupatoria* наблюдается войлочное опушение абаксиальной стороны листа 2 типами волосков: длинными и короткими, что придает листу сизоватый оттенок. У *A. procera* листья темно-зеленые, опушены редкими длинными волосками и короткими извилистыми. У *A. pilosa* опушение листьев только длинными волосками по краю листочков и по жилкам. Осенью листья этого вида кроваво-красные.

Плод растений рода *Agrimonia* - двурешек. Плоды *A. eupatoria* длиной 5.0 мм, ширина - 4.0 мм. Вес 1000 шт. плодов - 18.10 г. Гипантий колокольчатый, с глубокими бороздками, доходящими до основания, верхняя поверхность плодов плоская. Наружные шипики горизонтально оттопыренные. Плоды *A. procera* длиной 5.9 мм, ширина - 4.9 мм. Вес 1000 шт. плодов - 19.40 г. Гипантий сильно расширенный под основанием шипиков, сверху выпуклый. Наружные шипики плодов отогнуты назад, борозды доходят до середины плода. Плоды растений *A. pilosa* меньше по размерам: длина - 4.7 мм, ширина - 3.0 мм. Вес 1000 шт. плодов - 16.83 г. Гипантий обратноконический, несколько расширенный под основанием шипиков, борозды глубокие, доходят до основания плода. Шипики сходятся в виде конуса. Плоды сверху плоские. Среднее количество плодов на главном соцветии у молодых экземпляров *A. eupatoria* - 35, у *A. pilosa* - 38, у *A. procera* - 45.

Рассмотренные нами виды при многолетней интродукции сохраняют природный ритм развития. При одновременном весеннем отрастании отмечаются различия в сроках начала генеративных фенофаз. Так у *A. pilosa* генеративные фазы развития начинаются на 10-12 дней раньше, чем у *A. eupatoria*, и на 15-20 дней, чем у *A. procera*. Кроме этого, у репешков обыкновенного и пахучего после плодоношения наблюдается период вегетации без ростовых процессов, что не характерно для репешка волосистого, у которого первые признаки отмирания отмечаются сразу после созревания плодов.

Г.А.Купатадзе

К ПРОБЛЕМЕ ВЫЯВЛЕНИЯ ТАКСОНОМИЧЕСКИ ЗНАЧИМЫХ ПРИЗНАКОВ У АПОМИКТНЫХ РАСТЕНИЙ

Московский педагогический государственный университет, Москва, Россия

В последнее время особенно пристальное внимание уделяется как сущности самого явления агамного размножения, так и изучению конкретных групп апомиктных растений.

Известно, что таксономическая структура апомиктных групп очень сложны, и чем глубже они изучаются, тем все труднее становится в них разобрать-

ся, вследствие необъятного количества выявленных и описанных таксонов разных уровней (видов, микровидов, агамных комплексов и клонов) которым присваиваются латинские названия. В качестве примера можно привести исследование *Sterpis occidentalis*, проведенное еще в 1938 году Бэбоком и Стеббисоном, которому посвящена целая монография. В ней описано и поименовано 113 апомиктных таксонов. Но это ничто по сравнению с проблемой Европейских ежевик среди которых выявлено более 4 тысяч форм, для каждой из которых приведен диагноз и дано латинское название (Грант, 1984).

Очевидно, что оперировать таким количеством таксонов в практической работе очень трудно. Грант делает неутешительный вывод о том, что удовлетворительная классификация в таких группах просто невозможна. И по всей видимости, это так и будет, если к апомиктам применять методы, опробованные на группах с регулярным (облигатным) амфимиксисом, у которых систематики ищут и находят как правило хотя бы несколько устойчивых, скоррелированных признаков, которые и используются как таксономически значимые или маркерные признаки, позволяющие разграничивать таксоны на разных уровнях их иерархии. К сожалению, использование хорошо отработанного географо-морфологического метода, при применении его к апомиктам заводит исследователя в тупик, а правильнее сказать, в непроходимое болото. Однако, уже имеются теоретические предпосылки изменения подходов практического систематики в работе с апомиктными группами.

Если принять гипотезу (Красилов, 1986; Кашин, 1999), что генетические рекомбинации, связанные с мейозом и последующем слиянием гамет приводят не к увеличению изменчивости и расшатыванию генома, а, напротив к стабилизации и сокращению изменчивости, то становится понятно, почему виды имеют весьма ограниченное количество устойчивых, скоррелированных признаков, используемых как диагностические.

Это ни что иное, как проявленный в фенотипе диапазон генетической совместимости, в пределах которой существуют амфимиктические популяции видов. Признаки маркеры сигнализируют о благополучии и жизнеспособности их носителей. Ибо известно, что уже в процессе мейоза образуется до 50% гамет не способных к слиянию и вследствие этого не имеющих продолжения в пространственно временном континууме (Богданов, Коломиец, 1990). Апомиксис же снимает эти ограничения. И если образуются жизнеспособные особи, то у них проявляется все богатство генофонда, зажатого амфимиксисом в узкие рамки совместимости. И тогда в фенотип выбрасываются любые признаки в любых сочетаниях, причем эти сочетания могут быть относительно стабильны, а их носители могут даже иметь определенный ареал. Число же комбинаций признаков, уже при минимальном их количестве, огромно т.к. оно возрастает в геометрической прогрессии, а отсюда и тысячи описанных таксонов, основанных на корлятивных совокупностях признаков. Но классификация невозможна

без наличия гиатусов в признаках, позволяющих отграничивать один таксон от другого. Поэтому нужно попытаться во первых выявить те конкретные признаки, которые комбинируются и анализировать их поотдельности. Естественно, что они будут различны как по своему таксономическому весу так и диапозону изменчивости. В результате должна получиться некая многомерная конструкция с ядром наименее изменчивых признаков в центре и наиболее изменчивыми по периферии. Определяемые этими признаками таксоны расположатся на векторе радиуса сферы. А их всевозможные сочетания – суть признаки агамных комплексов расположатся по окружности, но будут равноудаленными от устойчивого ядра. Все они будут составлять как бы один таксономический уровень и не будет необходимости в сотнях тысяч таксонов. При этом любой конкретный комплекс найдет свое законное место на поверхности сферы.

Е.И.Курченко

СИСТЕМАТИКА РОДА AGROSTIS L. С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ МЕТОДОВ ПОПУЛЯЦИОННОЙ БИОЛОГИИ

Московский педагогический государственный университет, Москва, Россия

В работе А.А.Уранова «Методологические основы систематики» (1979) намечена связь между пониманием вида и успехами в развитии методов естествознания. В 70гг. А.А.Уранов, И.Г. и Т.И. Серебряковы разработали популяционно-онтогенетический метод. Он использован нами для систематики полевниц, что позволяет с новых позиций подойти к пониманию ранга вида, решить вопросы таксономии, выявить филогенетические отношения.

Род *Agrostis* L. - один из таксономически сложных в семействе злаков. Многие виды характеризуются обширным ареалом, клинальной изменчивостью. В пределах даже одной популяции нередок полиморфизм, обусловленный гибридизацией. Растения трудно разграничить в природе и в гербарных коллекциях. Определение видов затрудняется из-за мелких цветков, по признакам которых, в основном, строится систематика рода.

Сущность метода состоит в изучении вида на организменном, популяционном и ценотическом уровнях биологических систем и позволяет рассматривать вид как реально существующую пространствен-но-временную единицу эволюционного потока, которая обладает видоспецифичным ядром признаков (радикалом по Н.И.Вавилову, 1930), и обнаруживает структурно-функциональные связи на всех уровнях организации в границах своего ареала.

На территории России и сопредельных стран нами установлено 32 "хороших" вида. Каждый вид характеризуется специфичной жизненной формой и структурой соцветия. Жизненная форма зависит от способа возобновления побегов, продолжительности их жизни, последовательности и интенсивности пробуждения пазушных почек. Структура соцветия определяется длиной рахи-

са, числом метамеров, численностью веточек в узлах, их длиной и др. Они создают определенный габитус растения, его архитектонику, под которой понимаем интегрированную упорядоченность размерных признаков органов растения и их расположение для эффективного противодействия механическим нагрузкам внешней среды. Габитус рассматриваем как один из важных таксономических признаков. С жизненной формой растения связаны продолжительность возрастных состояний и длительность онтогенеза, которые на популяционном уровне определяют особенности возобновления популяций, динамику возрастных спектров и продолжительность жизни генетических поколений. Они обуславливают стратегию вида и потенциальную скорость генетических преобразований. Для каждого вида выделены 2-3 признака-маркера, которые отражают устойчивую геномную структуру растения в пределах ареала и необходимы для определения сомнительных видов. В качестве маркеров использованы: жизненная форма, особенности строения соцветий, размерные признаки побега, листа, цветка, а также внутреннее строение пластинки листа. Они коррелятивно связаны и отражают особенности функционирования растения в определенных условиях среды. Таксономический признак - наличие или отсутствие ости на нижней цветковой чешуе отнесены к секционным.

В роде различимы следующие 6 типов жизненных форм: 1. Вневлагалищные: а) рыхлакустовые, б) корневищно-рыхлакустовые, в) столонообразующие. 2. Внутривлагалищные: а)плотнoderновинные многолетники ксероморфного типа, б)плотнoderновинные малолетники мезоморфного типа, в)внутривлагалищно-столонообразующие. Две последние - новые. Выделено 7 типов онтогенеза и 9 основных типов габитуса. Анализ морфолого-анатомических признаков и географического распространения позволил выявить 5 центров миграции: Средиземноморский, Альпийский, Дальневосточный, Юго-восточно-азиатский, Американский. Наибольшее число филогенетически близких видов (14) связаны со Средиземноморским, 9 видов - с Дальне-восточным, 4 -Альпийским, 3 - Юго-восточно-азиатским, 2 Американским.

Выявлены виды с широким ареалом и значительным полиморфизмом; виды с узким ареалом и узкой экологической амплитудой; виды с широким ареалом и узкой экологической амплитудой; узкоэндемичные виды. В зависимости от ландшафтного распространения виды можно разделить на равнинные и горные. Равнинные: 1)тундровые; 2)лесные; 3)болотные; 4)луговые: а)пойменные; б)прибрежные; в)суходольные; 5)лугово-степные Ведущими факторами дифференциации видов являлись различия местообитаний и, как следствие, репродуктивная изоляция.

Н.П.Ларионова, Г.Ф.Лайдинен

ДИНАМИКА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *DACTYLIS*
GLOMERATA L. НА ЛУГАХ ДЛИТЕЛЬНОГО ПОЛЬЗОВАНИЯ
Институт биологии Карельского НЦ РАН, Петрозаводск, Россия

Ежа сборная - один из наиболее широко распространенных видов, использующихся на мелиорированных землях. В условиях Южной Карелии в течение 10 лет (1985-1995гг.) изучалось влияние фитоценотического окружения на ход онтогенеза ежи сборной. С этой целью на мелиорированной торфяно-перегнойной почве в 1985г. были созданы одновидовой посев ежи сборной и двухвидовые травосмеси этого вида с тимофеевкой луговой, овсяницей луговой и лисохвостом луговым.

Плотность ценопопуляций (ЦП) ежи сборной на 2-ой год жизни составляет в одновидовом посеве 650, в травосмеси с тимофеевкой луговой 480, а с лисохвостом и овсяницей - 300-370 растений на 1м², но уже на третий год жизни снижается в чистом посеве в 4.3, а в травосмесях в 1.8-3.0 раза. С увеличением возраста в одновидовом посеве число особей удерживается на уровне 150 на 1м², а в смешанных посевах, особенно с овсяницей луговой, снижается. Для ежи сборной наиболее благоприятным в фитоценотическом отношении является посев с тимофеевкой луговой, где численность особей на 5-й год жизни составила 58 на 1м². С увеличением возраста агроценозов плотность ЦП изучаемого вида уменьшается. На 7-8 год жизни наибольшим количеством особей отличаются одновидовой посев и травосмесь из ежи и лисохвоста.

Ежа отличается сравнительно медленным развитием. На второй год жизни в одновидовом посеве в генеративное состояние перешло 24% ее особей, а в парных посевах лишь 3-10%. На 3-й год жизни уже значительная часть особей находится в генеративном состоянии как в одновидовом посеве (80 шт/м²), так и в травосмесях с тимофеевкой, овсяницей и лисохвостом (150, 160 и 70 шт/м²) соответственно. В связи с частыми оттепелями зимой 1987-1988гг. произошло сильное изреживание ежи и одновременно со снижением числа особей в возрастном спектре почти исчезли генеративные растения и преобладающими стали субсенильные. К 5-му году жизни плотность ценопопуляций начинает восстанавливаться и участие старовозрастных генеративных особей возрастает. На 6-10-й гг. жизни в возрастном спектре ежи сборной много субсенильных особей.

Исходя из показателей жизненного состояния этих особей можно сделать вывод, что часть из них временно вегетирует и при благоприятных погодных условиях вновь переходит в генеративное состояние. Мощность генеративных особей ежи возрастает до 7-го года жизни. В дальнейшем происходит сокращение численности побегов и площади дерновин старых генеративных особей, особенно в посеве с тимофеевкой луговой.

Характер травостоя практически не оказал влияния на сроки начала фенофаз. Фенологические фазы у ежи сборной отмечены в следующие календарные сроки: кушение - 26.05 (24-29.05), колошение - 30.06 (16.06-10.07), цветение 16.07 (6.07-26.07), созревание семян - 6.08 (26.07-15.08). Феноамплитуда сроков наступления фаз развития у ежи сборной варьирует от 5 (фаза кушения) до 24 (фаза колошения) дней, причем они в большей мере определялись условиями теплообеспеченности ($V=6.8-12.5\%$), чем влагообеспеченности ($V=45.3-60.4\%$).

Таким образом, развитие ежи сборной в луговых агроценозах проходит быстро как в одновидовом посеве, так и в травосмесях. На 5-й год жизни ЦП этого вида можно оценить как нормальные стареющие неполночленные и лишь на 9-й год они достигают регрессивного состояния, но не отмирают полностью. На 10-й год происходит вторичное омоложение ЦП ежи за счет отмирания старческих растений. Регрессивные ЦП переходят в старые нормальные.

Е.Л.Любарский

ДВУМЕРНАЯ ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ОРДИНАЦИЯ ЛЕСНЫХ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ

Казанский государственный университет, Казань, Россия

Геометрическая модель размещения растительных сообществ или синтаксонов в системе двух экологических координат - достаточно удобная и существенно информативная их ординация относительно градиентов напряженностей одновременно двух экологических факторов. В свое время это достаточно наглядно продемонстрировал Л.Г. Раменский (1924), а в дальнейшем нередко использовали и другие исследователи.

Оригинальную модель размещения пойменных луговых ассоциаций пойм рек Волги и Камы в пределах ТАССР в системе экологических координат представил М.В. Марков (1955). В качестве координирующих факторов им использовались относительная интенсивность аллювиального процесса и продолжительность затопления. Аналогичная модель размещения луговых ассоциаций поймы р. Мешы (ТАССР) в системе экологических координат (увлажнение, богатство почвы) предложена нами (Любарский, 1958).

Примером двумерной экологической ординации лесных сообществ или типов леса является известная модель Алексева-Погребняка (координаты: увлажнение, доступное богатство почвы), хотя в ней необходимо градиент по увлажнению почвы переориентировать наоборот, чтобы он был направлен в возрастающем порядке по оси ординат от нулевой отметки.

Нами предложены (Любарский, 1964, 1967, 1969) модели двумерной экологической ординации лесных ассоциаций (типов леса), основанные на ориентировании известной центробежно-многолинейной модели экологи-

фитоценологических рядов типов сосняков и ельников В.Н. Сукачева в системе двух основных определяющих лесную растительность экологических координат (влажность почвы, доступное богатство почвы). При этом нами было учтено, что в отличие от проточного почвенного увлажнения при повышении степени застойного почвенного увлажнения возрастает (Дадькин, 1950) физиологическая бедность почвы. В предложенной нами модели все линейные связи между типами леса в схеме В.Н. Сукачева остались прежними, однако существенно изменено взаимное расположение их на плоскости в системе координат. В результате вместо четырех основных рядов, рассматриваемых на схеме В.Н. Сукачева для сосняков, выявляются три ряда:

1. Основной: P.cl.-p.h. Наблюдается параллельное положительно коррелированное изменение влажности почвы и доступного богатства почвы;

2. Грубогумусный или ряд заболачивания: P.ox.-P.sph. Повышение застойного увлажнения почвы сопровождается все более сильным снижением доступного богатства почвы, хотя общее содержание органического вещества в почве увеличивается;

3. Мягкогумусный или ряд остепнения: P.ox.-P.qr. Повышение доступного богатства почвы сопровождается уменьшением увлажнения почвы.

Аналогично ориентируется в системе экологических координат и схема эколого-фитоценологических рядов типов ельников.

Целый ряд операций, проводимых на основе схемы В.Н. Сукачева без ее ориентации в системе экологических координат, выглядят некорректными: наложение на эту схему экоценоареалов древесных пород, заполнение плоскости между рядами новыми типами леса, использование схемы для иллюстрации динамических процессов при разногодичной изменчивости фитоценозов и многие другие. Дело в том, что при подобных операциях схема В.Н. Сукачева неявно понимается как двумерная модель, хотя на самом деле исходно она - центробежно-многолинейная.

Во всех рассмотренных случаях мы имеем дело с ориентировочно-количественными моделями, где фигурируют интегральные экологические факторы, отражающие обобщенно и среднюю напряженность, и совместную флюктуацию комплексов элементарных факторов. Но даже в таком виде двумерные ординационные модели позволяют в удобной компактной форме обобщать материал и представлять его в систематизированной и информативно насыщенной форме, позволяющей совершенствовать его анализ, формулировать гипотезы, ставить новые задачи и и.д.

Двумерно-ординационный подход обладает большими потенциальными возможностями не только в отношении растительных сообществ и их синтаксонов, но и в отношении микрогруппировок, ценопопуляций и других элементов растительного покрова.

ИЗУЧЕНИЕ МЕЖПОПУЛЯЦИОННЫХ ВЗАИМООТНОШЕНИЙ ЛУГОВЫХ РАСТЕНИЙ

Казанский государственный университет, Казань, Россия

Межпопуляционные взаимоотношения между растениями в растительном сообществе можно анализировать с помощью различных показателей сопряженности. Используя модернизированный нами метод «ближайшего соседа» Ю.А. Злобина (1976), мы рассмотрели взаимоотношения подорожника среднего (*Plantago media* L.) с другими видами растений в условиях суходольного мятликово-разнотравно-подорожничкового луга на дерновой суглинисто-карбонатной почве со значительной пастбищной нагрузкой на склоне правого берега Р. Свияги (Татарстан). Проводилось микрокартирование травостоя с помощью передвижной рамки 1 м x 1 м с элементарными квадратами 20 см. x 20 см. Контрольные точки, используемые для анализа сопряженностей, располагались на пересечениях внутренних растяжек рамки. В результате на каждой пробной площади 10 м x 10 м было получено по 1600 контрольных измерений. Расположение примыкающих пробных площадей на трансектах дало возможность использовать данные по группам площадей. Вероятности нахождения особей того или иного вида оценивались делением числа контактов с данным видом на общее число измерений на площадке и затем преобразовывались в углы и сравнивались с помощью критерия Фишера. Для определения индекса ассоциированности A использовалось отношение $(p' - p) : p'$ для положительной ассоциированности и $(p' - p) : p$ для отрицательной ассоциированности, где p – вероятность ожидаемого соседства, а p' – фактическая вероятность соседства для определенного вида.

Полученные результаты свидетельствуют о том, что подорожник средний – весьма активный компонент сообщества. Практически все виды растений изучаемого лугового травостоя связаны с подорожником средним достаточно высоким положительным или отрицательным взаимовлиянием. При этом наиболее явным избежанием выявляется у подорожника среднего с такими ценными кормовыми растениями как люцерна румынская, мышинный горошек, овсяница луговая и др. Лишь немногие виды положительно реагируют на близость подорожника среднего, такие как мятлик луговой, тысячелистник обыкновенный. Достоверность индекса ассоциированности оценивалась по критерию Фишера и во всех случаях достаточно высокая.

Очевидно, что подорожник средний становится засорителем лугов не только потому, что в качестве розеточного растения покрывает значительную часть поверхности почвы и тем самым уменьшает общую продуктивность пастбищ, поскольку сам не накапливает большую биомассу. При благоприятствующих его распространению факторах подорожник средний вытесняет цен-

ные кормовые виды растений, в том числе и азотфиксаторы. Перевыпас и является основным источником преимуществ подорожника среднего в конкурентной борьбе с другими видами растений, поскольку апикальная меристема подорожника среднего заглублена и защищена основаниями листьев и менее повреждается копытами животных в сравнении с другими видами.

М.Т.Мазуренко

СУКЦЕССИОННЫЙ ПРОЦЕСС В СВЯЗИ С ОНТОГЕНЕЗОМ *CHOSENIA*
ARBUTIFOLIA (PALL.) A.SKVORTS.

МПУ, Москва, Россия

Чозения толокнянколистная (*Chosenia arbutifolia* (Pall.) A.Skvorts.) - эндемик восточной Азии. Её ареал протягивается от Кореи на юге до восточной Чукотки на севере. Западная граница распространения проходит по р. Лене. Экология чозении связана исключительно с пойменными лесами. На юге Приморья она входит в состав сложных долинных лесов, к северу - в Магаданской обл. образует как чистые насаждения, так и смешанные, сочетаясь с тополем душистым и лиственницей Каяндера. На северной границе, на Чукотке имеют-ся лишь небольшие острова удаленные от границы лесной зоны.

В пределах Охотоморья и Колымского нагорья, там где чозения образует чистые монодоминантные сообщества – чётко прослеживается трансформация жизненных форм в процессе онтогенеза. Онтогенез чозении тесно связан с подрусловными водами подпитывающими корни. Жизненный цикл начинается у кромки воды. В это время молодые растения находятся в зоне паводка. Особенности жизненной формы позволяют противостоять паводкам и активно использовать речные наносы для создания почвенной среды. По мере меандрирования и отступления русла реки, там где находятся растения – паводковые потоки уменьшаются, а затем и полностью прекращаются. По мере отступления реки чозения несколько раз оказывается в новых условиях обитаний, что отражается в облике онтобиоморф. В первом периоде онтогенеза растения проходят 4 фазы: 1 – ортотропных проростков, 2 – типично-кустовидную, 3 –кустовидно-древовидную, 4 – конусовидного дерева. Во втором периоде – одна фаза типичного дерева с парашютовидной кроной. Третьий период включает фазу стареющего дерева с разорванной, разрушающейся кроной.

Начиная с типично-кустовидной онтобиоморфы – растения задерживают на себе паводковые потоки и фильтруют аллювий и делювий создавая для себя почву. Илонакопление продолжается и в стадии кустовидно-древовидной биоморфы.

Начиная с 3 фазы онтогенеза на накопленном грунте начинают появляться травянистые растения, первоначально единичные. Во втором периоде под сомкнутыми кронами в затенении, травянистый покров представляет собой

древний неморальный комплекс (Колесников 1937) В третьем периоде дерева чозении оказываются на второй надпойменной террасе. В процессе возрастного самоизреживания освободившиеся пространства заселяются топодем и лиственницей.

Каждой онтобиоморфе соответствует определённая стадия развития лесного сообщества. Соответствие трансформации биоморф сукцессионным перестройкам идёт и в самых крайних условиях обитаний Чукотки. (Юрцев, Секретарёва 1983).

Чозения не возобновляется в своих собственных сообществах. Всходы её появляются только у кромки воды. На завершающих стадиях онтогенеза особенно заметен активный подрост лиственницы и тополя, которым чозения подготовила благоприятную среду для создания более сложного фитоценоза.

Чозения – типичный эксплерент. Особенности биоморф, высокие адаптивные особенности на всех стадиях онтогенеза, обусловили сохранение древних флористических комплексов, каковыми общепризнанно, являются чозеники и тополёвники., дериватами хвойно-широколиственных третичных лесов, насыщенных неморальными комплексами (Васильев, 1958, Хохряков, 1987).

М.В. Марков, Н.М. Ключникова

ПОВЕДЕНИЕ ОСОБЕЙ *LIMOSELLA AQUATICA* L. В УСЛОВИЯХ НЕОПРЕДЕЛЕННОСТИ ИЗМЕНЕНИЯ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ ТГУ, Тверь, МПГУ, Москва, Россия

В популяции однолетнего растения всегда представлены разные архитектурные типы, которые реализуются сообразно различным локальным микроусловиям произрастания и в какой-то мере способны отражать динамику этих микроусловий. По внутривидовой размерной дифференциации и сопряжённой с ней дифференциации архитектурных типов, можно пытаться судить не только о статической (однажды установленной) разнородности экологических условий местообитания популяции, но и о тенденциях и ритмах изменения экологической обстановки на протяжении вегетационного сезона. Однолетние растения далеко не одинаковы в аспекте индикации динамики внешних условий по облику взрослых репродуцирующих особей. Если однолетники с детерминированным ростом отражают динамику внешних условий только на протяжении первой фазы – фазы индетерминированного роста, то однолетники с индетерминированным ростом, по-видимому, могут сохранять способность к такой индикации в течение всего вегетационного сезона. Отсутствие внутренней предопределённости, детерминированности их развития делает их зависимость от внешних экологических условий особенно отчетливой. Произвольно меняя в опыте эти условия, целесообразно регистрировать архи-

тектурные ответы растений и оценить возможности изменения приспособленности на этой основе.

В природных популяциях *Limosella aquatica* L. из сем. Scrophulariaceae присутствуют особи двух основных категорий: столонообразующие и не образующие столонов. Столонообразование происходит, как правило, из самых нижних узлов, когда внешние условия достаточно благоприятны, чтобы позволить такой вариант роста. Если же внешние условия не позволяют осуществляться этому варианту, то растение после очень недолгого (3-4 мемера) чисто вегетативного роста переходит к формированию одиночных пазушных цветков. В относительно редких случаях наблюдается формирование не одного, а двух цветков, что может свидетельствовать либо о закладке сериальных почек в пазухах первых настоящих листьев на главной оси, либо о редукции вегетативной сферы у розеточного по своей природе пазушного побега (или побегов).

В опытах нами была изучена зависимость формирования структуры особей *L. aquatica* от освещения. Наблюдения в течение 62 дней за проростками, полученными в лаборатории, показали, что в условиях естественного освещения (на подоконнике) при комнатной температуре происходит замедление развития растений. У проростков при наличии 3-4 настоящих листьев и высоте побега 11-15 мм были хорошо выражены междоузлия (до 3 мм), а розеточный побег не формировался. В другом опыте особям лужницы, имевшим только один главный розеточный побег, сначала были предоставлены условия умеренного освещения. Растения вплоть до пересхода в репродуктивное состояние находились на подоконнике на расстоянии 10 см от наружного оконного стекла. В этих условиях растения стали формировать одиночные цветки в пазухах листьев главной розетки. После закладки в среднем пяти таких цветков у каждой особи, несколько растений были переставлены вплотную к оконному стеклу, то есть перенесены в условия существенно лучшей освещенности. Итогом изменения светового режима было формирование из пазушных почек самых верхних узлов главной оси столонов – побегов с удлиненными гипоподиями, отдаляющими дочерние розетки с пазушными цветками от главной, «материнской» розетки. Результаты опытов убедительно показали доминирующую роль внешних экологических условий в определении хода роста и развития однолетников с потенциально индетерминированным ростом. Изменение условий в последнем опыте конечно же нельзя признать достаточно естественным. Трудно предполагать такой ход событий – изменение в сторону улучшения светового довольствия в природных популяциях. Чаще происходит обратное. Но сама выявленная возможность изменения архитектуры (а в итоге - и репродуктивной мощности и вклада в приспособленность популяции) особей в ответ на изменение экологической обстановки и проявленная при этом дополнительная пластичность онтогенеза у однолетника с индетерминированным ростом заслуживает самого пристального внимания.

М.В. Марков, Н.М. Ключникова, С.Ф. Гайдаржи
СООТНОШЕНИЕ АРХИТЕКТУРНЫХ ТИПОВ В ПОПУЛЯЦИИ *LIMOSELLA*
AQUATICA L. КАК ОТРАЖЕНИЕ НЕОДНОРОДНОСТИ МИКРОУСЛОВИЙ
ПРОИЗРАСТАНИЯ

ТвГУ, Тверь, МПГУ, Москва, Россия

Любая особь цветкового растения в ходе метамерного (модульного) роста и реализации свойственной данному виду архитектурной модели приобретает характерный габитус или архитектурный тип. Этот габитус может быть представлен и как итог осуществления одного из вариантов поведения особи в онтогенезе, и как «дизайн», соответствующий какому-то определенному уровню приспособленности (Arber, 1950; Smith, 1980). Именно в таком контексте корректно говорить о поливариантности развития особей в популяции, наблюдая как в одной и той же популяции, всегда бывают представлены разные архитектурные типы, реализующиеся в соответствии с разнообразием локальных микроусловий произрастания и в определенной мере даже способные отражать динамику этих микроусловий. В наиболее яркой форме это можно наблюдать, изучая структуру однолетних растений, поскольку их теле бывает отражена вся последовательность формирования метамеров разного уровня (Юрцев, 1968).

Продемонстрировать поливариантность развития особей можно на примере популяции интереснейшего незимующего однолетника *Limosella aquatica* L. из семейства *Scrophulariaceae*. Анализ биометрических показателей 75 особей, собранных на 6-ти площадках размером 25 x 25 см² в Коломенском районе Московской области показал, что в конце июня в природной популяции одновременно присутствовали как особи со столонами (92.7%), так и без них (7.3%). Все растения этого вида, собранные на площадках, были в момент сбора в генеративном состоянии. При этом особи со столонами можно было разделить на 3 группы. В первой группе (10.7% особей) - у растений был сформирован только один стolon, выходящий из пазух первого или второго нижнего листа. На конце stolона у всех особей этой группы был один розеточный побег (дочерняя розетка II порядка). Во второй группе (38.7% особей) пазушные побеги в числе от 2 до 4 отходили не только от нижних, но и от верхних узлов, при этом все stolоны образовывали по одной дочерней розетке (II порядка). В третьей группе (43.3 %) растения имели от 1 до 9 пазушных побегов, отходящих как от верхних так и от нижних узлов. Все stolоны заканчивались дочерними розетками (II порядка). В свою очередь из пазух нижних листьев розеток II порядка отходили stolоны, на концах которых развивались дочерние розетки (розеточные побеги III порядка). У части последних розеточных побегов в пазухах нижних листьев также образовывались stolоны с дочерними розетками (IV порядка). Таким образом, особи последней группы, представляли собой

систему розеточных укорененных побегов: материнского (I порядка) и дочерних (II, III, IV порядков), соединенных между собой столонами.

Аллокационные диаграммы, построенные для главного розеточного побега, показали, что во всех четырех группах особей вклад биомассы в генеративную сферу материнской розетки был приблизительно одинаковым. У первых трех групп он составил 20%, а в четвертой группе (с самым большим числом дочерних розеток) – 18%. Таким образом, репродуктивное усилие главного побега практически не зависело от числа дочерних розеток на особи, только у самых мощных особей наблюдалось некоторое снижение этого показателя.

Изучение природной популяции *L. aquatica* показало, что в ее составе присутствуют особи двух основных категорий: столонообразующие и не образующие столонов. В природных условиях за счет столонообразования, которое происходит преимущественно из самых нижних узлов, когда внешние условия достаточно благоприятны, чтобы позволить такой вариант развития, возможно значительное повышение вегетативной и репродуктивной мощности особи. При этом относительный вклад биомассы в формирование генеративных структур из пазушных почек листьев главной розетки практически не зависит от числа образованных особью столонов и дочерних розеток разных порядков.

А. А. Маслов, Ю. В. Петерсон

МЕХАНИЗМЫ ПРИРОДНОЙ ДИНАМИКИ КЛИМАКСА НА ПРИМЕРЕ СОСНОВОГО ВЕРХОВОГО БОЛОТА Институт лесоведения РАН, Московская обл., Россия

Рассмотрены механизмы динамики и взаимосвязь компонентов экосистемы коренного болотного сосняка на верховом олиготрофном болоте близ Звенигорода, Московская обл. Наблюдения за динамикой древостоя и нижних ярусов проводились более 20 лет (1979-2000). Показано, что состояние климакса (в котором сосняк кустарничково-пушицево-сфагновый находится несколько тысяч лет) включает несколько стадий природной динамики. При этом завязаны в единый узел: рост сфагнового покрова, процессы возобновления и отпада в древостое, вспышки высокой плотности видов энтомокомплекса и колебания климата.

Установлено, что массовый отпад сосны в 1981-1992 гг. был вызван вспышкой большого соснового лубоеда (*Blastophagus piniperda*), во время которой число живых деревьев на га уменьшилось в 3 раза - с 1500 до 490. Развитие вспышки лубоеда, проходившей тремя волнами, приурочено к сериям из сухих лет в сочетании с аномально теплыми и сухими условиями мая. В свою очередь, предрасположенность древостоя к развитию вспышек лубоеда, была обусловлена постепенным погружением корневой шейки и скелетных корней деревьев вглубь торфяной залежи. Деревья, погибшие в результате вспышки

лубеода, и деревья выжившие, достоверно отличаются по глубине залегания корневой шейки.

В результате гибели большей части деревьев в почву болота с опадом поступило более 130 кг/га азота, что в 50-80 раз превышает годовую норму для фоновых территорий. Последствиями природной эвтрофикации стали внедрение и быстрый рост самосева березы пушистой, а также, частично, сосны и ели. Свое участие в 2-3 раза увеличили виды кустарничков, относительно более требовательных к богатству почвы (кляква, багульник, подбел, хамедафна). Однако флористический состав видов нижних ярусов оставался неизменным, что подтверждает преходящий характер наблюдаемых изменений.

Разработана концептуальная модель динамики сообщества сосняка кустарничково-пушицево-сфагнового в масштабе десятилетий (100-150 лет), согласно которой при исчерпании пула азота и минеральных веществ из отпада сосны подрост березы должен погибнуть. Природные циклы в сообществах климакса, вероятно, развиваются по спирали.



В.И.Матвеев, Н.С.Ильина, А.А.Устинова
**ДИНАМИЧЕСКИЕ ТЕНДЕНЦИИ ДОЛИННОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ
 ПОД ВЛИЯНИЕМ САРАТОВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА**
 Самарский государственный педагогический университет, Самара, Россия

Изучение растительного покрова речных долин бассейна Средней Волги, проводимое кафедрой ботаники Самарского педагогического университета во

второй половине 20-го столетия, базируется на взаимодействии комплекса природных и антропогенных факторов.

Гетерогенность растительности речных долин обусловлена сложным рельефом территории поймы и надпойменных террас, их разным геологическим возрастом, а также процессами аллювиальности и поёмности. Исследования растительности долин рек показали, что для каждого элемента рельефа (гривы, междугривья, побережья и котловины озер-старниц) всех ступеней речной долины характерны особые совокупности фитоценозов, получившие название "структурных элементов растительности" (Тимофеев, 1970; Матвеев, 1973). Несмотря на интенсивную хозяйственную эксплуатацию луговой и древесно-кустарниковой растительности пойм в 50-60-е годы, ее состав оставался весьма стабильным, а сохранность естественных черт довольно высокой.

Положение резко изменилось после создания в 1968 г. Саратовского водохранилища. Оно ежегодно наполняется до одной и той же отметки и сохраняет сравнительно постоянный уровень воды в течение всего лета. Подпор речного бассейна водохранилищем оказывает влияние на отдельные виды и на растительные сообщества в целом (Вендров, 1976). В этой связи после заполнения его до проектной отметки было предпринято планомерное изучение влияния подтопления и затопления не на отдельные растительные сообщества, а на комплексы фитоценозов - "структурные элементы". При изучении реакции на подтопление (Тимофеев, Калинина, 1973, 1974) установлено, что лесные и луговые сообщества поймы реагируют неодинаково. С поднятием уровня грунтовых вод лисохвостово-крупнотравная ассоциация сменяется разнотравно-ситняговой, которая господствует на данном местообитании и в настоящее время. Эдификатор дубово-вязовых сообществ - дуб черешчатый - испытывает сильное угнетение и выпадает.

Изучение долин рек Волги и ее притоков, предпринятое нами в последние годы (через 25 лет после указанных работ), позволило установить дальнейшие изменения растительного покрова. Выявлено, что в долинах рек, подтопленных водохранилищем, и ныне происходит формирование характерных структурных элементов растительности пойм. Скорость развития прибрежно-водных и луговых сообществ, ветлово-осоковых и дубово-вязовых лесов зависят от степени проявления антропогенных факторов, которые снижают темпы восстановления растительного покрова. Например, на отрезке долины Волги в черте г. Самары, в приустьевых частях долин рек Чапаевки и Самары, также расположенных на урбанизированных территориях, не наблюдается восстановления лесной растительности, лишь в малой степени происходит восстановление луговых ценозов. Напротив, здесь возрастает доля "рудеральных пространств", представленных временными группировками бурьянного типа. На месте степей или береговых откосах, менее тревожимых человеком, появляются заросли кустарниковых ив, а на более возвышенных участках - ветлово-осоковые леса.

Отмечено, что при повышении уровня грунтовых вод в пойменная растительность имеет тенденцию перемещения вверх по склону, на более высокие элементы рельефа. В пойменных озерах-старичах после затопления довольно длительное время оставались живыми кустарниковые ивняки, являющиеся компонентами структурных элементов их побережий. При длительном затоплении погибают все фитоценозы наземной растительности. В целом количественный и качественный состав структурных элементов поймы после затопления изменился незначительно. Однако все сообщества "поднялись" вверх по профилю, заняв в ряде случаев несвойственные для них местоположения.

А.И.Морозкин, Л.В.Салова, А.С.Казанцева, С.Н.Калимуллина, Т.Л.Шпак
 К ОЦЕНКЕ ВЛИЯНИЯ ДРЕВОСТОЯ НА СТРУКТУРУ И СОСТАВ ЭЛЕМЕНТОВ
 НИЖНЕГО ЯРУСА В ХВОЙНЫХ НАСАЖДЕНИЯХ ВОЛЖСКО-КАМСКОГО ГОС-
 ЗАПОВЕДНИКА.

Институт экологии природных систем АНРТ, Казанское отделение
 "Социально-экологический союз", Казань, Россия

Исследования проводились в 1978-79, 1999 гг на территории Раифского лесничества Волжско-Камского государственного природного заповедника Республики Татарстан. Растительность Раифы представляет особый интерес, поскольку здесь на относительно небольшой территории наблюдается сочетание всех основных лесных формаций подзоны южной тайги смешанных и широколиственных лесов (Гордягин, 1922, 1931; Порфирьев, 1968 и др.).

В двух типах леса: сосняке вейниковом (СВ) (возраст сосны 100-110 лет) и сосняке чернично-мшистом с елью (СЧМЕ) (возраст сосны 110-140 лет, ели 30-80 лет), осуществлялось изучение взаимосвязи между древостоем и элементами биосистемы нижних ярусов (почва, подстилка, растительность). Кустарниковый ярус в СВ образован *Sorbus aucuparia* L. и *Chamaecytisus ruthenicus* (Fisch. ex Woloszcz.) Klaskova. Травяной покров представлен 50 видами. Доминантом является *Calamagrostis arundinacea*. Около 30% видов относятся к таежным, остальные виды – к луговым и лугово-лесным. Моховой покров выражен слабо. Среди кустарников в СЧМЕ преобладает *Sorbus aucuparia*. В травяно-кустарничковом ярусе отмечено 24 вида растений, доминируют *Vaccinium myrtillus* L. и *Vaccinium vitis-idaea* L. Основную массу травостоя составляют таежные элементы. Моховой покров сильно развит и образован зелеными мхами и различными видами сфагнума. Почва под обоими типами леса дерново-подзолистая песчаная, в различной степени оподзоленная и гумусированная.

Многочисленные эксперименты различных исследователей в лесных биоценозах показали, что формирование структурно-функциональной организации нижних ярусов в большей мере определяется развитием фитогенной мозаики

древесных видов-эдификаторов. При этом в пределах фитогенного поля проявляются ценотические системообразующие отношения отдельных особей растений или их групп. Известно, что системный анализ при изучении биоты предусматривает прежде всего оценку специфики корреляционных связей между узловыми компонентами природных комплексов. В этом случае в наибольшей степени указанным требованиям отвечают подходы, где построение геометрических моделей размещения деревьев сочетается с изучением нижних ярусов в разных зонах контакта площадей питания деревьев (одна из основных составляющих фитогенного поля) (Фаликов, 1976; Казанцева, 1979). В зависимости от числа совмещений площадей питания (1, 2, 3 и т. д. раза), зоны перекрытия могут быть однократного, двукратного и т. д. контакта и обозначаются К1, К2, К3 Территория, свободная от площадей питания, называется "нулевой зоной" контакта (К0).

Установлено, что с увеличением кратности зон контакта (ЗК) площадей питания деревьев (наибольшая кратность зон равна 4), структурно-функциональные особенности нижних ярусов закономерно изменяются по ряду экологических показателей. С увеличением перекрытия ЗК достоверно увеличиваются запасы органической массы (от 1733.4 до 3857.4 г/м² для СМЧЕ) уменьшается число видов травяно-кустарничкового яруса (8.1±0.6-4.1±0.2 для СВ; 6.1±0.4-4.3±0.4 для СЧМЕ), число побегов (17.0±1.2-4.8±1.0 для СВ; 19.6±6 - 11.4±1.7 для СЧМЕ), надземная биомасса на единицу площади (средние показатели на 1 раункеровскую площадку: 4.2±0.7 - 1.5±0.4 для СВ), запас жизнеспособных семян в почве и подстилке (среднее количество всходов на 1 образец в СВ изменяется от 49 до 4).

Таким образом, построение геометрической модели распределения деревьев по площади и анализ взаимодействия деревьев-эдификаторов с другими элементами биосистемы по ЗК делают данные о пространственной структуре нижнего яруса более объективными, позволяют с большей достоверностью судить о причинах их изменчивости.

Г.Ю.Морозова

МОНИТОРИНГ ПОПУЛЯЦИЙ ЛУГОВЫХ РАСТЕНИЙ

Институт водных и экологических проблем ДВО РАН, Хабаровск, Россия

Популяция как элементарная единица существования растений оказывается первым акцептором, воспринимающим все многообразие воздействий на растительный покров. Поэтому вполне закономерно изучение структуры и функционирования фитопопуляций все чаще выступает как обязательный элемент экологических и геоботанических исследований. М.Г.Агаев (1992:136) подчеркивал, что "высокоэффективное и надежное сохранение вида (значит и генофонда) может быть обеспечено лишь с помощью популяционной стратегии

природоохранной деятельности, конструктивные возможности которой огромны".

Луга с доминированием *Calamagrostis langsdorffii* (Link) Trin. являются важным биогеографическим элементом растительного покрова во всех районах российского Дальнего Востока. Широкая экологическая амплитуда вида и распространение лангсдорффовейниковых сообществ определяют большое значение растения в сельскохозяйственном кормопроизводстве региона.

Устойчивое положение вейниковых сообществ в условиях поймы обеспечивается спецификой популяционного поведения и конкурентными преимуществами вида. Они заключаются в быстрой колонизации территорий, в клоновой структуре генеты, скорой автономизации рамет и высокой степени их самостоятельности, в мощном вегетативном размножении с частичным омоложением, в высокой пластичности аллокации биомассы, в создании банка вегетативных зачатков, в массовом выходе семян, лабильном типе водного режима растения и др.

В большом жизненном цикле *C. langsdorffii* выделено четыре периода и семь возрастных состояний: латентный период (sm), прегенеративный (pl, j, im, v), генеративный (g), сенильный (s).

Раметы, входящие в состав клонов *C. langsdorffii*, отличаются значительной изменчивостью и пластичностью. Вдоль комплексных эколого-ценотических градиентов режима влажности и аллювиальности изменения значений всех морфопараметров были признакоспецифическими. Наиболее стабилизированными на градиентах оказались репродуктивные признаки, тогда как размерные и ростовые параметры отличались повышенной изменчивостью. Такая широкая реакция морфогенетических параметров может оцениваться как механизм приспособленности *C. langsdorffii* к динамичным условиям жизни в поймах рек.

Целостность системы корреляций между морфогенетическими признаками рамет в вегетативном состоянии была выше, чем генеративном. С учетом изменчивости и корреляции признаков морфоструктуры *C. langsdorffii* для оценки его жизненного состояния достаточно учитывать в вегетативном состоянии рамет их общую фитомассу, абсолютную скорость роста, площадь листовой поверхности и продолжительность существования фитомассы, в генеративном возрастном состоянии - массу репродуктивных органов, общую фитомассу, репродуктивное усилие, продолжительность существования фитомассы.

Популяции *C. langsdorffii* по возрастной структуре являлись зрелыми нормальными, неполночленными. Самоподдержание их осуществлялось вегетативным способом. Преобладали растения виргинильного состояния. Возрастная структура выступала как стабильная популяционная характеристика вида.

Виталитетная структура ценопопуляций была неодинакова и варьировала от процветающей до депрессивной. Устойчивость возрастной структуры цено-

популяций вейника в сочетании с динамичной виталитетной структурой и особенностями онтогенетического поведения вида на фоне паводкового режима обеспечивают длительное функционирование вейниковых лугов в пойме.

Комплексный ценопопуляционный анализ оказался высоко информативным методом выявления биолого-экологических особенностей видов растений. Он может быть рекомендован для включения в программы мониторинга состояния растительности, в том числе и на природоохранных территориях.

А.М.Мусаев, М.Д.Дибиров, А.Д.Хабибов

ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ ПОПУЛЯЦИЙ ГОРНЫХ РАСТЕНИЙ ПО МАССЕ СЕМЯН ВДОЛЬ ВЫСОТНОГО ЭКОКЛИНА Горный ботанический сад ДНЦ РАН, г. Махачкала, РФ.

В работах по изучению межпопуляционной дифференциации растений в горных экосистемах изменчивость массы семян часто оставалась неизученной и имеются лишь эпизодические исследования по одно- и двулетним монокарпикам, в которых показано возрастание массы семян вдоль высотного экоклина. В нашей работе анализируются итоги изучения изменчивости массы семян 10 эврибионтных видов травянистых растений с различными жизненными циклами и способами размножения, собранных вдоль высотного экоклина в Горном Дагестане.

Семена собирались в ходе полевых работ 1999 года от Прикаспийской низменности до субальпийского пояса (2300 м. над ур. моря). Число выборок колеблется у разных видов от 4 до 10.

Однофакторный дисперсионный анализ показал существенную межгрупповую разницу у всех изученных видов. Наименьший вклад межгрупповой вариации в общую, по массе 100 семян, обнаружен у вегетативно подвижных многолетников - *Trifolium repens* L. и *Salvia verticillata* L. (84,3% и 66,9% соответственно), наибольший - у однолетнего монокарпика - *Trifolium campestre* Schreb. (98,6%).

Дисперсионный анализ с учетом регрессии позволяет оценить прямое влияние клинального фактора (высоты над уровнем моря) с помощью коэффициента детерминации и по отклонениям от регрессии судить о вкладе прочих факторов контролирующих межпопуляционную дифференциацию по массе семян. У *Trifolium repens* вся межгрупповая изменчивость по массе семян контролируется неизученными факторами (ценотическими, эдафическими и т.д.), так как коэффициент детерминации равен нулю; у *Salvia verticillata* соответственно - 0,23. У однолетних монокарпиков *Trifolium campestre* и *Medicago lupulina* L. наибольшие коэффициенты детерминации - 0,92 и 0,8 соответственно, т.е. у этих видов только небольшая часть межпопуляционной изменчивости по массе семян объясняется отклонениями от регрессии на высоту

над уровнем моря; у однолетнего самоопылителя *Capsella bursa-pastoris* L. коэффициент детерминации равен 0,73. У остальных видов, которые являются многолетними поликарпиками, не размножающимися вегетативно, также существенна степень увеличения массы семян с возрастанием высоты над уровнем моря места сбора семян. Соответствующие коэффициенты детерминации составили: у *Medicago glutinosa* Bieb. - 0,75; у *Medicago falcata* L. - 0,51; у *Medicago hemicarulea* Sinsk. - 0,65; у *Plantago lanceolata* L. - 0,74; у *Salvia nemorosa* L. - 0,71.

Таким образом, наши исследования позволяют сделать заключение о связи высотного экоклина с массой семян для части изученных видов. Накопление данных в этом направлении поможет лучше понять механизмы формирования экотипической, расовой и других форм внутривидовой изменчивости в горных экосистемах.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант 99-04-49903).

Н.М.Найда

МОРФОЛОГИЯ ТРИХОМОВ ЦВЕТКА НЕКОТОРЫХ ВИДОВ ОКОПНИКА С.-Петербургский государственный аграрный университет, Пушкин, Россия

Во флоре России насчитывается 15 видов окопника *Symphytum* L. из семейства бурачниковые. Некоторые из них обладают полезными свойствами и поэтому представляют интерес для ботаников и растениеводов. Мы изучали структуру и топографию трихомов околоцветника. Объектом служили образцы разного географического происхождения видов окопника из коллекции кормовых культур Павловской опытной станции ВИР: о. лекарственный *S. officinale* L., о. карпатский *S. carpathicum* Frolov, о. донской *S. tanaicense* Stev., о. жесткий *S. asperum* Lerech. и гибрид *S. x uplandicum* Nym.

Наружная эпидерма чашечки цветка покрыта кроющими и железистыми волосками. Кроющие волоски мы разделили на три группы: мелкие волоски – 90-150 мкм длиной, одноклеточные прямые, шиловидные или крючковидно загнутые; средние волоски – 430-480 мкм длиной, одно-двухклеточные серповидные, окруженные мелкими постаментными клетками; длинные волоски – 600-650 мкм, одноклеточные жесткие, щетинистые и серповидные, а также многоклеточные серповидные на постаментах из двух-трех рядов клеток. Поверхность волосков шероховато-бугристая, у образцов о. жесткого, *S. x uplandicum*, и о. донского основание волосков луковицевидное. Плотность распределения волосков на наружной эпидерме чашечки варьирует по видам от 185 у о. донского до 415 шт. на 1 кв. мм у о. жесткого. На внутренней эпидерме волоски одноклеточные, загнутые вверх, короткие до 100 мкм, их плотность в средней части чашечки – 130-285 шт./кв. мм.

Морфология первых трех типов волосков в пределах изученных видов почти не различается. Длинные и средние волоски располагаются над проводящими пучками чашечки, средние и короткие – по краям зубцов, остальное пространство покрыто короткими волосками.

Наружная эпидерма венчика несет папиллы – выросты. У образцов *о. лекарственного* и *о. карпатского* 5-6 папилл с ярко окрашенным клеточным соком располагаются вокруг неокрашенного заостренного волоска. У образцов *о. жесткого*, *о. донского* и *S. x uplandicum* неокрашенные волоски окружены 7-8 окрашенными, более короткими папиллами. Такой сплошной покров нежных окрашенных папилл в сочетании с бесцветными волосками придаст венчику особое опушение и бархатистый оттенок.

Железистые трихомы чашечки и венчика имеют одинаковую структуру, они состоят из двух-трехклеточной ножки и клетки-головки. Нижняя клетка ножки – постаментная, имеет структуру сходную с клетками эпидермы. Вторая и третья клетки вытянутые, клетка-головка – округлая. Встречаются железистые волоски разной длины. Это происходит за счет увеличения числа клеток ножки, или удлинения одной клетки ножки. Плотность распределения железистых волосков также возрастает от основания цветка к верхушке.

Таким образом, основные структурные признаки кроющих и железистых волосков у исследованных видов проявляют значительное единообразие. Признак числа клеток ножки варьирует в определенных пределах, так что таксономическая ценность морфологических особенностей волосков в пределах рода невелика. Возможно, значение этих признаков возрастает у таксономических категорий более высокого ранга – семейства, порядка. Закономерности распределения волосков на поверхности цветка сходные у всех изученных видов: плотность всех типов волосков возрастает от нижних завитков к верхним и от основания к апикальной части цветка. Максимум концентрации железистых волосков отмечается на отгибе венчика.

Л.В. Новоселова

К ВОПРОСУ О СИСТЕМАТИЧЕСКОМ РАНГЕ ТРЕХ ВИДОВ *MEDICAGO L.*

Пермский государственный университет, Пермь, Россия

При изучении репродуктивной биологии однолетних видов растений на образцах различного географического происхождения (Ботанические сады мира, коллекция ВНИИ растениеводства им Н.И. Вавилова) выяснилось, что многие из них неверно идентифицированы: образцы семян разного происхождения, но имеющие одно видовое название, оказались различающимися, в то время как семена предположительно разных видов давали одинаковые растения. Это не удивляет, поскольку однолетние виды *Medicago* трудны для определения. Так, К. Lesins, I. Lesins (1979) из 47 образцов под названием

Medicago polymorpha обнаружили 23 неправильно определенных образца. Поэтому первой и большой по объему частью работы стало определение исследуемых растений. Для определения образцов, выращенных из семян, нами использованы гербарные материалы Ботанического института РАН (LE), Московского университета (MW), университета Оксфорда, Ботанического сада Кью (K) и Британского Музея (Лондон) (BM).

В секции *Spigocarpus* E. Small, M. Jomphe (1989), E. Small, B. Brookes (1991) насчитывают 34 вида. Исследователи флоры бывшего СССР выделяют еще 3 вида в этой секции - *M. agrestis* Ten., *M. denticulata* Willd., *M. meyeri* Grun. (Гроссгейм, 1944; Хасанов, 1972, 1981; Васильченко, 1987; Никитин, Гельдиханов, 1988 и др.), но С. Нейн (1963), К. Lesins, К. Lesins (1979), E. Small (1990) считают, что ни одно из этих растений не имеет статуса вида. К тому же зарубежные авторы не учли описанный И.Я. Лачашвили вид *M. talyshensis* Latsch. (Черепанов, 1981; Исмаилова, 1989). Иностранные авторы рассматривают *M. agrestis* Ten. как одну из разновидностей *M. rigidula* (L.) All., *M. denticulata* Willd. используется как синонимическое название *M. polymorpha* L. var *vulgaris* (Benth.) Shinn., а *M. meyeri* Grun. Приводится как один из синонимов *M. minima* (L.) Bart. var *brevispina* Benth.

После детального изучения образцов вслед за А.А. Гроссгеймом (1945), О.Х. Хасановым (1972, 1981), И.Т. Васильченко (1987) мы считаем необходимым включение *M. agrestis* Ten., *M. denticulata* Willd., *M. meyeri* Grun. В секцию *Spigocarpus* в качестве самостоятельных видов. По нашему мнению в секции *Spigocarpus* 38 видов. Соответствующая информация дана в "The Bean Bag" (Novoselova, 1992, 1993).

Е.Л.Нухимовский

КОМУ И ПОЧЕМУ С ЭВОЛЮЦИЕЙ ЖИТЬ ХОРОШО?

Москва, Россия

Поговорим об эволюции (Э), позволив некоторую образность стилю.

1. Об Э желательно больше думать, чем писать. Если уж писать, то только тогда, когда появится опыт и груз фактических знаний, пропитанный пылью экспедиционных дорог или запахами лабораторных экспериментов.

2. Э – одна из высших форм трансформаций, которая пронизывает любые фрагменты Природы (ФП) и Природу вообще, но при этом доминирует одна из ее сторон – развитие. Э – всюдное явление с разными результатами.

3. Э живого возникла из Э неживого, приняв от последней, еще в «колыбели» универсальный «маятниковый» принцип движения от исходного к производному в едином и бесконечном потоке пространства – времени (Нухимовский, 1997).

4. Э живого многоуровнева по форме и содержанию. Первый и обязательный уровень Э: продолжить жизнь, далее – расширить полиморфизм и третье – создать новые виды (типы) живого: органелл, клеток, тканей, органов, биоморф (организмов и синорганомов) и т.д.

5. Известно, что Э идет в популяциях, но сегодня этого мало и надо констатировать, что она идет и внутри организмов (в препопуляциях, коалициях и т.п. системах) подготавливая и накапливая в инфраструктурной борьбе материал к Э видов организмов. Без разнообразия результатов эволюции внутри организмов Э видов была бы невозможна.

6. Разлет «стрел Э» только в одном генеральном направлении – научная утопия. Э свободна в выборе направлений на основе ресурса возможностей и в зависимости от состояния окружающей среды. Главное достижение Э живых ФП – овладение способностью иметь и совершенствовать пластичность.

7. Морфогенетические ряды типов биоморф всегда гипотетичны, строить их сложно, но не под копирку в одну генеральную линию. Не стоит забывать о разнонаправленности Э.

8. Э играет свои спектакли по многим направлениям и по разным рядам признаков. Вид не защищен, у него многоуровневая система выживания. Посмотрим на любопытный результат Э, назвав его принципом самодостаточности или миниатюризации вида: когда какой-либо фрагмент организма (отдельная вегетативная клетка, кусочек ткани, обособленная часть или целый орган), один организм (с самоопылением, апомиксисом, вегетативным размножением) или минимальное их число (два, реже больше) одного вида, способны обеспечить виду восстановление и (или) самостоятельное существование со сменой поколений, то такая система действует как своеобразная служба спасения, которая самодостаточна для сохранения вида при определенном сочетании окружающих условий, являясь «палочкой-выручалочкой» (чаще их несколько) его выживания в экстремальных, даже критических, условиях (простейшей формой существования вида). Не исключено, что принцип самодостаточности видов мог быть использован в прошлом Жизнью для занесения ее «осколков» из других космических миров на некогда безжизненную Землю. Вид защищает себя по-разному: обычно в популяциях, но и в «минималах» (миниатюрных внутривидовых системах). Минимал вида – это показатель его самодостаточности.

9. Соматическая трансформация (кинетопластика) в Э - разнонаправленный процесс. В отношении Э покрытосеменных она работает так: неважно, кто был первым покрытосеменным растением – трава или дерево, важно то, что эти типы биоморф для них были доступны, так как были освоены Э еще раньше, а самое главное в другом, – как предки, так и первые покрытосеменные уже были пластичными, поэтому непринципиально какой тип габитуса для них был первым (шансы на приоритет примерно равные). Разработка проблемы

пластичности биоморф и их видов, определение ее места в Э – задача на сегодня, куда актуальнее, чем гадание о приоритете травы или дерева.

10. Э всюдна и многогранна. С Э – Великой Служанкой Истории Природы, жить хорошо тому, кто ей не мешает или помогает под девизом сохранения Жизни, а еще лучше тому, кто ее понимает, и потому хорошо, что Э ориентирована на свободу выбора направлений, ставя сам процесс выше результатов(!), от которых впоследствии Э не только может, а обязана отказываться, чтобы стремиться к новым. Это она научила монстеру долго упрямиться и извиваться, чтобы в борьбе быть обласканной лучами солнечного света, - многому еще, да и не только монстеру ... Ее результаты важны, часто неосознанно, для тех, кому они достаются, а Э всегда наслаждается только собой как процессом – непобедимостью своей всепроникающей и вечной Свободы. Вот такая она Э и всего лишь под одним углом обзора. Стала ли она ближе?

Е.Л.Нухимовский

СОВРЕМЕННАЯ ЭВОЛЮЦИЯ БИОМОРФОЛОГИИ И ГРЯДУЩИЙ РЕЗОНАНС ЕЕ В СИСТЕМАТИКЕ

Москва, Россия

К началу XXI столетия роль биоморфологии (Бм) резко возросла.

1. Время накопления первичного научного капитала в Бм заканчивается, а история этого процесса весьма поучительная: приоритеты в развитии Бм на протяжении ее истории неоднократно менялись, однако сама наука выдержала испытание временем.

2. Биоморфологи, сознательно или невольно, стали участниками современной тихой революции в своей науке, отказавшись, по сути, от приоритета вегетативного тела при определении жизненных форм (ЖФ), или биоморф, исправив, тем самым, существенный "грешок" Е. Варминга (1884), и стали на равных использовать вегетативные и репродуктивные признаки при описании ЖФ: как организмов и синорганизмов (Нухимовский, 1973, 1980). У "вынужденно пенькового", или вегетативного, приоритета в понимании ЖФ нет будущего, поскольку без репродуктивной системы биоморфа искусственно превращается в пенек.

3. Роль габитуса классиками была преувеличена в объяснении ключевого понятия Бм. Габитус не может быть ЖФ, поскольку не имеет внутренней структуры и сам по себе нежизнеспособен. Габитус только с внутренней организацией ЖФ, которая его порождает и которую он адаптирован прикрывать от воздействий извне, сообща и по отдельности выполняют жизненные функции.

4. Бм в своем развитии впитывает лучшее от других наук, сохраняя свою самобытность и фактуальную сердцевину, которую определяет ее раздел - уче-

ние о жизненных циклах организмов и синорганизмов - биоморфогения, или, что, пожалуй, лучше, - биографика (Бг). В России более, чем где-либо, Бг получила развитие в трудах Т.А. Работнова, школы И.Г. Серебрякова и А.А. Уранова, а еще и многих других (А.П. Пошкурлат, В.Н. Голубев и др.).

5. В наше время оформляются относительные границы Бм, но иногда она склонна выходить из "берегов", влияя на развитие других наук. Если в этом есть польза, то это надо заметить, поддержать, усилить. Прорыв биоморфологического знания вскоре следует ожидать в систематику (С) из биографического раздела Бм.

6. С - один из "китов" современной биологии; без нее как без рук. С нуждается в инъекциях от других наук. У нее нет права замыкаться в себе. Бм, сбросив с себя вегетативную «гордыню», стала осросоужетней и мудрее в вегетативно-репродуктивном облики своего предмета (ЖФ); она ощутила прогрессивную динамику своей сердцевины – Бг, биенис ее пульса, а это способно стимулировать развитие не только Бм в целом, но еще и С. Такова ее особая судьба - быть всегда всем нужной.

7. Какую бы позу не занимали биоморфологи они просто обязаны заниматься Бг, чтобы укреплять сердцевину Бм, ее основное фактическое содержание. В следующем столетии ожидается бурный приток информации о жизненных циклах растений, который неминуемо проникнет и в С. Классические ориентиры С на наиболее консервативные, репродуктивные, признаки оправданы и проверены временем, а биографическая информация (о соцветиях, вегетативных органах, семядолях, продолжительности жизни и т.д.) не разрушит, а дополнит возможности С.

8. Особую роль приобретет в С приток из Бм диагностических признаков и рисунков растений. В биографическом рисунке, выполненном в духе "графического научного реализма", дозировано (без перегрузки стеблями, листьями и т.п.) важно все (последовательность возрастных состояний, увеличение одних и уменьшение других структур, схемы общего вида, масштаб и т.п.). Биографические флоры - произведения трудоемкие и потребуют усилий больших коллективов авторов. Начинать можно с региональных флор, на которых и отработать свод диагностических биографических признаков, способов их выявления и использования.

9. Итак, есть понимание проблемы. Найдутся ли у России резервы, чтобы ради приоритета в этой области, обеспечить ее, вероятнее всего, коллективное решение, хотя бы на примере флоры какого-либо одного региона?

10. В начале XXI столетия С из классической будет трансформироваться в биографическую (динамическую): призрак биоморфологии уже бродит в систематике.

ФЕНОТИПИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ГИБРИДОГЕННЫХ ПОПУЛЯЦИЙ *POA PALUSTRIS* × *NEMORALIS* (POACEAE) НА ТЕРРИТОРИИ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

Томский государственный университет, Томск, Россия

Исследование видового состава рода *Poa* L. на территории Сибири позволило выявить заметное преобладание гибридогенных популяций *P. palustris* L. × *P. nemoralis* L. над чистыми. Для выявления возможных закономерностей варьирования признаков было произведено морфологическое изучение 7 популяций мятликов, произрастающих как на севере Тюменской и Новосибирской областей, так и на юге Томской. Исследованные популяции содержали особи, как явно относящиеся к *P. palustris* и *P. nemoralis*, так и предположительно гибридного происхождения. Учитывая различную экологическую приуроченность *P. palustris* и *P. nemoralis*, исследования проводились как в лесных, так и в луговых сообществах. Каждая из изученных популяций включала от 3 до 6 ценопопуляций, и только тюменская и одна из новосибирских выборок были сделаны из одной ценопопуляции. Для статистической обработки из каждой популяции (за исключением тюменской и новосибирской) было отобрано от 111 до 161 особи. Исследование качественных признаков показало, что во всех выборках комплекса *P. palustris* × *nemoralis* встречались особи как с голой осью колоска, так и с опушенной, однако частоты их встречаемости различались даже в пределах одной популяции. Исследования длины язычка также выявили несоответствие: в отдельных выборках хоть и имелось большинство особей с опушенной осью колоска, позволяющей отнести их к *P. nemoralis*, но по длине язычка они не могли быть отнесены к этому виду. Анализ качественных признаков во всех исследованных популяциях показал, что варьируют они несогласованно, хаотично, связи между ними нарушены, популяции в целом неоднородны даже в пределах одного ценоза.

Для того, чтобы получить более наглядную картину морфологического сходства и различия между отдельными ценопопуляциями данные были подвергнуты дискриминантному анализу. Анализ выборок по 21 количественному признаку, как по сумме вегетативных и генеративных, так и отдельно по генеративным, менее зависимым от внешних условий, и по вегетативным подтвердил высокую гетерогенность популяций и высокую степень наследственной обусловленности морфологического строения.

Исследования морфологического строения популяций показали, что несмотря на непосредственную близость произрастания эти ценопопуляции сохраняют морфологическую обособленность, обусловленную наследственными причинами, что свидетельствует о генетической разнородности этих популяций, сохраняющейся, возможно, благодаря апомиксису.

В свете последних представлений о видообразовании можно было бы предположить, что мы имеем дело с агамным комплексом, роль которого в видообразовании и эволюции в свете последних представлений о видообразовании чрезвычайно велика. По мнению А.С. Кашина, эти комплексы являются следствием интенсивного сальтационного видообразования, по крайней мере синтезогенетического, реализующегося благодаря установлению равновесия между апомиксисом и амфимиксисом. Обязатно половые виды, по мнению Кашина, являются биологическими видами, а апомиктические - это промежуточные формы, часть которых в своем генезисе в состоянии стать полноценными биологическими видами.

Что же на самом деле представляет собой наши комплексы - пока сказать трудно, т.к. цитологического анализа материала не проводилось и вообще этот род на территории Сибири цитологически почти не исследован.

По-видимому, на территории Сибири мы имеем не столько отдельные морфологически обособленные виды, *P.palustris* и *P.nemoralis*, сколько гигантский комплекс, включающий в себя несколько видов, связанных многочисленными разнородными популяциями, уклоняющимися в большей степени то к одному, то к другому родительскому виду.

Несмотря на имеющееся мнение, что в Сибири *P.palustris* в результате интрогрессивной гибридизации почти поглотил *P.nemoralis*, участие в этом процессе не прошло бесследно и для самого *P.palustris*: многие его популяции ныне совмещают признаки как *P.palustris*, так и *P.nemoralis*.

Г.О.Османова, Е.С.Закамская, Н.В.Илюшечкина,

Е.А.Алябышева, Т.В.Микляева, Н.В.Прищепенкова

КЛАССИФИКАЦИЯ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ ТРАВЯНИСТЫХ РАСТЕНИЙ РАЗНЫХ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ

Марийский государственный университет, Йошкар-Ола, Россия

Т.А.Работновым (1947, 1950а, б) впервые было описано однонаправленное развитие сукцессивных ценопопуляций. Им были выделены инвазионные, нормальные и регрессивные ценопопуляции. Л.П.Рысин, Т.Н.Казанцева (1975) и авторы монографии (Ценопопуляции растений, 1976) предложили классификацию инвазионных ценопопуляций. Классификация регрессивных - разрабатывалась рядом авторов (Работнов, 1950 а; Рысин, Рысина, 1966; Рысин, Казанцева, 1975; Жукова, Заугольнова, Смирнова, 1976). Нормальные ценопопуляции были описаны Л.А.Жуковой (1967 а, б; 1968), а в последствии дополнены А.А.Урановым и О.В.Смирновой (1969). Существующая в популяционной биологии классификация нормальных ценопопуляций позволяет разграничить ценопопуляции с одним максимумом. Однако в ценопопуляциях с небольшой выборкой этот максимум может быть смещён, хотя нередко встречаются воз-

растные спектры с двумя максимумами. Л.А.Животовский (2000) предложил двуходовую таблицу для классификации нормальных ценопопуляций, основанную на совместном использовании индекса возрастности (Δ) А.А.Уранова (1975) и средней эффективности (ω). В основу данной классификации положены оценки средних (Δ и ω), полученные по данным всего спектра, в том числе по группам виргинильных и более молодых особей. Поэтому из типа молодых ценопопуляций Л.А.Животовский выделяет зреющие, в которых наблюдается довольно много растений генеративного периода, а термин «молодые» оставляет за ценопопуляциями с большей долей растений, не достигших его.

В настоящее время данная классификация была применена для ценопопуляций *Alisma plantago-aquatica* L., *Asarum europaeum* L., *Polemonium coeruleum* L., *Potentilla erecta* L., *Plantago lanceolata* L., *Valeriana officinalis* L. Исследование и сбор материала проводили в природных фитоценозах Республики Марий Эл и в посадках на агробиостанции МарГУ.

Согласно классификации Л.А.Животовского (2000) все ценопопуляции копытня европейского, большинство природных ценопопуляций частухи подорожниковой, а у валерианы лекарственной как в природе, так и в посадках - являются молодыми. Это можно объяснить активным вегетативным размножением и распадом особей на отдельные партикулы прежде, чем они достигнут состояний, относящихся к нисходящей ветви онтогенеза. Большинство ценопопуляций порожника ланцетолистного были: молодыми и переходными, единично встречаются зрелые, стареющие и старые. Зреющих не обнаружено. Такое разнообразие типов нормальных ценопопуляций у данного вида связано с морфологической пластичностью подземных органов, что приводит к формированию разных биоморф (Жукова, Османова, 1999). У частухи подорожниковой единично встречаются зреющие и зрелые, а у синюхи голубой и лапчатки прямостоячей молодые, переходные и стареющие ценопопуляции представлены в равной степени, что вероятно можно связать с разными типами онтогенеза (Жукова, 1995).

Таким образом, существующие классификации основаны на разных критериях, поэтому и возрастной статус ценопопуляции они будут оценивать по-разному. Целесообразно использование как старых, так и новой классификаций ценопопуляций, поскольку необходимо сопоставление полученных ранее материалов с новыми описаниями ценопопуляций.

Авторы выражают благодарность д.б.н., профессору Л.А.Животовскому и профессору Л.А.Жуковой за консультации.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 98-04-49294.

В.В.Павлов

ЖИЗНЕННАЯ ФОРМА *LIMONIUM SUFFRUTICOSUM* (L.) O. KUNTZE.

Херсонский государственный педагогический университет, Херсон, Украина.

Проводя плановые полевые исследования на территории Северного Присавашья нами найден *Limonium suffruticosum* (L.) O. Kuntze. В литературных источниках вид характеризуется как полукустарничек. Наша задача уточнить жизненную форму *L. suffruticosum*.

У *L. suffruticosum* главный корень хорошо развит только у молодых растений. У зрелых генеративных растений формируется сильно разветвленная поверхностная одноярусная придаточная корневая система. Главный побег формирует один ствол от 5,5 до 9,5 см высоты и 1,8-2,3 см в диаметре, постепенно его рост приостанавливается, он наклоняется и полегает. У него образуются многочисленные разветвлённые боковые веточки, из которых нижние наиболее сильные и разветвленные, они также стелются по земле, восходящие только их верхушки. У генеративных растений образуется разветвленная чашевидная форма. В прегенеративном периоде рост главного и боковых побегов моноподиальный, ветвление базитонное. В генеративном периоде верхушечные меристемы главного и боковых побегов переходят в генеративное состояние, формируя восходящие цветоносные побеги, которые после плодоношения полностью отмирают. Рост боковых скелетных осей монохазально продолжают верхние боковые почки, которые начинают расти еще до отцветания терминального побега. На следующий год их меристема тоже перейдет в генеративное состояние. Перевершинивание происходит ежегодно. Из описанного видно, что название «полукустарничек» не совпадает с критериями жизненной формы, в понимании И. Г. Серебрякова (1954,1962). Жизненная форма у *L. suffruticosum* отличается от полукустарничковой: 1) отсутствием главного корня, который функционирует всю жизнь; 2) наличием хорошо развитых придаточных корней; 3) отсутствием отмирающих частей скелетных побегов (у *L. suffruticosum* отмирают только цветоносные побеги). Таким образом для *L. suffruticosum* характерно: 1) образование и сохранение на протяжении всей жизни главного стволика, от которого отходят многочисленные ветки; 2) наклонение, полегание и приостановка роста главного побега; 3) наличие нижних наиболее сильных и разветвленных осей с восходящими верхушками, которые лежат на грунте – это признаки стланничковой жизненной формы.

Таким образом, *L. suffruticosum* – стланничковый кустарничек.

В.В.Павлов

МОДЕЛЬ ПОБЕГООБРАЗОВАНИЯ *TRIGLOCHIN MARITIMUM* L. И *T. PALUSTRE* L. (*JUNCAGINACEAE*) В УСЛОВИЯХ СЕВЕРНОГО ПРИСИВАШЬЯ.
Херсонский государственный педагогический университет, Херсон, Украина.

Биоморфологический анализ растений имеет большое значение для уточнения системы таксономических признаков разных видов и родов. К важным признакам жизненной формы относится модель побегообразования, концепцию последней применительно к многолетним травам разработала Т.И. Сребрякова (1977, 1979, 1981, 1989). Исследования проводились на территории Северного Присивашья в течение 1998-2000 г. Объектами исследования явились *Triglochin maritimum* L. и *T. palustre* L. это летнезимнезеленые гори-горизонтально эпигеогенно-короткочорневищные кистекорневые вегетативно-неподвижные плотнокустовые моноподиально-розеточные травянистые много-летники. Высота растений 10-90 см, цветение поздневесеннее, позднелетнее. Мезоксерофиты, гелиофиты, галофиты. Растут на солончаковых лугах.

У проростков и ювенильных растений функционирует главный моноподиально-розеточный побег с укороченными междоузлиями, он нарастает верхушкой, образуя ортотропный розеточный прирост, придаточная система корней слегка погружает его в почву, образуя первый участок эпигеогенного корневища. В пазухах фотосинтезирующих листьев закладываются только вегетативные почки. У молодых вегетативных растений начинается ветвление и формируется плотнокустовая жизненная форма, состоящая из 8-14 хорошо развитых розеточных побегов и короткого горизонтального корневища с пучками придаточных корней. Молодые генеративные растения состоят из 8-16 моноподиально-розеточных побегов с 1-2 пазушными цветоносами, после отмирания которых не остаётся резидов. В зрелом генеративном периоде растения наиболее мощные - плотный куст состоит из 15-26 скелетных розеточных побегов. В этой возрастной группе перестаёт функционировать верхушечная меристема главного и части боковых скелетных побегов, при этом центральная часть плотного куста начинает постепенно отмирать. У стареющих генеративных растений начинается нормальная партикуляция, которая постепенно переходит в сенильную. В постгенеративном периоде партикулы содержат несколько ослабленных розеточных побегов без пазушных цветоносов.

Таким образом, у *T. maritima* и *T. palustre* типичная моноподиально-розеточная модель побегообразования с двумя типами резко специализированных и непереходящих друг в друга побегов – скелетных многолетних коротко-метамерных и пазушных цветоносных однолетних.

НЕКОТОРЫЕ ПАРАМЕТРЫ ГОРОДСКОЙ ФЛОРЫ (НА ПРИМЕРЕ Г.БРЯНСКА) Брянский госпедуниверситет, Брянск, Россия.

В последнее время возрос интерес исследователей к флорам урбанизированных территорий и особенностям их формирования (Чичев, 1981, Игнатьева, 1987, Ильминских, 1982, 1993). Материалы о современном состоянии городской флоры и прогноз ее возможных изменений необходимы для комплексного изучения природы, оценки антропогенной трансформации окружающей среды.

Флоры городов Брянской обл. до сих пор не изучены. Отдельные данные о составе этих флор иногда встречаются в геоботанических и флористических работах (Алексеев и др., 1975, Алексеев, Макаров, 1977; Босек, 1975, 1980; Булохов и др., 1975, Булохов, Величкин, 1998; Скворцов и др., 1982).

Брянск расположен на стыке зон широколиственных и хвойно-широколиственных лесов. Более 2/3 территории города находится в долине р. Десны, на 1-2 песчаных террасах. Другая часть территории, расположенная на правобережье, представлена ландшафтами ополей с серыми лесными почвами.

Флора г. Брянска, включая территорию лесопарков, к настоящему времени исследования составляет 516 видов, входящих в состав 299 родов и 83 семейств. Основу ее составляют покрытосеменные растения, насчитывающие 501 вид (97,1%); среди них преобладают двудольные – 383 (77,4%).

На долю 10 ведущих семейств приходится 294 вида, 57% флоры: Asteraceae (62), Poaceae (55), Brassicaceae (27), Rosaceae (26), Fabaceae (25), Lamiaceae (24), Cyperaceae (22), Caryophyllaceae (19), Ranunculaceae (17), Polygonaceae (17). В систематическом спектре усилили свои позиции семейства, являющиеся “поставщиками” сорных растений - Brassicaceae, Chenopodiaceae, Polygonaceae. Большинство видов флоры - травянистые растения (89,1%). Среди них преобладают травянистые многолетники (58,9%). Наиболее обильно представлены следующие (по И.Г.Серебрякову): длиннокорневищные (19,6%), короткокорневищные (13,6%), стержнекорневые (12,0%) и рыхлодерновинные (6%). Вторая по численности группа – однолетники (20,5%), кроме того, в составе флоры присутствуют одно-двулетники (2,7%).

В спектре жизненных форм (по К.Раункьеру) доминируют гемикриптофиты – 54,0%, терофиты составляют – 21,5%, фанерофиты – 11,1%, геофиты – 7,8%, гидрофиты – 3,5%, хамефиты – 2,1%.

Ведущее положение во флоре города занимают виды с евроазиатским (40,7%) и европейским (24,6%) типом ареала. Урбанофлора неоднородна в отношении составляющих ее географических элементов. Ведущую роль играют виды плуризонального флористического комплекса (46,5%). Этот комплекс объединяет луговые, водные, прибрежно-водные и сорно-рудеральные растения, формирующие азонально-зональную растительность. Неморальные виды

составляют 11,4%, суббореальные – 6,6%. Вклад суббореального, южносибирского, понтического, субпонтического геоэлементов менее 5%.

Современное состояние региональных флор характеризуется значительным усилением в ней роли синантропного элемента (Туганаев, Пузырев, 1988; Флора Липецкой области, 1996).

Ядром синантропной флоры г. Брянска являются апофиты – 171 вид (65,5%), адвентивных видов насчитывается 90 (34,5%). Это довольно высокий показатель, во флоре города синантропные виды составляют – 50,6%, а степень адвентивизации составляет – 17,4%.

По способу заноса и степени натурализации большинство адвентивных видов являются ксенофитами (82,2%) и эколофитами (71,1%). Число агрофитов невелико – 13 видов (9,6%). Большинство адвентивных видов являются теплолюбивыми степными и полупустынными растениями, мигрирующими из более южных районов России и Средиземноморья.

Признаками урбанofлоры можно считать следующие: 1) усиление позиции адвентивного элемента; 2) заметное преобладание видов плоризонального комплекса; 3) возросшее значение синантропных растений семейств *Ranunculaceae*, *Polygonaceae*; 4) усиление роли однолетников в спектре биоморф; 5) из результатов систематического и географического анализа следует, что зона оказывает определенное влияние на урбанofлору.

И.В. Панкратова

РОЛЬ САКСАУЛА В ФОРМИРОВАНИИ АССИМИЛИРУЮЩЕЙ МАССЫ ФИТОЦЕНОЗОВ ПОБЕРЕЖЬЯ АРАЛЬСКОГО МОРЯ

Российский государственный педагогический университет, С.-Петербург, Россия.

Исследования проводились с 1980 по 1991 г. на песчаном обнажающемся побережье Аральского моря (о. Барса-Кельмес). Экотопы, вышедшие из-под моря в 80-е годы, заняты однолетне-солянковыми (*Salsola* spp.) и лебедовыми (*Atriplex tatarica*) неустойчивыми сообществами. Следующий этап (обнажение дна 70-х годов) характеризуется монодоминантными фитоценозами аристариды перистой (*Stipagrostis pennata*). В них появляются инвазионные популяции саксаула черного (*Haloxylon aphyllum*), образованные прегенеративными особями. Плотность популяции не более 100 особей/га. Грунтовые воды поддерживаются на глубине 70-110 см благодаря фильтрации морских вод. Это обеспечивает запас воды в полуметровом слое почвы равном 122-210 мм. Следующая стадия связана с новейшей Аральской террасой (обнажение 60-х годов). Господствующие здесь аристаридники образованы нормальными полночленными популяциями. Саксаул также представлен разновозрастными популяциями (прегенеративные и генеративные возрасты). Плотность достигает 135 особей/га. Уровень грунтовых вод 1,5-1,8 м. Общий запас воды в полуметровом слое 14-

29 мм. Сукцессионный ряд прерывается реликтовой авантюной, покрытой псаммофильными древесно-кустарниковыми сообществами с участием видов *Tamagix*, *Calligonum*, *Haloxyton* и прерываемыми пятнами аристидников.

Завершающая стадия зарастания побережья связана с Новоаральской террасой, имеющей возраст около 400 лет. Это выровненные уплотненные пески с развитой почвой и комплексом эфедрово-джузгуновых (*Ephedra distachya* + *Calligonum* ssp.) и черносаксауловых фитоценозов. Грунтовые воды вскрываются на глубине 3,5-4 м. Запас воды в метровом слое почвы 28-30 мм. Плотность саксаула 731 в джузгуннике и 2750 особей/га в саксаульнике. Изменение роли саксаула в процессе развития растительности хорошо прослеживается при сравнении надземной ассимилирующей фитомассы. Так, на первом этапе она достигает 0,48 ц/га (20% от общей ассимилирующей массы фитоценоза), на следующем этапе она возрастает до 1,14 ц/га (30% от общей массы). В комплексе на Новоаральской террасе в эфедровом джузгуннике она составляет 2,82 ц/га (8% от общей массы), а в эфедровом саксаульнике 19,8 ц/га (45% от общей массы). Таким образом, при общем нарастании ассимилирующей массы черного саксаула по мере развития его популяции от инвазионной до нормальной полночленной ее доля в фитоценозе изменяется незначительно. Важнейшей причиной этого является сходная динамика популяций других видов, образующих фитоценозы с участием саксаула.

Однако такая закономерность характеризует лишь общие особенности продукционного процесса. Что касается конкретных лет за весь период наблюдений, то можно говорить о значительных колебаниях этих показателей. Так, для первого этапа абсолютные показатели колеблются от 0,26 до 0,76 ц/га (в процентном выражении от 8,2% до 31,5%). На втором этапе они составляют соответственно 0,48-2,73 ц/га и 8,5%-46,5%. В уплотненных песках масса ассимилирующих побегов изменяется в больших масштабах. В эфедровом саксаульнике она колеблется от 6,2 до 58,9 ц/га (13%-52,2%). Как известно, в пустынных фитоценозах разногодичные колебания фитомассы достигают значительных величин. В нашем случае на первых этапах абсолютные величины ассимиляционной фитомассы изменяются в 3-6 раз, а в заключительном комплексе от 10 до 14 раз. Такая разница связана с лучшим водоснабжением на первых этапах сукцессионного процесса.

О.Н.Пересторонина

СИСТЕМАТИКА РОДА PTERIDIUM GLED. EX SCOP. ЕВРОПЕЙСКОЙ
РОССИИ И СОПРЕДЕЛЬНЫХ ТЕРРИТОРИЙ

Вятский государственный педагогический университет, Киров, Россия.

Систематика рода *Pteridium* в последнее время находится в центре внимания зарубежных ученых (Tryon, 1941; Page, 1976, 1990; Page and Mill, 1994,

1995). Часть авторов (Copeland, 1947; Christensen, 1938; Tryon, 1941; Page, 1976) считают папоротник – орляк монотипным видом (*P. aquilinum* (L.) Kuhn) с обширным ареалом.

В монографии рода R.M. Tryon (1941) выделено внутри него два подвида: *subsp. tyricum* Tryon (= *subsp. aquilinum*) и *subsp. caudatum* (L.) Bonap. и значительное число географических рас. Внутри *P. aquilinum subsp. tyricum* для территории России отмечено две разновидности: в европейской части - *var. tyricum* Tryon (= *var. aquilinum*), в азиатской части, а также из севере и в центре Европейской России - *var. latiusculum* (Desv.) Underw. ex Heller.

Таксономия орляка для Западной Европы детально изучена. C.N. Page (1995) указывает для Европы два вида *Pteridium*: *P. aquilinum* (с тремя подвидами: *subsp. aquilinum*, *subsp. atlanticum* C.N. Page, *subsp. fulvum* C.N. Page) и *P. pinetorum* C.N. Page et R.R. Mill (с двумя подвидами: *subsp. pinetorum*, *subsp. osmundaceum* (Christ) C.N. Page).

На территории СНГ таксономия орляка мало исследована, хотя А.В. Фомин (1912) отмечал для Кавказа и Крыма несколько мелких форм, из которых наиболее характерной оказалась южная форма *P. aquilinum* f. *lanuginosum* (Bory ex Willd.) Hook. Позднее А.А. Гроссгейм (1939) обнаружил для Кавказа особый вид - *P. tauricum* V. Krecz. ex Grossh.

В настоящее время изучение изменчивости *Pteridium* на территории Европейской России, Крыма и Кавказа приобретает особый интерес, так как это позволит уточнить таксономию рода для всей континентальной Европы и сопредельных стран.

Целью работы было изучение внутривидового разнообразия рода на территории Европейской России, Крыма и Кавказа. Материалом служили наблюдения в природе (17 популяций на территории Европейской России, 7 популяций – в Крыму и на Кавказе) и просмотр гербарных коллекций в LE, MW, MHA, MOSP и Никитском ботаническом саду (более 1000 образцов). Учитывали 19 морфологических и биологических признаков, пять - впервые.

На всей исследованной территории растения орляка обладают одной и той же жизненной формой (безрозеточный геофит с длинными гипогейными корневищами), связанной с одинаковым строением подземных органов и сходным типом вай – трижды перисто расчлененных. Вайи имеют хорошо выраженный черешок, базальная часть которого и филлоподий скрыты в почве. Тип спороношения во всех регионах сходен: сорусы линейные, краевые, с двумя индузиями, один из которых (внутренний) слабо развит.

Растения сходны также по экологической приуроченности, поскольку повсюду тяготеют к светлым (сосновым, мелколиственным) лесам, реже встречаются в широколиственных, но, главным образом, в разреженных, а также на вырубках. На исследованной территории орляк часто приурочен к нарушенным, сериальным сообществам (вырубкам, послелесным лугам, заброшенным

садам, плантациям чая на Кавказе и т. д.). Эту связь орляка с нарушенными местообитаниями неоднократно подчеркивали разные исследователи (Ершова, 1970, 1975; Шорина, Ершова, 1990; Page, 1976, 1990 и др.). Морфологическое и экологическое сходство исследованных растений, дает основание отнести их к одному виду - *Pteridium aquilinum*.

Детальное изучение строения листовой пластинки, и в частности, анализ числа пар перьев первого и второго порядков, а также характер опушения позволяет считать, что *P. aquilinum* на исследованной территории представлен тремя подвидами, изолированными друг от друга географически: *subsp. aquilinum* - на Восточно-европейской равнине, *subsp. brevipes* (Tausch) Wulf - в Крыму и *subsp. transcaucasica* (Rupr.) Perestoronina, comb. et stat. nova, ined. - на Кавказе.

Л.В.Прокопьева, Т.А.Полянская

НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ ОРГАНИЗАЦИИ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ
VACCINIUM VITIS-IDAEA L. И *V. MYRTILLUS* L.

Марийский государственный университет, Йошкар-Ола, Россия

Брусника обыкновенная (*Vaccinium vitis-idaea*) и черника обыкновенная (*V. myrtillus*)- явнополицентрические длиннокорневищные кустарнички, часто являющиеся доминантами травяно-кустарничкового яруса лесных фитоценозов.

Цель работы – изучение особенностей структуры явнополицентрических систем и ценопопуляций (ЦП) брусники обыкновенной и черники обыкновенной. Исследования проводились на охраняемых территориях Республики Марий Эл: ГПЗ «Большая Кокшага» (брусника) и НП «Марий Чодра» (черника). Изучались особенности формирования явнополицентрических систем и возрастная структура 4 ЦП брусники и 15 ЦП черники.

На начальных этапах онтогенеза (р, j, im) растения представлены моноцентрическими особями. Начало образования явнополицентрических систем у обоих видов начинается в виргинильном состоянии.

Диагностическими признаками онтогенетических состояний генет черники обыкновенной являются степень развития явнополицентрической системы, обусловленная развитием корневищ-ксилоризомов и отбегов, корневой системы, формированием парциальных кустов и структура первичного побега (длина годичного побега, количество и размеры листьев на годичном побеге, в меньшей степени – форма листьев и длительность возрастного состояния). Для явнополицентрических систем брусники выделение первичного куста очень затруднительно, так как он достаточно быстро отмирает. Поэтому определение возрастных состояний явнополицентрических систем у этого вида возможно лишь по соотношению и числу парциальных кустов (рамет) разных возрастных состояний, а также по степени разветвленности явнополицентрических систем.

Все изученные ЦП брусники являются нормальными, полночленными, с максимумами на средневозрастных генеративных парциальных кустах и на имматурных особях. Большая доля средневозрастных генеративных парциальных кустов объясняется тем, что в эту группу входят и те парциальные кусты, которые по всем признакам определены как генеративные, но временно не цветут и не плодоносят. Они играют значительную роль в жизни ЦП брусники, так как позволяют удерживать занимаемую видом территорию и обеспечивают приток дополнительных питательных веществ в корневище, чем способствуют вегетативному разрастанию особи и, соответственно, обеспечивают вегетативное самоподдержание ЦП. ЦП брусники являются переходными между молодыми и зрелыми (индексы возрастности 0.37-0.41).

Все изученные ЦП черники являются нормальными, из них 6 неполночленные, с максимумами на имматурных, виргинильных и субсенильных возрастных группах. Доля генеративной фракции незначительна (1-35%) в связи с сильной антропогенной нагрузкой в НП "Марий Чодра" (вытаптывание, выпас скота). Невысокие индексы возрастности (0.17-0.32) свидетельствуют о том, что большинство ЦП черники молодые.

Таким образом, несмотря на то, что брусника и черника имеют сходные жизненные формы, они имеют разную организацию ЦП, что, скорее всего, связано с различной антропогенной нагрузкой в исследованных ЦП.

Авторы выражают признательность своим научным руководителям д.б.н. Н.В. Глотову, д.б.н. Жуковой и к.б.н. Э.В. Шестаковой за советы и замечания.

Работа выполнена при поддержке НП "Университеты России - фундаментальные исследования" (грант 7-1645) и гранта РФФИ "Пространственно-временная организация природных популяций растений" (№ 98-04-49294).

Н.Г. Прилепский, Е.А. Карпухина, П.Ю. Жмылев,
А.Рибау, Н.Е. Чубарова, А.Шоттл.

ФЕНОЛОГИЧЕСКАЯ ПЛАСТИЧНОСТЬ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ ХВОЙНО-ШИРОКОЛИСТВЕННОЙ ЗОНЫ.

Экологический факультет РУДН, Биологический факультет МГУ, Москва, Россия;
Лесная служба США, Вашингтон, США; Метеообсерватория МГУ, Москва,
Россия; Научная станция Скалистых гор, Форт-Коллинз, Колорадо, США.

Индивидуальная изменчивость сезонного развития растений обычно рассматривается в свете локальных адаптаций, адаптационного полиморфизма или фенологических модификаций в гетерогенной среде (Went, 1949; Bliss, 1956; Rathcke, Lacey, 1985; Fox, 1990; Widen, 1991, et al.). На территории Звенигородской биологической станции МГУ (Одинцовский район Московской обл.) с 1999 г. проводятся многолетние стационарные исследования в рамках международного проекта «Влияние изменения метеопараметров и солнечной

радиации на фенологию растений южно-таежных и хвойно-широколиственных лесов Средней России*)». Объектами исследования выбраны 18 модельных видов (кустарнички, травянистые многолетники и однолетники). Фенологические наблюдения за маркированными особями (побегами) проводятся по методике И.Г.Серебрякова (1954) в 7 типах местообитаний: сероольшаник, хвойно-широколиственный лес, сосново-сфагновый лес, елово-зеленомошный лес, елово-березовый лес, поляна в еловом лесу и поляна в елово-березовом лесу. Изменения микро- и макроклиматических параметров регистрируется с использованием переносных и стационарных датчиков. В 2000 г. особое внимание было уделено экологической и индивидуальной фенологической изменчивости модельных видов. Для каждого вида условно были выделены «оптимальные» и «субоптимальные» местообитания. Так, для светолюбивого растения, как *Solidago virgaurea* L., условия под пологом елового леса рассматривались как «субоптимальные», в отличие от местообитаний в елово-березовом лесу или на небольших лесных полянах. Уровень индивидуальной изменчивости в различных местообитаниях оценивался по значениям коэффициента вариации и стандартного отклонения. Наибольшая изменчивость продолжительности фенофаз наблюдалась в «субоптимальных» местообитаниях для каждого вида. Возможно, это связано с тем, что в «субоптимальных» условиях растения более чувствительны к гетерогенности среды, чем в «оптимальных». В 2000 г. из-за значительного превышения среднегодовой нормы облачных дней и количества осадков микроклиматические различия местообитаний были сглажены (доля ФАР, t° почвы и воздуха, влажность почвы). В связи с этим, можно предположить, что фенологическая пластичность если не всех, то некоторых видов в «субоптимальных» местообитаниях связана с локальными адаптациями. Очевидно, это относится к растениям с преимущественным вегетативным размножением (*Ajuga reptans* L., *Goodyera repens* R.Br. и др.), которые отличаются высокой фенологической пластичностью во всех местообитаниях. Возможность такого сценария подтверждается данными по фенологической пластичности других видов (Abbott, 1976; Morisset, Boutin, 1984; Widen, 1991).

Исследования проводятся при финансовой поддержке Лесной службы США и административном участии Американского Фонда Гражданских исследований и Развития.

С.К. Пятунина, А.Г. Еленевский

ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ ЗНАЧИМОСТЬ ПРИЗНАКОВ В ГРУППЕ *GALIUM BOREALE* L. - *G. RUBIOIDES* L.

МПГУ, Москва, Россия

Разграничение видов в комплексе *Galium boreale* L. - *G. rubioides* L. издавна вызывает трудности у флористов. Эти виды имеют перекрывающиеся

ареалы, что затрудняет их изучение, т.к. в зоне контакта возможно образование гибридов, которые сложно определить. Нами была изучена изменчивость морфологических признаков, которым традиционно придается таксономическая значимость в этой группе.

Материалом послужили исследования в природных популяциях, а также просмотр гербарных коллекций MOSP, LE, МНА. При обработке полученных данных мы использовали методы одномерной и многомерной статистики. Выявлено, что единственным четким диагностическим признаком является опушение плодов. У *G. boreale* L. плоды покрыты крючковидными волосками, у *G. rubioides* L. они совершенно голые. Этот признак указывается во всех источниках, начиная с Линнея (1753), который поместил эти виды в разные группы (с "опушенными" и "неопушенными" плодами) и заканчивая последними флорами (Фл. СССР (1958), Фл. Европейской части СССР (1978), Фл. Еуропаеа (1976) и др.).

Однако вариабельность в размерах, форме листовой пластинки, опушении стебля, листьев, прицветников привела к тому, что в пределах *G. rubioides* L. в разное время описаны таксоны *G. articulatum* Lam.(1791), *G. physocarpum* Ledeb.(1844), *G. volgensе* Pobed. (1958). Последний был впоследствии сведен Победимовой (1978) в синонимы к *G. articulatum* Lam. *G. articulatum* Lam. приводится для южных районов Европейской части, а также для Крыма и Кавказа и имсет более крупные, чем у *G. rubioides* L. листья (до 8-10см, а не 5-7 см), опушенные длинными (а не короткими) волосками прицветники (1949, 1958, 1978). *G. physocarpum* Ledeb. (описан из Астрахани), произрастая в пределах ареала *G. rubioides* L., но преимущественно в долинах рек, отличается от последнего вздутыми плодами. Нами было выявлено, что по форме и размерам листа это весьма вариабельная группа, хотя в северной части ареала встречаются в основном растения, соответствующие признакам *G. boreale* L. (узкие листья 3-4 см, опушенные плоды). В отдельных областях (Оренбургская область) встречаются растения с размерами листа *G. rubioides*, но с опушенными плодами как у *G. boreale*. Число их незначительно и указывает на возможность гибридизации между видами. Имеются растения с более крупными, чем у типичного *G. rubioides* L. листьями, однако, остальные признаки полностью соответствуют *G. rubioides* L., что не позволяет нам выделять *G. articulatum* Lam. в отдельный таксон. В пределах ареала *G. rubioides* встречаются и растения со вздутыми плодами (*G. physocarpum*). Но опушение прицветников сильно варьирует: есть растения с сильно опушенными и слабо опушенными прицветниками, что не позволяет считать этот признак диагностическим. Поэтому на наш взгляд целесообразно считать *G. physocarpum* синонимом *G. rubioides*.

Работа поддержана грантом РФФИ № 99-04-48757.

ИЗМЕНЕНИЕ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА НА ОХРАНЯЕМОЙ ТЕРРИТОРИИ В УСЛОВИЯХ ГОРОДА

Уральский государственный университет им. А.М. Горького, Екатеринбург, Россия

Одним из крупных зеленых насаждений восточной окраины города Екатеринбурга является лесопарк им. Лесоводов России, на территории которого расположен Ботанический сад Уральского государственного университета, занимающий площадь 10 га. В настоящее время Ботанический сад находится в зоне действия оживленных автотранспортных магистралей, действующей железной дороги, асфальтобетонного завода и нефтебазы, которые оказывают определенное влияние на состояние окружающей среды.

Освоение территории сада началось в 1969 году, а геоботаническая характеристика впервые осуществлена в 1971 г. А.Н. Полежаевым под руководством Б.П. Колесникова. Были выявлены и описаны следующие лесные и лугово-болотные участки ассоциаций: сосняк щучково-манжетково-снытьевый, сосняк щучковый, сосняк осоково-щучковый, луг щучково-манжетково-снытьевый, луг щучковый, луг осоково-щучковый, луг щучково-осоковый с вейником, луг щучково-осоковый с таволгой и осотом, луг щучковый с осокой. В 1999 г. нами была проведена оценка отдельных участков естественной растительности, сохранившейся на территории Ботанического сада. В результате дан полный анализ флоры, охарактеризована структура сообществ и выявлены основные динамические тенденции. Так из 103 видов растений, отмеченных в 1971 г. сохранилось 75, причем исчезли типично лесные виды: брусника, черника, майник двулистный, линнея северная, костяника, ожига волосистая, орляк, а также осока дернистая, пузырчатая и другие виды пересушенных местообитаний в связи с осушением территории. Сохранилось преобладание рудеральных и луговых видов. При организации территории сада по рекомендации А.П. Полежаева был частично сохранен сосняк щучково-манжетково-снытьевый как наиболее представительный по площади и ценный в историческом и эстетическом отношениях. Состав его за 30 лет несколько изменился. Современный состав растительных сообществ отражает этапы освоения территории и включает в разной степени синантропизированные лесные и луговые сообщества, а также рудеральные группировки.

В настоящее время на территории Ботанического сада проводятся работы по созданию мини-резервата для восстановления растительных сообществ (сосново-еловых лесов Среднего Урала, сосново-елово-липовых лесов Приуралья, луговых и лугово-степных сообществ Урала), а также сохранения и изучения популяций отдельных видов растений из числа редких и исчезающих.

ФЛОРОГЕНЕТИКА КАК НАУКА

Орловский государственный университет, Орел, Россия

Флорогенетика – наука биологического цикла, изучает «историю флор земного шара, их зарождение (генезис), миграции и трансформации в связи с геологическими процессами, происходившими на Земле, иначе говоря, в связи с геоисторическими условиями» (Попов, 1963).

Проблемами флорогенетики занимался А. Энглер (Engler, 1916). Восприняв идеи последнего, М. Г. Попов чётко определил предмет и логично решал задачи флорогенетики в работах с 1929 по 1963 гг. Некоторые основные представления флорогенетики освещались выдающимися флористами и ботанико-географами России Е. М. Лавренко (1938, 1942) и А. И. Толмачёвым (1948–1986). Большой вклад в развитие этой науки внесли Р. В. Камелин (1969, 1973, 1987), А. Г. Еленевский (1975), Б. А. Юрцев (1976). При решении вопросов происхождения флоры Европейской России, Кавказа, Южного Урала, Белоруссии делались попытки флористического анализа А. Л. Харадзе (1974), В. И. Радыгиной (1980), Г. В. Вынаевым (1984), Л. В. Рязановой (1987), Т. Б. Решетниковой (1995) и А. С. Зерновым (1999) и др..

Тем не менее, базовое понятие и отношение флорогенетики к другим наукам до сих пор дискутируется. Анализ понятия флорогенетики как науки и её положение среди других наук был дан Р. В. Камелиным (1969). Автор отождествляет понятие флористики и флорогенетики, характеризуя последнюю как науку «о составе и генезисе естественных флор в связи с эволюцией слагающих эти флоры растений в конкретных геоисторических условиях»; однако, наука о составе флоры – флористика – раздел общей геоботаники, а флорогенетика – наука о генезисе флоры, очень близка к систематике растений, хотя и систематика, и флористика используют метод и данные флорогенеза, также как и флорогенетика базируется на данных этих наук, кроме того, и других ботанических дисциплин, в том числе палеоботаники, палеоклиматологии, геологических и географических наук.

Флора – «гетерогенная система, состоящая из контрастных совокупностей видов, разделённых внутри элементарных региональных флор эколопологически, а в более крупных региональных флорах – также географически» (Юрцев, 1987). Согласно многим авторам, предлагаются следующие аспекты анализа флоры, или категории элементов флоры: генетический, миграционный, исторический и географический. Б. А. Юрцев и Р. В. Камелин (1987) совершенно справедливо синонимизируют исторический и генетический с историко-типологическим элементом. Заслуга авторов – попытка приведения в систему основных понятий сравнительной флористики и флорогенетики.

В флористических работах применяется давно так называемый анализ, сопровождаемый простыми подсчётами таксонов, жизненных форм и других показателей, фактически это не анализ, а обзор флоры. Истинным можно считать только флорогенетический анализ конкретных таксонов, при этом выясняются: 1 – таксономический ранг; 2 – систематические связи с другими таксонами. На основании этого выявляются центр возникновения предковой группы и соответственно генетический элемент флоры. На основании палеоклиматических, палеогеологических, палеогеографических данных мы судим о времени возникновения таксона, о времени вхождения в данную флору и миграционных путях.

Для решения этих задач просматривается максимально возможный гербарный материал. широко используются наблюдения в природе. обобщаются литературные данные, главным образом, монографические сводки.

В результате вскрываются глубинная сущность флоры, решаются вопросы таксономии, реликтовости и эндемизма.

Е.В.Разгарина

ОНТОГЕНЕЗ ВЕГЕТАТИВНОГО ПОТОМСТВА У ПАПОРОТНИКОВ ПРИ ЖИВОРОЖДЕНИИ (НА ПРИМЕРЕ *ASPLENIUM BULBIFERUM* FORST.).

МПГУ, Москва, Россия

Asplenium bulbiferum Forst. или Костенец луковичноносный - травянистый короткочерешковый наземный вечнозеленый розеточный папоротник, который встречается в тропических и субтропических лесах (Австралия, Ю. Америка, О-в Норфолк, Нов. Зеландия). На своих фертильных и стерильных вайях он образует выводковые почки, поэтому его относят к группе живородящих папоротников.

Выводковые почки обычно размещены по всей верхней поверхности пластинки вайи. Быстрее развиваются почки находящиеся по краям и вблизи верхушки пластинки. Эти почки становятся заметными в виде небольших зеленоватых бугорков незадолго до окончательного развертывания родительской вайи. Постепенно почки покрываются чешуями - эмергенцами. Через 1 - 1,5 месяца начинается прорастание выводковой почки. Первая ювенильная вайя короткочерешковая с цельной крупногородчатой по краю пластинкой. Последующие 3-4 ювенильные вайи черешковые однажды перистораздельные с тройчатыми долями. На 3-4 ювенильной вайе уже могут образовываться по 1-2 дочерних выводковых почек. Шестую вайю по форме можно отнести к имматурным. Она длинночерешковая триждыперистая с линейной формой перышек и образует на нижней поверхности 2-4 соруса. Все вайи молодого растения разворачиваются с интервалами в 6-9 недель. Придаточные корни закладываются по одному в основании каждой вайи.

Растеньица с 7-8 вайями через 1-1,5 года могут опадать с материнской вайи. Однако, чаще дочерние растения укореняются при полегании родительского листа на землю. В этих случаях зачаточные корни соприкасаются с субстратом, что стимулирует их видимый рост. Через 1-2 недели после начала их видимого роста они могут достигать в длину 1-2,5 см и начинают ветвиться. Вайи продолжают отрастать почти с теми же интервалами, что и на родительской вайе (7-8 недель). За один год на одном растении вегетативного происхождения может развернуться 10-12 вайй. Из них 8-9 вайй - стерильные (без сорусов и спорангиев) и 2-3 фертильные (с сорусами). Количество фертильных вайй увеличивается с возрастом. 2-3-летние самостоятельно живущие растения имеют до 14-15 вайй, как стерильных (7-8) так и фертильных (6-7).

Таким образом, жизненный цикл спорофита *Asplenium bubiferum* Forst. при живорождении очень короткий. Он занимает около 6 месяцев с момента образования почки на материнской вайе до возникновения зачатка выводковой почки на вайе дочернего спорофита, еще не отделившегося от материнского. Период, необходимый для формирования спорангиев и сорусов на дочерних еще не отделившихся спорофитах, составляет 9-11 месяцев, то есть спороношение вегетативного потомства начинается раньше перехода к самостоятельному существованию. Длительность жизненного цикла от момента заложения выводковой почки на вайе до отделения дочерних спорофитов, развивающихся из них, равен примерно 1,5-2 годам.

Н.А.Ржевуская

АРЕАЛОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА АДВЕНТИВНОГО СУБЭЛЕМЕНТА ФЛОРЫ ЛИПЕЦКОЙ ОБЛАСТИ

Липецкий госпединститут, Липецк, Россия

Постоянно возрастающее воздействие человечества на растительный покров Земли определило возникновение и развитие особого раздела фитогеографии – географии синантропных растений.

При проведении ботанико-географического анализа флор отдельных регионов обычно выделяется адвентивный элемент флоры или адвентивный тип ареала. При специальном анализе комплекса адвентивных растений целесообразно выделять группы адвентиков по предполагаемым исходным ареалам с указанием типов их современных областей распространения.

Адвентивные растения флоры Липецкой области, составляя примерно четверть ее состава, характеризуются различным расположением исходных областей распространения и размерами современных ареалов (табл. 1, 2). Североамериканские по происхождению адвентики сформировали различные по величине и плотности ареалы: гемикосмополитные, североамериканско-евразийские, североамериканско-европейские. Среди других по происхожде-

нию заносных растений также наблюдается большое разнообразие типов ареалов. Анализ полученных данных свидетельствует о том, что положение исходного ареала не является фактором, определяющим размеры ареалов заносных видов. Очевидно, современное распространение адвентиков в большей степени зависит от стратегии видов, их биологических особенностей, постоянного увеличения антропогенных местообитаний с ослабленной конкуренцией между видами.

Таблица 1. Распределение адвентивных растений по исходным ареалам

| Исходный ареал | Абсолютное число видов | % от общ. числа видов |
|--|------------------------|-----------------------|
| Северная Америка | 47 | 15,36 |
| Южная и Центральная Америка | 6 | 1,96 |
| Средиземноморье | 57 | 18,63 |
| Древнее Средиземноморье | 34 | 11,11 |
| Евразия (без точного указания) | 11 | 3,59 |
| Различные районы Азии | 41 | 13,4 |
| Различные районы Европы | 46 | 15,03 |
| Северо-Восточная Африка | 1 | 0,33 |
| Виды, о происхождении которых существуют разные точки зрения | 25 | 8,17 |
| Неустановленный исходный ареал | 38 | 12,42 |
| ВСЕГО: | 306 | 100 |

Таблица 2.. Ареалографическая характеристика адвентивного субэлемента флоры Липецкой области

| Тип ареала | Абсолютное число видов | % от общего числа видов |
|--|------------------------|-------------------------|
| Евразийский | 86 | 28,1 |
| Гемиксогополиты | 67 | 21,9 |
| Североамериканско-евразийский | 59 | 19,28 |
| Европейско-западносибирский | 33 | 10,78 |
| Европейско-североамериканский | 25 | 8,17 |
| Европейский | 14 | 4,58 |
| Евразийско-североафриканский | 7 | 2,29 |
| Европейско-юговосточноазиатский | 4 | 1,31 |
| Евразийско-американский | 3 | 0,98 |
| Европейско-средиземноморский | 2 | 0,65 |
| Европейско-центральноазиатский | 2 | 0,65 |
| Европейско-югозападноазиатский | 2 | 0,65 |
| Южноамериканско-европейский | 1 | 0,33 |
| Европейско-североамериканско-африканский | 1 | 0,33 |
| ВСЕГО: | 306 | 100 |

ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ СВЯЗИ СЕМЕЙСТВ ПОРЯДКА CAPPARALES ПО ДАННЫМ СРАВНИТЕЛЬНОЙ ЭМБРИОЛОГИИ И АНАТОМИИ СЕМЯН.

Московский городской педагогический университет, Москва, Россия

В филогенетических системах первой половины столетия семейства *Capparaceae*, *Cruciferae*, *Resedaceae*, *Tovariaceae*, *Moringaceae* объединялись вместе с *Paraveraceae* в порядке *Rhoeadales* (Wettstein, 1935; Engler, 1936; Кузнецов, 1936; Гроссгейм, 1945), тесно связанном с *Ranales* через примитивные формы *Paraveraceae*. В современных системах *Paraverales* и *Capparales* установлены как самостоятельные порядки (Тахтаджян, 1966, 1987; Cronquist, 1968, 1988). Кронквист (Cronquist, 1968, 1988) рассматривает *Capparales* в объеме пяти вышеназванных семейств, которые принимаются как близко родственные. *Capparaceae* имеют все признаки, присущие общему предполагаемому предку, а *Cruciferae* прямо производны от *Capparaceae*. В позднем варианте своей системы Кронквист (Cronquist, 1988) подтверждает несомненное родство *Brassicaceae* с *Capparaceae*, однако считает, что природа этой связи спорна, как спорна и возможность тесного родства между *Stanleya* (*Brassicaceae*) и *Cleome* (*Capparaceae*). По мнению Кронквиста, все признаки *Capparales* совместимы лишь с происхождением от *Theales*. Тахтаджян (1966; Takhtajan, 1980) производит *Capparales* от примитивных представителей *Violales*, а в поздних вариантах своей системы, выделяя *Moringaceae* в самостоятельный порядок *Moringales* (Тахтаджян, 1987; Takhtajan, 1991, 1996-97), подтверждает, что *Brassicaceae* "несомненно очень близки к *Capparaceae*, особенно к подсемейству *Cleomoideae* и, по всей вероятности, происходят от них" (Тахтаджян, 1987).

В системе Хатчинсона (Hutchinson, 1973) обсуждаемая группа семейств представлена порядками *Capparales* (*Capparaceae*, *Moringaceae*, *Tovariaceae*), *Resedales* (*Resedaceae*) и *Brassicales* (*Brassicaceae*, *Cleomaceae*). При этом *Brassicaceae* рассматриваются как потомки примитивных *Paraveraceae*, а *Cleomaceae* в ранге самостоятельного семейства выделено из *Capparaceae* и отнесено к порядку *Brassicales* вопреки общепринятому признанию их более близкого родства с *Capparaceae*, чем с *Brassicaceae*.

Выполненный анализ совокупности оригинальных данных по сравнительной эмбриологии и анатомии семян (Родионова, 1983, 1992, 1993, 1997) свидетельствует о большей древности *Capparaceae* по сравнению с другими семействами порядка. Отличия, касающиеся морфологии семязачатков, типов эмбриогенеза и генезиса семенной кожуры у видов *Capparis* и *Cleome*, соответствуют выделению двух подсемейств *Capparoideae* и *Cleomoideae*.

Уникальная для цветковых ценоцитная структура клеток внутреннего интегумента у видов *Brassicaceae* (*Heliophila* и *Succowia*), эндотестальные семена, не характерные для *Capparaceae*, *Tovariaceae* и *Resedaceae*, как и другие эм-

бриологические признаки (Родионова, 1972; 1983; 1992) подтверждают мнение о выделении Brassicaceae в ранг самостоятельного порядка Cruciales (Козо-Полянский, 1945). Те же данные не подтверждают представления о возможности объединения Cleomaceae и Brassicaceae в объеме общего порядка Brassicales (Hutchinson, 1973). Эмбриологические отличия Brassicaceae, как и отсутствие у них экзотегминальных семян, характерных для видов Cleome, резкие отличия ультраструктуры поверхности тесты Stanleya и Cleome (Родионова, 1992, 1993) противоречат представлениям ряда систематиков (Hallier, 1912; Janchen, 1942; Тахтаджян, 1966, 1987) о возможности тесного родства между примитивной трибой Stanleyeae (Brassicaceae) и подсемейством Cleomoideae, а также непосредственного выведения Brassicaceae из Cleomoideae.

Мезотестальные семена Moringaceae с прямым, а не изогнутым зародышем, наличие 2-гнездных, помимо 4-гнездных пыльников, выявленных нами, свидетельствуют о целесообразности изменения таксономического ранга Moringaceae на ранг порядка Moringales (Takhtajan, 1991; 1996-97).

Распределение признаков по разнообразию типов женского археспория, зрелой пыльцы, эмбриогенеза, структуры зрелого семени у представителей Capparaceae, Tovariaceae, Brassicaceae, Resedaceae и Moringaceae свидетельствует как о параллельной эволюции эмбриологических структур внутри каждого семейства и внутри порядка, так и о параллельной эволюции семейств от общего анцестрального таксона. Предполагаемый анцестральный таксон по совокупности данных сравнительной эмбриологии и анатомии семян может соответствовать как примитивным Papaveraceae (Engler, 1964), так и примитивным Violaceae-Flacourtiaceae (Takhtajan, 1991, 1996-97), тогда как эмбриологически трудно обосновать филогенетические связи с Theales (Cronquist, 1988).

Г. Н. Родионова

ОСОБЕННОСТИ ВОЗРАСТНОЙ СТРУКТУРЫ И ДИНАМИКИ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ ЭНДЕМИЧНЫХ АСТРАГАЛОВ В ПРЕДЕЛАХ ВЫСОКОГО ЗАВОЛЖЬЯ И САМАРСКОЙ ЛУКИ

Самарский государственный педагогический университет, Самара, Россия.

Возрастная структура является интегральным показателем состояния ценопопуляций растений. Она определяется индивидуальными свойствами видов (характером и продолжительностью онтогенеза, особенностями возобновления), а также ценогическими условиями и этапом большой волны развития ценопопуляции (Уранов, 1975; Ценопопуляции растений, 1976). Возрастной состав ценопопуляции отражает её состояние в конкретных ценогических условиях в определенный период.

Объектами изучения являются редкие для Самарской области виды - эндем Волго-Уральского региона астрагал Гельма (*Astragalus helmii* Fisch.) и эндем Среднего Поволжья астрагал Цингера (*A. zingeri* Korsh). Материал о возрастной структуре их ценопопуляций собран при обследовании 27 локальных местообитаний на территории Высокого Заволжья и Самарской Луки в период с 1994 по 1999 годы. Собранные материалы представляют возраст-ные спектры более 120 ценопопуляций в широком диапазоне эколого-фитоценотических условий. Погодичная динамика ценопопуляций эндемичных астрагалов исследовалась на шести стационарных участках.

При анализе возрастных спектров ценопопуляций эндемичных астрагалов следует отметить их вариабельность, изменчивость положения подъемов и спадов, наличие двухвершинных левосторонних спектров с максимумами на виргинильном и зрелом генеративном состоянии, относительное увеличение старых генеративных и субсенильных растений при усилении антропогенных нагрузок. Для астрагала Цингера 21,3 % составляют правосторонние спектры, в которых наряду со старыми генеративными особями преобладают субсенильные и подрост незначителен. Такие ценопопуляции могут в будущем перейти в регрессивное состояние. Большая их часть (8,5 %) отмечена в балке "Каменный овраг", на горах Зольная (4,2%), Попова (4,2 %), такие спектры встречаются на Молодецком кургане и в Воровском овраге.

Для астрагала Гельма спектры с преобладанием субсенильных особей имеют незначительное процентное отношение (7,2%). К ним можно отнести всего лишь два местообитания (гора Васильевская шишка, № 8 и окр. с.Черновка, № 20). Следует подчеркнуть, что 23,8 % составляют спектры с пиком на старом генеративном состоянии. Больше всего таких ценопопуляций отмечено для горы Копейка (местообитания № 39,40,42, 43). Максимумы на v_{g3} состояниях имеют 9,5% возрастных спектров.

С учетом эколого-фитоценотических условий произрастания астрагала Цингера и астрагала Гельма, в качестве базового можно выделить спектр с максимумом на средневозрастном генеративном состоянии. Накопление средневозрастных генеративных особей у астрагалов происходит по причине различных темпов их развития на восходящей и нисходящей ветвях онтогенеза. Начиная со средневозрастных генеративных особей темпы развития ценопопуляций замедляются и особи находятся в данном возрастном состоянии длительное время.

Обследованные ценопопуляции астрагалов нормальные (гомеостатические), полночленные и неполночленные. Динамические процессы, происходящие во взрослой части популяции, стабильнее, по сравнению с динамикой подростка. Наблюдается изменение численности особей, индексов возрастности, восстановления и замещения ценопопуляций то в сторону уменьшения, то в сторону увеличения. Однако структура их при этом не изменяется. Сле-

довательно, популяции находятся в устойчивом состоянии, что позволяет представить тип динамики как флуктуационный. В границах выбранных ценозов выявлены классы динамической поливариантности темпов развития особой астрагалов: нормальное, ускоренное развитие, состояние вторичного покоя и омоложение. Характерной особенностью динамики возрастной структуры ценопопуляций астрагалов является их высокая скрытая динамичность и в то же время результирующая стабильность.

З.Н.Рябинина

РАСТИТЕЛЬНЫЕ РЕСУРСЫ ОРЕНБУРГСКОЙ ОБЛАСТИ.

Институт биоресурсов и прикладной экологии ОГПУ, Оренбург, Россия

История растительности Южного Урала изучалась многими исследователями. Данные, касающиеся этого вопроса, содержатся в работах С.И.Коржинского (1894,1901), М.И.Ильина (1922), И.М.Крашенинникова (1923, 1927, 1939), Л.И.Тюлиной (1929), С.Ю.Липшица (1929), П.Л.Горчаковского и др. (1975), М.И.Котова (1947), П.Л.Горчаковского (1963, 1965, 1969, 1968), К.И.Игошиной (1964). В изучение растительности Оренбуржья внесли свой вклад такие естествоиспытатели, как П.С.Палас (1773-1778, 1784, 1786), И.И.Лепехин (1795), И.П.Фальк (1824). Большое значение для изучения растительности Оренбуржья имели работы П.И.Рычкова (1762), Э.А.Эверсмана (1840), С.И.Коржинского (1894), С.С.Неуструева (1918), С.Е.Рожанец-Кучеровский (1926), М.И.Рожанец и С.Е.Рожанец-Кучеровский (1928), Б.А.Федченко и Н.Ф.Гончарова (1929). Растительности Оренбургского Зауралья посвящены работы М.С.Хомутовой (1956, 1965), И.С.Ильиной (1963, 1964), растительности поймы р.Урала и прилегающих водоемов Р.П.Савоськиной (1962, 1968, 1970а, 1970б), Е.А.Агелеуова (1964, 1969, 1972, 1974), Г.Л.Ремезовой (1957), степной растительности З.Н.Рябининой (1980, 1984, 1985, 1987, 1995, 1999).

Оренбургская область обладает уникальными растительными ресурсами. Здесь произрастает около 1600 видов сосудистых растений и многие виды являются полезными для человека. В составе флоры насчитывается около 125 видов ценных лекарственных растений, около 100 видов плодово-ягодных и пищевых растений, более 80 видов жирно-масличных, значительное число среди дикорастущих растений являются ядовитыми.

В Оренбургской области встречается около 300 видов медоносных растений, все они служат кормовой базой для развития пчеловодства, а также для питания диких пчел и шмелей. Ряд дикорастущих растений содержит в своем составе дубильные вещества, сложную смесь красящих пигментов и примесей, применяющуюся для окраски пищевых продуктов, тканей, шерсти, ковров.

Растительный покров в течение длительного времени подвергается воздействию человека (рубки, пожары, распашки земель под сельскохозяйственные угодья, сбор полезных растений, осушение болот, разработка полезных ископаемых, внесение удобрений, ядохимикатов, загрязнение воды и воздуха промышленными отходами). В результате этого изменился состав растительных сообществ, сократилась площадь лесов, некоторые виды растений совсем исчезли, другие оказались на грани исчезновения. Результатом изучения флоры Оренбургской области явилось создание областной Красной книги. В Красную книгу Оренбургской области занесено 145 видов растений, относящихся к 50 семействам и 110 родам. Большинство этих растений обладают полезными свойствами для человека, что и является причиной их исчезновения. Так, среди вилов нуждающихся в охране: хвойник двухколосковый, ятрышник шлемоносный, первоцвет крупночашечный и другие виды, которые заготавливаются без контроля. Очень страдают от сбора декоративные растения - лилия кудреватая, рябчик русский, тюльпаны, гвоздики, ветреница, орхидеи. В числе краснокнижных: медоносные, эфиромасличные, пищевые и кормовые растения. Создание Красной книги Оренбургской области стимулирует дальнейшее изучение растительного мира и организацию активной его охраны.

Н.П.Савиных

О ВЕГЕТАТИВНОЙ ПОДВИЖНОСТИ И ВЕГЕТАТИВНОМ РАЗМНОЖЕНИИ У *VERONICA L.*

Вятский государственный педагогический университет, Киров, Россия.

Вегетативная подвижность вероник обеспечивается следующими особенностями их побегообразования и биологии:

1. Длительным моноподиальным нарастанием плагитропных побегов, сопровождающимся укрупнением и отмиранием их отдельных участков (*V. officinalis L.*, *V. beccabunga L.*-гидрофит).
2. Образованием эпигеогенных корневищ из осенних приростов побегов (*V. jacquini* Baumg.) и длительной фазы вегетативного ассимилирующего побега у полурозеточных трав (*V. gentianoides Vahl*).
3. Формированием полегающих побегов с неполным циклом развития, из пазушных почек которых при акросимподиальном нарастании формируются побеги возобновления (кустарнички и полукустарнички секций *Veronicastrum Koch*, *Pseudo-Lysimachium Koch*).
4. Образованием анизотропных приподнимающихся побегов, у которых базальный участок, формирующийся иногда в течение всего вегетационного периода, служит для расселения особи (*V. serpyllifolia L.*).
5. Образованием анизотропных побегов с приподнимающимися соцветиями, побеги возобновления на которых возникают из почек последнего ме-

тамсра зоны торможения, и вся вегетативная ассимилирующая часть служит дополнительно для вегетативного расселения (*V. telephiifolia* Vahl).

6. Образованием специализированных органов вегетативного разрастания. У *V. chamaedrys* L. и *V. umbrosa* Vieb. – удлинённых, иногда ветвящихся без смены способа нарастания, расположенных в листовой подстилке побегов с этиолированными листьями меньших, чем срединные, размеров, с цельным или зубчатым краем. В основании побегов *V. spuria* L. образуется геофильная часть, отмирающая вместе с надземной частью монокарпических побегов после цветения и плодоношения и служащая в основном для размещения надземных частей особи. У *V. prostrata* L. подобную функцию выполняют плагиотропные осенние приросты монокарпических побегов. Почка возобновления в обоих случаях находится в пазухах листьев первых метамеров побега. У *V. teucrium* L. и *V. longifolia* L. образуются гипогеогенные корневища, у *V. scutellata* L. – столоны. Почка возобновления у этих видов располагается в месте перехода побега из горизонтального в вертикальное положение. Здесь же образуются придаточные корни, и возникают новые центры закрепления особей.

Возникновение в ходе эволюции вышеперечисленных особенностей побегообразования могло произойти, по-видимому, в результате следующих мутаций: пролонгации побегов в виде их укоренения (1,4,5); базальной девиации побегов (2, 4, 5, 6); терминальной аббревиации побегов (2).

Укоренение побегов с образованием новых центров закрепления особей привело к повышению автономизации ее частей, а последующее обособлением их в результате морфологической дезинтеграции или партикуляции – к вегетативному размножению. В результате возникли разнообразные жизненные формы вероник: вегетативно неподвижные; вегетативно подвижные с неспециализированной и специализированной морфологической дезинтеграцией, с эпигеогенными корневищами. Последнюю группу можно считать переходной между двумя первыми, так как расселение особей происходит за счет базальных полегающих или стелющихся, иногда укореняющихся участков анизотропных или плагиотропных побегов.

Акселерация онтогенеза привела к возникновению однолетников вегетативного происхождения в линии с неспециализированной (*V. beccabunga* L.) и специализированной (*V. scutellata*) морфологической дезинтеграцией.

По-видимому, как и в других таксонах покрытосеменных растений, возникновение травянистых вероник было сопряжено с интенсификацией вегетативной подвижности, возникновением морфологической дезинтеграции и их следствием – пролонгацией онтогенеза особей в результате вегетативного размножения.

Е.П. Сарычева

МИКРОСУКЦЕССИОННЫЕ ПРОЦЕССЫ В РАСТИТЕЛЬНОМ
ПОКРОВЕ МИКРОМЕСТООБИТАНИЙ ЧЕРНООЛЬХОВЫХ ЛЕСОВ
ЗАПОВЕДНИКА «БРЯНСКИЙ ЛЕС»

Пушинский государственный университет, Пушино, Россия

Черноольховые леса Европы во второй половине 20 века претерпели значительную деградацию вследствие проведения на их территории ряда хозяйственных мероприятий (осушение, рубки) (Prieditis, 1993, 1997). Это вызывает некоторые опасения, поскольку черноольшаники относятся к лесным территориям, характеризующимся значительным видовым разнообразием (Сарычева, 1998). Изучение механизмов поддержания биоразнообразия через изучение основных элементов пространственной структуры – микроместообитаний – позволяет получить четкую характеристику ненарушенных черноольховых лесов и разработать конкретные рекомендации по восстановлению антропогенно преобразованных черноольшаников в заповедниках европейской России.

Анализ пространственной организации черноольховых лесов проводился в наименее нарушенных участках заповедника “Брянский лес” (Брянская область) в 1999 году. В этих сообществах выделены следующие микросайты: 1) мелководья; 2) переувлажненные участки; 3) сплавинки; 4) валеж; 5) осоковые кочки; 6) черноольховые кочки. Микросукцессии были описаны на валеже и осоковых кочках, поскольку на них был собран наиболее полный материал.

Для исследования элементов пространственной структуры черноольховых сообществ (микроместообитаний или микросайтов) описания проводились на площадках размером 0.5 м × 0.5 м. На каждой из них составлены флористические списки и определены видовое богатство и видовая насыщенность (Мэгарран, 1992). Для эколого-ценотического анализа сообществ и микросайтов каждый вид сосудистых растений был отнесен к эколого-ценотической свите по А. А. Ниценко (1969), к жизненной форме по И. Г. Серебрякову (1962).

Анализ видового состава растений на разных микросайтах показал, что набор видов меняется в зависимости от этапа существования микросайта.

Изучение видового состава и структуры растительного покрова валежа и осоковых кочек выявило, что в обоих микросайтах происходят однотипные изменения видового богатства: увеличение числа видов на первых и уменьшение на последних этапах развития. По мере развития субстрата на обоих типах микросайтов регистрируются сходные процессы изменения функциональной структуры растительного покрова, которые проявляются в смене доминантов разных жизненных форм и типов стратегий. Первыми микроместообитания заселяют вегетативные малолетники с хорошо выраженной способностью к заселению нарушенных местообитаний (шлемник обыкновенный, зюзник европейский, вербейник обыкновенный). Доминирование вегетативных малолетников

(реактивных видов) сменяется доминированием многолетников (конкурентных, конкурентно-толерантных и конкурентно-реактивных видов), преимущественно длиннокорневищных (тростник южный, телиптерис болотный). Вследствие этого уменьшается доля древесных и кустарниковых видов (береза бородавчатая, крушина ломкая), молодые особи которых не выдерживают конкуренции с травянистыми растениями.

Различия рассматриваемых микросайтов проявляются в изменении соотношения эколого-ценотических свит в ходе микросукцессий. По мере развития растительного покрова на валеже увеличивается доля видов водно-болотной свиты, доли видов суходоловой, неморальной, темнохвойной и черноольховой свит уменьшаются. На осоковых кочках не отмечено явных тенденций ни к увеличению, ни к уменьшению доли видов разных эколого-ценотических свит.

Поддержание высокого уровня видового разнообразия - следствие асинхронно осуществляющихся микросукцессионных процессов в растительном покрове микросайтов.

И.Б. Седых

РАННИЕ ЭТАПЫ ОНТОГЕНЕЗА ОСОБЕЙ *LYSIMACHIA VULGARIS* L. СЕМЕННОГО ПРОИСХОЖДЕНИЯ

Московский педагогический государственный университет, Москва, Россия

Возрастные этапы вербейника обыкновенного (*Lysimachia vulgaris* L.) выделялись по следующим признакам: высота растения, число мутовок листьев, число листьев в мутовках, степень дифференциации листьев в пределах оси, наличие или отсутствие корневища, длина и диаметр корневища, точка его заложения, направление роста корневища, глубина его залегания в почве, строение корневой системы.

Всхожесть семян изучалась в лабораторных условиях. Семена, собранные за 5 дней до посева, без скарификации через 48 часов прорастают в термостате при температуре 30 °С, 100 % влажности воздуха и обильном увлажнении субстрата (сфагнум – 91 %, биогумус – 52 %). Всхожесть 60 %.

Проростки и ювенильные растения изучались только в лабораторных условиях. Полностью развитые проростки образуются на 12 – 15 день после появления зародышевых корешков. Высота растения 1,5 – 3 см, диаметр гипокотили 0,1 см. Семядоли цельнокрайние, яйцевидные, черешковые. Длина черешка до 0,3 см, пластинки листа 0,3 – 0,4 см. Черешки семядолей расположены вертикально параллельно друг другу, пластинка листа – под углом 90° к ним. Корневая система представлена главным корнем (дл. 1,5 – 2 см). Длительность этапа 18 – 24 дня. Ювенильные растения формируются с момента роста верхушечной почки и образования 1 – 2 боковых корней. Высота растения 3 – 4 (7,7) см. Листья черешковые, цельнокрайние, овально-яйцевидные.

Ювенильные растения обычно имеют 3 пары супротивных листьев. Первое междоузлие укорочено (0,2 – 0,6 см) по сравнению с другими (1 – 2,5 см). Длина листовой пластинки 0,3 – 0,6 см, ширина 0,3 – 0,5 см. В пределах оси одной особи величина листьев, их число и длина междоузлий могут различаться. Первая, реже вторая, пара листьев может иметь мелкие размеры (дл. 0,2 см, шир. 0,1 см). Такие листья округлой формы, а черешок составляет половину длины листовой пластинки. В этом случае число пар листьев возрастает до 5. Через 18 – 20 дней после начала формирования ювенильного растения в пазухах семядоли начинают развиваться корневища (длина 0,6 см, диаметр 0,1 см). Корневища розовато-зеленого цвета с 2 – 3 чешуевидными листьями. При полегании стебля узел с семядолями оказывается лежащим на субстрате, и корневище заглубляется. Корневая система в течение 25 – 30 дней представлена главным корнем (длина до 4 см) с боковыми корнями 2 – 3 порядков. Их число не превышает 3 – 4. Если длина первого междоузлия не менее 0,3 см, то в его области обязательно закладывается один придаточный корень. Он сохраняет вид бугорка до полегания растения на субстрат. Через 30 – 35 дней начинается отмирание главного корня и семядолей (длительность этапа не выяснена).

Иматурные растения имеют гипогееенное корневище (длина до 5 см, диаметр до 0,2 см), которое несет 2 – 4 пары чешуевидных листьев и залегает на глубине 2 – 5 см. Плагитропная часть корневища четко не выражена, и подземный побег начинает сразу расти вверх под углом 10 – 15° по отношению к поверхности на которой находится точка его заложения. Плагитропная часть может вообще отсутствовать. Надземная часть ортотропного побега несет 6 – 8 пар рано отмирающих чешуевидных и 3 – 7 пар супротивных ассимилирующих листьев. Последние в пределах оси в природных условиях имеют одинаковую форму и близки по линейным размерам. Листья овально-яйцевидные, с заостренной верхушкой. Придаточные корни в основном сосредоточены в области перехода к ортотропной части побега. Корневища образуются как в области перехода плагитропной части в ортотропную, так и на ортотропном побеге. В силу подобной особенности скелетная система предыдущих лет имеет «вертикальную» структуру: корневища разных лет не лежат на одной линии, как у растений последующих этапов, а расположены на разных горизонтах. Длительность этапа не менее 3 лет.

В.Ф.Семихов, Л.П.Арефьева, С.Ю.Золкин, О.А.Новожилова
ИММУНОХИМИЧЕСКИЕ ОТНОШЕНИЯ ГОЛОСЕМЕННЫХ И ДВУДОЛЬНЫХ РАСТЕНИЙ

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

Проблема происхождения покрытосеменных растений является остродискуссионной. Помимо наиболее распространенного представления о происхож-

дении покрытосеменных от голосеменных (Мейен, 1984; Doyle, Donoghue, 1986; Тахтаджян, 1987; Красилов, 1989 и др.) существует точка зрения о вероятности их происхождения от папоротников (Templeman et al., 1988; Nair, 1991; Thorne, 1992 и др.) и даже от водорослей. Троицкий и др., 1999 делают вывод на основании исследования последовательностей ДНК о том, что ни одна из групп голосеменных не является даже сестринской по отношению к покрытосеменным. Нами сделана попытка оценить взаимоотношения голосеменных и покрытосеменных на основе иммунохимических исследований белков семян с использованием метода двойной иммунодиффузии в двух модификациях. Были получены 12 антисывороток к солерастворимым белкам семян следующих таксонов голосеменных: *Ginkgo biloba* L. (Ginkgoales); *Cycas revoluta* Thunb., *Zamia victoria*, *Lepidozamia peroffskiana* Regel (Cycadales); *Larix sibirica* Ledeb., *Picea abies* (L.) Karst., *Pinus sylvestris* L. (Pinales); *Margbensonia macrophylla* (Podocarpaceae); *Taxus baccata* L. (Taxales), *Cephalotaxus sinensis* (Rend. et Wills.) Li (Cephalotaxales); *Ephedra distachya* L. (Ephedrales); *Welwitschia mirabilis* Hook.f. (Welwitschiales). То есть, в качестве антисывороток использованы белки таксонов, представляющих основные группы отдела голосеменных, выделяемые в классы (Florin, 1954; Тахтаджян, 1978; Мейен, 1992) или даже в ранг отделов: Ginkgophyta, Pinophyta, Cycadophyta, Gnetophyta (Тахтаджян, 1987а). В качестве антигенов были использованы солерастворимые белки семян представителей 6 подклассов двудольных (по Тахтаджиану, 1987б): Magnoliidae, Ranunculidae, Caryophyllidae, Rosidae, Hamamelididae и Dilleniidae по 14 образцов для каждого подкласса в основном из семейств, относящихся по оценке разных авторов к древним или относительно неспециализированным. Задачей исследования было выявить, во-первых, имеются ли иммунохимические реакции между двудольными и голосеменными; во-вторых, какая из групп голосеменных наиболее тесно связана с двудольными на основе иммунохимических данных и, в-третьих, какой из подклассов двудольных дает наибольшее количество иммунохимических реакций с голосеменными. Установлено, что двудольные давали достаточно многочисленные (23,5% от всех реакций в эксперименте) реакции как гетерологичные, так и частично идентичные гомологичной, а в ряде случаев трудно интерпретируемые с этих позиций. Результаты находятся в согласии с ранее полученными данными о взаимоотношениях однодольных на примере злаков (антисыворотки) с голосеменными (антигены) (Семихов и др., 1997). Среди наименее специфичных антисывороток (давших наибольшее число хорошо сформированных реакций) были представители Cycadales (антисыворотки к белкам *Z. victoria* и *C. revoluta*), Ginkgoales (антисыворотка к *G. biloba*) и Pinales (антисыворотка к *L. sibirica*). К специфичным антисывороткам, давшим наименьшее число реакций относятся антисыворотки к *E. distachya*, *P. abies*, *P. sylvestris* и *T. baccata*. Не получено однозначного ответа и на вопрос, какой же из исследо-

ванных подклассов покрытосеменных наиболее тесно связан с голосеменными растениями. Представители всех исследованных подклассов двудольных давали хорошо выраженные иммунохимические реакции с представителями разных групп голосеменных. Относительно большее число реакций (56 и 51) получили для представителей Dilleniidae и Rosidae и меньше - Ranunculidae (23). Мы не придаем этому факту слишком большого значения, поскольку по каждому подклассу для получения репрезентативных данных необходимо исследовать значительно больше образцов. Однако тот факт, что между подклассами нет резких различий по числу реакций с голосеменными заслуживает внимания. Тем более, что среди Rosidae, Dilleniidae и Hamamelididae выявлены образцы, дающие удовлетворительные по качеству химические реакции с 6-10 антисыворотками. Например, *Limnanthes douglasii* R.Br. (Rosidae) дал реакции с 10 антисыворотками, а также из других образцов следует отметить *Dolichos lablab* L., *Geranium sanguineum* L., *Davidia involucrata* Baill. (Rosidae); *Capparis frondosa* Jacq., *Lunaria rediviva* L., *Olmediella betschleriana* Loesen. (Dilleniidae); *Trochodendron aralioides* Sieb. et Zucc., *Castanea dentata* Borckh., *Platycarya strobilacea* Sieb. et Zucc (Hamamelididae). Данные неоспоримо свидетельствовали о наличии достаточно тесных иммунохимических связей голосеменных и двудольных растений. Ранее были получены доказательства такой связи между злаками и голосеменными (Семиков и др., 1992). В настоящем исследовании такого рода реакции получены для Magnoliidae и Ranunculidae (антисыворотка к *M. macrophylla*), Hamamelididae (антисыворотка к *T. baccata*), Rosidae (антисыворотка к *C. sinanensis*).

И.Е.Сизов

ОЦЕНКА ДЛИТЕЛЬНОСТИ ВОЗРАСТНЫХ ПЕРИОДОВ И ПОЛНОГО ОНТОГЕНЕЗА ТРЕХ ВЕГЕТАТИВНО-НЕПОДВИЖНЫХ ПОЛИКАРПИКОВ Марийский государственный университет, Йошкар-Ола, Россия.

Проблема оценки длительности жизни в целом и различных этапов онтогенеза многолетних травянистых растений является той актуальной проблемой, решение которой позволит лучше понять структуру и функционирование растительных сообществ.

Цель данного исследования – оценить с помощью методов анализа выживания длительность отдельных возрастных периодов, а также всего онтогенеза в целом трех многолетних травянистых поликарпиков Северо-Западного Кавказа: *Alemone speciosa* Adam ex G.Pritz, *Campanula tridentata* Schreb. и *Carum caucasicum* (Bieb.) Boiss.

Данные были собраны в течение 1980–1999 г.г. совместно с В.Г.Онипченко на высокогорном стационаре МГУ “Малая Хатипара” в Тебердинском заповеднике на участках альпийских лишайниковых пустошей. Для

наблюдений за фиксированными особями растений были заложены три трансекты 200x25 см. Ежегодно (в конце августа – начале сентября) отмечались все особи и их возрастное состояние. Каждая особь имела свой постоянный номер, а ее местоположение наносили на специальную схему квадрата.

Длительность полного онтогенеза оценивали с использованием таблиц времени жизни. Все три вида характеризуются большой продолжительностью онтогенеза, измеряемой, по меньшей мере, десятками (*C. tridentata* - 65, *C. caucasicum* - 70), и сотнями (390 - *A. speciosa*) лет. Используемый нами подход, предложенный Chiang (1984), позволил оценить статистическую погрешность полученных результатов.

Анализ генеративного периода, а также оценку длительности жизни особей с момента первого цветения проводили с помощью марковских цепей. Для получения достоверных оценок использовали бутстреп. В то время как для *C. caucasicum* и *C. tridentata* получено хорошее соответствие между результатами, вычисленными с помощью марковских цепей и на основе бутстрепа, у *A. speciosa* “бутстреповая” оценка длительности жизни с момента первого цветения оказалась сильно смещенной. Скорее всего это объясняется сильным цензурированием данных по *A. speciosa* или, другими словами, слишком короткой длиной периода исследований по сравнению с длительностью онтогенеза данного вида.

Подходы, используемые в работе, позволяют конкретно сформулировать проблемы, связанные с выяснением характера и основных причин смертности исследуемых видов. По всей вероятности, следует ожидать, что нормально развитые взрослые особи всех трех видов в постоянных, но способных резко меняться условиях будут иметь постоянный уровень интенсивности смертности. Наибольшие затруднения вызывают ослабленные вследствие старческого возраста растения. Прямая оценка характера смертности старых особей возможна только на основе полевых наблюдений. Однако, это является трудновыполнимой задачей из-за большой длительности онтогенеза изучаемых видов. На наш взгляд, решить данную проблему можно косвенным путем с помощью изучения одновозрастной когорты коротко-живущих растений, рассматривая возможность экстраполяции на характер гибели долго-живущих растений.

С.Г.Симонова, В.П.Викторов, Г.И.Халипова

ОНТОМОРФОГЕНЕЗ *CAMPANULA PATULA* L.

Московский педагогический государственный университет, Москва, Россия
Главный ботанический сад РАН, Москва, Россия

Колокольчик раскидистый – один из наиболее распространенных видов растений Центра Европейской России. Однако работ посвященных изучению его морфолого-биологических особенностей практически нет.

Campanula patula - малолетнее или двулетнее, монокарпическое травянистое растение со стержнекорневой системой и ортотропным, монокарпическим, поли- или дициклическим полурозеточным побегом.

Семена очень мелкие (дл. около 0,5мм), овальные, светло коричневые.

Всходы появляются в конце апреля – начале мая. Прорастание – надземное. Семядоли проростков светло-зеленые, округлые (0,1-0,2 см в диаметре), с выемкой на верхушке пластинки и черешком длиной до 1 мм. Розеточный побег имеет 2-3 (4) длинночерешковых (0,4-1,0 см) листа, опушенных редкими волосками. Листовая пластинка их широкояйцевидная или округлая (0,3 - 0,6 см дл. и 0,3-0,5 см шир.), с тупой верхушкой, мелкогородчатым краем и округлым основанием. От гипокотилия длиной 0,2-0,3 см и диаметром 0,2 мм отходит 1-2 тонких придаточных корня (0,2-0,3 см дл.). Главный корень достигает 2-3 см длины.

Розеточный побег ювенильных растений имеет 3-5 листьев того же типа, что и проростки, но несколько больших размеров: черешок 0,5-2 см длиной, листовая пластинка 0,4-1 см длиной и 0,3-0,7 см шириной. Придаточные корни (0,3-0,7 см дл.)отходят как от гипокотилия, так и от основания укороченного побега. Главный корень достигает 2-4 см длины и интенсивно ветвится.

Иматурные растения имеют розеточный побег с 3-6 листьями, из них 1-2 (3) ювенильного типа. Листовые пластинки “переходного” типа - эллиптические (1,0 - 1,8 см дл. и 0,6 - 1.0 см шир.), с тупой верхушкой, мелкогородчатым краем и суженным основанием, постепенно переходящим в черешок; опушены редкими волосками. Черешок достигает 1-3 см длины. Корневая система остается стержнекорневой. Главный корень - 3-5 см дл., а придаточные корни до 1,5 см. дл.

Розеточный побег виргинильных растений имеет 4-10 листьев, из них 1-2 листа ювенильные и 2-3 “переходного” типа. Большая часть листовых пластинок - продолговатые или обратноузкойцевидные (1,5 - 4 см дл. и 0,8-1,5 см шир.), с тупой верхушкой, мелкогородчатым краем и суженно-вытянутым основанием, постепенно переходящим в черешок. Черешок - 1-3 см дл. Главный корень достигает 3-6 см дл. (диам. 0,5 мм), придаточные – 1,5-3 см.

Молодые растения зимуют с розеткой зеленых листьев. На втором году жизни особи обычно переходит в генеративный период. Они образуют один цветоносный побег или систему, состоящую из главного побега и нескольких побегов второго порядка. Длина главного побега составляет 30-70 (90) см, длина соцветия – 10-60 см. Стебли - зеленые, тонкие (0,7-3 мм), на поперечном срезе округлые, с неясно выраженными ребрами. У основания и в средней части опушены по ребрам редкими, очень короткими жесткими волосками, ближе к верхушке – голые. Листорасположение - очередное. Листья - простые, цельные, сидячие, голые. В нижней части побега - обратноузкойцевидные, в середине - продолговатые, на верхушке узкойцевидные. Листовые пластинки с

мелкогородчатым краем и тупой (нижние) или острой (верхние) верхушкой. Наибольшие размеры (2,6-10 см дл. и 0,8-1,9 см шир.) характерны для листьев в основании удлинённой части побега (на 1-4 узлах); выше постепенно уменьшаются до бракет на верхушке соцветия. Соцветия - фрондулезные, метельчатые (реже простые, кистевидные), закрытые. Число цветков на главном побеге 4-78 (до 186 у особи). Корневая система стержневая, смешанная. Длина главного корня - 10-15 см, диаметр в основании - 0,8-6 мм. Длина боковых корней 2-го порядка - 5-10 см (диаметр - 0,5-2 мм), третьего порядка - 3-7 см (диаметр - 0,2-0,7 мм). От гипокотилия и основания побега отходят придаточные корни длиной 4 - 5 см (диаметр около 0,5 мм).

В неблагоприятных эколого-ценотических условиях растения могут пребывать в состоянии розетки несколько лет. После созревания семян особи полностью отмирают.

Н.В. Синельникова

ЛУГА ВЕРХОВИЙ Р. КОЛЫМА (МАГАДАНСКАЯ ОБЛАСТЬ)

Институт биологических проблем Севера. г. Магадан, Россия

Луговая растительность верховий Колымы изучалась в 1992-1999 гг. на базе стационара, расположенного в окрестностях с. Оротук. Более 100 геоботанических описаний обработаны в системе как эколого-фитоценологической, так и эколого-флористической классификации с составлением характеризующих таблиц и выделением ассоциаций.

Сырые и болотистые луга развиваются на первой и второй надпойменных террасах. Наибольшие их площади сконцентрированы в районах межгорных котловин Ураза-Талон и Оротук, где долина сформирована островной поймой четырех уровней (0,5 м, 1,5 м, 2,5 м и 4,0 м) и двумя надпойменными террасами (5,0 м и 8,0 м). На редко заливаемых островах высокой поймы и террасах подрусловой талик отсутствует. Лангсдорфиевниковые луга формации *Calamagrosteta langsdorffii* занимают антропогенные луговины, опушки, вырубки в тополево-чозениевых, тополево-лиственничных и лиственничных лесах пойм высокого уровня. Доминирует *Calamagrostis langsdorffii* (Link) Trin., присутствуют *Elymus trachycaulus* (Link) Gould et Shinn., *Cacalia hastata* L., *Urtica angustifolia* Fisch. ex Hornem., *Artemisia tilesii* Ledeb. Выделены ассоциации *Calamagrostetum langsdorffii* Nomokonov 1940, *Elymo-Calamagrostetum*, *Mulgedio-Calamagrostetum* (*Calamagrostis langsdorffii*-*Mulgedium* Степанова 1955). Преобладают аллювиально-луговые почвы без признаков оглеения. На островах, занятых тополево-чозениевыми лесами, подрусловой талик присутствует. Участки затопляются один раз в 6-8 лет.

Первая надпойменная терраса занята комплексом сырых, болотистых лугов и осоковых болот на основной поверхности и кустарниковыми листвен-

ничниками из *Larix cajanderi* Maug на гривах. На выположенных участках отмечены сообщества с содоминированием *Calamagrostis langsdorffii* и *Carex appendiculata* (Trautv. et C.A.Mey.) Kük. Присутствуют *Poa palustris* L., *Galium trifidum*, *G.boreale*, *Tanacetum boreale*, *Rubus arcticus*. Наблюдаются колебания флористического состава - в сухие годы преобладают луговые виды, во влажные - болотные. На повышенных и бугристых участках развиваются сообщества с участием кустарников *Betula divaricata* Ledeb., *B.exilis* Sukacz., *Salix pulchra* Cham., *S.myrtilloides* L., *S.hastata* L., *Spiraea salicifolia* L.. Выделены ассоциации *Calamagrostio langsdorffii-Caricetum appendiculatae*, *Betulo divaricatae-Caricetum appendiculatae*, *Salici myrtilloides - Caricetum appendiculatae*. На пониженных участках, по микрозападинам, преобладают болотистые луга с доминированием *Carex appendiculata* и *Carex caespitosa* L.. Присутствуют *Carex saxatilis* L., *Betula exilis*, *Salix saxatilis* Turcz et Ledeb., *Poa palustris*. Во влажные годы увеличивается участие *Carex rostrata* Stokes и *Carex vesicata* L. Выделены ассоциации *Caricetum appendiculatae* Akht. 1987, *Magnocaricetum caricosum vesicatae* Нешатаев 1994, *Betulo exilis-Caricetum appendiculatae*. Выделенные ассоциации относятся к союзу *Caricion appendiculatae* Akht.et.al. 1985. Почвы - аллювиально-луговые, на влажных участках глееватые, на сырых-глеевые. Участки затапливаются один раз в 10-12 лет катастрофическими паводками. Во влажные годы почвы обводнены.

Вторая надпойменная терраса занята в основном кустарниковыми сообществами и старыми гарями, зарастающими *Larix cajanderi*. На опушках и полянах встречаются разнотравно-злаковые луга с преобладанием *Calamagrostis langsdorffii*, *Tanacetum bipinnatum* (L.) Sch.Bip., *Galium boreale*, *Rosa acicularis*, *Spiraea salicifolia* Lindl. Описаны ассоциации *Calamagrostetum langsdorffii* Nomokonov 1940, *Roso - Calamagrostetum langsdorffii*. Почвы старопойменные без признаков оглеения. Пойменный режим отсутствует. В мочажинах второй надпойменной террасы развиты осоковые болота ассоциаций *Caricetum rostratae* Rubel 1912 ex Osvald 1923 и болотистые луга ассоциаций *Caricetum appendiculatae* Akht. 1987 в комплексе с зарослями *Betula divaricata*, *B.exilis*. Почвы - пойменные болотные глеевые. Пойменный режим отсутствует.

О.В.Смирнова

ВОСТОЧНОЕВРОПЕЙСКИЕ ТАЕЖНЫЕ ЛЕСА: ДОИСТОРИЧЕСКИЙ И СОВРЕМЕННЫЙ ОБЛИК

Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН, Москва, Россия

Состав и структура современных лесов - результат сложных взаимодействий природных и антропогенных факторов. Задачи сохранения биоразнообразия и устойчивого природопользования предполагают выявление ненарушенных сообществ, рассматриваемых как эталонные. Теоретической основой по-

иска и реконструкции таких сообществ выступают концепции: иерархического континуума (Заугольнова, 1999), мозаично-циклической организации экосистем (Reimert, 1991) и популяционной организации биогеоценозов (Смирнова и др., 1994).

Исследования восточноевропейских таежных лесов (Smítņova et al., 1995) и анализ исторических данных позволили выявить черты наименее нарушенных сообществ. Они включают как общие признаки любых ненарушенных лесов (Восточноевропейские..., 1994), так и особенности таежных лесов.

Общие признаки ненарушенных лесов: 1) максимальная представленность потенциальной флоры и фауны территории; 2) устойчивый поток поколений в популяциях всех ключевых видов (растений, животных и грибов); 3) абсолютная разновозрастность особей в популяциях ключевых видов деревьев; 4) максимальная внутриценотическая гетерогенность (наличие разнообразных микроместообитаний - *microsites*), обусловленная, в первую очередь, мозаикой окон возобновления (*gap mosaics*), и ветровально-почвенных комплексов (*tree fall*), а также мозаикой зоогенных и микогенных воздействий (*The mosaic cycle*., 1991; Коротков, 1991); 5) дифференциация возобновления древесных видов по микроместообитаниям; 6) сопоставимость экологических диапазонов микроместообитаний внутри сообщества и между сообществами, занимающими разные позиции на катене.

Специфические черты ненарушенных таежных лесов: 1) присутствие в составе древесной синузны как хвойных (виды родов *Abies*, *Picea*, *Pinus*), так и лиственных видов (виды родов *Tilia*, *Ulmus*, *Acer*, и/или *Betula*, *Populus*, *Salix* и др.) деревьев в соотношении 2:1 - 5:1; 2) создание вертикальной сомкнутости древесной синузны за счет особенностей конструкции и развития ассимиляционного аппарата (формирование вторичной кроны в середине онтогенеза) темнохвойных видов; 3) одновременное присутствие в травяном покрове видов разных эколого-ценотических групп: неморальной, бореальной, боровой, нитрофильной и высокотравной; 4) доминирование по биомассе и покрытию в травяном покрове нитрофильных высокотравных видов; 5) приуроченность подроста основного эдификатора ели европейской или сибирской - к валежу средних и поздних стадий разложения; 6) муллевое гумусообразование и наличие бурых лесных почв значительной мощности.

В доисторическом растительном покрове восточноевропейских таежных лесов климатические изменения в направлении юг-север сказывались, в первую очередь, на изменении видового состава растений (постепенное выпадение из древесного и кустарникового ярусов широколиственных видов, а из травяно-кустарничкового неморальных трав) и обеднении видового состава почвенной фауны. В тоже время структура фитоценозов, набор эколого-ценотических групп растений и тип почв (бурые лесные почвы) не менялись на протяжении большей части ареалов хвойных видов (*Abies*, *Picea*, *Pinus*).

Многовковские антропогенные воздействия на таежные ландшафты (руб-ки, распадки и выжигание лесов) имели разные последствия для климатически отличающихся территорий. Это привело к членению растительного континуума таежных лесов на относительно дискретные подзоны северной, средней и южной тайги. Климатические обусловленные различия темпов восстановительных процессов в этих подзонах поддерживают антропогенно созданную дифференциацию лесных ландшафтов.

Н.В.Соловьева, Т.А.Полянская*, Э.В.Шестакова
**ВЛИЯНИЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ НА ФЕНОРИТМЫ
 BETULA PENDULA ROTH. И VACCINIUM MYRTILLUS L.**
 Марийский государственный университет, Йошкар-Ола, Россия
 Национальный парк «Марий чодра»*, Россия

Ритмологическая поливариантность онтогенеза - асинхронность в сроках наступления той или иной фенофазы у особой одной ценопопуляции и разных локальных популяций является одним из наиболее важных адаптационных механизмов самоподдержания популяций растений к постоянно изменяющимся факторам внешней среды (Жукова, 1995).

Ритмы сезонного развития березы повислой (*Betula pendula* Roth.) и черники обыкновенной (*Vaccinium myrtillus* L.) исследовались на разных этапах онтогенеза в разных экологических условиях. Феноритмы *B. pendula* изучались в условиях города и в пригородном лесопарке, при этом места произрастания различались по степени загрязнения (Сустина, 1999). Исследования сезонного развития *V. myrtillus* проводились в 3 лесных фитоценозах национального парка «Марий чодра». Наблюдения проводились по методикам И.Г. Серебрякова (1954), В.А. Батманова (1967), И.Н. Бейдемана (1974), Н.Е. Булыгина (1979), И.Д. Юркевича (1980). При статистической обработке материалов использовались критерий χ^2 , разложение χ^2 на компоненты (Глотов и др., 1982).

Установлено, что одновременность прохождения фаз сезонного развития *B. pendula* разных возрастных групп (g_1 , g_2 , g_3) характерна преимущественно для городских посадок. В пределах городских популяций *B. pendula* можно выделить феногруппы с разными темпами развития: ранневегетирующие (g_2) и вегетирующие немного позднее (g_1 , g_3). Биоритмологические процессы у *B. pendula* в разных экологических условиях протекают несинхронно. Весенние фенофазы *B. pendula* в условиях города наступали раньше на 2-4 дня, а осенние – на 7-14 дней раньше по сравнению с условиями лесопарка в пригороде. Однако деревья *B. pendula*, произрастающей в загрязненных условиях, вступили в весенние фазы наряду с лесными, а в осенние – с городскими. Следовательно, вегетационный период этих деревьев был сокращен. Полученные данные позволяют предположить, что в условиях урбанизации существует гетеро-

генность развития онтогенетических групп *V. pendula*, что связано с более ранним наступлением вегетационного периода или укороченным вегетационным периодом (ускоренные темпы развития). Это может быть объяснено рядом неблагоприятных условий городской среды, которые вызывают преждевременное распускание листвы и преждевременный осенний листопад (Meuer, 1982).

Исследование ритмологической поливариантности и плодоношения кустарничка *V. myrtillus* показало, что для него характерно одновременное наличие цветков в 4-6 фенофазах (бутонизация, зацветание, цветение, отцветание, начало созревания плодов, полное созревание плодов). В период цветения велика возможность повреждения цветков заморозками, что обуславливает их гибель. Развитие средневозрастных и старых генеративных растений *V. myrtillus* протекает более компактно (одновременное прохождения 3-4 фенофаз). При сравнении сезонного развития *V. myrtillus* в различных фитоценозах отмечено наиболее раннее начало вегетации в осиннике липово-сныгевом, что объясняется более ранним таянием снегового покрова и лучшими условиями освещения, по сравнению с сосняком-черничником и ельником-черничником.

Таким образом, разновременность прохождения определенных фенофаз у разных жизненных форм: древесной - *V. pendula* и кустарничка - *V. myrtillus*, может служить стабилизирующим фактором для сохранения и самоподдержания популяций в условиях урбанизированных территорий или в лесных ценозах.

Авторы выражают признательность д.б.н., проф. Л.А. Жуковой и д.б.н., проф. Н.В. Глозову за советы и консультации при выполнении работы.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ «Пространственно-временная организация природных популяций растений» № 98-04-49294.

Ю.Г.Суетина, Л.А.Жукова

ВОЗРАСТНАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИИ *XANTHORIA PARIETINA* (L.) TH. FR. В УСЛОВИЯХ АНТРОПОГЕННОГО СТРЕССА

Марийский государственный университет, Йошкар-Ола, Россия.

В настоящее время проведены многочисленные исследования реакций лишайников на антропогенное загрязнение на организменном и ценогическом уровнях, изучение популяционных аспектов их поведения только начинается. Анализ структуры и численности популяций лишайников позволяет раскрыть механизмы их приспособленности к стрессовым условиям.

С применением концепции дискретного описания онтогенезов семенных растений, предложенной Т.А. Работновым (1950), А.А. Урановым (1975) и дополненной его учениками (Ценопопуляции..., 1976, 1977, 1988; Жукова, 1995), описан онтогенез апотециального листоватого лишайника *Xanthoria parietina* (Суетина, Жукова, Санникова, 1997). В результате исследования онтогенеза *X.*

parietina выделено 4 периода (латентный, прегенеративный, генеративный, постгенеративный) и 13 онтогенетических состояний (спора гриба (sp), прототаллус (pt), протероталлус (prt), ювенильное слоевище (j), имматурное 1 (im₁), имматурное 2 (im₂), виргинильное 1 (v₁), виргинильное 2 (v₂), молодое генеративное (g₁), средневозрастное генеративное (g₂), старое генеративное (g₃), субсенильное (ss), сенильное (s)). Онтогенетические состояния выделены по морфологическим и анатомическим признакам. Эти исследования явились основой для проведения исследований на популяционном уровне.

Цель работы – изучение структуры популяции *X. parietina* в ненарушенных и загрязненных местообитаниях.

Исследования возрастной структуры популяции *X. parietina* проводили на липе сердцелистной на территории Национального парка «Марий Чодра» и в г. Йошкар-Ола в зонах слабого, умеренного и сильного загрязнения, выделенных методом лишеноиндикации (Суетина, 1999). На дереве считали число особей каждой возрастной группы на высоте ствола от 1 до 1,8 м.

В природных местообитаниях возрастной спектр *X. parietina* является неполночленным, поскольку отсутствуют ss особи. Спектр с максимумом на im группе, плотность популяции составляет 12 особей/дерево. В городской среде все спектры неполночленны, в зоне слабого и умеренного загрязнения не найдены ss особи, в зоне сильного загрязнения – g₃ и ss. В зоне слабого загрязнения возрастной спектр с максимумом на g₁ особях. В зоне сильного загрязнения – с максимумом на v₁ возрастной группе. При этом доля g₁ и особенно g₂ групп резко сокращается. В зоне умеренного загрязнения спектр является «переходным» между спектрами зон слабого и сильного загрязнения; здесь преобладают и одинаково представлены особи v₁ и v₂ и g₁ возрастных групп, резко падает участие g₂ группы. Плотность популяции в зонах слабого, умеренного и сильного загрязнения – уменьшается с 47 до 12 и 9 особей/дерево, соответственно. Возрастные спектры в этих зонах различаются статистически значимо (применялся критерий χ^2 , P<0,001). Как показал однофакторный дисперсионный анализ, разница между частотой генеративных особей в изученных местообитаниях также статистически высоко значима (P<0,001).

Сравнение возрастной структуры популяции *X. parietina* в затененных природных местообитаниях и в зоне сильного загрязнения на территории г. Йошкар-Ола выявляет любопытное сходство: возрастные спектры с максимумом на группах прегенеративного периода, доля генеративных особей одинакова как в нарушенных (5,8%), так и в природных (6,2%) местообитаниях. В то же время отмечены четкие отличия в сравниваемых возрастных спектрах: в возрастной структуре популяции зоны сильного загрязнения отсутствуют особи g₃ и ss групп.

Таким образом, под влиянием стрессовых для популяции *X. parietina* условиях: сильного загрязнения в городе и затенения в лесных экосистемах, на-

блюдается задержка развития особей прегенеративного периода, проявляющаяся в замедлении формирования генеративных органов, частичная элиминация генеративных особей, уменьшение численности популяции. Наибольшие изменения наблюдаются при действии антропогенных факторов, которые вызывают элиминацию возрастных групп постгенеративного и частично генеративного периодов.

Искренне признательны д.б.н., проф. Н.В.Глотову за помощь в статистическом анализе данных. Исследования были проведены при поддержке гранта РФФИ «Пространственно-временная организация популяций растений» (1998, 1999).

Е.М.Сулига

ЗНАЧЕНИЕ НЕКОТОРЫХ ПРИЗНАКОВ В РОДЕ *TARAXACUM* ДЛЯ ТАКСОНОМИИ

Балашовский филиал СГУ, Балашов, Россия

В роде *Taraxacum* насчитывается до 2000 видов, распространенных в Северном и Южном полушариях, в основном в умеренном поясе, с центром распространения в Евразии (Richards, 1973). Род *Taraxacum* принадлежит к числу труднейших в систематическом отношении. Поэтому необходимо вести постоянную работу по отбору наиболее информативных морфологических признаков с целью критического подхода к объему вида и его принадлежности к той или иной секции. Листочкам обертки и семянкам в систематике рода всегда придается большое значение. У листочков обертки фиксируют цвет, наличие на них рожек, окаймление, соотношение длины наружных и внутренних листочков, положение наружных листочков в пространстве по отношению к внутренним. Указывается обычно и общая длина обертки, хотя, на наш взгляд, этим признаком не всегда можно воспользоваться, потому что измерить длину можно только в период цветения. При созревании семян внутренние листочки удлиняются в 1,5-2 раза (даже в гербарии!). Это характерно для видов, имеющих семянки с носиками, превышающими длину самой семянки. При созревании семянок носики выгибаются до характерной для вида длины, и соответственно этому происходит удлинение внутренних листочков обертки, что необходимо для предохранения семян от механических повреждений. У коротконосовых видов удлинения внутренних листочков практически не происходит.

Нами было обращено внимание на ряд морфологических признаков, которые ранее недостаточно использовались в диагностике видов. В систематике рода не уделяется должного внимания структуре наружных листочков обертки (травянистые или перепончато-травянистые), хотя этот признак и приводится для отдельных видов. Мы проанализировали степень развития перепончатых придатков на внутренних и наружных листочках обертки, которая раньше не использовалась в систематике одуванчиков. Наибольший интерес представляют перепончатые придатки на внутренних листочках обертки, так как они по-

казывают существенные морфологические отличия видов и могут быть использованы при разработке системы рода, а также, безусловно, отражают одну из линий в эволюционном развитии. Надо подчеркнуть и тот факт, что прослеживается корреляция этого признака с другими таксономическими параметрами. Например, у видов с перепончатыми или перепончато-травянистыми листочками обертки практически всегда хорошо развиты перепончатые придатки на внутренних листочках обертки, а семянки имеют носики, превышающие длину самой семянки. Это секции *Leucantha*, *Sinensia*, *Ceratophora*, *Scariosa*. У растений, имеющих носик короче или б.м. равный семянке, наружные листочки обертки травянистые, а перепончатые придатки на внутренних листочках почти не развиты. Это секции *Oligantha*, *Orientalia*, *Glabra* и др. Некоторые гибридогенные виды занимают промежуточное положение между секциями и даже группируются в особые секции. Например, виды этих секций имеют хорошо развитые перепончатые придатки на внутренних листочках обертки, но при этом наружные листочки обертки у них травянистые. При описании морфологии семянки обычно ограничиваются указанием размеров ее основных частей: расширенная часть, пирамидка, носик, хохолок, шиповатость. Кроме того желательно описывать и другие детали, которые отмечаются лишь некоторыми авторами, а именно: форму семянки (продолговатые, веретеновидно- или клиновидно-продолговатые); поверхность семянки (ребристая, бороздчатая или неясно ребристая, гладкая или шиповатая), но при этом обязательно уточнять, какой формы шипики, их направление, выравниваются они или нет; форму пирамидки (цилиндрическая, коническая или коническо-цилиндрическая, заходят на нее шипики или нет); желательно точно указывать цвет семянки. Использование перечисленных морфологических признаков поможет в более точном определении видовой принадлежности видов рода *Taraxacum*.

А.П.Сухоруков

О СИСТЕМАТИЧЕСКОМ ПОЛОЖЕНИИ
ATRIPLEX CRASSIFOLIA С.А.МЕУ. (CHENOPODIACEAE)
 Московский государственный университет. Москва. Россия

Систематическое положение описанной К.А.Мейером в 1833 г. из Восточного Казахстана *Atriplex crassifolia* С.А.Мей. (in Ledebour: *Flora Altaica*, IV, 309) оставалось до настоящего времени довольно спорным. Автор вида отнес его к секции *Schizotheca* С.А.Мей. (приоритетное название - *Teutliopsis Dumort.*), характеризуя ее следующими признаками: “*flores monoici, [bracteolae] feminei bipartiti vel bifidi; radícula adscendens*”. Степень сростания остающихся при плодах прицветничков и положение зародышевого корешка в семени (базальное, латеральное или верховое) являлись в работах систематиков первой половины XIX в. наиболее существенными признаками при разг्रा-

ничении представителей рода *Atriplex* в целом (Moquin-Tandon, 1840; Fenzl, 1847). E. Boissier (1879) делит секцию *Teutliopsis*, используя наряду с вышеуказанными показателями признак жизненной формы, на две группы; к одной из них (§ *Annua*) он отнес и *A. crassifolia*. Отличную от традиционных систем классификацию, основанную главным образом на анатомическом строении листа, предложил H. Moser (1934). Первоначально этот исследователь включил изучаемый мною таксон в группу видов с крапцовой структурой листа (правда, с сомнением), однако в конце статьи он уточняет, что лист *A. crassifolia* характеризуется бифациальной структурой. Совершенно иную систему азиатских видов рода предложил P. Aellen (1939). Он выделил, в частности, *A. crassifolia* вместе с *A. laevis* C.A. Mey. в особую секцию *Crassifolia* Aellen. Наиболее существенными, на его взгляд, признаками секции являются наличие "светлого желвачкового края на листочках околоцветника" (прицветничков) и гетероспермии. И, наконец, Н.А. Медведева (1996) отнесла *A. crassifolia* к секции *Sclerocalymna* Aschers.

Качественная оценка признаков, используемых в систематике однолетних представителей рода, не имеющих женских цветков с околоцветником и характеризующихся незначительной степенью срастания прицветничков, нуждается в критическом осмыслении.

В систематических работах и диагностических ключах наибольшее внимание уделялось степени срастания прицветничков с целью разделения видов на отдельные группы. Верхняя граница срастания прицветничков у подавляющего большинства евразийских может существенно варьировать именно у однолетних представителей, относимых к секциям *Teutliopsis* и *Sclerocalymna*. Так, соотношение сросшейся части к общей длине прицветничков у *A. crassifolia* составляет $1/3 - 1/2$.

Другой ранее широко применявшийся признак - направленность зародышевого корешка в семени - напрямую коррелирует со степенью срастания прицветничков. Отмечено, что чем больше степень их срастания, тем выше оказывается положение корешка. В пределах одной особи можно увидеть различную ориентацию корешка в зависимости от предела спаянности прицветничков. Граничное положение радикулы между свободной и сросшейся частями прицветничков имеет биологический смысл - это кратчайший путь выхода зародышевого корешка (через свободную часть прицветничков) при прорастании семян. Это заключение сделано при проращивании семян некоторых систематически далеких друг от друга видов (*A. laevis* C.A. Mey., *A. patula* L., *A. patens* (Litv.) Iljin, *A. pedunculata* L., *A. tatarica* L.).

Константными признаками, позволяющими уверенно классифицировать однолетники с незначительной степенью срастания прицветничков, служат такие показатели, как гетероспермия; склерифицированность прицветничков; время проявления жилкования на них; анатомическая структура листа; степень

опушенности листьев пузыревидными волосками (Reimann, 1991); реакция листовых пластинок на сильное солнечное освещение; хронологические данные (Сухоруков, 1999).

Л.Г.Таршис

МОНИТОРИНГ ПРИРОДНЫХ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ

Ботанический сад УрО РАН, г.Екатеринбург, Россия

На Среднем Урале, в условиях постоянного усиления антропогенного пресса на природные ценопопуляции растений, проводили сравнительный анализ изменений во времени, происходящих с морфологической поливариантностью особей вида в естественной среде, при разной степени антропогенного воздействия. Основные исследования были осуществлены на травянистых многолетниках и кустарничках, произрастающих в лесных и луговых экосистемах Пригородного и Сысертского районов Свердловской области. Учётные площадки закладывали в ценопопуляциях в 1975 году. Тогда же на 50 средневозрастных генеративных особях каждого вида проводили детальный морфологический анализ. Биометрические показатели определяли у вегетативных и генеративных органов. Спустя 25 лет, в 1999 году в ценопопуляциях изучаемых видов были вновь проведены аналогичные исследования. Они показали, что в той же группе ценопопуляций, которая располагалась в Сысертском районе, в относительной изоляции, и при слабом антропогенном воздействии, устойчиво сохранились: внутривидовая дифференциация, морфологическая поливариантность особей и соотношение морф. Например, в ценопопуляции *Trifolium lupinaster* L. у ряда генеративных особей развивались в подземной сфере плагиотропные корневища, окоренённые придаточными корнями, часть которых видоизменялась в клубни. У других особей формировались стержневые корни, образующие боковые корни, тоже видоизменяющиеся в клубни. Следовательно, одновременно, в ценопопуляции клевера люпиновидного существовали две формы корневых систем: корневищнокорнеклубнёвая и стержнекорнеклубнёвая. Аналогичное внутривидовое морфологическое разнообразие было обнаружено нами у *Sanguisorba officinalis* L., в ценопопуляции которой, некоторые особи формировали активно ветвящиеся стержневые корни, у других же развивались плагиотропные корневища и придаточные корни, у третьих - ортотропные корневища и придаточные шнуровидные корни, у четвёртых – боковые корни видоизменённые в клубни (Tarshis and Tarshis, 1996). У этих двух и многих других видов, нами была обнаружена значительная вариабельность многолетних подземных органов. Следовательно, в природе, возможно существование вида в нескольких жизненных формах, в пределах одной ценопопуляции. Более удобными для проведения мониторинга природных ценопопуляций, по сравнению с подземными органами, являются генеративные органы, -

особенно цветки и плоды. В Сысертской ценопопуляции нами была обнаружена высокая устойчивость встречаемости отдельных вариантов неметрических признаков цветков у *Dianthus versicolor* Fisch., *Potentilla anserina* L., *Moneses uniflora* (L.) A.Gray, *Chimaphila umbellata* (L.) W.Barton и других видов. В Пригородном районе Свердловской области, где антропогенное воздействие на растения выражено значительно сильнее, в природных ценопопуляциях резко уменьшено морфологическое разнообразие цветков и плодов. Для объективной оценки варибельности морфологических признаков генеративных и вегетативных органов травянистых растений и кустарничков мы использовали методы математической статистики. Кроме этого, при проведении мониторинга целесообразно применять эмпирическую шкалу уровней изменчивости (Мамаев, 1973; Таршис, 1981), и осуществлять определение частот встречаемости отдельных морф.

Л.В.Тетерюк

НЕБЛАГОПРИЯТНЫЕ ФАКТОРЫ И ОНТОГЕНЕЗ *AJUGA REPTANS* L. НА СЕВЕРНОЙ ГРАНИЦЕ РАСПРОСТРАНЕНИЯ.

Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, г.Сыктывкар, Россия.

Представляет значительный интерес изучение изменения цикла развития побегов некоторых видов в разных частях их ареала. В частности, в литературе такое явление было отмечено для *Рoa alpina* в высокогорьях Пиринеев, где одно- или двулетник развивался как многолетний вид, для некоторых арктических растений (*Cochlearia arctica* Schlecht. ex DC., *Androsace septentrionalis* L.), которые в южной части ареала являются двулетними, а в северной (многолетними монокарпиками (Горыщина, 1979). Подобные изменения были обнаружены нами для *Ajuga reptans* L на северной границе ее распространения.

Ajuga reptans - вегетативно подвижный многолетний травянистый поликарпик с монокарпическими дициклическими полурозеточными побегами (Серебряков, 1952). Вид неморального флористического комплекса. Ее онтогенез был описан в зоне широколиственных лесов О.В.Смирновой (1983, 1987). На северной границе ареала вид встречается в травянистых мелколиственных и смешанных хвойно-мелколиственных лесах, на полянах, опушках, лугах. В этих условиях было выявлено замедленное полициклическое развитие большей части парциальных побегов живучки ползучей, которые длительное время (до 3-6 и более лет) пребывали в иматурном возрастном состоянии (Тетерюк, 1998).

Исследования проводили на северной границе распространения живучки ползучей, в подзоне средней тайги Республики Коми (1995-1998 г.г.). Целью данной работы было выделение факторов, влияющих на скорость прохождения побегами модельного вида разных этапов онтогенеза. Для этого были исследо-

ваны темпы развития парциальных побегов живучки ползучей в 18 ценопопуляциях и выявлена их корреляция с экологическими факторами. Для оценки показателей биотопов использованы диапазонные экологические шкалы Д.Н.Цыганова (1983), для выявления корреляций - коэффициент ранговой корреляции Спирмена.

Выявлены корреляции цикла развития вида с терморежимом (на опушках и лугах, где больше тепла возможно зацветание побегов на второй год развития). Скорость перехода в виргинильное возрастное состояние (к вегетативному размножению) была связана с показателями трофности почв и температурного режима местообитаний. В фитоценозах, где значения этих факторов были меньше, происходило замедленное развитие парциальных побегов.

Таким образом, среди неблагоприятных факторов, влияющих на онтогенетическое развитие живучки ползучей в подзоне средней тайги с помощью экологических шкал можно выделить температурный режим (изменяет цикл развития побегов) и трофность почв (определяет скорость перехода в виргинильное возрастное состояние).

На популяционном уровне показателем неблагоприятных условий для существования ценопопуляций живучки ползучей служит обилие замедленно развивающихся иматурных рамет. Для поддержания численности вида на границе ареала наиболее значимыми являются виргинильная и генеративная возрастные группы. Доля таких побегов увеличивалась в фитоценозах с более высокой трофностью и низкой кислотностью почв. Факторами, влияющими на состояние ценопопуляций вида являются низкая трофность и высокая кислотность почв.

Н.А.Торопова

ОЦЕНКА СУКЦЕССИОННОГО СОСТОЯНИЯ ЛЕСНЫХ СООБЩЕСТВ ЛЕСОСТЕПИ И ПРОГНОЗ ИЗМЕНЕНИЯ ВИДОВОГО РАЗНООБРАЗИЯ (НА ПРИМЕРЕ ЗАПОВЕДНИКА «ВОРОНИНСКИЙ»).

Тамбовский государственный университет им. Г. Р. Державина, Тамбов, Россия

Возможность сохранения существующего биоразнообразия в лесных заповедниках, в первую очередь, зависит от состояния популяций древесных видов (Восточноевропейские..., 1994), которые создают необходимую среду для существования множества подчиненных видов. Все процессы восстановительных смен в лесных заповедниках связаны с инвазиями древесных видов как в лесные (под полог старовозрастных лесов, измененных рубками и культур разного видового состава и возраста), так и в нелесные (опушки, сенокосные поляны в лесу, луга, и пр.) сообщества. При этом происходят существенные изменения видового состава подчиненных видов.

Исследования демографической структуры ценопопуляций 28 видов деревьев и кустарников проводились в 1998-99 г.г. в подзоне лесостепи в Воронинском заповеднике Тамбовской области, где демутации изучались в 7 типах сообществ в водораздельных и пойменных широколиственных лесах, в осинниках, в культурах сосны и березы бородавчатой, в экотонных сообществах между лесом и луговой степью. Специфика сообществ Воронинского заповедника – господство инвазионных и фрагментарных ценопопуляций деревьев практически во всех типах лесных и экотонных сообществ. Такое состояние ценопопуляций деревьев – результат антропогенных воздействий (выборочные рубки, выпас и сенокошение в лесу, рекреация и уход за культурами) перед заповеданием.

В результате анализа демографической структуры ценопопуляций деревьев составлен прогноз изменения состава древесной синузии в основных типах сообществ. Экотонные сообщества, водораздельные и пойменные леса, включая культуры сосны и березы, в течение жизни одного поколения деревьев превратятся в широколиственные леса с разной долей участия широколиственных видов. Так, в водораздельных лесах на первое место по численности ценопопуляции выходит клен остролистный, за ним следуют дуб и липа; в пойменных лесах – клен татарский, в экотонных сообществах – дуб, в культурах березы – клен остролистный. Наибольшее число видов деревьев восстановится в водораздельных и пойменных широколиственных лесах и экотонных сообществах. Значительно дольше будет восстанавливаться видовой состав древесной и кустарниковой синузий в культурах и на заброшенных сенокосах и выгонах.

Особого внимания при изучении демутационных процессов заслуживает дуб черешчатый – как зональный эдификатор. В большинстве широколиственных лесов (Смирнова и др., 1987) дуб не возобновляется. В Воронинском заповеднике, в связи с сильным нарушением в недавнем прошлом подроста и напочвенного покрова выпасом в лесах, дуб успешно возобновляется не только на опушках и культурах сосны и березы, но и в водораздельных и пойменных лесах. Наиболее часто инвазионные ценопопуляции этого вида встречаются в экотонных сообществах, где нет поросли широколиственных видов и высоких лесных трав, затеняющих подрост, поэтому развитие самосева дуба идет здесь весьма успешно.

Основная особенность демутационных процессов в лесных сообществах заповедника – нахождение ценопопуляций деревьев на одном и том же этапе развития. Это объясняется практически одномоментным ослаблением антропогенных воздействий. Абсолютное доминирование генеративных особей деревьев и кустарников в ближайшем будущем в большинстве сообществ заповедника приведет к созданию под пологом леса выровненной теневой обстановки. Это вызовет сокращение численности и выпадение из состава сообществ светлюбивых видов кустарников и трав. В связи с этим, проблема сохранения

травянистой светолюбивой флоры актуальна для заповедника и требует разработки срочных мероприятий по поддержанию биологического разнообразия.

Н.А.Тремасова

ОБ АДВЕНТИВНОЙ ФЛОРЕ ГОРОДОВ ЯРОСЛАВСКОЙ ОБЛАСТИ

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, г. Москва, Россия

Одним из результатов антропогенного воздействия на окружающую среду является занос растений. Наиболее интенсивно этот процесс идет в больших городах и вдоль железных дорог (Назаров, 1927; Гусев, 1971; Мальшева, 1980; Чичев, 1984; Ильминских, 1984, 1988). Флора городов Средней России остается изученной крайне недостаточно. Не исключением являются и города Ярославской области.

С 1999 г. нами начато изучение адвентивной флоры городов Ярославской области. Исследования проводятся с использованием общепринятых подходов - маршрутным методом с детальным обследованием мест, на которых происходит интенсивный занос новых видов (ж.-д. станции, территории пассажирских и товарных депо, парки вагонов, привокзальные и городские пустыри, свалки, отстойники, хлебоприемники, овощехранилища, территории промышленных предприятий, цветники, огороды, газоны, скверы, парки и т.д.). В качестве модельных объектов выбраны 12 городов области и в настоящий момент начато обследование территорий шести из них: Ярославля, Рыбинска, Ростова, Данилова, Переславль-Залесского и Углича.

Общее число адвентивных видов, зарегистрированных в указанных городах, - 82: они принадлежат к 68 родам и 28 семействам. Наиболее многочисленны по числу видов семейства: *Compositae* - 19, *Brassicaceae* - 10, *Gramineae* - 8, *Chenopodiaceae* и *Leguminosae* - по 5, составляющие более половины всей адвентивной флоры (61%). Другие семейства имеют лишь по 1-2 представителя, реже 4. Среди адвентивных растений много рудеральных и сегитальных видов; почти половина видов относится к культурным или культивируемым растениям. В семействе *Compositae* из 19 адвентивных видов шесть - "убежавшие" из культуры. Большинство заносных видов - травянистые растения; основу составляют одно- (47) и многолетники (20). Остальные жизненные формы представлены лишь незначительным числом видов.

Преобладающее большинство адвентивных растений расселяется в местах с нарушенным растительным покровом. Как показал проведенный анализ, большинство видов (36 из 82) произрастает на железной дороге, которая связывает между собой промышленные комплексы. Это такие виды, как *Sisymbrium altissimum* L., *S. loeselii* L., *Descurainia sophia* (L.) Webb ex Prantl, *Lepidium densiflorum* Schrad., *L. perfoliatum* L., *Lactuca serriola* L., *Atriplex tatarica* L., *Senecio viscosus* L., *Cyclachaena xanthifolia* (Nutt.) Fresen., из ди-

чающих - *Medicago sativa* L., *Aster salignus* Willd., *Rosa rugosa* Thunb., *Grossularia reclinata* (L.) Mill., *Acer negundo* L. и ряд представителей семейства Gramineae. При этом 21 вид, встречается только на железной дороге, 15 видов произрастают и в других местообитаниях. Второе место по числу видов занимают улицы и дворы (34 вида); следующее место - обочины грунтовых и шоссе-сезонных дорог. Примерно одинаковое число пришельцев произрастает на пустырях и свалках, газонах и огородах: *Galinsoga parviflora* Cav., *Chamomilla recutita* (L.) Rauschert, *Impatiens parviflora* DC., *I. glandulifera* Royle, *Bunias orientalis* L., *Geranium sibiricum* L., *Solanum nigrum* L. и др.

Адвентивные растения исследуемых городов Ярославской области разнообразны по своему происхождению. Среди них преобладают азиатские виды, которые составляют более 55% от всех видов заносных растений. На выходцев из Северной и Южной Америки приходится 22%, европейские виды - 13%. Агрессивнее других ведут себя европейские и североамериканские виды, которые не только успешно закрепляются на новых местах, но и энергично расселяются по вторичным местообитаниям, пополняя группу синантропных растений, например, *Erigeron canadensis*, *Lepidium ciliatum*, *Acer negundo*, *Lactuca tatarica* (L.) C.A.Mey., *Senecio viscosus*, а также *Ambrosia artemisiifolia* L., *Cyclachaena xanthifolia*. В ряде городов наблюдается массовое распространение вдоль шоссе-сезонных дорог *Heraclеum sosnowskyi* Manden.

Н.В.Трулевич

ВОЗРАСТ И ВОЗРАСТНОЕ СОСТОЯНИЕ ИНТРОДУЦИРУЕМЫХ РАСТЕНИЙ.

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

Интродукционный эксперимент с дикорастущими растениями природной флоры является экспериментом в плане познания особенностей их онтогенеза. Говорить о темпах онтогенеза интродуцируемых растений возможно лишь в сравнении с таковыми в природных местообитаниях. К настоящему времени созданы и продолжается совершенствование более 40 сочетаний растений различных типов растительного покрова. Моделью фрагментов служат естественные фитоценозы. Они представляют собой объемно-пространственную композицию растений, изменяющуюся во временном и сезонном аспектах. Осуществляется постоянное совершенствование созданных сочетаний растений, основанное на фитоценологических, экологических особенностях и специфике популяционной жизни растений. Только на основе многолетнего интродукционного эксперимента можно говорить о долголетию и устойчивости особей в интродукционных популяциях. Продолжительность жизни растений изменяется при изменении условий существования, как в природных местообитаниях, так особенно в условиях культивирования. Так, фрагмент горного тянь-шаньского ельника с разреженным древесным ярусом, подлеском и травами начал созда-

ваться с конца 50-х годов. Основой его послужили сборы посадочного и посевного материала в Центральном Тянь-Шане. В настоящее время древесный ярус представлен разновозрастными слями с различным возрастным состоянием. Ель, пересаженная из горного ельника в возрасте 5 лет в 1960 году, начала плодоносить в возрасте 34 лет. Несколько раньше, в возрасте 26 лет, начали плодоносить ели, растущие на искусственно созданном горном рельефе. В природных условиях (по данным Н. Д. Кожевниковой) ель начинает плодоносить на нижней границе в 45 лет, средней части ельника в 78 лет. На верхней границе ельника по северному склону в 105 лет, а южного склона в 32 года.

Опыт интродукции адониса золотистого показал, что темп его онтогенеза существенно ускоряется. Первое цветение и плодоношение, которое на осыпях высокогорий Тянь-Шаня наступает не ранее 20-летнего возраста, в условиях интродукции наступает на шестой год, а десятилетние растения по своему возрастному состоянию являются стареющими.

Одним из существенных изменяющихся факторов при культивировании растений является снижение конкурентного влияния со стороны отсутствующих в интродукционном опыте всех или многих компонентов естественного фитоценоза. По продолжительности жизни растения делятся на однолетние, двулетние, и многолетние (монокарпики и поликарпики). Длительность онтогенеза (тип онтогенеза) многолетних растений условно можно подразделить на краткий (до 5 лет) - малолетние многолетники, продолжительный (до 20 лет), длительный (свыше 20 лет).

Экологическая пластичность свойственна широкому кругу растений за исключением растений из специфических условий обитания, у которых, как правило, способность к изменчивости ограничена. К настоящему времени накоплен большой фактический материал по выращиванию растений различных жизненных форм и типов растительного покрова. Растения с более широкой экологической и фитоценотической амплитудами характеризуются большим полиморфизмом, внутривидовым разнообразием. Эти черты увеличивают приспособительные возможности растений при интродукции. Одним из признаков устойчивости интродукционных популяций является наличие жизнеспособного самосева, взрослых особей местной репродукции, способных удерживать и расширять первоначальную площадь обитания. Наивысшим показателем интродукционной устойчивости является натурализация, связанная с расселением растений в новых условиях, включая внедрение в местные фитоценозы. Ускорение темпов онтогенеза происходит при интенсификации ростовых процессов, усилении ветвления вегетативных и генеративных побегов. Темп онтогенеза в сравнении с природным может быть: стабильный (природный), ускоренный, замедленный. Анализ темпов онтогенеза интродуцируемых растений Внутреннего Тянь-Шаня показал, что у подавляющего большинства видов (70%) темп онтогенеза ускоряется. Стабильный темп свойственен лишь

18% растений, а замедленный 12%. Долголетие интродуцируемых растений служит одним из показателей их интродукционной устойчивости. Следует различать возраст культивируемого образца и возраст входящих в него особей. Возраст культивируемого образца может представлять собой абсолютный возраст входящих в него особей, если он состоит из одновозрастных растений, либо складываться из сменяющих друг друга поколений. По длительности выращивания интродуцируемые образцы подразделяются на следующие группы: до 5 лет; до 10 лет; до 20 лет; свыше 20 лет. Анализ длительности выращивания растений показывает, что более половины из них выращивается более 20 лет, а более 20% - от 10 до 20 лет. Таким образом, устойчивость интродуцируемых растений проверена многолетним опытом, что повышает как ценность самой коллекции, так и делает более обоснованными выводы об устойчивости входящих в нее растений.

Н.Г.Уланова

МЕХАНИЗМЫ ПОПУЛЯЦИОННОЙ ДИНАМИКИ ВИДОВ ДОМИНАНТОВ
РАСТИТЕЛЬНОСТИ СПЛОШНЫХ ВЫРУБОК ЕЛЬНИКОВ ЮЖНОЙ ТАЙГИ

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Москва, Россия

Изучена динамика структуры популяций обычных доминантов вырубок: *Chamerion angustifolium* (L.) Scop., *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth, *C. arundinacea* (L.) Roth, *C. canescens* (Web.) Roth, *Juncus effusus* L., *Rubus idaeus* L., *Populus tremula* L., *Betula pendula* Roth и *B. pubescens* Ehrh. на сплошных вырубках ельников южной тайги в охранной зоне Центрально-Лесного государственного биосферного заповедника (Тверская обл.), в Крестецком районе Новгородской области.

В задачи исследования входило: а) разработка шкалы возрастных состояний для каждого вида с детальной раскопкой клонов и определением (по возможности) абсолютного возраста; б) подборка сукцессионного ряда вырубок разного возраста (в одном и том же типе леса) с доминированием изучаемых видов; в) анализ возрастной структуры популяций на каждой сукцессионной стадии с использованием разработанных шкал возрастных состояний; г) построение рядов динамики возрастной структуры популяций в ходе вторичной сукцессии.

Все изученные виды - многолетние поликарпики, обладают чертами эксплеретности в стратегии жизни. Большинство из них интенсивно распространяются вегетативно корневыми отпрысками или корневищами. Всего было изучено от 200 до 1000 особей (клонов) каждого вида. Впервые для генет и размер этих видов разработана шкала возрастных состояний и определена продолжительность их жизни.

Для временного ряда вырубок от 1 до 30 лет построены возрастные спектры популяций. Как оказалось, у всех видов возрастная структура на вырубках 1-2 лет имеет инвазионный тип с преобладанием виргинильных рамет. Молодые растения появляются из почвенного запаса семян. Однако у осины преобладают корнеотпрысковые побеги, а у *Calamagrostis arundinacea* 20% популяции представлена кустами, оставшимися из под полога леса. На вырубках 3-4 лет распределение возрастных состояний принимает нормальный вид с преобладанием генеративных рамет. Процесс старения популяций начинается раньше у *Chamerion angustifolium* и *Calamagrostis epigeios* (на 4-5 год), во многом, - под влиянием конкуренции со стороны подроста березы, осины и ели, а также третьего вида - *Rubus idaeus*. Старение популяций *Rubus idaeus* начинается позже (на 6-7 год после рубки) из-за затенения и конкуренции с подростом деревьев. На 7-летних вырубках осина достигает высоты 4 метров и переходит в молодое виргинильное состояние, становясь главным доминантом растительности. Примерно к 10 годам после рубки в структуре популяций кустарников и трав преобладают сенильные и субсенильные раметы; резко снижается численность популяций. К 30 годам под пологом молодого леса от популяций видов - доминантов остаются лишь единичные особи с одним-двумя побегами. Частичное омоложение популяций происходит, главным образом, при проведении рубок ухода (осветления) или в других очагах нарушений.

Л.Д. Утемова

РОД ФИАЛКА В РАСТИТЕЛЬНОМ ПОКРОВЕ ХАКАСИИ

Государственный природный заповедник "Хакасский", г.Абакан, Россия

Род *Viola* - интересная в биологическом и таксономическом отношении группа цветковых растений, изучению которой уделяется мало внимания. После наиболее известных работ по систематике рода (Кулфер, 1909; Беккер, 1909, 1925; Юзепчук, 1949) лишь фиалки Восточной Сибири и Кавказа подвергались основательной систематической ревизии (Никитин, 1995).

Для флоры такой масштабной территории, как Сибирь, указывается 40 видов фиалок, для Республики Хакасия - 11 видов во "Флоре Сибири" (1996) и 16 видов в "Каталоге флоры Республики Хакасии" (Анкипович, 1999).

Исследованиями, проведенными в течение 1995 - 1999 гг., в растительном покрове Хакасии удалось установить 18 видов фиалок из 3 подродов и 8 секций: *V. altaica* Ker-Gawler (*V. monochroa* Klokov), *V. arenaria* DC. (*V. rupestris* Schmidt), *V. biflora* L., *V. canina* L. (*V. montana* L.), *V. dactyloides* Schultes, *V. disjuncta* W. Becker, *V. dissecta* Ledeb., *V. epipsiloides* A. et D. Love, *V. hirta* L., *V. incisa* Turcz., *V. jensiseensis* Zuev, *V. maurittii* Tepl., *V. mirabilis* L., *V. patrinii* Ging., *V. selkirkii* Pursh ex Goldie, *V. stagnina* Kit. (*V. persicifolia* Schreber, *V. pumila* Chaix), *V. tricolor* L., *V. uniflora* L.

Качественный состав рода *Viola* весьма разнообразен. *V. jenienseensis* и *V. dactyloides* для флоры отмечены впервые. *V. incisa* внесена в Красную книгу РСФСР (1988), является эндемиком Южной Сибири. Для данного вида, помимо 4 - х ранее указанных местообитаний (Редкие ..., 1999), установлены новые пункты произрастания, в частности, долина реки Камышта, зона парка культуры и отдыха г. Абакана. Тем самым расширены представления о распространении вида в растительном покрове Хакасии. Весьма редкими для условий региона являются также и *V. patrinii*, *V. mirabilis*, *V. selkirkii*. Среди фиалок 2 эндемика Южной Сибири - *V. incisa*, *V. jenienseensis*, один вид - *V. dactyloides*, является третичным неморальным реликтом. В роде *Viola* преобладают североазиатские (6 видов) и евроазиатские (3 вида) элементы, 2 вида являются космополитами.

Преобладающее большинство фиалок предпочитают местообитания с достаточной степенью увлажнения, являясь мезофитами или мезоигро-фитами. Произрастают фиалки в довольно хорошо освещенных, разреженных лесах, по долинам рек, встречаются в открытых степных и высокогорных сообществах. 7 видов фиалок произрастают на кластерных участках заповедника "Хакасский" и тем самым находятся под надежной защитой.

Все фиалки - растения многолетние, с эпигеогенным или гипогеогенным корневищем, по характеру побегообразования относятся к трем биогруппам:

1. Бесстебельные, с короткими вертикальными либо горизонтальными корневищами и отходящими от них розетками листьев.
2. Полурозеточные, с прикорневой розеткой листьев и удлиненными надземными побегами.
3. Безрозеточные, имеющие только удлиненные надземные побеги.

В структуре фитоценозов фиалки обычно не имеют доминирующего положения, а при значительном обилии участвуют в определении весеннего аспекта.

По ритмике развития изученные фиалки относятся к весеннецветущим растениям, их массовое цветение приходится на вторую половину мая. Лишь некоторые виды, такие как *V. altaica*, *V. biflora*, в условиях гор цветут практически все лето. У большинства фиалок, особенно бесстебельных и полурозеточных, параллельно с хазмогамными, как правило, развиваются и клейстогамные цветки. В то же время у *V. biflora*, *V. uniflora*, *V. disjuncta* клейстогамные цветки найти не удалось.

Многие анатомические признаки у изученных фиалок являются однотипными для рода в целом. В частности, у всех видов фиалок Хакасии устьичный аппарат анизоцитный. Эпидерма листа однослойная, сложена волнистыми (складчатými), реже удлиненно многоугольными клетками. Строение мезофилла зависит от экологической приуроченности вида, он дифференцирован на губчатую и палисадную паренхимы либо не имеет четкой дифференциации.

Стебли фиалок имеют пучковый тип строения. Хорошо выражена многослойная кора, вследствие чего пучки сдвинуты к внутренней части стебля. Стебель сплошной, редко полый.

Весьма подвижными параметрами обладают черешки листьев фиалок. Черешки обычно трехлапунные, среди которых центральная - крупная, а две симметричные боковые более мелкие. Форма поперечного разреза черешка вполне может служить таксономическим признаком для отдельного вида. Черешки имеют боковые выросты в виде лопастей, которые сильно варьируют по формам и размерам. Они могут быть короткими и тупыми, длинными и дуго-видно загнутыми; имеющие или лишенные волосков.

С.Н. Утенкова

К ФИТОГЕОГРАФИЧЕСКОМУ АНАЛИЗУ ФЛОРЫ ПЯТИГОРСКОГО ФЛОРИСТИЧЕСКОГО РАЙОНА

Ставропольский государственный университет, Ставрополь, Россия.

Флора Пятигорского флористического района насчитывает 1580 видов сосудистых растений (Иванов А.Л., 1998). Фитогеографическим анализом в ней выделено 6 групп видов, имеющих географически сходное распространение – географические типы, распадающиеся на 24 геоэлемента, анализ которых позволяет выявить некоторые закономерности распределения видов и их географические связи. Это составляет основу для проведения ботанико-географического районирования территории и решения вопросов флорогенеза.

В изучаемой флоре преобладают бореальные элементы (39,37 % - 622 вида), представленные в основном кавказскими видами (12,67 % - от общего числа видов, 32,2 % - от количества бореальных элементов). Значительная часть видов (245 видов – 15,51 %) имеют арсал, связанный со Средиземноморской областью. Географический анализ помогает определить, в первую очередь, тип флоры – она бореально-кавказско-средиземноморская, что говорит о широком обмене видами в основном в пределах Кавказа. Миграционные волны гетерохронно проходили через район лакколлитов, где в соответствующих экологических нишах, переживая неблагоприятные условия климата в многочисленных рефугиумах, задерживались виды различного происхождения и экологии, благодаря чему уже к концу плиоцена флора Пятигорья приобрела гетерогенный характер.

Наличие на территории реликтовых видов с различной экологией, хорологический анализ которых позволяет определить основные миграционные потоки, а также плиоценовый эпейрогенез привели к тому, что в раннем плейстоцене обособился и начал функционировать Пятигорский видообразовательный центр, с которым связано наличие на территории мезофильных эндемичных видов: *Rosa dolichocarpa* Galushko, *Echinops viridifolius* Iljin, *Hieracium*

beschtaviciforme Luxip, а также, предположительно, *Asphodeline tenuior* (Bieb.) Ledeb., *Psephellus leucophyllus* (Bieb.) C.A.Mey., *P. ciscaucasicus* (Sosn.) Galushko. Очевидно, в плейстоцене район лакколлитов Пятигорья находился в географической изоляции от кавказской флоры, реликты которой и дали новые виды, ксеротермические и гляциальные реликты находившиеся в изоляции менее продолжительное время, в настоящий момент являются материалом для расо- и видообразования. Однако эта проблема требует дополнительного исследования и не исключено, что в результате её решения будут обнаружены новые расы, подвиды и даже виды, а многие реликты приобретут новый статус.

Таким образом, анализ географического спектра флоры Пятигорского флористического района не только помогает в изучении хорологии видов, его результаты дают ценные сведения для решения проблемы генетических связей флоры региона и вопросов флорогенеза.

С.В. Федорова

ВЕГЕТАТИВНОЕ И СЕМЕННОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ *POTENTILLA ANSERINA* L.
В ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЙ ЧИСТОЙ ЗАРОСЛИ
Казанский государственный университет, Казань, Россия

Лапчатка гусиная - наземно-ползучее растение. Семенное размножение лапчатки связано с формированием плодов - многоорешков. Вегетативное размножение лапчатки осуществляется тремя способами 1) партикуляция материнской розетки, 2) геморизогенез, 3) формирование ползучих побегов с пазушными дочерними кустами. Последний способ вегетативного размножения был рассмотрен в данной работе.

Исследование проводили на примере 3-х летней экспериментальной чистой заросли, которая располагалась на 12 стационарных площадках размером 1x1 м², (биостанция Казанского университета).

В начале июня 1998г. особи лапчатки имели органы вегетативного и семенного размножения. Оценка состояния чистой заросли на площадке с максимальным проективным покрытием лапчатки показала, что: плотность составила 956экз/м², количество особей с ползучими побегами и (или) цветonosами было 400экз, количество семенных проростков и ювенильных особей было мало (35 и 10экз. соответственно), преобладали особи без органов размножения.

Огромное количество узлов ползучих побегов (1152шт.), обнаруженное при плотности 300экз/кв.м, свидетельствует об очень высокой интенсивности вегетативного размножения лапчатки и о наличии свободной площади, несмотря на большое проективное покрытие вида на площадке. Наиболее густая сеть ползучих побегов (длина побегов -34,6м) обнаружена при не очень высокой плотности лапчатки (119экз/кв.м). Проверка корреляционных связей в чистой заросли лапчатки между признаками размножения показала наличие: тесной

положительной связи между количеством ползучих побегов и количеством узлов как укоренившихся, так и неукоренившихся; средней связи между количеством и длиной ползучих побегов; слабых связей между признаками семенного и вегетативного размножения.

Таблица 1. Морфологические признаки размножения лапчатки гусиной и их связь с плотностью экспериментальной заросли (4.07.98)

| Плотность, экз/кв. м | Цветоносы, шт. | Ползучие, побеги, шт | Узлы ползучих побегов, шт. | | Длина ползучих побегов, м |
|-------------------------|-------------------|-------------------------|----------------------------|---------------|------------------------------|
| | | | всего | укоренившиеся | |
| 72 | 118 | 163 | 350 | 226 | 28,41 |
| 83 | 317 | 128 | 323 | 66 | 19,01 |
| 105 | 175 | 182 | 391 | 94 | 28,26 |
| 119 | 165 | 217 | 491 | 100 | 34,62 |
| 123 | 149 | 172 | 362 | 110 | 31,5 |
| 206 | 88 | 132 | 307 | 130 | 28,75 |
| 231 | 296 | 99 | 274 | 72 | 16,05 |
| 249 | 145 | 103 | 250 | 70 | 19,57 |
| 295 | 266 | 122 | 384 | 107 | 27,38 |
| 300 | 340 | 288 | 1152 | 386 | 27,5 |
| 301 | 314 | 155 | 325 | 147 | 24,96 |
| г | +0,47 | -0,008 | +0,29 | +0,28 | -0,24 |
| V, % | 38 | 25 | 35 | 46 | 17 |

Выявленная нами высокая интенсивность вегетативного и семенного размножения лапчатки гусиной и относительная независимость процессов размножения от плотности экспериментальной чистой заросли приоткрывает загадку «лапчатковых ковров» устойчивых к выпалыванию, которые часто встречаются вблизи человеческого жилья.

А. Д. Хабибов

**ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЛИСТА И СЕМЕННОЙ ПРОДУКТИВНОСТИ TRIFOLIUM
AMBIGUUM VIEB. ВО ВНУТРЕННЕГОРНОМ ДАГЕСТАНЕ**
Горный ботанический сад ДНЦ РАН, Махачкала, Россия

Клевер сходный (*Trifolium ambiguum* Vieb.) - один из наиболее распространенных и ценных в кормовом отношении видов

В работе представлен анализ 12 признаков первых трех листьев и семенной продуктивности (число цветков-плодов на головку и обсемененности) "пастбищной" формы к. сходного из Гунибского плато (2300 м высоты над ур. м., юго-восточный склон, интенсивно выпасаемое пастбище между двумя скалами, 40-500 откоса).

Исходным материалом для наших исследований послужили выборки генеративных побегов (n=30) клевера сходного, сборы которых были проведены

в течение 11 лет (1989 - 1999 гг.) на фазе цветения первой верхушечной головки. Побегов брали с промежутками в среднем 30 дней.

Индексы (отношение длины к ширине) среднего листочка всех трех листьев уменьшаются по направлению от первого листа к третьему, т. е. листовая пластинка становится более округлой. Данное отношение увеличивается также к концу цветения.

Для длины и ширины среднего листочка каждая фаза имеет свои особенности. Так, если в июньских сборах (начало цветения) размерные признаки листочка уменьшаются по направлению от первого к третьему листу, то для июльских сборов (массовое цветение) характерно наличие максимальных средних показателей данного признака для второго (среднего) листа. В конце цветения (август), наоборот, наблюдается увеличение их от первого к третьему листу.

Черешок листа является более изменчивым признаком и выполняет роль выноса листовой пластинки к свету, особенно у нижерасположенных листьев. У к. среднего средние значения длины черешка колеблются от 31 до 84 мм и увеличиваются от первого к третьему листу. И в преобладающем большинстве случаев разницы, оцененные по t -критерию, существенны.

При сравнительном анализе средних показателей признаков всех трех листьев данной выборки с таковой с северо-восточного склона в пределах тех же высот, наблюдаются существенные различия только для черешка листа. Средние значения признаков листьев по годам колеблются незначительно и различия в большинстве случаев недостоверны.

Для к. сходного в высокогорье характерно преимущественно одно соцветие. Сравнение средних показателей выборок сбора разных фаз в пределах каждого года и в объединенном комплексе за 11 лет показало, что в начале цветения в головке развивается небольшое число цветков (39,3), что существенно отличается от средних величин в фазе массового ($t=8,46^{***}$) и конца ($t=8,39^{***}$) цветения. Средние значения числа цветков на головку по годам колеблются в широких пределах и размах составляет от 39,3 до 59,9. Средние показатели числа цветков на головку со склонов разных экспозиций также различаются достоверно ($t=3,73$) и выборка с северо-восточного склона имеет намного большее значение (47,2). Учет обсемененности плодов, проведенный на материале, собранном в течение 9 лет, показал, что средние величины этого показателя в разные годы колеблются в пределах от 14,7 до 47,0%. Максимальное число двусемянных плодов достигает до 3,0%. На основе анализа большого материала нами (Хабибов, 1978) ранее было установлено наличие положительной корреляционной связи числа плодов с числом образующихся семян.

Результаты проведенного двухфакторного дисперсионного анализа с взаимодействием показали, что фаза цветения влияет на признаки листьев и на

число цветков в соцветии на более высоком уровне достоверности, чем факторы "годы" и взаимодействия, хотя и влияние последних существенно. Сила влияния первого фактора намного больше двух других и достигает 16,9%.

Таким образом, установлены некоторые особенности в изменчивости структуры листовой пластинки и некоторых элементов семенной продуктивности на разных этапах. Выявлено большее влияние онтогенетического фактора на признаки листа и соцветия к. сходного по сравнению с омплексом факторов условий года.

А. Д. Хабибов, А. А. Хабибов

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ИЗМЕНЧИВОСТИ ГЕНЕРАТИВНОГО ПОБЕГА ТРЕХ ВИДОВ РОДА TRIFOLIUM L. В ГОРНОМ ДАГЕСТАНЕ

Горный ботанический сад ДНЦ РАН, Махачкала, Россия

В работе приведены результаты сравнительного изучения структуры изменчивости генеративного побега популяций трех наиболее распространенных в Горном Дагестане и ценных в кормовом отношении видов клевера: к. красного (*Trifolium pratense* L.), к. сходного (*T. ambiguum* Vieb.) и к. среднего (*T. medium* L.). Для анализа нами взята выборка высокогорного дагестанского палеоземляка - к. Радде (*T. raddeanum* Trautv.), который в естественных условиях отмечен свыше 2500-2600 м высоты над ур. м. в трех (Нукатль, Богосс и Снеговой) хребтах Горного Дагестана. Выборки представлены 30 генеративными побегами, собранными в 1997 году с разных высот склона северной экспозиции (предгорного, внутреннегорного и высокогорного) на стадии цветения первой верхушечной головки. Для сравнения использованы образцы с среднегорных высот южного склона.

Сухая масса генеративного побега к. красного возрастает по мере уменьшения высоты над ур. м. Выборка из предгорья (Гимринский хребет, 1350 м) в 5 и более раз превышает значения у выборки с высокогорий (Снеговой хребет, 2000 м). Все сравниваемые выборки достоверно различаются на самом высоком уровне значимости. Для выборок из противоположных (северный, южный) склонов среднегорных высот (Гунибское плато, 1750 м) в большинстве случаев существенных различий не обнаружено. Репродуктивное усилие (отношение сухой массы соцветий к массе побега) возрастает с увеличением высоты над ур. м. и колеблется от 0,11 до 0,26, достигая максимума у высокогорной популяции.

Структура генеративного побега к. сходного по средним значениям резко отличается от к. красного. Для его высокогорных популяций отмечены минимальные средние значения весовых признаков генеративного побега, но максимальные показатели этих величин характерны для популяции из Внутреннегорного Дагестана, платообразные поверхности которого являются для него

наиболее типичными. Выборка из предгорья занимает промежуточное положение. В выборках из различных экспозиций склонов одной и той же высоты различия в дисперсиях носит случайный характер. Для высокогорной популяций выявлены максимальные значения репродуктивного усилия, ($Re=0,34$). Две другие выборки из северных склонов Предгорного и Внутреннегорного Дагестана имеют одинаковые ($Re=0,24$) значения.

Сходные показатели отмечены для к. среднего. Наибольшее значение ($Re=0,20$) наблюдается у популяции из Снегового хребта и равно минимальному значению таковой к. сходного с Гунибского плато и Гимринского хребта. Для каждого компонента к. среднего отмечены свои особенности. Так, по среднему значению сухой массы как побега в целом, так и по соцветиям и листьям наибольшие значения обнаружены для выборок из крайних популяций, тогда как масса стебля изменяется с набором высоты над уровнем моря (аналогично к. красному). Для к. среднего выборки с разных склонов в пределах одной и той же популяции по средним значениям резко различаются. Сухая масса как побега в целом, так и его составляющих с северного склона в 2 и более раза выше, чем с южного.

Сравнительный анализ всех видов показал, что наибольшее значения ($1,11g$) сухой массы побега имеет малолетник – к. красный, размножающийся только семенами. В то же время два других вегетативно-подвижных многолетника (к. сходный и к. средний) имеют относительно сходную массу, равную $0,85$ и $0,82$ г.

К Радде, являющееся также вегетативно - подвижным многолетником имеет от 2 до 10 раза меньшие средние значения признаков, чем у высокогорной популяции высотно-замещающего вида – к. сходного. Репродуктивное усилие в 1,2 и более раза превышает этот индекс других видов и составляет $0,59$. Это подтверждает феномен увеличения репродуктивного усилия с возрастанием высоты над уровнем моря и на видовом уровне.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (грант (99-04-49903).

Л.Г.Ханина, В.Э.Смирнов, М.В.Бобровский
НОВЫЙ МЕТОД АНАЛИЗА ЛЕСНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ МНОГОМЕРНОЙ СТАТИСТИКИ
 Пушчинский государственный университет, Пушкино, Россия

Предложен алгоритм классификации растительности больших территорий уровня заповедников, национальных парков, лесничеств. Алгоритм основан на доминантном подходе и использует технологии баз данных, справочную информацию по видам растений разных авторов (экологические шкалы, экологичесенотические группы), а также многомерные методы количественной экологии - ординацию и кластеризацию.

Алгоритм классификации иерархический, состоит из следующих этапов. 1 этап – первичная обработка и предварительная классификация геоботанических описаний с использованием технологий баз данных. Описания вводятся в табличную базу данных и обрабатываются по экологическим шкалам (Раменский 1956, Ellenberg 1974, Landolt 1977, Цыганов 1983). Далее описания разделяются на крупные группы соответственно типам растительных сообществ, выделенным по доминантам древесного полога в ранге групп формаций. Разделение проводится по признаку участия видов в ярусе А. В пределах выделенных групп описания далее разделяются на подгруппы по признаку доминирования той или иной эколого-ценотической группы в травяном покрове. Эколого-ценотические группы рассматриваются в понимании А.А.Ниценко (1969) с дополнениями О.В.Смирновой и Л.Б.Заугольновой. Подгруппы при таком разделении соответствуют растительным сообществам в ранге групп ассоциаций или ассоциаций.

2 этап - ординация всего массива описаний методом DCA с последующим анализом результатов и интерпретацией градиентов. Для интерпретации осей ординации проверяется корреляция осей с балльными экологическими характеристиками геоботанических площадок по методике, предложенной А.А.Масловым (1990).

3 этап - уточнение предварительной классификации описаний с использованием методов кластерного анализа и ординации. По результатам ординации всего массива описаний уточняется набор выделяемых групп, соответствующих различным типам растительных сообществ, и проверяется принадлежность описаний к тем или иным группам и подгруппам. Описания отдельных групп кластеризуются и ординируются: результаты кластеризации уточняются по ординационной диаграмме. В результате все геоботанические описания распределяются по группам или подгруппам, соответствующим растительным сообществам, выделенным в ранге групп формаций или ассоциаций.

4 этап - проверка значимости различий между выделенными группами. Используется метод MRPP (Zimmerman et al., 1985) - непараметрический аналог дискриминантного анализа. Различия между группами площадок анализируются по признакам участия видов на площадках.

Для расчетов используются пакеты PC-ORD for Windows версии 3.20 (McCune, Mefford, 1997), справочные базы данных, разработанные на основе различных источников; программа Ecoscale и комплекс оригинальных процедур в СУБД DataEase (Заугольнова и др., 1995, Ханина и др., 1999).

Применение алгоритма для классификации растительности заповедников «Калужские засеки» и «Приокско-Тerrasный» позволило без остатка разделить соответственно 755 и 360 геоботанических описаний на 13 и 14 групп, соответствующих растительным сообществам разного ранга. Все выделенные группы достоверно различались между собой; их местоположение на ординационной

диаграмме хорошо интерпретировалось в пространстве экологических факторов. Опыт применения алгоритма показал успешность использования признака доминирования эколого-ценотических групп в травяном покрове для целей классификации растительности.

Й.В.Царик, К.А.Малиновский, В.Г.Кияк, Р.И.Дмитрах,

И.М.Данылык, Г.Г.Жиляев, Н.М.Сычак, В.Н.Василишина

СТРАТЕГИЯ ВЫЖИВАНИЯ ПОПУЛЯЦИЙ РАСТЕНИЙ В ЗАПОВЕДНЫХ И
АНТРОПОГЕННО ИЗМЕНЕННЫХ ВЫСОКОГОРНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ КАРПАТ

Институт экологии Карпат НАН Украины, г. Львов, Украина

На протяжении 1995-1999 гг. в высокогорье Украинских Карпат проводились исследования стратегии выживания популяций 40 видов редких, реликтовых, эндемических и эдификаторных видов растений (*Campanula serrata* (Kit.) Hendrych, *Aconitum napellus* L., *Primula halleri* J.F. Gmel., *P. poloninensis* Domin, *P. minima* L., *Aster alpinus* L., *Dryas octopetala* L., *Carex curvula* L., *C. sempervirens* Vill. и др).

На основании полученных данных и критического анализа понятий «стратегия жизни вида», «стратегия популяций» сделан вывод, что эти понятия отображают характер функционирования систем разного уровня иерархии – вида и ценопопуляции. Соответственно их изучение предусматривает два подхода: первый – географо-флористический и второй – ценотический, предусматривающие соответственно ординацию видов региона за тремя типами стратегий (K, R, S) и выделение в пределах типологического контура фитоценоза ценопопуляций виолентов, пациентов и эксплерентов. Нами предложен третий подход - эколого-генетический, объектом исследования которого является стратегия выживания естественно-исторической популяции, как группы особей, обладающей самостоятельной генетической системой, способной к самоподдержанию, населяющей на протяжении эволюционного времени определенное пространство и формирующее свою экологическую нишу. Под стратегией выживания природно-исторической популяции мы понимаем: комплекс свойств и приспособлений, проявляющихся вследствие реализации потенций генотипов в изменчивых условиях среды, которые обеспечивают ей длительное существование, способность осваивать свободные экологические ниши, переживать стрессы, возобновлять структуру и функции. В нашем понимании «стратегия жизни вида» это интегральная характеристика стратегий, составляющих его популяций, кроме случая где вид – одна популяция. Реально стратегия выживания проявляется на уровне популяций и может, в зависимости от условий, быть разной: первичной или вторичной. Первичная стратегия проявляется в условиях эколого-ценотического оптимума. Поскольку большинство популяций растут в условиях далеких от оптимума, то для них свойственны вторичные

типы стратегий, характеризующиеся комбинацией свойств и черт первичных – K-R-S, K-R, S-R, K-S и т. д. Как для первичных, так и для вторичных типов стратегий, на уровне особей и их групп, характерны дифференциальные и интегральные показатели (см. работу О.В. Смирновой).

В Карпатах большинство редких, реликтовых и эндемических видов растений представлены изолированными популяциями. Стратегии их выживания в изменчивых условиях среды детерминируются поливариантностью онтогенеза особей, стабильностью возрастной структуры, вегетативным способом самоподдержания и внутривидовым групповым разнообразием. Стратегия выживания эдификаторных популяций достигается за счет дифференциации ее на фрагменты с присущей каждому из них стратегией выживания. Следует отметить, что естественная дифференциация (инсуляризация) популяций является одним из интегральных показателей стратегий, она существенно отличается от антропогенно обусловленной. Последняя, в зависимости от стечения обстоятельств, может привести как к отмиранию популяций (большинство случаев), так и к формированию новой группы особей с характерной для нее генетической системой.

В.А. Черемушкина

ПОЛИВАРИАНТНОСТЬ ОНТОГЕНЕЗА У ВИДОВ РОДА ALLIUM L.

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, г. Новосибирск, Россия

Поливариантность развития особей в ценопопуляции является одним из механизмов, способствующих устойчивому существованию вида в разных эколого-ценологических условиях (Воронцова и др., 1976; Воронцова, Заугольнова, 1978; Жукова, 1994). У луков встречаются все типы поливариантности онтогенеза, но наиболее широко представлена морфологическая поливариантность. Она проявляется в изменении морфогенеза особи и приводит к формированию у взрослых особей разнообразных морфологических структур.

У рыхлокустовых горизонтально нарастающих корневищно-луковичных луков (*Allium glaucum* Schrad., *A. ramosum* L., *A. senescens* L. и др.) выявлено две биоморфы: моноцентрическая и неявнополицентрическая. Жизненная форма моноцентрических особей меняется в ходе онтогенеза от первичного побега до рыхлой дерновины. Скорость разрастания дерновины не более 0,5 см/год. В связи с этим на протяжении всего генеративного периода она остается компактной. Вегетативное потомство моноцентрических особей вследствие взаимного угнетения не испытывает омоложения. У неявнополицентрических особей общий ход онтоморфогенеза не меняется, но скорость разрастания дерновины больше, и составляет до 1 см/год, что приводит к формированию диффузных клонов, в которых вегетативное потомство испытывает незначительное омоложение. Факторами, определяющими ход онтогенеза, являются: общее

проективное покрытие и задернованность почвы. При низком проективном покрытии в сообществе и незначительной насыщенности почвы корнями растений в верхнем горизонте формируется неявнополицентрическая биоморфа, а при высоком проективном покрытии и большой насыщенности почвы корнями растений – моноцентрическая биоморфа.

У корневищных луков, не формирующих луковицу (*Allium caespitosum*, *A. weschjakovii* Regel), в одной и той же ценопопуляции существуют две биоморфы. У первой взрослые особи представлены рыхлой дерновиной (неявнополицентрическая биоморфа), у второй – системой парциальных кустов и побегов (явнополицентрическая биоморфа). Эта особенность развития рассматриваемых видов связана с внутриценотической неоднородностью субстрата.

У луковичных луков формируются моно-, неявно- и явнополицентрические биоморфы. Моноцентрические биоморфы представлены двумя вариантами: партикулирующими и непартикулирующими растениями. Партикуляция является следствием ветвления в благоприятных погодных условиях. У одного и того же вида (*Allium pallasii* Murr.) при засухе теряется способность к ветвлению и формированию компактных клонов. Растение существует как одноосное образование. Неявнополицентрические биоморфы (*Allium caeruleum* Pall., *A. saginatum* L. и др.) в условиях ценотического угнетения представлены компактными клонами, а при развитии на разреженных участках сообществ – диффузными клонами, которые образуются в результате развития коротких (до 2 см) столонов. Явнополицентрические биоморфы (*Allium sabulosum* Stev. ex Bunge, *A. ampeloprasum* L., *A. monanthum* L.), как правило, образуются за счет развития длинных (до 8 см) столонов на рыхлых почвах. На плотных почвах эти же виды образуют компактные клоны. Сочетание длинностолонообразующей луковичной и луковичной партикулирующей и непартикулирующей биоморф обнаружено в одной ценопопуляции *Allium monanthum*, в разреженном лесу в Японии (Kawano, Nagai, 1975)

Морфологическая поливариантность проявляется на разных этапах онтогенеза. Так, у моноцентрического корневищно-луковичного *Allium victorialis* L. и моноцентрического луковичного *Allium ursinum* L. в постгенеративном периоде формируются столоны убежания, которые выносят почки за пределы компактного клона. Из этих почек формируются новые особи, способные к цветению (Смирнова и др., 1985).

Таким образом, морфологическая поливариантность широко распространена у луков и проявляется на разных этапах онтогенеза. Она выявлена как в пределах одной ценопопуляции, так и в экологических рядах. Поливариантность особей определяет разнообразие пространственной и возрастной структуры ценопопуляций и способствует быстрой реакции на изменение окружающей среды.

Ю.Н. Чернышова, А.Г. Еленевский, В.П. Викторов
ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ СОЦВЕТИЙ В РОДАХ *GALIUM* L. И
ASPERULA L. (RUBIACEAE)

Московский педагогический государственный университет, Москва, Россия

Galium L. и *Asperula* L. относятся к наиболее сложным в систематическом отношении группам растений. Отсутствие четких различий между двумя родами *Galium* и *Asperula* ставит перед исследователями задачу поиска новых таксономически значимых признаков. Один из них - особенности строения соцветий.

Литературные данные о соцветиях обоих родов не дают полного представления об их строении. В связи с этим нами изучена морфология соцветий 45 видов рода *Galium* и *Asperula*. Материал для анализа собирали в различных биотопах Московской области, а также анализировали гербарный материал LE, MW, MHA, MOSP.

Все изученные виды имеют сложные (порядок ветвления – 3- 4) соцветия. Степень ветвления зависит от эколого-фитоценологических условий. Так, особи одного вида произрастающие в степной и лесостепной зонах имеют более разветвленные соцветия по сравнению с растениями лесной зоны (*G. rubioides* L., *G. biebersteinii* Eehrend.).

Элементарные соцветия – "диады" и "триады". Реже число цветков может увеличиваться до 4(5).

Исследованные виды, как правило, имеют закрытые соцветия. Лишь у отдельных особей разных видов верхушечный цветок не формируется.

Представители обоих родов имеет разный порядок раскрытия цветков:

а) одновременно раскрывается верхушечный и терминальные цветки разных паракладиев, дальнейшее цветение идет в разных направлениях (*G. rubioides*, *G. tinctorium* (L.) Scop., *A. stevenii* V. Krecz.);

б) почти одновременно раскрываются верхушечный цветок соцветия и терминальные цветки верхних паракладиев и цветение идет базипетально (*G. bellatulum* Klok., *A. synanchuca* L.);

в) акропетальный порядок раскрытия цветков, первыми зацветают верхушечные цветки нижних паракладиев (*G. rivale* (Sib. et Sm.) Griseb., *G. aparine* L., *G. boreale* L.);

г) центробежный, первыми раскрываются терминальные цветки средних паракладиев (*G. mollugo* L., *A. glauca* Bess.);

д) центростремительно, первыми раскрываются верхушечные цветки верхних и нижних паракладиев (*G. palustre* L., *G. uliginosum* L., *A. glauca*).

Для некоторых видов этот признак не является стабильным. В пределах паракладия порядок раскрытия цветков также разный и не всегда аналогичен объединенному соцветию.

Длина боковых осей может быть разной, варьируя от длинных, хорошо развитых, до укороченных. Длина цветоножек тоже различна, у некоторых видов цветки сидячие.

В систематическом отношении наибольший интерес заслуживает признак олиственности соцветия. Все исследованные виды имеют фрондулезные соцветия. В нижней его части кроющие листья практически не отличаются от листьев в вегетативной, а по мере приближения к верхушке их размер постепенно уменьшается, в верхней - у большинства видов р. *Asperula* кроющие листья имеют форму брактеей. Кроме того верхушечные цветки имеют еще 1-2 прицветника, за исключением *A. glauca* (прицветников нет). В роде *Galium* отмечена тенденция к редукции кроющих листьев. Этот процесс может затрагивать только часть элементарных соцветий (*G. pseudorivale*) или все элементарные соцветия (*G. boreale*, *G. tenuissimum*). Ни у одного из видов *Galium* мы не наблюдали формирование прицветников у верхушечных и боковых цветков.

Работа поддержана грантом РФФИ (№ 99-04-48757).

А. А. Чистякова

ГОРИЗОНТАЛЬНАЯ СТРУКТУРА РАЗНОВОЗРАСТНЫХ ВОСТОЧНО-ЕВРОПЕЙСКИХ ШИРОКОЛИСТВЕННЫХ ЛЕСОВ

Пензенский государственный педагогический университет, Пенза, Россия.

Разрабатываемые в последние десятилетия представления о «гэп»-мозаичности сообществ подтверждаются состоянием пространственной структуры разновозрастных старых (250-400-летних) лесных насаждений. Особый интерес представляют фитоценозы, которым свойственна онтогенетическая полночленность популяций всех ценозообразователей, в том числе и светолюбивых (дубу черешчатому, ясеню обыкновенному).

Исследования проводили в пределах восточноевропейских широколиственных лесов: от Карпат на западе до Урала на востоке. При изучении горизонтальной структуры осуществляли картирование пробных площадей размером не менее одного гектара. При этом на карты наносили проекции крон и стволов деревьев диаметром 6 см и более. Одновременно каждой особи указывали размеры, жизненность, происхождение, биологический и календарный возрасты. В качестве модельных взяты сообщества Карпат (Верхне-Воловецкое лесничество), заповедника «Калужские засеки», Присурской пойменной дубравы и Инзенского массива (Пензенская область). Все ценозы, за исключением одного, расположены на водоразделах, а Присурская дубрава - в центральной части поймы реки Суры.

Анализ карт возрастной мозаичности позволил установить, что полночленность популяций одних и тех же видов в разных частях их ареалов, а так же в близко расположенных, но экологически отличающихся сообществах обеспечивается разной по размерам световой мозаикой. Среди изученных це-

нозов режим повышенной влажности свойственен бучинам Карпат и дубравам центральной поймы Суры, что обусловлено особенностями климата в первом случае и гидрологии местности в другом. В этих условиях полночленность популяций ясеня и дуба достигается световой мозаикой средних размеров (200-600 кв. м); при этом доля средних «окон» от общей площади составляет 72,2% в Карпатах и 77,5% в Присурье. Мозаика более крупных размеров здесь не выражена, а мелкая соответственно составляет 27,8% и 22,5% и представлена «окнами» размером 50-150 кв. м.

В водораздельных дубравах Калужских засек и дубо-липняках Инзенского массива светолубивые деревья проходят полный онтогенез в больших световых «окнах» (700-1200 кв. м), доля которых составляет соответственно 13,8% и 28% всей площади. «Окна» среднего размера занимают 38,5% в Калужских засеках и 49,2% в Инзенском массиве. Остальная территория занята маленькими по размерам группировками деревьев. Прорывы полога средних размеров в этих условиях обеспечивают полный оборот поколений теневыносливых деревьев, маленьких - только начальные этапы онтогенеза всех видов.

Исследования Н.А. Леновой (1999) показали, что в сообществах повышенной влажности приземный слой воздуха содержит углекислоты в 2,7 раза больше, чем в умеренно увлажненных (мезофитных). Видимо, именно усиленное выделение углекислоты снижает потребность древесных растений в свете, т.е. в действие вступает закон компенсации факторов.

Таким образом, горизонтальная мозаичность разновозрастных восточно-европейских лесов представлена группировками деревьев разных размеров, соотношение между которыми зависит от режима увлажнения сообществ. В более влажных (гигромезофитных), условиях самую большую площадь (70-80%) занимают световые «окна» средних размеров, в мезофитных – наряду с мозаикой мелких и средних размеров имеется крупная мозаика, которая и обеспечивает непрерывность оборота поколений всех видов деревьев, в том числе и светолубивых.

Е.В. Шаврина

ТРАНСФОРМАЦИЯ ТУНДРОВОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ НА ТЕРРИТОРИИ БУРОВЫХ ПЛОЩАДОК

Поморский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Архангельск, Россия

В связи с интенсивным промышленным освоением тундры изучение закономерностей антропогенной динамики ее растительного покрова является важной задачей фитоценологии. В течение последних лет нами исследовались различные формы техногенных воздействий на природные ландшафты тундры на северо-востоке Европы (территория Ненецкого автономного округа). В настоящем сообщении приводятся некоторые результаты изучения заключительных этапов формирования вторичных растительных сообществ на буровых пло-

щадках после завершения буровых работ (подзона южных кустарниковых тундр). Всего обследовано 15 буровых площадок, обустройство которых было завершено около 20 лет назад. Биологическая рекультивация не проводилась. Изучение характера зарастания буровых площадок производилось путем сравнительного анализа растительности нарушенных территорий и фоновых (контрольных) участков.

Основным типом коренной растительности на территории работ являются различные варианты кустарниковых (*Betula nana* L., виды рода *Salix* L.) и кустарничковых тундр с хорошо развитым моховым или мохово-лишайниковым ярусом. Общее проективное покрытие растений – от 80% до 98-100%. Всего в пределах исследованных коренных сообществ выявлено 89 видов растений, в т.ч. кустарников – 5, кустарничков – 7, трав – 39, мхов – 20, лишайников – 18. Число видов в составе сообщества изменяется от 16 до 34. В кустарниковом ярусе доминирующие позиции принадлежат *Betula nana*, в травяно-кустарничковом – кустарничкам (*Arctous alpina* (L.) Niedenzu, *Empetrum nigrum* L., *Ledum decumbens* (Ait.) Lodd. ex Steud, реже – *Vaccinium minus* (Lodd.) Worosch. и *V. uliginosum* subsp. *microphyllum* Lange). Среди мхов чаще всего доминируют *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt. и *Hylocomium splendens* (Hedw.) Schimp. in B.S.G., из лишайников – виды рода *Cladonia* Web.

На территории всех обследованных буровых площадок спустя два десятилетия после завершения их обустройства сформировался сплошной или почти сплошной растительный покров (общее проективное покрытие растений – от 60% до 95%). Однако сформировавшиеся вторичные сообщества еще существенно отличаются от коренных фитоценозов по видовому составу; участию в них растений различных жизненных форм, географических и экологических групп; по доминирующим видам; особенностям пространственной структуры и ряду других признаков.

В составе таких вторичных сообществ выявлено 70 видов растений, в т.ч. кустарников – 4 вида, кустарничков – 5 видов, трав – 41 вид, мхов – 17 видов, лишайников – лишь 3 вида. Число видов в составе сообщества варьирует от 16 до 29. Общими для коренных и вторичных сообществ являются 45 видов, в т.ч. кустарников – 4 вида, кустарничков – 5 видов, трав – 24 вида, мхов – 9 видов, лишайников – 3 вида. Коэффициенты сходства Жаккара, рассчитанные между соответствующими коренными и производными сообществами, составляют 5,0-32,4%.

В 50% исследованных вторичных сообществ кустарниковый ярус почти полностью сформирован, его проективное покрытие составляет 10% – 25(30)% и приближается к таковому в коренных сообществах. Ведущие позиции среди кустарников принадлежат видам рода *Salix*, особенно – *S. phylicifolia* L. В остальных фитоценозах кустарниковый ярус находится на стадии формирования. Крайне медленно восстанавливаются кустарнички, количество видов которых

в составе сообщества варьирует от 1 (26,7% сообществ) до 4 (6,7%), а в 6 сообществах (40%) кустарнички еще не появились. Их проективное покрытие очень низкое и не превышает 1%.

Ведущую фитоценотическую роль в сложении травяно-кустарничкового яруса всех вторичных сообществ играют травянистые растения. Среди них особое значение принадлежит злакам, которые преобладают среди трав по числу видов (9 видов или 22% от их общего числа) и в большинстве вторичных сообществ занимают доминирующие позиции. На завершающих стадиях зарастания буровых площадок доминантами среди злаков являются *Deschampsia cespitosa* (L.) Beauv., *Festuca ovina* L., *Poa pratensis* L., *Calamagrostis lapponica* (Wahlenb.) C. Hartm. На буровых площадках с повышенной влажностью субстрата нередко значительна роль видов родов *Carex* L. и *Eriophorum* L.

Моховой ярус находится на стадии формирования. На большинстве буровых площадок он покрывает от 30% до 40% поверхности почвы. Количество видов мхов в составе сообществ изменяется от 1 до 9. Они представлены как видами пионерной бриофлоры (*Funaria hygrometrica* Hedw. и др.), так и видами, характерными для коренных тундровых сообществ (*Polytrichum strictum* Brid., *P. commune* Hedw., *Aulacomnium turgidum* (Wahlenb.) Schwaegr. и др.). Наиболее медленно восстанавливающимися организмами являются лишайники. Из 15 обследованных буровых площадок они обнаружены лишь на шести площадках (40%) и представлены видами рода *Peltigera* Pers. Виды рода *Cladonia*, преобладающие среди лишайников в коренных сообществах, во вторичных фитоценозах отсутствуют.

Таким образом, через два десятилетия после антропогенных нарушений на буровых площадках сформировался почти сплошной растительный покров. Вместе с этим сформировавшиеся растительные сообщества еще отличаются от коренных ценозов, процесс внедрения в них кустарничков и лишайников только начинается.

Е.Н.Шевченко

НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ ОНТОГЕНЕЗА АМАРАНТА БАГРЯНОГО В УСЛОВИЯХ КУЛЬТУРЫ

Саратовский государственный аграрный университет им. Н.И.Вавилова, Саратов, Россия

Расширение видового состава кормовых культур за счет новой высокобелковой культуры – амаранта может позволить в короткие сроки повысить продуктивность кормопроизводства и существенно улучшить качество кормов, прежде всего по содержанию в них белка, сбалансированного по аминокислотам. Ценная особенность амаранта - быстрый рост в условиях яркого солнца, высокой температуры и даже малоувлажненной почвы.

Целью работы - разработка оптимальной технологии возделывания амаранта в условиях богары на черноземных почвах Саратовского правобережья.

В задачу наших исследований входило изучение возделывания Амаранта багряного (*Amaranthus cruentus*), в зависимости от способов посева и норм высева.

Схемы опытов были следующие: густота стояния растений на 1га - 0.125 млн., 0.25 млн., 0.5 млн. шт.; шир. междурядий - 15, 30, 70 см; глубина заделки семян-2 см. Учетная площадь делянок: 1100 м². Повторность 6 кратная.

Для оптимального возделывания амаранта проводилась тщательная обработка почвы. Посев был произведен овощной сеялкой (СО-4.2). Уборка проводилась раздельным способом. После подсушки и полного дозревания семян проводили обмолот и очистку.

Заданная густота стояния была разной (табл. 1). После всходов густота стояния растений была близка к заданной, полевая всхожесть 88 и 86 %.

Таблица 1.

| Ширина междурядий в см. | Густота стояния растений, штук на га. | | |
|-------------------------|---------------------------------------|-----------|----------|
| | 0.125 млн. | 0.25 млн. | 0.5 млн. |
| | Количество растений на погонный метр | | |
| 15 | 2 | 4 | 8 |
| 30 | 4 | 8 | 15 |
| 70 | 9 | 18 | 35 |

Вегетационный период растений амаранта в общем по вариантам был от 95 до 110 дней (табл. 2). Наиболее удачными оказались ранний и поздний сроки сева, так в эти периоды в почве было достаточно запасов влаги, необходимой для прорастания мелких семян амаранта.

Таблица 2. Прохождение основных фенологических фаз.

| Посев | Фенологические фазы | | | |
|------------|---------------------|---------------------------------|-----------------------------|------------------|
| | Всходы | Образование соцветий - Цветение | Цветение- Образование Семян | Созревание семян |
| 30.04.1996 | 13.05 | 4.07 | 22.07 | 15.08 |
| 6.06.1997 | 11.06 | 6.08 | 16.08 | 10.09 |
| 26.05.1998 | 8.06 | 11.08 | 3.09 | 15.09 |

Учет динамики накопления зеленой биомассы амаранта показал, что при увеличении густоты стояния растений урожайность биомассы с гектара возрастает, а продуктивность одного растения снижается. Наиболее интенсивный прирост биомассы амаранта у вариантов с шириной междурядий 70 см и с густотой стояния 0.25 млн. шт./га - 111.53 т/га, и с густотой стояния 0.5 млн. шт./га - 157.45 т/га. Продуктивность одного растения наибольшей была у вариантов с шириной междурядий 70 см и густотой стояния 0.125 млн. шт./га. - 747.5 г, а наименьшей - у вариантов при ширине междурядий 15 см с густотой стояния 0.5 млн. шт./га - 202.73 г. и 30 см с густотой стояния 0.5 млн. шт./га - 167.57 г. Анализ урожайности зерна показывает, что более продуктивными являются растения выращенные на вариантах - с шириной междурядий 70 см и густотой стояния 0.25 млн. шт./га - 2.83 т/га и 0.5 млн. шт./га - 2.97 т/га.

ОНТОМОРФОГЕНЕЗ НЕКОТОРЫХ ОДНОЛЕТНИКОВ РОДА *VICIA* L.
МГАТУ им. К.Э.Циолковского, Москва, Россия

Наблюдения за онтоморфогенезом однолетников рода *Vicia*: *V. hirsuta* (L.) S.F. Gray, *V. tetrasperma* (L.) Schreb., *V. angustifolia* Reichard. позволили выделить две модели побегообразования у изученных растений.

При типичном для однолетних вик озимом варианте развития в август-сентябре - октябре из почки зародыша развивается вегетативный побег I порядка. Ветвление возможно либо из почек, расположенных в пазухах семян-лей, либо в пазухах первых (чешуевидных) листьев. Пазушные почки однолет-ных вик сериальные, поэтому число боковых побегов на одном узле варьиру-ет. Таким образом, в этом варианте в первой фазе морфогенеза формируется первичная вегетативная побеговая система, в которой доминирует главный по-бег. В течение первой фазы морфогенеза возможно прохождение растением всех возрастных состояний прегенеративного периода: проростков, ювениль-ного, имматурного и виргинильного состояний.

После того, как растение перезимовало, в рост трогаются только почки, расположенные в базальной части побега I порядка, в пазухах чешуевидных листьев. Из этих почек возобновления развиваются веге-тативные побеги II порядка с пазушными соцветиями, которые образуют объединенное соцветие - полителическую синфлоресценцию. Таким образом, весной на базе побега I порядка формируется вторичная побеговая система, и растения вступают во вторую фазу морфогенеза. Вторая фаза морфогенеза обычно совпадает с вступ-лением растений в генеративный период.

В другом варианте судьба побега I порядка может быть иной. Весной главный побег продолжает нарастать в течение весенне-летнего периода. У та-ких растений к концу онтогенеза озимый побег I порядка состоит из двух эле-ментарных побегов: один элементарный побег трогается в рост осенью, что со-ответствует первой фазе морфогенеза (фазе первичной побеговой системы); второй элементарный побег развивается в весенне-летний период и соответст-вует фазе вторичной побеговой системы. Главный побег после зимнего перио-да покоя переходит к цветению и развивается как вегетативно-генеративный, по классификации И.Г. Серебрякова - это моноциклический озимый побег.

При яровом развитии семена однолетних вик прорастают весной или в начале-середине лета. У яровых растений развитие побега I порядка тоже варьирует: в первом случае, главный побег вегетативный и после образования трех-семи метамеров прекращает рост и засыхает (кроме базальной части). Из пазушных почек чешуевидных листьев этих побегов развиваются вегетатив-но-генеративные побеги. Но в отличие от озимых растений, у яровых обе фазы морфогенеза проходят в течение одного, а не двух вегетационных сезонов.

Во втором случае ярового развития главный побег формируется как вегетативно-генеративный. В побеговой системе доминирует всегда побег I порядка, представленный одним элементарным побегом. В этом варианте возможно выделение только одной фазы морфогенеза - фазы первичной побеговой системы.

Опираясь на принципы выделения моделей побегообразования Т.И.Серебряковой у многолетних травянистых растений, мы предлагаем выделить у однолетних вики по продолжительности развития верхушечной меристемы главного побега СИМПОДИАЛЬНУЮ ДЛИННОПОБЕГОВУЮ МОДЕЛЬ (побег I порядка вегетативный, с неполным циклом развития, возобновление осуществляется за счет пазушных почек, из которых развиваются вегетативно-генеративные побеги) и МОНОПОДИАЛЬНУЮ ДЛИННОПОБЕГОВУЮ (побег I порядка нарастает в течение всего онтогенеза и переходит к цветению).

А.Б.Шипунов

О ПОРЯДКЕ LAMIALES С ТОЧКИ ЗРЕНИЯ КОНЦЕПЦИИ «БОЛЬШИХ» ПОРЯДКОВ

Гимназия на Юго-Западе, Москва, Россия

Исследования последних лет (Chase et al., 1993; Soltis et al., 1997; Nandi, Chase, and Endress, 1998; Magallon, Crane, Herendeen, 1999) показывают, что разнообразие покрытосеменных можно описать посредством выделения «больших» («expanded») порядков, таких как, например, Caryophyllales, Capparales, Linales, Malvales и других.

Этот подход, на наш взгляд, означает поворот от традиции «дробления», укоренившейся в макросистематике цветковых в последние десятилетия. В самом деле, дробительство противоречит одному из основных естественнонаучных принципов – «бритве Оккама». Кроме того, дробление бесконечно: ведь чем раздробленнее таксон, тем меньше отличия между подтаксонами, тем легче выделить новый подтаксон, и т.д. – идет давно замечаемая «девальвация ранга». Наконец, все объекты в природе различаются, поэтому описание сходства представляется более ценным, чем описание различий.

Нашей задачей было выделение подобных крупных групп среди спайнолепестных двудольных (Asteridae sensu lato). Одним из наиболее крупных подразделений спайнолепестных является порядок Lamiales. За основу для выделения данной группы мы взяли результаты молекулярных и сравнительно-морфологических кладистических исследований последних лет, а также собственные исследования, проведенные на основе анализа «традиционных» признаков. Полученные деревья в значительной степени совпадают. Это говорит в пользу естественности данного порядка.

Кладистический анализ – лишь один из путей анализа таксономического разнообразия. Мы считаем, что построение кладограммы не является результатом, а наоборот, служит лишь поводом для дальнейшего исследования (Шаталкин, 1991, 1993; Любарский, 1998). Поэтому кладограммы были значительно переработаны: смещены многие базальные таксоны, ликвидированы и/или перестроены ветви с низкой поддержкой и т.п. Затем был проведен поиск «центральных» таксонов порядка. Для этого использовалась методика вычисления таксономических коэффициентов Е.С.Смирнова (1968), отражающих степень оригинальности данного семейства. С этой точки зрения центральными таксонами порядка являются семейства *Scrophulariaceae* s.l., *Oleaceae* и *Solanaceae*.

На кладограммах *Asteridae* порядок *Lamiales* и близкие таксоны часто группируются вместе с *Gentianaceae* и близкими семействами (см. например, Olmstead et al., 1993), но, поскольку общая группа имеет весьма слабый уровень достоверности (около 50%), мы, руководствуясь прежде всего сравнительно-морфологическими критериями, последние семейства к особому порядку *Gentianales*. Тогда «большой» порядок *Lamiales* будет включать «малые» порядки *Convolvulales*, *Solanales*, *Oleales*, *Scrophulariales* и *Lamiales*.

Наши исследования привели к построению следующей системы:

Ordo LAMIALES

Subordo *Solanineae*: *Vahliaceae*; *Montiniaceae* (Incl. *Kaliphora*); *Sphenocleaceae*; *Hydrophyllaceae* (*Hydroleaceae*); *Boraginaceae* (*Ehretiaceae*, *Cordiaceae*, *Lennoaceae*, *Wellstediaceae*); *Hoplostigmataceae*; *Convolvulaceae* (*Cuscutaceae*); *Solanaceae* (*Duckeodendraceae*, *Goetzeaceae*, *Nolanaceae*)

Subordo *Oleineae*: *Oleaceae*

Subordo *Lamiineae*: *Plocospermataceae*; *Tetrachondraceae*; *Gesneriaceae*; *Scrophulariaceae* (*Bignoniaceae*, *Buddlejaceae*, *Globulariaceae*, *Myoporaceae*, *Orobanchaceae*, *Paulowniaceae*, *Schlegeliaceae*, *Selaginaceae*, *Stilbaceae*, *Verbenaceae* p.p., *Veronicaceae* p.p.); *Callitrichaceae* (*Hippuridaceae*); *Plantaginaceae*; *Acanthaceae* (*Pedaliaceae*, *Trapellaceae*, *Martyniaceae*); *Lentibulariaceae*; *Byblidaceae*; *Labiatae* (*Symphoremataceae*, *Chloanthaceae*, *Cycloheilaceae*, *Phrymaceae*, *Viticaceae*).

С. Д. Шлотгауз

ВЛИЯНИЕ КАТАСТРОФИЧЕСКИХ ПОЖАРОВ НА ФИТОГЕОГРАФИЧЕСКИЕ РУБЕЖИ В ХАБАРОВСКОМ КРАЕ

Институт водных и экологических проблем ДВО РАН, г. Хабаровск, Россия

Наличие периодически повторяющихся экстремально засушливых сезонов, обилие пожароопасных горючих материалов, горный рельеф и низкая доступность территорий, - все это, в конечном итоге, привело к высокой горимости

сти в 60-80-ых годах и предопределило катастрофическую пожароопасную ситуацию в 1998-99 годах в результате одновременного действия сотен лесных пожаров, которые слившись, достигли катастрофических размеров и приобрели в Хабаровском крае характер стихийного бедствия. Общая площадь, пройденная лесными пожарами, составила свыше 4,5 млн. гектаров.

Под влиянием сильных пожаров, которые выступают в роли фактора, нивелирующего различия между несходными типами местообитаний, формируются очень близкие по флористическому составу и структуре сообщества, что свидетельствует о конвергенции растительного покрова. По мере деградации естественного растительного покрова и замены его вторичными осиновыми, белоберезовыми лесами и редколесными пустошами различия между растительностью отдельных районов - как на побережье, так и в континентальной зоне, на юге и на севере - стираются.

При воздействии массивованных лесных пожаров, в первую очередь подвержены риску реликтовые и эндемичные виды, так как они узко специализированы. Разрушение кедрово-широколиственных лесов на отрезке между 45 и 50° с.ш. в Приамурье привело к уничтожению самых северных популяций некоторых лесных представителей таких как *Achudemia japonica* Maxim., *Dioscorea nipponica* Makino, *Osmundastrum claytonianum* (L.) Tagawa, *Lychnis fulgens* Zisch. ex Curt. и др.

Уничтожение крупных коренных массивов пихтово-еловых и лиственничных лесов, болотных и кустарниковых сообществ в бассейнах рек Тумнин, Коппи, Алдома, Челасин и Батомга привело к «продырявливанию» некогда целостных ареалов у *Ephippianthus sachalinensis* Reichenb.f., *Epipogium aphyllum* Sw., *Neottianthe cucullata* (L.) Schlechter, *Smilax maximowiczii* Koidz., *Pogonia japonica* Reichenb.f. и др.

Негативное влияние оказали пожары на ареалы скальных растений. Особенно пострадали узкоспециализированные к выходам карбонатных пород растения: *Festuca pseudosulcata* Drob., *Thalictrum petaloideum* L., *Asplenium incisum* Thunb., *Phyllitis japonica* Kom., *Saxifraga lactea* Turcz., *S. ajanica* Sipl.

Если огнем захвачены обширные соседние территории, наблюдается изреживание и отмирание растений, сохранявшихся в убежищах. К ним относится тис остроколючный (*Taxus cuspidata* Sieb. et Zucc. ex Endl.). Он болезненно переносит иссушение почв и осветление полога. В самых северных пунктах своего обитания на Нижнем Амуре (с. Софийское и Циммермановка Ульчского района) началось массовое отмирание этого реликта.

Сокращение ареалов многих видов в бассейне Амура сопровождалось распадом их на ряд изолированных фрагментов или «островов». В первую очередь это коснулось: *Paeonia obovata* Maxim., *Cypripedium calceolus* L., *Calypso bulbosa* (L.) Oakes, *Platanthera extremiorientalis* Nevski, *Oreorchis patens* (Lindl.) Lindl., *Gastrodia elata* Blume и др. Возникшие между изолированными

«островами» экологические и географические барьеры резко уменьшают или полностью исключают возможность дрейфа генов между разобщенными частями прежде обширной популяции, что приводит к обеднению генетических ресурсов и снижению адаптационных возможностей этих растений к меняющимся условиям среды.

Таким образом, пирогенный фактор в Хабаровском крае явился причиной преобразования растительного мира, уменьшения флористического богатства и регионального экологического разнообразия. Он способствовал уничтожению самобытных, исторически обусловленных региональных черт флоры.

Н.И.Шорина

ВЗАИМОСВЯЗЬ ПОСЕЛЕНИЙ СПОРО- И ГАМЕТОФИТОВ В ПОПУЛЯЦИЯХ РАВНОСПОРОВЫХ ПАПОРОТНИКОВ.

Московский педагогический государственный университет, Москва, Россия

Жизненный цикл равноспоровых папоротников включает антитетическое чередование двух самостоятельно живущих гетероморфных поколений, особи которых находятся на разных уровнях морфологической организации: кормофитном (спорофиты) и слоевцовом (гаметофиты). В природных популяциях поселения споро- и гаметофитов в разной степени обособлены друг от друга. По степени их обособленности можно выделить по крайней мере 4 варианта популяционной жизни папоротников.

1. Поколения изолированы территориально и могут занимать разные участки ареала. Этот вариант исследован у видов родов *Grammitis* (сем. *Grammitidaceae*), *Vittaria* (сем. *Adiantaceae*), *Hymenophyllum* и *Trichomanes* (сем. *Hymenophyllaceae*) (Farrar, 1967, 1985; Rumsey, Sheffield, 1995). Географически и экологически ареалы гаметофитов у выше перечисленных папоротников оказываются обширнее, чем у спорофитов. Возрастание роли гаметофитов в жизненном цикле папоротников связано с их способностью к пролиферации, а также с пойкилогидричностью.

2. Поселения гаметофитов и спорофитов разобщены во времени. Это характерно для вегетативно подвижных полицентрических и ацентрических биоморф папоротников из родов *Pteridium*, *Mattheuccia*, *Phegopteris*. Популяции их спорофитов неопределенно долгое время могут возобновляться вегетативно, например у *Pteridium* до 650 лет (Oinonen, 1967, 1968). Заросли имеют характерную возрастную зональность, причем разные зоны участвуют в разных сменяющихся друг друга сериальных сообществах. Благодаря сильному воздействию на среду (затенение, мощный опад, изменение химизма почвы) заросли спорофитов часто ускоряют (или, наоборот, замедляют) ход сукцессий. Создаются ценопопуляционные потоки, т. е. непрерывная последовательность ценопопуляций спорофитов в данном месте. Гаметофиты же этих видов никогда не

встречаются под пологом материнских растений и появляются лишь на обнаженных субстратах и нарушенных местах (вулканических выбросах, вывалах, пожарищах, открытых скалах, оползнях и т.д.), где отсутствует конкуренция с другими растениями. Таким образом, гаметофиты и спорофиты присутствуют на разных этапах сукцессионных смен.

3. Гаметофиты и спорофиты обитают в одних и тех же фитоценозах, но занимают в них разные экологические ниши. Такой вариант популяционной жизни широко распространен у видов *Athyrium*, *Dryopteris*, *Polystichum*, *Diplazium*. Обычно крупные спорофиты доминируют в травянистом ярусе, а гаметофиты появляются на корневых вывалах, комлях стволов, трухлявых пнях, гниющем валеже. Поселения споро- и гаметофитов, находясь в границах одного фитоценоза, разобщены экологически, так как используют для жизни разные микросайты.

4. Поселения споро- и гаметофитов сосуществуют в одной экологической микронише. Это характерно для папоротников - эпифитов и эпилитов, поселения которых ограничены очень небольшими пространствами (поверхностью ветвей и стволов, щелями в камнях и скалах) и сравнительно коротким временем существования. Стволы и ветви легко ломаются, а грунт из щелей часто вымывают дождевые потоки. Эпифиты и эпилиты, таким образом, часто оказываются в экстремальных условиях. Для этих папоротников биологически важно как можно дольше удержаться на пригодных для жизни местах. Большую роль при этом играют повторные инвазии за счет прорастания спор среди скоплений спорофитов. В результате поколения споро- и гаметофитов совмещаются в одной микронише, например у *Polypodium vulgare* L. (Державина, Щорина, 1992).

Таким образом, популяционная жизнь равноспоровых папоротников имеет разнообразные формы взаимосвязей поколений споро- и гаметофитов.

Е.И.Щепина

К ВОПРОСУ О ГЕОГРАФИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЕ РОДА *EUPHORBIA* L. ЦЕНТРАЛЬНОГО ПРЕДКАВКАЗЬЯ.

Ставропольский государственный университет, Ставрополь, Россия.

Род *Euphorbia* L. является одним из интереснейших во флоре Центрального Предкавказья. В спектре крупнейших родов изучаемой флоры он занимает 5 место и насчитывает 27 видов (Иванов, 1998). Род имеет большое теоритическое и практическое значение и его анализ может дать новые сведения для построения системы рода и выявления флорогенетических связей. Важной составной частью анализа флоры является изучение современного распространения видов рода *Euphorbia*.

Хорологический анализ позволяет выделить 15 геоэлементов, 15 групп

видов, имеющих географически сходное распространение. Это следующие типы ареалов:

1. Палеарктический. Представлен видами, ареалы которых охватывают умеренную и субтропическую область Голарктического царства Старого Света. Сюда входят два вида: *E. helioscopia* L. и *E. esula* L.

2. Евро-Кавказский. К нему относят *E. stricta*, распространенный в Кавказской, Эвксинской и Европейской провинциях Евро-Сибирской области.

3. Европейский. Представлен *E. dentata* Michaux, распространенным в умеренных частях Европейской провинции.

4. Кавказский. Объединяет виды, характерные для Кавказской провинции. Это *E. rhabdotosperma* A.Radeliffe-Smith, *E. glareosa* Pall. ex Bieb., *E. squamosa* Willd.

5. Понтическо-Южносибирский. Представлен *E. stepposa* Zoz, который распространен в Евро-Сибирской области и составляет основное ядро степной флоры, являясь эдификатором.

6. Понтический. Объединяет виды, приуроченные к степным и лесостепным районам Восточно-европейской провинции: *E. procera* Bieb., *E. tanaitica* Pacz., *E. pseudagraria* P.Smirn., *E. leptocaula* Boiss.

7. Предкавказский. Объединяет виды, произрастающие на территории Предкавказья с других времен. Это *E. aristata* Schmalh. и *E. portmannii* Schmalh. ex Lipsky.

8. Общедревнесредиземноморский. Представлен видом *E. falcata* L., который распространен в Средиземноморской и Ирано-Туранских областях.

9. Крымско-Новороссийский. Включает пустынный вид Крымско-Новороссийской провинции *E. petrophila* С.А.Мей.

10. Армено-Иранский. Представлен степным видом *E. boissierana* (Woronow) Prokh., на территории Армено-Иранской провинции.

11. Туранский. Объединяет степные виды *E. praecox* (Fisch. ex Boiss.) V.Fedtsch. et Fler. и *E. undulata* Bieb., распространенные в Туранской провинции.

12. Субсредиземноморский. Представлен двумя видами *E. reptilis* L. и *E. chamaesyce* L., распространенными в северо-восточных районах Средиземноморской области и в юго-западных районах Евро-Сибирской области.

13. Субкавказский. Объединяет виды ареалы которых охватывают Кавказскую провинцию: *E. condilocarpa* Bieb., *E. szovitsii* Fisch. et С.А.Мей. и *E. iberica* Boiss.

14. Субтуранский. Представлен степным видом *E. seguieriana* Neck. Его ареал охватывает лесостепную и степную части Восточно-Европейской и Западно-Сибирской провинции Евро-сибирской области и Туранскую провинцию Ирано-Туранской области.

15. Адвентивный. Это заносные виды *E. dentata* Michaux и *E. humifusa* Schlecht.

Полученные данные позволяют утверждать, что среди молочаев Центрального Предкавказья преобладающими геоэлементами являются бореальные (44,4%), среди которых большинство понтических (14,8%) и кавказских (11,1%). Связующая группа составляет 22,2% а древнесредиземноморские геоэлементы - 18,5%. Палеарктические и адвентивные группы - 7,4%.

Таким образом, род *Euphorbia* Центрального Предкавказья имеет бореально-средиземноморское происхождение, а наличие эндемичных и реликтовых видов позволяет решить некоторые вопросы о времени миграции видов. Однако этот вопрос требует дальнейшего изучения.

О.В.Юрцева

ГИБРИДИЗАЦИЯ ОДНОЛЕТНИХ ГОРЦОВ (POLYGONUM)

Московский государственный университет, Москва, Россия

Однолетние горцы известны повышенной изменчивостью морфологических признаков и чисел хромосом. Не все образцы можно точно идентифицировать, многие несут комбинацию признаков разных видов или промежуточные признаки, что заставляет думать о их гибридной природе. Такие растения обычно достаточно редки, но иногда их доля в смешанных популяциях, особенно по нарушенным местам, сопоставима с долей родительских видов и даже превышает ее. Хромосомные числа некоторых видов образуют полиплоидный ряд ($2n = 20, 40, 60$), а у отдельных образцов встречены числа 30 и 50. Для большинства видов характерна автогамия, хотя не исключена и ксеногамия, осуществляемая мелкими насекомыми. Эти факты с большой долей вероятности указывают на гибридизационные процессы в группе и на гибридную природу ряда таксонов.

P. aviculare L. и *P. calcatum* Lindm. (subsect. *Polygonum*) отличаются по целому ряду признаков. Для *P. aviculare* ($2n = 20, 40, 60$) характерны вертикальный стебель и гетерофиллия, рассеченный на 2/3-3/4 околоцветник, 8 тычинок, плод с тремя неравными вогнутыми гранями и полосато-бородавчатой поверхностью. Для *P. calcatum* ($2n = 20, 40$) характерны распростертый рост и гомофиллия, рассеченный на ? околоцветник, 5-6 тычинок, плод с двумя выпуклыми и одной узкой вогнутой гранью и гладкой поверхностью. *P. aviculare* растет по слабым нарушениям на богатой почве, *P. calcatum* – на вытаптываемой песчаной почве. В местах совместного произрастания вдоль дорог встречаются особи с промежуточными признаками, их комбинацией (*P. arenastrum* Boreau, *P. neglectum* Bess.) или признаками, уклоняющимися в сторону одного из родителей. Число тычинок колеблется от 5 до 8, околоцветник рассечен на 2/3-3/4, поверхность плодов варьирует от гладкой до полосато-бородавчатой. У таких особей бывает понижена фертильность пыльцы, а у проростков из семян $2n = 40, 60$, изредка 30 и 50. По-видимому, формирование нередуцированных гамет с дальнейшей гибридизацией и стабилизацией гибридов за счет самоопыления

ведут к появлению гибридных свармов, состоящих из растений с повышенной изменчивостью признаков и разнообразными хромосомными числами.

На побережьях северной Европы и Северной Америки встречаются *P. gairii*, *P. oxyspermum* С.А.Мей. и *P. norvegicum* (Sam.) Lid ($2n = 40$) из subsect. *Maritima*. Анализ гербарных материалов (LE, S, UPS) говорит об их гибридизации с *P. aviculare* ($2n = 20, 40, 60$), приводящей, в частности, к появлению в Европе и Америке полиморфного вида *P. boreale* (Lange) Small ($2n = 40, 60$, а иногда 30 и 50), нередко включаемого в состав *P. aviculare* в качестве подвида или разновидности.

На засоленной почве лиманов Черного и Азовского морей обитает *P. patulum* Bieb. ($2n = 20$) из subsect. *Patula*, а на более богатой почве вдоль дорог встречается *P. aviculare* ($2n = 20, 40, 60$). По нарушенным местам нередко гибриды ($2n = 40 - 60$), сочетающие признаки родителей и напоминающие *P. novoascanicum* ($2n = 40$), *P. patuliforme* Worosch. ($2n = 22 - 47$) и *P. bordzilowskii* Klok, сочетающие признаки *P. patulum* и *P. aviculare*, также можно считать их гибридами.

Наконец, по песчаным берегам встречается *P. psammophilum* (Bordz. ex Tzvel.) Tzvel., сочетающий признаки *P. patulum* и *P. arenarium* ($2n = 20$) из subsect. *Arenaria*.

Оглавление:

| | |
|---|----|
| Еленевский А.Г. А. А. Уранов как систематик. | 4 |
| Жукова Л.А., Заугольнова Л.Б., Шорина Н.И., Былова А.М. Развитие популяционно-онтогенетического направления (к 100-летию А.А. Уранова). | 5 |
| Абашкина Е.М., Залесская О.В., Сутгоркина Н.С. Особенности луговых ценозов в разных типах карстового ландшафта при заповедном режиме | 7 |
| Аджиева А.И., Алиев Р.К. Флора каменных мест обитания Нараттюбинского и Кумторкалинского хребтов Дагестана. | 9 |
| Алексеев Ю.Е. Эколого-топографические ряды фитоценозов в широколиственных лесах тульских засек. | 10 |
| Афанасьева Н.Б., Березина Н.А. К голоценовой истории широколиственных пород в национальном парке "Русский север". | 12 |
| Байкова Е.В. Основные этапы эволюции рода <i>Salvia</i> (Lamiaceae). | 13 |
| Барабанщикова Н.С. Динамика возрастно-половой структуры популяции гаметофитов <i>Athyrium filix-femina</i> (L.) Roth в природных условиях. | 15 |
| Баранникова Е.Е. Лесоводственно-географические особенности можжевельников. | 16 |
| Баталов А.Е. Наблюдения за малочисленной популяцией ятрышника шлемоносного в Архангельской области. | 18 |
| Бахматова М.П. Флористический состав пойменных лугов р.Северная Двина и мероприятия по повышению их продуктивности. | 19 |
| Безделев А.Б. Исследование жизненных форм как необходимый элемент изучения внутривидового разнообразия и биоразнообразия фитоценозов. | 21 |
| Белоус В.Н. Фитогеографические особенности Прикумской возвышенности (Ставропольский край). | 22 |
| Беляева И.В., Kirchner B., Hoeggemeier A.J., Milke H. К вопросу о таксономии европейских ив секции <i>Arbuscella seringe</i> ex Duby. | 23 |
| Березина Н.А., Вахрамеева М.Г., Шведчикова, Н.К. О лесах национального парка «Смоленское поозерье». | 25 |
| Борисова О.В., Уланова Н.Г., Демидова А.Н., Куксина Н.В. Особенности динамики ценопопуляций березы и осины на вейниковых вырубках ельников Южной тайги. | 26 |
| Браславская Т.Ю. Сравнительный анализ парциальных флор луговых и пойменных лесных местностей полевья. | 28 |
| Бородина Н.В., Киселева Т.М. Эколого-географическая характеристика луговой растительности Кировской области. | 29 |
| Булаян М.В. Структура ценопопуляции миндаля низкого. | 31 |
| Булохов А.Д. Выделение эколого-ценотических групп на основе флористической классификации растительности. | 32 |
| Былова А.М. Особенности популяционной жизни <i>Rumex thyrsoiflorus</i> Fingerh. | 34 |
| Василевич В.И. Сянтаксономический континуум: существует ли предел деления? | 36 |
| Василишина В.Н. <i>Symphytum cordatum</i> Waldst. et Kit. ex Willd. в украинских Карпатах. | 37 |

| | |
|--|----|
| Вахненко Л.В. Систематическая структура урбанофлоры Ростовской городской агломерации. | 38 |
| Вахрамеева М.Г., Татаренко И.В. О популяционной биологии <i>Goodyera repens</i> (Orchidaceae). | 40 |
| Викторов В.П. Новый подход к классификации внутривидовой изменчивости. | 41 |
| Викторов В.П. Об объеме рода <i>Campanula</i> L. (Campanulaceae) | 43 |
| Воронова О.Г., Донскова А.А. Пространственная структура ценопопуляции лапчатки гусиной (<i>Potentilla anserina</i> L.). | 45 |
| Гетманец И.А. Особенности краевых популяций <i>Salix rosmarinifolia</i> L. | 46 |
| Грошева Н.П. Анатомо-морфологические особенности календулы лекарственной, выращенной из разных по форме семян в посемейных посадках. | 47 |
| Гуреева И.И. Особенности биологии папоротников как причина их редкости. | 48 |
| Гуреева И.И. Экология и демография поселений гаметофитов папоротников в экосистемах Кузнецкого Алатау. | 49 |
| Демидова А.Н. Динамика популяций <i>Calamagrostis canescens</i> (Web.) Roth на вырубках Новгородской и Тверской областей. | 51 |
| Державина Н.М. К вопросу об экологической анатомии <i>Rytgosia petiolosa</i> (Christ,Baroni) Ching (Polypodiaceae). | 52 |
| Диденко Е.Г. Отношение к свету видов кустарниковой синузии на ранних этапах онтогенеза. | 53 |
| Евдина Т.В. Об изменении видового состава семейства <i>Stuciferae</i> во флоре Владимирского левобережья. | 54 |
| Евстигнеев О.И. Роль циклических сукцессий в поддержании ценоценоза разнообразия лесного покрова полесских ландшафтов. | 56 |
| Егорова В.Н. Факторы и механизмы антропогенных сукцессий растительности пойменной экосистемы р. Оки. | 57 |
| Егошина Т.Л. Влияние некоторых антропогенных факторов на состояние ценопопуляций <i>Achillea millefolium</i> L. | 59 |
| Ермакова И.М., Сугоркина Н.С., Тарасенко Т.Э., Скворцова Е.С. Влияние хозяйственного использования на структуру травостоя и урожай пойменного луга. | 60 |
| Животовский Л.А. Онтогенетические спектры, эффективная плотность и классификация популяций растений. | 62 |
| Жуляев Г.Г. Виталитетный анализ популяций травянистых растений Карпат. | 63 |
| Жукова Л.А., Ведерникова О.П., Лежнина Е.А. Влияние различных факторов среды на изменчивость фитогеотипа особей <i>Deschampsia cespitosa</i> (L.) Beauv. | 65 |
| Закамская Е.С., Жукова Л.А., Юсупова А.Н. Взаимодействие цено-популяций копытня европейского, сныти обыкновенной и косянника. | 66 |
| Залеская О.В. Онтогенез <i>Saussurea alpina</i> L. | 68 |
| Заугольнова Л.Б., Платонова Е.А. Анализ лесных катен для выявления их функциональной организации. | 69 |
| Зернов А.С. Об эндемизме флоры севера Российского Причерноморья. | 71 |
| Золотухин А.И., Семенова Н.Ю. Фитоценоцические и структурные изменения пойменных лесов Прихоперья, связанные с усыханием дуба. | 72 |
| Зоркина Т.М. Деградация растительности степей Северного Казахстана. | 74 |

| | |
|---|-----|
| Иванова Н.В., Московченко Д.В. Структура и состав растительности природного парка "Нумто" (Тюменская область). | 75 |
| Истомина И.И., Тихонова Е.В. Структура лесных фитокаден в подзоне хвойно-широколиственных лесов. | 77 |
| Ишкова О.П. Анализ эндемичных видов, участвующих в сложении флоры Ростовской области. | 78 |
| Камелина О.П. Систематическое положение семейств Speogaseae и Coriariaceae по эмбриологическим признакам. | 80 |
| Карпенко Н.П. Сингузия эфемероидов в лесах Нижнего Амура. | 81 |
| Киричок Е.И. Значение пространственной неоднородности среды для возобновления <i>Juniperus excelsa</i> Bieb. в Юго-Восточном Крыму. | 83 |
| Киселева Л.Л., Пригоряну О.М. Памятники природы Орловской области как ядра планируемой экологической сети. | 84 |
| Князева И.В., Скочилова Е.А., Пигулевская Т.К. Влияние экологических факторов на морфофизиологические характеристики семян <i>Chelidonium majus</i> L. и некоторых видов рода <i>Plantago</i> . | 85 |
| Коваленко И.Н. Анализ фитоценотической структуры нижних ярусов широколиственного леса методом сопряженностей А.А.Уранова. | 87 |
| Комаров А.С. Концепция дискретного описания онтогенеза растений и математические модели динамики популяций. | 88 |
| Конобеева А.Б., Романова Н.П. Биоэкологические особенности <i>Vaccinium myrtillus</i> L. в Тамбовской области. | 90 |
| Косидьин В.Н. Изменение продуктивности <i>Vaccinium vitis-idaea</i> L. при сменах возрастных состояний соснового древостоя. | 91 |
| Кочерина Е.В. Численность и возрастной состав ценопопуляций лисохвоста лугового (<i>Alopecurus pratensis</i> L.) на лугах Архангельской области | 93 |
| Криницын И.Г. Онтогенез и структура популяций папоротников рода <i>Botrychium</i> Sw. | 94 |
| Крылова И.Л. Влияние антропогенных факторов на ценопопуляции лекарственных растений. | 95 |
| Крюкова М.В. Закономерности размещения водно-прибрежной флоры на Среднеамурской низменности. | 97 |
| Кузнецов Л.А., Дьякова О.Д. Некоторые особенности популяционной биологии <i>Drosera rotundifolia</i> L. | 98 |
| Куликова М.В. Сравнительная характеристика видов <i>Aggrimonia eupatoria</i> , <i>A. pilosa</i> и <i>A. proserpa</i> при интродукции. | 99 |
| Купатадзе Г.А. К проблеме выявления таксономически значимых признаков у апомиктных растений. | 101 |
| Курченко Е.И. Систематика рода <i>Agrostis</i> L. с использованием методов популяционной биологии. | 103 |
| Ларионова Н.П., Лайдинен Г.Ф. Динамика ценопопуляций <i>Dactylis glomerata</i> L. на лугах длительного пользования. | 105 |
| Цобарский Е.Л. Двумерная экологическая ординация лесных растительных сообществ. | 106 |

| | |
|---|-----|
| Любарский С.Е. Изучение межпопуляционных взаимоотношений луговых растений. | 108 |
| Мазуренко М.Т. Сукцессионный процесс в связи с онтогенезом <i>Chosenia arbutifolia</i> (Pall.) A.Skvorts. | 109 |
| Марков М.В., Ключникова Н.М. Поведение особей <i>Limosella aquatica</i> L. в условиях неопределенности изменения экологических факторов. | 110 |
| Марков М.В., Ключникова Н.М., Гайдаржи С.Ф. Соотношение архитектурных типов в популяции <i>Limosella aquatica</i> L. как отражение неоднородности микроусловий произрастания. | 112 |
| Маслов А.А., Петерсон Ю.В. Механизмы природной динамики климакса на примере соснового верхового болота. | 113 |
| Матвеев В.И., Ильина Н.С., Устинова А.А. Динамические тенденции долинной растительности под влиянием Саратовского водохранилища. | 114 |
| Морозкин А.И., Салова Л.В., Казанцева А.С., Калимуллина С.Н., Шпак Т.Л. К оценке влияния древостоя на структуру и состав элементов нижнего яруса в хвойных насаждениях Волжско-Камского госзаповедника. | 116 |
| Морозова Г.Ю. Мониторинг популяций луговых растений. | 117 |
| Мусаев А.М., Дибиров М.Д., Хабибов А.Д. Географические закономерности дифференциации популяций горных растений по массе семян вдоль высотного экоклина. | 119 |
| Найда Н.М. Морфология трихомов цветка некоторых видов окопника. | 120 |
| Новоселова Л.В. К вопросу о систематическом ранге трех видов <i>Medicago</i> L. | 121 |
| Нухимовский Е.Л. Кому и почему с эволюцией жить хорошо? | 122 |
| Нухимовский Е.Л. Современная эволюция биоморфологии и грядущий резонанс ее в систематике. | 124 |
| Олонова М.В. Фенотипическая изменчивость гибридогенных популяций <i>Poa palustris</i> x <i>nemoralis</i> (Poaceae) на территории Западной Сибири. | 126 |
| Османова Г.О., Закамская Е.С., Илющечкина Н.В., Алябышева Е.А., Микляева Т.В., Прищепенкова Н.В. Классификация ценопопуляций травянистых растений разных жизненных форм. | 127 |
| Павлов В.В. Жизненная форма <i>Limonium suffruticosum</i> (L.) O. Kuntze. | 129 |
| Павлов В.В. Модель побегообразования <i>Triglochin maritimum</i> L. и <i>T. palustre</i> L. (Juncaginaceae) в условиях Северного Присивашья. | 130 |
| Панасенко Н.Н. Некоторые параметры городской флоры (на примере г.Брянска). | 131 |
| Панкратова И.В. Роль саксаула в формировании ассимилирующей массы фитоценозов побережья Аральского моря. | 132 |
| Пересторонина О.Н. Систематика рода <i>Pteridium</i> Gled. ex Scop. европейской России и сопредельных территорий. | 133 |
| Прокопьева Л.В., Полянская Т.А. Некоторые особенности организаций ценопопуляций <i>Vaccinium vitis-idaea</i> L. и <i>V. myrtillus</i> L. | 135 |
| Прилепский Н.Г., Карпучина Е.А., Жмылев П.Ю., Рыбау А., Чубарова Н.Е., Шоттл А. Фенологическая пластичность некоторых видов хвойно-пироколиственной зоны. | 136 |
| С.К. Пятунина, А.Г. Еленевский Таксономическая значимость признаков в группе <i>Galium boreale</i> L. - <i>G.rubioides</i> L. | 137 |

| | |
|--|-----|
| Радченко Т.А. Изменение растительного покрова на охраняемой территории в условиях города | 139 |
| Радыгина В.И. Флорогенетика как наука. | 140 |
| Разгарина Е.В. Онтогенез вегетативного потомства у папоротников при живорождении (на примере <i>Asplenium bulbiferum</i> Forst.). | 141 |
| Ржевуская Н.А. Ареалографическая характеристика адвентивного субэлемента флоры Липецкой области. | 142 |
| Родионова Г.Б. Филогенетические связи семейств порядка <i>Sarraginales</i> по данным сравнительной эмбриологии и анатомии семян. | 144 |
| Родионова Г.Н. Особенности возрастной структуры и динамики ценопопуляций эндемичных астрагалов в пределах Высокого Заволжья и Самарской Луки. | 145 |
| Рябинина З.Н. Растительные ресурсы Оренбургской области. | 147 |
| Савинич Н.П. О вегетативной подвижности и вегетативном размножении у <i>Veronica L.</i> | 148 |
| Саргачева Е.П. Микросукцессионные процессы в растительном покрове микроместообитаний черноольховых лесов заповедника «Брянский лес». | 150 |
| Седых И.Б. Ранние этапы онтогенеза особей <i>Lysimachia vulgaris L.</i> семенного происхождения. | 151 |
| Семихов В.Ф., Арефьева Л.П., Золкин С.Ю., Новожилова О.А. Иммунохимические отношения голосеменных и двудольных растений. | 152 |
| Сизов И.Е. Оценка длительности возрастных периодов и полного онтогенеза трех вегетативно-неподвижных поликарпиков. | 154 |
| Симонова С.Г., Викторов В.П., Халипова Г.И. Онтоморфогенез <i>Campanula patula L.</i> | 155 |
| Синельникова Н.В. Луга верховий р.Колыма (Магаданская область). | 157 |
| Смирнова О.В. Восточноевропейские таежные леса: доисторический и современный облик. | 158 |
| Соловьева Н.В., Полянская Т.А*, Шестакова Э.В. Влияние экологических факторов на феноритмы <i>Betula pendula</i> Roth. и <i>Vaccinium myrtillus L.</i> | 160 |
| Сутина Ю.Г., Жукова Л.А. Возрастная структура популяции <i>Xanthoria parietina (L.) Th. Fr.</i> в условиях антропогенного стресса. | 161 |
| Сулига Е.М. Значение некоторых признаков в роде <i>Tagaхасum</i> для таксономии. | 163 |
| Сухоруков А.П. О систематическом положении <i>Atriplex crassifolia C.A.Mey.</i> (<i>Chenopodiaceae</i>). | 164 |
| Таршис Л.Г. Мониторинг природных ценопопуляций. | 166 |
| Тетерюк Л.В. Неблагоприятные факторы и онтогенез <i>Ajuga reptans L.</i> на северной границе распространения. | 167 |
| Торопова Н.А. Оценка сукцессионного состояния лесных сообществ лесостепи и прогноз изменения видового разнообразия (на примере заповедника «Воронинский»). | 168 |
| Тремасова Н.А. Об адвентивной флоре городов Ярославской области. | 170 |
| Трулевич Н.В. Возраст и возрастное состояние интродуцируемых растений. | 171 |
| Уланова Н.Г. Механизмы популяционной динамики видов доминантов растительности сплошных вырубок ельников Южной тайги. | 173 |
| Утемова Л.Д. Род фиалка в растительном покрове Хакасии. | 174 |

| | |
|--|-----|
| Утенкова С.Н. К фитогеографическому анализу флоры Пятигорского флористического района. | 176 |
| Федорова С.В. Вегетативное и семенное размножение <i>Potentilla anserina</i> L. в экспериментальной чистой заросли. | 177 |
| Хабибов А.Д. Изменчивость листа и семенной продуктивности <i>Trifolium ambiguum</i> Vieb. во внутренигорном Дагестане. | 178 |
| Хабибов А.Д., Хабибов А.А. Сравнительный анализ изменчивости генеративного побега трех видов рода <i>Trifolium</i> L. в горном Дагестане. | 180 |
| Ханина Л.Г., Смирнов В.Э., Бобровский М.В. Новый метод анализа лесной растительности с использованием многомерной статистики. | 181 |
| Царик Й.В., Малиновский К.А., Кияк В.Г., Дмитрах Р.И., Данылык И.М., Жилиев Г.Г., Сычак Н.М., Василишина В.Н. Стратегия выживания популяций растений в заповедных и антропогенно измененных высокогорных экосистемах Кавказ. | 183 |
| Черемушкина В.А. Поливариантность онтогенеза у видов рода <i>Allium</i> L. | 184 |
| Чернышова Ю.Н., Еленевский А.Г., Викторов В.П. Особенности строения сопетвий в родах <i>Galium</i> L. и <i>Asperula</i> L. (Rubiaceae). | 186 |
| Чистякова А.А. Горизонтальная структура разновозрастных восточноевропейских широколиственных лесов. | 187 |
| Е.В. Шаврина Трансформация тундровой растительности на территории буровых площадок | 188 |
| Шевченко Е.Н. Некоторые особенности онтогенеза амаранта багряного в условиях культуры. | 190 |
| О.А.Шейпак Онтоморфогенез некоторых однолетников рода <i>Vicia</i> L. | 192 |
| Шипунов А.Б. О порядке Lamiales с точки зрения концепции 'больших' порядков. | 193 |
| С.Д. Шлотгауэр Влияние катастрофических пожаров на фитогеографические рубежи в Хабаровском крае | 194 |
| Шорина Н.И. Взаимосвязь поселений споро- и гаметофитов в популяциях равноспоровых папоротников. | 196 |
| Щепина Е.И. К вопросу о географической структуре рода <i>Euphorbia</i> L. Центрального Предкавказья. | 197 |
| Юрцева О.В. Гибридизация однолетних горцев (<i>Polygonum</i>). | 199 |

Научное издание

Труды Международной конференции по фитоценологии и систематике высших растений посвященной 100-летию со дня рождения А.А. Уранова. Под общей редакцией проф. А.Г. Еленевского.

| | | |
|---------------------------------|-----------------|-----------------|
| Подписано в печать 25.12.2000г. | | Формат 60x90x16 |
| Усл.изд. л. 12 | Усл. печ. л. 12 | Бумага тип №1 |
| Печать офсетная | Тираж 300 | Заказ 20 |

Типография МПГУ
129278 Москва, ул. Кибальчича, д.6