

**В. А. Мартыненко • И. И. Полетаева
Б. Ю. Тетерюк • Л. В. Тетерюк**

**БИОЛОГИЯ И ЭКОЛОГИЯ
РЕДКИХ РАСТЕНИЙ
РЕСПУБЛИКИ КОМИ**



**БИОЛОГИЯ И ЭКОЛОГИЯ
РЕДКИХ РАСТЕНИЙ
РЕСПУБЛИКИ КОМИ**



BIOLOGY AND ECOLOGY
OF RARE PLANTS
OF THE KOMI REPUBLIC

RUSSIAN ACADEMY SCIENCES • URAL DIVISION
KOMI SCIENCE CENTRE • INSTITUTE OF BIOLOGY

V.A. Martynenko, I.I. Poletaeva,
B.J. Teteryuk, L.V. Teteryuk

**BIOLOGY AND ECOLOGY
OF RARE PLANTS
OF THE KOMI REPUBLIC**

EKATERINBURG, 2003

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК • УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
КОМИ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР • ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ

В.А. Мартыненко, И.И. Полетаева,
Б.Ю. Тетерюк, Л.В. Тетерюк

**БИОЛОГИЯ И ЭКОЛОГИЯ
РЕДКИХ РАСТЕНИЙ
РЕСПУБЛИКИ КОМИ**

ЕКАТЕРИНБУРГ, 2003

УДК 581.5:502.75(470.13)

Мартыненко В.А., Полетаева И.И., Тетерюк Б.Ю., Тетерюк Л.В. **Биология и экология редких растений Республики Коми.** Екатеринбург: УрО РАН, 2003. ISBN 5—7691—1294—8.

Настоящая монография посвящена изучению биологии редких сосудистых растений Республики Коми. В монографии по единой схеме представлены данные о 12 видах травянистых растений, которые находятся на границе своего распространения, семь из них включены в Красную книгу Республики Коми, один — новый для территории республики. Изложенный в разделах материал обобщает литературные и оригинальные данные авторов о распространении вида в республике, его экологии и фитоценотической приуроченности, особенностях биологии, состоянии ценопопуляций. Предполагается подготовка нескольких выпусков этого издания.

Книга предназначена для ботаников, экологов, сотрудников заповедников и национальных парков, преподавателей биологических дисциплин, аспирантов и студентов.

Илл. 34. Табл. 32. Библиогр. 335 назв.

Martynenko V.A., Poletaeva I.I., Teteryuk B.J., Teteryuk L.V. **Biology and ecology of rare plants of the Komi Republic.** Ekaterinburg: Ural Division RAS, 2003. ISBN 5—7691—1294—8.

The present monography is devoted to study of biology rare of plants of the Komi Republic. In the monography under the uniform circuit the data on 12 species of grassy plants are submitted which are on border of the distribution, seven of them are included in the Red Date Book of Republic of Komi, one is new to territory of republic. The material, stated in sections, generalizes the literature and original data of the authors on distribution of a species in republic, its ecology and biotops, features of biology, state it cenopopulations. The data, received by the authors, will form the basis monitoring of a state of populations of rare species nature protected areas. The preparation of several releases of this edition is supposed.

The book is intended for botanists, ecologists, staffs of reserves and national parks, teachers of biological disciplines, post-graduate students and students.

Fig. 34. Tabl. 32. Bibl. 335.

Рецензенты

доктор биологических наук, профессор **Н.П. Савиных**
доктор биологических наук **С.В. Дегтева**

М ПРП-02—62(02)—19 ПВ.—03
8П6(03)1998

© Институт биологии
Коми ИЦ УрО РАН, 2003 г.

ВВЕДЕНИЕ

Природные комплексы Республики Коми, расположенной на северо-востоке европейской части России, в полной мере ощущают на себе постоянно нарастающее влияние человека. В связи с этим все более актуальной становится проблема сохранения биологического разнообразия региона. В настоящее время в республике создана система особо охраняемых природных территорий, занимающих около 16 % ее площади. Она включает Национальный парк "Югыд Ва", Печоро-Илычский государственный биосферный заповедник, комплексный заказник "Пижемский", флористические заказники "Белая Кедва", "Светлинский", "Сойвинский" и многие другие уникальные природные комплексы.

В последние десятилетия ботаниками Коми научного центра Уральского отделения РАН проводится достаточно активная работа на охраняемых природных территориях по инвентаризации флоры и растительности. Одним из важнейших аспектов этих исследований является изучение разнообразия и особенностей распространения редких видов сосудистых растений, мохообразных и грибов, которые наиболее уязвимы в условиях промышленного освоения региона. В "Красную книгу Республики Коми", опубликованную в 1998 г., включены 253 вида семенных и сосудистых споровых растений, 154 вида мохообразных, 78 лишайников и 32 вида грибов, составлены региональные карты их ареалов. Ранее А. Н. Лащенко приводился список редких растений из 126 наименований, помещенный в сводку "Редкие и нуждающиеся в охране животные и растения Коми АССР" (1982). При подготовке "Красной книги" в первую очередь обращалось внимание на местные эндемики — виды, имеющие локальное распространение только в нашем регионе и на прилегающих к нему территориях. К охраняемым отнесены также позднелайтоценовые и среднеголоценовые реликты, сохранившиеся в природной флоре с прошлых климатических периодов, а также значительное число видов, находящихся на границе своего распространения. Охране подлежат и растения, имеющие изначально малую численность в растительных сообществах.

На следующем этапе изучения редких и пограничных видов сосудистых споровых и семенных растений, осуществляемом в рамках популяционной экологии растений, перед исследователями стоят задачи определения состояния ценопопуляций в разных экологических и географических условиях, выявления факторов, вызывающих сокращение или расширение ареалов видов, составления прогноза их дальнейшего существования в регионе (Жукова и др., 1989).

В России основы популяционно-онтогенетического направления были заложены Т. А. Работновым (1950 а, б, 1983) и А. А. Урановым (1967, 1977). Существенный вклад в разработку методов изучения ценологических популяций внесли их ученики и последователи: Е. Л. Любарский (1976), О. В. Смирнова (1987), Ю. А. Злобин (1989, 1996), Л. Б. Заугольнова с соавт. (1988, 1993), Н. И. Шорина (1994, 2001), Л. А. Жукова (1995, 2001 а, б). Эти методы были использованы при разработке основных положений “Программы и методики наблюдений за ценопопуляциями видов растений “Красной книги СССР” (Денисова и др., 1986). Об активном развитии популяционно-онтогенетического направления в нашей стране свидетельствует публикация таких сводок, как “Биологическая флора Московской области” (1974—2000), “Биологическая флора Мурманской области” (Андреева и др., 1984, 1987; Бубенец и др., 1993), “Биологические основы охраны редких и исчезающих растений Сибири” (1990), “Биологические особенности сосудистых растений советского Дальнего Востока” (1991) и др.

Разработанные методические подходы были выбраны в качестве основы при составлении программы по исследованию биологии и экологии редких видов Республики Коми. Основной ее целью является изучение особенностей распространения, эколого-фитоценологических условий произрастания, состояния ценопопуляций и размножения эндемичных, реликтовых и пограничных видов сосудистых растений. Программа исследований включает: 1) уточнение границ ареалов эндемичных, реликтовых и пограничных видов в пределах республики; 2) инвентаризацию разнообразия растительных сообществ с редкими видами сосудистых растений, выявление их эколого-фитоценологического оптимума; 3) оценку состояния популяций каждого вида по возрастному и виталитетному составу, определение их размеров, численности, плотности, эффективности воспроизводства; 4) изучение процессов семенного и вегетативного возобновления редких видов в природе. Полученные данные могут стать основой для организации долгосрочного мониторинга охраняемых и пограничных видов, уточнения статуса охраны некото-

рых из них, оценки эффективности природоохранной деятельности в регионе и подготовки конкретных рекомендаций по выделению новых охраняемых ботанических объектов.

Предполагается подготовка нескольких выпусков этого издания. В настоящей работе представлены итоги изучения 12 видов сосудистых растений из 8 семейств: полушника шиповатого (сем. полушниковые), башмачков настоящего и пятнистого (сем. орхидные), копытня европейского (сем. кирказоновые), гвоздики Фишера и смолевки поникшей (сем. гвоздичные), адониса сибирского и лютика длиннolistного (сем. лютиковые), родиолы розовой (сем. толстянковые), живучки ползучей (сем. яснотковые), марьянников дубравного и гребенчатого (сем. норичниковые). Семь видов включены в “Красную книгу Республики Коми” (из них башмачок настоящий охраняется на международном уровне), четыре относятся к южным элементам флоры и находятся на северных границах своего распространения, один вид (полушник шиповатый) является новым для территории республики.

В составлении сводки принимали участие сотрудники лаборатории геоботаники и сравнительной флористики Института биологии Коми НЦ УрО РАН д.б.н. В. А. Мартыненко, к.б.н. Л. В. Тетерюк, к.б.н. Б. Ю. Тетерюк, к.б.н. И. И. Полетаева. Основное внимание уделено оригинальным материалам, полученным в 1995—2001 гг. в ходе полевых исследований на территории Республики Коми. Работы проводились большей частью на особо охраняемых природных территориях. Объем материала и глубина его проработки зависели от степени редкости вида и числа его местонахождений. Введение, разделы “Природно-климатические условия района исследований”, “Материал и методы исследований” и заключение написаны В.А. Мартыненко и Л.В. Тетерюк.

Авторы выражают благодарность за помощь в сборе материала к.б.н. В.А. Каневу, к.б.н. О.Н. Лискевич, А.А. Кустышевой, Л. Л. Перемотиной, А.С. Сямтовой, А.В. Оплеснину, замечательному человеку, натуралисту и знатоку северной природы, главному охотоведу Усть-Куломского лесничества; в камеральный период — за консультации д.б.н. профессору Л.А. Жуковой (МарГУ, г. Йошкар-Ола) и д.б.н. С.В. Загировой, к.б.н. Т.П. Шубиной — за помощь в определении мохообразных, Д.А. Бочарову — за выполненные анатомические срезы полушника шиповатого, И.А. Бобрецову — за помощь в оформлении монографии, а также всему коллективу лаборатории геоботаники и сравнительной флористики за помощь и поддержку.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (грант 01—04—96435р2001урал).

ПРИРОДНО-КЛИМАТИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЙ

Республика Коми расположена на северо-востоке европейской части России. На ее территории отчетливо выражена зональность растительного покрова: на северо-востоке господствует безлесная кустарниковая тундра, северная часть занята лесотундрой, которая представлена елово-березовыми редколесьями, болотами и тундровыми сообществами. Тундровые и лесотундровые ландшафты занимают незначительную площадь. Большая часть республики покрыта лесами и относится к таежной зоне, в пределах которой выделяют подзоны северной, средней и южной тайги.

По характеру рельефа в регионе выделяются пять орографических областей: Вычегодско-Мезенская равнина, Северные Увалы, Тиманский кряж, Печорская низменность и западные склоны Урала (Зеккель, 1969). Для Вычегодско-Мезенской равнины характерны обширные водораздельные плато с преобладающими высотами 150—200 м над ур.м. Равнина Вычегодского бассейна — полого-увалистая с абсолютными высотами от 80 до 200 м, подымается в сторону Тимана и Северных Увалов, приречные полосы имеют хорошо выраженный увалистый и холмисто-увалистый рельеф (“Леса Республики Коми”, 1999). Печорская низменность расположена между Тиманом и Уралом, представляет собой обширную область опускания земной коры, заполненную четвертичными отложениями. Она имеет общий уклон к северу, отметки поверхности водоразделов 150—180 м.

Тиманский кряж представляет собой полосу сглаженных возвышенностей, вытянутых с юго-востока на северо-запад и служащих водоразделом бассейнов Мезени, Вычегды и Печоры. Возвышенности сильно размыты, их преобладающая высота 200—250 м, лишь по осевой части кряжа обнажаются гряды коренных пород высотой 400—470 м. На Северном и Среднем Тимане, где возвышаются Косминский и Четласский Камни, Каменноугольная гряда, рельеф приобретает полугорный харак-

тер. На Южном Тимане выделяются возвышенности Джеджим Парма и Оч-Парма высотой до 325 м над ур.м. Там, где близко к поверхности подходят коренные породы, развиты карстовые формы рельефа в виде воронок, пересыхающих долин с небольшими пещерами. Карстовые проявления наблюдаются в верховьях р. Вычегды, у истоков Белой и Черной Кедвы, в верховьях р. Выми.

Уральский хребет по орографии разделяется на Полярный, Приполярный и Северный Урал. Полярный Урал представляет собой суровую скалистую горную систему высотой 800—1200 м с отдельными вершинами до 1500 м. Приполярный Урал — наиболее возвышенная часть Урала с вершинами до 1883 м (гора Народа). На Северном Урале высота вершин составляет 1200—1700 м. На западных склонах Урала параллельно главному водораздельному хребту протянута цепь узких возвышенных гряд — “парм”, высотой 250—700 м. Эти возвышенности отделяются от главного хребта меридионально вытянутыми глубокими понижениями, представляющими собой неширокие речные долины.

Климат Республики Коми определяется ее географическим положением, значительной протяженностью, неоднородностью рельефа, относительной близостью Атлантического бассейна, наличием Уральских гор по восточной границе. На большей части территории климат умеренно-континентальный, с преобладанием циклонической пасмурной и дождливой погоды, продолжительной зимой и коротким прохладным летом. В горах Северного Приполярного и Полярного Урала, на крайнем севере и северо-востоке республики господствует суровый субарктический климат тундр. Континентальность климата возрастает с запада на восток — к Уралу. Летом территория получает достаточно большое количество суммарной солнечной радиации: так, в северной и средней подзонах тайги в мае—июле ежемесячно поступает до 10—12 ккал/см² поверхности, в августе — около 8 ккал/см². Эти показатели значительно меньше в осенние (6—9 ккал/см²) и зимние (1—3.5 ккал/см²) месяцы. Среднегодовая температура воздуха на территории Республики Коми понижается в направлении с юго-запада на север и северо-восток (от +1° до минус 6—7°). Самым холодным является январь, а самым теплым — июль. Территория республики относится к районам с избыточным увлажнением: в среднем годовое испарение значительно ниже годовой суммы осадков. На большей части территории выпадает около 600—700 мм осадков, в северных районах

их сумма составляет 500—600 мм, на западе — 700—750 мм, в предгорьях Урала — до 850 мм и более.

На равнинных водораздельных пространствах тундровой зоны господствуют тундрово-болотные торфянисто- и торфяно-глеевые мерзлотные почвы. В лесотундре на безлесных водоразделах развиты болотные и тундровые торфяно-глеевые оподзоленные почвы, по приречным увалам под елово-березовыми редколесьями с ерничково-моховым покровом формируются глееподзолистые потечно-гумусовые. В таежной зоне типичными почвами крайнесеверной и северной тайги считаются глееподзолистые, средней — типичные подзолистые. Лишь в подзоне южной тайги, занимающей небольшую часть крайнего юга республики, встречаются дерново-подзолистые. Почвообразующими породами почти повсеместно (кроме Урала и отдельных вершин Тимана) служат четвертичные отложения ледникового и водно-ледникового происхождения.

В данном выпуске изложены результаты изучения редких видов растений в подзонах северной и средней тайги.

Характер растительности в пределах таежной зоны заметно меняется в направлении с севера на юг, кроме того, на западном склоне Урала растительность образует горно-лесной и горно-тундровый пояса. В подзоне северной тайги на водоразделах преобладают ельники долгомошные и сфагновые (“Леса Республики Коми”, 1999), на сухих возвышенных участках лишайниковые; для напочвенного покрова характерна мозаичность, куртины зеленых и сфагновых мхов чередуются с пятнами лишайников. В кустарничковом ярусе в разных соотношениях присутствуют черника, брусника, голубика, водяника или один из этих видов доминирует. Низкорослые разреженные сосновые леса располагаются в депрессиях, на плоских междуречьях и борových террасах. После пожаров и вырубок формируются елово-березовые леса, где наряду с березами пушистой и повислой присутствует и береза извилистая (Приуралье). Значительные площади водоразделов заняты заболоченными лесами, которые чередуются с крупными массивами верховых болот. В долинах рек участки смешанных лесов с богатым по видовому составу травяно-кустарничковым ярусом уступают место пойменным лугам, а вдоль речных русел — сообществам из древовидных и кустарниковых ив.

В подзоне средней тайги центральной ассоциацией лесной растительности водоразделов является ельник чернично-зелено-

мошный (“Леса Республики Коми”, 1999). В кустарничковом ярусе наряду с черникой присутствуют брусника, линнея северная, голубика, из трав — майник двулистный, седмичник европейский, марьянники лесной и луговой и др. Участки долгомошных и сфагновых ельников сохраняются на плоских междуречных равнинах с высоким уровнем грунтовых вод. На более богатых почвах к ели примешивается пихта сибирская, а в южной части подзоны под пологом еловых и производных хвойно-мелколиственных лесов иногда встречается липа мелколистная в виде деревьев второго полога или в подлеске. Боровые террасы заняты сосновыми лишайниковыми борами, которые на более богатых достаточно увлажненных почвах замещаются зеленомошными, а при застойном увлажнении — сфагновыми типами сосняков. Большие пространства среднетаежной подзоны покрыты вторичными хвойно-мелколиственными лесами из ели, берез, осины, иногда с примесью сосны или пихты. На Тимане и в предгорной части Урала в древостое присутствует лиственница сибирская. Значительным видовым богатством отличаются леса речных долин, для которых характерно наличие пестрого по составу кустарничкового яруса из шиповников, жимолости, смородины черной, ив.

Для южной подзоны тайги характерны кисличные зеленомошные еловые и елово-пихтовые леса. Размещение пойменных лугов зависит от степени увлажненности и дренированности почв: низкие уровни заняты крупнозлаковыми и осоковыми, средние — полидоминантными злаково-разнотравными лугами с заметным участием бобовых (клевера, горошки). Самые высокие участки пойм покрыты разреженным травостоем из мелких злаков (овсяница овечья, полевица тонкая) и мелкого разнотравья (погремки, мелколепестник острый и др.) На подвергающихся интенсивному выпасу луговых массивах господствуют злаки — щучка дернистая и полевица тонкая. Сообщества и участки редких видов растений приурочены к скальным обнажениям Тимана, Приуралья и Урала, смешанным лесам на водоразделах и в речных долинах, сухим сосновым борах, пойменным лугам.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Материал в монографии представлен по схеме, используемой в программах “Биологическая флора” регионов. Приведены сведения о номенклатуре вида (с основными синонимами), карты распространения, данные об его экологии и фитоценологической приуроченности на территории Республики Коми. Рассмотрены особенности морфологии, онтогенетического развития и состояния ценопопуляций редких видов, приведены данные о сезонном развитии и сведения о консортивных связях. Для видов из “Красной книги Республики Коми” даны рекомендации по охране, для видов, находящихся на границе ареалов, — обзор сведений о биохимическом составе, их использовании в других регионах (там, где эти виды являются обычными) и хозяйственном значении.

Номенклатура и основные синонимы видов приведены по основным флористическим сводкам (бывший СССР, европейская часть России, Северо-Восток европейской части России), а также по сводкам для смежных с Республикой Коми территорий (Мурманская область и Карелия, Кировская область, Средний Урал, Сибирь, Пермская область и др.). Названия видов растений даны по сводке С.К. Черепанова (1995).

Карты распространения видов на территории Республики Коми составлены с учетом данных, приведенных во “Флоре Северо-Востока европейской части СССР” (тт. 1—4, 1974—1977), и флористических сборов последних лет, которые хранятся в гербарии Института биологии Коми НЦ УрО РАН (SYCO).

Экология вида и фитоценологические условия произрастания — один из важных аспектов в изучении редких видов. Как правило, на границе ареала уменьшается набор экотопов, пригодных для нормального роста и развития вида. Здесь проявляется специфика экологического потенциала каждого вида, и его местонахождения связаны с отдельными элементами рельефа или сообществами, где влияние стрессовых факторов ослаблено.

Для видов с ограниченным числом местонахождений (марьянники гребенчатый и дубравный, полунник щетинистый, гвоз-

дика Фишера и др.) приведены полные списки геоботанических описаний, которые выполнены с использованием площадочных методов учета растительности (Миркин и др., 2001). В пределах фитоценоза закладывали пробную площадь: в лесах — размером 20×20 м (Сукачев и др., 1957), в травянистых сообществах — 10×10 м (Миркин, Розенберг, 1978). Учитывали положение в рельефе, механический состав почв и условия увлажнения. На пробной площади давали характеристику сообщества по ярусам, выявляли полный список присутствующих видов растений с учетом их проективного покрытия или обилия (Понятовская, 1964). Роль каждого вида на пробной площади оценивали по его проективному покрытию (ПП) или в баллах обилия (Миркин, Розенберг, 1978).

Для учета внутриценотической встречаемости каждого вида на пробной площади закладывали серию мелких учетных площадок (40—50 шт.) размером 25×25 или 50×50 см. Частоту встречаемости (в %) определяли по доле площадок, на которых отмечен тот или иной вид. При равномерном распределении редких растений учетные площадки располагали вдоль линейной трансекты вплотную друг к другу, при неравномерном — размещали регулярным способом по всей пробной площади.

Водные сообщества в зависимости от их площади и конфигурации описывали либо в их естественных границах, либо на площадках, одна из сторон которых составляла 10 м, другая равнялась ширине сообщества, но не более 10 м. Проективное покрытие видов, а также общее (ОПП) и отдельно по трем основным ярусам (надводный, подводный и ярус плавающих по поверхности растений) указывали в процентах, затем ПП видов переводили в баллы обилия Браун-Бланке (Becking, 1957).

Для характеристики экологических требований видов в целом по ареалу и в районе исследований были использованы фитоиндикационные экологические шкалы Л. Г. Раменского (Раменский и др., 1956) и Д. Н. Цыганова (1983). Для более широко распространенных видов (башмачок настоящий, копытень европейский, живучка ползучая) на основе анализа геоботанических описаний с использованием экологических шкал выявлены экологические особенности региональных амплитуд (Тетерюк, 2000), которые дополнены характеристикой фитоценологических условий произрастания (перечислены основные типы сообществ). Для работы использованы описания, сделанные авторами по общепринятым методикам, и частично — материалы про-

шлых лет из фитоценоария Института биологии Коми НЦ. Всего нами проанализировано 47 описаний для башмачка настоящего, 44 — для копытня европейского и 66 — для живучки ползучей. В выборке представлены различные типы местообитаний изучаемых видов. Обработка геоботанических описаний частично произведена по программе Ecoscale (“Информационно-аналитическая система...”, 1995). Показатель режима каждого фактора вычислен методом средневзвешенной середины интервала по формуле

$$Y = \sum (a_i \times x_i / n),$$

где Y — среднее значение режима фактора среды в баллах; a_i — оценка обилия вида; x_i — среднее значение амплитуды выносливости вида к данному фактору; n — число видов в описании, по которым имеются сведения.

Полученные региональные данные спроецированы на общую экологическую амплитуду вида. Такая процедура позволяет выявить стрессовые факторы (если региональная амплитуда захватывает крайние точки общей) и судить о реализации экологического потенциала вида на исследуемой территории.

Морфологическое описание видов выполнено с привлечением литературных источников и оригинальных данных, полученных авторами. В работе использована эколого-морфологическая классификация жизненных форм И. Г. Серебрякова и Т. И. Серебряковой (“Ботаника...”, 1988; Жукова и др., 1989), для представителей семейства орхидных — морфологическая классификация, предложенная Е.С. Смирновой (1990). Морфометрические показатели приведены для районов исследований.

Онтогенез. Описание онтогенетического развития видов проведено согласно концепции дискретного описания индивидуального развития, предложенной Т.А. Работновым (1950а), дополненной А. А. Урановым (1975) и его учениками (“Ценопопуляции растений”, 1976, 1977, 1988; Жукова, 1995; “Онтогенетический атлас...”, 1997, 2000).

Сезонное развитие содержит краткие сведения о времени цветения и плодоношения редких видов, а также об их феноритмических типах (по И.В. Борисовой, 1972).

Состояние популяций обследовано на основе программы и методики изучения ценопопуляций видов, внесенных в “Красную книгу СССР” (Денисова и др., 1986). Объектом наших исследова-

ний были локальные популяции, среди которых рассматривали ценопопуляции (совокупность растений одного вида в пределах определенного фитоценоза — Работнов, 1950 а, б; Петровский, 1961; Корчагин, 1964) и экотопические (совокупность ценопопуляций в пределах однотипных условий макро- и мезорельефа — Заугольнова и др., 1993). В качестве основных исходных параметров, характеризующих состояние ценопопуляций, определяли их площадь и численность особей вида, характеристику пространственной и возрастной структуры (“Ценопопуляции растений...”, 1976, 1977, 1988; “Изучение структуры...”, 1986; Смирнова, 1987; Жукова, 1995, 2001 а, б; Животовский, 2001), виталитета (Злобин, 1980, 1984, 1989) с указанием счетной единицы. Для выявления особенностей пространственной структуры вида использована глазомерная оценка с учетом морфологических особенностей растений, определяли также среднюю и экологическую (в скоплениях) плотность. Для характеристики возраста ценопопуляции рассчитывали ее возрастность (Уранов, 1977) и эффективность (Животовский, 2001), тип возрастного спектра определяли по классификации, предложенной Л.А. Животовским (2001). Успешность вегетативного и семенного возобновления оценивали через индексы восстановления и замещения (Жукова, 1995).

Изучение семенного размножения видов проводили с использованием методов, изложенных в работах Т. А. Работнова (1950, 1960), И. В. Вайнагия (1973, 1974), Р. Е. Левиной (1960, 1981, 1987), Е. А. Ходачек (1978). Морфологическое описание семян выполняли по методике М. В. Мальцевой (1950), дополненной разработками М. К. Фирсовой (1969). Всхожесть определяли по ГОСТ 12038—84, 12036—85, 12043—88.

Данные обработаны на IBM с применением методов математической статистики (Глотов и др., 1982; Шмидт, 1984).

Нами был использован маршрутный метод исследований, который позволил получить исходные данные для дальнейшего мониторинга состояния ценопопуляций редких видов. Предполагается проводить регулярные наблюдения, которые позволят выявить такие важные показатели, как погодичные изменения численности и возрастных спектров ценопопуляций и др.

ПОЛУШНИК ШИПОВАТЫЙ

Isoëtes setacea Durieu, Черепанов, 1995, Сосуд. раст. России и сопред. госуд.: 540; — *Isoëtes setacea* Lam. Бобров, 1974, Фл. евр. ч. СССР, 1: 61; Князев, 1994а, Опред. сосуд. раст. Ср. Урала: 45; — *I. echinospora* Durieu, Ильин, 1934, Фл. СССР, 1: 128; Кузнецова, 1953, Фл. Мурм. обл., 1: 86; Раменская, Андреева, 1982, Опред. выс. раст. Мурм. обл. и Карелии: 45; Красноборов, 1988, Фл. Сибири, 1: 41; — *I. tenella* Lem. ex Desv., Дедов и др., 1974, Фл. Сев.-Вост. евр. ч. СССР, 1: 65; — **Полушник шиповатый, п. щети-нистый, шильник колючеспорый** (семейство Isoëtaceae — Полушниковые).

Географическое распространение. Полушник шиповатый распространен преимущественно на севере Европы: побережье Исландии, западное и северное побережья Британских островов, Скандинавия (здесь находится зона его сплошного распространения), спорадично в лесной зоне Центральной Европы — от Пиренеев до бассейна Верхней Волги (“Atlas florae Europaeae”, 1972). По данным Н. Meusel (1964), полушник шиповатый за пределами Европы спорадично встречается в Восточной Сибири, на островах Дальнего Востока и Японии, на востоке Североамериканского континента.

На территории России находки полушника шиповатого отмечены в бассейне Верхней Волги, на Урале, Алтае и в Восточной Сибири. Восточная граница его сплошного распространения проходит по территории Карелии. Восточнее Онежского озера известны лишь изолированные местонахождения полушника (Кузнецова, 1953; Дедов и др., 1974; Красноборов, 1988).

На Северо-Востоке европейской части России этот вид был обнаружен Г.Г. Постоваловой (1969) в Сийских озерах (Архангельская область, Холмогорский район). Мы выявили более северные точки распространения вида в регионе (Тетерюк, Канев, 2001): вид обнаружен (рис. 1) в водоемах, располо-

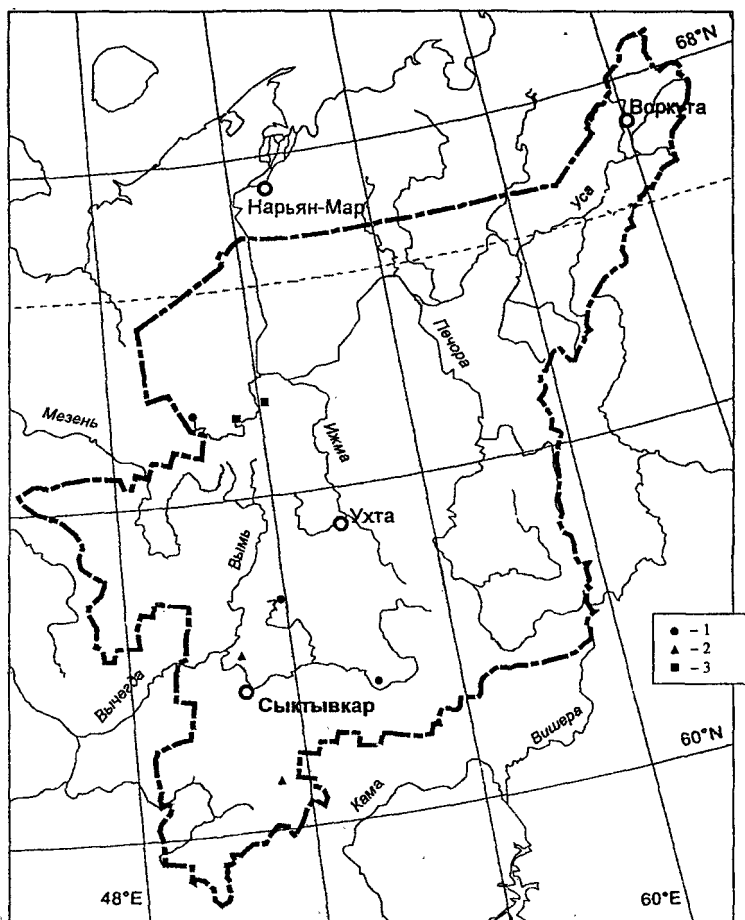


Рис. 1. Местонахождения *Isoetes setacea* (1), *Dianthus fischeri* (2), *Silene nutans* (3)

женных вдоль Тиманского края (озера Средний Кадам, Синдорское и Ямозеро).

Экология. Полушник поселяется как на песчаных мелководных, сезонно обсыхающих прибрежных участках, так и на глубинах до 3 м и более. Вид очень требователен к чистоте и прозрачности воды. Встречается, как правило, в олиготрофных водоемах.

Приводим краткую характеристику местообитаний полушника шиповатого в регионе.

1. Озеро Синдорское (Республика Коми, Княжпогостский р-н, 12 км на Ю-ЮЗ от п. Синдор). Местообитания полушника шиповатого, сосредоточенные вдоль всего юго-западного берега озера (протяженность около 10 км) и по берегам ряда больших и малых островов (Прокушев, Солдатский, Голодный и др.), приурочены к мелководным (0,3—0,7 м) участкам. Рельеф дна — выровненный. Механический состав грунтов — песок. Иногда поверх песка были отмечены маломощные (менее 0,01 м) иловые наносы. Консистенция грунта плотная, редко — вязкая. Цвет грунта — светло-охристый, серый. Прозрачность воды во всех местообитаниях составляла 0,3—0,6 м, цвет — мутный серо-желтый.

2. Ямозеро (Республика Коми, Усть-Цилемский р-н, 110 км на ЮЗ от с. Усть-Цильма). Берега заболоченные, пологие. Средняя глубина 1,0—1,2 м, максимальная — 2 м. Сезонные колебания уровня воды не выражены. В озере преобладают илистые грунты. В его северо-восточной части имеются выходы песчаника. Полушник отмечен у северо-восточного берега на песчаных плотных грунтах светло-серого цвета, на глубинах до 0,5 м. Рельеф дна — выровненный. Прозрачность воды — до дна, цвет — светло-серо-желтый.

3. Озеро Средний Кадам (Республика Коми, Усть-Куломский р-н, 11 км на ЮЗ от с. Дон). Берега озера пологие, заболоченные. Глубины близ берега составляют от 0,5 до 1,5 м. Сезонные колебания уровня воды не выражены. Полушник отмечен близ южного берега озера на глубинах от 0,5 до 2,0 м. Рельеф дна — выровненный. Механический состав грунта — песок, цвет — светло-серый. Консистенция плотная. Включения — немногочисленные крупноразмерные древесные остатки темно-бурого, черного цвета. Прозрачность воды в озере до 4 м, в месте произрастания полушника — до дна. Цвет воды — светло-голубой.

Фитоценология. Полушник шиповатый в водоемах района исследований произрастает в составе сообществ следующих ассоциаций:

Таблица 1

Характеристика сообществ с участием *Isoëtes setacea*

Показатели	Номер описания														
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Пробная площадь, м ²	25	75	75	75	75	15	30	15	15	70	25	25	50	50	50
Глубина, м	—	0,6	0,6	0,4	0,7	0,3	—	—	0,3	0,1	0,5	0,5	1,5	1,2	1,0
Прозрачность воды, м	—	0,3	дд	0,3	0,5	дд	—	—	дд	дд	дд	дд	дд	дд	дд
Механический состав грунта	п	пи	пи	пи	пи	п	п	п	п	п	п	п	п	п	п
Консистенция грунта	пл	вз	вз	пл	пл	пл	пл	пл	пл	пл	вз	вз	пл	пл	пл
Проективное покрытие, %															
общее	15	15	20	7	30	25	45	35	20	45	40	35	15	15	10
надводной части	10	15	20	5	15	22	—	—	15	40	+	+	—	—	—
подводной части	3	1	+	1	3	3	—	—	3	3	35	30	15	15	10
плавающих растений	3	1	—	1	10	—	—	—	2	2	12	10	—	—	—
Проективное покрытие, баллы															
<i>Isoëtes setacea</i>	+	+	+	+	1	+	+	+	+	+	1	+	2	2	2
<i>Eleocharis palustris</i>	1	1	+							1					
<i>Equisetum fluviatile</i>	1	1	2	1	1			1		1					
<i>Phragmites australis</i>				1	2	2	2			+					
<i>Carex aquatilis</i>							2	2	2	3					
<i>Persicaria amphibia</i>				1	2						3	2			
<i>Warnstorfia exannulata</i>													2	2	2
<i>Potamogeton gramineus</i>	1			1	1			1	1	1					
<i>Ranunculus reptans</i>						1	2	1	1		1	1			
<i>Potamogeton perfoliatus</i>					1						1	1			
<i>Sagittaria natans</i>											1	1			
<i>Eleocharis acicularis</i>				1						1					
<i>Mentha arvensis</i>							1	1							
<i>Potamogeton natans</i>		+							+						
<i>Comarum palustre</i>							1								
<i>Juncus filiformis</i>							1								

Показатели	Номер описания														
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
<i>Lythrum salicaria</i>							1								
<i>Scolochloa festucacea</i>		1													
<i>Naumburgia thyrsoflora</i>									+						
<i>Myriophyllum spicatum</i>											+				

Примечание: дд — до дна; п — песок; пи — занленный песок; пл — плотная, вз — вязкая. Здесь и в других таблицах проективное покрытие видов приведено в баллах обилия Браун-Бланке (Becking, 1957): "+" — вид редок и имеет малое покрытие (до 1%); 1 — 1—5%; 2 — 5—25%; 3 — 25—50%; 4 — 50—75%; 5 — 75—100%; ед. — единично; дом. — доминирует.

Дата и локализация геоботанических описаний (автор Б.Ю. Тетерюк): описание 1 — 21.08.2001, Княжпогостский р-н, оз. Синдорское, южная оконечность озера; описание 2 — 8.08.2000, Княжпогостский р-н, оз. Синдорское, островок в северной части озера; описание 3 — 8.08.2000, Княжпогостский р-н, оз. Синдорское, о. Прокашев; описание 4 — 8.08.2000, Княжпогостский р-н, оз. Синдорское, южный берег, напротив о. Солдатский; описание 5 — 8.08.2000, Княжпогостский р-н, оз. Синдорское, близ устья р. Идзьясью; описание 6 — 21.08.2001, Княжпогостский р-н, оз. Синдорское, близ устья р. Идзьясью; описание 7 — 8.08.2000, Княжпогостский р-н, оз. Синдорское, островок в южной части озера; описание 8 — 21.08.2001, Княжпогостский р-н, оз. Синдорское, южная оконечность озера; описание 9 — 8.08.2000, Княжпогостский р-н, оз. Синдорское, южная сторона о. Солдатский; описание 10 — 8.08.2000, Княжпогостский р-н, оз. Синдорское, южная сторона о. Солдатский; описание 11 — 14.07.2001, Усть-Цилемский р-н, оз. Ямозеро, северо-западная часть; описание 12 — 14.07.2001, Усть-Цилемский р-н, оз. Ямозеро, северо-западная часть; описание 13 — 26.08.2001, Усть-Куломский р-н, оз. Средний Кадам; описание 14 — 26.08.2001, Усть-Куломский р-н, оз. Средний Кадам; описание 15 — 26.08.2001, Усть-Куломский р-н, оз. Средний Кадам

1. Ассоциация хвоща топяного с ситнягом болотным (*Equisetum fluviatilis palustris-eleocharosum*) (см. табл. 1, оп. 1—3). Сообщества одноярусные, образованы 3—5 видами. ОПП не превышает 20%. Локализуются на песчаных заиленных косах островов.

2. Ассоциация тростника обыкновенного с водными растениями (*Phragmitetum australis aqui-herbosum*) (см. табл. 1, оп. 4—7). В составе до 8 видов. Сообщества в большинстве случаев трехъярусные, ОПП не превышает 45%. В первом ярусе доминирует тростник обыкновенный (*Phragmites australis*), второй очень разреженный ярус формирует гелофильное разнотравье (*Mentha arvensis*, *Lythrum salicaria* и др.), третий ярус образуют виды, прикрепленные ко дну, с погруженными и плавающими на поверхности воды листьями (*Potamogeton gramineus*, *Ranunculus reptans*, *Potamogeton natans* и др.).

3. Ассоциация осоки водяной с водными растениями (*Caricetum aquatilis aqui-herbosum*) (см. табл. 1, оп. 8—10). Травостои сообществ разреженные (ОПП до 45%), двухъярусные.

Первый ярус формирует осока водяная (*Carex aquatilis*) с редкой примесью хвоща топяного. Второй ярус образуют виды, отмеченные в третьем ярусе предыдущей ассоциации.

4. Ассоциация горца земноводного с водными растениями (*Polygonetum amphibii aqui-herbosum*) (см. табл. 1, оп. 11—12). Это единственная ассоциация в растительном покрове Ямозера, в составе которой встречается полушник шиповатый. ОПП сообществ составляет 35—40%. Сообщества двухъярусные. Первый ярус образует плавающий на поверхности воды горец земноводный (*Persicaria amphibia*). Его проективное покрытие может достигать 30—35%. Второй ярус сформирован прикрепленными, придонными видами (*Ranunculus reptans*, *Potamogeton perfoliatus*, *Sagittaria natans*). Проективное покрытие этого яруса, в состав которого входит и полушник шиповатый, составляет 10—12%.

5. Ассоциация полушника шиповатого почти чистая (*Isoëtetum setacea subpurum*) (см. табл. 1, оп. 13—15). Одна из наиболее интересных ассоциаций на территории Республики Коми с его участием. Это самые глубоководные сообщества, которые представляют собой сплошные заросли (“подводные луга”), простирающиеся вдоль всего южного берега оз. Средний Кадам на площади в несколько гектаров.

Общей закономерностью сообществ является их приуроченность к песчаным субстратам и невысокое проективное покрытие.

Морфологическое описание. Полушник шиповатый — разнospоровое многолетнее травянистое растение с сильноукороченным розеточным побегом (рис. 2).

Корневая система спороносящих особей образована совокупностью придаточных корней, отходящих от нижней корненосной части побега — двулопастного ризофора. В центральной части в меридиональном направлении его разделяет своеобразная перетяжка, называемая бороздой ризофора (Филин, 1978). Корни располагаются на лопастях ризофора в нескольких вертикальных рядах (ортостихах).

Корни полушника тонкие — 0,5—0,7 мм, длиной около 3,5 см (табл. 2), простые неветвящиеся и однократно дихотомически разветвленные. Точка разветвления отстоит от ризофора на расстоянии от 0,3 до 3,0 см. Во внутренней зоне коры корня по всей его длине образуется подковообразная воздушная полость (рис. 3).

Стеблевая часть побега полушника шиповатого простая, неветвящаяся, сильно уплощенная, высотой 0,1—0,3 мм, полно-

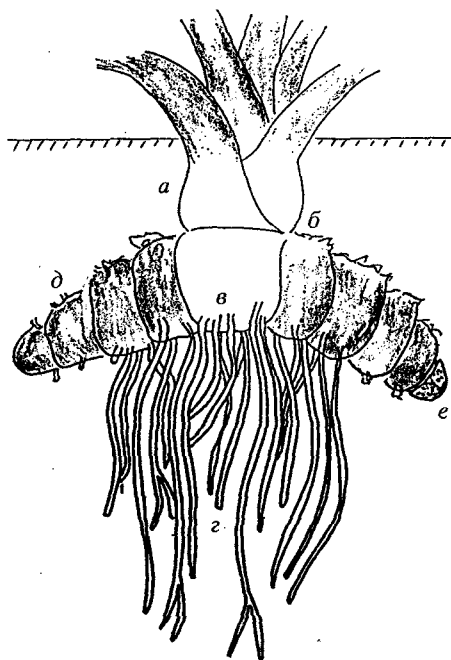


Рис. 2. Схема подземной части *Isoetes setacea*:

а — основания листьев, б — стеблевая часть, в — ризофор, г — корни, д — годовичные приросты, е — спорангия

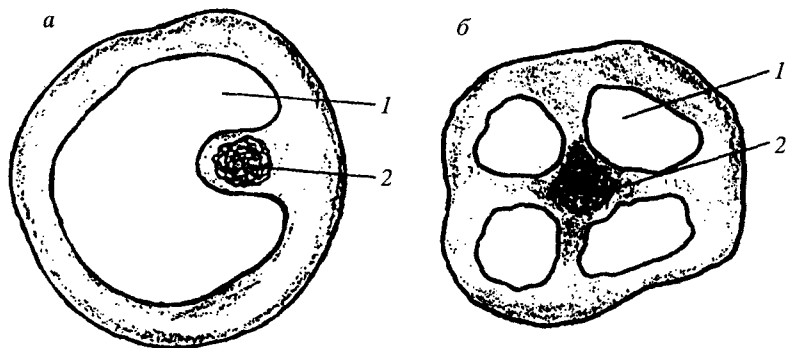


Рис. 3. Поперечный разрез корня (а) и листа *Isoetes setacea* над ложкообразным расширением (б):

1 — воздушная полость, 2 — проводящий пучок

Таблица 2

Биоморфологические показатели *Isoëtes setacea*

Параметры	Номер ценопопуляции				
	оз. Синдорское				оз. Средний Кадам
	1	2	3	4	5
Глубина, см	0—10	0—10	0—10	0—10	100—150
Длина листа, см	3,7±0,142	3,07±0,13	4±0,135	4,04±0,157	1,79±0,091
	2,0—5,2	2,1—4,7	2,3—5,5	2,1—5,5	0,8—2,6
	21	24	18	21	28
Толщина основания листа, мм	3,7±0,15	3,6±0,19	5,5±0,13	—	1,0±0,04
	1,5—5,5	2,0—6,0	4,0—7,0	—	0,4—1,4
	23	29	13	—	21
Число листьев, шт.	6,8±0,24	7,8±0,29	9,3±0,39	8,0±0,26	5,5±0,18
	4,0—9,0	4,0—11,0	3,0—13,0	5,0—11,0	4,0—8,0
	19	20	23	18	18
Длина корней, см	—	—	—	—	2,3 ± 1,3
	—	—	—	—	0,7—3,5
	—	—	—	—	29

Примечание. Здесь и в других таблицах для всех ценопопуляций последовательно приведены среднее значение и его ошибка, пределы колебаний и коэффициент вариации (%). Номера ценопопуляций соответствуют следующим номерам геоботанических описаний (см. табл. 1): 1 — оп. № 4; 2 — оп. № 6; 3 — оп. № 9; 4 — оп. № 2; 5 — оп. № 14.

стью погружена в грунт на глубину 0,5—0,8 см. Она несет пучок шиловидных листьев двух типов. Первые (фертильные) несут в основаниях, на внутренней стороне, мега- либо микроспорангии и называются соответственно мега- и микроспорофиллами. У вторых (стерильных или торофофиллов) спорангии отсутствуют. Листорасположение у полушника шиповатого спиральное, левозакрученное. Число и размеры листьев у взрослых спороносящих растений зависят от условий местообитания (см. табл. 2). В первом (наружном) цикле спирали находятся 1—3 стерильных листа, далее располагаются 2 (реже 1 или 3) мегаспорофилла, в третьем цикле 1—3 (обычно 2) микроспорофилла; во внутренних циклах находятся спорофиллы с недифференцированными спорангиями (2—4) и несколько хорошо видимых листовых примордиев. От периферии к центру размер листьев уменьшается. Наружные листья круто серповидно отогнутые, остальные — слегка отогнутые либо прямые. Все они сидячие, шиловидные с широким ложкообразно расширенным основанием (рис. 4). Ши-

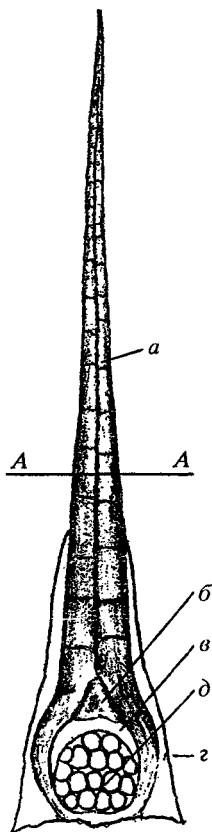


Рис. 4. Мегаспорофилл:
а — шиловидная часть, б — язычок, в — веллум, г — ложкообразное расширение, д — спорангий

ловидная часть листа имеет светло-зеленую окраску. Основание листа лишено окраски. Край листовая пластинки в нижней части на $1/5—1/4$ ее длины пленчато расширены. В основании листа над углублением, в котором располагается спорангий, имеется хорошо развитый язычок с широкотреугольной верхней частью, высотой от 0,6 до 0,9 мм, и погруженным в ткань листа расширенным основанием. Спорангиальную ямку с боков и сверху окаймляет пленчатое с ровными краями покрывало (велум).

В анатомическом строении листа полупшника, как и в строении его корней, ярко проявляется высокая степень приспособленности данного вида к произрастанию в водной среде. Шиловидная часть пластинки покрыта эпидермой и кутикулой (Филин, 1978). Устьица в эпидерме отсутствуют. Под эпидермой после слоя хлоренхимы располагается тетрада воздухоносных полостей (см. рис. 3), разделенных на отсеки тонкими поперечными перегородками. Между воздухоносными полостями проходит сосудистый пучок.

Спорангии посредством ножки, снабженной проводящими пучками, прикрепляются к внутренней стенке спорангиальной ямки. Мега- и микроспорангии слегка сплюснуты в дорзовентральном направлении. Мегаспорангии имеют бобовидную, а микроспорангии — яйцевидную форму (табл. 3). Внутренний слой микроспорангия (тапетум), питающий развивающиеся споры, в отличие от тапетума мегаспорангия, образует складки и выросты, что увеличивает площадь питающей поверхности и благоприятствует развитию микроспор. В мегаспорангиях развивается в среднем около 20 (от 12 до 29) мегаспор, размер которых составляет от 0,3 до 0,35 мм. Мегаспоры полупшника трехлучевые. В микроспорангиях образуется от нескольких тысяч до одного миллиона микроспор. Микроспоры однолучевые, билатеральные,

Таблица 3

**Биоморфологические показатели спорангиев *Isoetes setacea*
в популяции оз. Средний Кадам**

Показатель, мм	Микроспорангий	Мегаспорангий
Высота	1,3±0,03	1,3±0,03
	0,7—1,5	0,9—1,6
	15	15
Ширина	1,1±0,02	1,4±0,02
	0,6—1,3	1,1—1,5
	12	9
Толщина	0,7±0,03	1,0±0,04
	0,4—1,1	0,7—1,2
	20	18

30 μ. Гаметофиты, по данным В.Р. Филина (1978), однополые, мелкие, развиваются внутри споровой оболочки в течение года за счет питательных веществ, находящихся в споре.

Как показали наши исследования, ежегодно в результате особенностей функционирования меристем в две диаметрально противоположные стороны по направлениям лопастей ризофора отделяются сегменты, представляющие собой отмершие части ризофора и стебля с остатками оснований листьев (см. рис. 2). При этом на сегментах двух-трех последних лет могут сохраняться жизнеспособные корни. Благодаря тому, что полушник шиповатый почти полностью погружен в грунт, эти сегменты сохраняются достаточно долго. По их числу можно определить условный, или абсолютный (при сохранившейся на первом сегменте споровой оболочке), возраст особи.

Своеобразие морфологического строения полушника шиповатого отражает его древнее происхождение. А.Г. Еленевский с соавт. (2000) считают, что верхнюю олиственную часть побега полушника можно рассматривать как стробил, расширенное лопастное основание стебля — как сильно редуцированные стигмариин вымерших лепидодендронов, а срединную короткую часть стебля — еще более редуцированный стебель когда-то разветвленных крупных деревьев.

Состояние ценопопуляций. Обследование трех локальных популяций полушника шиповатого на озерах Синдорское, Средний Кадам и Ямозеро свидетельствует о том, что основными показателями, отражающими их состояние, являются занимаемая

площадь и численность (счетная единица — особь). Наиболее многочисленная популяция (несколько тысяч особей) обнаружена на оз. Синдорское, где общая площадь сообществ с участием полушника составляет 4—4,5 га. На оз. Средний Кадам популяция также многочисленна и насчитывает более 1000 особей. Площадь, занимаемая популяцией, составляет 200×800 м, что территориально соответствует всей южной части озера. Наименьшая по численности популяция (до 100 особей) выявлена на Ямозере. Таким образом, состояние популяций на оз. Синдорское и Средний Кадам можно оценить как стабильное, на Ямозере — как критическое.

У полушников наблюдается зависимость высоты растения (или длины листьев) от экотопических условий (Филин, 1978). Нами выявлено варьирование некоторых морфометрических показателей полушника шиповатого в различных условиях произрастания (см. табл. 2): в мелководных экотопах (ЦП 1—4 на оз. Синдорское) развивались более крупные особи, чем в глубоководной ценопопуляции на оз. Средний Кадам (ЦП 5).

Сезонное развитие. После осеннего (конец сентября — начало октября) отмирания наружных стерильных и фертильных листьев на стебле остается 2—4 не до конца развитых стерильных листа. Темпы их роста в зимний период значительно замедляются. По нашим наблюдениям, к началу — середине марта их длина составляет 1,1—1,6 см. Полного своего развития они достигают к концу июня. К этому же периоду у полушника уже сформированы мега- и микроспорангии.

По характеру фенологического развития в годичном цикле, согласно классификации фенологических типов растений И.В. Борисовой (1972), полушник шиповатый относится к группе типов длительновегетирующих растений, к типу летне-зимне-зеленых растений.

Способы размножения и распространения. Для полушника шиповатого характерно бесполое размножение спорами. Его спорангии не имеют специального механизма для вскрывания, и споры высвобождаются после ежегодного отмирания наружных стерильных и фертильных листьев и сгнивания стенок спорангия. Споры прорастают на следующий год после созревания. Наружный слой песка, под которым погребены стебель и нижние части листьев со спорангиями, препятствует свободному распространению спор полушника, благодаря чему проросшие споры часто остаются на материнском растении. На мелководных уча-

стках (оз. Синдорское и Ямозеро) под воздействием волнобоя возможен размыв верхнего слоя грунта и распространение спор водой (гидрохория). В местообитаниях, где отсутствует волнобой (такие условия создаются на глубоководных участках оз. Средний Кадам), прорастание и развитие гаметофитов осуществляются на локальных пространствах. Возможна зоохория (Филин, 1978).

Меры по охране. В связи с нарастающим антропогенным воздействием на природные гидроэкосистемы, сопровождающимся процессами евтрофикации водоемов, происходит сокращение числа местообитаний, пригодных для произрастания полушника. Для сохранения выявленных в регионе местообитаний данного вида целесообразно предпринять следующие меры:

1. Внести *Isoëtes setacea* в список редких и охраняемых растений Республики Коми.

2. Включить в состав комплексного заказника "Синдорский" акваторию оз. Синдорское. Дополнить список охраняемых объектов в заказнике, включив в их состав прибрежно-водные участки, являющиеся местообитаниями полушника шиповатого.

3. На оз. Средний Кадам организовать флористический заказник, включив в его состав акваторию озера с прилегающей околководной (водоохранной) зоной.

БАШМАЧОК НАСТОЯЩИЙ

Cypripedium calceolus L. Невский, 1935, Фл. СССР, 4: 598; Александров и др., 1975, Определ. раст. Кировск. обл., 1: 192; Мартыненко, 1976д, Фл. Сев.-Вост. евр. ч. СССР, 2: 122; Смольянинова, 1976, Фл. евр. ч. СССР, 2: 15; Раменская, Андреева, 1982, Определ. выс. раст. Мурман. обл. и Карелии: 146; Иванова, 1987, Фл. Сибири, 4: 127; Князев, Салмина, 1994, Определ. сосуд. раст. Ср. Урала: 142; Черепанов, 1995, Сосуд. раст. России и сопред. госуд.: 611; Овеснов, 1997, Консп. фл. Перм. обл.: 72. — Башмачок настоящий, б. известняковый (семейство Orchidaceae — Ятрышниковые).

Географическое распространение. Ареал башмачка настоящего голарктический, охватывает большую часть Европы (лесную зону Северной и Средней Европы), в Азии встречается в Западной, Средней и Восточной Сибири, Монголии, Японии, Китае, на юге Дальнего Востока и Корейском п-ове. В Северной Америке произрастают подвиды *C. calceolus* ssp. *parviflorum* (Salisb.) Fern., *C. calceolus* ssp. *pubescens* (Willd.) Correl, *C. calceolus* ssp. *planipetalum* Fern. (Meusel, 1964).

На Северо-Востоке европейской части России башмачок настоящий встречается в среднем течении р. Онеги, в верховьях Емцы, на реках Северной Двины, Пинеги, Сотке, Полте, Сояне и др. В Республике Коми вид распространен достаточно широко. В южной части республики, на Мезенско-Вычегодской равнине, башмачок расположен местами по р. Вычегда и в нижнем течении Сысолы; севернее большинство местонахождений этого вида связано с Тиманским кряжем и Уралом (обнажения кальцийсодержащих пород и подстилаемые известняками облесенные склоны рек Печорская Пижма, Цильма, Мыла, Белая Кедва, Елва, Ухта, Кожва, верхнее течение Сыни, Кожим, Уса, Илыч и т.д.) ("Флора Северо-Востока ...", 1976).

Экология. Башмачок настоящий относится к базинейтрофилам, он предпочитает хорошо увлажненные свежие гумусовые

почвы, насыщенные основаниями, содержащие в достаточном количестве фосфор, калий, азот в легкоусвояемом для растений виде. В условиях средней полосы европейской части России чаще растет на дерново-подзолистых или торфянисто-болотистых почвах. Иногда служит индикатором пород, содержащих известь (Денисова, Вахрамеева, 1978).

В Республике Коми известно более 90 местонахождений башмачка настоящего (рис. 5). На Вычегодской равнине основными местообитаниями вида являются притеррасные болота долин рек и болота переходного типа на водоразделах, облесенные окраины болот, приручейные (с проточным увлажнением) или заболоченные (избыточно увлажненные) леса. Севернее (в подзонах северной и крайнесеверной тайги) большая часть местонахождений башмачка связана с выходами кальцийсодержащих пород на Тиманском кряже и Урале. Здесь типичными местообитаниями башмачка являются известняковые обнажения и облесенные склоны, подстилаемые известняками, по рекам Белая Кедва, Печорская Пижма, Мыла, Цильма, Кожва и др.

Наши исследования на Вычегодской равнине, Южном и Среднем Тимане показали, что экологический ареал башмачка настоящего достаточно широк. Выявлено расширение амплитуды вида как за счет произрастания в разных природных подзонах (средняя и северная тайга), так и за счет способности вида расти в контрастных местообитаниях на Вычегодской равнине (лесные, болотные биотопы) и Тимане (на обнажениях, в местах, подстилаемых известняками). Наиболее ярко это видно на примере факторов увлажнения и освещения (рис. 6).

Сравнение амплитуды вида по исходным шкалам Д.Н. Цыганова (1983) и полученным нами данным показало, что факторы соответствуют экологической амплитуде вида (рис. 7), за исключением фактора кислотности почвы (R_c). К биотопам с показателями этого фактора, близкими к пределам толерантности башмачка настоящего, можно отнести как избыточно увлажненные сообщества Вычегодской равнины, так и обнажения Среднего Урала (см. рис. 6).

Фитоценология. Ценоареал башмачка настоящего достаточно разнообразен. На большей части ареала это лесной и опушечный вид, который встречается в разнообразных по составу лесных сообществах: в широколиственных (дубовых или буковых), мелколиственных (березовых или осиновых), хвойных (сосновых, еловых) лесах, иногда в составе остепненных лугов (Дени-

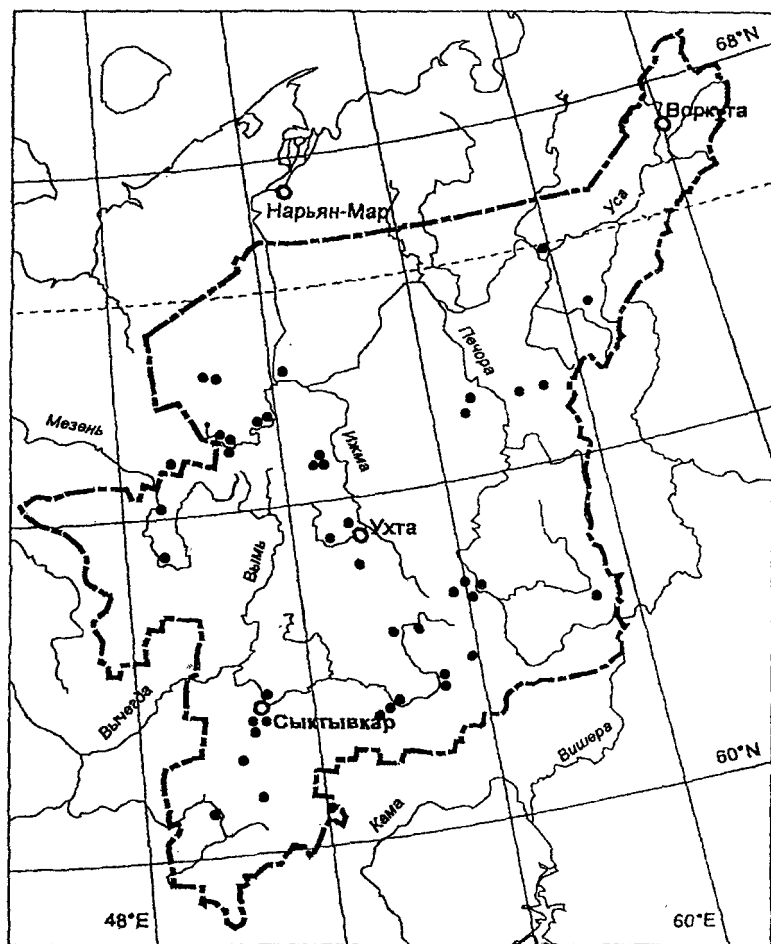


Рис. 5. Местонахождения *Cyripedium calceolus*

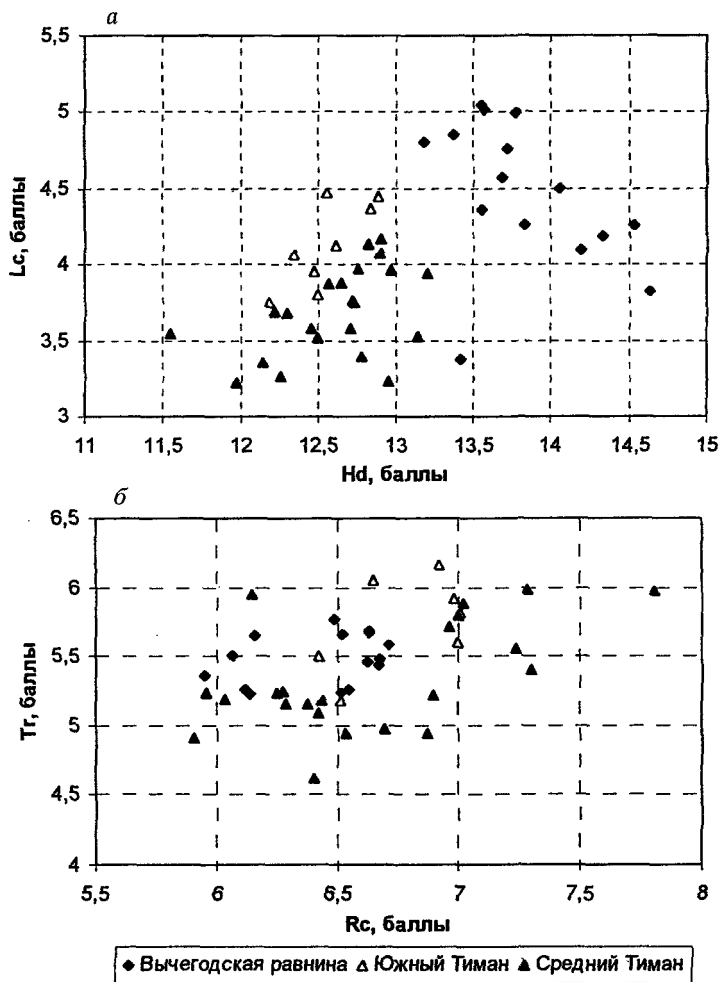


Рис. 6. Координация сообществ с *Cypripedium calceolus* в Республике Коми в осях факторов:
a — увлажнения (Нд) и освещения (Лс); *б* — трофности (Tr) и кислотности (Rc) почв

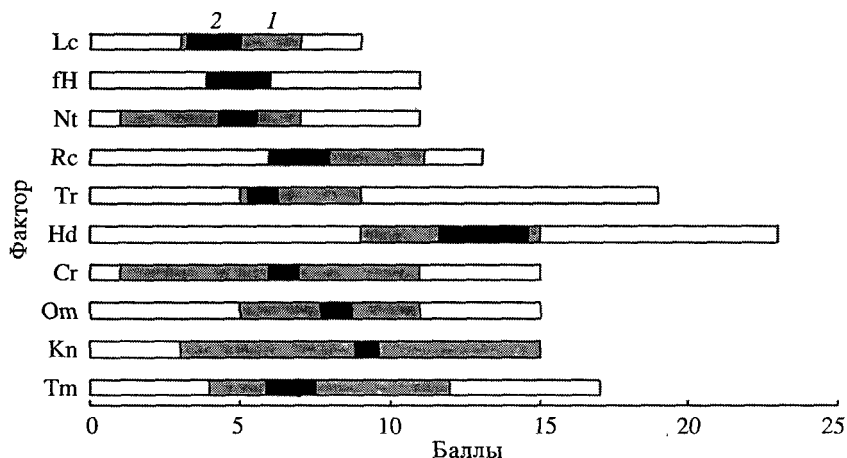


Рис. 7. Характеристика экологической амплитуды *Cyripedium calceolus* (по шкалам Д.Н. Цыганова, 1987) в общем ареале (1) и в Республике Коми (2): Факторы: ценоотический — Lc (освещенность); эдафические — fH (перемежность увлажнения), Nt (обеспеченность почв азотом), Rc (кислотность), Tr (трофность), Hd (увлажнение); климатические — Cr (суровость зимнего периода), Om (омброрежим), Kп (континентальность), Tm (терморегим)

сова, Вахрамеева, 1978; Иванова, 1987; Кагало и др., 1991; Моисеева, 1970; Смирнов, 1969).

В южной части Республики Коми башмачок настоящий встречается в ельниках крупнотравных или разнотравных, в сосново-березовых хвощово-осоково-сфагновых лесах, отдельные ценопопуляции были обнаружены в березняке вейниково-разнотравном и осиннике снытевом. На Южном Тимане (Джежимпарма, выходы известняков по рекам Пузла и Сойва) башмачок настоящий отмечен в составе сосняков чернично-зеленомошных, сосняков с листовенницей разнотравно-зеленомошных, смешанных березово-сосновых травянистых и разнотравно-бруснично-зеленомошных лесов, березово-елового травянисто-зеленомошного леса. На Среднем Тимане (р. Печорская Пижма) местообитания вида были приурочены к верхней части ЮВ, З, ЮЗ, иногда СВ склонов обнажений, облесенным склонам коренного берега, изредка к долинам ручьев, которым соответствовали сосновые редколесья бруснично-костяничные, костянично-зеленомошные, костянично-лишайниковые, арктоусово-костянично-зеленомошные, елово-лиственничные редколесья бруснично-зеленомошные, еловые редколесья костянично-бруснично-голубично-лишайниково-зеленомошные.

Особенности геоморфологии Республики Коми (существование на ее территории Тиманского кряжа, западного макросклона Уральских гор, Вычегодской равнины и других орографических выделов) позволяют проследить особенности эколого-фитоценологических условий произрастания и биологии башмачка настоящего в различных условиях макрорельефа и сравнить их с результатами других авторов. Интересно, что полученные нами результаты по экологии и фитоценологии башмачка настоящего на Вычегодской равнине сходны с данными Е.Г. Воробьевой и Л.А. Москвичевой (1987) для Мурманской области и Т.Ю. Дьячковой (1998) — для Карелии, где он встречается в основном в заболоченных сосновых, еловых, смешанных елово-березовых лесах и на болотах. Данные, полученные для более северных местонахождений (Южный и Средний Тиман), подтверждают особенности распространения вида в Архангельской области, где обязательным условием его произрастания является близость кальцийсодержащих пород, поэтому большая часть его находок отмечена в районах с развитым карстовым рельефом (Пучнина, 1999). Эта же зависимость прослеживается южнее, на Среднем Урале и прилегающей части Западной Сибири. Здесь башмачок настоящий встречается по склонам первой надпойменной террасы вдоль верхнего карниза скальных обнажений известняков, доломитов, гипсов, ангидритов, мергелистых сланцев, а также по крутым логам, разделяющим их фрагменты в спелых сосново-березовых или сосновых насаждениях злаково-разнотравного типа, изредка — в заболоченных редколесьях и на болотах (Князева, Князев, 1998).

Морфологическое описание. По морфологической классификации семейства ятрышниковых, предложенной Е.С. Смирновой в 1990 г., башмачок настоящий относится к группе короткорневищных растений. Побег у него смешанный (вегетативно-генеративный) и состоит из трех зон: первая — горизонтальный (плагиотропный) или корневищный участок, вторая — участок поворота побега к ортотропному росту и третья — зона вертикального роста (непосредственно наземный побег). При формировании побега последовательно развиваются 2—4 низовых чешуевидных листа с укороченными междоузлиями (в первой зоне), 3 влагалищных низовых листа с недоразвитыми листовыми пластинками и удлинненными междоузлиями (вторая и третья зоны), 3 листа срединной формации с длинными междоузлиями и выше развиваются 1—2 зеленых листа верховой формации так-

же с удлинёнными междоузлиями, в пазухах которых развиваются цветки (третья зона). Ежегодно происходит отмирание ортотропной части монокарпического побега до зоны укороченных междоузлий. Годичные приросты корневища состоят из трех неравновеликих метамеров с низовой формацией листьев, второй и третий из которых в узлах несут почки возобновления (Blinowa, 1993; Блинова, 1996). При развитии почки из пазухи третьего листа образуется система побегов в виде монохазия, а при развитии почек из пазух обоих листьев — дихазия. Корневище представляет собой симподиальную систему, поскольку состоит из плагиотропных участков целой серии последовательно сменяющихся резидов, и сохраняется до 25—30 лет (Серебряков, 1952). Растение башмачка настоящего представляет собой долготную многопорядковую особь (Блинова, 1996).

Цветки башмачка настоящего крупные, на побеге их развивается один или два. Губа околоцветника светло-желтая, около 3 см дл. Боковые листочки околоцветника коричневые, красновато-бурые или черно-пурпурные, 4—6 см дл., 0,5—0,8 см шир., линейно-ланцетные, заостренные, слегка скрученные, нижний листочек на верхушке двузубчатый. Плод — коробочка, около 3 см дл. По литературным данным (Денисова, Вахрамеева, 1978), в ней насчитывается несколько тысяч семян до 1,0—1,3 мм дл.

Наши исследования позволили выявить две экотопические формы башмачка настоящего, которые отличаются своей экологической приуроченностью, особенностями морфологии генеративных побегов (числом нормально развитых зеленых листьев срединной формации) и их размерами (высотой побегов, длиной и шириной листьев, числом жилок на листовых пластинках). К первой экотопической форме отнесены растения избыточно увлажненных лесных и болотных биотопов Вычегодской равнины, где генеративные побеги башмачка настоящего достигают высоты 29—46 см. На них развивается 4—5 (иногда 6) листьев срединной и верховой формации, 13—16 см дл. и 6—8 см шир., с 9—13 жилками. Цветки формируются в пазухах 4-го и (или) 5-го из них. Ко второй экотопической форме относятся растения сухих и светлых биотопов на высоких открытых обнажениях Среднего Тимана (р. Печорская Пижма). Высота генеративных побегов башмачка настоящего в этих экотопах составляет 16—23 см, число листьев срединной и верховой формации — 3—4, листовые пластинки 9—13 см дл. и 4—6 см шир., число жилок на них 7—10 (до 13). Цветки, как правило, развиваются в пазухах

Рис. 8. Особенности морфологического строения разных экологических форм *Cypripedium calceolus*:

a — растение из березово-соснового осоково-сфагнового леса, *б* — из зеленомошного соснового редколесья на обнажениях Среднего Тимана)



3-го и 4-го листьев (рис. 8, 9).

Онтогенез. Счетной единицей в популяционных исследованиях башмачка настоящего является парциальный побег. Особенности онтогенеза особи и парциального побега этого вида были ранее рассмотрены в работах И.В. Татаренко (1996), Л.В. Пучниной (1999), А.В. Баталова (1998). Однако при изучении возрастной структуры популяций необходимо было учесть описанные в предыдущем разделе особенности строения побегов в контрастных типах местообитаний. В связи с этим нами были выделены и описаны онтогенетические состояния побега для различных экологических форм. На ранних этапах онтогенеза, до начала ветвления корневища, побег соответствует особи.

Для растений сырых, тенистых лесных или болотных экотопов Вычегодской равнины нами выделены следующие возрастные онтогенетические группы: ювенильные — молодые особи семенного происхождения и побеги с 1—2 листьями и 1—3 жилками; имматурные — побеги с 2—3 листьями и 5—9 жилками. К взрослым вегетативным и генеративным отнесены побеги с 4—5 нормальными зелеными листьями (цветки развиваются в пазухах 4-го и 5-го из них). Генеративная сфера побега башмачка настоящего не обособлена, поэтому в группу взрослых вегетирующих растений вошли потенциально способные к цветению побеги, а также незацветшие (из-за недоразвития цветочных почек или их повреждения насекомыми). Анализ массового ма-

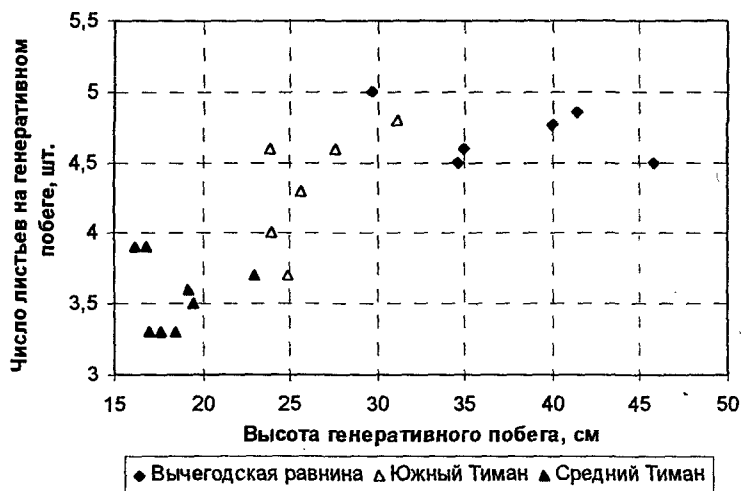


Рис. 9. Высота и число листьев (срединной и верховой формации) генеративных побегов *Cypripedium calceolus* в контрастных типах местообитаний

териала показал, что побеги с 3 нормально развитыми листьями и 9 жилками в этом экотипе должны быть отнесены к иматурной возрастной группе, поскольку они находятся на переходном этапе развития к взрослым вегетирующим и цветущим побегам.

Для растений хорошо освещенных, сухих обнажений карбонатных пород возрастные состояния удачно описаны Л.В.Пучниной (1999) в Пинежском государственном заповеднике. Ювенильные особи семенного происхождения, по ее данным, имеют 1—2 листа с 1—3 жилками. У иматурных побегов 2—3 листа, число жилок от 4 до 7. Именно такие возрастные группы побегов башмачка настоящего хорошо выделяются на обнажениях карбонатных пород в Республике Коми. По нашим данным, на известняках высота генеративных побегов башмачка настоящего составляет 16—27 см, на них развивается 3—4 нормальных зеленых листа с развитой листовой пластинкой. Как правило, здесь цветки развиваются в пазухах 3-го (редко 2-го) и (или) 4-го листьев. Морфологические особенности, а также анализ морфометрических параметров генеративной возрастной группы этой экологической формы позволяют отнести побеги с 3 развитыми листьями и 9 жилками к группе взрослых вегетативных.

На Южном Тимане были выявлены обе экотопические формы, причем первая была приурочена к выраженным обнажениям, покрытым редколесьями (заказник “Сойвинский”), а вторая — к развитым лесным сообществам как на невысоких обнажениях (рек Пузла и Воль), так и на водораздельных пространствах, подстилаемых известняками (карьер близ д. Краснояр).

Состояние ценопопуляций. Нами было обследовано состояние 5 локальных популяций (7 ценопопуляций) башмачка на Вычегодской равнине (в том числе на территории комплексного заказника “Важъелью”, флористического заказника “Сыктывкарский”, лесного заказника “Заозерский”, флористического памятника природы “Вуктыльский”), 4 локальных популяций (6 ценопопуляций) на Южном Тимане (в том числе в флористическом заказнике “Сойвинский”, флористическом памятнике природы “Пузлинский”) и 10 ценопопуляций на Среднем Тимане (в комплексном заказнике “Пижемский” и флористическом заказнике “Светлый”). Численность и занимаемая площадь обследованных ценопопуляций сильно варьировали. В основном в ценопопуляциях насчитывалось около 100—300 побегов и занимали они небольшую площадь (табл. 4). Наиболее многочисленная из них выявлена в заказнике “Сыктывкарский” (площадь до 3—4 тыс. м², численность более 1,5 тыс. побегов).

Для башмачка настоящего как для короткокорневищного вида характерно групповое размещение особей и побегов по площади сообщества, образование скоплений. На обнажениях Тимана — это небольшие по численности и площади группы, которые встречались с высоким постоянством на большом протяжении в сходных растительных сообществах. На Вычегодской равнине ценопопуляции башмачка настоящего более четко ограничены в пространстве. Например, в заказнике “Заозерский” каждая из них состояла из единственного скопления площадью около 100 м², в котором насчитывалось от 100 до 200 побегов. В заказнике “Сыктывкарский” ценопопуляция башмачка была представлена более чем 40 скоплениями площадью до 2—3 м², численностью от нескольких побегов до 282. Экологическая плотность обследованных ценопопуляций — 18—25 побегов/м².

Почти все обследованные ценопопуляции были нормальными, полночленными, в них присутствовали побеги всех возрастных состояний. По типу возрастного спектра среди них выявлены молодые, зреющие и зрелые. Как правило, в популяциях преобладала взрослая фракция (взрослые вегетирующие и генера-

Параметр	Номер ценопопуляции*								
	Средний Тиман								
	14	15	16	17	18	19	20	21	22
Плотность, шт./га	До 400	До 300	До 400	До 100	До 200	До 200	До 100	До 300	До 400
Площадь, м ²	250	18	300	До 10	100	70	До 10	До 10	До 10
Плотность биологическая плотность, шт/м ²	29	43,3	25,5	17,4	14,1	22	27,5	21,5	29
Спектральный спектр**, %	10,3	4,8	25,5	13,1	2,1	9,1	0	5,9	10,3
Возрастные состояния	11,2	10,8	5,2	8,2	0	18,2	10	13	11,2
Возрастные состояния	54,3	37,5	41,2	29,5	35,5	36,4	0	19,5	54,3
Возрастные состояния	24,1	46,9	22,5	49,2	62,4	36,4	90	61,6	24,1
Возрастные состояния	0	12,1	22,5	5,71	0	22,2	0	8,8	0
Возрастные состояния	0,193	0,287	0,355	0,247	0,283	0,235	0,462	0,339	0,193
Возрастные состояния	0,497	0,640	0,775	0,557	0,644	0,556	0,942	0,726	0,497
Возрастные состояния	Молодая	Зреющая	Зреющая	Молодая	Зреющая	Молодая	Зреющая	Зреющая	Зреющая
Возрастные состояния	2001	2001	2001	2001	2001	2001	2001	2001	2001

Обследованы ценопопуляции (ЦП) башмачка настоящего во флористическом заказнике «Сыктывкарский» (61° 32' с.ш., -50° 42' в.д., сосновый хвощово-осоково-сфагновый лес — ЦП 1), флористическом заказнике «Вуктыльский» (61° 33' с.ш.-53° 42' в.д., сосняк осоково-сфагновый — ЦП 2), комплексном заказнике «Важелью» (61° 38' с.ш.-50° 46' в.д., осоково-сфагновое болото — ЦП 3 и травянистый березняк на болоте — ЦП 4); в окрестностях с. Койгородок (60° 23' с.ш.-51° 05' в.д., приручейный крупнотравный ельник — ЦП 5); во флористическом заказнике «Озерский» (60° 52' с.ш.-50° 16' в.д., осинник снытевый — ЦП 6 и березняк войничково-разнотравный — ЦП 7); на р. Воль (62° 31' с.ш.-53° 03' в.д., сосново-березовый разнотравный лес — ЦП 8); в окрестностях карьера д. Краснояр (61° 37' с.ш.-55° 03' в.д., сосново-березовый разнотравный лес — ЦП 9); во флористическом памятнике природы «Пузлинский» (62° 27' с.ш.-54° 34' в.д., облесенные выходы известняков ЮВ экспозиции на правом берегу р. Пузла, крутизна 40—45°, березово-сосновый травянистый лес — ЦП 10 и верхняя часть склона крутизной 40—45° травянистый березово-сосновый лес — ЦП 11); флористическом заказнике «Сойвинский» (62° 45' с.ш.-55° 03' в.д., выходы известняков карбона по правому берегу р. Сойва, еловое редколесье разнотравно-зеленомошное — ЦП 12 и березово-сосновый разнотравно-зеленомошный лес — ЦП 13); в комплексном заказнике «Пижемский» (64° 47' с.ш.-51° 18' в.д., 64° 53' с.ш.-51° 32' в.д., 64° 54' с.ш.-51° 03' в.д., выходы или слабооблесенные обнажения известняков карбона по р. Печорская Пижма, разреженный сосняк травянисто-зеленомошный — ЦП 14); в флористическом заказнике «Светлый» (64° 42' с.ш.-50° 45' в.д., облесенные выходы известняков ЮВ экспозиции, елово-лиственничное редколесье бруснично-зеленомошное — ЦП 15, сосново-еловое редколесье бруснично-зеленомошное — ЦП 16, елово-лиственничное редколесье толокнянково-зеленомошное — ЦП 17, сосновое редколесье голубично-лишайниковое — ЦП 18, лиственнично-сосновое редколесье — ЦП 19); во флористическом заказнике «Светлый» (64° 42' с.ш.-50° 45' в.д., облесенные выходы известняков ЮВ, З, ЮЗ экспозиции, травянистые елово-березовые леса с лиственницей (ЦП 20, 21, 22) и в брусничном сосняке с лиственницей (ЦП 23).

* Возрастные состояния побегов *Cypripedium calceolus*: j — ювенильные; im — имматурные; v — виргинильные; g — генеративные

Табл

Характеристика ценопопуляций *Cyripedium calceolus*

Параметр	Номер ценопопуляции*											
	Вычегодская равнина							Южный Тиман				
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
ценность, шт.	Более 1500	До 100	200—300	200—300	До 100	100—200	100—200	До 200	До 100	До 100	100—200	До 100
щадь, м ²	3000—4000	400—500	100	200—300	400—600	100	100	200	100	200	100	200
гогическая плот- ь, шт/м ²	—	—	14,2	20,8	—	—	16	19	7,7	—	3,8	19,6
растной спектр**, %	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
j	22	4,5	58,1	41,4	8,1	29,5	15	7,9	11,5	7	3,3	15,4
im	16	38,5	14,7	16,4	16,2	23,1	32,5	10,5	32,7	13	8,4	18
v	51,9	18,5	9,8	19,1	13,5	20,5	30	68,4	17,3	52	38,3	33,3
g	10,1	38,5	17,4	23,1	62,2	26,9	22,5	13,2	38,5	28	50	33,3
дозавязывание, %	29,6	10	4,1	42,4	—	—	—	10	17,4	0	19,5	—
растность	—	0,234	0,116	0,154	0,336	0,175	0,166	0,154	0,231	0,209	0,300	0,218
рективность	—	0,536	0,283	0,370	0,714	0,418	0,420	0,444	0,525	0,527	0,678	0,516
возрастного спек-	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
наблюдений	Моло- дая 1996	Моло- дая 2000	Моло- дая 2000	Моло- дая 2000	Зрею- щая 1996	Моло- дая 2000	Моло- дая 2000	Моло- дая 2000	Моло- дая 2000	Моло- дая 2000	Зрею- щая 2000	Моло- дая 2001

тивные побеги), что характерно для этого вида (Заугольнова и др., 1992) и указывает на его устойчивое состояние. Левосторонние спектры с преобладанием молодой фракции (ювенильных особей и имматурных побегов), свидетельствующие о сукцессивном состоянии, обнаружены в популяциях башмачка настоящего в заказниках “Заозерский” и “Важъелью”.

Размножение башмачка в исследованных популяциях осуществляется как вегетативным, так и семенным путем. Почти во всех ценопопуляциях присутствовали молодые ювенильные особи семенного происхождения, в некоторых (заказники “Заозерский”, “Важъелью”, “Сойвинский”) они составляли до 30—60 % численности, что свидетельствует о благоприятных условиях для семенного размножения вида на территории Республики Коми. Это очень важно, поскольку одной из основных причин редкости башмачка настоящего является низкая степень реализации семян во всходы при высокой семенной продуктивности. По нашим данным, в ценопопуляциях башмачка настоящего опыляется ежегодно до 42 % цветков, однако этот показатель отличается для разных ценопопуляций в один год наблюдений и для одной — в течение нескольких лет.

Оценка ценопопуляций башмачка настоящего, проведенная с учетом численности, площади, плотности, возрастного спектра, наличия молодых растений (ювенильной и имматурной возрастных групп), свидетельствует об их устойчивом состоянии. Это можно объяснить не только существованием “комфортных” для роста и развития вида местообитаний. Сказывается и низкое давление антропогенного фактора из-за удаленности от населенных пунктов или труднодоступности его местообитаний, и приуроченность периода цветения башмачка к поздней весне, когда население еще активно не посещает свои охотничьи угодья, грибные и ягодные места. В этом плане вызывает опасение состояние популяций в заказнике “Заозерский”. Однако выявленное нами активное семенное размножение, возможно, дает надежду на дальнейшее развитие популяций при условии отсутствия сбора растений на букеты или их выкапывания местным населением.

Сезонное развитие. Башмачок настоящий — длительновегетирующее весенне-летне-осеннезеленое растение с периодом зимнего покоя (по И.В. Борисовой, 1972). Цветет этот вид в Республике Коми обычно во второй половине июня, плоды завязываются в июле, коробочки созревают к концу августа.

Способы размножения и распространения. Как и для других представителей этого семейства, для прорастания семян башмачка настоящего необходим микотрофный элемент. Проросток в течение 2—4 лет живет в почве и питается только с помощью гриба. С развитием первых зеленых листьев он переходит к автотрофному или смешанному типу питания. В целом прегенеративный период (от прорастания семени до цветения) у башмачка настоящего длится до 15—17 лет (в благоприятных условиях — до 8 лет).

Для башмачка также характерно вегетативное размножение — партикуляция взрослых особей за счет ветвления корневища и отмирания его старых участков.

Консортивные связи. Для прорастания семян башмачка настоящего необходим симбиоз с грибами, в частности с представителями рода *Rhizoctonia*. По данным И.В. Татаренко (1996), симбиоз с грибом наблюдается только у протокормов и отсутствует или незначителен (интенсивность микоризной инфекции до 15 %) у взрослых особей; заражение корней нерегулярное.

В этой же работе, со ссылкой на данные Nilsson (1979a), отмечена неспециализированная энтомофилия вида (опыление растениями группами насекомых).

Рекомендуемые меры по охране. Башмачок настоящий охраняется во многих странах Европы, внесен в “Красную книгу МСОП”, с 1976 г. включен в приложение к Конвенции СИТЕС, “Красные книги” СССР (1984) и РСФСР (1988), охраняется в регионах (“Красная книга Архангельской области”, 1995; “Красная книга Карелии”, 1995; “Красная книга Среднего Урала”, 1996 и др.). В Республике Коми *Cypripedium calceolus* отнесен к группе редких уязвимых видов с сокращающейся численностью (2(V)). Охраняется в комплексных, лесных и флористических заказниках, флористических памятниках природы, Национальном парке “Югыд Ва” и Государственном биосферном Печоро-Илычском заповеднике (“Кадастр...”, 1993, 1995; Лавренко, 1994; Лавренко и др., 1995; “Красная книга Республики Коми”, 1998).

Из-за своей декоративности, трудностей семенного размножения, длительного онтогенеза, особенностей морфологии башмачок достаточно сильно страдает от антропогенного влияния. Он малоустойчив к такой форме воздействия, как сбор растений на букеты. Отчуждение вместе с цветками большей части побега мешает успешному развитию почки возобновления следующего года и приводит к ослаблению растений (уменьшению их

размеров, развитию более молодых ослабленных побегов). На популяционном уровне это приводит к уменьшению численности побегов, особей и партикул, омоложению, а при постоянном действии этого фактора — к постепенной деградации популяции.

В литературе имеются сведения по устойчивости этого вида к антропогенному воздействию (Вахрамеева, Варлыгина, 1996; Быченко, 1997; Смирнов, 1969; Дементьева, 1985). М.Г. Вахрамеева и Т.И. Варлыгина (1996) отмечают, что башмачок настоящий малоустойчив к таким формам воздействия, как сбор растений на букеты, вытаптывание, выпас скота, сенокошение, рубка леса. Относительная устойчивость башмачка настоящего к вытаптыванию, которая наблюдается при рекреационных нагрузках, обусловлена наличием корневища. Это же помогает ему иногда переносить без особого ущерба беглый огонь. Как отмечает С.М. Дементьева (1985), вид может разрастаться на гарях в сосняках после низовых пожаров. Как растение осветленных лесов башмачок достаточно хорошо переносит рубки ухода и частичное осветление, однако сплошные рубки приводят к исчезновению вида, например в Южном Прибайкалье уже на 5—7-й год (Быченко, 1997).

Среди мер охраны — работа с населением, поскольку ведущим фактором, влияющим на состояние популяций этого декоративного вида, является сбор цветущих побегов на букеты. Также рекомендуются рубки осветления (Вахрамеева, Варлыгина, 1996) при наличии многочисленного подроста лесообразующих пород или их сильном разрастании.

БАШМАЧОК ПЯТНИСТЫЙ

Cypripedium guttatum Sw. Невский, 1935, Фл. СССР, 4: 596; Александров и др., 1975, Опред. раст. Кировск. обл., 1: 191; Мартыненко, 1976 д, Фл. Сев.-Вост. евр. ч. СССР, 2: 122; Смолянинова, 1976, Фл. евр. ч. СССР, 2: 15; Иванова, 1987, Фл. Сибири, 4: 127; Князев, Салмина, 1994, Опред. сосуд. раст. Ср. Урала: 141; Черепанов, 1995, Сосуд. раст. России и сопред. госуд.: 611; Овеснов, 1997, Консп. фл. Перм. обл.: 72. — Башмачок пятнистый, б. крапчатый, б. капельный (семейство Orchidaceae — Ятрышниковые).

Географическое распространение. Башмачок пятнистый — вид с гольарктическим типом ареала, который охватывает Европу (лесную зону восточной части), Азию (Зап. и Вост. Сибирь, Дальний Восток, Монголию, Японию, Сев. Китай), Сев. Америку.

В Республике Коми встречается (рис. 10) на Вычегодской равнине по рекам Сысола, Вычегда, на Южном и Среднем Тимане по рекам Воль, Ухта, Айюва, Печорская Пижма и на Урале — по рекам Печора (Усть-Щугор), Унья, Илыч, Сыня, Уса (“Флора Северо-Востока...”, 1976).

Экология и фитоценология. Башмачок пятнистый, по данным Л.Г. Раменского с соавт. (1956), с более высоким проективным покрытием встречается в условиях влажнолугового увлажнения на небогатых мезотрофных почвах. Д.Н. Цыганов (1983) указывает на способность вида расти на небогатых или довольно богатых по трофности почвах в условиях увлажнения от сухолесолугового до влажнолесолугового. По этим факторам, а также по ряду других (отношение к терморегиму, континентальности климата, омброрегиму) экологическая амплитуда башмачка пятнистого уже, чем башмачка настоящего. Вид морозостоек, способен переносить очень суровые зимы (со средней температурой самого холодного месяца ниже -32°). Произрастает на открытых или полукрытых пространствах, в светлых и тенистых лесах.

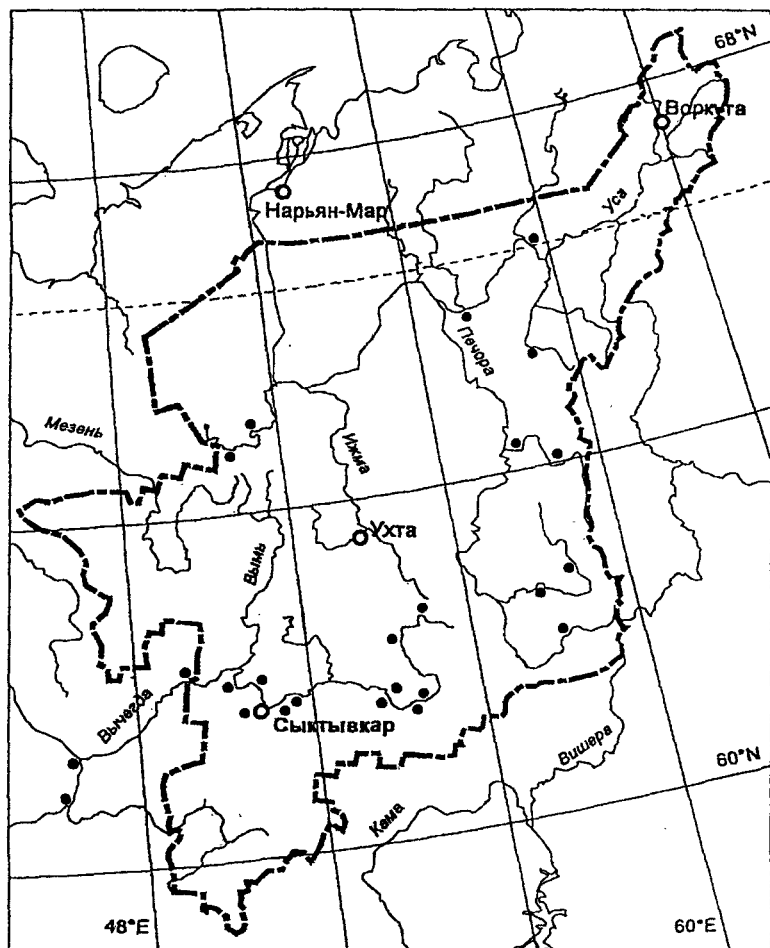


Рис. 10. Местонахождения *Cyripedium guttatum*

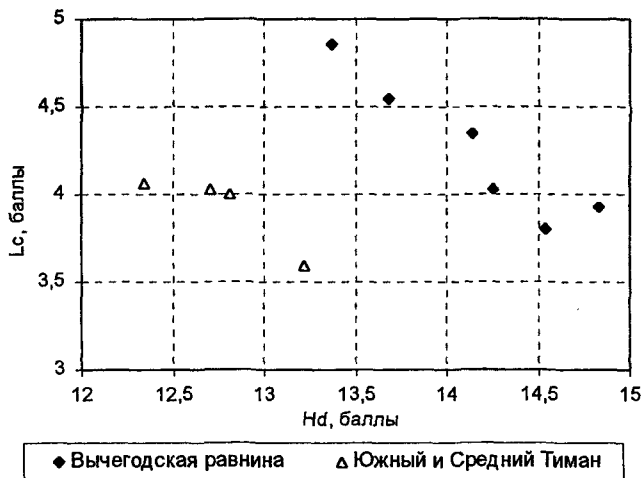


Рис. 11. Координация сообществ с *Cypripedium guttatum* в осях факторов увлажнения (Hd) и освещения (Lc) в Республике Коми

Наши исследования на Мезенско-Вычегодской равнине, Южном и Среднем Тимане показали, что башмачок пятнистый, так же как и башмачок настоящий, встречается в двух типах местообитаний, отличающихся условиями увлажнения, освещения, терморезимом и т.д. (рис. 11). Первому типу местообитаний соответствуют избыточно увлажненные лесные сообщества на Мезенско-Вычегодской равнине, например ельник крупнотравно-зеленомошно-сфагновый, сосняки травянисто-хвощово-сфагновые, смешанный березово-сосновый хвощово-осоково-сфагновый лес (см. табл. 5. оп. 1—4). В травянистом покрове этих сообществ башмачок пятнистый обитает вместе с такими влаголюбивыми видами, как *Carex appropinquata*, *Comarum palustre*, *Equisetum fluviatile*, *Oxycoccus palustris*, *Ledum palustre*, *Bistorta major*, *Calamagrostis purpurea*, *Filipendula ulmaria*, *Menyanthes trifoliata*, *Geum rivale* и др. Второму типу соответствуют облесенные или необлесенные (незадерненные или полузадерненные) склоны речных долин в местах выхода кальцийсодержащих пород: смешанный березово-сосновый травянисто-зеленомошный лес, еловые редколесья травянисто-зеленомошные, арктоусовоголубичное зеленомошно-лишайниковое (см. табл. 5 оп. 5—8). Здесь в травянистом покрове вместе с башмачком встречаются *Carex digitata*, *Cypripedium calceolus*, *Epipactis atrorubens*, *Dryas*

Таблица 5

Характеристика сообществ с участием *Cypripedium guttatum*

Виды растений	Номер описания*							
	1	2	3	4	5	6	7	8
Древесный ярус								
Формула древостоя	10С+ Б+Е	10С+ Б+Е	8Е2Б+С+ Ол.с.	6Б3С1Е	6С4Б	6Е+Б+ Пх+К	7Е2С	8Е2С
Высота, м	18—22	18—20	20—22	20—25	15—18	10—12	8—12	8—10
Сомкнутость крон	0,4	0,3	0,6	0,5	0,5	до 0,1	до 0,1	до 0,1
<i>Picea obovata</i>	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Pinus sylvestris</i>	+	+	+	+	+		+	+
<i>Betula pubescens</i>	+	+		+		+		
<i>B. pendula</i>			+		+			
<i>Abies sibirica</i>						+		
<i>Pinus sibirica</i>						+		
Подрост								
Высота, м								
Сомкнутость крон	до 0,1	до 0,1	до 0,1	до 0,1	—	—	—	—
<i>Picea obovata</i>	+	+	+	+	+	ед.	ед.	+
<i>Pinus sylvestris</i>		+						+
<i>Betula pubescens</i>	+	+		+				
<i>Larix sibirica</i>					+			
Кустарниковый ярус								
Высота, м	0,6—2,0	0,6—3,0	0,6—6,0	0,6—2,0	0,3—2,0	—	0,5—0,7	0,6—1,0
ОПП, %	1—3	3—5	3—5	3—5	3—5		1—3	3—5
<i>Juniperus communis</i>	+	+			+			+
<i>Sorbus aucuparia</i>		+	+		+			
<i>Alnus incana</i>			+				+	
<i>Lonicera pallasii</i>		+			+			
<i>Ribes nigrum</i>			+	+				
<i>Rosa acicularis</i>		+	+					
<i>Salix phylicifolia</i>	+			+				
<i>Betula nana</i>		+						
<i>Cotoneaster melano-</i> <i>carpus</i>					+			
<i>Rosa majalis</i>					+			
<i>Salix bebbiana</i>								+
Лианы								
<i>Atragene sibirica</i>					+		+	

Продолжение табл. 5

Виды растений	Номер описания*							
	1	2	3	4	5	6	7	8
Травяно-кустарничковый ярус								
ОПП, %	20	30—35	55—60	40—45	55—60	15—20	15—20	20
<i>Cypripedium guttatum</i>	2	1	1	1	2	1—2	1	1
<i>Chamaenerion angustifolium</i>	ед.	ед.	ед.	ед.	1			
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	1	2	1—2		1		1	
<i>Vaccinium uliginosum</i>	1						1	1—2
<i>Rubus saxatilis</i>		1	2		1—2		1	
<i>Angelica archangelica</i>		ед.	1	1	1			
<i>Pyrola rotundifolia</i>		ед.		1	1	1		
<i>Geranium sylvaticum</i>		ед.	1		2			
<i>Athyrium filix-femina</i>				1				
<i>Thelypteris palustris</i>				1				
<i>Poa palustris</i>				1				
<i>Cardamine amara</i>				ед.				
<i>Corallorhiza trifida</i>				ед.				
<i>Epilobium palustre</i>				ед.				
<i>Ranunculus repens</i>				ед.				
Виды сухих и светлых местообитаний Среднего и Южного Тимана								
<i>Carex digitata</i>					1	1	1	
<i>Polygala amarella</i>					1		1	1
<i>Festuca ovina</i>						1	1	1
<i>Cypripedium calceolus</i>					1			1
<i>Epipactis atrorubens</i>					1—2	1		
<i>Galium boreale</i>					1—2	1		
<i>Solidago virgaurea</i>					1—2			
<i>Dryas punctata</i>						2—3	1	
<i>Campanula rotundifolia</i>						1	1	
<i>Pinguicula alpina</i>						1	1	
<i>Equisetum scirpoides</i>						ед.	1	
<i>Melica nutans</i>					2			
<i>Pulsatilla patens</i>					2			
<i>Fragaria vesca</i>					1—2			
<i>Lathyrus pratensis</i>					1—2			

Продолжение табл. 5

Виды растений	Номер описания*							
	1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Lathyrus vernus</i>					1—2			
<i>Thalictrum minus</i>					1			
<i>Vicia sylvatica</i>					1			
<i>Viola rupestris</i>					1			
<i>Campanula patula</i>					1			
<i>Hieracium umbellatum</i>					1			
<i>Orthilia secunda</i>					1			
<i>Calamagrostis sp.</i>					1			
<i>Adonis sibirica</i>					ед.			
<i>Crepis praemorsa</i>					ед.			
<i>Platanthera bifolia</i>					ед.			
<i>Asplenium viride</i>						1		
<i>Aster alpinus</i>						1		
<i>Tofieldia pusilla</i>						1		
<i>Parnassia palustris</i>						1		
<i>Thymus talijevii</i>							1	
<i>Antennaria dioica</i>							1	
<i>Arctostaphylos uva-ursi</i>							1	
<i>Dendranthema zawadskii</i>							1	
<i>G. robertianum</i>							1	
<i>Arctous alpina</i>								1—2
<i>Gymnadenia conopsea</i>		ед.				1—2		
<i>Melampyrum pratense</i>		ед.			1			
<i>Melampyrum sylvaticum</i>		ед.			1			
Виды избыточно увлажненных местообитаний Вычегодской равнины								
<i>Comarum palustre</i>	1	1	1	1				
<i>Equisetum fluviatile</i>	2—3	2		2				
<i>Oxycoccus palustris</i>	1—2	1		1				
<i>Ledum palustre</i>	1—2	2	1					
<i>Bistorta major</i>		2	1	1—2				
<i>Filipendula ulmaria</i>		1	2	1—2				
<i>Calamagrostis purpurea</i>		1	2	1				
<i>Menyanthes trifoliata</i>	3	3						
<i>Carex appropinquata</i>	ед.	ед.		3				

Продолжение табл. 5

Виды растений	Номер описания*							
	1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Moneses uniflora</i>	ед.	ед.		2				
<i>Geum rivale</i>		ед.	1	1				
<i>Trientalis europaea</i>		ед.	1	1				
<i>Caltha palustris</i>			1	1—2				
<i>Equisetum sylvaticum</i>	ед.		2—3					
<i>Chamaedaphne calyculata</i>	1		1					
<i>Chrysosplenium alternifolium</i>			1	1				
<i>Crepis paludosa</i>		1	1					
<i>Rubus chamaemorus</i>		1	1					
<i>Viola epipsila</i>			1	1				
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>		ед.	ед.	1				
<i>Luzula pilosa</i>		ед.	ед.	ед.				
<i>Maianthemum bifolium</i>		ед.	1					
<i>Rumex acetosa</i>		ед.	ед.					
<i>Galium uliginosum</i>		ед.	ед.					
<i>Carex globularis</i>	1—2							
<i>Vaccinium myrtillus</i>		2						
<i>Deschampsia cespitosa</i>		1						
<i>Carex caespitosa</i>		1						
<i>Carex paupercula</i>		ед.						
<i>Dactylorhiza fuchsii</i>		ед.						
<i>Drosera rotundifolia</i>		ед.						
<i>Veratrum lobelianum</i>			2					
<i>Cirsium oleraceum</i>			2					
<i>Equisetum palustre</i>			2					
<i>Oxalis acetosella</i>			1—2					
<i>Paris quadrifolia</i>			1					
<i>Linnaea borealis</i>			ед.					
<i>Ranunculus propinquus</i>			ед.					
<i>Listera ovata</i>				1				
<i>Adoxa moschatellina</i>				1				
<i>Dryas octopetala</i>								1—2
<i>Carex alba</i>								1
<i>Saussurea alpina</i>								1

Виды растений	Номер описания*							
	1	2	3	4	5	6	7	8
Мохово-лишайниково-ый ярус								
ОПП, %	80	65—70	40—50	55—60	20—25	20	25	20—25
Сфагновые мхи	дом.	дом.	+	дом.	—			
Зеленые мхи			+	+	дом.	дом.	дом.	дом.
<i>Hylocomium splendens</i>				+		+	+	+
<i>Pleurozium schreberi</i>				+		+	+	+
<i>Aulacomnium palustre</i>				+				
<i>Climacium dendroides</i>				+				
<i>Plagiomnium ellipticum</i>				+				
<i>Ptilium crista-castrensis</i>				+				
<i>Rhytiadelphus triquetrus</i>				+				
<i>Sphagnum capillifolium</i>				+				
<i>Thuidium recognitum</i>				+				
<i>Dicranum angustum</i>								+
<i>Ditrichum flexicaule</i>								+
<i>Ptilidium ciliare</i>								+
<i>Rhytidium rugosum</i>								+
<i>Schistidium strictum</i>								+

* Описание 1 (15.07.1997, В.А. Мартыненко) — 61° 40' с.ш.-53° 45' в.д., окрестности с. Усть-Кулом, правый берег р. Кулом-ю, сосняк вахтово-хвощово-сфагновый; описание 2 (14.07.2000, Л.В. Тетерюк) — 61° 40' с.ш.-53° 45' в.д.; окрестности с. Усть-Кулом, р. Сордзель, сосняк травянисто-сфагновый; описание 3 — 14.07.2000, Л.В. Тетерюк) — 61° 33' с.ш.-53° 42' в.д., правый берег р. Вуктыл, заказник "Вуктыльский", ельник крупнотравный; описание 4 (20.07.1995, Л.В. Тетерюк) — 61° 32' с.ш.-50° 42' в.д., притеррасная часть долины р. Сысола, заказник "Сыктывкарский", опушка заболоченно-березово-соснового осоково-сфагнового леса; описание 5 (9.07.2000, Л.В. Тетерюк) — 62° 27' с.ш.-54° 41' в.д., флористический памятник природы "Пузлинский", левый берег р. Пузла, верхняя часть западного склона обнажений, березово-сосновый травянисто-зеленомошный лес; описание 6 (29.06.2001, В.А. Мартыненко) — 62° 45' с.ш.-55° 53' в.д., правый берег р. Нижняя Омра, скалистые обнажения, поросшие еловым травянисто-зеленомошным редколесьем; описание 7 (23.06.2001, В.А. Мартыненко) — 62° 45' с.ш.-55° 50' в.д., левый берег р. Сойва, заказник "Сойвинский", скалистые обнажения, поросшие еловым травянисто-зеленомошным редколесьем; описание 8 (6.08.2001, Б.Ю. Тетерюк) — 64° 53' с.ш.-51° 30' в.д., левый берег р. Печорская Пижма, урочище Каменный, нижняя крупнообломочная часть западного склона обнажений крутизной 30—35°, еловое редколесье арктоусово-голубично-зеленомошное.

punctata, *Pinguicula alpina*, *Equisetum scirpoides* и другие виды реликтового скального флористического комплекса (Юдин, 1963).

Морфологическое описание. Башмачок пятнистый — многолетнее травянистое длиннокорневищное растение. Корневище, как и у башмачка настоящего, представляет собой достаточно сложную разветвленную симподиальную систему и состоит из

серии резидов длиной 2—6 см. Нами выявлено, что ежегодный прирост корневища зависит от условий произрастания: в хорошо увлажненных местообитаниях (сырые леса, болота) он составляет 5—6 см в год, а в светлых и сухих (обнажения) — всего 2—3 см. По данным И.В. Татаренко (1996), от момента заложения зачатков почки возобновления до образования из нее надземного побега проходит два года. Почка возобновления, как показали наши исследования, активно развивается в основании ортотропной части материнского побега после его цветения и плодоношения. К концу августа — началу сентября заканчивается рост корневищной зоны молодого побега, или его плагиотропной части, состоящей из двух первых недоразвитых листьев с удлинненными междоузлиями и самой почки. В почке полностью сформирован побег следующего года. Достаточно часто (по данным И.В. Татаренко — до 85 % побегов) корневище башмачка пятнистого ветвится за счет бокового побега, который образуется из спящей почки его первого метамера. Поскольку его развитие происходит весной следующего года, он слабее основного побега возобновления (омоложен до ювенильного состояния) и прирост ветвления корневища в 2—3 раза меньше основного. С весны следующего года в месте перехода молодых побегов к ортотропному росту появляются 2—4 придаточных корня. По данным Е.С. Смирновой (1990), в ортотропной части побега последовательно развиваются один влагалищный низовой лист с недоразвитой листовой пластинкой и удлинненным междоузлем и два листа срединной формации (первый — с очень длинным, а второй — с удлинненным междоузлиями). Листья эллиптической или яйцевидно-эллиптической формы, 5—10 см дл. и 3—4 см шир.

Выше структурно и функционально обособлена генеративная сфера побега — обедненная до одного цветка фрондозная кисть с зеленым яйцевидным прицветником. Высота генеративного побега составляет 13—30 см, его нижняя часть густо опушена отстоящими железистыми волосками. Цветки одиночные, белые, с крупными фиолетово-розовыми сливающимися крапинками, 1,5—2,0 см дл. Листочки околоцветника расходящиеся, верхний яйцевидный или эллиптический, два боковых срослись в один — двузубчатый на верхушке и расположенный позади губы. Листочки внутреннего круга околоцветника сверху суженные, на верхушке слегка расширенные и закругленные; губа сидячая, вздутая в виде туфельки, около 2 см длиной, почти равна верхнему листочку наружного круга. Стаминодий прямой, го-

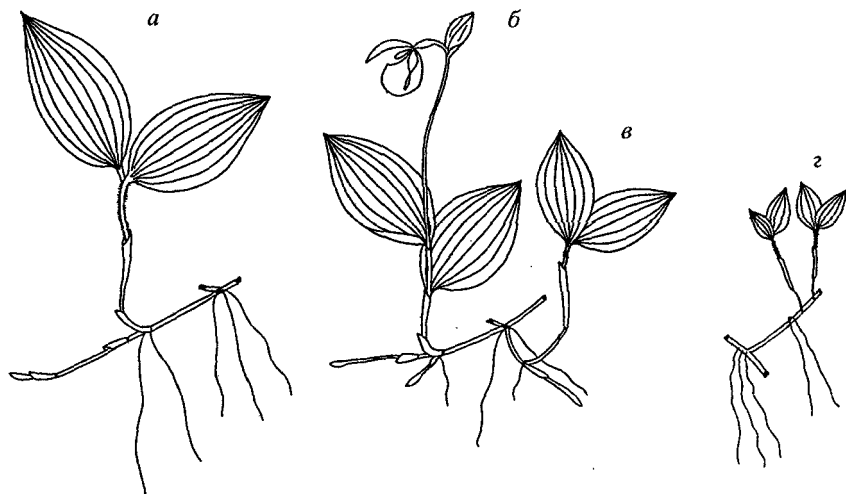


Рис. 12. Побеги *Cypripedium guttatum* в виргинильном возрастном состоянии (а), генеративном (б) и имматурном (в), а также побеги ювенильного типа на старых частях корневища (г)

лый, на верхушке с вырезкой. Завязь веретенообразная, мелко и густо железисто-опушенная.

Онтогенез. В качестве ключевых признаков возрастных состояний побега башмачка пятнистого выбраны признаки его надземной части — число листьев и жилок (рис. 12), так как возможности работы с подземной частью растений охраняемого вида ограничены. Размеры растений, как показали наши исследования, изменяются по биотопам (табл. 6), поэтому количественные характеристики возрастных состояний приведены с учетом средних показателей для выборки ценопопуляций. В развитии побегов башмачка пятнистого выделены следующие возрастные состояния.

Ювенильные — молодые побеги с невысоким (2—6 см высотой) стеблем, несущим 1—2 нормальных зеленых листа (3,0—5,5 см дл. и 1,0—2,5 см шир.), с 1—3 жилками. На ранних этапах онтогенеза, до начала ветвления корневища, ювенильный побег соответствует особи.

Для побегов в имматурном возрастном состоянии характерно развитие двух листьев срединной формации с 5 жилками. Высота побегов составляет 3—11 см, листовые пластинки дл. 5,0—8,0 см и шир. 2,0—4,0 см.

У взрослых побегов (виргинильных и генеративных) развиты два листа срединной формации с 7 жилками. У побегов в виргинильном состоянии высота стебля достигает 4,0—15,0 см, листовая пластинка дл. 7,0—9,5 см и шир. — 3,0—5,0 см. Генеративные побеги, как правило, высотой 12,0—25,0 см, с листовыми пластинками 7,0—10,0 см дл. и 3,0—5,0 см шир.

Субсенильные растения имеют побеги ювенильного типа на некоторых участках старых корневищ (см. рис. 12).

Состояние ценопопуляций (ЦП). При оценке состояния ЦП учитывали численность побегов и возрастной спектр. Счетной единицей является побег.

Для башмачка пятнистого — для длиннокорневищного растения с активным вегетативным размножением — характерен контактный тип пространственной структуры. Он образует скопления, которые состоят из отдельных клонов или их частей, а также ювенильных особей семенного происхождения. Изредка ценопопуляции представлены многочисленными скоплениями башмачка пятнистого (ЦП 4), чаще — единственным (ЦП 1—3, 5—8)¹.

Численность побегов, площадь их скоплений и плотность размещения варьируют в различных эколого-фитоценологических условиях (табл. 7). Более высокая численность побегов отмечена в избыточно увлажненных лесных и болотных биотопах (ЦП 1—4). Площадь скоплений здесь достигает сотен квадратных метров, а численность побегов — нескольких тысяч. Корневища погружены на 12—15 см в сфагновую подушку и нарастают в год на 5—6 см. Поэтому плотность размещения побегов в скоплениях (средняя и экологическая) здесь невысока — от 10 до 34 побегов на 1 м².

В светлых, сухих биотопах на обнажениях Южного и Среднего Тимана ЦП башмачка пятнистого представлены небольшими по площади (50—150 м²) и численности побегов (от 200 до 1000) скоплениями. Годичный прирост корневища в этих биотопах значительно меньше, всего около 2—3 см. Корневища растут либо в подушке из зеленых мхов, либо в земле. Плотность побегов в скоплениях на Южном Тимане (ЦП 5—7) составляет 60—100, на Среднем Тимане (ЦП 8) — 18—30 побегов/м².

Для башмачка пятнистого характерен правосторонний среднестатистический (с незначительными, до 15 %, колебаниями численности возрастных групп от года к году) возрастной спектр с

¹ Номера ценопопуляций соответствуют номерам геоботанических описаний в сводном списке (см. табл. 5).

Морфометрические показатели возраст
Cypripedium

Возрастное состояние	Параметр, см	Лесные ЦП (Вычегодская равнина)			
		1	2	3	4
<i>j</i>	Высота побега	—	—	5,50±0,500	
		—	—	5—6	
		—	—	13	
	Длина листа	—	—	5,15±0,25	
		—	—	4,9—5,4	
		—	—	7	
	Ширина листа	—	—	2,05±0,35	
		—	—	1,7—2,4	
		—	—	24	
<i>im</i>	Высота побега	10,45±0,570	5,65±0,553	10,85±0,639	
		6—17	3,5—9,5	7,5—15,5	
		24	31	21	
	Длина листа	7,78±0,234	6,03±0,501	8,08±0,287	
		5,7—9,8	4,0—7,7	6,1—9,7	
		13	26	13	
	Ширина листа	3,70±0,147	2,80±0,167	3,17±0,152	
		2,7—5,7	1,9—3,7	2—4,1	
		18	19	17	
<i>v</i>	Высота побега	11,01±1,022	11,00±0,935	14,93±0,903	
		8—16	9—13,5	11—18	
		23	17	16	
	Длина листа	8,13±0,556	8,48±0,309	9,56±0,159	
		6,2—10,0	7,6—9,0	9—10,1	
		18	7	4	
	Ширина листа	4,13±0,151	4,73±0,246	3,94±0,178	
		3,6—4,5	4,0—5,1	3,5—4,9	
		10	10	12	
<i>g</i>	Высота побега	23,34±0,691	21,22±0,513	24,48±0,849	
		16—30	16—25	16,5—28,0	
		16	13	13	
	Длина листа	8,87±0,181	8,30±0,195	9,49±0,233	
		7,4—10,6	6,4—10,8	8,3—11,1	
		11	13	9	
	Ширина листа	4,16±0,099	4,05±0,183	4,41±0,14	
		3,3—5,1	1,6—6,0	3,4—5,3	
		13	24	13	

Примечание. Номера ценопопуляций соответствуют номерам геоботанических описаний

Таблица 6

ных состояний в ценопопуляциях
guttatum

ЦП обнажений (Средний и Южный Тиман)			
5	6	7	8
—	2,50±0,224	3,57±0,202	—
—	2—3	3—4	—
—	20	15	—
—	3,6±0,280	4,80±0,228	—
—	3,1—4,4	4,1—5,5	—
—	15	13	—
—	1,25±0,119	1,41±0,110	—
—	1—1,5	1,1—1,8	—
—	19	21	—
4,41±0,663	3,15±0,224	4,11±0,298	—
2—7	2—7	2—7	—
45	23	34	—
4,79±2,42	5,38±0,300	6,74±0,294	—
3,1—6,2	4,1—7,4	4,5—9,0	—
26	18	20	—
2,42±0,384	1,92±0,131	2,28±0,156	—
1,2—5,0	1,3—2,8	1,4—3,9	—
48	22	32	—
7,57±0,298	3,95±0,329	6,56±0,962	—
4—10,5	2,5—6,0	3—19	—
22	26	59	—
7,31±0,236	6,86±0,358	9,09±0,392	—
5—10,2	5,1—8,6	6,8—12,0	—
17	17	17	—
3,71±0,116	2,99±0,204	3,37±0,151	—
2,4—4,8	2,1—4,3	2,4—5,0	—
18	22	18	—
17,49±0,410	17,83±0,499	20,21±0,329	11,80±0,515
14—22	13,5—22,5	16,5—25,0	6,7—16,7
13	11	9	24
8,09±0,163	8,65±0,177	10,31±0,156	6,58±0,160
6,2—9,7	7,6—9,7	8,5—12,0	4,7—8,2
11	8	8	14
4,53±0,120	3,73±0,155	4,26±0,133	3,02±0,083
2,4—6,3	3,0—4,8	2,9—6,2	2,3—4,1
14	16	18	16

в табл. 5.

Таблица

Характеристика ценопопуляций *Cypripedium guttatum*

Параметр	Лесные ЦП (Вычегодская равнина)				ЦП обнажений (Средний и Южный Тиман)			
	1	2	3	4	5	6	7	8
Численность, шт.	100—500	500—1000	более 1000	более 1000	500—1000	100—500	100—500	100—500
Площадь, м ²	350—400	350—400	350—400	более 500	200	75—100	75—100	75—100
Плотность, шт/м ² :								
средняя	19,7	13,2	10,2	20,1	—	64,4	61,2	18,3
экологическая	34,5	13,4	25,5	24,4	104,0	73,6	81,6	29,5
максимальная	—	34,0	—	—	—	100	144	80,0
Структурный спектр, %:								
сенильные	2,9	2	2,0	2,3	0			0
зрелые	52,2	33,2	29,4	18,5	23,3	74,5	79,7	8,3
репродуктивные	31,9	37,8	51,0	58,2	72,5			55,2
перевитые	13,0	27,0	17,6	21,0	4,0	25,5	20,3	36,5
сенильные	0	0	0	0	0,2	0	0	0
с восстановления	6,7	2,7	4,7	3,8	23,8	2,9	3,9	1,7
с замещения	1,2	0,5	0,5	0,3	0,3	—	—	0,1
Плотность	0,1285	0,1963	0,1633	0,1837	0,1177	—	—	0,252
Плотность	0,3607	0,4905	0,4451	0,4900	0,3871	—	—	0,611
Возрастного спектра	Молодая	Молодая	Молодая	Молодая	Молодая	—	—	Зреющая
Наблюдений	2000	2000	2000	1995—1996	2000	2001	2001	2001

Примечание. Номера ценопопуляций соответствуют номерам геоботанических описаний в табл. 5.

постоянным преобладанием в нем взрослых вегетативных побегов (Татаренко, 1996). В возрастном спектре обследованных ЦП на территории Республики Коми доминируют взрослые вегетирующие побеги, что соответствует характерному спектру вида и указывает на устойчивое состояние ЦП (см. табл. 7). 1 ключение составляет ЦП 1, расположенная на территории фридрихского заказника "Вуктыльский", в возрастном спектре которой преобладают молодые имматурные побеги. Она обладает самыми низкими показателями возрастности. В сочетании со сравнительно малой численностью побегов можно предположить, что это неустойчивое сукцессионное состояние (начальные этапы развития) ценопопуляции, которому соответствует активное вегетативное размножение.

Плодозавязывание в обследованных ценопопуляциях составляло от 3 до 35 %. Этот показатель значительно менялся из года в год в ЦП4 (например, в 1995 г. плоды завязало 11,8 % цветков, в 1996 г. — 28,2 %, в 1999 г. — 35,2 %).

Сезонное развитие. Башмачок пятнистый — длительновегетативное весенне-летне-осеннезеленое растение с периодом зимнего покоя. По ритму цветения И.В. Татаренко (1996) относит этот вид к весенне-раннелетним. В Республике Коми бутонизация и начало цветения башмачка пятнистого чаще наблюдаются в конце июня — начале июля. Сроки цветения в необычно теплые или холодные годы сдвигаются (от начала июня до середины июля). Плоды созревают во второй половине июля — начале августа. К сентябрю коробочки растрескиваются, семена рассыпаются и разносятся ветром. Отмирание побегов наблюдается в сентябре.

Способы размножения и распространения. Семенное размножение у башмачка пятнистого слабое. Основным способом размножения — вегетативный, за счет достаточно интенсивного ветвления корневища и отмирания старых его частей в возрасте 3—5 (8) лет.

Консортивные связи. По данным И.В. Татаренко (1996), башмачка пятнистого характерна слабо- и неспециализированная энтомофилия (опыление разными группами насекомых). В отношении к симбиозу с грибами этот вид является слабым микотрофным растением, интенсивность микоризной инфекции взрослых особей составляет до 15 %, заражение корней нераспространенное.

Мероприятия по охране. Башмачок пятнистый включен в списки рекомендованных к охране видов на Севере и в Центральной России.

европейской части России, в Сибири и на Дальнем Востоке (“Редкие и исчезающие виды”, 1981). В Республике Коми является редким уязвимым видом с сокращающейся численностью. Охраняется в комплексных (“Пижемский” и др.), лесных и флористических (“Вуктыльский”, “Сыктывкарский”, “Сойвинский” и др.) заказниках, флористических памятниках природы (“Пузлинский” и др.), в Национальном парке “Югыд Ва” и Государственном биосферном Печоро-Илычском заповеднике (Ланина, 1940; “Кадастр...”, 1993, 1995; Лавренко и др., 1995).

По данным, приводимым М.Г. Вахрамеевой и Т.И. Варлыгиной (1996) для Московской области, башмачок пятнистый достаточно устойчив к рубкам и малоустойчив к другим видам антропогенного воздействия — рекреационным нагрузкам, выпасу и сенокосению. Т.М. Быченко (1997) в условиях Южного Прибайкалья также отмечает слабую устойчивость этого вида к раннему и позднему сенокосению, неустойчивость его к выпасу крупного рогатого скота.

Большое влияние на орхидные оказывают пожары, особенно губительны для них верховые. По данным А.В. Смирнова (1969) и Т.М. Быченко (1997), нечастые низовые пожары в Южном Прибайкалье не приводят к гибели башмачка пятнистого. Причин этого несколько. Корневище башмачка проникает достаточно глубоко в почву, что защищает его от гибели во время пожаров. Кроме того, оказывает свое влияние и относительно позднее начало вегетации вида. Иногда наблюдается разрастание башмачка пятнистого на горях, чему способствует уменьшение ценотической конкуренции и активное вегетативное размножение вида с помощью корневищ.

КОПЫТЕНЬ ЕВРОПЕЙСКИЙ

Asarum europaeum L. Иванова, 1936, Фл. СССР, 5: 433; Александров и др., 1975, Опред. раст. Кировск. обл., 1: 228; Мартыненко, 1976 в, Фл. Сев.-Вост. евр. ч. СССР, 2: 166; Раменская, Андреева, 1982, Опред. выс. раст. Мурм. обл. и Карелии: 172; Салмина, 1994а, Опред. сосуд. раст. Ср. Урала: 163; Черепанов, 1995, Сосуд. раст. России и сопред. госуд.: 335; Овеснов, 1997, Консп. фл. Перм. обл.: 87. — **Копытень европейский (семейство Aristolochiaceae — Кирказоновые).**

Географическое распространение. Копытень европейский — вид с дизъюнктивным ареалом. Основная его часть занимает территорию Западной Европы, европейскую часть бывшего СССР, Крым. Изолированный участок ареала находится в горах Южной Сибири и охватывает северо-восточную часть Алтая, Горную Шорию и Салаирский кряж (Ильин, 1941; Горчаковский, 1968; Положий, Крапивкина, 1985).

Северная граница распространения копытня европейского проходит на северо-востоке европейской части России, между средним течением Онеги и Ваги, далее по рекам Устье, Вычегде, Северной Кельтме (“Флора Северо-Востока европейской части”, 1976), отдельные местонахождения отмечены еще севернее — на Беломорско-Кулойском плато, Мезени, на южной оконечности Тимана (Юдин, 1954; Мартыненко, 1976 в).

В Республике Коми встречается по рекам Сысола, Луза, Летка. Самыми северными местонахождениями вида являются (рис. 13) окрестности г.Сыктывкар и возвышенность Джеджим-парма (Южный Тиман).

Экология и фитоценология. Копытень европейский часто приводят как пример вида-индикатора богатых почв. По экологическим требованиям В.И. Викторов и Г.Л. Ремезова (1988) относят этот вид к евтрофам (мегатрофам), т.е. видам, требующим для своего развития большого количества питательных элементов в почвах. По Д.Н. Цыганову (1983), копытень европейский

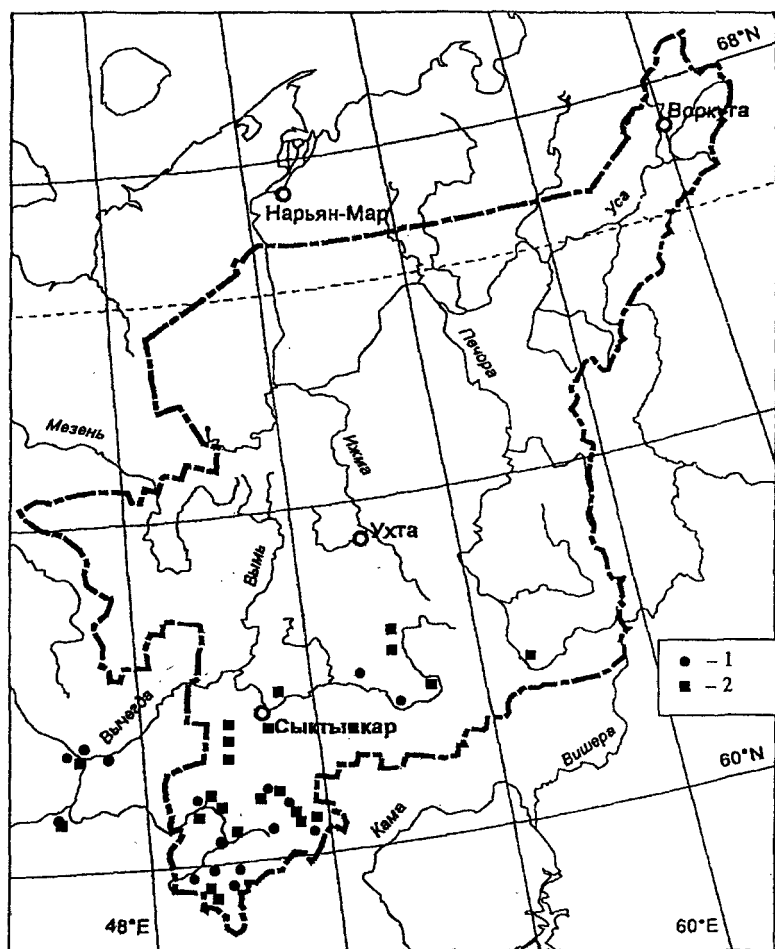


Рис. 13. Местонахождения *Asarum europaeum* (1) и *Ajuga reptans* (2)

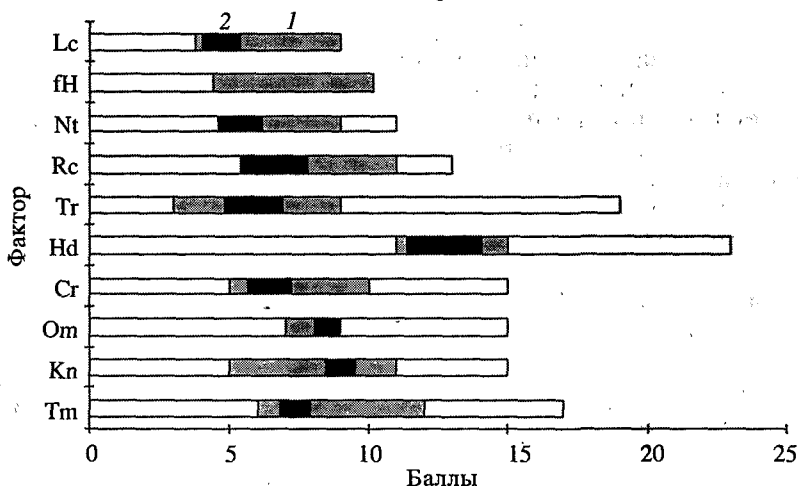


Рис. 14. Характеристика экологической амплитуды *Asarum europaeum* (по шкалам Д.Н. Цыганова (1983) в общем ареале (1) и в Республике Коми (2). Условные обозначения экологических факторов см. на рис. 7

встречается на почвах от слабокислых до слабощелочных, от бедных до богатых по общему солевому режиму и обеспеченности азотом, при типе увлажнения почв от сухолесолугового до сыро-, болотно-лесолугового. Л.Г. Раменский с соавт. (1956) экологическим оптимумом копытня европейского считают условия бедных или небогатых почв (до довольно богатых) с влажнолуговым увлажнением (от сухо- до сыролугового). Данные других авторов (Landoldt, 1977; Дидух, Плюта, 1993) также подтверждают, что копытень способен расти на менее обеспеченных азотом почвах.

Ярко выраженная теневая структура листьев, особенности фотосинтеза позволяют отнести этот вид к теневыносливым (Горышина, 1969а, 1969б, 1971, 1979). Однако летом максимальный фотосинтез наблюдается на освещенных местах и вырубках (Смирнова, Зворыкина, 1974). Вид неустойчив к вытаптыванию (Рысин, Рысина, 1987).

Несмотря на приуроченность копытня европейского на северной границе ареала к более плодородным почвам, анализ полученной нами региональной амплитуды (рис. 14) показал, что вид произрастает в сообществах с низкой для него обеспеченностью почв азотом и высокой их кислотностью. Значения этих

факторов близки к нижней границе экологических возможностей вида, указанных в шкалах Д.Н. Цыганова. Это косвенно подтверждает данные В.Г. Карпова (1969) о том, что в подзонах средней и южной тайги одним из ведущих факторов ограничения в распространении неморальных видов является корневая конкуренция древостоя (в частности, ели) и травянистой растительности за элементы питания и азот. Прослежена и взаимосвязь богатства почвы и кислотности (Работнов, 1979; Ющенко, 1990). На кислых почвах неморальные виды менее приспособлены к поглощению из почвы питательных веществ (особенно аммонийных и нитратных форм азота), чем таежные кустарнички и травы.

Изменяется также и амплитуда этого вида по отношению к освещенности. В отличие от подзоны хвойно-широколиственных лесов в районе исследований копытень обычно встречается в более освещенных сообществах, которым соответствует тип светового режима светлых лесов и полуоткрытых пространств.

Фитоценология. Копытень европейский играет заметную роль в травяном покрове широколиственных и хвойно-широколиственных лесов. Б.А. Быков (1965) относит его к субдоминантам-коннекторам яруса низких трав. По данным Ю.Д. Клеопова (1990), вид характерен для ассоциаций подольских бучин, украинских лесостепных грабовых широколиственников, полесских грабовых широколиственников, северных приокских липовых, приволжских липовых широколиственников, предуральных смешанных широколиственников, уральских липняков. Кроме того, копытень европейский обычен в прибалтийско-белорусских широколиственно-еловых (подтаежных) лесах. В северо-европейских южнотаежных лесах встречается в отдельных сообществах, где не играет заметной фитоценотической роли, лишь иногда доминирует в кислично-дубравно-травяных еловых лесах. Единичные экземпляры копытня европейского отмечены в составе пихтово-еловых неморально-травяно-кисличных, горных подтаежных, широколиственно-пихтово-еловых (липово-пихтово-еловых, липово-елово-пихтовых, елово-пихтово-липовых с неморальным покровом) камско-печорско-зауральских южнотаежных лесов. Довольно обилен вид в северо-европейских подтаежных широколиственно-сосновых (дубово-сосновых с подлеском из лещины, чернично-разнотравных) лесах. В небольшом обилии произрастает в дубово-сосновых лесах на территории Украины и Белоруссии ("Растительность европейской

части СССР", 1980). На восточном пределе ареала вид встречается в хвойных лесах с единичной примесью липы или ильма (Горчаковский, 1968). В Предуралье северные местонахождения отмечены на облесенных известняковых скалах, в долине р. Вишеры (Горчаковский, 1968).

В Южной Сибири, на Алтае копытень европейский встречается в различных типах лесов черневого пояса: пихтово-осиновых, березово-пихтовых, кедрово-пихтовых, на Салаире — редок, в основном в пихтовых лесах. В Горной Шории распространение вида связано в основном с липовыми лесами, где копытень нередко является доминантом травяного яруса. Реже он встречается в пихтовых лесах с примесью березы или осины. Как редкое растение отмечен в осиновых и березовых лесах.

На северной границе распространения, в подзоне средней тайги Республики Коми, копытень европейский встречается в небольшом обилии (1–2 балла) в долине р. Сысолы и ее притоков, преимущественно на склонах долин небольших рек и ручьев. Он отмечен там в составе не характерных для его ценоареала сообществ: злаково-разнотравных сенокосных лугов (в местах выхода грунтовых вод), травянистых сероолшпаников с развитым подлеском из малины, осинников и березняков травянистых (снытевых, аконитово-снытевых, папоротничковых, ланцетнозвездчатковых), смешанных осиново-еловых, еловых и со-сновых травянистых лесов, редко — ельников черничных.

Морфологическое описание. Копытень европейский — многолетний длиннокорневищный травянистый вечнозеленый поликарпик с монокарпическими побегами. В структурно-морфологическом плане особь представляет собой систему симподиально сменяющих друг друга побегов (Серебряков, 1952).

У копытня европейского в почках возобновления уже к началу лета (июнь) полностью закладывается побег будущего года вместе с терминальным цветком. Одновременно в пазухе одного из зачатков листьев срединной формации начинает формироваться почка возобновления будущего года. Весной после зимнего покоя почка раскрывается, причем первым появляется и раскрывается терминальный цветок, и лишь затем начинается рост листьев, заканчивающийся в начале или середине июня. Весенний рост побега сопровождается завершением формирования почек возобновления, которое началось еще в прошлом году. Развившиеся годичные побеги удлиненные, с укороченной базальной частью и одним верхним укороченным междоузлием

(Закамская, 2000). На базальной части побега имеются три яйцевидных, островатых, вдоль сложенных чешуевидных листа, 1—2 см дл. В верхней его части развиваются два темно-зеленых, кожистых, зимующих листа. Листовая пластинка округло-почковидная, 2—5 см дл. и 4—8 см шир., цельнокрайняя, с обеих сторон покрыта короткими прижатыми волосками; черешки 3—8 см длиной, сверху с желобком, опушенные более длинными отстоящими волосками. На следующий год, после укоренения развившегося годичного побега, он становится частью эпигеогенного корневища.

Цветок одиночный, на поникающей цветоножке, часто скрытый прошлогодним опадом. Околоцветник его коричнево-бурый с треугольно-яйцевидными лопастями, на конце с ланцетовидным, загнутым внутрь заострением. Плод — неправильно вскрывающаяся коробочка (Николаева и др., 1985). Семена с элайосомом.

Онтогенез. При изучении развития копытня европейского на границе ареала нами были использованы качественные признаки его онтогенеза в зоне широколиственных лесов (Смирнова, 1968; Смирнова, Зворыкина, 1974). Ниже приведено описание возрастных состояний особи с биометрическими характеристиками для района исследований (рис. 15).

Семена — треугольно-яйцевидные, слегка сплюснутые, коричневого цвета, с более светлым придатком, 3,1—3,8 мм дл. и 2,1—2,8 мм шир.

Проростки — особи семенного происхождения, с двумя ярко-зелеными, блестящими листовидными семядолями 1,0—1,2 см дл., 0,7—0,9 см шир., хорошо выраженным ветвящимся главным корнем.

У особей в ювенильном возрастном состоянии развивается побег с одним ассимилирующим срединным и 2—3 чешуевидными листьями, а также почкой возобновления. Нарастание побега происходит моноподиально, длинный гипокотиль на 2-й год жизни растения полегает и становится первым звеном корневища (Рысин, Рысина, 1987). Годичные приросты исследованных особей были небольшими (табл. 8). Корневая система состояла из ветвящегося главного и придаточных корней, которые развивались из узлов побега. Их средний возраст составил 3—4 (до 8) года. Нередко у многолетних ювенильных особей наблюдали симподиальное нарастание побега из-за повреждения верхушечной почки.

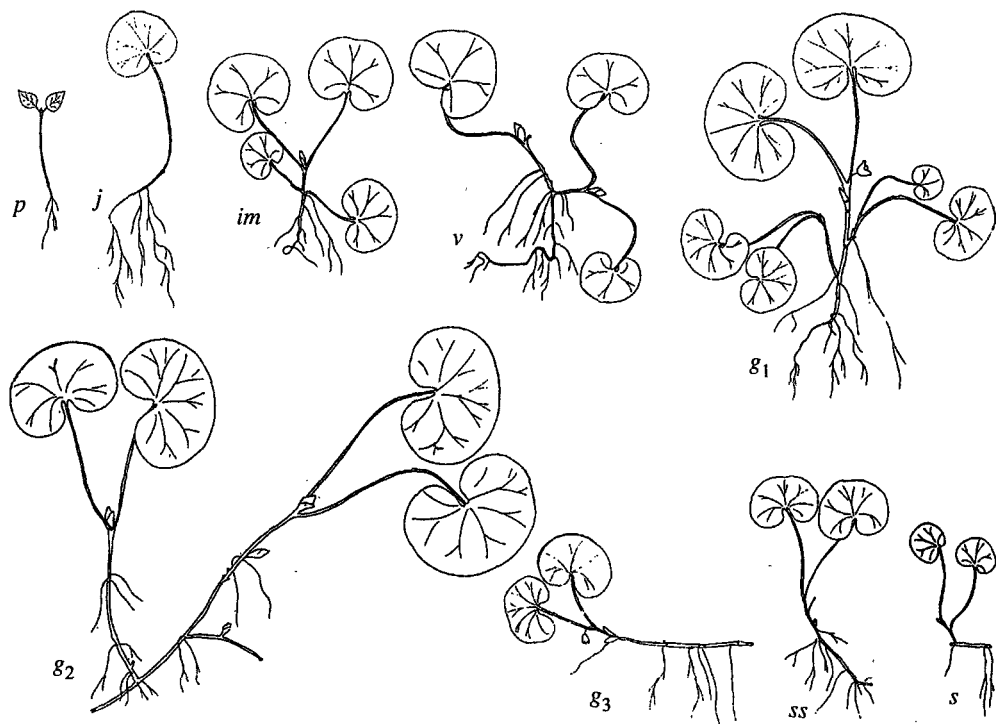


Рис. 15. Возрастные состояния *Asarum europaeum*:

Здесь и на других рисунках: *p* — проросток, *j* — ювенильное, *im* — имматурное, *v* — виргинильное, *g*₁ — молодое генеративное, *g*₂ — средневозрастное генеративное, *g*₃ — старое генеративное, *ss* — субсенильное, *s* — сенильное

Табл.

Морфометрическая характеристика особей и партикул *Asarum europaeum* на разных этапах онтогенеза

Параметр	Возрастное состояние								
	<i>p</i>	<i>j</i>	<i>im</i>	<i>v</i>	<i>g</i> ₁	<i>g</i> ₂	<i>g</i> ₃	<i>ss</i>	
длина листа, см	1,15±0,07 0,9—1,6 21	1,50±0,05 0,5—3,1 35	2,33±0,14 1,5—3,1 21	2,22±0,09 1,2—2,9 19	3,22±0,08 1,8—5,0 22	3,19±0,06 1,8—5,1 22	2,28±0,12 1,4—4,0 26	2,09±0,08 1,2—3,8 23	2,41±0,07 1,1—3,7 24
ширина листа, см	0,80±0,03 0,65—1,0 14	2,57±0,10 0,7—6,0 39	4,46±0,29 2,6—6,8 23	4,21±0,16 2,7—5,6 19	6,14±0,13 3,4—8,3 19	5,99±0,09 3,3—9,1 20	5,60±0,22 2,4—7,3 21	4,33±0,15 2,4—7,9 21	4,11±0,12 1,1—3,7 21
длина черешка, см	— — —	3,56±0,17 0,7—11,2 45	5,56±0,43 3,1—8,5 28	5,33±0,43 3,1—8,5 29	7,86±0,19 4,5—11,3 21	7,46±0,11 3,3—11,3 19	6,30±0,43 2,6—11,5 35	4,97±0,30 3,0—12,7 36	5,11±0,12 1,6—3,7 36
возраст, годы	— — —	3,4±0,2 2—8 49	5,0±0,4 3—7 24	5,4±0,4 4—8 25	8,1±0,5 5—13 28	— — —	— — —	— — —	— — —
полный возраст,	— — —	— — —	— — —	— — —	— — —	7,4±0,4 4—15 37	6,1±0,3 3—9 27	5,6±0,4 3—9 30	4,1±0,07 2,4—7,9 30
годовой прирост	—	0,46±0,05	0,61±0,06	0,96±0,08	2,08±0,12	2,69±0,11	2,11±0,09	1,45±0,07	0,71±0,05
среднегодовой прирост	—	0,1—1,0 57	0,1—1,5 52	0,1—2,0 50	0,7—5,0 41	0,8—4,5 27	0,7—3,6 19	0,6—3,7 38	0,2—1,0 38

Примечание. Условные обозначения возрастных групп см. на рис. 15.

В имматурном возрастном состоянии у особей развиваются побеги с двумя сближенными листьями, почкой возобновления и неветвящимся эпигеогенным корневищем. Средний календарный возраст исследованных нами имматурных особей копытня европейского составил 5 лет. Годичные приросты и размеры листовых пластинок их побегов превышали аналогичные показатели для ювенильной возрастной группы (см. табл. 8). Корневая система представлена главным, боковыми и хорошо развитыми придаточными корнями. Глубина их проникновения небольшая — преимущественно в пределах гумусового горизонта (4—10 см), иногда глубже (до 15 см).

В виргинильном возрастном состоянии для особей характерно начало ветвления побегов. В районе исследований этот процесс наблюдали на 5—6-й (иногда на 4-й) годы жизни особи. Корневая система состояла из сохранившегося главного, боковых и придаточных корней.

Переход особей в генеративное возрастное состояние наступает с началом цветения. Нарастание побегов в этот период происходит симподиально. Из верхушечной почки развивается цветок, а почка возобновления закладывается в пазухе листа. В этом состоянии начинается партикуляция особей в результате отмирания старой части корневищ (Смирнова, 1968).

К молодым генеративным относятся особи семенного происхождения, у которых направленность изменения показателей годичного прироста является положительной величиной. В районе исследований большинство молодых генеративных растений были особями семенного происхождения. Их средний возраст составил 8 лет, начало цветения было отмечено на 5-й год жизни. Корневая система молодых генеративных растений была хорошо развита и состояла из сохранившегося главного корня (или остатка изогнутого гипокотыля), боковых и придаточных корней. Корневища растений обычно ветвились, их годичные приросты были больше, чем в предыдущих возрастных состояниях.

Средневозрастные генеративные — семенные особи и партикулы вегетативного происхождения, для которых были характерны наибольшие величины годичного прироста и число ответвлений корневища (см. табл. 8). Размеры их листьев не отличались от предыдущей возрастной группы. Хорошо развитая корневая система состояла из придаточных и боковых корней, у особей сохранялся главный корень или изогнутый гипокотиль.

Характеристика ценопопуляций

Параметр	Номер ценопопуляции							
	1	2	3	4	5	6	7	8
Возрастной спектр, %:								
<i>p</i>	25,0	36,2	31,1	6,9	18,2	9,1	17,2	4,2
<i>j</i>	0	6,9	18,9	0	13,6	4,5	12,9	7,6
<i>im</i>	0	24,1	23	0,8	0	6,1	12,9	2,8
<i>v</i>	0	17,2	9,5	3,8	0	16,7	4,3	0
<i>g₁</i>	37,5	15,6	14,9	46,6	18,2	33,3	10,7	14,6
<i>g₂</i>	6,3	0	0	22,9	18,2	22,7	1,1	3,4
<i>g₃</i>	29,6	0	2,6	17,6	31,8	4,5	36,6	66
<i>ss</i>	1,6	0	0	1,4	0	3,1	4,3	1,4
<i>s</i>	7,4	3,8	7,7	8,9	4,9	4,8	1,5	2,4
Средняя плотность, шт/м ²	7,4	3,8	7,7	8,9	4,9	4,8	1,5	2,4
Средняя плотность проростков, шт/м ²	1,0	0,3	0,3	0,7	0,5	1,5	0	0
Индекс восстановления	0,57	2,05	3,00	0,10	0,88	0,27	2,67	0,81
Возрастность	0,446	0,150	0,159	0,537	0,462	0,317	0,451	0,700
Эффективность	0,496	0,399	0,372	0,703	0,448	0,495	0,393	0,482
Тип ценопопуляции*	<i>f</i>	<i>a</i>	<i>a</i>	<i>c</i>	<i>f</i>	<i>a</i>	<i>f</i>	<i>e</i>

*По классификации Л.А. Животовского (2001): *a* — молодая; *b* — зреющая; *c* — зрелая;

Старые генеративные — партикулы, образовавшиеся в результате распада предыдущих средневозрастных генеративных особей. Они отличались низкой активностью ветвления. Размеры листьев были меньше, чем у остальных генеративных состояний; годовичные приросты ежегодно уменьшались. Корневая система состояла из придаточных и боковых корней. Условный возраст (Кренке, 1940) таких партикул определен в 6—7 лет.

Старые вегетативные, или субсенильные, партикулы имеют единственную пару листьев, разрушающееся корневище. Годичные приросты исследованных нами растений были небольшие (см. табл. 8). Их условный возраст составлял 5—6 лет.

Сенильные партикулы представляли небольшими участками корневищ (живые корни почти полностью отсутствуют) с единственным срединным листом. Их условный возраст составил около 4 лет.

Таблица 9

Asarum europaeum

Номер ценопопуляции										
9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
0	24,4	15,0	22,0	1,5	33,7	0	41,7	45,4	44,0	28,6
0	22,0	15,0	13,6	0	9,3	37,9	0	6,2	5,4	0
0	0	0	0	0	4,7	0	0	5,2	4,2	0
0	2,4	0	0	0	1,2	17,2	16,7	4,1	1,8	0
5,5	7,3	10,0	3,4	7,5	17,4	41,4	25	25,8	11,9	2,4
30,1	31,7	25,0	11,9	37,2	17,4	3,5	0	2,1	1,2	14,3
54,8	0	30,0	47,5	47,8	15,1	0	16,6	9,2	19,0	50,0
9,6	12,2	5,0	1,7	6	1,2	0	0	2,0	12,5	4,7
3,7	1,5	1,1	7,2	13,8	13,4	3,1	0,6	17,4	28,3	4,8
3,7	1,5	1,1	7,2	13,8	13,4	3,1	0,6	17,4	28,3	4,8
0	1,2	0,1	1,3	0,4	5,3	0,2	0,1	9,0	12,3	0,8
0,00	1,12	0,86	2,33	0,03	1,32	0,06	1,00	1,77	3,60	1,71
0,822	0,289	0,505	0,451	0,765	0,232	0,278	0,279	0,136	0,215	0,512
0,539	0,305	0,430	0,307	0,564	0,282	0,606	0,416	0,214	0,184	0,319
<i>e</i>	<i>a</i>	<i>f</i>	<i>f</i>	<i>e</i>	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>a</i>	<i>a</i>	<i>f</i>

d — стареющая; *e* — старая; *f* — переходная.

Состояние ценопопуляций. Возрастные спектры 19 исследованных в 1995—1998 гг. ценопопуляций копытня европейского были факультативно неполночленными (табл. 9). Возможно, это обусловлено особенностями онтогенеза вида в данном районе: нерегулярность семенного размножения, отмирание особей на ранних этапах развития в неблагоприятные годы, однако основной причиной, скорее всего, являлось их сукцессивное состояние. По типу возрастного спектра (Животовский, 2001) были выявлены молодые ценопопуляции (2, 3, 6, 10, 14, 16, 17, 18), зреющие (15), зрелые (4), переходные (1, 5, 7, 11, 12, 19) и старые (8, 9, 13).

Анализ состояния локальных популяций в долинах ручьев Эзын-шор (1), Кычанэб-шор (2), в окрестностях с. Летма (3) и м. Соколовка (4) показал активность процессов их семенного самоподдержания в первых трех. Самая северная локальная попу-

ляция (Соколовка) является переходной, отличается доминированием сенильных партикул и слабым семенным возобновлением (рис. 16).

Для базового возрастного спектра популяции копытня европейского в подзоне средней тайги характерно доминирование субсенильной возрастной группы и высокий процент ювенильных особей, что, вероятно, указывает на старение и интенсивное семенное возобновление популяции (рис. 17). В целом популяцию копытня европейского на северной границе распространения можно отнести к переходным.

На северной границе распространения наблюдали успешное семенное размножение вида. В исследованных ценопопуляциях было отмечено большое число проростков и ювенильных особей, что свидетельствует о довольно активном семенном размножении вида. Плотность проростков в разных ценопопуляциях изменялась от 0,1 до 12,3 шт./м², наибольшая обнаружена в сообществах с сильным антропогенным влиянием и нарушениями лесной подстилки (ЦП 17, 18). Семенная продуктивность побега копытня в 1997 г. составила 8,5—11,9 шт./плод (от 2—3 до 30 шт.), что ниже, чем в широколиственных лесах (Смирнова, 1968; Сидорук, 1974), примерно соответствует нижней границе семенной продуктивности в условиях Подмоскovie (Рысина, 1968) и совпадает с таковой в черневых лесах Салаирского края в Сибири (Яблокова, 1984). Основной вклад в семенное размножение вида вносили особи и партикулы средневозрастной генеративной группы.

В размножении копытня европейского важная роль принадлежит вегетативному размножению путем взрослой партикуляции в генеративном возрастном состоянии, когда отмирает старая часть корневища, в результате чего особь распадается на части (Смирнова, Зворыкина, 1974). По нашим данным, ветвление корневища у исследованных особей начиналось на 5—6-й (иногда 4-й) годы жизни. Первый годичный прирост боковых побегов составлял 0,1—0,3 см, причем развивались они из пазушных почек предыдущих лет не каждый год. Так, в виргинильном возрастном состоянии у особей было 1—2 ответвления на корневище, в молодом генеративном — 2—3, в средневозрастном генеративном — 5—6 ответвлений на партикулу. У старых генеративных партикул ветвления корневища не наблюдали.

Сезонное развитие. Копытень европейский относят к феноритмотипу длительновегетирующих вечнозеленых растений

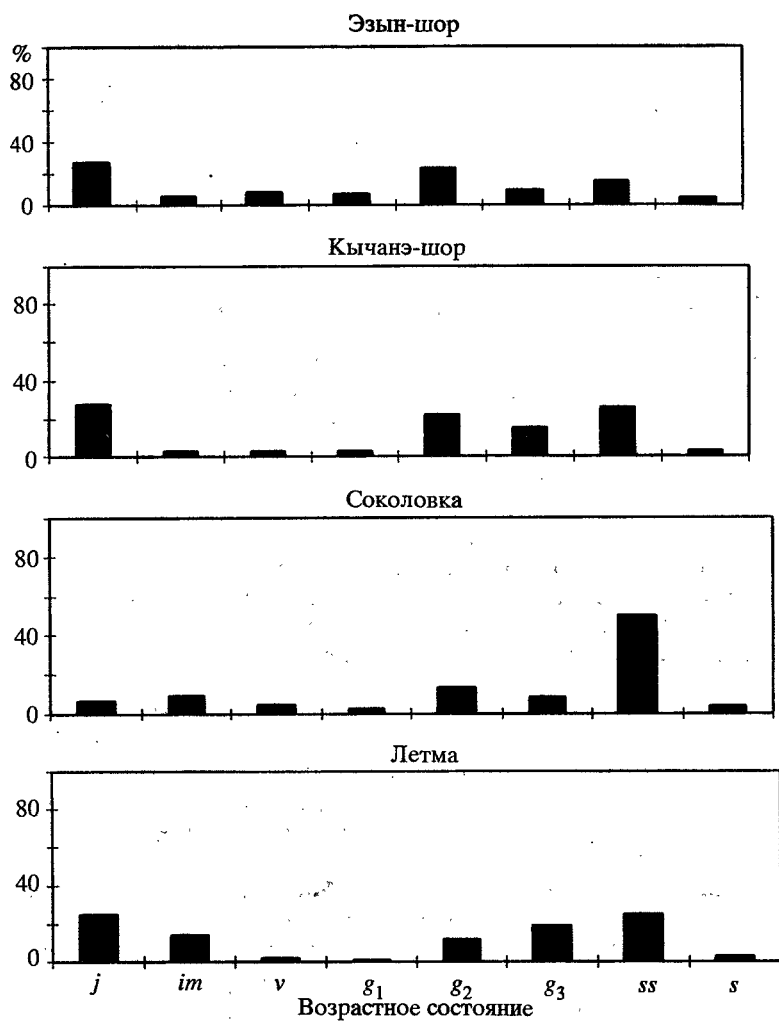


Рис. 16. Возрастные спектры локальных популяций *Asarum europaeum*

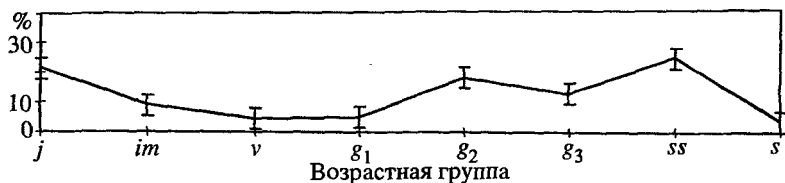


Рис. 17. Базовый возрастной спектр *Asarum europaicum* в подзоне средней тайги Республики Коми

(Борисова, 1972; Смирнова, 1987). Продолжительность жизни его листьев составляет 14—16 мес. (Горышина, 1969б; Митина, Антонова, 1974; Митина, 1981). Листья, образовавшиеся в начале нового вегетационного сезона, зимуют зелеными и доживают до середины следующего лета, существуя наряду с новым поколением листьев (Горышина, 1971). Вышедшие из-под снега листья имеют заметные повреждения и частично разрушенный пигментный аппарат, о чем свидетельствуют их буроватая окраска и пониженное содержание хлорофилла (Горышина, 1969б), однако они способны к фотосинтезу при положительных температурах до начала роста листьев новой генерации.

Цветут растения в начале лета (конец мая — начало июня), плодоношение приходится на конец июня — начало июля.

Консортивные связи. Сведения о способах опыления копытня европейского противоречивы. Для него описаны как перекрестное опыление (Трифонов, 1980), так и обязательная контактная автогамия (Пономарев, Демьянова, 1980). Вид относится к мирмекохорам (Шик, 1953; Смирнова, Зворыкина, 1974; Горб Е., Горб С., 1995). Семена снабжены крупным многоклеточным маслянистым придатком — элайосомом, привлекающим муравьев (Рысина, 1973).

Биохимический состав и хозяйственное значение вида. Растения копытня европейского имеют специфический запах и горький неприятный вкус. В их корнях содержится эфирное масло (1 %), в состав которого входят азарон и азароновая кислота; в листьях обнаружены стероиды (ситостерин), алкалоиды, фенолкарборновые кислоты и флавоноиды ("Растительные ресурсы", 1985).

Копытень используется в народной медицине как рвотное (за счет воздействия эфирного экстракта корневища), отхаркивающее, обладает антибактериальным, противовоспалительным и спазмолитическим действием. Входит в фармако-

пей Нидерландов, ФРГ, ГДР, Швейцарии, Польши и Швеции. На основе экстракта растения создан препарат "Escarol" ("Растительные ресурсы", 1985), а настой из свежих листьев входил в препарат "Акофит", применявшийся при острых радикулитах и невралгиях.

На пастбищах животными совершенно не поедается. В настоящее время используется в ветеринарной практике (Стрижев, 1995). Некоторые авторы считают копытень европейский ядовитым, особенно для лошадей (Носков, 1932; цит. по: Кормовые растения сенокосов и пастбищ, 1951). Может использоваться для приготовления светло-бурой краски (Иванова, 1936). В усадебных парках Москвы и Подмосковья широко применяется как почвопокровное растение (Карписонова, 1985; Полякова и др., 1997).

ГВОЗДИКА ФИШЕРА

Dianthus fischeri Spreng. Шишкин, 1936, Флора СССР, 6: 824; Александров и др., 1975, Опред. раст. Кировск. обл., 2: 23; Черепанов, 1995, Сосуд. раст. России и сопред. гос.: 313; Овеснов, 1997, Консп. фл. Перм. обл.: 104. — Гвоздика Фишера (семейство Caryophyllaceae — Гвоздичные).

Географическое распространение. Ареал гвоздики Фишера охватывает восточную часть Европы: Верхне-Днепровский, Верхне-Волжский, Средне-Днепровский, Волжско-Камский (западную часть) районы России. В Республике Коми (см. рис. 1) обнаружена в южных районах (окрестности с. Ужга) и центральной части (окрестности ст. Язель). Ближайшие местонахождения — в Кировской и Пермской областях (Овеснов, 1997; Баранова, 2000), где гвоздика Фишера также считается редким растением.

Фитоценология. Гвоздика Фишера относится к боровой эколого-ценотической группе растений. Обитает в светлых, преимущественно сосновых лесах, на опушках, полянах и лугах.

В Республике Коми в настоящее время выявлены два местобитания этого вида — в окрестностях с. Ужга и железнодорожной станции Язель. На северной границе своего распространения вид встречается в тех же растительных сообществах, что и в центральной части ареала, — в светлых сухих сосновых лесах (табл. 10). В нижних ярусах сосняка лишайникового преобладают кустистые лишайники *Cladonia rangiferina*, *C. arbuscula*. Сосудистых растений — 17 видов. Среди них *Festuca ovina*, *Carex ericetorum*, *Calluna vulgaris* и др. (см. табл. 10, оп.1). В сосновом зеленомошном лесу около железнодорожной станции Язель, где возможно заносное происхождение вида, гвоздика Фишера встречается с *Antennaria dioica*, *Festuca ovina*, *F. rubra*, *Trifolium pratense*, *Hieracium umbellatum*, *Equisetum hyemale*, зелеными мхами и др. Сосудистых растений — 33 вида (см. табл. 10, оп. 2). В разнотравном ивняке около железнодорожного полотна ст. Язель в расти-

Таблица 10

Характеристика сообществ с присутствием *Dianthus fischeri*
(А — обилие, баллы; Б — встречаемость, %)

Вид	Номер описания*					
	1		2		3	
	А	Б	А	Б	А	Б
Древесный и кустарниковый ярус:						
<i>Pinus sylvestris</i>	+		+			
<i>Salix caprea</i>					+	
<i>Salix phylicifolia</i>					+	
Травяно-кустарничковый ярус:						
<i>Dianthus fischeri</i>	1—2	50	1—2	80	1	
<i>Festuca ovina</i>	1—2	90	+	55	+	60
<i>Agrostis canina</i>	1	18	+	10		
<i>Erigeron acris</i>	ед.	10			+	6
<i>Solidago virgaurea</i>	ед.	2			ед.	ед.
<i>Euphrasia stricta</i>			ед.	ед.	ед.	ед.
<i>Hieracium caespitosum</i>			ед.	ед.	ед.	ед.
<i>Leucanthemum vulgare</i>			ед.	ед.	ед.	ед.
<i>Tragopogon pratensis</i>			ед.	ед.	ед.	ед.
<i>Chamaenerion angustifolium</i>			ед.	ед.	+	35
<i>Fragaria vesca</i>			ед.	ед.	+	5
<i>Rhinanthus vernalis</i>			ед.	ед.	+	10
<i>Antennaria dioica</i>			+	80	ед.	ед.
<i>Achillea millefolium</i>			+	12	+	6
<i>Amoria repens</i>			+	5	+	8
<i>Calamagrostis epigeios</i>			+	12	+	45
<i>Festuca rubra</i>			+	45	+	50
<i>Hieracium pilosella</i>			+	55	+	20
<i>Hieracium umbellatum</i>			+	45	+	60
<i>Poa pratensis</i>			+	25	+	35
<i>Taraxacum officinale</i>			+	12	+	60
<i>Trifolium pratense</i>			+	45	+	50
<i>Calluna vulgaris</i>	1	30				
<i>Carex ericetorum</i>	1	30				
<i>Agrostis tenuis</i>	ед.	6				
<i>Carex sp.</i>	ед.	6				
<i>Diphysastrum complanatum</i>	ед.	2				
<i>Pulsatilla patens</i>	ед.	2				
<i>Veronica spicata</i>	ед.	12				

Окончание табл. 10

Вид	Номер описания*					
	1		2		3	
	А	Б	А	Б	А	Б
<i>Viola rupestris</i>	ед.	2				
<i>Artemisia sieversiana</i>			ед.	ед.		
<i>Galium mollugo</i>			ед.	ед.		
<i>Agrostis vinealis</i>			+	12		
<i>Bromus arvensis</i>			+	5		
<i>Equisetum hyemale</i>			+	25		
<i>Lathyrus pratensis</i>			+	5		
<i>Leontodon hispidus</i>			+	5		
<i>Campanula patula</i>					ед.	ед.
<i>Calamagrostis arundinacea</i>					ед.	ед.
<i>Elytrigia repens</i>					+	5
<i>Equisetum arvense</i>					ед.	ед.
<i>Luzula pilosa</i>					ед.	ед.
<i>Melampyrum sylvaticum</i>					ед.	ед.
<i>Picris hieracioides</i>					+	7
<i>Pimpinella saxifraga</i>					+	5
<i>Prunella vulgaris</i>					ед.	ед.
<i>Rumex acetosa</i>					ед.	ед.
<i>Tussilago farfara</i>					ед.	ед.
<i>Veronica chamaedrys</i>					+	8
<i>Vicia sepium</i>					ед.	ед.
<i>Viola canina</i>					ед.	ед.
Мохово-лишайниковый ярус:						
<i>Cladonia arbuscula</i>	4					
<i>Cladonia rangiferia</i>	2					
<i>Peltigera rufescens</i>			ед.	ед.		
<i>Peltigera didactyla</i>			ед.	ед.		
<i>Зеленые мхи</i>			+	45		
<i>Polytrichum juniperinum</i>	ед.	6	+	10		
<i>Racomitrium</i> sp.			ед.	ед.		

* Описание 1 (24.06.2000, В.А. Мартыненко) — 60° 31' с.ш.-51° 05' в.д., окрестности с.Ужга, сосняк лишайниковый; описание 2 (10.08.2001, И.И. Полетаева, А.А. Кустышева) — 61° 58' с.ш.-50° 37' в.д., окрестности ж/д станции Язель, опушка соснового леса; описание 3 (10.08.2001, И.И. Полетаева, А.А. Кустышева) — 61° 58' с.ш.-50° 37' в.д., окрестности ж/д станции Язель, ивняк разнотравный.

тельном покрове преобладают *Taraxacum officinale*, *Hieracium umbellatum*, *Trifolium pratense*, *Festuca rubra*, *F. ovina*, *Calamagrostis epigeios*, *Chamaenerion angustifolium*, *Poa pratensis* и др. Всего сосудистых растений — 38 видов (см. табл. 10, оп. 3).

Морфологическое описание. Гвоздика Фишера — многолетнее травянистое растение, гемикриптофит. Главный корень сохраняется на протяжении всей жизни растения, вертикальный, слабо ветвящийся. Под пологом леса развивает систему плагиотропных побегов, располагающихся непосредственно под подстилкой или моховым ковром. От побегов отходят многочисленные слабоветвящиеся придаточные корни. На открытых местообитаниях образует короткое корневище с большим количеством ортотропных наземных побегов и сильно ветвящимися многочисленными придаточными корнями. Побеги 30—50 см высотой, при основании восходящие, ветвистые, в сечении круглые, в верхней части угловатые, голые, олиственные. Листья линейно-ланцетные, заостренные, при основании сливающиеся в короткое влагалище 1—2,5 мм дл. Цветки одиночные или по два располагаются на верхушках главного и боковых побегов. При ветвлении соцветие имеет вид малоцветковой рыхлой щитковидной метелки. Чашечка трубчатая, 10—15 мм дл. и 5 мм шир., в верхней части пурпурноокрашенная, с широкими при основании длиннозаостренными зубцами 3—5 мм дл.; прицветные чешуи яйцевидные, длинно-заостренные, достигающие половины длины трубки чашечки. Отгиб лепестков темно-розовый, широко обратно-клиновидный, по краю неравно-зубчатый, 10—12 мм дл. и 10—12 мм шир., на верхней стороне с бородкой волосков, при основании с темно-пурпурными крапинками. Прицветные чешуи яйцевидные, кожистые, чашечка полностью или частично пурпурная.

Плоды — цилиндрические, несколько суженные кверху, многосеменные, верхние — лизикарпные, четырехзубчатые коробочки, занимающие вертикальное положение, 15—22 (среднее 18,3) мм дл. и 3—5 (среднее 3,9) мм шир. Вскрытие происходит за счет высыхания клеток с одревесневшими неравномерно утолщенными стенками при созревании коробочки (Минина, 2001). При созревании зубчики отгибаются наружу; при раскачивании цветоноса семена разбрасываются на небольшое расстояние и рассеиваются ветром, чему способствует их форма: семена сильно сдавленные, щитообразные, с брюшной стороны слегка выпуклые, на спинке более плоские. В зрелых коробочках семена име-

ют различную окраску — от темно-бурого, темно-каштанового, темно-коричневого до черно-серого цвета, овальную и обратно-яйцевидную форму. Поверхность семенной кожуры радиально-мелкоморщинистая. Семенной рубчик с выступающим стерженьком расположен в центре брюшной стороны. Размеры семян также заметно варьируют — от 1,6 до 2,1 мм дл. и 1,1—1,5 мм шир. В отличие от большинства представителей семейства гвоздичных, которые имеют изогнутый зародыш, у гвоздики Фишера зародыш прямой, ярко-белый (Рысина, 1973).

Онтогенез. Исходный семенной материал собирали в местах естественного произрастания из одной популяции — 3 км к северу от ст. Язель Сыктывдинского района (10.08.2001 г).

Латентный период имеет общие черты для видов рода *Dianthus* и протекает в плодах.

Виргинильный период. Для гвоздики Фишера характерен надземный тип прорастания семян. Через 6 мес. сухого хранения при комнатной температуре лабораторная всхожесть семян составила 45%, при посеве в грунт — 22 %. На второй-третий день после посева в лабораторных условиях кожура разрывается и появляется быстро удлиняющийся корешок, густо покрытый корневыми волосками. Еще через два-три дня от остатков семени освобождаются семядоли (рис. 18). Проростки (*p*) имеют неветвящуюся корневую систему, длина главного корня у 8—9-дневных растений составляла 0,3—2,0 см (в среднем 0,8 см), боковые корни отсутствуют. Длина гипокотили 9 мм, семядольные листья удлиненно-овальной формы с коротким черешком 3,2 мм дл. и 0,9 мм шир.

В природных местообитаниях виргинильный период изучен Т.П. Рысиной (1973) для Подмосковья. Семена, попавшие в почву вскоре после созревания (в августе), быстро прорастают — в начале сентября проростки имеют светлый тонкий неветвящийся главный корень. Округлый тонкий гипокотиль поднимает над поверхностью почвы голые темно-зеленые семядоли с удлиненно-овальной пластинкой (дл. 6—7 мм, шир. 3—4 мм) на коротких черешках. Семена, по какой-либо причине не проросшие осенью, успешно прорастают весной — в конце апреля—начале мая. Появившиеся осенью проростки зимуют с зелеными семядолями и в следующем вегетационном периоде успешно развиваются наряду с проростками, появившимися весной из перезимовавших семян. В условиях Республики Коми проростки в популяции гвоздики Фишера отмечены в первой половине августа.



Рис. 18. Возрастные состояния *Dianthus fischeri*

Из почечки зародыша формируется удлинённый ортотропный главный побег с ланцетными, сизо-зелеными, голыми листьями, лишь по краю с короткими ресничками. Главный корень заметно утолщается, темнеет, глубоко уходит в почву и не ветвится. У 35—37-дневных проростков имеется 3 — 4 пары настоящих листьев, 1,0—1,6 см дл., 3,0—3,6 мм шир., похожих на листья взрослых растений, семядольные листья достигают размеров 8,6 мм дл. и 3,8 мм шир. В состоянии проростков растение находится 48—50 дней.

Отмирание семядольных листьев свидетельствует о переходе растения в ювенильное состояние. Нижние листья побега постепенно отмирают, а его основание полегает, превращаясь в корневище, в то время как верхушка сохраняет ортотропное положение.

При переходе к имматурному состоянию в пазухах нижних листьев формируются почки, которые дают начало многочисленным ортотропным побегам, повторяющим цикл развития главного побега. Значительное число почек развивается также близ гипокотыля. Со временем у гвоздики Фишера формируется обильная система корневищ, а глубоко уходящий в почву главный корень функционирует на протяжении всей жизни особи (Голубев, 1957).

Генеративный период. У молодых генеративных растений (g_1) образуется в среднем 1—5 репродуктивных побегов, которые несут 1—4 цветка, иногда цветки одиночные. С возрастом число генеративных побегов у особи и число цветков на побеге увеличиваются. Так, у средневозрастных генеративных особей (g_2) число репродуктивных побегов составило 5—30, число цветков на побеге — от 4 до 10. Самая крупная описанная нами особь имела 42 генеративных побега с 250 цветками и бутонами.

У сенильных растений (s) отсутствуют репродуктивные побеги, уменьшается число вегетативных побегов, идут процессы партикуляции. В составе ценопопуляции нами такие особи не отмечены.

Возрастной состав и состояние популяций. Популяции гвоздики Фишера изучены в окрестностях с. Ужга Койгородского района на опушке лишайникового соснового бора и в окрестностях ст. Язель Сыктывдинского района Республики Коми в сосновом лесу и ивняке. Величины морфометрических показателей вида приведены в табл. 11.

В ивняке разнотравном около ст. Язель растения гвоздики отличаются более крупными размерами (высота растений, чис-

Таблица 11

Морфометрическая характеристика *Dianthus fischeri*

Показатели	Сосняк лишайниковый (с. Ужга)	Ивняк разнотравный (ст. Язель)
Высота растений, см	12,7 ± 1,2	38,6 ± 1,3
	1,8—28,5	11,0—54,5
	60	22
Число побегов на 1 экз.	4,4 ± 0,9	7,8 ± 1,5
	1—25	1—44
	124	124
Длина листа, см	2,6 ± 0,1	4,9 ± 0,1
	0,9—4,2	3,7—6,8
	32	18
Ширина листа, см	0,4 ± 0,02	0,4 ± 0,003
	0,15—0,6	0,2—1,4
	28	43
Число цветков на 1 экз.	4,2 ± 0,9	5,4 ± 0,6
	1—18	2—21
	88	66

Таблица 12

Ценоотические и популяционные показатели *Dianthus fischeri*

Показатели	Сосняк лишайниковый (с. Ужга)	Сосновый лес (ст. Язель)	Ивняк разнотравный (ст. Язель)
Обилие, баллы	1—2	1—2	1—2
Частота встречаемости, %	50,0	87,5	68,1
Численность, экз.	> 100	> 100	> 100
Средняя плотность популяций, экз/м ²	59,0	39,2	38,4
Степень генеративности, %	54,6	51,0	63,5

ло побегов и количество цветков больше, листья длиннее). В возрастном составе ценопопуляций (рис. 19) преобладают генеративные особи, отсутствуют старые генеративные и сенильные. Наличие в составе спектров проростков и ювенильных особей свидетельствует о семенном возобновлении растений.

Численность особей гвоздики Фишера в природе невелика. Нами обследованы две локальные ценопопуляции площадью 15—20 м². В южной ценопопуляции в окрестностях с. Ужга об-

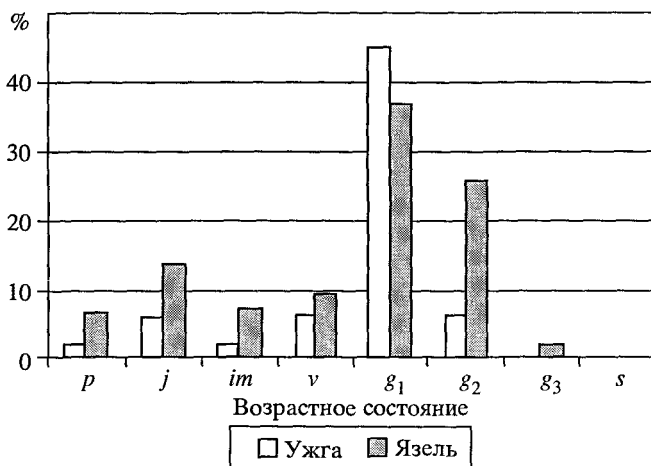


Рис. 19. Возрастные спектры ценопопуляций *Dianthus fischeri*

чая численность вида более 100 особей (табл. 12), частота встречаемости также невысока — 50%. На опушке сосняка зеленомошного (ст. Язель) общая численность вида — около 100 экз. (см. табл. 12), частота встречаемости — 87,5 %. Распределение растений на обеих пробных площадях неравномерное.

Во второй ценопопуляции в разнотравном ивняке около железнодорожного полотна ст. Язель общая численность вида более 100 экз. (см. табл. 12), частота встречаемости равна 68,1 %.

Наиболее высокую встречаемость имеет гвоздика Фишера в сообществе сосняка зеленомошного, там же отмечена и высокая плотность популяции этого вида. Самая низкая степень генеративности отмечена в сосняке лишайниковом, где условия существования гвоздики менее благоприятны, чем в ивняке.

Для оценки состояния ценопопуляции использовалось соотношение классов виталитета особей, ранжированных по величине, выраженное формулой $Q = (a + b)/2 \geq c$, где a , b и c — доля особей 1, 2, 3-го классов (Злобин, 1989). Рассчитанная доля 1, 2, 3-го классов соответственно 40,0, 50,0 и 10,0, что свидетельствует о преобладании в составе ценопопуляции крупных, хорошо развитых особей. Ценопопуляция является процветающей и не обнаруживает признаков деградации.

Несмотря на благополучные показатели возрастной и виталитетной структуры, низкая численность и малая площадь скоп-

лений растений, возможно, указывают на неблагоприятные условия для роста и развития этого вида.

Фенология. В Республике Коми гвоздика Фишера цветет с первой половины июля до сентября. Плоды созревают в августе — сентябре.

Способы размножения. Гвоздика Фишера активно размножается при помощи семян.

Консортивные связи. Растение является перекрестноопыляемым, в опылении участвуют насекомые. Плоды и семена повреждаются гусеницами пяденицы.

Мероприятия по охране. В гвоздике Фишера обнаружены сапонины ("Растительные ресурсы СССР", 1984). Кроме того, гвоздика Фишера — декоративное растение. Вид включен в Красную книгу Республики Коми, имеет третью категорию охраны по классификации Международного союза охраны природы в связи с малой численностью и ограниченной территорией распространения в регионе.

В целях сохранения этого редкого растения в природной флоре предлагается организовать флористический заказник в окрестностях с. Ужги, где совместно с гвоздикой Фишера обитают другие редкие виды сосудистых растений — змееголовник Руйша (*Dracosephalum ruyschiana*) и прострел весенний (*Pulsatilla patens*).

В условиях Республики Коми необходимо проводить исследования по введению в культуру гвоздики Фишера.

СМОЛЕВКА ПОНИКШАЯ

Silene nutans L. Шишкин, 1936, Фл. СССР, 6: 674; Александров и др., 1975, Опред. раст. Кировск. обл., 2: 17; Лащенко, 1976, Фл. Сев.-Вост. евр. ч. СССР, 2: 233; Раменская, Андреева, 1982, Опред. выс. раст. Мурман. обл. и Карелии: 205; Шурова, 1994, Опред. сосуд. раст. Ср. Урала: 184; Черепанов, 1995, Сосуд. раст. России и сопред. госуд.: 335; Овеснов, 1997, Консп. фл. Перм. обл.: 101. — **Смолевка поникшая** (семейство *Caryophyllaceae* — **Гвоздичные**).

Географическое распространение. Смолевка поникшая распространена в Западной Европе, в средней полосе и на юге европейской части России, на Северном Кавказе, в Крыму (очень редко, как сорное), в Западной и Восточной Сибири. На Северо-Востоке европейской части России ее изолированные местонахождения отмечены (см. рис. 1) в Плесецком р-не Архангельской обл. и на известняках по р. Печорская Пижма в Усть-Цилемском р-не Республики Коми (Meusel, 1964; Флора Северо-Востока..., 1976). Евразийский бореальный вид.

Экология и фитоценология. По данным Л.Г. Раменского (Раменский и др., 1956) и Д.Н. Цыганова (1983), смолевка поникшая встречается в условиях лугово-степного, сухо- и свежелугового, влажнолугового режимов увлажнения; может расти на небогатых или довольно богатых кислых, слабокислых, нейтральных и слабощелочных почвах; выносит переменное обеспеченное и умеренно переменное увлажнение. Произрастает на открытых и полуоткрытых пространствах, в светлых лесах.

В результате популяционно-генетических исследований смолевки поникшей на западной границе распространения бельгийскими учеными (Van Rossum et al., 1997a, б; 1999) выделены два эдафических экотипа, которые отличаются не только габитусом, но и биохимическим составом. Первый характерен для щелочных, богатых кальцием почв (открытые кальцефильные луга, окраины, кустарниковые заросли), второй — для нейтраль-

ных и кислых кремнийсодержащих почв (открытые сухие поля и леса).

Полученные нами данные для Республики Коми дополняют сведения об экологии этого вида на границах ареала. На его северной границе выявлены сходные типы экологических ниш вида. Изолированные местонахождения в Архангельской области приурочены к соснякам, т.е. к местообитаниям с бедными и кислыми почвами, а в Республике Коми — к выходам карбонатных пород по р. Печорская Пижма, где смолевка встречается в разреженных сосняках травянисто-лишайниковых на склонах обнажений известняков ЮЗ и ЮВ экспозиции и на травянистых бечевниках (табл.13). Последние расположены в основании обнажений известняков и сложены древними глинами со слоями кремней (Чернов, 1953). В травянистом покрове всех сообществ с присутствием смолевки поникшей отмечено высокое обилие *Rubus saxatilis*. На бечевниках вместе со смолевкой поникшей произрастают *Aster sibiricus*, *Allium schoenoprasum*, *Brachypodium pinnatum*, *Bistorta vivipara*, *Equisetum pratense*, *E. hiemale*, *Thymus taliijevii*, *Carex ornithopoda* и др. В сосняках с обилием 1—2 балла также встречаются *Arctostaphylos uva-ursi*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Cirsium heterophyllum*, *Lathyrus vernus*, с меньшим — *Aster alpinus*, *Bromopsis pumPELLIANA*, *Astragalus danicus*, *Botrychium lunaria*, *Dracocephalum ruyschiana*, *Pedicularis uralensis*, *Epipactis atrorubens*, *Cypripedium calceolus*, *Saussurea alpina*.

Ценогический ареал смолевки поникшей довольно узок. На Северо-Западе европейской части России (Карелия) вид встречается очень редко на незаболоченных лугах и опушках (Раменская, Андреева, 1982), в Подмосковье (центральные районы России) — в сухих борах, преимущественно в зеленомошной и брусничной группах типов леса (Рысин, Рысина, 1987) и южнее, в лесостепной зоне Украины и Молдавии. В Центрально-Черноземных областях, Поволжье, по данным Ю.Д. Клеопова (1990), смолевка встречается в составе кустарниково-дубовых разнотравных лесов, западнее (в Башкирии) — в березовых и сосновых лесах, по их опушкам, суходольным, поемным или степным лугам (“Определитель высших растений...”, 1988), в Башкирском Зауралье — в составе богаторазнотравно-ковыльных степей. В Сибири смолевка поникшая обитает в сухих остепненных борах травяных, травяно-осоковых и вейниковых (“Зеленая книга...”, 1996).

Морфологическое описание. Смолевка поникшая — многолетнее травянистое стержнекорневое растение с многочислен-

Таблица 13

Характеристика сообществ с присутствием *Silene nutans*

Вид	Номер описания*			
	1	2	3	4
Древесный ярус				
Формула древостоя	—	—	10С	10С
Высота, м	—	—	10—12	17—20
Сомкнутость крон	—	—	0,1	0,2
<i>Pinus sylvestris</i>			+	+
Подрост				
Высота, м	—	0,7—1,0	до 4—6	до 5
<i>Betula pubescens</i> .		Обильно	ед.	ед.
<i>Picea obovata</i>			ед.	
<i>Pinus sylvestris</i>		ед.	ед.	Редко
<i>Populus tremula</i>		Редко		Обильно
Кустарниковый ярус				
Высота, м	0,7—0,8	0,7—0,8	0,5—0,7	0,5—0,8
ОПП, %	до 10	5—7	10	15—20
<i>Betula humilis</i>			+	+
<i>Cotoneaster uniflorus</i>				+
<i>Juniperus communis</i>			+	+
<i>Lonicera pallasii</i>			+	+
<i>Spiraea media</i>				+
<i>Alnus incana</i>	+	+		
<i>Rosa acicularis</i>				
Травяно-кустарниковый ярус				
ОПП, %	35—40	35—40	30—35	55—60
<i>Silene nutans</i>	1	1	1	1
<i>Rubus saxatilis</i>	2	2	2	3
<i>Galium boreale</i>	2	1	1	1
<i>Thalictrum minus</i>	1	1	1	1—2
<i>Calamagrostis epigeios</i>	1	1	1	1
<i>Dianthus superbus</i>	1	1	1	1
<i>Poa pratensis</i>	1	1	1	1
<i>Ranunculus polyanthemos</i>	1	1	1	1
<i>Solidago virgaurea</i>	1	1	1	1
<i>Sanguisorba officinalis</i>	1	1	1	
<i>Anemone sylvestris</i>	1	ед.	1	
<i>Campanula rotundifolia</i>	1	ед.	1	

Продолжение табл. 13

Вид	Номер описания*			
	1	2	3	4
<i>Lathyrus pratensis</i>	1		1	1—2
<i>Geranium sylvaticum</i>		1	1	2—3
<i>Antennaria dioica</i>		1	1	1
<i>Melica nutans</i>		1	1	1
<i>Crepis sibirica</i>	1			1
<i>Gymnadenia conopsea</i>	1		1	
<i>Viola rupestris</i>		1	1	
<i>Erigeron acris</i>		1		ед.
<i>Festuca rubra</i>	ед.			1
<i>Polygala amarella</i>	ед.			ед.
<i>Plantago media</i>	2	1		
<i>Achillea millefolium</i>	1	1		
<i>Festuca pratensis</i>	1	1		
<i>Oberna behen</i>	1	1		
<i>Heracleum sibiricum</i>	1	ед.		
<i>Leucanthemum vulgare</i>	1	ед.		
<i>Tanacetum vulgare</i>	1	ед.		
<i>Trifolium pratense</i>	1	ед.		
<i>Poa alpina</i>	ед.	ед.		
<i>Alopecurus pratensis</i>	1			
<i>Aster sibiricus</i>	1			
<i>Taraxacum officinale</i>	1			
<i>Veronica longifolia</i>	1			
<i>Vicia sepium</i>	1			
<i>Prunella vulgaris</i>	1			
<i>Allium schoenoprasum</i>	ед.			
<i>Amoria repens</i>	ед.			
<i>Chamaenerion angustifolium</i>	ед.			
<i>Equisetum pratense</i>	ед.			
<i>Moehringia lateriflora</i>	ед.			
<i>Thalictrum simplex</i>	ед.			
<i>Vicia sylvatica</i>	ед.			
<i>Brachypodium pinnatum</i>		2		
<i>Hieracium laevigatum</i>		1		
<i>Thymus talijevii</i>		1		
<i>Bistorta vivipara</i>		ед.		

Продолжение табл. 13

Вид	Номер описания*			
	1	2	3	4
<i>Carex ornithopoda</i>		ед.		
<i>Equisetum arvense</i>		ед.		
<i>E. hiemale</i>		ед.		
<i>Vicia cracca</i>		ед.		
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>			1	2
<i>Carex digitata</i>			1	1
<i>Festuca ovina</i>			1	1
<i>Pedicularis uralensis</i>			1	1
<i>Pyrola rotundifolia</i>			1	1
<i>Saussurea alpina</i>			1	1
<i>Epipactis atrorubens</i>			1	ед.
<i>Cypripedium calceolus</i>			ед.	1
<i>Arctostaphylos uva-ursi</i>			2	
<i>Vaccinium uliginosum</i>			2	
<i>Aster alpinus</i>			1	
<i>Atragene sibirica</i>			1	
<i>Bromopsis pumpelliana</i>			1	
<i>Parnassia palustris</i>			1	
<i>Astragalus danicus</i>			ед.	
<i>Botrychium lunaria</i>			ед.	
<i>Melampirum sp.</i>			ед.	
<i>Cirsium heterophyllum</i>				2
<i>Lathyrus vernus</i>				1—2
<i>Angelica archangelica</i>				1
<i>Dracocephalum ruyschiana</i>				1
<i>Valeriana wolgensis</i>				1
Мохово-лишайниковый ярус				
ОПП, %	—	5—7	20—25	25—30
<i>Abietinella abietina</i>		+		
<i>Barbula unguiculata</i>		+		
<i>Brachythecium salebrosum</i>		+		
<i>Climacium dendroides</i>		+		
<i>Drepanocladus aduncus</i>		+		
<i>Hypnum lindbergii</i>		+		
<i>Hylocomium splendens</i>			+	+
<i>Pleurozium schreberi</i>			+	+

Вид	Номер описания*			
	1	2	3	4
<i>Cladina alpina</i>			+	
<i>C. rongiferina</i>			+	
<i>C. arbuscula</i>			+	

* Описание 1 (03.08.2001, Б.Ю. Тетерюк) — 64°53' с.ш.-51°30' в.д., левый берег р. Печорская Пижма, ниже устья руч. Нижний Каменный, травянистый бечевник в основании обнажений южной экспозиции; описание 2 (08.08.2001, Л.В. Тетерюк) — 64°56' с.ш.-51°32' в.д., левый берег р. Печорская Пижма, выше д. Верховская, закустаренный травянистый бечевник обнажений южной экспозиции; описание 3 (31.07.2001, Л.В. Тетерюк) — 64°45' с.ш.-51°20' в.д., левый берег р. Печорская Пижма, устье руч. Курейный, верхняя часть ЮЗ склона крутизной 25—30°; сосняк травянисто-лишайниково-зеленомошный; описание 4 (31.07.2001, Б.Ю. Тетерюк) — 64°53' с.ш.-51°30' в.д., левый берег р. Печорская Пижма, устье руч. Курейный, верхняя часть ЮВ склона крутизной 25—30°; сосняк травянистый.

ными генеративными и вегетативными побегами. Главный корень многолетний (сохраняется до конца жизни особи), незначительно утолщенный, деревянистый. Корневище несет большое число пазушных спящих почек. Вегетативные побеги, развивающиеся из них, с укороченными первыми междоузлиями, 2—3 удлинненными средними и укороченными последними междоузлиями, формирующими розетку из 3—5 пар продолговато-эллиптических или эллиптически-ланцетных листьев. Развитие их происходит по ди- и полициклическому типу. Генеративные побеги полурозеточные, высотой около 50 (до 70) см, короткоопушенные, наверху обыкновенно железистые, с 2—4 парами ланцетных заостренных стеблевых листьев, в пазухах иногда с укороченными побегами. Соцветие — закрытая брактеозная кисть (по: Кузнецова и др., 1992), длина которой составляет 17—18 (до 40) см. Цветки обоеполые, поникающие. По данным В.В. Бочанцевой и Е.В. Симачевой (1980), смолевка обладает определенной последовательностью созревания тычинок и рылец, что устраняет самоопыление: в первую очередь созревают тычинки наружного и внутреннего круга и только затем — рыльца. Плод — яйцевидно-коническая коробочка, около 1 см дл. и 0,5 см в диаметре, вскрывается 6 зубцами. Семена рассыпаются из коробочки вокруг материнского растения (автохория).

Онтогенез. Индивидуальное развитие смолевки поникшей изучено на основе материалов, собранных в северной изолированной популяции на р. Печорской Пижме. Описаны 3 периода и 8 возрастных состояний (рис. 20).

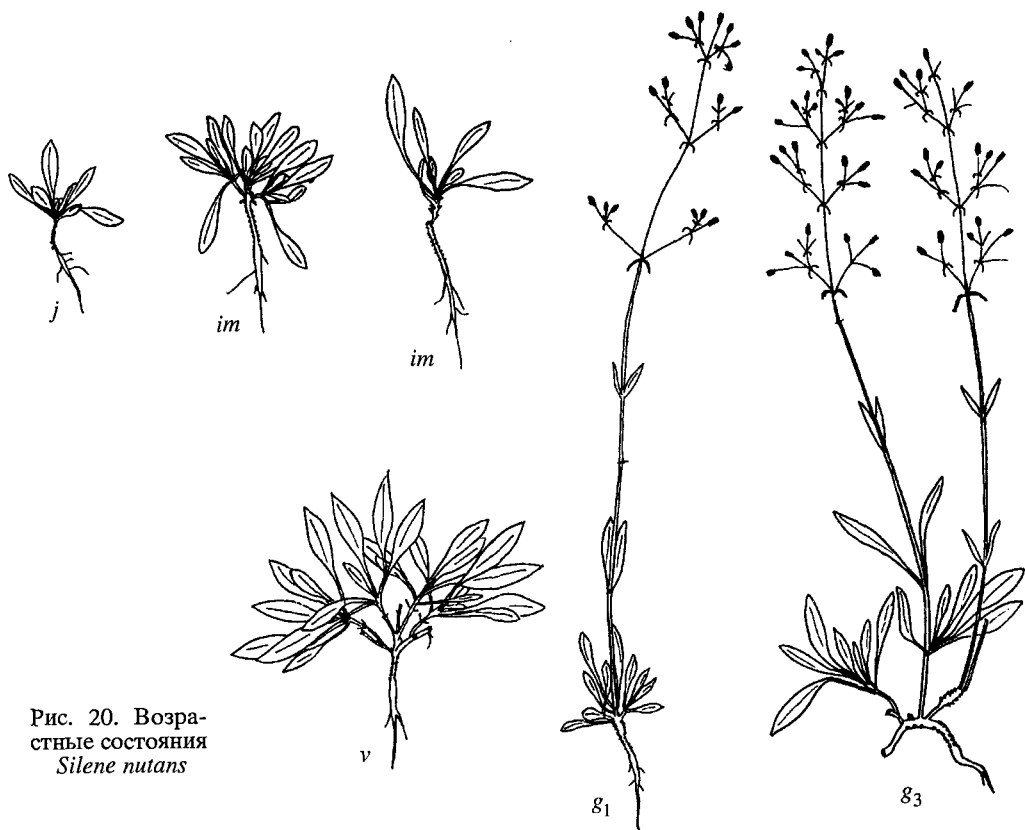


Рис. 20. Возра-
стные состояния
Silene nutans

Латентный период. Семена мелкие, округлой почковидной формы, немного сжатые с боков, 0,8—1,3 мм дл., 0,6—1,0 мм шир. Поверхность семян с острыми бугорками в рядах, с черными точками на их концах, светло- или темно-серого цвета. По данным М.Г. Николаевой с соавт. (1985), зародыш семени изогнут дугой и окружает мощный эндосперм. Прорастание надземное, семена имеют высокую всхожесть (98 %).

В прегенеративном периоде описаны четыре возрастных состояния.

Проростки появляются (в лабораторных условиях, в чашках Петри, при комнатной температуре, без предварительной обработки) на 3—4-й день, массовое прорастание происходит на 5—7-й день. Семядольные листья молодых проростков продолговатые, тупые на конце, 2—3 мм дл., около 0,7 мм шир. Гипокотиль до 3,5 мм дл., 0,3 мм в диаметре. Главный корень 1,0—1,1 см дл., покрыт волосками. Первичный побег ортотропный, розеточный. К моменту развития первых настоящих листьев (на 3—4-й неделе развития) размеры семядольных листьев достигают 4—4,5 мм дл. и 2 мм шир. В течение вегетационного сезона развиваются первые настоящие листья, семядоли отмирают и растение переходит в следующее возрастное состояние.

Ювенильные растения имеют главный розеточный побег. В первый год жизни особи на нем развиваются 3—7 пар молодых листьев с овальной листовой пластинкой на удлинённом черешке. Корневая система представлена разветвленным главным корнем. В пазухах семядольных и первых настоящих листьев закладываются почки открытого типа. Длина их составляет около 0,5 мм, диаметр до 0,3—0,4 мм (содержат около 3 пар листьев). В природе они остаются спящими в течение 5—6 лет, сохраняясь на корневище. В последующие годы жизни особи спящие почки корневища содержат более 6 пар листовых зачатков, их диаметр достигает 1,1 мм, длина — 0,9 мм. На побеге развивается по 2—3 пары продолговато-овальных заостренных листьев 2,5 см дл. и 0,6 см шир. Годичный прирост побега составляет 0,2—0,3 мм в год. С отмиранием листьев постепенно формируется корневище и начинает утолщаться главный корень. В культуре особи проходят это возрастное состояние в течение одного месяца.

В *имматурном* возрастном состоянии начинается ветвление особи. Вместе с главным розеточным побегом из верхних боковых почек корневища развиваются 1—3 боковых побега с удлинёнными средними междоузлиями, на конце — с розеткой (3—4 пары)

продолговатых заостренных листьев, 4—7 см дл. и до 1,5 см шир. На главном корне оформляется утолщение от 2 до 5 см дл. и 0,3—0,4 см толщ., которое в дальнейшем одревесневает; сформировано корневище с пазушными почками, содержащими 7—10 пар и более листовых зачатков (длина их составляет около 3 мм, ширина — 1,5 мм). В неблагоприятных условиях иногда наблюдали отмирание главного побега, его замещение боковым за счет развития последнего из пазушных почек и в результате — развитие имматурного побега с удлинёнными средними междоузлиями.

Для *виргинильных* особей характерно ветвление 2—4-го (и более) порядков, формирование “рыхлого куста” из побегов с удлинёнными средними междоузлиями. В розетках 3—4 пары листьев, продолговатые, острые или заостренные, 8—10 см дл. и 1,5—1,8 см шир.

К концу прегенеративного периода особи смолевки поникшей различны по габитусу и структуре побегов.

В генеративном периоде выделены три возрастных состояния.

Молодые генеративные особи характеризуются малой степенью развития корневой и побеговой систем. Корневище небольшой длины (2,0—2,5 см), сохраняется главный корень. Побеговая система состоит из 1—2 генеративных полурозеточных побегов, розеточная часть которых сохраняется или отмирает, и нескольких розеточных вегетативных побегов.

Средневозрастные генеративные особи имеют максимально развитую корневую и побеговую системы. Корневище до 4—5 см длиной, слаборазветвленное. Число генеративных побегов достигает 3—10, вегетативных розеточных — 20—25. Корневая система состоит из главного корня, утолщенная часть которого достигает 3—4 см дл., в диаметре — 0,5—0,7 см, и толстых шнуровидных боковых.

Старые генеративные особи образованы единичными вегетативными и генеративными (1—3) побегами, которые развиваются из пазушных почек эпигеогенного корневища (длина его достигает 6 см).

Особь постгенеративного периода (субсенильные, сенильные и отмирающие) в наших исследованиях не выявлены.

Состояние популяций. Изучение морфометрических параметров смолевки поникшей из трех ценопопуляций (их номера соответствуют геоботаническим описаниям, см. табл. 13) на обнажениях известняков р. Печорской Пижмы летом 2001 г. вида по-

казало, что высота генеративных побегов (по средним показателям для ценопопуляций) составляла от 43 до 52 см, длина соцветия — 17—18 см. На вегетативных побегах развивалось от 3 до 4 пар листьев 0,9—1,4 см шир. и 2,0—2,3 см дл. Годичный прирост таких побегов составлял от 0,4 до 0,8 см (табл. 14). Изучение изменчивости морфометрических показателей между популяциями (методом однофакторного дисперсионного анализа) не выявило достоверных отличий растений по числу листьев в розетках вегетативных побегов особей, числу генеративных побегов и длине листа. Небольшие, но значимые ($\alpha = 0,05$) различия выявлены по высоте генеративных побегов, годовому приросту вегетативных побегов, ширине листа. Последующий анализ с применением критерия Стьюдента (t) показал их возможную зависимость ($\alpha = 0,01$) от типа местообитания. Эти показатели сходны для особей ценопопуляций бечевников (ЦП 1, 2) и отличаются от аналогичных параметров растений в сосняке (ЦП 3). Генеративные побеги смолевки поникшей на бечевниках более высокие, однако годичный прирост вегетативных побегов особей и размеры (ширина) их листьев меньше.

За счетную единицу в популяционных исследованиях смолевки поникшей была принята особь. Численность изученных ЦП составляла от 100 до 500 особей (табл. 15). Семенной способ размножения и диффузное размещение особей обуславливают невысокую среднюю и экологическую плотность популяций, максимальная плотность — до 64 особей на 1 м².

Возрастные спектры ЦП были неполночленными, их максимумы во всех популяциях соответствовали группе молодых генеративных особей (рис. 21). По классификации, предложенной Л.А. Животовским (2001), из обследованных популяций две являются молодыми (ЦП 1, 3) и одна — зреющей (ЦП 2).

Для смолевки поникшей выявлено только семенное размножение. Наиболее активно оно протекало в зреющей ценопопуляции на бечевнике, где на одну генеративную особь приходилось до трех подрастающих.

Сезонное развитие. По классификации И.В. Борисовой (1972), смолевка поникшая — длительновегетирующий весенне-летне-осеннезеленый вид с периодом зимнего покоя. Цветет в июне—августе.

Консортивные связи. Смолевка поникшая — перекрестно-опыляемое растение. По данным М.И. Нейштадт (1957), ее опылителями являются ночные бабочки. Эти же бабочки из рода

Таблица 14

**Морфометрические показатели генеративных растений
Silene nutans на Печорской Пижме**

Параметр	Номер ценопопуляции		
	1	2	3
Высота побегов, см	51,98±1,832	49,1±1,880	43,40±1,485
	34—72	16—70,5	31—60
	17	21	19
Длина соцветия, см	18,14±0,880	17,38±1,267	18,32±1,255
	7,5—24,5	7,5—40,0	10,5—41,0
	23	40	38
Годичный прирост, см	0,50±0,038	0,45±0,043	0,76±0,048
	0,3—1,1	0,2—1,2	0,3—1,2
	37	49	35
Число листьев, шт.	7,2±0,35	8,4±0,40	7,4±0,37
	6—12	6—13	4—12
	24	25	27
Длина листа, см	7,19±0,331	7,15±0,299	7,95±0,396
	4,5—10,6	4,8—10,0	4,3—12,6
	22	21	27
Ширина листа, см	0,92±0,048	0,95±0,043	1,40±0,079
	0,6—1,5	0,6—1,5	0,7—2,8
	25	23	31
Число генеративных побегов, шт.	2,3±0,43	2,3±0,34	2,0±0,27
	1—10	1—8	1—6
	90	76	67

Diathecia кладут свои яички в завязь цветка. Из яиц выходят гусеницы,двигающиеся в полости завязи и питающиеся семяпочками. Когда они подрастают в достаточной степени, то прогрызают стенку завязи, выходят наружу и окукливаются. Для защиты от ползающих насекомых смолевка поникшая имеет приспособление в виде клейкой массы, покрывающей стебель, которое исчезает сразу же по окончании цветения.

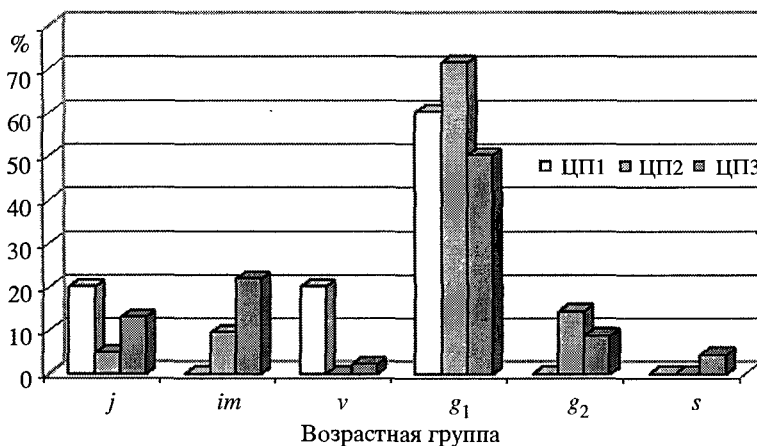
Категория охраны. В Республике Коми смолевка поникшая находится на северной границе своего ареала, редка и внесена в список растений “Красной Книги Республики Коми” (1998) с неопределенным статусом категории охраны в связи с отсутствием достаточных сведений о ее состоянии в природе. По результатам наших исследований рекомендовано перевести вид в категорию охраны 3 (R) — редкие.

Таблица 15

Популяционные показатели *Silene nutans* на Печорской Пижме

Параметр	Номер ценопопуляции		
	1	2	3
Численность особей, шт.	100—500	до 100	более 100
Размер популяции, м ²	600	120	250
Плотность размещения, шт/м ² :			
средняя	4,4	1,82	4,8
экологическая	12,0	5,6	10,7
максимальная	24,0	12	64
Возрастность	0,0836	0,2689	0,2159
Эффективность	0,2530	0,7251	0,5492
Индекс восстановления (по Жуковой)	3	0,2	0,7
Индекс замещения (по Жуковой)	3	0,2	0,7

Наши наблюдения также показали, что популяции смолевки поникшей находятся под воздействием такого антропогенного фактора, как сенокошение. Во второй декаде июля, когда у смолевки поникшей заканчивается цветение и начинают созревать семена, на Печорской Пижме обкашивают бечевники, которые составляют основную часть сенокосных угодий местного населения.

Рис. 21. Возрастные спектры ценопопуляций *Silene nutans* на р. Печорской Пижме

ЛЮТИК ДЛИННОЛИСТНЫЙ

Ranunculus lingua L. Овчинников, 1937, Фл. СССР, 7: 362; Александров и др., 1975, Опред. раст. Кировск. обл., 2: 37; Мартыненко, 1976 а, Фл. Сев.-Вост. евр. ч. СССР, 3: 30; Раменская, Андреева, 1982, Опред. выс. раст. Мурман. обл. и Карелии: 220; Князев, 1994 в, Опред. сосуд. раст. Ср. Урала: 204; Черепанов, 1995, Сосуд. раст. России и сопред. госуд.: 838; Овеснов, 1997, Консп. фл. Перм. обл.: 110. — Лютик длиннолистный (семейство Ranunculaceae — Лютиковые).

Географическое распространение. Евразийский бореальный вид. Ареал охватывает Европу, Средний и Южный Урал, юг Западной и Восточной Сибири ("Флора СССР", 1937; Meusel, 1964). В Европе распространен преимущественно в ее западной (кроме Пиренейского полуострова) и центральной (от средиземноморских островов; Причерноморья (без Крыма), Кавказа (приморские районы и долины рек) до Британских островов, южной Скандинавии, Соловецких островов и Камы) частях, на Урале — в бассейне рек Камы и Белой, в Сибири — в лесной и лесостепной зонах до верхнего Енисея, в Средней и Центральной Азии отмечены отдельные местонахождения (Овчинников, 1937; Мартыненко, 1976а; "Atlas florae ...", 1989).

На Северо-Востоке европейской части России отмечены отдельные местонахождения лютика длиннолистного, сосредоточенные в междуречье Онеги и Северной Двины, на побережье Белого моря и Соловецких островах. На территории Республики Коми отмечен (рис. 22) на реликтовых озерах Синдорское и Дон-ты, близ с. Троицко-Печорск и на р. Вычегда выше с. Усть-Кулом ("Флора Северо-Востока европейской части СССР", 1976).

Экология. Лютик длиннолистный произрастает преимущественно на заболоченных берегах и мелководных участках водоемов с торфянистыми и илистыми грунтами. По данным Л.Г. Раменского с соавт. (1956), в лесной зоне растет на средне- и силь-

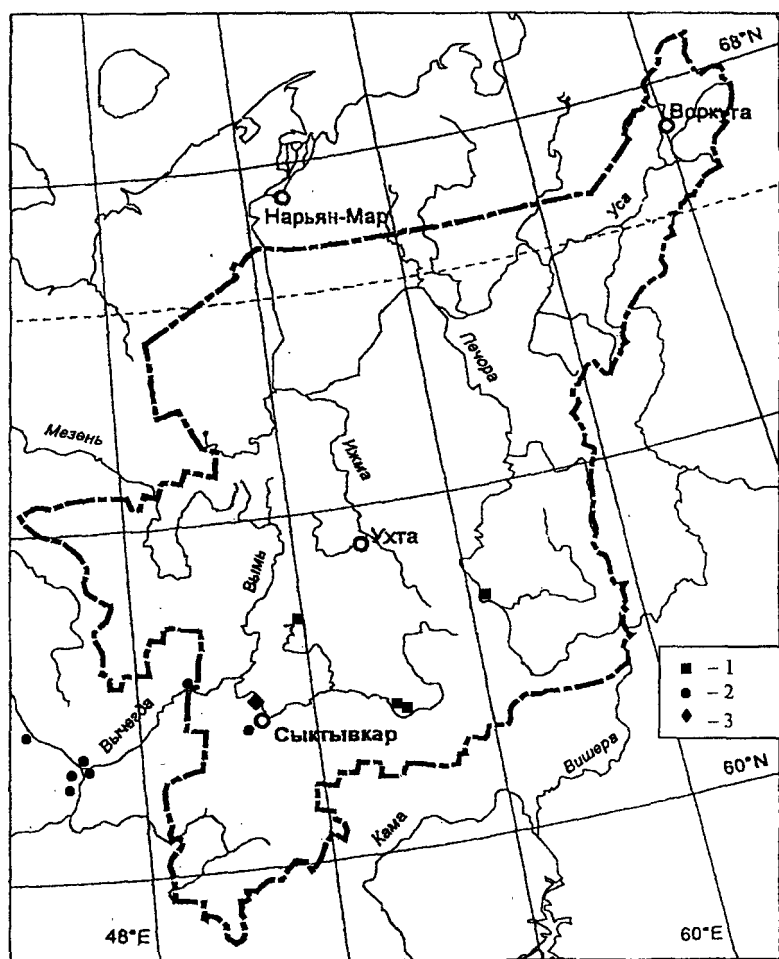


Рис. 22. Местонахождения *Ranunculus lingua* (1), *Melampyrum nemorosum* (2) и *M. cristatum* (3)

нообводненных болотах, в меньшем обилии — на сплавинах, в местообитаниях прибрежно-водной растительности. В степной зоне его экологическая амплитуда смещена в сторону большего влаголюбия, и он встречается в местообитаниях прибрежно-водной и водной растительности. Согласно эколобиоморфологической классификации макрофитов В.Г. Папченкова (1985), лютик длиннолистный относится к группе гигрогелофитов.

По отношению к режиму переменности увлажнения он достаточно стенотопен (Раменский и др., 1956): встречается в местообитаниях, режим водного питания которых характеризуется как переходный между средне- и переменнo-обеспеченным. Д.Н. Цыганов (1983) относит лютик длиннолистный по отношению к фактору переменности увлажнения почв к субконстантофильной, гемиконтрастофильной и субконтрастофильной экологическим свитам, которые индицируют условия относительно устойчивого, слабопеременного и умеренно переменного увлажнения.

Для местообитаний лютика длиннолистного характерны достаточно обеспеченные (реже бедные) азотом почвы, активная реакция среды (рН) которых лежит в пределах от 5,0 до 7,6. Данный вид требователен к свету: произрастает на открытых и полуткрытых пространствах (Цыганов, 1983).

Фитоценология. Лютик длиннолистный — характерный вид околотовных сообществ, которые образованы прикрепленными ко дну и возвышающимися над водой растениями. На территории Республики Коми он встречается в составе сообществ нескольких ассоциаций (табл. 16).

Ассоциация осоки водной с разнотравьем (*Caricetum aquatilis mixta herbosum*) (см. табл. 16, оп. 2, 3, 5, 10). Фитоценозы ассоциации насыщены видами гигрофильного разнотравья. В составе травостоя отмечено 22 вида. Сообщества однокорневые. Высота травостоя 90—110 см. Общее проективное покрытие (ОПП) — 50—100%, доминанта осоки водной (*Carex aquatilis*) — 20—70%. Довольно часты *Naumburgia thyrsiflora*, *Carex vesicaria*, *Comarum palustre*, *Lythrum salicaria*, *Sium latifolium*, *Lysimachia vulgaris*, *Ranunculus lingua* и др. Многие растения встречаются единично и с малым постоянством.

Ассоциация хвоща топяного с водными растениями (*Equisetetum fluviatilis aqui-herbosum*) (см. табл. 16, оп. 4, 9). Самая распространенная среди хвощовых сообществ на оз. Синдорское. Доминантом в ней является хвощ топяной (*Equisetum fluviatile*). Фитоценозы, относящиеся к этой ассоциа-

Таблица 16

Характеристика сообществ с участием *Ranunculus lingua* L.

Параметр	Номер описания									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Размеры пробной площадки, м ²	50	70	100	100	100	100	100	30	50	100
Механический состав грунта	т	пти	т	и	т	и	т	и т	т	т
Глубина, м	—	—	—	—	—	0,25	—	0,1	—	—
Консистенция грунта	вз	пл	вз	вз	пл	вз	вз	вз	вз	вз
Общее проективное покрытие, %	90	80	95	70	100	30	100	20	90	80
Древостой										
Формула древостоя	5ЕЗБ2С									
Сомкнутость	0,4									
<i>Picea obovata</i>	+									
<i>Pinus sylvestris</i>	+									
<i>Betula pubescens</i>	+									
Подрост										
Сомкнутость	0,4									
<i>Picea obovata</i>	+									
<i>Betula pubescens</i>	+									
<i>Sorbus aucuparia</i>	+									
<i>Salix lapponum</i>	+									+
Кустарники										
<i>Rosa acicularis</i>	+									
Травяно-кустарничковый ярус										
<i>Ranunculus lingua</i>	1	1	1	1	1	1	1	+	1	1
<i>Equisetum fluviatile</i>	1		1	3	1	1	+	1	2	2
<i>Carex aquatilis</i>		4	2	1	3	1		+	2	3
<i>Comarum palustre</i>	1		2		2	2	1		1	2
<i>Naumburgia thyrsiflora</i>	1		1	1	1		+	+	1	1
<i>Caltha palustris</i>	2		2		1		1		1	1
<i>Carex vesicaria</i>			2		3				1	1
<i>Phragmites australis</i>						2	5	2		2
<i>Lythrum salicaria</i>						2	1		1	1
<i>Scolochloa festuacea</i>				1					1	1
<i>Mentha arvensis</i>			1			+				
<i>Galium palustre</i>	1				1					
<i>Lemna trisulca</i>						+		1	+	
<i>L. minor</i>						+			+	
<i>Scutellaria galericulata</i>	1						1			

Параметр	Номер описания									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>Calamagrostis neglecta</i>									1	
<i>Potamogeton gramineus</i>				1						
<i>Menyanthes trifoliata</i>	2								+	
<i>Carex rostrata</i>			2							
<i>Sium latifolium</i>			1							
<i>Eleocharis palustris</i>		2								
<i>Sagittaria sagittifolia</i>								1		
<i>Cicuta virosa</i>				+						
<i>Nuphar pumila</i>								+		
<i>N. spenneriana</i>				2						
<i>Rorippa amphibia</i>				2						
<i>Calamagrostis purpurea</i>	2									
<i>Filipendula ulmaria</i>	2									
<i>Viola epipsila</i>	1									
<i>Ranunculus repens</i>	1									
<i>Carex cinerea</i>	1									
<i>C. caespitosa</i>	1									
<i>Cardamine pratensis</i>	1									
<i>Rubus humilifolius</i>	1									
<i>Pyrola media</i>	1									
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>	1									
<i>Paris quadrifolia</i>	1									
<i>Maianthemum bifolium</i>	1									
<i>Lathyrus palustris</i>	+									
<i>Tridentalis europaea</i>	1									

Примечание: т — торф, пт — песок, перекрытый слоем торфа и ила; и — ил; ит — заиленный торф; вз — вязкая; пл — плотная. Частное проективное покрытие видов приведено в баллах обилия Браун-Бланке (Becking, 1957) и их значения соответствуют следующим величинам: "+" — вид редок и имеет малое покрытие, до 1 %; 1 — 1—5 %; 2 — 5—25 %; 3 — 25—50 %; 4 — 50—75 %; 5 — 75—100 %.

Дата и локализация геоботанических описаний (автор Б.Ю. Тетерюк): описание 1 — 06.08.00, Княжпогостский р-он, окр. оз. Сиidor, р. Угьюм, 50 м вверх по течению от турбазы; описание 2 — 06.08.00, Княжпогостский р-он, окр. оз. Сиidor, устье р. Гудок; описание 3 — 06.08.00, Княжпогостский р-он, окр. оз. Сиidor, р. Угьюм, 3 км вверх от устья; описание 4 — 06.08.00, Княжпогостский р-он, окр. оз. Сиidor, устье р. Гудок; описание 5 — 06.08.00, Княжпогостский р-он, окр. оз. Сиidor, р. Угьюм, близ турбазы; описание 6 — 16.07.00, Усть-Куломский р-он, оз. Дон-ты, о. Сиверный; описание 7 — 16.07.00, Усть-Куломский р-он, оз. Дон-ты, о. Сиверный; описание 8 — 16.07.00, Усть-Куломский р-он, оз. Дон-ты, о. Сиверный; описание 9 — 13.07.99, Усть-Куломский р-он, оз. Дон-ты, о. Сиверный; описание 10 — 13.07.99, Усть-Куломский р-он, оз. Дон-ты, о. Сиверный.

ции, в состав которых входит лютик длиннолистный, произрастают на околотовдных участках с обогащенными органикой торфяно-илистыми вязкими грунтами. Грунты избыточно увлажнены. Общий флористический состав сообществ составляет 10—12 видов. ОПП составляет от 15 до 70%, чаще — 20—40%. Наиболее частой примесью к хвощу являются *Scolochloa festucacea*, *Eleocharis palustris*, *Potamogeton natans*; *Ranunculus lingua* в составе сообществ данной ассоциации встречается редко.

Ассоциация тростника обыкновенного (*Phragmites australis*) с хвощом (*Phragmitetum australis equisetosum*) (см. табл. 16, оп. 8). Сообщества приурочены к местобитаниям с илистыми грунтами. Растительный покров образован, как правило, 8—10 видами, одноярусный. ОПП сообществ составляет от 15 до 40%. В фитоценозах, локализующихся у уреза воды (в литоральной полосе), в составе сообществ принимают участие свободноплавающие или прикрепленные ко дну растения (*Nuphar pumila*, *Lemna trisulca* и др.).

Ассоциация тростника обыкновенного с сабельником (*Phragmitetum australis comarosum*) (см. табл. 16, оп. 6, 7). Травостои ассоциации двухъярусные, сформированы 8—10 видами. В верхнем ярусе господствует тростник обыкновенный, во втором — сабельник болотный (*Comarum palustre*). В сообществах часто встречаются *Lythrum salicaria*, *Carex aquatilis*, *Naumburgia thyrsoiflora*.

В лесных сообществах лютик длиннолистный встречается крайне редко. Отмечено его присутствие в составе заболоченного елового леса в пойме р. Идзъясью (см. табл. 16, оп. 1) и папоротничково-вахтового березняка близ с. Троицко-Печорск (Республика Коми). Сведения о биотопе приводятся по данным из этикетки к гербарному образцу, собранному и определенному 19.VII.1987 г. В.А. Мартыненко, С.В. Дегтевой и Г.В. Железновой. Образец хранится в Гербарии Института биологии Коми НЦ УрО РАН (SYKO).

Морфологическое описание. Лютик длиннолистный — летнезеленый вегетативно подвижный столонообразующий малолетник с однолетними удлинненными восходящими монокарпическими побегами. Корневая система взрослых особей представлена системой придаточных корней, которые образуются под основаниями узлов корневища (так называемые подузловые корни — Вебер, 1936, цит. по: Серебряков, 1952) и располагаются сплошным кругом, окаймляя весь узел.

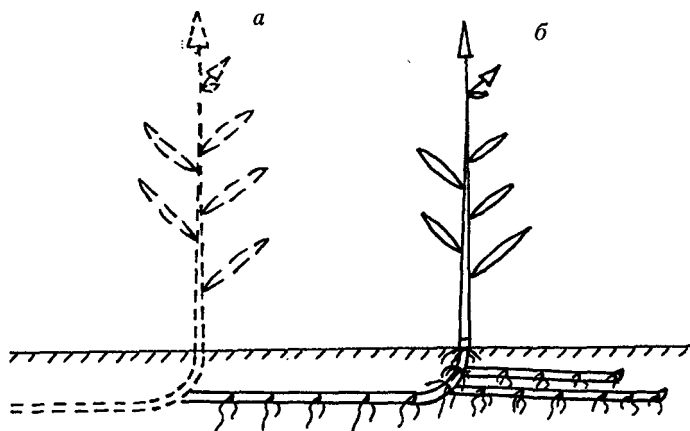


Рис. 23. Схема симподиальной системы побегов *Ranunculus lingua*:
а — прошлогодний столон, б — столон нынешнего года

Подземная часть побегов лютика длиннолистного представлена (рис. 23) системой симподиальных столонов (Kivenheimo, 1947) генераций двух лет: столоны предыдущего года и столоны нынешнего года. Толщина его столонов достигает 4—7 мм. Н.И. Нейштадт (1957) охарактеризовал подземную часть лютика длиннолистного как корневище с подземными побегами, под которыми он подразумевает столоны, образовавшиеся в период текущего вегетационного периода. Корневищем Н.И. Нейштадт (1957) называет столоны прошлогодней генерации. В паренхимной ткани столонов к осени накапливается крахмал, используемый в дальнейшем для развития ортотропного побега. Видимо, это обстоятельство и послужило основанием для ряда авторов (Овчинников, 1937; Нейштадт, 1957; “Макрофиты — индикаторы ...”, 1993; Лисицына, Папченков, 2000) считать подземные побеги лютика длиннолистного корневищами.

У генеративных побегов развивается два (редко один) столон длиной до 1 м, на которых имеются верхушечная и 6—7 (от 5 до 9) боковых пазушных почек. У вегетативных побегов образуется лишь один стolon длиной 0,4 (от 0,2 до 0,6) м с 4—5 боковыми и одной верхушечной почками. Отмечены случаи ветвления столона, когда, кроме верхушечной почки, развивалась и одна боковая. Из верхушечной почки подземного столона весной развивается один ортотропный побег. Иногда можно наблюдать

развитие двух и более побегов в том случае, когда дополнительно получают развитие и боковые почки. Ортотропные побеги, развившиеся из них, как правило, не цветут.

Надземная часть побегов в генеративном состоянии достигает 70—80 (100) см. Стебель прямой, цилиндрический, редко вверху слабо ветвистый, полый, почти голый или редко рассеянно-волосистый. Листорасположение очередное. Нижние листья черешковые, верхние — короткочерешковые или сидячие, прицветные сидячие. Длина черешка у каждого выше расположенного листа меньше нижележащих. Листовая пластинка удлинено-ланцетная, постепенно суженная кверху, заостренная. Срединная жилка листовой пластинки сильно выдающаяся с нижней стороны листа и покрыта прижатыми вверх направленными волосками. Длина листовой пластинки до 15—30 см, ширина — до 1—5 см. Край листа цельный или с редкими маленькими зубчиками. При основании листа суженные и затем расширяющиеся в стеблеобъемлющее, по краю пленчатое и наверху реснитчатое влагалище. Нижняя часть листа и черешок покрыты прижатыми волосками, верхняя часть листа голая или с редкими рассеянными волосками. Форма листа может варьировать в зависимости от экологических условий: от узколанцетных у особей, произрастающих в слабообводненных экотопах, до длинно-яйцевидных с сердцевидным основанием у плавающих вариантов (*var. aquatilis* — Рычин, 1948).

Цветки гемициклические, актиноморфные, крупные (3—4,5 см в диаметре), на длинных (до 10—12 см) цветоножках, одиночные или редко в рыхлых цимозных соцветиях из 2—3 цветков. Околоцветник двойной. Чашелистики раздельные, бледно-желтые, опушенные снаружи, 0,5—0,7 см дл. Венчик из пяти (редко более) свободных, обратояйцевидных, тупых, золотисто-желтых с внутренней и бледновато-желтых с наружной стороны лепестков. Пластинка нектарника овальная (дл. 1—1,5 мм). Многочисленные тычинки с длинными, слегка уплощенными нитями и неподвижными продолговатыми пыльниками. Цветоложе овальное, голое.

Плод — многоорешек. Плодики голые, гладкие, обратояйцевидные, несколько сжатые с боков, с узкой (2,5—3,2 мм дл.) пленчатой каймой по спинному краю и едва выраженной внизу по брюшной части, с прямым (до 0,8—1 мм дл.) крючковидно-загнутым носиком. Плодики лютика длиннолистного снабжены приспособлением к распространению в условиях повышенной

влажности. Семя защищено от намокания плотным эндокарпием и семенной кожурой. Под эпидермой находятся крупные воздухоносные пробковевшие клетки, которые образуют плавающий пояс (Агапова, 1980; Артюшенко, Федоров, 1986).

Состояние ценопопуляций. Популяции лютика длиннолистного обследованы на озерах Дон-ты и Синдорское, где вид встречается в осочнике (в околотовальной полосе), очень редко — в сырых лесах. Численность ценопопуляций этого вида достаточно разнообразна. Максимальная, более 1000 рамет, была отмечена для единственной ценопопуляции на оз. Синдорское. На оз. Дон-ты были встречены две достаточно многочисленных (500 особей и более) популяции, остальные состояли из небольшого числа растений (по 50—150).

Морфометрические показатели растений приведены в табл. 17. Высота побегов генеративных рамет лютика длиннолистного составляла от 73 до 99 см. Число цветков в соцветиях в основном достигало 2—3 (до 4). В большей части цветков завязывались семена: например, в наиболее многочисленной популяции (№ 5) коэффициент завязывания семян составил более 78,7 %.

Побеги у вегетативных рамет достигали в высоту 23—41 см. Значительная изменчивость этого признака (более 50 %) в некоторых популяциях (№ 1, 3, 4) обусловлена присутствием молодых вегетирующих побегов, длина которых составляет от 6—7 до 30 см. Взрослые вегетирующие побеги имеют большую высоту — до 40—50 (98) см.

Средняя плотность размещения растений в популяциях (табл. 18) — от 3,6 до 16,7 шт./м², экологическая плотность несколько выше — от 6 до 18,4 шт./м². Такая небольшая разница в показателях объясняется достаточно равномерным размещением рамет лютика длиннолистного в скоплениях.

Генеративных растений в популяциях от 68 до 79 %. Этот вид размножается в основном вегетативным путем, и зацветание его рамет можно рассматривать как показатель достаточно благоприятных условий для роста и развития.

По популяционным параметрам привлекают внимание две популяции (№ 3, 4), которые, скорее всего, находятся в наименее благоприятных условиях произрастания: они малочисленны, самая низкая плотность размещения растений, в возрастном спектре отсутствуют генеративные растения, что, возможно, связано с замедленным развитием рамет. Размеры побегов в этих популяциях значительно меньше, чем в остальных (см. табл. 17).

Таблица 17

Морфометрические показатели *Ranunculus lingua*

Параметр	Номер ценопопуляции*						
	оз. Дон-ты				оз. Синдорское		
	1	2	3	4	5	6	7
Высота побегов	41,0±4,91**	24,1±1,31	23,2±2,10	25,7±2,25	34,7±1,46	37,6±1,8	37,4±2,25
вегетативных ра-	6,0—98,0	14,0—37,0	7,0—54,0	7,0—57,0	5,0—72,0	21,0—63,0	4,0—66,0
мет, см	55	28	51	52	48	29	41
Длина листа ве-	—	—	—	—	—	13,6±0,54	11,4±0,5
гетативных ра-	—	—	—	—	—	7,5—22,0	4,0—17,5
мет, см	—	—	—	—	—	26	30
Ширина листа ве-	—	—	—	—	—	1,9±0,1	1,6±0,8
гетативных ра-	—	—	—	—	—	1,1—4,2	0,8—2,7
мет, см	—	—	—	—	—	32	33
Высота побегов	98,8±3,54**	79,4±1,94	—	—	73,6±1,54	—	81,3±1,2
генеративных ра-	65,0—117,0	65,0—84,0	—	—	40,0—91,0	—	63,0—96,0
мет, см	14	7	—	—	13	—	9
Длина листа ге-	—	—	—	—	—	—	17,3±0,35
неративных ра-	—	—	—	—	—	—	12,5—21,0
мет, см	—	—	—	—	—	—	13
Ширина листа ге-	—	—	—	—	—	—	2,3±0,05
неративных ра-	—	—	—	—	—	—	1,4—3,0
мет, см	—	—	—	—	—	—	14
Число цветков	2,4±0,2	2,6±0,2	—	—	1,6±0,1	—	—
на побегах гене-	1—3	2—3	—	—	1—4	—	—
ративных рамет,	26	21	44	—	—	—	—
шт.	—	—	—	—	—	—	—
Число плодов на	—	—	—	—	1,2±0,1	—	1,4±0,1
побегах генера-	—	—	—	—	0—4	—	1—2
тивных рамет,	—	—	—	—	73	—	36
шт.	—	—	—	—	—	—	—

* Номера ценопопуляций соответствуют следующим номерам геоботанических описаний табл. 16: 1 — оп. 7; 2 — оп. 9; 3 — оп. 6; 4 — оп. 10; 5 — оп. 3; 6 — оп. 1; 7 — оп. 5.

** Данные недостоверны при $P = 0,05$.

Благополучным можно считать состояние популяций № 1 и 2 на оз. Дон-ты и № 5 на оз. Синдорское (высокая численность, большой процент генеративных растений, высокая плотность).

Сезонное развитие. Лютик длиннолистный — летне-осенне-зеленое растение с периодом зимне-весеннего покоя. Вегетирует с конца мая до начала осенних заморозков. Цветение наблю-

Таблица 18

Популяционные показатели *Ranunculus lingua*

Параметр	Номер ценопопуляции						
	оз. Дон-ты				оз. Синдорское		
	1	2	3	4	5	6	7
Численность, побегов	Более 500	Более 500	150	100	Более 1000	Около 50	Более 100
Плотность, шт/м ² :							
средняя	7,3	16,7	6,9	3,6	10,3	—	11,6
экологическая	17,6	18,4	8,4	6	11,4	0,82	13,6
Степень генеративности, %	31,8	23,9	0	0	16,2	5	20,7

дается с середины июля до конца августа, массовое — в середине августа. Семена созревают в конце августа, осыпаются сразу после созревания.

Способы размножения и распространения. Для лютика длиннолистного характерны семенной и вегетативный способы размножения. Основным агентом распространения семян является вода. Для этого у семян лютика имеется ряд приспособлений (Агапова, 1980). В семенах под эпидермой находятся крупные воздухоносные опробковевшие клетки, образующие плавательный пояс. Попад в воду, семена способны переноситься течением на значительные расстояния. В условиях Республики Коми у лютика длиннолистного доминирует вегетативный способ размножения. К концу вегетационного периода из почек возобновления образуются 1—2 столона до 1 м длиной, и при условии успешной перезимовки весной из их верхушечных, а иногда и боковых почек развиваются новые побеги.

Меры по охране. Лютик длиннолистный включен в “Красную книгу Республики Коми” (1998) и имеет категорию охраны 3 (R). В Республике Коми произрастает на территориях комплексного заказника “Синдорский” (Княжпогостский р-он, окр. оз. Синдорское) и болотного заказника “Дон-ты” (Усть-Куломский р-он, окр. оз. Дон-ты). В ходе мониторинговых обследований в 2000—2001 гг. на территории памятника природы “Плесовка” (Усть-Куломский р-он, 18 км вверх по течению р. Вычегды, правый берег, окр. оз. Плесовка) местонахождение лютика длиннолистного не подтверждено.

АДОНИС СИБИРСКИЙ

Adonis sibirica Patr. in ex Ledeb. Бобров, 1937, Фл. СССР, 7: 530; Александров и др., 1975, Определ. раст. Кировск. обл., 2: 45; Мартыненко, 1976 а, Фл. Сев.-Вост. евр. ч. СССР, 3: 40; Князев, 1994 в, Определ. сосуд. раст. Ср. Урала: 210; Черепанов, 1995, Сосуд. раст. России и сопред. гос.: 820; Овеснов, 1997, Консп. фл. Перм. обл.: 115. — **Адонис сибирский, горицвет сибирский** (семейство Ranunculaceae — Лютиковые).

Географическое распространение. Распространение адониса сибирского связано в основном с Азией. Ареал этого растения с запада на восток простирается от Предуралья до бассейна р. Лены, от 57° до 131° в.д. на север — до 63° с.ш., а местами даже заходит за Полярный круг (севернее г. Жиганска), на юге он доходит до хр. Тарбагатай, проникая до 45°30' с.ш. и еще южнее, в горнолесные районы Монголии и Северо-Восточного Китая до отрогов хр. Досиньянлин (Пошкурлат, 1976). В европейской части России имеются только отдельные находки этого растения в Архангельской, Кировской (Баранова, 2000) и Вологодской областях, а также в юго-восточных районах Республики Коми, точнее — на Среднем Урале (Салмина, 1994; Овеснов, 1997).

Ареал адониса сибирского — типично дизъюнктивный, состоящий из пяти фрагментов: уральского, горноалтайского, кузнецко-обского, енисейско-ангарского и байкало-ленского. Чаще всего этот вид встречается в светлых лиственных, березовых и хвойно-мелколиственных лесах, нередко на выходах известняков.

Северная граница распространения вида в Республике Коми проходит по рр. Вычегде и верхней Печоре (рис. 24), отдельные местонахождения отмечены на рр. Илыч, Сойва, Ухта; в Архангельской области — на рр. Пинега, Юла, Вага.

Фитоценология. Адонис сибирский относится к лесостепной и боровой эколого-ценотической группе растений. В Республике Коми этот реликтовый вид встречается нечасто в лесах юж-

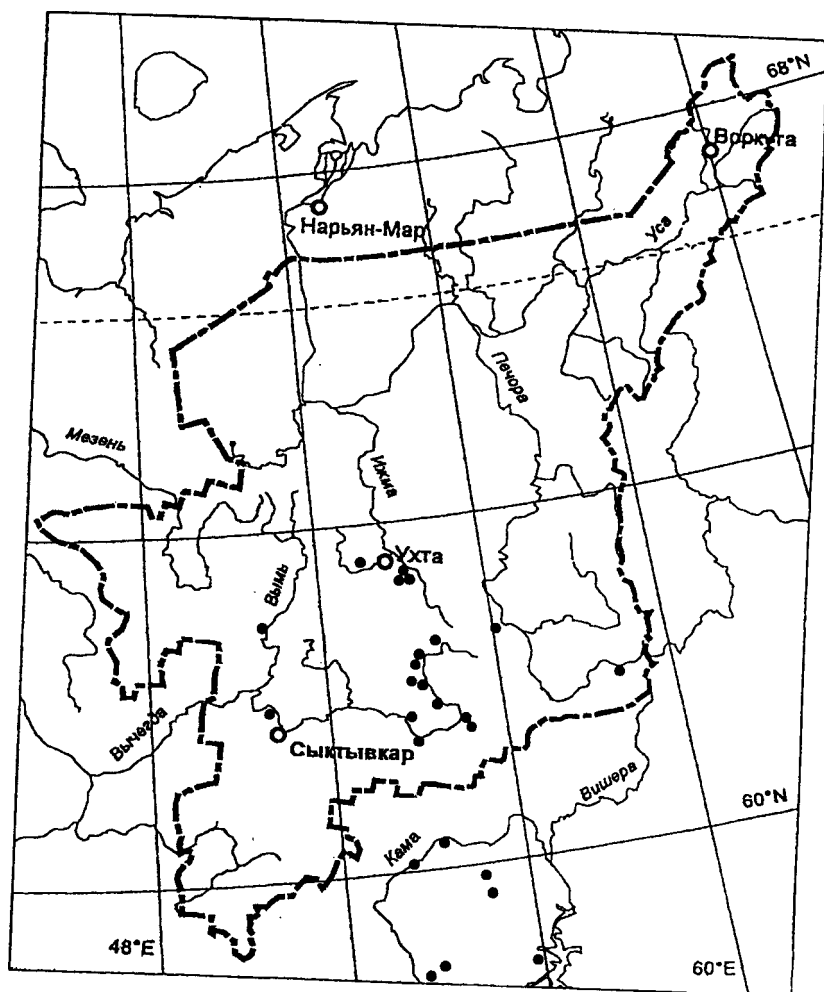


Рис. 24. Местонахождения *Adonis sibirica*

ной и средней подзоне тайги в ельниках разнотравных, лиственничниках, смешанных травянистых лесах, на сухих склонах, известняковых обнажениях, зарослей не образует. Ниже приводятся характеристики растительных сообществ с участием адониса сибирского (табл. 19).

Во флористическом памятнике “Пузлинский” вид отмечен в нижней части облесенного склона (переход от сосняка к пойменному ивняку). В древостое преобладают сосна и береза с примесью лиственницы, ели и осины. В кустарниковом ярусе — жимолость Палласа, можжевельник, шиповник иглистый, спирея средняя, волчье лыко. Общее проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса — 60 %, в нем встречаются 50 видов, из них наиболее ценотически значимы костяника, лабазник, аконит северный, герань лесная. Встречаемость адониса сибирского изменялась от 2,5 до 30 %.

В заказнике “Помоздинский” популяция обнаружена в ельнике разнотравном на известняковом обнажении на левом берегу р. Помоз. В подросте — ель, в подлеске преобладают жимолость Палласа, шиповник иглистый. В травяно-кустарничковом ярусе встречается 39 видов растений, из которых наиболее обильны герань лесная, брусника, чина весенняя, костяника и др. Встречаемость адониса сибирского в этой популяции составила 35 %.

В заказнике “Сойвинский” одна ценопопуляция адониса сибирского описана в смешанном сосново-березовом лесу с примесью ели и лиственницы. В подросте встречаются ель и кедр, в подлеске — можжевельник, жимолость Палласа, ива козья, спирея средняя. В травяно-кустарничковом покрове преобладают костяника, герань луговая, майник, кислица, скерда сибирская, звездчатка ланцетная, василистник малый. Частота встречаемости адониса сибирского — 55 %.

Вторая ценопопуляция адониса сибирского изучена в березово-еловом разнотравно-зеленомошном лесу. В древостое преобладает ель, значительно участие березы и осины, отмечены единичные деревья пихты, кедра и лиственницы. Травяно-кустарничковый ярус, наряду с обычными лесными видами — костяникой, звездчаткой ланцетной, чиной весенней, аконитом, включает редкие виды — пион уклоняющийся и др. Покров из зеленых мхов сплошной. Частота встречаемости адониса сибирского в ельниках низкая — 17,5 %.

Морфологическое описание. Адонис сибирский — многолетнее травянистое растение с толстым коротким корневищем. В

Таблица 19

Сводный список геоботанических описаний с *Adonis sibirica*

Вид	Номер описания*			
	1	2	3	4
Древесный ярус				
Формула древостоя	6Б1Е2Ол.с.1И	5Е3Ос2Б	4С4Б1Е1Л	8Е2Б+Ос.
Высота, м	18—20	20—22	15—18	13—15
Сомкнутость крон	0,2—0,3	0,6—0,5	до 0,4	0,4—0,5
<i>Betula pubescens</i>		+	+	+
<i>Picea obovata</i>		+	+	+
<i>Betula pendula</i>		+		+
<i>Populus tremula</i>		+		+
<i>Larix sibirica</i>			+	
<i>Pinus sylvestris</i>			+	
Подлесок (подрост)				
Высота, м				
Сомкнутость крон			до 0,1	
<i>Picea obovata</i>			+	
<i>Pinus sibirica</i>			+	
Кустарниковый ярус				
Высота, м	0,6—0,9	0,6—1,0	0,5—2,0	
ОПП, %	5—7	10—15		
<i>Juniperus communis</i>	+	+	+	
<i>Lonicera pallasii</i>	+		+	
<i>Spiraea media</i>	+		+	
<i>Daphne mezereum</i>	+	+		
<i>Ribes hispidulum</i>	+	+		
<i>Rosa acicularis</i>	+	+		
<i>Salix caprea</i>			+	
Лианы				
<i>Atragene sibirica</i>			+	+
Травяно-кустарниковый ярус				
ОПП, %	60	30—40		70
<i>Adonis sibirica</i>	ед.	ед.	ед.	ед.
<i>Geranium sylvaticum</i>	3	2	2	1
<i>Aconitum septentrionale</i>	2	2	ед.	1
<i>Rubus saxatilis</i>	ед.	1—2	3	2—3
<i>Lathyrus vernus</i>	ед.	1—2	2	2
<i>Fragaria vesca</i>	2	1	1	1
<i>Thalictrum minus</i>	1	1—2	1	1

Продолжение табл. 19

Вид	Номер описания*			
	1	2	3	4
<i>Galium boreale</i>	1	1	1	1
<i>Melica nutans</i>	1	1	1	1
<i>Carex digitata</i>	ед.	1	1	ед.
<i>Luzula pilosa</i>	ед.	ед.	ед.	1
<i>Maianthemum bifolium</i>	1	1		1
<i>Solidago virgaurea</i>	1	1	1	
<i>Lathyrus pratensis</i>	1	1		
<i>Melampyrum pratense</i>	1	ед.		
<i>Viola mirabilis</i>	ед.	1		
<i>Melampyrum sylvaticum</i>	1			1
<i>Filipendula ulmaria</i>	2			1
<i>Linnaea borealis</i>		1	1	1
<i>Trientalis europaea</i>		1	1	1
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>		1—2	1	1
<i>Vicia sylvatica</i>		1	1	
<i>Oxalis acetosella</i>		1	1	
<i>Ranunculus propinquus</i>		ед.	ед.	
<i>Paeonia anomala</i>		1—2		1
<i>Stellaria holostea</i>			1	2
<i>Coeloglossum viride</i>			ед.	ед.
<i>Crepis sibirica</i>			1	1
<i>Orthilia secunda</i>			ед.	1
<i>Amoria repens</i>	2			
<i>Elymus caninus</i>	2			
<i>Plantago media</i>	2			
<i>Achillea millefolium</i>	1			
<i>Botrychium virginianum</i>	1			
<i>Deschampsia cespitosa</i>	1			
<i>Geum rivale</i>	1			
<i>Leontodon autumnalis</i>	1			
<i>Leucanthemum vulgare</i>	1			
<i>Pimpinella saxifraga</i>	1			
<i>Plantago major</i>	1			
<i>Prunella vulgaris</i>	1			
<i>Pulsatilla patens</i>	1			
<i>Ranunculus acris</i>	1			
<i>Taraxacum officinale</i>	1			
<i>Trifolium pratense</i>	1			

Вид	Номер описания*			
	1	2	3	4
<i>Veronica chamaedrys</i>	1			
<i>V. officinalis</i>	1			
<i>Agrostis tenuis</i>	ед.			
<i>Antennaria dioica</i>	ед.			
<i>Botrychium lunaria</i>	ед.			
<i>Galium uliginosum</i>	ед.			
<i>Festuca ovina</i>	ед.			
<i>Parnassia palustris</i>	ед.			
<i>Pilosella officinarum</i>	ед.			
<i>Polygala amarella</i>	ед.			
<i>Pyrola media</i>	ед.			
<i>Vicia sepium</i>	ед.			
<i>Viola rupestris</i>	ед.			
<i>Astragalus frigidus</i>		2		
<i>Carex pediformis</i>		1		
<i>Equisetum scirpoides</i>		1		
<i>Actaea erythrocarpa</i>		ед.		
<i>Hieracium umbellatum</i>		ед.		
<i>Moneses uniflora</i>		ед.		
<i>Saussurea parviflora</i>			ед.	
<i>Aegopodium podagraria</i>				1
<i>Milium effusum</i>				1
<i>Trollius europaeus</i>				1
<i>Vicia cracca</i>				1
<i>Angelica archangelica</i>				ед.
<i>Equisetum pratense</i>				ед.
Мохово-лишайниковый ярус				
ОПП, %				35—40
Сфагновые мхи				
Зеленые мхи				дом.

*Описание 1 (9.07.2000, Л.В. Тетерюк, А.А. Кустышева, И.И. Полетаева) — 62°27' с.ш., 54°41' в.д., флористический памятник природы "Пузлинский", правый берег р. Пузлы, нижняя часть склона, переход между пойменным ивняком и смешанным сосново-березовым лесом; описание 2 (12.07.2000, Л.В. Тетерюк) — 62°12' с.ш., 54°10' в.д., флористический памятник природы "Помоздинский", левый берег р. Помоз, склон восточной экспозиции, смешанный мелколиственно-еловый травянисто-зеленомошный лес; описание 3 (23.06.2001, В.А. Мартыненко) — 62°45' с.ш., 55°50' в.д., флористический заказник "Сойвинский", окр. пос. Нижняя Омра, смешанный сосново-березовый лес с примесью ели и лиственницы, описание 4 (25.06.2001, В.А. Мартыненко) — там же, ельник травянисто-зеленомошный.

условиях Республики Коми побеги в начале цветения высотой 20—30 см, позднее, после отцветания, удлиняющиеся до 60 см, простые или ветвящиеся. Листья дважды-, реже триждыперисторассеченные ярко-зеленые (доли их линейно-нитевидные, около 1 мм шир.), листья в очертании овальные или треугольные, дл. 7,5—12,5 (среднее 9,5) см и шир. 4,0—13,0 (среднее 9,7) см, 6—20, чаще 9—12 на одном побеге, голые. Ниже располагаются 1—2 листа переходного типа со слабо развитой листовой пластинкой и 1—2 чешуевидных листа, сросшихся в короткую трубку, заметно отдаленных друг от друга, и, наконец, в основании 3—4 сильно сближенные чешуи (листья низовой формации), из которых 1—3 самые нижние чешуи не срастаются основаниями. Цветки крупные, золотисто-желтые, 4—6 см в диаметре. Чашечка пятилистная, голая, чашелистики гладкие, желтовато-зеленоватые, обратнойяцевидные, 20—30 мм дл. и 10—15 мм шир. Лепестки обратнойяцевидные, многочисленные (10—14), при основании они не имеют медовых ямок. Плоды сложные, состоящие из многочисленных (18—43, среднее 31,0) односемянных орешков, собраны в шаровидную головку, 10—12 мм в диаметре. Орешки голые, морщинистые, обратнойяцевидные, с пригнутым носиком.

В зависимости от местообитания адонис сибирский несколько меняет внешний облик. В ксерофильных условиях растения приземистые, со сближенными листьями, в мезофильных — они выше, сильнее ветвятся, имеют большое количество цветков (“Флора Северо-Востока...”, 1976)

Морфометрические показатели адониса сибирского из изученных нами популяций приведены в табл. 20. Высота растений изменяется в разных популяциях от 42 до 51,8 см, количество генеративных побегов колеблется в пределах 1—13 (в среднем 1,5—2,2), вегетативных — от 1 до 4 (в среднем 1,2—1,8). Наиболее крупные, хорошо развитые растения отмечены в смешанном лесу заказника “Сойвинский”. Обращает на себя внимание, что у особей этой популяции наблюдается ветвление генеративных побегов, поэтому на одном побеге имеются плоды на главном и бутоны и цветки на боковых.

Соматическое число хромосом $2n = 16$ (Лавренко, Сердитов, 1985).

Онтогенез. Онтогенез адониса сибирского подробно изучен Е.Л. Нухимовским (1997) на Алтае, где он произрастает в основном на опушках лесов и среди разреженных лесов, на суходоль-

Таблица 20

Морфометрические показатели *Adonis sibirica*

Показатели	Номер ценопопуляции*			
	1	2	3	4
Высота растений, см	51,8±1,5	42,3±1,7	50,2±3,7	51,8±1,0
	14,0—65,0	21,0—56,0	13,5—72,0	23,0—68,0
	14	22	35	17
Число генеративных побегов, шт.	1,5±0,3	2,2±0,6	1,7±0,4	1,7±0,2
	1—13	1—10	1—4	1—5
	87	106	74	59
Число вегетативных побегов, шт.	1,8±0,2	1,3±0,1	1,2±0,2	1,8±0,3
	1—4	1—2	1—2	1—4
	50	36	37	49
Число листьев на вегетирующих побегах, шт.	14,9±0,8	12,4±1,2	10,5±0,4	11,6±0,3
	7—19	4—26	8—16	6—20
	20	43	19	27
Длина листа, см	—	—	10,0±0,3	9,5±0,1
			7,5—12,8	6,0—12,5
			14	13
Ширина листа, см	—	—	12,1±0,4	9,7±0,2
			7,0—15,0	2,5—13,0
			16	22
Число цветков на растении, шт.	1,6±0,3	1,4±0,4	1,9±0,5	1,8±0,2
	1—6	1—4	1—4	1—5
	83	79	77	59

*Номер ценопопуляции соответствует номеру геоботанического описания в табл. 19.

ных лугах вдоль небольших горных рек и ручьев в нижнем и среднем поясах гор. Некоторые этапы онтогенеза изучены нами в Республике Коми.

Семена прорастают в конце лета или осенью в год созревания, реже весной, после однократной зимовки под снегом. По нашим данным, плодики зеленоватые, эллиптические, рассеянно опушенные орешки, дл. 0,33—0,41 (среднее 0,37) см, шир. 0,26—0,39 (среднее 0,33) см, легко осыпаются в недозрелом состоянии.

Прегенеративный период. Развитие растений из семян происходит очень медленно — в течение десятка и более лет. Проростки появляются неравномерно по времени в июле — сентябре текущего года, реже весной. Прорастание семян над-

земное; развернувшиеся семядоли (две) зеленые, голые, яйцевидные или эллиптические, 0,7—0,9 см дл. и 0,3—0,4 см шир., постепенно переходящие в черешки, сросшиеся основаниями; главный корень до 4 см дл.; гипокотиль 0,4—1,5 см дл., около 1 мм в диаметре.

После появления настоящего листа растение сохраняет семядоли с 1—4 настоящими более или менее рассеченными листьями и короткой стеблевой частью (0,1—5 см). Первый лист однократно трехрассеченный, с двух — или трехлопастными сегментами или лист трехлопастной нерассеченный, с коротким черешком. На гипокотиле и главном корне образуются поперечные складки (“морщинистость”), свидетельствующие об их контрактильности, которая в последующие годы заметно увеличивается.

Засыхание семядолей свидетельствует о переходе в ювенильное возрастное состояние. Длина одиночных надземных побегов 0,1—5 см. В начале развития придаточные корни на корневище не образуются. В последующие годы возобновление побегов ежегодное. Побеги состоят из корневища (гипогеогенного, эпигеогенного) из 1—2, чаще 2 метамеров с чешуевидными листьями низовой формации и почками возобновления в их пазухах. Надземная часть побега высотой 3—15 см, несет последовательно один сросшийся в трубку чешуевидный лист переходного типа и несколько листьев срединной формации. В очертании листа овальные или треугольные, 2,0—7,0 см дл. и 1,5—6,0 см шир., одинажды- или дваждыперисторассеченные с двух- или многолопастными сегментами. Из 2 (1—3) ежегодно образующихся пазушных зимующих почек на следующий год разворачивается лишь одна, а остальные становятся спящими или отмирают. Главный корень живой, до 15 см длиной, образуются придаточные корни. Небольшие некротические рубцы на корневище служат важным диагностическим признаком при определении его возраста и всего растения. В конце ювенильной фазы начинается отмирание главного корня. Высота одиночных надземных побегов до 25 см.

Основным признаком вступления в имматурное состояние является начало кущения. Высота надземных частей побегов достигает 30 см. На корневище образуется много придаточных корней. Имматурное состояние продолжается с 5—20 до 8—30 лет.

Генеративный период. Молодое генеративное возрастное состояние начинается с появлением репродуктивных побе-

гов на 8—15-м году. Корневище разветвленное, число ветвей не более 5. Нередко, минуя имматурное состояние, ювенильные особи преобразуются в генеративные. Надземные побеги прямостоячие, с одним верхушечным цветком в первые годы, до 40 см высотой. В почках возобновления с осени предшествующего цветению года заложены зачатки цветков. Корневая система состоит из придаточных корней, которые углубляются в почву на 15—40 см.

Средневозрастное генеративное состояние продолжается с 20—45 до 25—60 лет. В это время усложняется подземная часть, на корневище отмечается более 5 ветвей. С возрастом в благоприятных условиях существования (лесные луга, опушки низкогорных смешанных лесов) наблюдается обильное ветвление; куст компактный, высота прямостоячих надземных побегов 20—60 см. Корневище за счет обильного ветвления и радиального роста увеличивается в толщину. Некротическая партикуляция корневища усиливается; однако полной партикуляции еще нет. Корневище достигает до 10 см в диаметре.

Старое генеративное состояние продолжается с 25—60 до 70—80 лет. Материнская особь образует клон, представленный совокупностью нескольких (2—15) ежегодно или неежегодно цветущих дочерних растений. Клон в зависимости от условий существования образуется на 25—60-м году жизни. В неблагоприятных условиях произрастания (сильное затенение и т.д.) растения долгое время могут не куститься, ежегодно образуют по одному новому побегу или кустятся очень слабо. Нередки случаи, особенно у ослабленных растений, “перескакивания” через одно или даже несколько возрастных состояний.

Сенильное состояние продолжается не более 10 лет. Растение представляет собой отдельные вегетативные партикулы. Максимальная продолжительность жизни особи на Алтае около 70—90 лет (Нухимовский, 1997).

В природе адонис размножается семенным путем, о чем свидетельствует наличие всходов и ювенильных растений в изученных популяциях. В культуре размножается свежесобранными семенами. При посеве в середине июля всходы появляются через 25—40 дней. В первый год жизни растения развиваются неравномерно, часть их к концу вегетационного периода образует по одному настоящему листу, часть зимует только с семядольными листьями. При летнем посеве семена прорастают и следующей весной. На втором году жизни особи побеги имеют от одного до

Таблица 21

Показатели состояния ценопопуляций *Adonis sibirica*

Показатели	Номер ценопопуляции*			
	1	2	3	4
Обилие, баллы	ед.	ед.	ед.	ед.
Частота встречаемости, %	16,0	35,0	55,0	17,5
Численность, экз.	<100	<100	<100	>100
Средняя плотность популяций, экз./м ²	1,2	2,4	8,8	5,6
Степень генеративности, %	57,5	42,5	77,3	58,0
Число видов на пробной площади	50	39	28	30

*Номер ценопопуляции соответствует номеру геоботанического описания в табл. 19.

пяти настоящих листьев. Зацветают одиночные растения на третьем году жизни, а массовое цветение наступает у трехлетних растений.

Численность и возрастной состав популяций. Состояние ценопопуляций адониса сибирского было обследовано с использованием методики наблюдений за ценопопуляциями редких видов растений (Денисова и др., 1986). Популяция вида в памятнике природы "Пузлинском" немногочисленна, общее число растений не превышает 100 (табл. 21).

Средняя плотность размещения особей составляла 0,4—1,6 экз./м². Степень генеративности — 57,5 %, остальная часть растений вегетирует. Отдельные экземпляры адониса встречаются в разных сообществах, но выраженных скоплений не образуют. Обнаружено незначительное число проростков, что свидетельствует о наличии семенного возобновления этого вида.

Популяция в заказнике "Помоздинский" находится в критическом состоянии из-за крайне малой численности: общее число растений — менее 100 экз., средняя плотность — 2,4 экз./м². Частота встречаемости составляет 35%, степень генеративности особей несколько ниже, чем в рассмотренной выше популяции, и равна 42,5 % (см. табл. 21).

Наиболее благополучной является популяция адониса сибирского во флористическом заказнике "Сойвинский". Общая численность растений превышает 100 экз., отмечена высокая степень генеративности — 58,0%. Распределение растений в попу-

ляции неравномерное, частота встречаемости 17,5 %, средняя плотность — 5,6 экз./м². Состояние популяции в пределах заказника не обнаруживает признаков деградации.

Мероприятия по охране. Очень декоративное раноцветущее (“Красная книга СССР”, 1975; Горчаковский, Шурова, 1982 и др.), медоносное (Верещагин и др., 1959; Кучеров, Сираева, 1980) и ценное лекарственное растение. Из надземной части адониса сибирского выделены до 0,15% сердечных гликозидов (строфантин, цимарин, *k*-строфантин-β, конваллатоксин, адонитоксин), флавоноиды (ориентин и адонивернит), фитостерин, сапонины, а также пятиатомный спирт адонит (Максютова и др., 1975).

В целях сохранения этого ценного растения в природной флоре адонис сибирский включен в “Красную книгу Республики Коми” (1998) как вид с критическим уровнем численности, находящийся под угрозой исчезновения (первая категория охраны 1(Е)). В республике проходит северо-западная граница ареала. Охраняется в ряде комплексных и флористических заказников, во флористических памятниках природы.

Адонис сибирский введен в культуру в Башкирии, Республике Саха, Новосибирской обл. (Кучеров и др., 1987; “Дикорастущие травы...”, 1981; Мамаев, Князев, 1983). В условиях культуры образует мощные кусты, в диаметре достигающие 60 см. В период массового цветения одновременно цветет до 30 цветков. Декоративность кусты сохраняют до конца вегетации — середины августа. Для обильного цветения им требуется легкая почва, богатая органическими веществами и известью. Адонис растет медленно и очень чувствителен к пересадкам. Размножение семенами затруднено, так как они имеют низкую всхожесть, кроме того, часть семян прорастает только на второй год. Молодые растения растут медленно, зацветают только на четвертый-пятый год. Для сохранения генофонда этого редкого вида в условиях Республики Коми необходимо проводить исследования по введению его в культуру.

РОДИОЛА РОЗОВАЯ

Rhodiola rosea L. Борисова 1939, Фл. СССР., 9: 29; Мартыненко, 1976 г., Фл. Сев.-Вост. евр. ч. СССР, 3: 88; Раменская, Андреева, 1982, Опред. высш. раст. Мурман. обл. и Карелии: 252; Салмина, 1994, Опред. сосуд. раст. Сред. Урала: 240; Черепанов, 1995, Сосуд. раст. России и сопред. гос: 370; Овеснов, 1997, Консп. фл. Пермск. обл: 126; *Sedum roseum* (L.). Scop. — Крылов, 1931, Фл. Зап. Сиб., 6: 1407 — **Родиола розовая** (семейство **Crassulaceae** — **Толстянковые**).

Географическое распространение. Центр происхождения родового комплекса *Rhodiola* — Средняя Азия (Тянь-Шань, Памиро-Алай). Здесь встречается больше половины видов рода родиолы из флоры бывшего СССР (Борисова, 1939).

Родиола розовая — аркто-высокогорный вид с почти циркулярным ареалом. Обширность и разорванность ареала — определяющее условие эволюции этого вида (Коряк, 1977). Вид тундровой зоны, тундрового, альпийского и субальпийского поясов гор. Имеет горное происхождение (Раменская, 1983). В большей части своего ареала родиола розовая проявляет себя как высокогорный вид. Высотные границы распространения в горных районах в различных географических зонах варьируют от 900 до 4000 м над ур. м. В Арктике вид приурочен к морскому побережью.

Общее распространение: арктическое побережье Евразии, север Великобритании, Скандинавия, горы Центральной Европы, Малой и Средней Азии, Монголии, Китая, северные Японские острова, атлантическое и тихоокеанское побережья Северной Америки.

В настоящее время разорванный ареал родиолы розовой представлен на территории России следующими фрагментами: 1) южно-сибирский (Алтай, Тува, Саяны, Забайкалье); 2) дальневосточный (Зея-Бурея, Сихотэ-Алинь, Сахалин, Камчатка); 3) северо-восточно-сибирский (Чукотка, Анадырь, Корякия);

4) восточно-сибирско-арктический (низовья рек Оленек, Лена, арктическое побережье Якутии от р. Лены до р. Колымы, Ново-сибирские острова); 5) таймырский; 6) уральский; 7) побережье европейской Арктики.

На европейском Северо-Востоке в ареале родиолы розовой выделяются две части — уральская и арктическая (приморская), расположенная вдоль побережья Ледовитого океана (Филиппова, 1981). В Республике Коми вид особенно часто встречается на Урале, где из гольцового и горно-тундрового поясов спускается по долинам рек Кожыму, Косью, Сыне, Щугору, Илычу, Унье, верховьям Печоры в лесной пояс и лесную зону Предуралья (рис. 25).

В Мурманской и Архангельской областях родиола встречается на побережье и островах Белого и Баренцева морей. На побережье Баренцева моря по рекам поднимается от устья на 10—20 км и более (Шляков, 1959; Андреева, 1979).

Экология и фитоценология. Вопросам экологии и фитоценологии родиолы посвящена довольно обширная литература (Суров, 1965; Положий, Суров, 1971; Степанов, Крылов, 1973; Ревякина, 1973; Положий, Ревякина, 1976; Казаринова, 1975, 1977; Андреева и др., 1987). Оптимальные местообитания родиолы характеризуются обильным проточным увлажнением и наличием большого количества мелкозема (“Атлас ареалов...”, 1976). В горах растение приурочено к субальпийскому (подгольцовому) и нижней части альпийского (гольцового) поясов, встречается в верхней части лесного пояса (Положий, Ревякина, 1976). Произрастает на древних моренах, на каменистых и щебнистых склонах, в расщелинах по берегам ручьев и близ снежников, в моховых и щебнисто-лишайниковых тундрах, на каменистых участках подгольцовых лугов и редколесий, непосредственно под ледниками, поднимаясь до высоты 2700 м над ур. м. (Горчаковский, 1966; Суров, 1973).

Верхняя граница распространения родиолы розовой в Республике Коми расположена в гольцовом поясе Урала, нижняя — на Полярном Урале на высоте 150 — 200 м над ур. м., в предгорном тундровом и лесотундровом поясах, на Приполярном — на высоте 250 — 300 м, в лесотундровом или предгорном лесном поясах и на Северном — на высоте 300 — 400 м, в предгорном лесном поясе.

Вид встречается в растительных сообществах, формирующихся на скалах, в гольцовом поясе, на альпийских и субальпий-

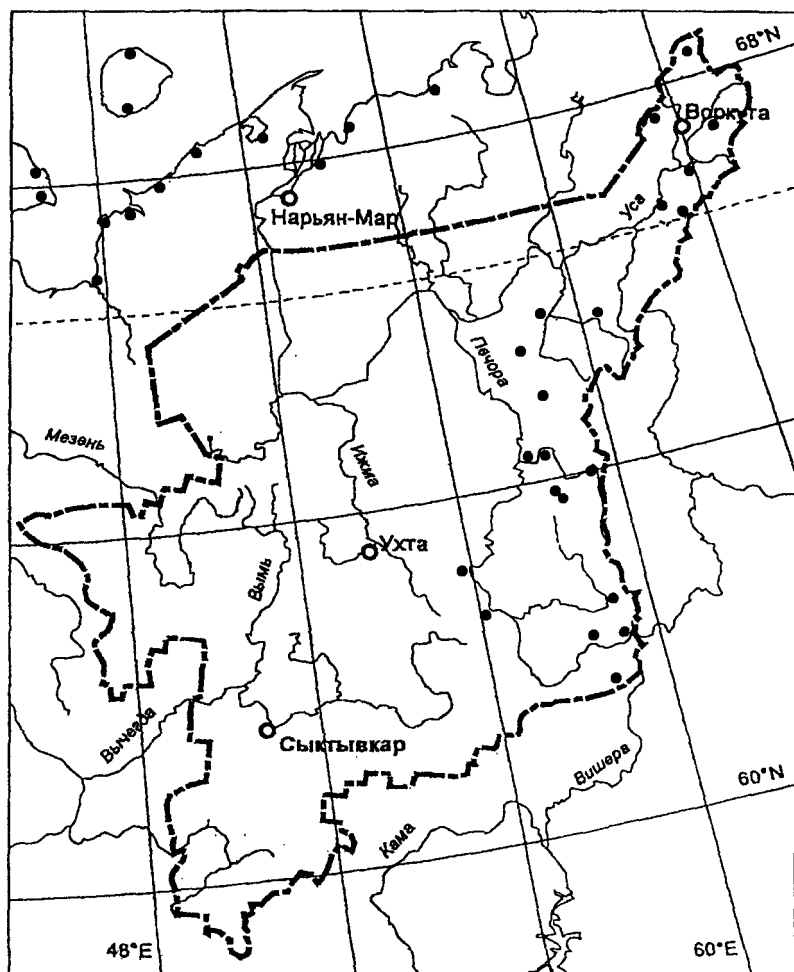


Рис. 25. Местонахождения *Rhodiola rosea*

ских луговинах горно-тундрового пояса, в притеррасной и прирусловой зонах речных долин и на островах. На выходах скальных пород, в трещинах скал и на их уступах скапливается мало-мощный слой торфа, обладающий способностью аккумулировать влагу, получаемую при таянии снега и во время дождей. По таким трещинам и уступам порой почти отвесных скал растет, часто образуя непрерывные заросли, родиола розовая. В тех случаях, когда трещины невелики, родиола растет единичными особями на моховых подушках. Она нередко является доминантом скальных флористических комплексов.

В гольцовом поясе растения произрастают в расщелинах скал на небольших участках скопления мелкозема. Кроме родиолы, здесь были отмечены *Festuca ovina*, *Cortusa matthioli*, *Pinguicula alpina*, *Dryas punctata*, *Campanula rotundifolia*, *Bistorta vivipara*, *Thymus talijevii*, *Woodsia alpina*, *Carex digitata*, *Dendranthema zawadskii*, *Tofieldia pusilla* и др.

На Урале на высотах порядка 700 м над ур. м. редколесья сменяются кустарничковыми и моховыми горными тундрами, среди которых широко распространены субальпийские и альпийские луговины, где также произрастает родиола. Формируются эти растительные сообщества на мелкоземистых осыпях и в местах скопления мелкозема. В горных тундрах родиола встречается вместе с *Bistorta major*, *Empetrum hermaphroditum*, *Festuca ovina*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Arctous alpina*, *Anemonastrum biarmense*, *Vaccinium uliginosum* и др. Субальпийские луговины представляют собой злаково-разнотравные сообщества, часто с высоким обилием *Veratrum lobelianum*. Почвы богаты органикой, хорошо дренируемые, с подтоком влаги. Мощность слоя мелкозема от нескольких до 30—50 см.

На альпийских луговинах из видового состава сообществ выпадает чемерица, доминантами становятся злаки и родиола. Нередко родиола встречается на альпийских злаково-разнотравных лужайках с *Festuca rubra*, *Calamagrostis purpurea*, *Poa pratensis*, *Trollius europaeus*, *Geranium sylvaticum* и др., на хорошо увлажненных участках в местах скопления мелкозема.

Островные, прирусловые и притеррасные ценопопуляции в долинах рек располагаются, как правило, рядом, но условия произрастания родиолы в них существенно отличаются. На островах низкого уровня почва песчаная, песчано-гравийная, хорошо дренируемая. Толщина годичного отложения деллювия составляет 5—10 см. Растения в этих условиях имеют ветвистый кау-

декс. В прирусловой части речных долин родиола встречается в ивняковых сообществах и на бечевниках. Почвы здесь супесчано-гравийные или суглинисто-гравийные, плохо дренируемые, местами с явлениями застоя, толщина наилка колеблется от 1 до 3 см. Растения имеют компактный каудекс. Здесь родиола произрастает вместе с *Salix phylicifolia*, *S. hastata*, *Hieracium laevigatum*, *Galium boreale*, *Lathyrus pratensis*, *Agrostis tenuis*, *Trollius europaeus*, *Angelica archangelica*, *Calamagrostis purpurea* и др. В притеррасной зоне механический состав почвы определяется смываемыми с террасы материалами. Почвы хорошо дренируемые, растения периодически испытывают дефицит влаги. Здесь, кроме родиолы, встречается значительное количество луговых и лесных растений: *Phalaroides arundinacea*, *Filipendula ulmaria*, *Geranium sylvaticum*, *Chamaenerion angustifolium*, *Carex atherodes*, *Crepis sibirica* и др.

Родиола обнаружена и в местообитаниях, возникших в результате антропогенного воздействия: это полосы мелкозема вдоль вскрышных канав и шахтных отвалов, под которыми были погребены растительные остатки; участки тундры с нарушенным растительным покровом; колеи вездеходов и машин, особенно там, где по ним течет вода; места выхода шахтных вод и скопления отходов в поселке (помойки, свалки, выгребные ямы). Во всех экотопах родиола выступала как пионер незанятых растительностью территорий.

Морфологические особенности. Родиола розовая — многолетнее травянистое растение. В зависимости от условий обитания меняется ее жизненная форма: на скалах и в прирусловых ивняках она хамефит по классификации Raunkiaer; на плато выравнивания при толщине слоя мелкозема 10 — 15 см или в прирусловых ивняках, где происходит отложение иловатой фракции, — гемикриптофит. В притеррасных зонах вследствие засыпания мелкоземом, смываемым с террас паводковыми или ливневыми водами, а в островных и прирусловых зонах — делювием, переносимым током вод; и на бечевниках, где почки возобновления втягиваются в почву в результате контрактильной деятельности корней, растение является криптофитом.

Система подземных органов родиолы состоит из мощного разветвленного деревянистого вертикального стеблекорня (каудекса) и массы боковых и придаточных корней. С поверхности каудекс гладкий, серовато-бежевый, покрыт кожицей золотисто-желтого цвета. Сырые корневища на свежем изломе белого

цвета, постепенно розовеющие, имеют запах розы. На каудексе в пазухах чешуевидных листьев находятся почки возобновления. В зависимости от условий местообитания форма и мощность корневой системы варьируют в широких пределах. Стеблекорень бывает простым или ветвистым. У ветвистого одревесневшие побеги хорошо заметны, явственно отделены друг от друга. Длина отдельных резидов больше их толщины в 2—10 раз. При полном срастании побегов образуется цельный или простой стеблекорень, высота отдельных его резидов равна или значительно меньше их толщины, они имеют уплощенную форму.

Частота встречаемости особей с различными типами каудекса значительно меняется в составе ценопопуляций в зависимости от степени связанности субстрата, на котором они произрастают. На скалах преобладают особи с простым стеблекорнем, а в притеррасных зонах и на островах — с ветвистым. Чем толще слой мелкозема в экотопе, тем больше в составе ценопопуляций особей с ветвистым каудексом.

Особь родиолы представляет собой систему монокарпических полурозеточных побегов, сменяющих последовательно друг друга. Продолжительность жизни отдельного побега — от заложения почки до отмирания — колеблется от одного месяца до 4—6 лет. Стебли простые, прямостоячие, отклоненные или изогнутые, от одного-двух до многочисленных (до 100 шт. на особь), округлые, толщиной до 5 мм и высотой 15—50 см. Листья очередные, многочисленные, зеленые или сизовато-зеленые, сидячие, косовверхнаправленные, от обратнойцевидных и эллиптических до ланцетных и продолговатых, по краям и на верхушке зубчатые (иногда цельнокрайние), 5—35 (среднее 22,2) мм дл. и 5—21 (среднее 9) мм шир. Нижние листья более мелкие, чем верхние. В основании побега находятся 4—6 чешуевидных листьев, треугольной или продолговато-ланцетной формы, коричневой окраски.

Одной из особенностей родиолы в местах естественного произрастания на севере является низкая степень генеративности особей — 6—8 побегов из 15—20. Наиболее часто это наблюдается у молодых генеративных особей. Большое влияние на снижение степени генеративности оказывает экологический фактор. Максимальное количество генеративных побегов на особи наблюдается в притеррасной зоне и на субальпийских луговинах. В крайних высотных пределах (в скальном и прирусловом местообитаниях) отмечается максимум удлинённых вегетативных побегов (табл. 22).

Таблица 22

**Степень генеративности особей родиолы розовой
в различных местообитаниях, %**

Местообитание	Приполярный Урал	Полярный Урал
Скалы	29,3	11,2
Альпийские луговины	44,8	37,9
Субальпийские луговины	45,9	44,8
Притеррасные зоны	48,3	35,1
Острова	35,2	42,0
Прирусловые зоны	43,0	41,8

Таблица 23

Длина генеративного побега родиолы розовой в различных экотопах, см

Местообитание	Приполярный Урал	Полярный Урал
Скалы	15,0±2,1	11,9±2,5
Альпийские луговины	18,7±1,9	16,3±2,1
Субальпийские луговины	37,5±2,0	29,7±1,9
Притеррасные зоны	43,4±2,2	36,5±2,4
Острова	36,5±2,5	25,6±1,9
Прирусловые зоны	18,6±2,1	16,7±1,5

Длина генеративных побегов значительно меняется в зависимости от условий произрастания и широтного положения ценопопуляции (табл. 23). На Урале достоверной разницы по данному показателю нет только между растениями скального и прируслового местообитаний.

Соцветие родиолы безлистное, с прицветным листом при основании, густое цимойдное, многоцветковое, щитковидное (Ревина и др., 1975, 1976; Андреева и др., 1987). Количество цветков в соцветии сильно варьирует — от 12 до 112 (Казаринова, 1977), от 54 до 124 (Нухимовский, Климахин, 1982), от 92 до 270 (Ревина и др., 1976).

Цветки четырех-, реже пятичленные (Ревина и др., 1975; Андреева и др., 1987). Е.Л. Нухимовский с соавт. (1987) выделил растения четырех типов: функционально-тычиночные, обоопольные, функционально-пестичные и пестичные. Функционально-тычиночные цветки имеют обычно по 4—6 чашелистиков и лепестков, отклоненные лепестки длиной 3—4,5 мм, 5—10, чаще 8

тычинок, 2—5 недоразвитых пестика, которые в два раза короче тычинок. У основания пестиков — небольшие язычкovidные нектарники. У обоеполых цветков 1—6 пестиков, 6—10 тычинок, 2—6 семязпочек в одной завязи. У основания каждого пестика развивается длинный язычкovidный нектарник. Функционально-пестичные цветки имеют 4 хорошо развитых пестика и стерильные тычинки, либо дополнительные пестики вместо тычинок. Большинство дополнительных пестиков неполноценно. Из-за щели в завязи семязпочки не защищены от высыхания и не могут образовывать полноценные семена. Пестичные цветки имеют косовверхнаправленные лепестки 2,5—4 мм дл., 3—6 пестиков 5—8 мм дл. (Андреева и др., 1987); рудименты тычинок полностью отсутствуют, в завязи 7—15 (Нухимовский и др., 1987) или 8—12 (Мандрик, Голышкин, 1973) семязпочек. Около каждого пестика по одному язычкovidному нектарнику. Чашелистиков и лепестков 3—6, чаще 4. Лепестки линейно-ланцетные, желтые или зеленоватые, венчик желтый, в два раза длиннее чашечки. У женских цветков лепестки значительно короче мужских — 2,5—3,5 мм. Цветоножки 3—10 мм, обычно длиннее цветка (Андреева и др., 1987).

Плод — многолистовка, состоит из одной-шести зеленоватых листовок, линейно-ланцетных, постепенно суженных в короткий, обычно отогнутый наружу носик, длина листовок 6—11 мм. Листовки имеют двухслойные стенки, в верхней находится пигмент, обуславливающий покраснение плодов при первых похолоданиях, нижний слой более плотный, кожистый (Борисова, 1939; Положий и др., 1985).

Семенную продуктивность определяли по числу генеративных побегов на единицу площади, среднему количеству листовок на побегах, семязпочек на один плод и сформировавшихся семян в листовках. Число семязпочек в листовке — относительно постоянный признак, остальные элементы сильно варьируют по годам, а также в зависимости от условий местообитания (табл. 24). По мере увеличения абсолютной высоты число генеративных побегов и образовавшихся листовок на побеге увеличивается, а сформировавшихся семян уменьшается. Выявлено, что в годы с более теплым и сухим летом семенная продуктивность родиолы розовой на один генеративный побег возрастает за счет большого количества сформировавшихся семян. Наиболее высокая семенная продуктивность вида установлена в субальпийских и притеррасных местообитаниях для средневозрастных растений.

Таблица 24

**Семенная продуктивность родиолы розовой в местах
естественного обитания на Приполярном Урале**

Местообитание	Число генеративных побегов, шт/особь	Количество семян на побеге, шт.	Семенная продуктивность особи, мг
Прирусловые зоны	2,3	252	9,8
Острова	3,4	22	31,2
Притеррасные зоны	5,8	445	97,3
Субальпийские луговины	1,2	911	77,7
Альпийские луговины	0,8	122	5,8

Соматическое число хромосом $2n = 22$ ("Хромосомные числа...", 1969).

Онтогенез и особенности развития в разных экотопах. Латентный период. Семена родиолы розовой на Печорском Урале отличаются значительным полиморфизмом по форме и окраске. Семена кверху суженные, обратнойцевидной, яйцевидной, удлинненно-яйцевидной, продолговатой и ланцетной форм. Соотношение семян различной формы специфично для каждой ценопопуляции. В субальпийских и альпийских популяциях горно-тундрового пояса преобладают особи с ланцетной формой семян, в горно-лесном поясе — удлинненно-яйцевидной и продолговатой, в наскальных — обратнойцевидной, в гольцовом поясе — продолговатой. Изменение формы связано, по-видимому, с числом семян в листовке: при максимальном количестве их форма меняется незначительно — от яйцевидной к удлинненно-яйцевидной, продолговатой, ланцетной, при уменьшении числа семян в листовке форма меняется до яйцевидной, овальной, обратнойцевидной. Поверхность семян продольно-ребристая.

Спектр окраски семян родиолы розовой по сравнению с литературными данными (Ким, Днепровский, 1973; Нухимовский, 1976; Положий и др., 1985; Андреева и др., 1987), кроме светло-коричневого, коричневого и темно-коричневого, дополнен еще зеленым, желтым и почти черным цветами. Он изменялся в зависимости от погодных условий — в теплом году был уже, чем в холодном. Количество светлоокрашенных семян, наоборот, было значительно больше в теплый год (13—60 % и 4—17% соответственно).

Линейные размеры семян родиолы розовой подвержены значительной изменчивости в зависимости от географических, эко-

логических и погодных условий в период их формирования (табл. 25). В теплые годы средняя длина семян ($1,80 \pm 0,04$ мм) значительно больше, чем в холодные ($1,40 \pm 0,04$ мм). Верхний предел ширины семян во все годы исследований был практически одинаковым (0,90—0,91 мм), нижний имел минимальные значения в холодный год (0,23 и 0,36 мм соответственно). В условиях холодной, влажной погоды наблюдалось уменьшение размеров семян, а в жаркую, засушливую — преобладание в составе образцов семян средних и крупных размеров. В целом линейные размеры семян родиолы розовой на Урале были меньше, чем в других частях ареала, и более тесно зависели от погодных условий в период их формирования.

Возможность семенного возобновления вида зависит от качества семян. Одними из основных показателей считаются масса 1000 семян и их всхожесть. Величина массы 1000 семян изменяется в зависимости от погодных условий в период формирования и их экологического происхождения. В холодный год размах изменчивости массы 1000 семян находился в пределах 74—131 мг, в теплый — 111—173 мг. Максимальные показатели отмечались в тех экотопах, где растения при максимуме развития имели минимальные показатели генеративности (прируловые зоны). Всхожесть семян, собранных в теплый год, находилась в пределах 31—82 % (средняя — 58%), в холодный — 19—64 % (средняя — 47%).

Для родиолы розовой характерен растянутый тип цветения, обусловленный разновременностью заложения генеративных побегов. Поэтому формирование и созревание семян происходят неодновременно. По типам покоя семена родиолы розовой с Урала разделены на четыре группы: 1) не имеющие покоя, способные прорасти сразу после отделения от материнского растения; 2) находящиеся в состоянии физического покоя, обусловленного водонепроницаемостью семенных покровов; 3) семена в состоянии физиологического покоя, вызванного недоразвитием зародыша; 4) находящиеся в состоянии комбинированного покоя, обусловленного недоразвитием зародыша и водонепроницаемостью семенных покровов. Нарушение физического покоя происходило в результате холодной стратификации, физиологического — в результате теплового прогрева семян, комбинированного — в результате последовательного прогрева и холодной стратификации. Разнокачественность семян по типам покоя определяется разновременностью цветения и плодоношения родиолы в различных местообита-

Таблица 25

**Размеры семян родиолы розовой в различных местообитаниях
в теплый (1) и холодный (2) годы, мм**

Местообитание	Длина	Ширина
Острова (2)	1,69±0,05	0,56±0,01
	0,93—2,33	0,29—0,77
	11,8	11,8
Прирусловые зоны (1)	1,88±0,07	0,61±0,02
	1,10—2,58	0,43—0,74
	18,0	25,2
Прирусловые зоны (2)	1,59±0,05	0,53±0,01
	0,90—2,21	0,26—0,90
	11,0	11,5
Притеррасные зоны (1)	1,54±0,06	0,57±0,02
	0,99—2,40	0,36—0,79
	24,6	18,9
Притеррасные зоны (2)	1,56±0,03	0,51±0,01
	1,04—2,13	0,33—0,69
	11,1	22,3
Субальпийские луговины (1)	1,84±0,04	0,56±0,01
	1,04—2,24	0,37—0,76
	9,6	10,6
Субальпийские луговины (2)	1,59±0,06	0,54±0,01
	0,98—2,46	0,31—0,87
	10,7	11,0
Альпийские луговины (1)	1,73±0,05	0,56±0,02
	1,21—2,17	0,36—0,84
	12,8	16,0
Альпийские луговины (2)	1,64±0,05	0,45±0,03
	0,80—2,30	0,26—0,71
	12,6	13,1
Гольцовый пояс (1)	1,83±0,05	0,59±0,01
	1,47—2,35	0,44—0,70
	12,4	11,5
Гольцовый пояс (2)	1,34±0,08	0,39±0,02
	0,89—1,81	0,23—0,54
	15,2	14,4
Скалы (2)	1,09±0,05	0,52±0,01
	0,90—2,10	0,31—0,71
	14,5	12,0

Таблица 26

Всхожесть семян родиолы розовой разного срока хранения, %

Местообитание	Срок хранения семян	
	1 год	3 года
Острова	69,6	55,8
Прирусловые зоны	49,5	31,3
Притеррасные зоны	47,8	18,5
Субальпийские луговины	40,9	31,7
Альпийские луговины	45,7	16,2

ниях, у разных растений одной ценопопуляции и даже в пределах одной особи и одного соцветия, а также погодными условиями в период формирования и созревания семян.

Исследования жизнеспособности семян родиолы розовой показали, что семена, собранные на Урале, сохраняют всхожесть в течение нескольких лет (табл. 26). На основе литературных данных (Нухимовский, 1974; Филиппова, 1981, 1990) и результатов собственных исследований (Фролов, Полетаева, 1998) на европейском Северо-Востоке для родиолы розовой выделены следующие возрастные состояния (рис. 26).

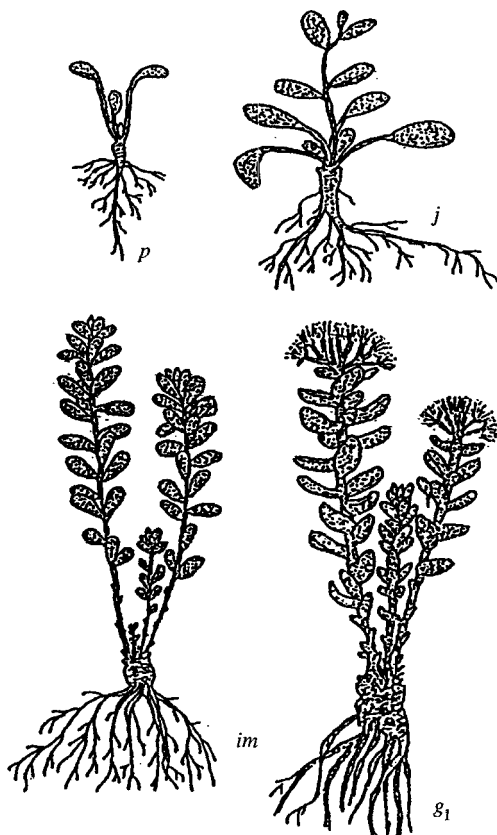
1. Прегенеративный период: а) проростки (p) — особи, имеющие две семядоли, гипокотиль, переходящий в тонкий главный корень длиной 3—4 см, один-три придаточных корня, отходящих от гипокотили, и особи, имеющие, кроме семядолей, один-два настоящих листа; б) ювенильные (j) — особи, имеющие один вегетативный побег возрастом 1—10 лет; в) имматурные (im) — кустящиеся особи в вегетативном состоянии без следов партикуляции на каудексе; г) взрослые вегетативные (v) — кустящиеся особи в вегетативном состоянии со следами партикуляции в различной степени.

2. Генеративный период: а) молодые генеративные особи (g_1) — кустящиеся генеративные растения, не имеющие следов партикуляции; б) средневозрастные генеративные особи (g_2) — кустящиеся генеративные растения, у которых партикулирующая часть каудекса составляет менее 50 %; в) старые генеративные особи (g_3) — кустящиеся генеративные растения, у которых партикулирующая часть каудекса занимает более 50 %.

3. Постгенеративный период: сенильные особи (s) представлены кусочками партикул, на которых образуются оди-

Рис. 26. Возрастные состояния *Rhodiola rosea*:

p — проросток, *j* — ювенильное, *im* — имматурное, *g₁* — молодое генеративное



ночные вегетативные побеги, несущие один-два листа.

Исследования возрастного состава ценопопуляций на Приполярном Урале проводились в 1991—1992 гг. Все шесть обследованных в 1991 г. ценопопуляций, по классификации А.А. Уранова (1975), нормальные, но не полночленные. В ценопопуляциях отсутствуют (рис. 27) проростки и ювенильные растения, что обусловлено периодичностью плодоношения и появления всходов. Анализ собранного материала по возрастному состоянию позволил установить взаимосвязь между уровнем жизненного состояния растений родиолы в различных экологических условиях и возможностью восстановления естественных зарослей.

Численность и возрастной состав ювенильных растений в составе ценопопуляций позволяют судить об эффективности семенного возобновления растений родиолы в различных экологических условиях (см. рис. 26). Массовое семенное возобновление наблюдается при сочетании высокой семенной продуктивности с дружным прорастанием семян и выживаемостью проростков. Соотношение между особями различных возрастных состояний прегенеративного периода отражает взаимосвязь этих показателей.

Отсутствие в составе островных, прирусловых и притеррасных ценопопуляций проростков и ювенильных растений свиде-

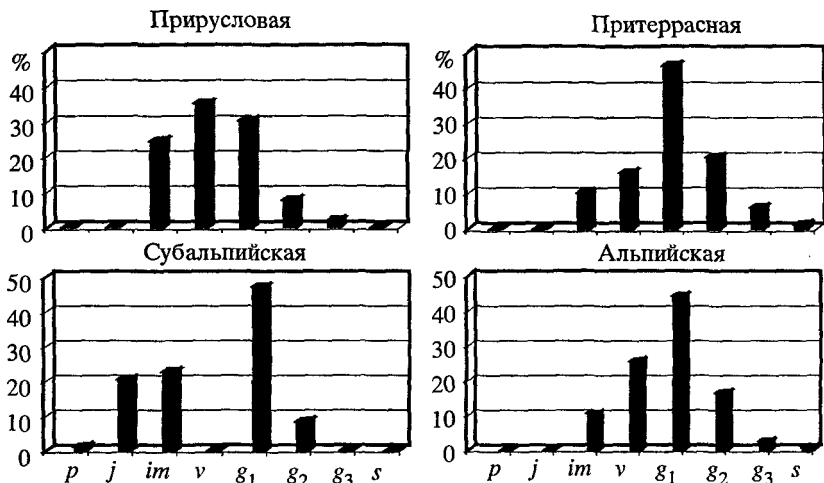


Рис. 27. Возрастные спектры ценопопуляций *Rhodiola rosea* в 1991 г.

тельствует о слабой интенсивности семенного возобновления родиолы в этих экологических условиях в 1986—1990 гг. (см. рис. 27). Это подтверждается наличием в составе указанных ценопопуляций большого числа особей вегетативного происхождения. Однако полностью отрицать возможность семенного возобновления в данных условиях нельзя из-за присутствия в составе ценопопуляций 5—6-летних имматурных и молодых генеративных особей семенного происхождения. Вероятно, обильное плодоношение в этих местообитаниях бывает периодически.

Отсутствие проростков и ювенильных особей в составе ценопопуляций субальпийских луговин связано, с одной стороны, с периодичностью плодоношения, а с другой — с наличием грубой подстилки из неразложившихся стеблей чемерицы и самой родиолы. В этих сообществах осенью происходит массовое отмирание надземной массы побегов, в результате чего поверхность почвы покрывается слоем подстилки толщиной 1—3 см. Грубые стебли, составляющие подстилку, сохраняются в неразложившемся состоянии до июля следующего года.

Подобное явление наблюдается и на альпийских луговинах, только подстилка здесь состоит из стеблей злаков и родиолы. На задерненных участках проростки родиолы отсутствуют. Они встречаются на обнаженном мягком рыхлом субстрате, на

скоплениях мелкозема между камнями, на выбитой обнаженной почве.

В гольцовом поясе отсутствие проростков и ювенильных особей обусловлено периодичностью плодоношения растений и погодными условиями вегетационного периода. В 1991 г. наблюдалось обильное плодоношение, но в 1992 г. прорастание семян в этом местообитании практически не наблюдалось, потому что снег сошел здесь очень поздно — во второй половине июля.

Участие имматурных особей в ценопопуляциях характеризует темпы развития растений. Чем быстрее юношеские растения превращаются во взрослые, тем меньше относительная численность ювенильной группы. Происходит это в условиях, близких к экологическому оптимуму (Работнов, 1950). Минимальное количество имматурных особей совпадает с максимумом генеративных. Ухудшение условий обитания приводит к увеличению количества имматурных особей в ценопопуляции и замедлению их развития (прирусовая ценопопуляция и ценопопуляция, возникшая на местах с нарушенным растительным покровом и уплотненной почвой).

Относительная численность вегетативных растений в исследованных популяциях колебалась в зависимости от экологических условий в пределах 16—35 % (больше всего их в прирусовых ценопопуляциях), а далее снижалась в островной, гольцовой, притеррасной, альпийской и субальпийской экологических нишах.

Важнейшим показателем жизненного состояния вида в растительном сообществе является относительная численность генеративных особей (Работнов, 1950; Трулевич, 1960; Уранов, 1960): чем больше участие генеративных особей в ценопопуляции, тем благоприятнее условия существования вида, тем ближе они к экологическому оптимуму. Если расположить исследованные природные ценопопуляции родиолы в порядке уменьшения численности генеративных особей, то получается следующий ряд: 1) субальпийские ценопопуляции, в которых доля генеративных особей от общего числа взрослых растений составляет 73 %; 2) притеррасные — 63%; 3) альпийские — 56%; 4) гольцовые — 44%; 5) островные — 40% и 6) прирусовые — 29 %. Этот ряд соответствует ухудшению условий существования родиолы на Приполярном Урале.

Помимо количества генеративных растений, важен и их качественный состав, т. е. относительное участие особей всех трех

возрастных состояний и соотношение особей семенного и вегетативного происхождения (см. рис. 27).

В островных ценопопуляциях доля генеративных особей составляет 40 % от общей численности. Семена дают в основном молодые генеративные особи, составляющие 76 % от общей численности генеративных растений. Каждая особь имеет один-два генеративных побега, несущих соцветия из 8—15 цветков. После плодоношения наблюдается перерыв в цветении. Семенное возобновление в островных ценопопуляциях ограничено численностью генеративных особей, периодичностью их плодоношения по годам и низкими показателями семенной продуктивности.

В прирусловых ценопопуляциях доля генеративных особей составила 29 % от общей численности. Несмотря на более крупный по сравнению с островными габитус растений, семенное возобновление не имеет практического значения, и ценопопуляция существует за счет поступления зачатков извне и партикуляции средневозрастных и старых генеративных особей. Вследствие этого здесь отсутствуют сенильные особи.

В притеррасных ценопопуляциях доля генеративных особей составляет 63 % от общей численности, из них 70 % молодые. Семенное возобновление в этих экологических условиях обусловлено мощным развитием молодых генеративных особей и их высокой семенной продуктивностью. В данных условиях происходит быстрое развитие растений на начальных этапах онтогенеза. Ценопопуляции в этих местообитаниях очень устойчивы.

В субальпийских ценопопуляциях доля генеративных особей составляет 73 % от общей численности. Основная их масса (85 %) семенного происхождения, что обусловлено хорошим семенным возобновлением. Молодые и средневозрастные генеративные особи имеют мощное развитие, выражающееся в большой высоте растений (30—50 см), крупном соцветии, высокой степени генеративности (60—90 %). Все это свидетельствует об оптимуме условий для развития растений в данных экологических условиях.

В альпийских ценопопуляциях доля генеративных особей составляет 56 % от общей численности. Основная их масса (86 %) семенного происхождения, качественный состав генеративной группы близок к субальпийской ценопопуляции, однако габитус растений значительно меньше.

В гольцовом поясе доля генеративных особей снижается до 44 %. В составе ценопопуляций преобладают слаборазвитые

особи с низкой семенной продуктивностью, обусловленной невысокой генеративностью особей (10—25 %), многие из которых цветут, но не плодоносят. Происходит замедление ритма развития растений.

Качественный состав генеративной группы находится в тесной зависимости от местообитания: чем полнее представлены в ценопопуляциях все возрастные состояния и чем больше среди них особей семенного происхождения, тем ближе условия существования родиолы розовой к экологическому оптимуму.

Сенильные растения представлены незначительным количеством особей (около 1 %) в притеррасной, субальпийской и гольцовой ценопопуляциях, где решающее значение имеет семенное возобновление.

Погодные условия вегетационного периода 1991 г. на Приполярном Урале были благоприятны для цветения и плодоношения побегов родиолы. Это повлияло на спектр возрастного состава обследованных в 1992 г. ценопопуляций. В составе спектров резко возросла доля проростков и ювенильных особей (рис. 28). Исключение составляли прирусловые бечевниковые, гольцовые и альпийские ценопопуляции. Небольшое количество проростков в прирусловом местообитании обусловлено тем, что основная масса семян была вынесена паводковыми водами. Отсутствие или незначительное количество проростков в альпийском и гольцовом местообитании обусловлены поздним сходом снега, — семена просто не успели прорасти (см. рис. 28). Максимальное количество проростков и ювенильных особей отмечено в ценопопуляциях на субальпийских луговинах, причем основная масса особей (15—21 %) находилась в состоянии проростков.

В островных ценопопуляциях часть семян была вымыта паводковыми водами, а сохранившиеся проросли позднее, чем на субальпийской луговине. Кроме того, онтогенетическое развитие растений шло здесь более медленными темпами. В притеррасной ценопопуляции доля ювенильных растений была немного больше, чем в островных, но ритм их онтогенетического развития близок к ритму растений в субальпийских сообществах.

В большинстве ценопопуляций иматурные особи имели возраст от 2 до 7 лет. Доля вегетативных особей достигала максимума в прирусловых местообитаниях — 18—25 %. Во всех исследованных ценопопуляциях отмечено 39—65 % генеративных особей. Оптимальные условия произрастания родиолы, при которых наблюдается сочетание высокой доли генеративных осо-

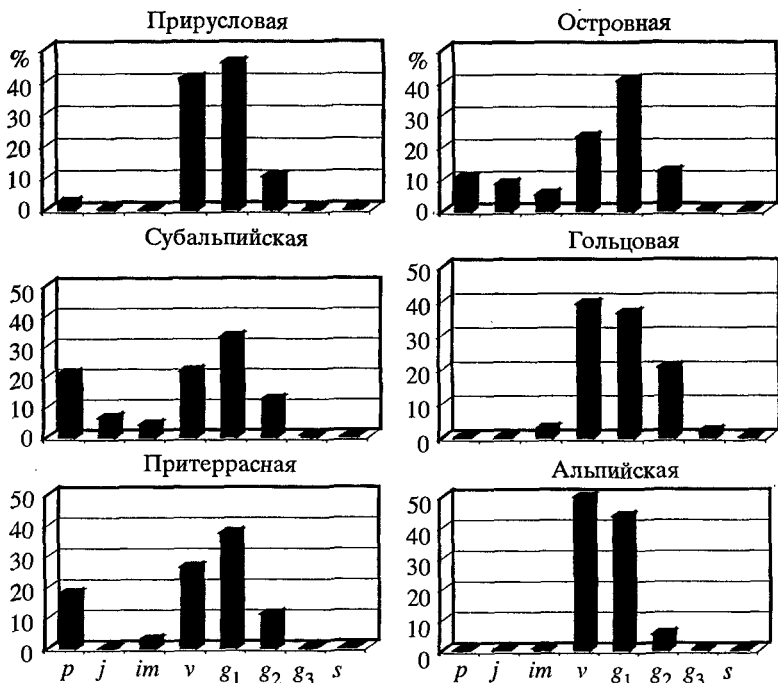


Рис. 28. Возрастные спектры ценопопуляций *Rhodiola rosea* в 1992 г.

бей и максимальное семенное возобновление, отмечались в субальпийских, притеррасных и островных сообществах. Экологические условия гольцового, альпийского и прирусового местообитаний не позволили семенам прорасти и сформировать новые растения.

Все обследованные в 1992 г. ценопопуляции родиолы были нормальные, но неполноценные. Анализ их состава показал, что онтогенез родиолы розовой на Приполярном Урале в предгенеративный период шел у всех особей семенного происхождения однотипно, но с различной продолжительностью отдельных возрастных состояний. Полный жизненный цикл до естественной смерти проходили лишь отдельные особи в альпийском и гольцовом местообитаниях. Общая продолжительность жизни отдельных особей семенного происхождения на Приполярном Урале колебалась от 10 до 70—90 лет.

Способы размножения (семенное, вегетативное). Биологическая продуктивность. Вегетативное возобновление у родиолы розовой происходит за счет деления, разрыва корневищ. Молодые растения вегетативного происхождения постоянно встречаются на лавинных конусах. Весной можно встретить отдельные куски родиолы розовой, оторванные от материнского растения потоком талой воды или оседающим снегом, которые перемещаются на более низкие высотные уровни и дают начало новым растениям. К регенерации способны даже самые небольшие по размеру обрывки корневищ. Попадая во влажную почву, мох, подстилку, они дают массу придаточных корней, из которых потом лишь некоторые получают развитие, остальные засыхают. Распространению вегетативных зачатков родиолы розовой способствуют также падающие камни, быстрые горные реки, временные потоки воды, образующиеся на склонах после дождей.

Плоды и семена не имеют особых приспособлений для распространения, но они мелкие, легкие, поэтому переносятся водой и ветром. Семенные всходы и ювенильные растения семенного происхождения в составе популяций родиолы розовой отмечены во всех экотопах, что свидетельствует о способности вида образовывать жизнеспособные семена в самых разнообразных условиях местообитания.

Рекомендации по охране. Родиола розовая — высокоценное лекарственное растение. Лечебное применение имеют корневища и корни родиолы, издавна известные под названием золотой корень. В них содержатся антраглюкозиды (родиолозид, салид-розид и др.), флавоноиды, дубильные вещества, эфирное масло, органические кислоты (Mauritson, 1933; Mell, 1938; Саратиков, Краснов, 1987). Экспериментально установлено (Краснов и др., 1987), что препараты родиолы розовой обладают стимулирующими и адаптогенными свойствами, близкими по фармакологическому действию группе женьшень-элеутерококк.

Несмотря на значительные запасы родиолы розовой, площади ее естественного произрастания заметно уменьшаются, так как заготовки часто проводятся бессистемно, без учета сроков восстановления нарушенных природных запасов. В результате в ряде районов России наблюдается сокращение численности ее особей и даже полное уничтожение популяций. Как вид, подлежащий охране, родиола розовая внесена в региональные Красные книги ("Редкие и исчезающие растения Сибири", 1980; "Редкие и нуждающиеся в охране ...", 1979; "Редкие и нуждающиеся

в охране животные и растения Коми АССР”, 1982; “Красная книга Республики Коми”, 1998). В нашем регионе она встречается на Северном, Приполярном и Полярном Урале (на заповедной территории Печоро-Илычского государственного биосферного заповедника, в национальном парке “Югыд Ва”), редко — в южной части Тиманского кряжа.

Одним из способов сохранения и рационального использования вида является введение его в культуру. Вопросы интродукции родиолы розовой интенсивно изучаются, разрабатываются агротехнические приемы ее выращивания в различных географических зонах. Многие исследователи считают этот вид перспективным для широкого ведения в культуру (Днепровский и др., 1975; Ким, 1975, 1977; Нухимовский, 1976; Положий, Ревякина, 1976; Нухимовский, Климахин, 1982; Филиппова, 1981).

Наши опыты по введению родиолы розовой в культуру в питомнике Ботанического сада Института биологии Коми НЦ УрО РАН в среднетаежной подзоне показали, что в условиях европейского Северо-Востока наиболее эффективным является предварительный посев в теплице в апреле—мае с последующей пересадкой растений в открытый грунт (расстояние между растениями 15—20 см). С третьего-четвертого года жизни эффективно вегетативное размножение — путем деления корневища. Хорошее семенное и вегетативное возобновление, быстрое развитие, большая продолжительность жизни родиолы розовой в культуре позволяют сделать вывод о перспективности ее выращивания в Республике Коми.

Как вид декоративный и неприхотливый, родиола розовая может быть использована в озеленительном ассортименте (Филиппова, 1976, 1981).

ЖИВУЧКА ПОЛЗУЧАЯ

Ajuga reptans L. Письяукова, 1954, Фл. СССР, 20: 30; Александров и др., 1975, Определ. раст. Кировск. обл., 2: 195; Лашенкова, 1977, Фл. Сев.-Вост. евр. ч. СССР, 4: 82; Раменская, Андреева, 1982, Определ. выс. раст. Мурман. обл. и Карелии: 343; Князев, 1994 б, Определ. сосуд. раст. Ср. Урала: 370; Черепанов, 1995, Сосуд. раст. России и сопред. госуд.: 335; Фризен, 1997, Фл. Сибири, 11: 160; Овеснов, 1997, Консп. фл. Перм. обл.: 192. — Живучка ползучая (семейство *Lamiaceae* — Губоцветные).

Географическое распространение. Живучка ползучая — европейский вид, ареал которого охватывает обширную территорию Западной Европы, западную часть Средиземноморья, европейскую часть России, Крым, Кавказ и Малую Азию.

По средней полосе Восточно-Европейской равнины живучка ползучая доходит до Предуралья, заходит на Средний Урал и в северную часть Южного Урала (Горчаковский, 1968). Восточная граница вида проходит по восточным склонам Среднего Урала. На территории Сибири известны единичные находки на северном склоне Хамар-Дабана (Епова, 1956), самом восточном участке ареала черневой тайги. Северная граница распространения живучки ползучей на северо-востоке европейской части России проходит между средним течением рек Онега и Вага, по рекам Устье, Вычегде, верховьям Печоры. К северу имеются отдельные местонахождения вида в Архангельске (Мартыненко, 1976б) и Ухте. В Республике Коми вид встречается (см. рис.13) по рекам Лузе, Летке, Сыsole, в верхнем течении Вычегды (р. Жежим) и верховьях Печоры (“Флора Северо-Востока европейской части ...”, 1977).

Экология. По данным Л.Г. Раменского с соавт. (1956), живучка ползучая с большим проективным покрытием произрастает при режимах увлажнения от сухолугового до сыролугового, на почвах от бедных до небогатых мезотрофных с pH от 5,0 до 6,5. Д.Н. Цыганов (1983) считает, что вид способен расти на почвах

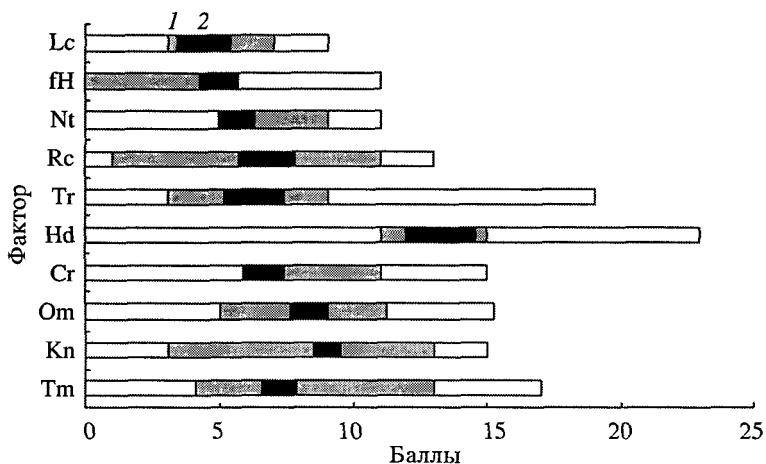


Рис. 29. Характеристика экологической амплитуды *Ajuga reptans* (по шкалам Д.Н. Цыганова, 1983) в общем ареале (1) и в Республике Коми (2).
Условные обозначения экологических факторов см. на рис. 7

как очень кислых, так и слабощелочных (рН 3,5—8,0). Живучка ползучая — растение полуоткрытых пространств или тенистых лесов. Вид слабоустойчив к выпасу (1—4 балла), выдерживает сенокосение.

По нашим данным (с учетом геоботанических описаний фитоценоария и гербария Института биологии Коми НЦ УрО РАН), живучка ползучая в республике в основном встречается вблизи долины р. Сысола и ее притоков. Возможно, это связано с тем, что долины рек наиболее плодородны (Забоева, Стенина, 1972), кислотность почв низка (“Атлас Коми...”, 1964), на крутых склонах расчлененного приречного рельефа благодаря хорошему дренажу оподзоленность почв сведена почти до минимума и склоны южной (юго-восточной, юго-западной) экспозиции хорошо прогреваются. Отмечено ее присутствие в урочищах, где встречается липа сердцевидная.

Анализ биотопов, в которых встречается живучка ползучая, с применением экологических шкал (сравнение региональных участков и полной экологической амплитуды) показал, что значения некоторых факторов (суровость зимнего периода, низкая обеспеченность почв азотом) близки к нижней границе выносливости вида (рис. 29). Это совпадает с мнением П.П. Горчаковского (1968), который считал низкие зимние температуры ведущим

фактором в ограничении распространения неморальных видов. Однако экспериментальные работы (Дымова, 1998) показали, что в культуре при благоприятных эдафических условиях, в отсутствие конкуренции со стороны других видов, вид вполне способен успешно произрастать на данной территории.

Фитоценология. По сведениям Ю.Д. Клеопова (1990), в широколиственных лесах европейской части бывшего СССР живучка ползучая встречается в ассоциациях подольских бучин, украинских лесостепных грабовых лесов, северных приокских липовых лесов, в молдавских горно-дубовых лесах и колючекустарниковых дубравах. По данным, представленным в ботанико-географическом обзоре европейской части бывшего СССР, Кавказа и Урала ("Растительность европейской части СССР", 1980), вид широко распространен (но не играет заметной фитоценотической роли) в североевропейских широколиственно-еловых (подтаежных) лесах. Отдельные экземпляры встречаются в травянистом покрове камско-печорско-уральских южнотаежных пихтово-еловых неморально-травянисто-кисличных лесов.

На северо-востоке европейской части России живучка ползучая встречается в травянистых хвойных, смешанных лесах, в зарослях кустарников, на вырубках, по берегам ручьев ("Флора Северо-Востока", 1977). В Республике Коми вид с незначительным обилием произрастает в нарушенных местообитаниях (придорожные насыпи, молодые вырубки, сенокосные луга), на опушках, в сероольшаниках (таволговых, кипрейных, ланцетнозвездчатковых), молодых или спелых осинниках (разнотравно-папоротничковых, ланцетнозвездчатковых, снытевых, вейниковых), березняках (снытевых, вейниковых), крупнотравных приручейных ельниках, в смешанных хвойно-мелколиственных травянистых лесах. Изредка — как сорное на полях.

Морфологическое описание. Живучка ползучая — вегетативно подвижный (столонообразующий) многолетний травянистый поликарпик с монокарпическими полурозеточными побегами (Серебряков, 1952). Корневая система у семенных особей состоит из системы главного и придаточных корней, у побегов вегетативного происхождения — только из придаточных.

Онтогенез монокарпического побега был детально изучен Т.А. Комаровой (1986), его морфологические особенности — И.С. Михайловской и Т.В. Кузьмичевой (1974). Монокарпические побеги развиваются по типу ди- и полициклических (Серебряков, 1952, 1959). Почки, дающие начало столонам, у генет раз-

виваются в пазухах семядольных и первых 3—5 пар розеточных листьев (Klimes et al., 1997), у рамет (Комарова, 1986) закладываются и формируются в пазухах хорошо развитых нижних листьев розеточной части. После укоренения верхушка столона принимает ортотропное положение; формируется розетка, которая к концу вегетационного сезона состоит из 4—5 пар супротивных длинночерешковых, обратнойяцевидных, неясногородчатых или выемчато-зубчатых листьев, 14—26 см дл. и 5—7 см шир.

Генеративный побег, по классификации Т.И. Серебряковой (1977, 1981), относится к числу столонно-полурозеточных и состоит из трех зон, различных по строению и выполняемым функциям: столона (плагиотропного побега), укороченной розеточной вегетативной части и удлиненной генеративной части. У цветоносной части побега стебель по двум сторонам опушен мелкими прижатыми волосками, прикорневые листья длинночерешковые, обратнойяцевидные, неясно выемчато-зубчатые. Нижние стеблевые листья малочисленные, яйцевидные, сидячие, постепенно переходящие в прицветные; прицветные листья цельные, яйцевидные, слегка городчатые, нижние длиннее, а верхние — короче цветков. Соцветие — открытый колосовидный тирс с 7—14 парциальными цимозными соцветиями (по классификации Ал.А. Федорова, З.Т. Артюшенко, 1979). Число цветков в парциальных цимозных соцветиях изменяется от 1—2 до 5—7 шт. и зависит от положения на оси соцветия: максимальное число цветков наблюдали в центральной его части, минимальное — у основания и на верхушке. Цветки без прицветников, чашечка колокольчатая или обратнойяцевидная, пятизубчатая, по всей поверхности волосисто-железистая. Венчик голубой, при плодах засыхающий, двугубый, с очень короткой верхней губой. Плод — четырехэремный ценобий (по: Артюшенко, Федоров, 1986).

Онтогенез. Изучение особенностей индивидуального развития живучки ползучей на северной границе ареала проводили в течение 1995—1998 гг. в южных районах республики. В результате в онтогенетическом развитии вида выделены 4 периода и 8 возрастных состояний (рис. 30): латентный (семена), прегенеративный, или виргинильный (проростки, ювенильные, имматурные, виргинильные или молодые вегетативные), генеративный (генеративные) и постгенеративный (сенильные, отмирающие). В связи с ранним началом вегетативного размножения и значительными размерами столонов нам не удалось полностью про-

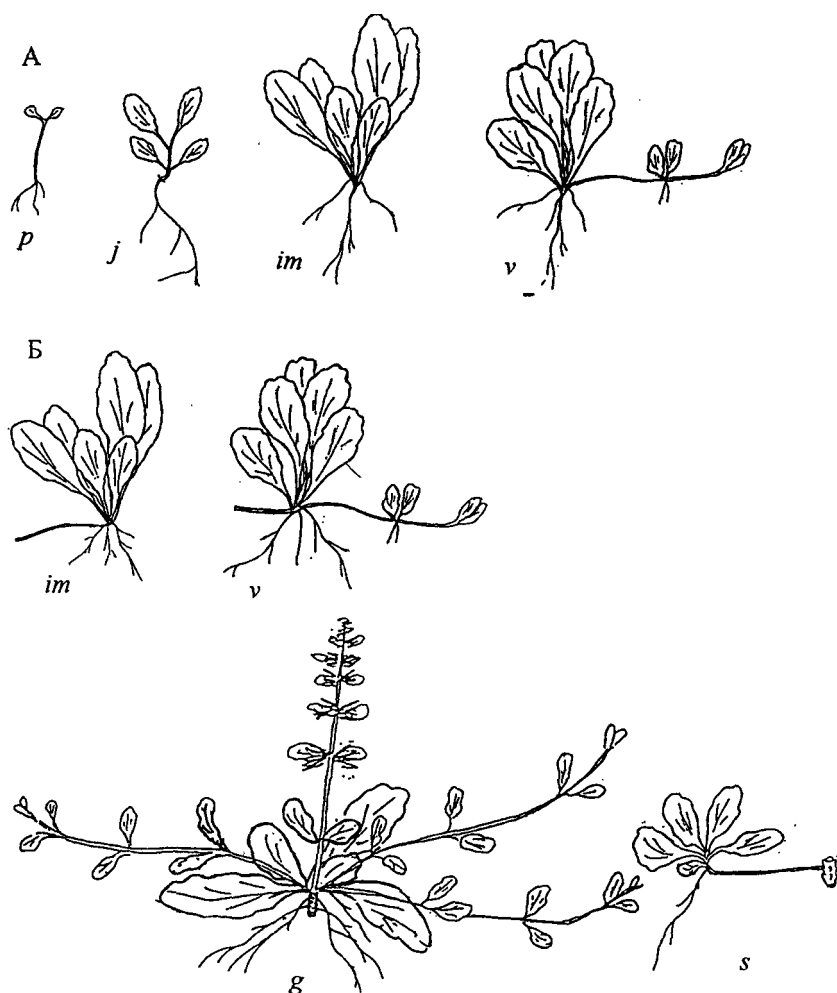


Рис. 30. Онтогенез генеты (А) и раметы (Б) *Ajuga reptans*.
 Возрастные состояния: *p* — проросток, *j* — ювенильное, *im* — имматурное, *v* — виргинийное,
g — генеративное, *s* — сенильное

следить развитие особи семенного происхождения (генеты) от прорастания семени до смерти в результате старения.

Онтогенез генеты. Семена — эллиптической формы, блестящие, слабоволнистые, крупносетчатые, с полностью сформированным прямым зародышем, обычно без эндосперма (Рысина, 1973; Николаева и др., 1985), способны сохраняться в почве, образуя банк семян (Петров, 1989). Исследованные нами зрелые семена были светло-коричневого цвета длиной около 2 мм и шириной 1 мм. Масса 1000 семян составила 0,97 г, их выполненность достигала 60—80 %.

Проростки и всходы представлены в надземной части розеточным побегом. Их семядольные листья были овальнойцевидные, голые; первые листья всходов — супротивные, овальные, с неровноволнистыми краями и длинными черешками. Корневая система была представлена разветвленным главным корнем.

Ювенильные особи в надземной части состояли из розеточного побега с 1—2 парами листьев. Семядоли отсутствовали. Длина листовых пластинок у исследованных особей была разнообразна — от 0,5 до 6,2 см. Из узлов побега напротив каждого листа развивался придаточный корень; корневая система ювенильных особей была представлена системой разветвленного главного и придаточных корней.

У имматурных особей развит первичный розеточный побег с 2—3 парами выемчато-зубчатых длинночерешковых листьев с овальной пластинкой. Размеры листовых пластинок составляли 6—11 см. В пазухах прошлогодних листьев были заложены слабо развитые (0,1—0,2 мм) боковые почки, из которых столоны не развивались. Корневая система состояла из системы разветвленного главного и придаточных корней. Все обнаруженные особи были двух- или трехлетними.

За годы исследований (1995—1998) нами было обнаружено около 10 экз. имматурных особей, большинство растений являлись ракетами вегетативного происхождения.

Онтогенез раметы. Типичным способом образования парциальных побегов живучки ползучей является отделение молодых укоренившихся розеток в результате разрушения плагиотропной части надземного stolона. Глубокого омоложения вегетативных зачатков у этого вида не происходит (Смирнова, 1987). Онтогенез рамет неполный, начинается с имматурного возрастного состояния. У имматурных рамет, в отличие от особей семенного происхождения, сохранялись остатки столо-

на, корневая система была представлена слабоветвящимися придаточными корнями. Основным качественным признаком имматурных рамет, так же как и генет, были слаборазвитые пазушные почки у укороченного побега, из которых в текущий вегетационный сезон столоны не развивались. Раметы имели розеточный (укороченный) побег с 2—3 (4) парами листьев, длина которых составляла 10—11 см. Они пребывали в таком состоянии от 0—1 года в благоприятных условиях (луга, опушки, нарушенные сообщества) до 3 лет и более — в неблагоприятных (леса).

Начиная с третьего и в последующие годы жизни главный корень у особей и остатки столона у рамет разрушались. У таких растений сохранялось корневище (старая часть укороченного побега), разрушенное окончание которого не давало представления о его происхождении. Поэтому в дальнейшем описании онтогенетических возрастных состояний живучки мы объединили описание полного (общего) онтогенеза особи и неполного (частного) онтогенеза раметы.

Виргинильные растения представляли собой розеточный укороченный побег с 2—4 парами листьев, длина которых составляла 11—12 см. В пазухах его нижних листьев развивались крупные почки, которые давали начало 1—2 (до 6) столонам. Их развитие происходило не всегда одновременно (ранней весной), часто — в течение всего вегетационного сезона. Часть пазушных почек оставалась в состоянии покоя. Корневая система рамет состояла из слабоветвящихся придаточных корней, которые развивались в узлах укороченного побега. У генет иногда сохранялся главный корень. Корневая система, как правило, располагалась в гумусовом горизонте, иногда выходила за его пределы и проникала на глубину до 10—15 см. Переход рамет в эту возрастную группу происходил иногда на 2—3-й год, а преимущественно на 4-й и в последующие годы жизни.

Генеративные растения одновременно развивали розетку листьев с удлинненным генеративным побегом и столоны, которые иногда отсутствовали. Соцветие частично закладывалось осенью, его дальнейшее развитие происходило весной. В районе исследований на растении развивался единственный цветонос высотой 16—35 см и длиной соцветия 8—20 см. Число ложных мутовок в соцветиях (7—14 шт.) было меньше, чем в более южных районах (Комарова, 1986).

Сенильные растения имели побеги, на которых из проснувшихся

ся пазушных почек развивались столоны на следующий год после цветения. Они давали начало новым вегетативным образованиям.

Отмирающие растения были представлены остатками укороченного розеточного побега, которые постепенно разлагались.

К особенностям развития вида на северной границе ареала можно отнести хорошо выраженное имматурное возрастное состояние и меньшие размеры растений в сравнении с данными О.В. Смирновой (1987) для зоны широколиственных лесов. Необходимо отметить, что количественные характеристики возрастных состояний растений лесных и открытых пространств (луговых, опушечных, на придорожной насыпи) отличались. Обилие света, тепла, низкая влажность этих биотопов отражалась в меньшей ассимилирующей поверхности и размерах (табл. 27). Так, в луговых и опушечных сообществах длина наибольшего листа генеративных рамет живучки ползучей составляла 4—8 см, а в лесных — от 10 до 14 см. Значительное влияние биотопы оказывали также на высоту генеративного побега (соответственно 16—20 и 21—31 см), длину соцветия (8—12 и 13—20 см), число (0—2 и 2—4 шт.) и длину столонов (12—22 и 24—35 см).

Состояние ценопопуляций. Счетной единицей в популяционных исследованиях живучки ползучей до начала вегетативного размножения является особь (генета), а после — рамета. Все обследованные ценопопуляции живучки ползучей (более 30) были многочисленными — в них насчитывалось от 500 до 1000 растений и более.

Плотность и биомасса ценопопуляций. Для этого столонообразующего вида характерно групповое размещение растений по площади ценоза. Как показали наши исследования, в состав ее скоплений входили генеты и раметы. Плотность их размещения в скоплениях, или экологическая плотность ценопопуляции, была различна: на лугах насчитывалось от 70 до 100 растений на 1 м², в сероольшаниках, мелколиственных и смешанных хвойно-мелколиственных сообществах — от 5 до 35 шт./м². Исследования показали, что биомасса вида в лесных фитоценозах подзоны средней тайги составляла от 6 до 23 г/м², что значительно ниже, чем в зоне широколиственных лесов, где она достигает, по данным О.В. Смирновой (1987), 20—40 г/м².

Возрастные спектры изученных ценопопуляций живучки ползучей факультативно неполночленные: для многих из них характерно отсутствие проростков, ювенильных особей, сенильных растений; в ряде случаев отсутствовала генеративная

Таблица 27

**Морфометрические показатели онтогенетических групп *Ajuga reptans*
в различных эколого-ценотических условиях**

№ цено- попу- ляции	Имматур- ные (<i>im</i>)	Виргинильные (<i>v</i>)			Генеративные (<i>g</i>)				
	Длина листа, см	Длина листа, см	Число столонов, шт/побег	Длина столонов, см	Длина листа, см	Число столонов, шт/побег	Длина столонов, см	Высота побега, см	Длина соцветия, см
Ценопопуляции открытых местообитаний									
1	7,15	8,70	1,25	21,67	6,97	1,16	21,86	20,97	11,62
	0,34	0,92	0,13	1,67	1,03	0,22	1,79	0,97	0,66
	30	30	31	24	25	107	46	22	29
2	7,69	5,97	1,17	13,45	4,29	2,14	13,38	16,39	8,59
	0,18	0,31	0,11	1,58	0,19	0,20	1,16	0,81	0,42
	19	23	34	44	27	51	55	23	22
3	6,47	—	1,5	24,68	5,00	0,74	12,14	19,31	10,17
	0,39	—	0,23	1,68	0,20	0,13	1,39	0,90	0,44
	37	—	47	23	26	112	72	30	28
4	7,26	—	—	—	—	1,03	—	17,3	8,77
	0,31	—	—	—	—	0,11	—	0,48	0,36
	28	—	—	—	—	88	—	19	27
Ценопопуляции лесных сообществ									
5	—	—	—	—	15,03	—	—	35,24	20,16
	—	—	—	—	0,75	—	—	0,68	0,57
	—	—	—	—	23	—	—	15	21
6	11,78	14,22	1,84	33,48	—	2,36	33,29	—	—
	0,32	0,53	0,17	1,32	—	0,21	1,43	—	—
	26	26	61	28	—	46	23	—	—
7	12,41	12,88	2,20	15,78	12,85	4,00	34,98	21,8	13,22
	1,31	0,34	0,70	2,3	0,80	0,37	2,36	1,42	1,04
	24	14	64	81	30	32	43	16	19
8	11,43	13,64	2,17	—	—	—	—	—	—
	0,74	0,32	0,34	—	—	—	0,16	—	—
	33	12	55	—	—	—	—	—	—
9	10,76	11,24	1,48	29,02	11,06	3,25	24,63	31,5	13,81
	0,25	0,23	0,10	1,31	0,72	0,41	3,49	1,61	0,73
	21	16	49	40	27	36	65	14	15
10	10,11	11,48	1,88	—	—	—	—	—	—
	0,23	0,49	0,24	—	—	—	—	—	—
	22	22	53	—	—	—	—	—	—
11	9,96	13,12	1,63	34,73	—	2,41	34,98	—	—

№ цено- попу- ляции	Имматур- ные (<i>im</i>)	Виргинильные (<i>v</i>)			Генеративные (<i>g</i>)				
	Длина листа, см	Длина листа, см	Число столонов, шт/побег	Длина столонов, см	Длина листа, см	Число столонов, шт/побег	Длина столонов, см	Высота побега, см	Длина соцветия, см
	0,47 22	0,23 17	0,09 49	1,24 33	— —	0,27 60	1,50 35	— —	— —
12	10,07	11,57	1,62	21,32	—	—	—	—	—
	0,36	0,26	0,12	1,01	—	—	—	—	—
	30	19	55	39	—	—	—	—	—
13	—	—	—	—	—	3,12	34,01	—	—
	—	—	—	—	—	0,22	2,15	—	—
	—	—	—	—	—	49	59	—	—
14	9,86	10,21	1,25	28,48	13,04	2,04	28,06	26,96	14,0
	0,26	0,47	0,16	3,63	0,51	0,34	2,14	1,33	0,67
	23	18	37	40	24,4	78	48	20	20
15	10,13	10,62	1,38	30,48	—	2,36	33,69	—	—
	0,39	0,30	0,11	1,48	—	0,21	1,55	—	—
	23	19	51	35	—	46	37	—	—
16	—	—	—	—	—	3,70	—	29,25	17,6
	—	—	—	—	—	0,18	—	0,79	0,62
	—	—	—	—	—	39	—	15	19
17	9,45	12,05	1,61	26,07	12,67	2,09	30,08	29,47	13,88
	0,32	0,36	0,12	1,13	0,63	0,28	2,05	0,93	0,84
	29	19	45	33	30	62	44	13	25

Примечание. Сверху вниз — среднее и его ошибка, см; и коэффициент вариации, %.

возрастная группа. По классификации Л.А.Животовского (2001), все они отнесены к молодым.

Как известно, возрастные спектры ценопопуляций не являются постоянной величиной (Работнов, 1975; Злобин, 1989). Сезонные изменения возрастных спектров живучки ползучей обусловлены отчуждением в осенний период молодых розеток (Смирнова, 1987). Проявлялось это в увеличении процента растений имматурной возрастной группы (рис. 31). Сравнивая сезонную динамику возрастных спектров, можно отметить, что на границе распространения вида она была менее выражена, чем в зоне широколиственных лесов. Это вызвано особенностями онтогенеза (высоким процентом молодых растений), низкой актив-

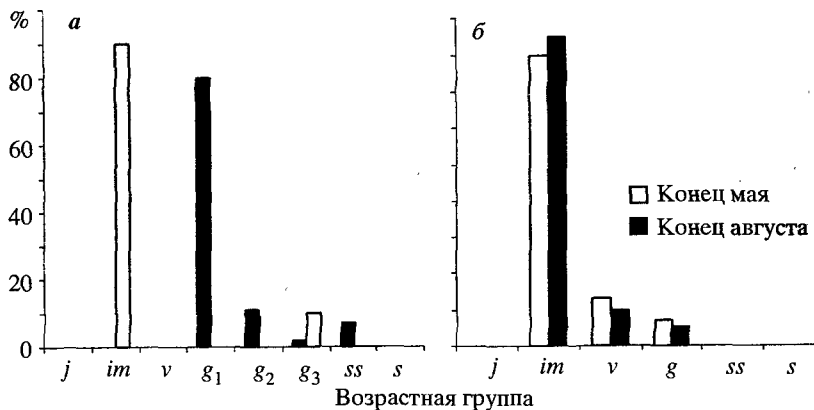


Рис. 31. Сезонная динамика возрастного спектра ценопопуляций *Ajuga reptans* в разных частях ареала:
 а — в зоне широколиственных лесов (Тульская обл.), по данным О.В. Смирновой (1987); б — в подзоне средней тайги Республики Коми

ностью вегетативного размножения и другими возможными причинами. Кроме того, многие молодые розетки не успевали отделиться от материнского растения до конца вегетационного сезона.

В результате исследований нами был составлен базовый возрастной спектр живучки в подзоне средней тайги (рис. 32). Доминирование в нем имматурной возрастной группы обусловлено развитием большинства парциальных побегов по полициклическому типу и другими формами поливариантности онтогенеза. Спектр левосторонний, что отличает его от такового в зоне широколиственных лесов (Смирнова, 1987), и является отражением общих закономерностей развития вида на границе распространения под влиянием эколого-географических факторов.

Семенное размножение растений на границе ареала имеет важное значение, поскольку именно перекрестное опыление обеспечивает достаточно высокий уровень гетерозиготности в популяции, дает материал для отбора но-

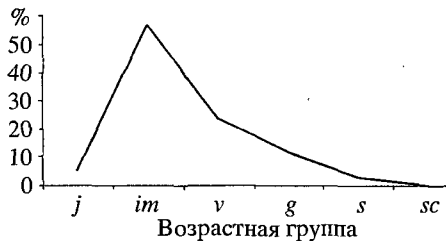


Рис. 32. Базовый спектр популяции *Ajuga reptans* в подзоне средней тайги Республики Коми

вых генотипов. Оно позволяет виду создавать запас жизнеспособных зачатков, захватывать новые удаленные территории, выживать при кризисных ситуациях ("Ценопопуляции растений...", 1988). Изучение процессов размножения живучки ползучей на северной границе ареала показало, что в сравнении с данными для зоны широколиственных лесов (Смирнова, 1987), в районе исследований репродуктивное давление вида было во много раз меньше. В подзоне средней тайги семенное размножение играет второстепенную роль в самоподдержании вида, приобретая значение при различных нарушениях растительного покрова. К наиболее благоприятным эколого-фитоценологическим условиям для семенного поддержания ценопопуляций вида можно отнести антропогенно нарушенные территории — сенокосные луга, вырубки и придорожные насыпи.

Вегетативное размножение у живучки ползучей осуществляется за счет столонов. Его активность зависит от эколого-фитоценологических условий. В луговых и опушечных ценопопуляциях развивалось примерно 0—2 столона на растение (см. табл. 27), 8—13 см дл. В сероольшаниках наблюдали развитие максимального числа столонов (до 2—4 шт./раст.), длина их достигала 33—34 см. В остальных ценопопуляциях развивалось 1—2 столона на растение и длина их не превышала 35 см. Как правило, число вегетативных зачатков или образовавшихся молодых розеток обычно соответствовало числу столонов на ramете. Однако у некоторых растений отмечено формирование на одном боковом побеге до 6—8 молодых розеток. Это происходило как при повреждении терминальной почки, так и при ее сохранении. Подобный эффект наблюдался ранее при выращивании живучки в культуре (Дымова, Головки, 1998) и произрастании в сельскохозяйственных посевах (по данным гербария Института биологии КНЦ УрО РАН).

Наши исследования показали, что на северной границе ареала наиболее активно вегетативное размножение живучки ползучей осуществлялось за счет увеличения числа и длины столонов во влажных, тенистых лесных сообществах. Самое большое число вегетативных зачатков отмечено для ценопопуляций вида в сероольшаниках, которые, как известно, отличаются повышенным богатством почв. Сравнение вегетативного размножения в подзоне средней тайги с данными для широколиственных лесов (Смирнова, 1987) показало, что на северной границе распространения живучки оно подавлено из-за особенностей возрастных спектров ценопопуляций, меньшего числа столонов и их длины.

Сезонное развитие. Живучка ползучая — длительновегетирующее летне-зимнезеленое растение, у которого зимуют листья двух генераций (осенне-весенне-летней и летне-осенней). Цветоносы частично закладываются осенью в верхушечной зимующей почке, дальнейшее их развитие происходит в апреле-мае. С середины мая по июль побег проходит фазу цветения и плодоношения. Надо отметить, что в некоторые годы в конце августа — сентябре в районе исследований, как и в центральной части ареала, наблюдается повторное цветение живучки, что, по мнению Т.А. Комаровой (1986), указывает на аperiodичность развития вида. По ее данным, боковые почки, дающие начало столонам, закладываются и формируются в течение трех месяцев в пазухах хорошо развитых нижних розеточных листьев. К середине сентября сформировавшиеся почки созревают и начинают разворачиваться, достигая размера 1—4 см к зиме.

Весной, одновременно с цветением, у растений живучки ползучей происходит активный рост столонов. К середине июля верхушка плагиотропного побега укореняется, формируется розетка, которая к концу вегетационного сезона состоит из 4—5 пар супротивных листьев. Утрата связи розеточного побега с материнским растением происходит после отмирания междоузлий столона либо осенью текущего года, либо на следующий год.

Консортивные связи. Живучка ползучая — перекрестноопыляемый вид, но при длительной плохой погоде возможно самоопыление (Нейштадт, 1952).

Сведения о биохимическом составе и хозяйственное значение. Живучка ползучая — лекарственное эдистероидсодержащее растение (“Растительные ресурсы...”, 1991; Tomas et. al., 1992; Лафон, 1998; Колл Толедано, 1998; Алексеева и др., 1998а, б), в настоящее время введена в культуру ткани (Ануфриева и др., 1995). Используется в пищу, листья и молодые побеги служат для приготовления салата и супа (“Кормовые растения...”, 1956). Перспективный ранневесенний медонос (Стрижев, 1995), кормовое — на пастбищах удовлетворительно и хорошо поедается крупным рогатым скотом (“Кормовые растения...”, 1956).

В качестве декоративного почвопокровного растения живучка ползучая и ее разновидности используются при озеленении парков Москвы и Подмоскovie (Карпионовa, 1985; Полякова и др., 1997), Европы (Mossberg et al., 1995; Хессайон, 1996). В Северной Америке вид натурализовался и растет на газонах, в садах, по обочинам дорог (“A Utah flora”, 1993).

МАРЬЯННИК ДУБРАВНЫЙ

Melampyrum nemorosum L. Горшкова, 1955, Фл. СССР, 22: 543; Александров и др., 1975, Опред. раст. Кировск. обл., 2: 216; Иванина, 1977, Фл. Сев.-Вост. евр. ч. СССР, 4: 116; Раменская, Андреева, 1982, Опред. выс. раст. Мурм. обл. и Карелии: 357; Марина, 1994, Опред. раст. Ср. Урала: 387; Черепанов, 1995, Сосуд. раст. России и сопред. госуд.: 920. — **Марьянник дубравный** (семейство Scrophulariaceae — Норичниковые).

Географическое распространение. Общий ареал охватывает Европу и Кавказ. В Сибири встречается как заносное растение. Ближайшие известные местонахождения марьянника дубравного располагаются в Вологодской (Орлова, 1993) и Кировской областях, где вид отмечается довольно редко. В Архангельской области единственная точка обнаружена в Верхнетоемском районе (Иванина, 1977). В Республике Коми марьянник дубравный найден пока только в одном месте в окрестностях г. Сыктывкара, около железнодорожной насыпи вблизи платформы Эжва, где, вероятно, является заносным растением.

Вид относится к европейскому дубравному флористическому комплексу. К охраняемым растениям он не принадлежит, но обнаруженная популяция представляет интерес как находящаяся на северной границе распространения марьянника дубравного (см. рис. 22).

Фитоценология. Марьянник дубравный относится к лесной эколого-ценотической группе растений. Описание растительного сообщества с участием этого вида производилось в 1995 и 2001 гг. Уровень видового разнообразия изменился за это время несущественно (табл. 28), а состав растений претерпел значительные изменения. Пионерные (иван-чай узколистный, вейник наземный, мать-и-мачеха) и рудеральные (одуванчик лекарственный) виды либо исчезли совсем, либо остались в небольшом количестве, снизилось обилие клевера лугового. Вместо них появилось много видов луговых трав, некоторые из них (клевер ползучий, овсяница

Таблица 28

Характеристика сообществ с присутствием *Melampyrum nemorosum*
и *M. cristatum* (А — обилие, баллы; Б — встречаемость, %)

Вид	Сообщества с <i>M. nemorosum</i>				Сообщества с <i>M. cristatum</i>			
	1995 г.		2001 г.		2000 г.		2001 г.	
	А	Б	А	Б	А	Б	А	Б
Древесный и кустарниковый ярус								
<i>Betula pubescens</i>	+		+					
<i>Picea obovata</i>	+							
<i>Rosa majalis</i>					+		+	
<i>Salix pentandra</i>	+							
<i>Salix phylicifolia</i>	+		+					
Травяно-кустарничковый ярус								
<i>Taraxacum officinale</i>	3	75	ед.	5				
<i>Hieracium pilosella</i>	2	40						
<i>Tussilago farfara</i>	2	40	ед.	5				
<i>Melampyrum nemorosum</i>	1—4	95	4	95				
<i>Calamagrostis epigeios</i>	1—2	40	ед.	15			ед.	5
<i>Prunella vulgaris</i>	1—2	35	ед.	15	ед.	10	ед.	15
<i>Trifolium pratense</i>	1—2	40	ед.	15	ед.	10	ед.	5
<i>Achillea millefolium</i>	1	20			1—2	40	3	70
<i>Chamaenerion angustifolium</i>	1	20						
<i>Phleum pratense</i>	1	20	ед.	10			ед.	5
<i>Poa compressa</i>	1	35						
<i>Agrostis tenuis</i>	ед.	5	ед.	10	2	40	3	60
<i>Amoria repens</i>	ед.	10	3	65			ед.	10
<i>Cerastium holosteoides</i>	ед.	5					ед.	5
<i>Cirsium setosum</i>	ед.	5						
<i>Convolvulus arvensis</i>	ед.	10						
<i>Equisetum arvense</i>	ед.	10	3	60				
<i>E. sylvaticum</i>	ед.	10	ед.	2				
<i>Festuca rubra</i>	ед.	10	3	65	2	40	1	25
<i>Hieracium caespitosum</i>	ед.	5						
<i>Leontodon autumnalis</i>	ед.	5			ед.	10	ед.	5
<i>Poa annua</i>	ед.	5						
<i>P. pratensis</i>	ед.	5	1	20	1	20	1	20
<i>Rhinanthus vernalis</i>	ед.	10						
<i>Stellaria graminea</i>	ед.	5			ед.	10		
<i>Veronica chamaedrys</i>	ед.	5	ед.	10				
<i>Alchemilla</i> sp.			ед.	10				

Вид	Сообщества с <i>M. nemorosum</i>				Сообщества с <i>M. cristatum</i>			
	1995 г.		2001 г.		2000 г.		2001 г.	
	А	Б	А	Б	А	Б	А	Б
<i>Alopecurus pratensis</i>					ед.-1	20	1	20
<i>Bromopsis inermis</i>					ед.	10		
<i>Campanula rotundifolia</i>					ед.	5		
<i>Carex nigra</i>							ед.	5
<i>C. praecox</i>			1	25	1—2	35	4	90
<i>C. vaginata</i>					1	20	1	30
<i>Coccyganthe flos-cuculi</i>					ед.	5		
<i>Deschampsia cespitosa</i>					1	20	ед.	5
<i>Dianthus deltoides</i>					1	20	ед.	5
<i>Equisetum pratense</i>			ед.	2				
<i>Erigeron acer</i>					ед.	10		
<i>Festuca pratensis</i>					1	20	ед.	15
<i>Galium physocarpum</i>					ед.-1	20	2	45
<i>G. uliginosum</i>			1	30				
<i>Geum rivale</i>			ед.	10				
<i>Glechoma hederacea</i>					1	20	2	45
<i>Hieracium umbellatum</i>					2	40	1	20
<i>Hylotelephium trifillum</i>					1	20	ед.	15
<i>Juncus filiformis</i>			4	92				
<i>Lathyrus pratensis</i>			ед.	10				
<i>Leucanthemum vulgare</i>					ед.	5	1	20
<i>Linaria vulgaris</i>					ед.	5	1	25
<i>Luzula multiflora</i>			ед.	10				
<i>Melampyrum cristatum</i>					2—3	75	3	75
<i>Moehringia lateriflora</i>							ед.	5
<i>Poa palustris</i>			1	22				
<i>Ranunculus acris</i>			2—3	60				
<i>R. auricomus</i>			ед.	5			ед.	5
<i>Rubus saxatilis</i>					1	20	1	20
<i>Rumex acetosa</i>							ед.	5
<i>R. acetosella</i>					1	20	ед.	5
<i>Solidago virgaurea</i>					ед.	10	ед.	5
<i>Stellaria palustris</i>					ед.	10	2	40
<i>Thalictrum simplex</i>					2	40	1	20
<i>Viola canina</i>					1	25	2	40
Итого видов	30		27		32		35	

красная, хвощ полевой) имели оценки 2—3 балла. Через 6 лет после первого описания ценопопуляции исчезло 14, появилось вновь 11, сохранилось 16 видов растений. Увеличилось число экземпляров ивы филиколистной, отмечено появление мохообразных — *Calliergonella cuspidata*, *Sanonia uncinata* (определены Г.В. Железновой). Общее проективное покрытие почвы растениями возросло от 30—50 до 70%. В пределах основного ареала вид встречается в кустарниках, на лесных опушках и полянах (Горшкова, 1955), где предпочитает влажные, рыхлые, относительно богатые почвы (Раменский и др., 1956).

Морфологическое описание. Марьянник дубравный — однолетнее травянистое монокарпическое растение с моноцентрическим типом биоморфы (Жукова, 2001 а), ведущее полупаразитный образ жизни и одновременно фотосинтезирующее благодаря наличию хорошо развитых листьев. Многоосевой главный корень длиной до 10 см (Рысин, Рысина, 1987) с помощью присосок — гаусторий — прикрепляется к корням других растений.

Побеги прямостоячие, простой или ветвящийся стебель при основании опушен. Высота растений в разные годы наблюдений существенно изменялась (табл. 29), при этом уровень изменчивости (Мамаев, 1972) заметно снизился во второй срок. Максимальный показатель высоты растений достигал 42 см, что заметно ниже, чем в центральной части ареала (Нейштадт, 1963). К моменту цветения рост побегов в высоту заканчивается. Ланцетные цельнокрайние листья располагаются на стебле супротивно, парами. Их средняя длина составила 3,6 см, а ширина — 0,8 см независимо от года наблюдений. Соцветие — редкая колосовидная брактеозная кисть. Наиболее высокий уровень изменчивости характерен для числа цветков на одном растении (см. табл. 29). Максимальное их количество отмечено на более крупных экземплярах. Цветки располагаются по одному в пазухах синефиолетовых зубчатых прицветников. Венчик зигоморфный, яркожелтый, двугубый, 1,2—1,6 см дл. Верхняя губа шлемовидная, короче нижней трехлопастной губы, снабженной бугорковидными выростами (Горшкова, 1955). Чашечка волосистая с 4 зубцами. Плод — продолговатая растрескивающаяся коробочка с коричневыми семенами длиной 0,5—0,6 см, снабженными маслянистыми выростами — ариллоидами, которые активно поедаются муравьями, что способствует распространению семян.

Сезонное развитие. Массовое цветение марьянника дубравного в годы наблюдений отмечалось с конца июня до конца ию-

Таблица 29

Морфометрические показатели *Melampyrum nemorosum*

Показатель	Год наблюдений	
	1995	2001
Высота растений, см	19,0±0,7	30,1±0,7
	11,0—30,0	21,0—42,0
	24,0	15,4
Длина среднего листа, см	3,6±0,2	3,6±0,1
	2,0—6,5	2,5—4,8
	31,0	15,3
Ширина среднего листа, см	0,8±0,03	0,8±0,02
	0,4—1,8	0,5—1,2
	25,0	19,7
Число цветков на одно растение, шт.	10,4±1,2	8,4±0,5
	9,0—41,0	2,0—16,0
	73,0	40,8
Размер венчика, см	1,5±0,01	1,5±0,01
	1,5—1,6	1,2—1,5
	4,0	4,0

Таблица 30

Цеиотические и популяционные показатели *Melampyrum nemorosum*

Показатель	Год наблюдений	
	1995	2001
Обилие вида, баллы	1—3	4
Частота встречаемости, %	95,0	95,0
Общая численность вида, экз.	>1000	>1000
Плотность популяции, экз/м ²	105,0	400,0
Степень генеративности, %	50,8	50,8
Классы виталитета, %:		
1-й	20,0	28,0
2-й	45,0	34,0
3-й	35,0	38,0

ля. В августе сохранялись отдельные цветки в верхней части соцветий и появлялись зеленые коробочки, семена в которых созревали к началу сентября.

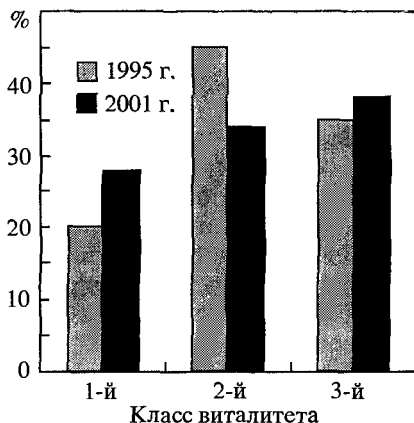
Оценка популяции марьянника дубравного по виталитетному составу и количественным признакам. Структурными единицами

Рис. 33. Соотношение классов виталитета в ценопопуляции *Melampyrum nemorosum*

ценопопуляции являются отдельные особи. Различия их размерных признаков обусловлены разнокачественностью семян, условиями для их прорастания, неоднородностью среды обитания растений, их возрастным состоянием. Для характеристики жизнеспособности особей однолетних видов весьма информативны морфометрические показатели (Любарский, 1976; Weiner, Thomas, 1986), чаще других используются высота растений и их фитомасса, измеряемые в фазу массового цветения. В нашем случае был применен одномерный подход для определения жизнеспособности растений, или их виталитетного состояния (Злобин, 1984). Выборку особей марьянника дифференцировали по высоте, для чего строили ранжированный ряд по нарастанию этого показателя. С помощью несложной процедуры (Злобин, 1980) ряд разбивали на три части: в начале — мелкие (3-й класс виталитета — *c*), в средней части — промежуточные (2-й класс виталитета — *b*), в конце — самые крупные (1-й класс виталитета — *a*) экземпляры. Долю каждой из трех фракций особей определяли в процентах (табл. 30).

Наименьшую долю особей ценопопуляции марьянника дубравного в оба срока наблюдений составляли экземпляры 1-го класса виталитета, имеющие наибольшие показатели высоты (рис. 33). В зависимости от соотношения особей трех классов виталитета состояние ценопопуляции при $a + b/2 > c$ определяется как процветающее, при $a + b/2 = c$ — как равновесное, при $a + b/2 < c$ — как депрессивное (Злобин, 1989). Подставив в формулу показатели виталитета (см. табл. 30), в 1995 г. получили $(20 + 45)/2 < 35$, а в 2000 г. — $(28 + 34)/2 < 38$. Таким образом, одна из северных ценопопуляций этого вида, изученная нами, обнаруживает устойчивую тенденцию к депрессии, выражающуюся в снижении доли крупных и средних по высоте особей.

За шестилетний срок частота встречаемости растений оставалась максимальной, достигая 95%, при очень высокой общей



численности вида на пробной площади. Существенно увеличилась средняя плотность растений на единицу площади: в 1995 г. на 1 м² насчитывалось 105 экз. марьянника (Мартыненко, 1999), а в 2001 г. этот показатель возрос до 400. Однако увеличения площади ценопопуляции не произошло. Доля генеративных особей в оба срока наблюдений сохранялась на одном и том же уровне (свыше 50%), т.е. половина состава ценопопуляции до конца вегетационного сезона находилась в прегенеративном состоянии и не вступала в фазу цветения.

Для однолетних видов характерно наличие сокращенного онтогенеза (Жукова, Шестакова, 1997), когда растения находятся в двух возрастных периодах — прегенеративном и генеративном. Часть особей не достигает генеративного состояния, отмирая в фазе вегетации. В нашем случае значительное количество таких экземпляров, возможно, связано с пограничным положением ценопопуляции марьянника дубравного на северном пределе его распространения.

Таким образом, в течение шести лет ценопопуляция марьянника дубравного на северной границе распространения сохраняла высокие встречаемость и общую численность, имела стабильный уровень генеративности и увеличивающийся показатель плотности. Однако, находясь в условиях экологического стресса, она обнаруживала признаки депрессии, выражающиеся в увеличении доли особей меньшего размера — 3-го класса виталитета. Пограничным положением ценопопуляции этого вида объясняется, по-видимому, и то, что половина особей имела неполный цикл развития (Серебряков, 1952).

МАРЬЯННИК ГРЕБЕНЧАТЫЙ

Melampyrum cristatum L. Горшкова, 1955, Фл. СССР, 2: 536; Александров и др., 1975, Опред. раст. Кировск. обл., 2: 215; Иванина, 1977, Фл. Сев.-Вост. евр. ч. СССР, 4: 115; Раменская, Андреева, 1982, Опред. раст. Мурман. обл. и Карелии: 357; Марина, 1994, Опред. раст. Ср. Урала: 387; Черепанов, 1995, Сосуд. раст. России и сопред. госуд.: 920; Овеснов, 1997, Консп. фл. Перм. обл.: 203. — **Марьянник гребенчатый (семейство Scrophulariaceae — Норичниковые).**

Географическое распространение. Общий ареал вида охватывает Европу и Сибирь (без районов Крайнего Севера), северную часть Средней Азии (Иванина, 1977). В Республике Коми произрастает только в окрестностях г. Сыктывкара на берегу оз. Еля-ты. Это одна из наиболее северных популяций марьянника гребенчатого в европейской части России, вероятно, заносного происхождения. Ближайшие ранее известные местонахождения располагаются в Кировской и Архангельской областях (нижнее течение р. Вычегды, р. Северная Двина почти до ее устья). И.А. Перфильев (1936) находил марьянник гребенчатый в бассейне р. Сысолы, но без указания конкретного пункта. Встречается на Среднем и Южном Урале (Овеснов, 1997; Кучеров и др., 1976).

Вид относится к лугово-степной широтной и евразийской долготной группам. К охраняемым в нашем регионе он не принадлежит, но представляет интерес для изучения его состояния на северной границе распространения (см. рис. 22).

Экология и фитоценология. Марьянник гребенчатый относится к опушечно-луговой эколого-ценотической группе растений. В Республике Коми он обнаружен только в одном месте — в окрестностях г. Сыктывкара вблизи оз. Еля-ты, где встречается по берегу озера на опушке смешанного леса и на злаково-разнотравном лугу, поросшем низкими кустами шиповника майского на протяжении примерно 500 м. Возможно, марьянник гребенчатый занесен с привозными семенами многолетних

луговых трав, посевы которых располагались на близких к озеру участках.

Пробная площадь с высоким обилием этого вида описана нами на злаково-разнотравном лугу в 2000 и 2001 гг. (см. табл. 28). В полидоминантном травостое заметную ценотическую роль, кроме марьянника гребенчатого, играли такие луговые травы, как тысячелистник обыкновенный, полевица тонкая, овсяница красная, осока ранняя, фиалка собачья. О лесном прошлом этого местообитания свидетельствует присутствие лесных видов — костяники обыкновенной и осоки влагалищной. В оба срока наблюдений на пробной площади отмечено 32—35 видов сосудистых растений. Общее проективное покрытие составляло на лугу не менее 80%.

В основной части ареала марьянник гребенчатый встречается на суходольных и пойменных лугах, лесных полянах, в кустарниках и разреженных травянистых лесах (Горшкова, 1955; Кучеров и др., 1976) и приурочен к достаточно богатым среднеувлажненным почвам.

Морфологическое описание. Марьянник гребенчатый — однолетнее травянистое монокарпическое растение с моноцентрическим типом биоморфы (Жукова, 2001а), по способу питания — полупаразит, так как, присасываясь к корням других трав, питается за их счет и одновременно нормально фотосинтезирует. Корневая система стержневая, главный корень короткий, слабоветвистый, снабжен присосками — гаусториями. Побеги прямые, четырехгранные, опушены короткими волосками, обычно ветвистые. Высота растений колеблется от 10 до 35 см при среднем уровне ее изменчивости (Мамаев, 1972). Примерно такая же величина максимального показателя высоты отмечается и в центральной части ареала этого вида (Маевский, 1964). В фазу цветения прирост марьянника в высоту прекращается. Листья ланцетные, на верхушке заостренные, цельнокрайные, шероховатые, без черешков, располагаются супротивно по 3—7 пар на одном растении. Длина листовой пластинки не превышает 6,3 см, ширина 0,8 см (табл. 31). Соцветие — колосовидная, четырехгранная, густая брактеозная кисть. Прицветники вдоль сложенные, округлые, по краю гребенчато-зубчатые зеленовато-желтоватые с заостренными загнутыми вниз или крючковидными верхушками. Венчик желтый, зигморфный, двугубый, длиной 1,0—1,3(1,5) см. Верхняя губа шлемовидная, нижняя — трехлопастная с двумя бугорками у основания (Горшкова, 1955). Чашечка с 4 острыми зубцами (два из них длиннее двух других), опушенная. Плод — продолговатая коро-

Таблица 31

Морфометрические показатели *Melampyrum cristatum*

Показатели	2001 г.	Показатели	2001 г.
Высота растений, см	23,15±0,82 10,5—35,0 22	Число цветков на одно растение, шт.	11,0±0,68 2,0—20,0 38
Длина среднего листа, см	4,14±0,14 2,3—6,3 22	Число пар стеблевых листьев на одно растение	4,08±0,18 3,0—7,0 27
Ширина среднего листа, см	0,53±0,02 0,35—0,8 21		

Таблица 32

Ценоотические и популяционные показатели *Melampyrum cristatum*

Показатели	2001 г.	Показатели	2001 г.
Обилие вида, баллы	3	Класс виталитета, %:	
Частота встречаемости, %	70,0	1-й	24,0
Общая численность вида, экз.	>1000	2-й	41,0
Плотность популяции, экз/м²	50,0	3-й	35,0
Степень генеративности, %	98,0		

бочка, значительно длиннее чашечки. Семена темно-коричневые до 4 мм дл. Морфометрическая характеристика марьянника гребенчатого дана по 2001 г.

Высокий уровень изменчивости отмечается у такого показателя, как число цветков на одном растении, которое существенно возрастает у более крупных экземпляров марьянника гребенчатого, т.е. зависит от габитуса особей.

Сезонное развитие. Время массового цветения марьянника гребенчатого приходится на июль, зрелые семена появляются во второй половине августа.

Оценка ценопопуляции по виталитетному составу и количественным признакам. Особи одного вида в пределах конкретного фитоценоза образуют одну ценопопуляцию (Миркин и др., 2001). В качестве основных характеристик ценопопуляций используют такие показатели, как их возрастная структура (Уранов, 1975), общая численность и плотность особей на единицу площади (Миркин и др., 2001), а также виталитетный состав (Злобин, 1989). Од-

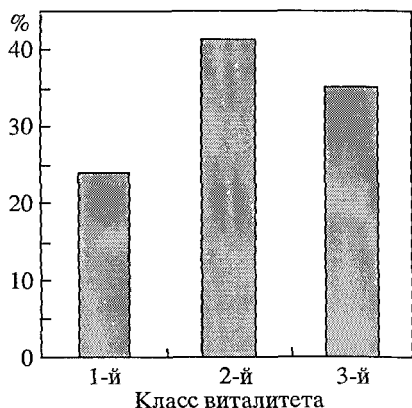


Рис. 34. Соотношение классов виталитета в ценопопуляции *Melampyrum cristatum* в 2001 г.

нолетние растения имеют сокращенный онтогенез (Жукова, Шестакова, 1997), представленный прегенеративным и генеративным периодами. Изучение марьянника гребенчатого проводилось нами в 2001 г. в фазу массового цветения.

Общая численность вида на пробной площади составляла более 1000 экз. (табл. 32), средний уровень встречаемости внутри фитоценоза обусловлен неравномерным размещением особей. Средняя плотность ценопопуляции достигала 50 экз./м². Почти все растения, за редким исключением, находились в фазе цветения, степень генеративности составила 98%. Для определения виталитетного состояния (Злобин, 1984) был применен одномерный подход к выборке особей марьянника гребенчатого, ранжированной по высоте растений (рис. 34). Установлено, что доля особей 1-го класса виталитета, имеющих наиболее крупные размеры, составила всего 24% (см. табл. 32). По формуле, предложенной Ю.А. Злобиным (1989), определили жизненное состояние марьянника гребенчатого в 2001 г.: $a + b/2 < c$, где a , b , c — соответственно доля особей 1, 2 и 3-го классов виталитета; в нашем случае $24 + 41/2 < 35$. Половина совокупности особей первых двух классов меньше, чем всех особей 3-го, что свидетельствует о наличии признаков депрессии ценопопуляции. Вероятно, на северной границе этого вида условия его существования ниже экологического оптимума, что сказывается на уменьшении габитуса значительной части особей. Однако ослабления процесса воспроизводства при этом не происходит, о чем говорит чрезвычайно высокая степень генеративности марьянника гребенчатого (см. табл. 32). На границах ареалов видов наблюдается повышенная изменчивость многих морфометрических параметров растений (Любарский, 1976).

Благодаря увеличению доли особей пониженного габитуса, изученная нами северная ценопопуляция марьянника гребенчатого характеризуется как слабодепрессивная с высокой степенью генеративности.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В данном выпуске обобщены результаты исследований 12 редких видов сосудистых растений природной флоры Республики Коми, находящихся здесь на северной границе своего распространения. Многие из них встречаются в виде изолированных малочисленных популяций реликтового (*Silene nutans*, *Isoëtes setacea*, *Ranunculus lingua*, *Dianthus fischeri*) или заносного (*Melampyrum cristatum*, *M. nemorosum*) происхождения. Другие виды (*Ajuga reptans*) сохраняют достаточно высокую численность пограничных ценопопуляций и хорошо возобновляются.

В сводке приводятся данные о распространении изученных видов в мире и регионе, условиях произрастания, видовом составе растительных сообществ, в которых они встречаются. Описываются морфологические, а у некоторых видов и анатомические признаки растений, размеры их вегетативных и генеративных органов, характер сезонного развития и способы размножения в условиях Севера. Особое внимание уделяется состоянию ценопопуляций изученных видов: их численности, плотности, генеративности, а также описанию возрастных спектров.

Обнаружены новые местонахождения *Isoëtes setacea* на Северо-Востоке европейской части России, который ранее в пределах Республики Коми не отмечался. Выявлено, что вид встречается в реликтовых древних приледниковых дистрофных озерах на песчаных грунтах в составе ситнягово-тростниковой ассоциации (*Phragmitetum eliocharosum*) на оз. Синдорском, в составе монодоминантного ценоза с редким включением водного мха *Warnstorfia exannulata* на оз. Средний Кадам и в составе гречихово-лютикового сообщества на Ямозере. Обследование показало, что их состояние на озерах Синдорское и Средний Кадам можно оценить (с учетом занимаемой площади и численности) как стабильное, на Ямозере — как критическое. Вид рекомендован для внесения в списки охраняемых растений Республики Коми, а его местообитания (озера Средний

Кадам и Синдорское) — для включения в систему особо охраняемых природных территорий.

Существование на территории Республики Коми Тиманского кряжа, Вычегодской равнины и других орографических выделов позволили проследить особенности эколого-фитоценологических условий произрастания и биологии *Cypripedium calceolus* в районах с разным макрорельефом. Для башмачка настоящего нами выявлены две экологические формы, отличающиеся числом метамеров побега и его размерами. Одна из них приурочена к избыточно увлажненным биотопам, а вторая — к сухим и светлым местообитаниям (скальные обнажения по берегам рек Тимана). Ценопопуляции этого вида достаточно многочисленные, их состояние устойчивое. Сказывается и низкое давление антропогенного фактора из-за удаленности от населенных пунктов или труднодоступности его местообитаний, а также приуроченности периода цветения башмачка к поздней весне, когда население активно еще не посещает свои охотничьи угодья, грибные и ягодные места. Выявлены популяции с активным семенным возобновлением, что важно для сохранения этого вида, поскольку одной из основных причин его редкости является низкая степень реализации семян во всходы при высокой семенной продуктивности.

Состояние изученных ценопопуляций второго вида этого рода — *Cypripedium guttatum* — определено как стабильное.

В результате исследований изолированной от основного ареала локальной популяции *Silene nutans* (включающей три ценопопуляции) на обнажениях известняков по р. Печорская Пижма дополнена эколого-фитоценологическая характеристика этого вида на северной границе распространения. При изучении возрастного спектра популяций описан онтогенез смолевки. Выявлено отсутствие дигрессивных изменений в популяциях и сильное влияние сенокосения как лимитирующего фактора. Рекомендовано уточнить категорию охраны вида, перевести его из группы с неопределенным статусом в редкие (3 (R)).

В ходе исследований подтверждены два местонахождения *Ranunculus lingua* — на озерах Синдорское и Дон-ты, где вид произрастает в осоковых прибрежных полосах, на сплавинах, очень редко — на покрытых лесом песчаных островах. Обследование двух локальных популяций лютика длиннолистного на этих озерах показало, что на каждом из них имеются ценопопуляции, состояние которых можно оценить как благополучное. Одновре-

менно, видимо, в менее благоприятных экотопических условиях существуют неблагоприятные ценопопуляции с низкими численностью побегов, плотностью их размещения в скоплениях и процентом генеративности. Оценка состояния популяций этого вида базируется на показателях максимальной численности, плотности, степени генеративности побегов в популяции, поскольку лютик длиннолистный размножается в основном за счет развития столонов, и зацветание его рамет можно рассматривать как показатель достаточно благоприятных условий для его роста и развития.

Исследования *Adonis sibirica* на северо-западной границе ареала показали, что малочисленные локальные популяции вида в республике приурочены к известняковым обнажениям Южного Тимана и верхней Печоры. В качестве мер охраны рекомендуется активная разъяснительная работа с населением, поскольку вид страдает от использования его в качестве лекарственного средства. Помимо того, необходимо проведение работ по реинтродукции вида в естественные местообитания и введению в культуру.

Два редких заносных вида — *Melampyrum nemorosum* и *M. cristatum* — в течение периода наблюдений сохраняли высокие показатели встречаемости, численности и стабильный уровень генеративности. Плотность ценопопуляции первого вида существенно увеличилась, однако, находясь в условиях экологического стресса, она обнаруживала признаки депрессии, выражающейся в увеличении доли особей 3-го класса виталитета, наименьших по габитусу. Пограничным положением ценопопуляции *Melampyrum nemorosum* объясняется, по-видимому, и то, что половина особей имела неполный цикл развития (Серебряков, 1962). Наоборот, ценопопуляция *Melampyrum cristatum* отличалась высокой степенью генеративности при существенной доле особей пониженного габитуса, что характеризует ее как слабодепрессивную (Злобин, 1989).

Исследования *Dianthus fischeri* на северной границе распространения показали, что вид представлен в одном случае реликтовой популяцией, в другом — возможно его заносное происхождение.

Состояние изученных ценопопуляций *Rhodiola rosea* определено как стабильное. Они многочисленны, отнесены к нормальному типу, в них идет активное семенное возобновление. Основным фактором сокращения численности и даже исчезновения

фрагментов популяций являются антропогенное воздействие, включающее бессистемную заготовку растений в качестве ценного лекарственного сырья, а также уничтожение самих местобитаний вида в результате разработки полезных ископаемых — золота, марганца и др. Необходимо отметить, что ранее результаты детальных исследований этого вида, а также двух видов неморального флористического комплекса (*Ajuga reptans* и *Asarum europaicum*) были обобщены в монографиях “Родиола розовая на европейском Северо-Востоке” (Фролов, Полетаева, 1998) и “Физиологическая и популяционная экология неморальных травянистых растений на Севере” (Дымова, Тетерюк, 2000).

Работы проводились большей частью на особо охраняемых природных территориях: в комплексных заказниках “Важъюль”, “Пижемский”, флористических заказниках “Заозерский”, “Светлинский”, “Сойвинский”, “Сыктывкарский”, флористических памятниках природы “Пузлинский”, “Помозский”, на оз. Синдорском и др. Полученные данные будут использованы для организации мониторинга состояния популяций охраняемых и пограничных видов на их территории.

Продолжение исследований редких сосудистых растений на территории Республики Коми предполагает подготовку авторами серии подобных публикаций по их результатам.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Агапова Н.Д. Семейство лютиковые // Жизнь растений. Т. 5. Ч. I. Цветковые растения. М., 1980. С. 210—214.
- Алексеева Л.В., Лафон Р., Володин В.В., Лукиа В.Г. Экдистероиды *Ajuga reptans* // Физиол. растений, 1998а. Т. 45. № 3. С. 372—377.
- Алексеева Л.В., Тетерюк Л.В., Володин В.В., Колегова Н.А. Динамика содержания экдистероидов у *Ajuga reptans* L. на северной границе ее ареала (Республика Коми) // Раст. ресурсы, 1998б. Вып. 4. С. 56—62.
- Андреева В.Н. Особенности распространения и экологии *Rhodiola rosea* L. в условиях Мурманской области // Биологические проблемы Севера. Апатиты: Изд-во Кольского фил. АН СССР, 1979. С. 19—20.
- Андреева В.Н., Похилько А.А., Филиппова Л.Н., Царева В.Т. Биологическая флора Мурманской области. Апатиты: Изд-во Кольского фил. АН СССР, 1984. 297 с.
- Андреева В.Н., Похилько А.А., Царева В.Т. Биологическая флора Мурманской области. Апатиты: Изд-во Кольского фил. АН СССР, 1987. 120 с.
- Ануфриева Э.Н., Ковлер Л.А., Колегова Н.А., Володин В.В. *Serratula coronata* L. и *Ajuga reptans* L. — продуценты экдистероидов в культуре *in vitro*. Сыктывкар, 1995. 28 с. (Научные докл. / Коми научный центр УрО РАН. Вып. 372).
- Артюшенко З.Т., Федоров Ал.А. Атлас по описательной морфологии высших растений. Плоск. Л.: Наука, 1986. 392 с.
- Атлас ареалов и ресурсов лекарственных растений СССР. М.: ГУТК, 1976. 340 с.
- Атлас ареалов и ресурсов лекарственных растений СССР. М.: Наука, 1983. 340 с.
- Атлас Коми Автономной Советской Социалистической республики. М.: Главное управление геодезии и картографии государственного Геологического комитета СССР, 1964. 113 с.
- Баранова О. Г. Картошмы распространения редких растений в Вятско-Камском междуречье. Ижевск: Изд-во Удмуртского ун-та, 2000. 180 с.
- Баталов А.Е. Жизненные формы и экологические группы орхидных Архангельской области // Экологические проблемы Севера. Архангельск, 1998. С. 97—102.
- Биологическая флора Московской области. М.: Изд-во МГУ, 1974. Вып. 1. 196 с.
- Биологическая флора Московской области. М.: Изд-во МГУ, 1975. Вып. 2. 208 с.
- Биологическая флора Московской области. М.: Изд-во МГУ, 1976. Вып. 3. 184 с.
- Биологическая флора Московской области. М.: Изд-во МГУ, 1978. Вып. 4. 232 с.

- Биологическая флора Московской области. М.: Изд-во МГУ, 1980. Вып. 5. 192 с.
- Биологическая флора Московской области. М.: Изд-во МГУ, 1980. Вып. 6. 222 с.
- Биологическая флора Московской области. М.: Изд-во МГУ, 1983. Вып. 7. 206 с.
- Биологическая флора Московской области. М.: Изд-во МГУ, 1990. Вып. 8. 272 с.
- Биологическая флора Московской области. М.: Изд-во МГУ, 1993. Вып. 9. Ч. 1. 112 с., Ч. 2. 144 с.
- Биологическая флора Московской области. М.: Изд-во МГУ; Изд-во Аргус, 1995. Вып. 10. 208 с.
- Биологическая флора Московской области. М.: Изд-во МГУ, 1995. Вып. 11. 222 с.
- Биологическая флора Московской области. М.: Аргус, 1996. Вып. 12. 182 с.
- Биологическая флора Московской области. М.: Изд-во Политэкс, 1997. Вып. 13. 237 с.
- Биологическая флора Московской области. М.: Изд-во "Триф и К", 2000. Вып. 14. 246 с.
- Биологические основы охраны редких и исчезающих растений Сибири. Новосибирск: Наука, 1990. 236 с.
- Биологические особенности растений Сибири, нуждающихся в охране. Новосибирск: Наука, 1986. 257 с.
- Биологические особенности сосудистых растений советского Дальнего Востока. Владивосток: ДВО АН СССР, 1991. 164 с.
- Блинова И.В. Особенности морфологического строения и побегообразования ряда орхидных на северном пределе их распространения // Бюл. МОИП. Отд. Биол., 1996. Т. 101. Вып. 5. С. 69—80.
- Блинова И.В. Особенности морфогенеза монокарпических побегов *Suqripedium calceolus* L. в Мурманской области // Бюл. Бот. сада им. И.С. Косенко. Краснодар, 1998. № 7. С. 23—25.
- Бобров Е.Г. Род *Adonis* // Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1937. Т. 7. С. 528—539.
- Бобров А.Е. Отдел Lysopodiophyta // Флора европейской части СССР. Л.: Наука, 1974. Т. 1. С. 54—61.
- Борисова А.Г. Семейство Crassulaceae // Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1939. Т. 9. С. 8—134.
- Борисова И.В. Сезонная динамика растительного сообщества // Полевая геоботаника. Л.: Наука, 1972. Т. 4. С. 5—95.
- Ботаника: морфология и анатомия растений / Васильев А.Е., Воронин Н.С., Еленевский А.Г. и др. М.: Просвещение, 1988. 480 с.
- Бочанцева В.В., Симачева Е.В. Семейство гвоздичные (Caryophyllaceae) // Жизнь растений. Цветковые растения. М.: Просвещение, 1980. Т. 5. Ч. 2. С. 367—371.
- Бубенец В.Н., Похилько А.А., Царева В.Т. Биологическая флора Мурманской области. Апатиты: Изд-во Кольского научного центра РАН, 1993. 138 с.
- Быков Б.А. Доминанты растительного покрова Советского Союза. Алмата: Изд-во АН Казахской ССР, 1960. Т. 1. 316 с.; 1962. Т. 2. 436 с.; 1965. Т. 3. 462 с.

Быченко Т.М. Устойчивость некоторых видов орхидных Южного Прибайкалья к антропогенным факторам среды // Бюл. Гл. бот. сада, 1997. Вып. 175. С. 80—82.

Вайнагий И.В. Методика статистической обработки материала по семенной продуктивности растений на примере *Potentilla aurea* L. // Растит. ресурсы, 1973. Т. 9. Вып. 2. С. 287—296.

Вайнагий И.В. К методике изучения семенной продуктивности растений // Бот. журн., 1974. Т. 59. № 6. С. 826—831.

Вахрамеева М.Г., Татаренко И.В., Быченко И.В., Быченко Т.М. Экологическая характеристика некоторых видов евразийских орхидных // Бюл. МОИП. Отд. биол., 1994. Вып. 99. № 4. С. 75—82.

Верещагин В.И., Соболевская К.А., Якубова А.И. Полезные растения Западной Сибири. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1959. 347 с.

Викторов С.В., Ремезова Г.Л. Индикационная геоботаника: Учеб. пособие. М.: Изд-во МГУ, 1988. 168 с.

Воробьева Е.Г., Москвичева Л.А. Материалы по биологии венерина башмачка *Surgipedium calceolus* L. в Кандалакшском заповеднике // Редкие виды растений в заповедниках. М., 1987. С. 137—146.

Глотов Н.В., Животовский Л.А., Хованов Н.В., Хромов-Борисов Н.Н. Биометрия: Учеб. пособие. Л.: Изд-во ЛГУ, 1982. 264 с.

Голубев В.Н. О морфогенезе и эволюции жизненных форм травянистых растений лесно-луговой зоны // Бюл. МОИП. Отд. биол., 1957. Т. 62. Вып. 6. С. 35—57.

Горб Е.В., Горб С.Н. Влияние мирмекохории на пространственное размещение и смертность проростков у *Asarum europaeum* L. (Aristolochiaceae) // Журн. общ. биол., 1995. Т. 56. № 4. С. 470—476.

Горчаковский П.Л. Флора и растительность высокогорий Урала // Тр. Ин-та биологии. УФАИ СССР. Свердловск, 1966. Вып. 48. С. 78—140.

Горчаковский П.Л. Растения европейских широколиственных лесов на восточном пределе их ареала. Свердловск, 1968. 208 с. (Труды Института экологии растений и животных. Уральский филиал АН СССР. Вып. 59).

Горчаковский П.Л., Шурова Е.А. Редкие и исчезающие растения Урала и Приуралья, М.: Наука, 1982. 208 с.

Горишкова А.Г. Род *Melampyrum* // Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1955. Т. 22. С. 533—554.

Горышина Т.К. Ранневесенние эфемероиды лесостепных дубрав (исследования по экологии, физиологии и фитоценологии). Л.: Изд-во ЛГУ, 1969а. 232 с.

Горышина Т.К. Ранневесенний фотосинтез перезимовавших листьев дубравных травянистых растений // Бот. журн., 1969б. Т. 54. № 6. С. 919—923.

Горышина Т.К. Сезонная динамика фотосинтеза и продуктивности у некоторых летневегетирующих травянистых растений лесостепной дубравы // Ботан. журн., 1971. Т. 56. № 1. С. 62—75.

Горышина Т.К. Экология растений. М.: Высш. школа, 1979. 368 с.

Дедов А.А., Лащенко А.Н., Толмачев А.И. Семейство Isoetaceae // Флора северо-востока европейской части СССР. Л.: Наука, 1974. Т. 1. С. 64—65.

Дементьева С.М. Венерин башмачок (*Surgipedium calceolus* L.) в лесных экосистемах Верхневолжья // Взаимоотношения компонентов биогеоценозов в южной тайге. Калинин, 1985. С. 36—46.

Денисова А.В., Вахрамеева М.Г. Род башмачок (венерин башмачок) — *Surgipedium* L. // Биологическая флора Московской области. М., 1978. Вып. 4. С. 62—70.

Денисова Л.В., Никитина С.В., Заугольнова Л. Б. Программа и методика наблюдений за ценопопуляциями видов растений "Красной книги СССР". М.: ВАСХНИЛ, 1986. 34 с.

Дидух Я.П., Плюта П.Г. Сравнительная характеристика фитоиндикационных экологических шкал (на примере шкал увлажнения почвы) // Экология, 1993. № 5. С. 32—40.

Дикорастущие травы Якутии в культуре / Савкина З.П., Андреева Т.В., Говорина Т.П. и др.; (Отв. ред. д.б.н., проф. В.Н. Андреев). Новосибирск: Наука, 1981. 235 с.

Днепроvский Ю.М., Ким Е.Ф., Юманова Т.П. Сезонное развитие и рост *Rhodiola rosea* L. в связи с интродукцией // Бюл. Гл. бот. сада, 1975. Вып. 98. С. 27—34.

Дымова О.В. Физиологическая экология *Ajuga reptans* L. на северной границе ареала. Сыктывкар, 1998. 32 с. (Научные докл. / Коми научный центр УрО РАН. Вып. 400).

Дымова О.В., Голоvко Т.К. Морфoфизиологические аспекты вегетативного размножения *Ajuga reptans* L. // Репродуктивная биология растений на европейском Северо-Востоке. Сыктывкар, 1998. С. 72—83. (Тр. Коми научного центра УрО РАН. № 158).

Дымова О.В., Тетерюк Л.В. Физиологическая и популяционная экология неморальных травянистых растений на Севере. Екатеринбург: УрО РАН, 2000. 144 с.

Дьячкова Т.Ю. Структура ценопопуляций видов семейства Orchidaceae в Карелии // Биоразнообразие, динамика и охрана болотных экосистем восточной Фенноскандии. Петрозаводск, 1998. С. 87—96.

Еленевский А.Г., Соловьева М.П., Тихомиров В.Н. Ботаника высших, или наземных, растений: Учеб. пособие. М.: Московский центр "Академия", 2000. 432 с.

Епова Н.А. Реликты широколиственных лесов во флоре Хамар-Дабана // Изв. Биол.-геогр. НИИ. Иркутск, 1956. Т. 16. Вып. 1—4. С. 25—61.

Животовский Л.А. Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций растений // Экология, 2001. № 1. С. 3—7.

Жукова Л. А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола: Гос. Комитет РФ по высш. образованию, 1995. 224 с.

Жукова Л. А. Популяционно-онтогенетическое направление в России // Бюл. МОИП. Отд. биол., 2001а. Вып. 5. С. 17—24

Жукова Л.А. Многообразие путей онтогенеза в популяциях растений // Экология, 2001б. № 3. С. 169—176.

Жукова Л. А., Заугольнова Л. Б., Мичурин В. Г. и др. Программа и методические подходы к популяционному мониторингу растений // Биол. науки, 1989. № 12. С. 65—75.

Жукова Л.А., Шестакова Э.В. Введение // Онтогенетический атлас лекарственных растений. Йошкар-Ола: Изд-во МарГУ, 1997. С. 3—27.

Забоева И.В., Стенина Т.А. Почвы // Природа Сыктывкара и окрестностей. Сыктывкар, 1972. С. 26—44.

Закамская Е.С. Особенности организации и динамика продуктивности ценопопуляций *Asarum euoraeum* L. в Республике Марий Эл: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Воронеж, 2000. 22 с.

Заугольнова Л.Б. Структура популяций семенных растений и проблемы их мониторинга: Автореф. дис. ... док. биол. наук. СПб., 1994. 70 с.

Заугольнова Л. Б., Денисова Л. В., Никитина С. В. Принципы и методы оценки состояния популяций // Бюл. МОИП. Отд. биол., 1993. Т. 58. Вып. 5. С. 100—106

Заугольнова Л. Б., Жукова Л. А., Шорина Н. И. Особенности популяционной жизни растений // Популяционные проблемы в биогеоценологии. М.: Наука, 1988. С. 24—59.

Заугольнова Л. Б., Никитина С. В., Денисова Л. В. Типы функционирования популяций редких видов растений // Бюл. МОИП. Отд. биол., 1992. Т. 92. Вып. 1. С. 80—91.

Заугольнова Л. Б., Смирнова О. В., Комаров А. С., Ханина П. Г. Мониторинг фитопопуляций // Успехи совр. биол., 1993. Т. 113. Вып. 4. С. 402—414.

Зеккель Я. Д. Рельеф // Геология СССР. М., 1969. Т. II. Ч. 1. С. 32—40.

Зеленая книга Сибири: Редкие и нуждающиеся в охране растительные сообщества. Новосибирск: Наука, 1996. 396 с.

Злобин Ю. А. Ценопопуляционная диагностика экотопа // Экология., 1980. № 2. С. 22—30.

Злобин Ю. А. Ценопопуляционный анализ в фитоценологии. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1984. 59 с.

Злобин Ю. А. Теория и практика оценки виталитетного состава ценопопуляций растений // Бот. журн., 1989. Т. 74. № 6. С. 769—781.

Злобин Ю. А. Структура фитопопуляций // Успехи соврем. биол. 1996. Т. 116. № 2. С. 133—146.

Иванина Л. И. Семейство Scrophulariaceae // Флора северо-востока европейской части СССР. Л.: Наука, 1977. Т. 4. С. 102—132.

Иванова Е. В. Семейство Orchidaceae — Ятрышниковые, или Орхидные // Флора Сибири. Новосибирск: Наука, 1987. Т. 4. С. 125—147.

Иванова Н. А. Семейство Aristolochiaceae // Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1936. Т. 5. С. 431—441.

Изучение структуры и взаимоотношения ценопопуляций: Методические разработки для студентов биологических специальностей. М.: МГПИ им. В. И. Ленина, 1986. 76 с.

Ильин М. М. Семейство Isoetaceae // Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1934. Т. 1. С. 127—128.

Ильин М. М. Третичные реликтовые элементы в таежной флоре Сибири // Материалы по истории флоры и растительности СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1941. Т. 1. С. 257—292.

Информационно-аналитическая система для оценки сукцессионного состояния лесных сообществ / Л. Б. Заугольнова, Л. Г. Ханина, А. С. Комаров, и др. Пушино: ПНЦ РАН, 1995. 51 с. (Препринт).

Кагало А. А., Загульский М. Н., Быченко Т. М. *Cypripedium calceolus* L. в разных частях ареала, взгляд с позиций флорогенеза // Флора и растительность Сибири и Дальнего Востока: Тез. докл. конф., посвященной памяти Л. М. Черепнина. Красноярск, 1991. С. 26—28.

Кадастр охраняемых природных территорий Республики Коми. Сыктывкар, 1993. 190 с.

Кадастр охраняемых природных территорий Республики Коми. Сыктывкар, 1995. 58 с.

Казаринова Н. В. Вопросы биологии и экологии родиолы розовой на Алтае (хребет Холзун): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск, 1975. 19 с.

Казаринова Н. В. Эколого-биологические особенности родиолы розовой в Горном Алтае // Изв. СО АН СССР. Сер. биол., 1977. № 15. Вып. 3. С. 38—43.

Карписонова Р.А. Травянистые растения широколиственных лесов СССР: Эколого-флористическая и интродукционная характеристика. М.: Наука, 1985. 205 с.

Карпов В.Г. Экспериментальная фитоценология темнохвойной тайги. Л.: Наука, 1969. 334 с.

Ким Е.Ф. Опыт выращивания родиолы розовой в низкогорьях Алтая // Раст. ресурсы, 1975. Т. 12. Вып. 4. С. 583—590.

Ким Е.Ф. Эколого-биологические основы интродукции родиолы розовой *Rhodiola rosea* L. (сем. Crassulaceae) в предгорья Алтая: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев, 1977. 20 с.

Ким Е.Ф., Днепровский Ю.М. Морфо-биологические особенности семян золотого корня // Успехи изучения лекарственных растений Сибири. Томск, 1973. С. 52—55.

Клеопов Ю.Д. Анализ флоры широколиственных лесов европейской части СССР. Киев: Наукова думка, 1990. 352 с.

Князев М.С. Семейство Isoetaceae — Полушниковые // Определитель сосудистых растений Среднего Урала. М.: Наука, 1994а. С. 45.

Князев М.С. Семейство Lamiaceae (Labiatae) — Яснотковые, Губоцветные // Определитель сосудистых растений Среднего Урала. М.: Наука, 1994б. С. 367—379.

Князев М.С. Семейство Ranunculaceae — Лютиковые // Определитель сосудистых растений Среднего Урала. М.: Наука, 1994в. С. 195—211.

Князев М.С., Салмина Н.П. Семейство Orchidaceae — Ятрышниковые, Орхидные // Определитель сосудистых растений Среднего Урала. М.: Наука, 1994. С. 138—149.

Князева О.И., Князев М.С. Некоторые особенности распространения и численность видов *Cypripedium* L. на Урале и в Западной Сибири // Экология и акклиматизация растений. Екатеринбург: УрО РАН, 1998. С. 40—49.

Колл Толедано Х. Ранее известные и вновь обнаруженные фитоэктистероиды у различных видов рода *Ajuga* // Физиол. растений. 1998. Т. 45. № 3. С. 365—371.

Комарова Т.А. Соотношение внутрипочечных и внепочечных фаз в развитии побега *Ajuga reptans* L. (Lamiaceae) // Бюлл. МОИП. Отд. биол., 1986. Т. 91. № 4. С. 46—52.

Кормовые растения сенокосов и пастбищ / И.В. Ларин, Ш.В. Агабабян, Т.А. Работнов и др. М.; Л., 1950. Т.1. 688 с.; 1951. Т. 2. 948 с.; 1956. Т. 3. 879 с.

Корчагин А.А. Внутривидовой (популяционный) состав растительных сообществ и методы его изучения // Полевая геоботаника. Т. 3. Л., 1964. С. 39—131.

Коряк А.Д. Разнообразие морфологических признаков *Rhodiola rosea* L. как показатель генофонда вида // Материалы VII Всесоюз. совещ. по вопросам изучения и освоения флоры и растительности высокогорий. Новосибирск, 1977. С. 220—221.

Красная книга Архангельской области (редкие и охраняемые виды растений и животных). Архангельск: "Правда Севера", 1995. 330 с.

Красная книга: дикорастущие виды флоры СССР, нуждающиеся в охране. Л.: Наука, 1975. 204 с.

Красная книга Карелии. Петрозаводск: Карелия, 1995. 286 с.

Красная книга Республики Коми: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и животных. М.: ДИК, 1998. 528 с.

Красная книга РСФСР. Т. 2. Растения. М.: Росагропромиздат, 1988. 590 с.
Красная книга Среднего Урала. Екатеринбург: Изд-во Уральского ун-та, 1996. 278 с.

Красная книга СССР: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений. М.: Лесная про-сть, 1984. Т. 2. 480 с.

Красноборов И.М. Семейство Isoetaceae — Полушниковые // Флора Сибири. Новосибирск: Наука, 1988. Т. 1. С. 41.

Краснов Е.А., Березовская Т.П., Алексеюк Н.В. Выделение и анализ природных биологически активных веществ. Томск: Изд-во Томск. ун-та, 1987. 184 с.

Кренке Н.П. Теория циклического строения и омоложения растений и ее практическое применение. М.: Сельхозгиз, 1940. 135 с.

Крылов П.Н. Флора Западной Сибири. Томск: Изд-во Томского бот. отд. Всерос. ассоциаций естествоиспытателей, 1931. Т. 6. 1460 с.

Кузнецова О.И. Семейство Полушниковые — Isoetaceae // Флора Мурманской области. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1953. Т. 1. С. 86—88.

Кузнецова Т.В., Пряхина Н.И., Яковлев Г.П. Соцветия: морфологическая классификация. СПб.: Изд-во Химико-фармац. ин-та, 1992. 127 с.

Кучеров Е.В., Байков Г.К., Гуфранова И.Б. Полезные растения Южного Урала. М., 1976. 262 с.

Кучеров Е.В., Мулдашев А.А., Галеева А.Х. Охрана редких видов растений на Южном Урале. М.: Наука, 1987. 204 с.

Кучеров Е.В., Сираева С.М. Медоносные растения Башкирии. М.: Наука, 1980. 128 с.

Лавренко А.Н. Флора Малдинского участка бассейна р. Кожим // Влияние разработки россыпных месторождений Приполярного Урала на природную среду. Сыктывкар, 1994. С. 41—66.

Лавренко А.Н., Сердитов Н.П. Кариосистематическое исследование представителей семейств Ranunculaceae и Racomitriaceae на северо-востоке европейской части СССР // Бот. журн., 1985. Т. 70. № 10. С. 1347—1354.

Лавренко А.Н., Улле З.Г., Сердитов Н.П. Флора Печоро-Илычского биосферного заповедника. СПб.: Наука, 1995. 255 с.

Ланина Л.Б. Статистический анализ флоры Печоро-Илычского заповедника // Тр. Печоро-Илыч. заповед., 1940. Вып. 3. С. 150—161.

Лафон Р. Фитостероиды и мировая флора: разнообразие, распределение, биосинтез и эволюция // Физиология растений. 1998. Т. 45. № 3. С. 326—346.

Лашенкова А.Н. Семейство Caryophyllaceae // Флора Северо-Востока европейской части СССР. Л.: Наука, 1976. Т. 2. С. 196—243.

Лашенкова А.Н. Семейство Labiatae // Флора Северо-Востока европейской части СССР. Л.: Наука, 1977. Т. 4. С. 80—98.

Левина Р.Е. К методике изучения распространения семян и плодов // Полевая геоботаника. М.; Л., 1960. Т. 2. С. 143—159.

Левина Р.Е. Репродуктивная биология семенных растений. Обзор проблемы. М.: Наука, 1981. 96 с.

Левина Р.Е. Морфология и экология плодов. Л.: Наука, 1987. 160 с.

Леса Республики Коми. М.: "Дизайн. Информация. Картография", 1999. 332 с.

Лисицына Л.И., Папченков В.Г. Флора водоемов России: Определитель сосудистых растений. М.: Наука, 2000. 237 с.

Любарский Е.Л. Ценопопуляция и фитоценоз. Казань: Изд-во Казанского ун-та, 1976. 157 с.

Маевский П.Ф. Флора средней полосы европейской части СССР. Л.: Колос, 1964. 880 с.

Макрофиты — индикаторы изменений природной среды. Киев, 1993. 434 с.

Максютова С.С., Комиссаренко Н.Ф., Лазарева Д.Н. Изучение биологической активности и химического состава надземной части *Adonis sibirica* Patr. ex Ledeb. // Раст. ресурсы. 1975. Т. 11. Вып. 4. С. 512—514.

Мальцева М.В. Пособие по определению посевных качеств семян лекарственных растений. М., 1950. 128 с.

Мамаев С.А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений. М.: Наука, 1972. 283 с.

Мамаев С.А., Князев М.С. Опыт интродукции редких растений Урала. // Охрана генофонда природной флоры. Новосибирск: Наука, 1983. С. 163—167.

Мандрик Ю.В., Гольшикин Л.В. Эмбриональное исследование некоторых видов семейства Crassulaceae // Бот. журн., 1973. Т. 58. № 2. С. 263—272.

Марина Л.В. Семейство Scrophulariaceae — Норичниковые // Определитель сосудистых растений Среднего Урала. М.: Наука, 1994. С. 381—394.

Мартыненко В.А. Семейство Ranunculaceae // Флора Северо-Востока европейской части СССР. Л.: Наука, 1976а. Т. 3. С. 9—40.

Мартыненко В.А. Границы неморальных видов на Северо-Востоке европейской части СССР // Бот. журн., 1976б. Т. 61. № 10. С. 1441—1444.

Мартыненко В.А. Семейство Aristolochiaceae // Флора Северо-Востока европейской части СССР. Л.: Наука, 1976в. Т. 2. С. 166—167.

Мартыненко В.А. Семейство Crassulaceae // Флора Северо-Востока европейской части СССР. Л.: Наука, 1976г. Т. 3. С. 87—90.

Мартыненко В.А. Семейство Orchidaceae // Флора Северо-Востока европейской части СССР. Л.: Наука, 1976д. Т. 2. С. 118—133.

Мартыненко В.А. Состояние и семенное возобновление популяции *Melampyrum nemorosum* L. // Репродуктивная биология редких и исчезающих видов растений. Сыктывкар, 1999. С. 66—67.

Минина Н.Н. Этапы онтогенеза двух декоративных дикорастущих видов *Dianthus* в ботаническом саду Уфы // Бюл. Гл. бот. сада. М., 2001. Вып. 181. С. 28—35.

Миркин Б. М., Наумова Л. Г., Соломещ А. И. Современная наука о растительности: Учеб. для студ. вузов. М: Логос, 2001. 263 с.

Миркин Б. М., Розенберг Г.С. Фитоценология: Принципы и методы. М.: Наука, 1978. 211 с.

Митина М.Б. Световые кривые фотосинтеза травянистых растений дубравы // Бот. журн., 1981. Т. 66. № 10. С. 1454—1464.

Митина М.Б., Антонова Л.А. Сезонное развитие растений лесостепной дубравы // Биологическая продуктивность и ее факторы в лесостепной дубраве / Под ред. Горышиной Т.К. Л., 1974. С. 74—92.

Михайловская И.С., Кузьмичева Т.В. О проводящей системе укороченного побега живучки ползучей *Ajuga reptans* L. // Бюл. МОИП. Отд. биол., 1974. Т. 79. № 3. С. 101—108.

Моисеева А.Б. О произрастании *Cypripedium calceolus* L. в Березинском заповеднике. Ботаника (исследования). Минск: Наука и техника, 1970. Вып. 12. С. 212—214.

Невский С.А. Семейство Orchidaceae // Флора СССР. М.:Л.: Изд-во АН СССР, 1935. Т. 4. С. 589—730.

Нейштадт М.И. Определитель растений средней полосы европейской части СССР. М.: Учпедгиз, 1952. 496 с.

Нейштадт М.И. Определитель высших растений средней полосы европейской части СССР. М.: Учпедгиз, 1954. 225 с.

Нейштадт М.И. Определитель растений. М.: Учпедгиз, 1957. 520 с.

Нейштадт М.И. Сем. Scrophulariaceae — Норичниковые // Определитель растений. М., 1963. 640 с.

Николаева М.Г., Разумова М.В., Гладкова В.Н. Справочник по проращиванию покоящихся семян. Л.: Наука, 1985. 348 с.

Нухимовский Е.Л. Экологическая морфология некоторых лекарственных растений в естественных условиях их произрастания // Раст. ресурсы, 1974. Т. 10. Вып. 4. С. 499—516.

Нухимовский Е.Л. Начальные этапы биоморфогенеза *Rhodiola rosea* L., выращиваемой в Московской области // Раст. ресурсы, 1976. Т. 12. Вып. 3. С. 348—355.

Нухимовский Е.Л. Основы морфологии семенных растений. М.: Недра, 1997. 630 с.

Нухимовский Е.Л., Климахин Г.И. Основные способы выращивания родюлы розовой // Лекарственное растениеводство, 1982. № 4. С. 40—47.

Нухимовский Е.Л., Юрцева Н.С., Юрцев В.Н. Биоморфологические особенности *Rhodiola rosea* L. при выращивании (Московская область) // Раст. ресурсы, 1987. Т. 23. Вып. 4. С. 489—501.

Овеснов С. А. Конспект флоры Пермской области. Пермь, 1997. 251 с.

Овчинников П.Н. Род *Ranunculus* // Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1937. Т. 7. С. 351—509.

Онтогенетический атлас лекарственных растений: Учебное пособие. Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-т, 1997. Т.1. 240 с.

Онтогенетический атлас лекарственных растений: Учебное пособие. Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-т, 2000. Т.2. 268 с.

Определитель высших растений Башкирской АССР / Ю.Е. Алексеев, Е.Б. Алексеев, К.К. Габбасов и др. М., 1988. 316 с.

Определитель растений Кировской области / Ф.А. Александров, Л.А. Зубарева, В.П. Клиросова и др. Киров, 1975. Ч. 1. 256 с.; Ч. 2. 304 с.

Орлова Н.И. Конспект флоры Вологодской области. Высшие растения. СПб., 1993: 260 с. (Труды Санкт-Петербургского общ. естествоиспытателей. Т. 77. Вып. 3).

Орлова Н.И. Определитель высших растений Вологодской области. Вологда: Русь, 1997. 264 с.

Папченков В.Г. О классификации макрофитов водоемов и водной растительности // Экология, 1985. № 6. С. 8—13.

Перфильев И.А. Флора Северного края. Архангельск, 1934. Т. I. 160 с.; 1936. Т. II — III. 397 с.

Петров В.В. Банк семян в почвах лесных фитоценозов европейской части СССР. М.: Изд-во МГУ, 1989. 176 с.

Петровский В.В. Синузии как форма совместного существования растений // Бот журн., 1961. Т. 46. № 11. С. 1615—1626.

Письякуова В.В. Род *Ajuga* // Флора СССР. М.: Л.: Изд-во АН СССР, 1954. Т. 20. С. 17—39.

Положий А.В., Крапивкина Э.Д. Реликты третичных широколиственных лесов во флоре Сибири. Томск: Изд-во Томского. ун-та, 1985. С.158.

Положий А.В., Ревакина Н.В. Биология развития золотого корня в районе Катунского хребта (Алтай) // Раст. ресурсы, 1976. Т. 12. Вып. 1. С. 53—59.

Положий А.В., Ревякина Н.В., Ким Е.Ф., Свиридова Т.П. Родиола розовая, золотой корень — *Rhodiola rosea* L. // Биология растений Сибири, нуждающихся в охране. Новосибирск, 1985. С. 85—114.

Положий А.В., Суров Ю.П. Ареалы, фитоценотическая приуроченность и прогноз запасов левзеи сафлоровидной и родиолы розовой в Южной Сибири // Материалы съезда по ресурсам лекарственных растений. М., 1971. С. 113—166.

Полякова Г.А., Ротов Р.А., Швецов А.Н. Ранневесенние растения усадебных парков Москвы и Подмосковья // Бюл. Гл. Бот. сада, 1997. Вып. 175. С. 63—66.

Пономарев А.Н., Демьянова Е.И. Самоопыление // Жизнь растений. Т. 5. Ч. 1. Цветковые растения / Под ред. Тахтаджяна А.Л. М.: Просвещение, 1980. С. 74—77.

Понятовская В.М. Учет обилия и характера размещения растений в сообществах // Полевая геоботаника. М.; Л.: Наука, 1964. Т.3. С. 209—299.

Постовалова Г.Г. О распространении высших водных растений в пределах Северо-Востока европейской части СССР // Ареалы растений флоры СССР. Л., 1969. С. 84 — 119.

Пошкурлат А.А. Ареал *Adonis sibirica* Patr. ex Ledeb. // Раст. ресурсы, 1976. Т.12. Вып. 1. С. 98—104.

Пучнина Л.В. Состояние ценопопуляций *Cypripedium calceolus* (Orchidaceae) в карстовых ландшафтах Севера европейской России // Бот. журн., 1999. Т. 84. № 9. С. 75—81.

Работнов Т. А. Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии // Проблемы ботаники. М.; Л., 1950а: Вып. 1. С. 465—483.

Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. М.; Л., 1950б. Вып. 6. С. 77—204.

Работнов Т.А. Методы изучения семенного размножения травянистых растений в сообществах // Полевая геоботаника. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960. Т. II. С. 20—40.

Работнов Т.А. Изучение ценоценозов популяций в целях выяснения стратегии жизни видов растений // Бюл. МОИП. Отд. биол., 1975. Т. 80. Вып. 2. С. 5—17.

Работнов Т.А. О применении экологических шкал для индикации эдафических условий произрастания растений // Журн. общ. биол., 1979. Т. 40. С. 35—42.

Работнов Т. А. Фитоценология: Учеб. пособие. М.: Изд-во МГУ, 1983. 340 с.

Работнов Т.А. Экология луговых трав. М.: Изд-во МГУ, 1985. 176 с.

Раменская М.Л. Анализ флоры Мурманской области и Карелии. Л.: Наука, 1983. 215 с.

Раменская М.Л., Андреева В.Н. Определитель высших растений Мурманской области и Карелии. Л.: Наука, 1982. 435 с.

Раменский Л.Г., Цаценкин И.А., Чижиков О.Н., Антипин Н.А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М.: Изд-во АН СССР, 1956. 472 с.

Растительность европейской части СССР. Л.: Наука, 1980. 429 с.

Растительные ресурсы СССР: Цветковые растения, их химический состав, использование. Семейства Magnoliaceae—Limoniaceae. Л.: Наука, 1984. 460 с.

Растительные ресурсы СССР: Цветковые растения, их химический состав, использование. Сем. Hippuridaceae—Lobeliaceae. СПб.: Наука, 1991. Т.6. 200 с.

Ревина Е.А., Краснов Е.А., Свиридова Т.П. и др. Биологические особенности и химический состав *Rhodiola rosea* L., выращиваемой в Томске // Раст. ресурсы, 1976. Т.12. Вып. 3. С. 355—360.

Ревина Т.А., Свиридова Т.П., Степанюк Г.Я. Биологические особенности родиолы в культуре // Охрана, рациональное использование и воспроизводство природных ресурсов Алтайского края. Барнаул, 1975. С. 267—270.

Ревякина Н.В. Некоторые данные об экологии и биологии *Rhodiola rosea* L. на Алтае // Географический сборник. Томск, 1973. С. 41—46.

Редкие и исчезающие виды флоры СССР, нуждающиеся в охране. Л.: Наука, 1981. 264 с.

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

Редкие и нуждающиеся в охране животные и растения Коми АССР. Сыктывкар: Коми кн. изд-во, 1982. 152 с.

Редкие и нуждающиеся в охране животные и растения Мурманской области. Мурманск: Кн. изд-во, 1979. 160 с.

Рысин Л.П., Рысина Г.П. Морфоструктура подземных органов лесных травянистых растений. М.: Наука, 1987. 208 с.

Рысина Г.П. К характеристике семенной продуктивности некоторых лесных травянистых растений // Сложные боры хвойно-широколиственных лесов и пути ведения лесного хозяйства в лесопарковых условиях Подмосковья. М.: Наука, 1968. С. 145—154.

Рысина Г.П. Ранние этапы онтогенеза лесных травянистых растений Подмосковья. М.: Наука, 1973. 216 с.

Рычин Ю.В. Флора гиетрофитов. М.: Сов. наука, 1948. 448 с.

Салмина Н.П. Семейство Aristolochiaceae — Кирказоновые // Определитель сосудистых растений Среднего Урала. М.: Наука, 1994а. С. 163.

Салмина Н.П. Семейство Crassulaceae — Толстянковые // Определитель сосудистых растений Среднего Урала. М.: Наука, 1994б. С. 238—240.

Саратиков А.С., Краснов Е.А. Родиола розовая — ценное лекарственное растение: золотой корень. Томск: Изд-во Томского ун-та, 1987. 253 с.

Серебряков И.Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М.: Сов. наука, 1952. 391 с.

Серебряков И.Г. Период покоя у некоторых травянистых и древесных растений Подмосковья // Учен. зап. МГПИ им. В.П. Потемкина, 1959. Т. 100. Вып. 5. С. 39—51.

Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений.: Учеб. пособие. М.: Высш. школа, 1962. 378 с.

Серебрякова Т.И. Об основных “архитектурных моделях” травянистых многолетников и модусах их преобразования // Бюл. МОИП. Отд. биол., 1977. Т. 82. Вып. 5. С. 112—128.

Серебрякова Т.И. Жизненные формы и модели побегообразования наземно-ползучих многолетних трав // Тр. МОИП. М., 1981. Т. 56. С. 161—179.

Сидорук Б.С. Биологические особенности и способы использования некоторых видов почвопокровных растений: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Днепрпетровск, 1974.

Смирнов А.В. Об изменении позиций некоторых орхидных в лесах Средней Сибири, нарушенных антропогенными факторами // Науч. докл. высш. школы. Биол. науки, 1969. № 8 (68). С. 79—83.

Смирнова Е.С. Морфология побеговых систем орхидных. М.: Наука, 1990. 209 с.

Смирнова О.В. Некоторые особенности жизненных циклов вегетативно-подвижных растений // Вопросы биологии и экологии доминантов и эдификаторов растительных сообществ. Пермь, 1968. С. 153—158. (Уч. зап. Перм. пед. ин-та).

Смирнова О.В. Поведение видов и функциональная организация травяного покрова широколиственных лесов (на примере равнинных широколиственных лесов европейской части СССР и липняков Сибири): Дис. ... докт. биол. наук. Л., 1983. 685 с.

Смирнова О.В. Структура травяного покрова широколиственных лесов. М.: Наука, 1987. 207 с.

Смирнова О.В., Зворыкина К.В. Копытень европейский // Биологическая флора Московской области. М., 1974. Т. 1. С. 41—51.

Смолянинова Л.А. Семейство Orchidaceae // Флора европейской части СССР. Л.: Наука, 1976. Т. 2. С. 10—59.

Степанов Э.В., Крылов Г.В. Золотой корень высокогорных районов Кузбасса // Изв. СО АН СССР. Сер. биол., 1973. Вып. 2. № 2. С. 53—58.

Стрижев А.Н. Русское разнотравье: Справочник. М.: Дрофа, 1995. С. 128—131.

Сукачев В. Н., Зонн С. В., Мотовилов Г. П. Методические указания к изучению типов леса. М.: Изд-во АН СССР, 1957. 113 с.

Суров Ю.П. Продуктивность золотого корня на территории северо-восточного Алтая // Изв. СО АН СССР. Сер. биол.-мед., 1965. Т. 8. № 2. С. 160.

Суров Ю.П. Запасы *Rhodiola rosea* L. в горах Алтая и Западных Саян // Успехи изучения лекарственных растений Сибири. Томск, 1973. С. 8—10.

Татаренко И.В. Орхидные России: жизненные формы, биология, вопросы охраны. М.: Аргус, 1996. 207 с.

Тетерюк Л.В. Опыт применения фитоиндикационных экологических шкал для выявления неблагоприятных факторов на границе распространения вида // Экология, 2000. № 4. С. 276—281.

Тетерюк Б.Ю., Канев В.А. Новые сведения о распространении *Isoetes setacea* (Isoëtaceae) на Северо-Востоке европейской части России // Бот. журн., 2001. Т. 86. № 3. С. 121 — 123.

Трифонов В.И. Порядок киркизоновые (Aristolochiales) // Жизнь растений. Т. 5.4.1. Цветковые растения / Под ред. А.Л. Тахтаджяна. М.: Просвещение, 1980. С. 172—175.

Уранов А.А. Жизненное состояние вида в растительном сообществе // Бюл. МОИП. Отд. биол., 1960. Т. 65. Вып. 3. С. 77—92.

Уранов А. А. Онтогенез и возрастной состав популяций // Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений. М., 1967. С. 3—8.

Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляции как функции времени и энергетических волновых процессов // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки, 1975. № 2. С. 7—34.

Уранов А. А. Вопросы изучения структуры фитоценозов и видовых ценопопуляций // Ценопопуляции растений. М., 1977. С. 8—20.

Федоров А. А., Артюшенко З. Т. Атлас по описательной морфологии высших растений: Соцветие. Л.: Наука, 1979. 296 с.

Филин В.Р. Род полушник (*Isoëtes*) // Жизнь растений. Т. 4. Мхи. Плауны. Хвощи. Папоротники. Голосеменные растения. М., 1978. С. 118—121.

Филиппова Л.Н. Родиола арктическая — перспективный вид для введения в культуру в Заполярье // Изучение растительных ресурсов Мурманской области. Апатиты: Изд-во Кольского фил. АН СССР, 1976. С. 3—10.

- Филиппова Л.Н.* Биология северных растений при введении их в культуру. Л.: Наука, 1981. 117 с.
- Филиппова Л.Н.* Введение в культуру и биология развития видов растений местной флоры. Апатиты: Кольский науч. центр АН СССР, 1990. 132 с.
- Фирсова М.К.* Методы определения качества семян. М.: Наука, 1969. 352 с.
- Флора Северо-Востока европейской части СССР. Л., 1974. Т. 1. 273 с.; 1976. Т. 2. 315 с.; 1976. Т. 3. 293 с.; 1977. Т. 4. 311 с.
- Флора СССР. Т. 7. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1937. 792 с.
- Фризен Н.В.* Род *Ajuga* // Флора Сибири. Новосибирск: Наука, 1997. Т. 11. С. 160.
- Фролов Ю.М., Полетаева И.И.* Родиола розовая на Европейском Северо-Востоке. Екатеринбург: УрО РАН, 1998. 198 с.
- Хессайон Д.Г.* Все о цветах в вашем саду. М.: Кладезь, 1996. 160 с.
- Ходачек Е.А.* Семенная продуктивность растений Западного Таймыра // Структура и функции биогеоценозов Таймырской тундры. Л., 1978. С. 166—197.
- Хромосомные числа цветковых растений. Л.: Наука, 1969. 926 с.
- Ценопопуляции растений: Основные понятия и структура. М.: Наука, 1976. 215 с.
- Ценопопуляции растений: Развитие и взаимоотношения. М.: Наука, 1977. 183 с.
- Ценопопуляции растений: Очерки популяционной биологии. М.: Наука, 1988. 184 с.
- Цыганов Д.Н.* Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М.: Наука, 1983. 198 с.
- Черепанов С.К.* Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР): Русское издание. СПб.: Мир и семья, 1995. 992 с.
- Шик М.М.* Сезонное развитие травяного покрова дубравы // Уч. зап. МГПИ им. В.И. Ленина, 1953. Т. 73. Вып. 2. С. 159—250.
- Шиикин Б.К.* Семейство Caryophyllaceae // Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1936. Т. 6. С. 577—870.
- Шляков Р.Н.* Род *Rhodiola* L. // Флора Мурманской области. М.; Л., 1959. Т. 4. С. 17—20.
- Шмидт В.М.* Математические методы в ботанике: Учебное пособие. Л.: Изд-во ЛГУ, 1984. 288 с.
- Шорина Н.И.* Экологическая морфология и популяционная биология представителей подкласса Polypodiidae: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 1994. 34 с.
- Шорина Н.И.* Популяционная биология гаметофитов равноспоровых Polypodiophyta // Экология, 2001. № 3. С. 182—187.
- Шурова Е.А.* Семейство Caryophyllaceae — Гвоздичные // Определитель сосудистых растений Среднего Урала. М.: Наука, 1994. С. 177—192.
- Юдин Ю.П.* Некоторые реликтовые виды растений в Коми АССР / Изв. Коми филиала Всесоюз. геогр. о-ва, 1954. С. 28—32.
- Юдин Ю.П.* Реликтовая флора известняков Северо-Востока европейской части СССР // Материалы по истории флоры и растительности СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. Вып. 4. С. 493—571.
- Ющенкова Л.Н.* Кислотность почвы как фактор синэкологических ареалов видов кустарничков и трав еловых лесов // Бот. журн., 1990. Т. 75. № 8. С. 1120 — 1128.

Яблокова Л.П. Возрастная структура ценопопуляций *Asarum europaeum* в черневых лесах Салаирского кряжа // Экология, 1984. № 2. С. 43—47.

A Utah Flora / Welsh S.L., Atwood N.D., Goodrich S., Higgins L.C. Brigham Young University. Provo. Utah U.S.A., 1993. 986 p.

Atlas florae Europaeae. V. 1. Pteridophyta (Psilotacea to Azollaceae). Helsinki, 1972. 122 p; V. 8. Nymphaeaceae to Ranunculaceae. Helsinki, 1989. 261 p.

Becking R. The Zürich-Montpellier school of phytosociology // Bot. Rev., 1957. Vol. 23. № 7. P. 411—488.

Blinowa I. Die Entwicklung des Rhizoms und der Populationen von *Cypripedium calceolus* L. im Bezirk Twer (Kalinin) in Zentral Ru land // Eurorchis. 1993. № 5. P. 95—105.

Kivenheimo V.I. Untersuchungen über die Wurzelsysteme der Samenpflanzen in der Bodnvegetation der Wälder Finnlands // Ann. zool. Fenn., 1947. Vd. 12. P. 1—180.

Klimes L., Klimesova J., Hendriks R., Groenendaal J. Clonal Plant Architecture: a Comparative Analyses of Form and Function // The Ecology and Evolution of Clonal Plants. Eds. H. de Kroon and J. van Groenendaal. The Netherlands: Backhyys Publishers, 1997. P. 1—29.

Landoldt E. Ökologische Zeigerwerte zur Sweizer Flora // Veroff. Geobot. Inst. ETH (Zurich), 1977. Hf. 64. S. 1—208.

Mell C. Dyes, tannins and medicines from *Rhodiola rosea* L. // Textile cjlrist, 1938. Vol. 60. № 715. P. 483—484.

Meusel H. Vergleichende chorologie der zentraleuropaischen Flora. Kartenteil. Jena, 1964. 260 S.

Mossberg B., Stenberg L., Ericsson S. Den nordiska Floran. Turnhout, Belgien: W&W, 1995. 696 p.

Nilsson L.A. Anthecological studies on the Lady' s Slipper *Cypripedium calceolus* (Orchidaceae) // Ib., 1979. № 132. P. 329—347.

Tomas J., Camps F., Claveria E. et al. Composition and location of Phytoecdisteroids in *Ajuga reptans* in vivo and in vitro // Phytochemistry, 1992. Vol. 31. № 5. P. 1585—1591.

Van Rossum F., Vekemans X., Meerts P., e. a. Allozyme variation in relation to ecotypic differentiation and population size in marginal populations of *Silene nutans* // Heredity. 1997a. Vol.78. № 5. P. 552—560.

Van Rossum F., Ouborg J., van Groenendaal J.M.M., de Graaf M. Morfological variation and fitness components in relation to population size in *Silene nurans* L., a rare plant species at its western border // 6th Congr. Eur. Soc. Evol. Biol., Arnhem. 24—28 Aug. 1997: Progr. Abstr. Heteren; Wageningen, 1997 6.

Van Rossum F., Meerts P., Gratia E., Tanghe M. Ecological amplitude in *Silene nutans* in relation to allozyme variation at the western margin of its distribution // J. Veget. Sci. Issue 10. 2. April 1999. P. 253—260.

Weiner L., Thomas S. Size variability and competition in plant monocultures // Oikos, 1986. Vol. 47. № 2. P. 211—222.

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	5
ПРИРОДНО-КЛИМАТИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЙ	8
МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ	12
ПОЛУШНИК ШИПОВАТЫЙ (Б.Ю. Тетерюк)	16
БАШМАЧОК НАСТОЯЩИЙ (Л.В. Тетерюк)	28
БАШМАЧОК ПЯТНИСТЫЙ (Л.В. Тетерюк)	43
КОПЫТЕНЬ ЕВРОПЕЙСКИЙ (Л.В. Тетерюк)	59
ГВОЗДИКА ФИШЕРА (И.И. Полетаева)	74
СМОЛЕВКА ПОНИКШАЯ (Л.В. Тетерюк)	84
ЛЮТИК ДЛИННОЛИСТНЫЙ (Б.Ю. Тетерюк)	96
АДОНИС СИБИРСКИЙ (И.И. Полетаева)	107
РОДИОЛА РОЗОВАЯ (И.И. Полетаева)	119
ЖИВУЧКА ПОЛЗУЧАЯ (Л.В. Тетерюк)	139
МАРЬЯННИК ДУБРАВНЫЙ (В.А. Мартыненко)	152
МАРЬЯННИК ГРЕБЕНЧАТЫЙ (В.А. Мартыненко)	159
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	163
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	167

Научное издание

**Мартыненко Вера Антоновна
Полетаева Ирина Ивановна
Тетерюк Борис Юрьевич
Тетерюк Людмила Владимировна**

**БИОЛОГИЯ И ЭКОЛОГИЯ РЕДКИХ РАСТЕНИЙ
РЕСПУБЛИКИ КОМИ**

Рекомендовано к изданию Ученым советом Института биологии Коми НЦ
и НИСО УрО РАН

**Редактор К.Н. Ушакова
Технический редактор Е.М. Бородулина
Корректор М.О. Дудорова
Компьютерная верстка Ю.Г. Овчинниковой**

ЛР № 020764 от 24.08.98

НИСО УрО РАН № 62(02)—19. Сдано в набор 03.04.03. Подписано в печать 07.10.03.
Формат 60×84 1/16. Бумага типографская. Печать офсетная. Усл. печ. л. 11,5.
Уч.-изд. л. 13. Тираж 350. Заказ 178.

620219 Екатеринбург, ГСП-169, ул. С. Ковалевской, 18.
Типография УрО РАН.