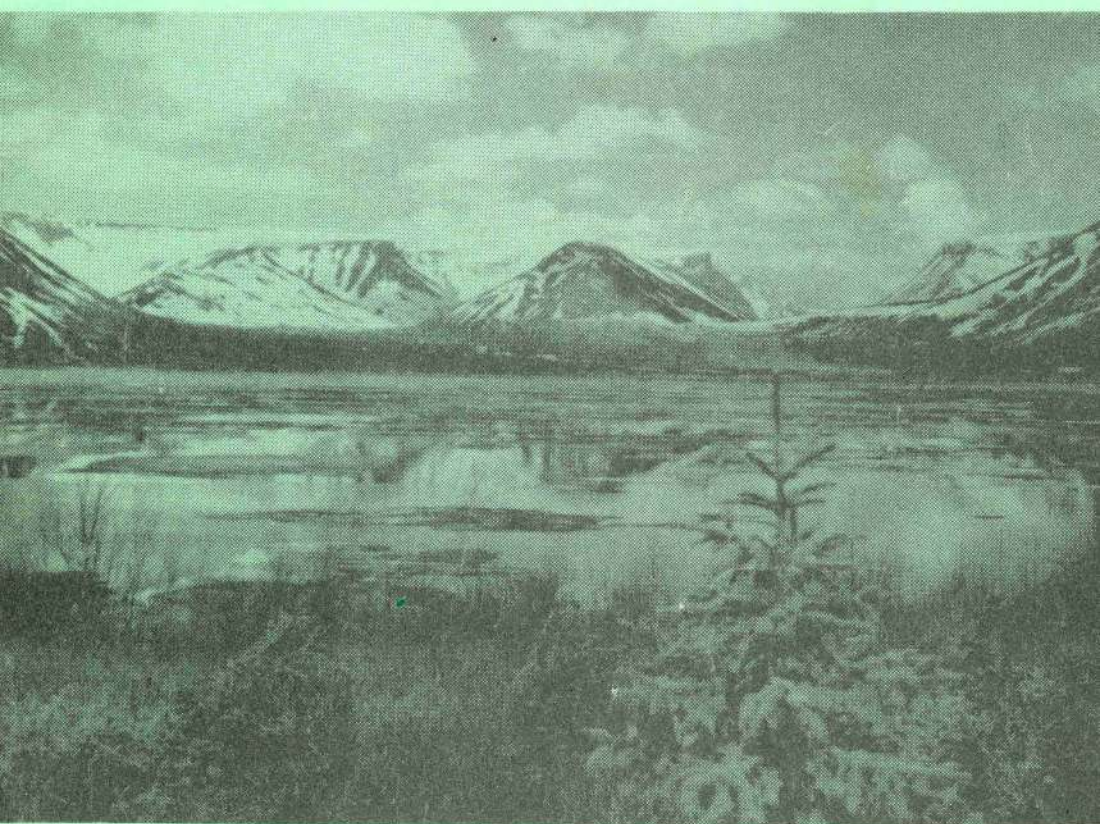


АКАДЕМИЯ НАУК СССР

Г. Н. Андреев, Г. А. Зуева

НАТУРАЛИЗАЦИЯ  
ИНТРОДУЦИРОВАННЫХ  
РАСТЕНИЙ  
НА КОЛЬСКОМ СЕВЕРЕ



Апатиты

1990

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ОРДЕНА ЛЕНИНА КОЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР им. С. М. КИРОВА

ОРДЕНА "ЗНАК ПОЧЕТА" ПОЛЯРНО-АЛЬПИЙСКИЙ  
БОТАНИЧЕСКИЙ САД-ИНСТИТУТ

Г. Н. Андреев, Г. А. Зуева

# НАТУРАЛИЗАЦИЯ ИНТРОДУЦИРОВАННЫХ РАСТЕНИЙ НА КОЛЬСКОМ СЕВЕРЕ

Отв. редактор  
доктор биол. наук Б. Н. Головкин

Дорогой  
Викентий  
Андреевич  
с благодарностью  
Авугар  
П. Хвост  
22. 01. 91.

Апатиты  
1990

Андреев Г.Н., Зуева Г.А.

Натурализация интродуцированных растений на Кольском Севере. - Апатиты,  
изд. Кольского научного центра АН СССР, 1990.

УДК 581.522.4 (470.21)

Рассматриваются особенности натурализационной активности растений природной флоры, проходивших интродукционное испытание в Полярно-альпийском ботаническом саду (120 км севернее Полярного круга). В более чем полувековой эксперимент было включено около 6500 видов различных климатических зон. Склонность к натурализации установлена у 488 видов, из них представители 321 вида проявили способность к семенному или вегетативному самовоспроизводству. Предложена градация уровней жизненности натурализующихся растений. Впервые применительно к условиям Крайнего Севера исследован фитоценотический аспект натурализации, установлены тенденции изменения и этапы становления фитоценозов северной тайги под влиянием натурализовавшихся интродуцентов, охарактеризована биоморфологическая и пространственная структура их ценопопуляций в естественных сообществах лесного пояса Хибинских гор.

Книга рассчитана на ботаников широкого профиля, интродукторов растений, фитоценологов и экологов, может представлять интерес для работников зеленого строительства, лесного и сельского хозяйства.

#### Р е ц е н з е н т ы :

В.А.Костина, В.В.Никонов, Г.М.Стрекопитов

The USSR Academy of Sciences  
Kola Science Centre  
Polar-Alpine Botanical Garden-Institute

G.N.Andreev, G.A.Zueva

NATURALIZATION  
OF INTRODUCED PLANTS  
ON THE KOLA NORTH

Editor-in-Chief  
B.N.GOLOVKIN, Dr. Sci (Biology)

Apatity  
1990

Naturalization of introduced plants on the Kola North. - G.N.Andreev,  
G.A.Zueva. Apatity, Kola Science Centre, USSR, Ac., of Sci., 1990.

The features of naturalizational activity of plants of natural flora involved into introductional tests carried out in the Polar-Alpine Botanical Garden (120 km north of the Polar Circle) are considered. This half a century-long experiment has covered about 6500 species of various climatic zones. 488 species have shown their ability to naturalization and among them the representatives of 321 species have exhibited their ability to seed and vegetative self-reproduction. Proposed is a gradation of levels of the survival ability of plants under naturalization. Investigated for the first time in terms of the applicability to the Extreme North conditions is a phytocenosis, tendencies to alteration and the formation stages of the phytocenosis of the north taiga affected by the naturalized plants are set forth, biomorphological and special structure of their cenopopulations in natural communities of the Khibiny forest belt is described.

For a broad spectrum of botanists, plant introductors, phytocenologists, ecologists as well as for experts in landscape gardening.

Именно в ботанических садах как очагах первичной интродукции растений необходимо самым тщательным образом изучать тенденции к натурализации выращиваемых растений и ее биологические предпосылки. Это необходимо для выявления потенциальных биологических возможностей интродуцентов как полезных, так и вредных растений, возможных сорняков и т.п.

С.С.Харкевич, 1966 а; с.105.

Исследования ботаников-интродукторов направлены прежде всего на обогащение растительных ресурсов того или иного района новыми формами полезных растений. При этом, как правило, имеется в виду обогащение ассортимента культивируемых растений, включая лесные и декоративные культуры.

Соответственно этому в публикациях по интродукции растений, в том числе и в работах Полярно-альпийского ботанического сада, переселение растений считается вполне успешным, если интродуктор имеет возможность размножать их семенами местной репродукции или хотя бы вегетативным путем, как это имеет место для сирени венгерской и ряда других озеленительных растений в Мурманской области. Требования самовоспроизводства к интродуцентам, как и к другим выращиваемым растениям, обычно не предъявляются, а факт самосева и дичания переселенных растений если и отмечается, то за редким исключением лишь как дополнительный и высший показатель успешности их интродукции, как факт положительный.

Между тем интродукционная деятельность людей сказывается и на составе дикорастущих растений, причем далеко не всегда натурализация пришельцев благоприятна, достаточно вспомнить историю вторжения в австралийскую флору опунши (Элтон, 1960 и др.) или экспансию водного гиацинта из Южной Америки в водоемы субтропической и тропической зон практически всего земного шара. В том и другом случае невинная, казалось бы, предприимчивость любителей экзотов привела к колоссальным и бедственным последствиям в экологии и экономике природы и общества. Еще больше примеров можно было бы привести из области непредвиденных последствий интродукционно-акклиматизационной активности зоологов (Элтон, 1960; Насимович, 1961; Сухомиров, 1970; Эренфелд, 1973; Саблина, 1979 и др.).

Анализируя эти факты, ученые все чаще обращают внимание на отрицательные стороны интродукции и натурализации и в противовес сторонникам "стратегии обогащения природы" (Гусев, 1975) говорят о нежелательности любой интродукции. "Учитывая опасность вмешательства в экосистему, любая интродукция раскованна и по существу нежелательна", - пишет известный английский зоолог П.Скотт (1967, с.16). "В экологии любые обобщения довольно раскованны, но одно можно утверждать совершенно определенно: интродукция инородных растений и животных в тех случаях, когда пришельцы приживаются, как правило, вредна. Причиняемый такой интродукцией вред может быть различным - от вымирания отдельных местных видов, оказавшихся побежденными в конкуренции с пришельцами, до полного разрушения сообщества", - вторит ему профессор биологии Колумбийского университета США Д.Эренфелд (1973, с. 100-101). Примечательно, что оба цитируемых автора - крупные специалисты в области охраны природы.

Однако даже при самом негативном отношении к интродукции и натурализации никто не в состоянии их прекратить, а тем более запретить. Кроме того, далеко не всегда они выглядят в мрачном свете, особенно когда речь идет о расте-

ниях. Более того, существует мнение, что "способность к натурализации надо рассматривать как весьма желательное свойство в отношении полезных растений, заслуживающих внедрения в культуру или введения в состав местной флоры с целью ее обогащения" (Харкевич, 1966 б, с. 3).

Большую роль человека как ботанико-географического фактора отмечали уже многие авторы прошлого века: Ф.Штрмайер, А.Гумбольдт, Огюстен Пирам Декандоль и его сын Альфонс Декандоль и др. (Stromeyer, 1800; Humboldt, 1805; Aug. Pyr. de Candolle, 1820; Alph. de Candolle, 1855 - цит. по Базилевской, 1964). Несколько позднее эта проблема получает освещение и в трудах русских ботаников (Бекетов, 1896; Талиев, 1900, 1902 и др.). Подлинную злободневность проблема антропогенных изменений в формировании растительного покрова приобретает во второй половине XX века, особенно в 1960-1970-е годы. Теперь уже отмечается не просто большая, а "решающая" роль антропогенных факторов в естественном ходе развития растительного покрова (Парфенов, 1978).

В дополнение к давно уже бытующему термину "синантропная флора" в последние годы вошли в употребление понятия "синантропизация естественного растительного покрова" (Palinaki, 1971; Горчаковский, Пешкова, 1975; Чопик, 1978; Тихомиров, 1989 и др.) и "антропогенная трансформация растительного покрова" (Дружинина, Мяло, 1990), под которыми подразумевается целый комплекс изменений растительного покрова под влиянием прямых и косвенных воздействий человека: обеднение (пауперизация) флористического состава растительных сообществ; замена аборигенных видов инорайонными, стенотопных - эвритопными, эндемичных - космополитными; упрощение структуры сообществ; замена первичных растительных сообществ производными, а естественных - синантропными; уменьшение пространственного экологического разнообразия растительного покрова, снижение его стабильности и продуктивности (Горчаковский, 1979; Абрамчук, Горчаковский, 1980; Харкевич, 1989 и др.).

Элементы синантропизации, антропогенной трансформации известны и для растительного покрова Крайнего Севера\*: проникновение новых растений (Тихомиров, Дорогостайская, 1957), трансформация тундровых растительных группировок в луговые и лугоподобные (Тихомиров, 1962; Крючков, 1976, 1979), расширение тундровоподобных территорий и снижение устойчивости экосистем (Крючков, 1973, 1979).

Важность указанных явлений и их последствий для судеб дикой природы, отдельных ее компонентов и самого человека трудно переоценить. Без преувеличения можно сказать, что благополучие человечества в целом в известной мере зависит от того, насколько быстро и насколько полно людям удастся познать процесс синантропизации и научиться им управлять. Пока что еще многое здесь не ясно. В частности, современный уровень знаний не позволяет с достаточной надежностью прогнозировать последствия внедрения инорайонных растений в местные природные комплексы. Одна из причин этого - слабая изученность хода натурализации растений-пришельцев в тех или иных конкретных условиях.

Такое положение затрудняет разработку природоохранных мероприятий, особенно по сохранению заповедных территорий как эталонов естественных экосистем, по охране редких и исчезающих видов растений. Препятствует оно и созданию научно обоснованной долгосрочной программы интродукционных исследований, разработке генеральной стратегии акклиматизационных работ, необходимость которой признана Президиумом АН СССР еще в 1972 году (Биологические ресурсы...

\* Новейший обзор этих явлений дан в работе О.А.Дружининой, Е.Г.Мяло (1990).

1972), поскольку интродукторы должны учитывать не только полезность новых растений, но и их потенциальную вредность в случаях натурализации. Предостережения подобного рода, как мы уже отмечали выше, вполне основательны.

Сам по себе факт, что ботанические сады служат агентами и очагами распространения представителей инорайонных флор, не нов. Для растений, которые "воспользовались" ботаническим садом для "прыжка" в новые для них природные ценозы, существует даже особый термин "беглецы из сада" (*ex hortus fugio*). Однако судьба таких "беглецов" в большей мере интересовала обычно не интродукторов, а флористов и специалистов по борьбе с сорняками, которые изучают не столько процесс натурализации, сколько его последствия. Случаи постановки специальных исследований единичны как до, так и после сочувственно воспринятого интродукторами призыва С.С. Ларкевича (1966 а) к самому тщательному изучению тенденций и биологических предпосылок к натурализации именно в ботанических садах.

Можно вполне определенно сказать, что и в целом изучение натурализации интродуцированных растений в нашей стране все еще ведется недостаточно. Однако накоплен большой материал как по адвентивным растениям в целом (Гроссгейм, 1939; Гусев, 1964, 1968, 1972 и др.; Давитадзе, 1974; Октябрева и др., 1978; Протопопова, 1973; Яброва-Колаковская, 1977; Проблемы изучения адвентивной флоры СССР, 1989 и др.), так и по натурализации именно интродуцентов (Берко, 1964; Харкевич, 1966 а, б; Русанов, 1974; Айба, 1983; Баканова, Рубина, 1983; Гвианидзе, 1983; Скворцова, 1983; Рябова, 1983, 1989 и др.). В этом общем процессе следует отметить и участие Полярно-альпийского ботанического сада в научном изучении натурализующихся растений. Наблюдения за самосевом растений в Полярно-альпийском ботаническом саду ведутся с 1933 г. В середине 1930-х гг. в парковой части Сада заложены опытные "географические участки" (Алтайский, Кавказский и с 1957 г. - Карпатский), которые стали своеобразными полигонами по исследованию натурализации. Подведены первоначальные итоги наблюдаемых явлений (Аврорин и др., 1964; Головкин, 1961, 1973; Андреев, 1971, 1974, 1975, 1981, 1983 а; Андреев, Костоломов, Кострова, 1977; Зуева, 1979 а, б, 1983 а, б, 1985, 1986, 1987; Андреев, Зуева, Костоломов, 1980; Андреев, Зуева, 1983, 1984 и др.).

Авторы настоящей работы ставили перед собой следующие задачи:

1. Учесть видовой состав интродуцентов, имеющих (или имевших в прошлом) тенденцию к натурализации на территории Полярно-альпийского ботанического сада и в его ближайших окрестностях.
2. Выявить основные местонахождения натурализующихся растений, пути и формы их заноса в природные сообщества.
3. Определить основные черты взаимодействия интродуцентов с аборигенной растительностью.
4. Изучать структуру вторичных растительных сообществ с участием интродуцентов.
5. Провести дифференциацию натурализующихся растений по степени их активности и жизнеспособности.

Предметом исследований являются натурализующиеся интродуценты, т.е. растения, сознательно переселенные человеком. Другие группы заносных растений ели и привлекаются к рассмотрению, то лишь в порядке сопоставлений либо в случаях, когда трудно или невозможно вычлениить, как конкретно происходил занос диаспор.

Глава "Натурализация интродуцентов в естественных местообитаниях", кроме раздела 4.1, написана Г.А. Зуевой. "Приложение" и "Заключение" авторы составили совместно. Остальная часть книги подготовлена Г.Н. Андреевым.

Натурализация интродуцентов в Хибинских горах, а в ряде случаев и в других районах Кольского Севера, по преимуществу является следствием более чем полувековых опытов и практических работ по переселению растений природной флоры, которые непрерывно ведутся Полярно-альпийским ботаническим садом с 1932 года. У истоков их стояли основатель и первый директор Полярного сада Н.А.Аврорин, его первый научный сотрудник Л.И.Качурина, руководители первых интродукционных экспедиций Сада М.Х.Качурин (Алтай, 1934) и А.А.Коровкин (Саяны, 1936).

Интродукционный эксперимент за Полярным кругом не мог быть столь обширным, если бы в сборе исходного материала не участвовала целая плеяда коллекторов, ботаников-энтузиастов, сотрудников Сада или его добровольных корреспондентов (обозначены звездочкой): В.Н.Дегтярев\* (Зайликий Алатау, 1935-1937), А.В.Гурский (Кавказ, Копетдаг, 1936), А.Н.Джавахишвили\* (Кавказ, 1937-1946), З.И.Лучник\* (Алтай, 1940), Б.А.Тихомиров\* (Таймыр, 1946), Ю.И.Кос\* (Нальчик, 1948-1956), Л.А.Шавров (Кавказ, 1955; Алтай, 1964, 1969; Сахалин, 1967), Л.Н.Горюнова и Т.Г.Тамберг (Север европейской части СССР и Западной Сибири, 1956), Б.Н.Головкин (Копетдаг, 1961; Алтай, 1964, 1969; Кавказ, 1966, 1971, 1975; Сахалин, 1967), А.А.Гасконский\* (Архангельская обл., 1971-1981), А.П.Горелова (Кавказ, 1971; Алтай, 1972; Украинские Карпаты, 1974, 1979; Восточный Казахстан, 1976; Памиро-Алай, 1981; Камчатка, 1982), Л.А.Казаков (Приморский край, 1977; Восточный Памир, 1978; Украинские Карпаты, 1979; Камчатка, 1982) и др. Более детально состав коллекторов Сада отражен в специальной статье (Андреев, 1985).

Большой вклад в общую "копилку фактов" с самосевах переселенных растений внесли наблюдатели-фенологи и кураторы интродукционных питомников разных лет: А.Я.Мешкина, А.А.Кальнин, Б.Н.Головкин, Т.А.Ляпина, О.А.Корабельникова, Г.Ф.Архипова и Л.А.Новикова. Всем им, как и названным выше участникам интродукционных исследований в Полярном саду, авторы выражают искреннюю признательность и благодарность.

I.I. Из истории изучения натурализации растений.  
Вопросы терминологии

Явление натурализации, т.е. дичание чужеземных растений, стало известно человечеству задолго до того, как было научно описано. Справедливо отмечено, что исторический период "когда возникло земледелие и первая интродукция растений в новые районы, установить невозможно" (Базилевская, 1964, с. 4). По мнению П.М. Жуковского (1964), земледелие возникло более 20 тысяч лет тому назад. Но древние письменные источники, а тем более археологические находки, дают указание лишь на сам факт возделывания тех или иных растений, а не на способность их к натурализации. Поэтому невозможно установить и точное время, когда люди стали замечать одичание завезенных для выращивания растений.

Следует предположить, однако, что первыми в Европе дичающими интродуцентами были различные виды злаков, горох, мак и т.д., которые возделывались жителями свайных построек Швейцарии и Италии (Базилевская, 1964). Еще в конце каменного века в южной Германии и Швейцарии были известны *Triticum vulgare* (*T. compactum*), *T. monococcum*, *T. dicoccum*, *Hordeum vulgare*, *Papaver somniferum*, *Linum usitatissimum* и др. В находках бронзового века установлены *Panicum*, *Avena sativa*, *Sinapis arvensis*, *Vicia faba*, в галльско-римское время — *Portulaca oleracea* и многие другие (Вальтер, Алехин, 1936). Предполагается, что некоторые растения, ныне известные только как сорняки-археифиты, в древности выращивались (вики, лебеда и т.п.)

В историческое время интенсивность явлений натурализации возрастала соответственно усилению деятельности людей по переселению растений, особенно в связи с открытием и освоением европейцами новых территорий. В связи с этим большой интерес представляет работа Грегора Крауза (Крауз, 1894), который установил периодизацию интродукции растений для Западной Европы с указанием основных направлений их переселения и, что особенно важно, точной даты появления в ботанических садах конкретных видов, часть из которых в дальнейшем натурализовались. К сожалению, в отношении натурализации таких детальных и полных сводок еще нет, имеются лишь разрозненные примеры.

Работа Г. Крауза посвящена истории интродукции декоративных растений в Западной Европе, в ней выявлены основные центры происхождения интродуцентов, что дополнило более раннюю работу Альфонса Декандоля (1885\*) об очагах происхождения культурных растений. Позднее, уже на современной научной основе, их идеи были развиты Н.И. Вавиловым (1926), П.М. Жуковским (1964, 1970 и др.), а в отношении декоративных растений — К.А. Базилевской (1964) и др. Всесторонне история интродукции растений в ботанических садах освещена Б.Н. Головкиным (1981).

---

\*Перевод со второго французского издания 1882 г.

Несмотря на то, что "введение в культуру декоративных растений шло иными путями, чем всех других культурных растений, так как оно преследовало другие цели" (Базилевская, 1964, с. 34), центры происхождения их во многом совпадают. То же самое, видимо, можно сказать относительно интродукции многих других групп растений и в определенной мере — об очагах происхождения натурализующихся интродуцентов, которые всегда будут связаны с центрами происхождения успешно переселяемых растений.

Крупнейшее обобщение обширного материала по натурализации разводимых и разносимых человеком растений сделал в середине XIX в. знаменитый французский садовод и ботаник Альфонс Декандоль (Alph. de Candolle, 1855). Разумеется, отдельные наблюдения над натурализацией "беженцев" из ботанических садов фиксировались и ранее, однако Декандоль впервые систематизировал фактический материал, уточнил терминологию и представил натурализацию растений как ботанико-географическое явление, имеющее большой научный интерес.

Полностью натурализовавшимся или, сокращенно, натурализовавшимся Декандоль называет растение, проходящее цикл своего развития на новом месте, куда было занесено. Подробно рассмотрены Декандолем приспособления зачатков растений к различным факторам расселения и их относительная роль в распространении растений. Далее Декандоль анализирует два основных случая натурализации, а именно: натурализацию на близких и на далеких расстояниях (в районах, в различной степени отдаленных от родины растений). При детальном анализе причин явления натурализации Декандоль не разработал, однако, логической системы понятий, касающихся натурализации растений, что впоследствии вызвало рост числа научных работ, ограничивающих и переделывающих смысловые объемы понятий, меняющих интерпретации терминов.

Бельгийский садовод Д. Кло определял натурализацию как свойство растения существовать и распространяться в чужеземной стране, куда оно было введено человеком или какими-нибудь особыми обстоятельствами (Clos, 1865, p. 52). При этом Кло разделяет натурализацию на полную и неполную, называя последнюю акклиматизацией.

В связи с расхождением значений слов "интродукция", "натурализация", "акклиматизация" (обычных в бытовой, в особенности французской речи) с теми же словами в качестве строгих научных терминов, каждое из них стало обозначать несколько частично перекрывающихся понятий.

"Интродукция" в различных работах по натурализации растений означает то простой факт географического перемещения растения, то относится к расселению под влиянием человека или других факторов, то к преднамеренному завозу и заносу растений, то к культивированию, в том числе и местных растений, то обозначает начальную степень натурализации. То же можно сказать о понятии "акклиматизация", причем здесь прибавляются признаки природных факторов (климат, эдафоклимат, совокупность экологических условий), единичности или комплексности адаптогенных факторов, наличия или отсутствия перестройки растительного организма под влиянием перемещения и т.д.

Классическим объектом для работ экологов и географов растений стала адвентивная флора окрестностей ботанического сада в Монпелье. Изменения флоры Монпелье под влиянием человека констатировал Ж. Планшон (Planchon, 1864), неоднократно составлялись списки натурализующихся растений (Naudin, 1882; Lamio, 1885 и др.), общий обзор натурализующихся растений во Франции дал Ш. Флао (Flahault, 1899). На примере адвентивных растений Монпелье А. Теллунг (Thellung, 1910) разработал основную классификацию синантропных или антропофильных растений, на базе которой последующие авторы производили самые

равнообразные модификации (Ильинский, 1937; Дорогостайская, 1972; Linkola, 1916; Jalas, 1955; Kreh, 1957; Rikli, 1934; Simmons, 1910; Walter, 1927).

Альберт Теллунг, известный специалист по сорной флоре и растительности (Thellung, 1925), в частности по сложноцветным (Thellung, 1913), особенно натурализовавшимся в Европе американским *Aster* и *Helianthus*, а также другим растениям, "путешествующим" под влиянием человека (Thellung, 1915), в трактовке натурализации расходился с А.Декандалем. Последний считал, что наличие исключительно вегетативного размножения свидетельствует не о натурализации растения, растительного вида, а лишь о "натурализовавшихся индивидах" ("*des individus naturalisees*" - Alph. de Candolle, 1855). На примере *Acorus calamus* L., *Eleocharis canadensis* Michx. Теллунг показал, что одного вегетативного размножения достаточно для вхождения вида в данную флору в качестве полноправного члена (Thellung, 1910).

В работе 1910 года А.Теллунг в первом варианте классификации синантропных растений (см. Дорогостайская, 1972, с. 7) поставил группы эфемерофитов и эфекофитов рядом с группами неофитов и археофитов. Такая последовательность схемы Теллунга-Рикли принимается большинством исследователей вплоть до наших дней (Ильинский, 1937; Дорогостайская, 1972; Камышев, 1959 и др.).

Однако сам А.Теллунг уже в работе 1912 г. (расширенном варианте "Адвентивной флоры Монпелье") отметил совмещение различных критериев - временного фактора и степени натурализации (натурализованности) - в собственной классификации и предложил использовать термины "эфекофит" и "эфемерофит" в отношении как бессознательно занесенных растений, так и бывших эргазеофитов (культурных растений) - "эргазеолипофитов" и "эргазеофитофитов" (Thellung, 1912).

Именно такое независимое применение различных критериев к группе синантропных растений производится ботаниками ГДР и Польши (Schroeder, 1969; Kornas, 1978; Palinski, 1968).

В целом же представление о трех степенях натурализации осталось неизменным еще с применяемой Теллунгом и другими исследователями классификации Туши (Toussy, 1857, цит. по: Гроссгейм, 1939), который выделил виды: 1) переходящие, 2) акклиматизировавшиеся, 3) натурализовавшиеся. Возможно, лишь неудачная терминология препятствовала всеобщему и однозначному признанию этой простой и верной схемы, что не мешало ей стать основой почти всех позднейших классификаций адвентивных растений. В частности, английские ботаники различали в составе флоры виды: "сомнительно местные" ("*doubtful natives*"), "натурализовавшиеся и акклиматизировавшиеся интродуцированные" и "адвентивные" (Hyde, Wade, 1934). Здесь явно просматривается все та же "триада" Туши, как и в системе антропофильных элементов флоры Е.В.Дорогостайской (1972), специально построенной для Крайнего Севера ("случайные", "временные" и "натурализовавшиеся" заносные антропохоры).

Натурализовавшиеся растения - "неофиты" в традиции А.Теллунга (Thellung, 1925; Sukopp, 1962 и др.) - предложено также называть "неоиндигенофитами" (Holub, Jirasek, 1967), "агриофитами" и т.п. Последний термин предложен Н.С.Камышевым (1959) для растений естественных местообитаний, в частности заносных. Называть натурализовавшиеся растения термином Камышева "агриофиты" предложил Ф.Г.Шредер (Schroeder, 1969, 1974).

Отметим, что А.Теллунг называл растения, бывшие ранее в культуре как пищевые, лекарственные, технические, орнаментальные и затем "бежавшие" в природные условия, например *Cannabis sativa*, *Salvia officinalis*, "субспонтанными растениями" и ввел большое число частных классификаций, в основном не применяемых в дальнейшем специалистами по "антропоботанике" (Thellung, 1930).

История изучения натурализации растений в Европе и частично в Америке также освещена Теллунгом, при этом он анализирует работы таких авторов, как Флайдлер (Flydler), Ашерсон (Ascheron), Данн (Dunn), Гельвиг (Hellwig), Бертт Дэви (Burt Davy), где описывались случаи натурализации, и работы, посвященные теоретическому осмыслению явления натурализации и разработке классификаций (Rapp, 1895; Rikli, 1911; Woodhead, 1906).

По общей оценке Теллунга, из заносных растений в окрестностях Монпелье натурализовалось 14,2% (107 видов из 751), причем лучше натурализовались растения, оставившие культуру - 40,8% (61 из 148), чем растения, введенные с каким-либо видом сырья: девять - с заграничным зерном, девятнадцать - с шерстью, девять - с балластом, девять, занесенных средствами передвижения (Thellung, 1910, 1912; см. также: Ильинский, 1937 и др.).

В специальной литературе уже более ста лет обсуждается вопрос о содержании термина "натурализация", однако нет единства в его понимании и в наши дни. Делая со своей стороны попытку разобраться в этом весьма непростом деле, мы считаем необходимым обратиться к истории становления самого понятия.

Слово "натурализация" в русском языке произошло от французского "naturalisation" (от него же, по-видимому, и английское "naturalization"), в свою очередь восходящего к латинскому "naturalis" - природный, естественный. Таким образом, по смыслу натурализация должна означать "уподобление природному, естественному".

В работах современных ботаников (Синкура, 1975 и др.) неоднократно упоминается, что автор термина "натурализация" - А. Декандоль (A. de Candolle, 1855), что не вполне соответствует действительности, поскольку в юридических науках этот термин имеет хождение со времен Древнего Рима, означая "принятие государством иностранца в свое подданство или гражданство" (Словарь..., 1964).

Б.Н.Замятин (1971), справедливо отмечая давность этого понятия, сам не вполне точен, утверждая, что "в биологию его ввел Альфонс Декандоль, подразумевая под этим, по аналогии с юридическим термином, вхождение чужеземного растения во флору данной страны наравне с аборигенами, иначе говоря, одичание растения, завезенного из другой страны" (с. 1100). Традиция такой аналогии, по-видимому, существовала и до работ Декандоля, во всяком случае агроном-натуралист и директор Земледельческой школы Московского общества сельского хозяйства В.В.Беликов (1838) уже пользуется французским выражением "naturalisation" для случаев переноса растений в новый район, переводя этот термин русским словом "усвоение". Заслуга же Декандоля, как отмечалось, состоит в том, что он впервые поднял явление натурализации до уровня подлинно научной проблемы.

Поскольку в последующие годы многие авторы свои не всегда схожие воззрения на натурализацию подкрепляли ссылками на Декандоля, напомним, что сам он употреблял это понятие для тех случаев, когда растение "не существовавшее раньше в данной стране, затем существует в ней со всеми признаками дикорастущих туземных растений, т.е. растет и размножается без участия человека, произрастает более или менее обильно и регулярно в местонахождениях, которые являются для него подходящими, и пережило ряд лет, в продолжении которых климат проявил свои исключительные особенности" (A. de Candolle, 1855, p. 119 - цит по: Малеев, 1933, с. 14). Таким образом, и это особо подчеркивает Б.Н.Замятин (1971, с. 1100), ссылаясь на приведенную выше цитату, "Декандоль определяет натурализацию как вхождение чужеземца в местную флору, в местную растительность, совершенно вне зависимости от того, акклиматизируется

валось ли растение или нашло условия полностью тождественные с условиями его родины". Существенно, что в работах самого Декандоля, как установил цитируемый нами автор, "нет ни слова об акклиматизации" (там же).

В.П.Малеев (1933, с. 14), считая термин "натурализация" в понимании Г.Майра (т.е. как перенос растений в страны с почти тождественными условиями существования) "ненужным и неправильным", противопоставляет ему приведенную выше трактовку этого понятия Декандолем и делает вывод: "Примененный в этом смысле термин н а т у р а л и з а ц и я о з н а ч а е т в ы с ш у ю с т е п е н ь а к к л и м а т и з а ц и и ... В таком понимании этот термин является не только приемлемым, но и весьма полезным". В дальнейшем именно за этим, малеевским, определением в советской ботанической литературе утвердилось название "первоначального" и "декандолевского". Причиной такого недоразумения были, как можно предположить, с одной стороны, не вполне точно воспринятое рассуждение В.П.Малеева, а с другой – труднодоступность французского первоисточника. Как бы то ни было, во многих основополагающих работах по теории и методам интродукции растений утверждается, что "натурализация была определена впервые Декандолем (De-Candolle, 1855) как высшая ступень акклиматизации растения" (Соколов, 1957, с. 21), что "А.Декандоль... определяет натурализацию как высшую степень акклиматизации, при которой растение настолько приспосабливается к новым условиям, что может самостоятельно размножаться, дичает и не уступает местным видам в борьбе за существование" (Базилевская, 1964, с. 17). За применение термина именно в этом "более раннем", "первоначальном" понимании (со ссылкой на Декандоля или без нее) выступают также Н.А.Аврорин (1956), Г.Н.Шликов (1963), С.С.Харкевич (1966 а) и многие другие специалисты-интродукторы.

Близки к такой трактовке и авторы "Краткого словаря биологических терминов" (Богорад, Нехлюдова, 1963, с. 134): "Натурализация – полное освоение новых условий жизни при акклиматизации". К сожалению, выражение "полное освоение" здесь не вполне уместно: оно слишком неопределенно, а поэтому и неудачно. Такой же элемент неопределенности имеется и в формулировках ряда других авторов: "Натурализация является высшей степенью акклиматизации, когда интродуцированное или переместившееся в процессе естественного распространения растение (сорт, раса, вид) находит в климатических условиях нового местобитания полное удовлетворение своих потребностей и способно без помощи человека переходить в естественную флору" (Шликов, 1963, с. 105); "Натурализация осуществляется при полном соответствии требований растения к условиям жизни в новом месте" (Русанов, 1974, с. 18 – подчеркнуто нами). Как "полную акклиматизацию вида" определяют натурализацию Н.А.Базилевская и А.М.Мауринь (1982).

В 1970-е годы, благодаря усилиям терминологической комиссии Совета ботанических садов СССР, наметился возврат к действительно первоначальному представлению о явлении натурализации. "Натурализация растений" – случаи интродукции растений, когда последние дичают и спонтанно входят в состав природной флоры новой "родины", возобновляясь в естественных ценозах без помощи человека" ("Понятия, термины...", 1971, с.2). Полного соответствия Декандолю здесь все же нет, поскольку речь идет только о "случаях интродукции растений".

Нам представляется, что еще ближе к Декандолю (и к нашему представлению о натурализации) подошли среднеазиатские интродукторы: "Под натурализацией мы понимаем способность растения, перенесенного в новые условия среды, сразу или после необходимой перестройки организма (подчеркнуто нами) – жить

и размножаться уже без вмешательства человека, входя в естественные фитоценозы данного района" (Гаевская, 1974, с. 246). Такое же немаловажное уточнение находим мы у Ф.Н.Русанова: натурализация "может иметь место у растений впервые интродуцированных и в результате "интродукционной адаптации". Она может следовать и за интродукционной акклиматизацией" (Русанов, 1974, с. 18).

Наиболее широкое толкование рассматриваемого понятия дают авторы "Словаря ботанических терминов" (1984), изданного Институтом ботаники им.Н.Т.Холдного АН УССР: "Натурализация - способность растений приживаться и давать потомство в новых для них природных биоценозах" (с. 145). В более поздних публикациях украинских же авторов предлагается делать терминологическое различие: приживание растений на новых местах в результате исключительно природных процессов (миграции) именовать не натурализацией, а эфедром (Удра, 1988, 1989).

Вместе с тем среди современных исследователей имеются и представители принципиально иного подхода к натурализации, которые считают ее переносом организмов в новый для них район, но со сходными климатическими условиями (Викторов, 1964; Купцов, 1975 и др.), интродукцией растений в пределах их нормы реакции (БСЗ, 1974). Такое понимание термина обычно также у зарубежных авторов (Словарь..., 1976), а восходит оно еще к концу XIX века: "Натурализация есть простое переселение данного вида в новую страну с такими же физическими условиями, какие свойственны отечеству переселяемого растения" (Бекетов, 1896). Последователями такого подхода к натурализации были Г.Майр (Mayr, 1906, цит по: Гурский, 1957), В.Н.Любиценко (1912), Э.Э.Керн (1929), Е.В.Вульф (1932), А.В.Гурский (1957) и многие другие известные ученые.

Сторонники данного направления, как правило, противопоставляют натурализацию акклиматизации на основе "генетического" критерия. Так, по мнению В.В.Романовича (1973), натурализация не может рассматриваться как удачная акклиматизация, поскольку она не предполагает коренного изменения переселяемого организма в новых условиях (акклиматизацию же автор признает лишь в связи с отдаленной гибридизацией). "Успешное произрастание иноземных растений в пунктах их интродукции, - пишет А.И.Купцов (1975, с. 283), - может опираться на два биологических явления: натурализацию, когда интродуцируемые экотипы успешно развиваются в новых условиях, сохраняя свою исходную генетическую структуру, и акклиматизацию, когда адаптация к новым условиям достигается лишь на основе определенных генетических перестроек исходных форм и создания на их основе новых экотипов". Автор только что опубликованного "Словаря-справочника" по природопользованию (Реймерс, 1990) считает, что под натурализацией следует понимать "оживание" нового для данного сообщества вида, но связывает это только с приобретением натурализуемым специальными адаптациями эволюционного плана.

Особое представление о натурализации имеют некоторые зоологи, занимающиеся искусственным расселением диких животных. Так Н.И.Чесноков (1989), отмечая различное понимание термина в прошлом - как завершающую стадию акклиматизации, как синоним акклиматизации и как адаптацию особей к новым условиям - делает несколько неожиданный для интродукторов-ботаников вывод: "В настоящее время большинством исследователей натурализация понимается в третьем и единственном значении - как индивидуальная адаптация интродуктов к экологическим условиям мест выпуска" (с.37), "представляет собой начальную стадию акклиматизации" (с. 26).

Судя по работам русских авторов последних двух десятилетий прошлого века (Регель, 1868 и др.), наряду с термином "натурализация растений", когда речь шла о внедрении инорайонных растений в состав местной флоры, употреблялся термин "колонизация растений". О слабой распространенности, если не о полном отсутствии в русской разговорной речи того периода термина "натурализация растений" свидетельствует, кстати, и тот факт, что понятие "натурализация" в известных толковых словарях В.И.Даля (1881), И.Ф.Буднова и А.Д.Михельсона (1880) упоминается только в юридическом смысле как "дарование иноземцу прав туземного гражданства". Даже после такого краткого и далеко не полного обзора взглядов на натурализацию становится ясной необходимость логического упорядочения понятий и соответствующей терминологии. К сожалению, полная ревизия понятийного аппарата требует дополнительных изысканий и затрагивает различные смежные области, что выходит за рамки настоящей работы.

До сих пор мы обсуждали понятие "натурализация" как явление. Однако необходимо иметь в виду и другую, возможно, более важную, более сложную, а поэтому и менее изученную сторону натурализации, ее динамику. Попыток рассматривать натурализацию как процесс не так уж много, однако, элементы такого подхода можно усмотреть в методах оценки результатов переселения растений, успешности их акклиматизации.

Обзор таких методов, известных в литературе до 1973 года, сделан нами ранее (Андреев, 1974, 1975), а разработанная в первой из указанных работ градация жизненности интродуцированных растений, по нашему мнению, может стать основой общей схемы предпосылок (уровень IV жизненности) и самого процесса натурализации (уровни V-VII жизненности), в связи с чем воспроизводим ее полностью, но без балльных оценок каждой позиции (табл. I).

Таблица I

Градация жизненности интродуцированных растений

| Уровень<br>жизнен-<br>ности | Характеристика поведения интродуцентов                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                        |
|-----------------------------|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| I                           | 2                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                             |
| I                           | Растения не способны к росту и развитию в условиях интродукционного пункта                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                    |
| II                          | Растения не вступают в генеративную фазу и вегетативно без помощи человека не размножаются:<br>только вегетируют, не достигая размеров, присущих особям данного вида, не зимуют и побиваются заморозками<br>то же, но растения достигают нормальных размеров либо превосходят их<br>то же, но дву- и многолетние формы в благоприятные сезоны зимуют, а однолетние не побиваются заморозками до конца вегетационного периода                                                                                                                                  |
| III                         | Растения достаточно хорошо растут, вступают в генеративную фазу, но не завершают полный цикл своего развития и не способны к вегетативному размножению без помощи человека:<br>бутонизируют, но не цветут, не зимуют и побиваются заморозками<br>то же, но дву- и многолетние формы зимуют, а однолетние не побиваются заморозками до конца вегетационного периода<br>цветут, но не завязывают семян, не зимуют и побиваются заморозками<br>то же, но дву- и многолетние формы зимуют, а однолетние не побиваются заморозками до конца вегетационного периода |

| I   | 2                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                              |
|-----|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
|     | семена завязываются, но не успевают созреть до конца вегетационного периода; растения не зимуют и погибают заморозками то же, но дву- и многолетние формы зимуют, а однолетние не погибают заморозками до конца вегетационного периода                                                                                                                                                                                                                                                                                                         |
| IV  | <p>Растения завершают полный цикл своего развития, но не способны к устойчивому возобновлению без помощи человека:</p> <p>плодоносят единично</p> <p>плодоносят нерегулярно (от двух до шести раз за каждые 10 лет)</p> <p>плодоносят ежегодно (не менее семи раз за каждые 10 лет)</p> <p>плодоносят ежегодно</p> <p>дают самосев, не способный к самовозобновлению</p>                                                                                                                                                                       |
| V   | <p>Растения самостоятельно размножаются семенным путем или имеют устойчивое клоновое потомство в условиях питомников ("плантационная натурализация"), на мусорных местах или на интродукционных площадках среди естественной растительности:</p> <p>интродуценты устойчиво размножаются вегетативным путем</p> <p>интродуценты устойчиво размножаются самосевом</p> <p>интродуценты устойчиво размножаются вегетативным путем и самосевом</p>                                                                                                  |
| VI  | <p>Растения самостоятельно размножаются за пределами питомников, входят в состав аборигенной флоры:</p> <p>интродуценты спорадически появляются за пределами питомников и интродукционных площадок, созданных среди естественной растительности в порядке эксперимента или при организации экспозиций географических участков ботанических садов</p> <p>интродуценты устойчиво размножаются за пределами интродукционного пункта в несомкнутых ценозах</p> <p>интродуценты устойчиво размножаются в сомкнутых ценозах диорастущих растений</p> |
| VII | <p>Интродуценты вытесняют представителей аборигенной флоры в природных местообитаниях</p>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                      |

Следует отметить, что эта градация создана главным образом для районов, где основной лимитирующий фактор — зимние холода и возврат холодов в другие сезоны года. Учет сухих периодов, а также особенностей субтропических и тропических климатов идет своей очереди.

Авторы большинства работ, рассматривающих итоги интродукции растений природной флоры, в последнее десятилетие уже как правило отмечают, имеется ли у опытных растений самосев (Залевская, Ковалева, 1986; Кухарева, Пашина, 1986; Голубев, Маслова, 1987), обладают ли они способностью к самовоспроизводству (Белолипов, 1983; Трулевич, 1983; Комир, 1985; Флора, 1987). Эти показатели часто входят и в оценочные шкалы поведения интродуцентов. Следует подчеркнуть при этом, что хотя единой, а тем более общепринятой, шкалы подобного рода пока еще нет (каждый из имеющихся вариантов отражает и специфику объектов, и особенности интродукционного пункта, и авторское видение проблемы), все они сходятся в главном — в учете, а следовательно, и в признании элементов натурализации как обязательного звена интродукционных исследований.

Изучение полуторавекового интродукционного опыта Никитского ботанического сада, расположенного в Крыму около Ялты, позволило Л.В.Шумиловой (1979) представить пятичленную схему, ступени которой автор именует стадиями "так

называемой натурализации, т.е. постепенного приспособления, связанного с передвижкой оптимума выращиваемых растений.

1. Растения нормально развиваются вегетативно, но не цветут и не плодоносят: в холодные зимы нуждаются в укрытии; это – самая низкая стадия натурализации.

2. Растения более высокой стадии цветут, но или не дают семян, или приносят невсхожие семена.

3. Растения образуют всхожие семена, но не размножаются самосевом.

4. Растения высокой стадии натурализации не только приносят зрелые семена, но и дают самостоятельно всходы на возделанных и обработанных человеком участках, лишенных естественного покрова.

5. Растения вполне натурализовавшиеся не только размножаются самосевом на культурных участках, но и выходят за пределы их – в природу. По существу, это означает уже акклиматизацию, т.е. приобретение способности самостоятельного существования без защиты человека и изменение амплитуды пластичности" (с. 44-45).

Из приведенной цитаты видно, что перед нами еще одна оценочная шкала успешности акклиматизации, точнее интродукции растений, которую автор принимает как натурализацию. Соответственно названы "стадиями натурализации" ступени шкалы, которые другие авторы именуют "степенями акклиматизации" (Базилевская, 1964) или просто оценивают баллами как степень успешности интродукции (Лапин, Сиднева, 1973; Карпиусонова, 1978; Комир, 1985 и др.).

Самостоятельный интерес в плане обсуждаемой проблемы представляет следующее утверждение цитируемого автора, подкрепленное достаточно убедительным примером: "Одни и те же виды и даже особи растений способны при длительном их существовании переходить из низких стадий натурализации в более высокие. Средиземноморская веерная пальма хамеропс в первые десятилетия ее культуры в Никитском саду нуждалась в укрытии на зиму, не цвела и не плодоносила, а с течением времени стала без защиты переносить даже временное понижение зимних температур ниже нуля, отлично плодоносит и размножается самосевом" (Шумилова, 1979, с. 45).

И.В.Белолыпов (1983), обобщая опыт интродукции дикорастущих растений флоры Средней Азии, основными критериями оценки их поведения в Ботаническом саду им. Ф.Н.Русанова Академии Наук Узбекской ССР (Ташкент) принял наличие у интродуцентов семенного или вегетативного потомства и его конкурентоспособность в новой среде обитания. Две высшие ступени в его шестичленной оценочной шкале (самосев, выживающий без агротехнического ухода, и тенденция превращения в сорные растения) служат уже показателями плантационной натурализации.

Заметным явлением в научных публикациях последних лет стала монография Б.Н.Головкина "Культивируемый ареал растений" (1988). Введение понятий "культивируемый натурализационный" и "культивируемый интродукционный" ареалы является крупным обобщением и важным вкладом как в теорию интродукции растений, так и в фитогеографию.

Проблема натурализации растений – процесс многофакторный и многоплановый. Нам представляется целесообразным выделить четыре основных аспекта: флористический, ценотический, микроэволюционный и созологический.

Наличие натурализовавшихся и натурализующихся растений изменяет сложившееся соотношение элементов флоры данной области как в отношении совокупности видов со сходными ареалами (географическими или хорологическими элементами флоры), так и в отношении элементов флорогенетического плана, хронологических, экологических и других. Поэтому важно учитывать, какую позицию в данной флоре занимают особи и популяции определенных таксонов, претерпевшие натурализацию. Соответственно этому изменяется и уточняется само понятие натурализации растений.

Термином "натурализация", как уже отмечалось в предыдущем разделе, обозначаются близкие, но несходные по оттенкам смысла понятия, особенно если иметь в виду публикации давних лет. Так, в некоторых работах простая попытка выращивания инорайонных растений в условиях, приближенных к естественным (например, на усадебном участке), называется "акклиматизацией". Ботанический сад Ирьевского (Дерптского, ныне Тартуского) университета в конце XIX века начал поставку саженцев различных экзотов желая их "акклиматизировать" их на Карельском перешейке и в других местах северной России. Сообщалось, что некто А.В. Григорьев из Выборгской губернии, занимаясь приусадебным культивированием экзотических растений в дер. Афонасово при станции Куоккала Кивинебского прихода (вероятно, близ нынешней ст. Репино), добился того, что пошли в рост *Actinidia polygama*, *Aralia racemosa* var. *sachalinensis*, *Funkia cordata*, *F. ovata*, *Polygonum sachalinensis*, *P. sieboldii*, *Rheum hybridum*, *Rodgersia podophylla* (Кузнецов, 1900).

Эти виды квалифицировались как "натурализовавшиеся". В последующие годы эти "натурализанты", видимо, в большинстве своем погибли. Однако М.Н. Костоломов, по его личному сообщению, в 1975 г. обнаружил заросли *Polygonum sachalinense*, *P. cuspidatum* на лесных полянах в другом месте бывшей Выборгской губернии, в 20 км юго-западнее г. Выборга, близ бывшей дер. Карпалла (ныне Подборовье). В этом районе владельцы финских гейматов (хуторов-усадьб) культивировали экзоты, а возможно, и преднамеренно "обогащали" флору "дичающими пришельцами" (выражение А.А. Ниценко, 1963).

Куртины гречихи сахалинской и ряда других травянистых и древесно-кустарниковых экзотов (нарциссы, астры многолетние, красодневы, мыльнянка лекарственная, спирей, розы, ирга и др.) неоднократно приходилось встречать нам в Псковской области на месте старых дореволюционных усадеб и бывших хуторских поселений 1910-1920-х годов. Часто только эти растения-пришельцы служат указанием бывшей деятельности человека, т.к. многие хуторские участки уже к концу 1940-х годов представляли собой сплошные заросли сероошаников с примесью березы и ели.

Сходную картину, видимо, можно наблюдать и в некоторых других областях Европейской России, особенно в отношении натурализации *Polygonum sachalinense*, *P. cuspidatum*, которые в 1970-е годы предложено включить в список растений московской флоры (Скворцов, 1973).

Не задаваясь целью представить сколь-либо полный обзор сведений о натурализации интродуцентов в той или иной стране, приведем еще лишь несколько примеров, преимущественно связанных с деятельностью ботанических садов и, частично, с иными формами интродукционной активности человека.

Интенсивное разведение в Европе декоративных и медицинских растений приводило и приводит к регулярному одичанию растений, уходу их из садов и

культур на свободу по нарушенным, а нередко и чисто природным, сомкнутым растительным сообществам. Так, в Германии считаются выходцами из ботанических садов *Ornithogalum nutans*, *Aristolochia clematitis*, *Parietaria officinalis*, *Marrubium vulgare*, *Leonurus cardiaca*, *Linaria cymbalaria*, *Inula helenium* (Вальтер, Алехин, 1936); из Бакинского ботанического сада "убежали" и прижились в естественных фитоценозах Кавказа растения японо-китайской флоры *Paspalum thunbergii* (Гроссгейм, 1939), из ботанических садов Португалии распространился в европейских странах *Lanthium strumarium* (Малеев, 1933).

Р.З.Регель (1888) отмечает, что во второй половине XIX века из садов Петербурга на дугах Аптекарского острова стали появляться *Scilla sibirica*, *Polemonium caeruleum* и другие юрарийные растения; в окрестностях города поселилась *Corydalis bracteata*, а всего по губернии автор собрал более 150 заносных видов (вместе с литературными данными — более 200 видов). Натурализацию *Alliaria officinalis*, *Gallinago parviflora*, *Impatiens parviflora*, *Matricaria matricarioides* и ряда других растений, "бежавших" из Ботанического сада БИН АН СССР в XIX-XX вв., отмечают и современные авторы (Гусев, 1968). В своей обстоятельной статье Е.Г.Бобров (1982) приводит поучительный пример того, как реликты давних интродукций ботанических садов Петербурга некоторые из современных ботаников воспринимают уже как истинные реликты событий голоценового времени — настолько они стали привычными элементами местной флоры окрестностей Ленинграда (*Asorus calamus*, *Aquilegia vulgaris*, *Colchicum autumnale*, *Telekia speciosa* — всего чуть более десятка видов).

Из Вильнюсского и Гродненского ботанических садов "сбежал", одичал и распространился в долинах рек Нерис и Нямунас (Литовская ССР) *Mimulus luteus* (Galina, 1958), завезенный в Европу с Американского континента в качестве декоративного и салатного растения в 1812 году (Аврорин и др., 1964).

Более 20 видов, интродуцированных в разное время в Горный Крым (включая Южный берег), дичают и расселяются там в настоящее время. В частности, отмечена натурализация *Aquilegia vulgaris* на протяжении 10 км по реке Альме (Крымский заповедник) и у бывшего Козьмодемьянского монастыря (Кожевникова, 1968).

В 1837-1839 гг. в ботанических садах Кременца и Киева культивировался мексиканский однолетник из сем. Сложноцветных *Ximenesia encelioides*. В 1934 г. это растение в одичалом состоянии нашли в окрестностях Днепропетровска, а в 1950-е годы этот вид относился уже к широко распространенным в Днепропетровской области (Доброчаева, 1958). Другой, на этот раз индо-гималайский однолетник *Impatiens roylei*, культивируемый с 1801 г. и дичающий в Западной Европе уже более 150 лет, в 1960-е годы указывается как натурализовавшийся на Украине (Берко, 1963). Мы наблюдали этот вид успешно натурализовавшимся в окрестностях Владивостока.

Начиная с середины XX века, сначала в СССР (Марченко, 1954; Смольский, 1965; Вавилов, Моисеев, 1966 и др.), а позднее и за рубежом много внимания уделяется отдельным видам борщевиков как многолетним силосным растениям. Почти во всех местах, где делались попытки введения их в культуру или просто содержания в коллекциях, отмечается высокая способность к натурализации, особенно у борщевиков Мантегацци (*Heracleum mantegazzianum* Somn. et. Levier) и Сосновского (*H. sosnowskyi* Manden.). По личным наблюдениям в Полярно-альпийском ботаническом саду, к ним можно добавить также борщевик рассеченный (*H. dissectum* Ledeb.) шероховато-окаймленный (*H. trachyloma* Fisch. et Mey.) и некоторые другие виды — это подтверждает мнение С.С.Харкевича (1966 а, с.112) о том, что "натурализация происходит также родовыми комплексами".

Отдельные случаи натурализации борщевиков наблюдались и ранее. Так, в Украинских Карпатах, в окрестностях с.Осмолод, описан ряд местобитаний с одичавшим борщевиком *Мантагаша*, который в 1927 году, как полагают, был завезен туда из чехословацких ботанических садов (Берко, 1964). Можно предположить, что и узкий эндем Крыма *Heterolepis rubescens*, единственная популяция которого занимает около 10 кв.м на одной из обочин дороги в Никитском ботаническом саду, является беглецом из давней культуры (или ее останком), в то время как настоящая родина его не известна.

Одна из наиболее содержательных работ по натурализации интродуцентов проведена в ЦРБС АН УССР (Харкевич, 1966 а, б). Около 80 видов природной флоры Кавказа оказались способны давать самосев и дичать в условиях Киева.

Среди различных территорий СССР наибольшее число интродуцентов, обогативших местную флору, отмечено для восточного Причерноморья (Колаковский, 1961 и др.; Айба, 1979).

Немало интересных фактов приводится и в иностранных источниках — для Болгарии (Кишманов, Кошунаров, 1971), Канады, где в Квебеке натурализовалось более 130 выходцев из культуры (Rousseau, 1968), Средней Европы (Dott, 1968) и др. В частности, последний из названных авторов отмечает для Южной Швабии 31 вид из числа одичавших выходцев из садов.

Известно, что до конца XVIII века в Европе не было ни одного экземпляра *Galinsoga parviflora*. Ее родина — южноамериканские Анды, в основном Перу. После американских экспедиций она попадает в парижский и мадридский ботанические сады (1794). Все или большинство европейских экземпляров галинсоги — потомки парижских или мадридских образцов. Уже в 1805 г. растение "сбежало" из ботанического сада в Килсруз, затем одичало возле Берлина (1812) и заселило всю Германию до острова Рюген (1866). Приблизительно за 100 лет галинсога расселилась почти по всей Земле, захватив Сев. Америку (1880), Австралию и Ю.-В.Азию (1873), Индонезию (1881) и т.д. (Петерман, Чирнер, 1979).

Особенно много растений флоры различных территорий включили в себя с конца XIX и в течение XX века благодаря расширению сети и активизации деятельности ботанических садов. *Impatiens parviflora* родом из Вост. Сибири, Монголии, Туркмении и Джунгарии, заселив в СССР почти всю территорию Европейской части (Гусев, 1975 и др.), стала докучливым и трудноискоренимым сорняком Средней и Сев. Европы, а также части Сев. Америки (Петерман, Чирнер, 1979). Это растение селится не только на рудеральных местах, но и по обочинам лесных дорог, при возможности занимая поляны, прогалины и другие места с несомкнутым покровом в естественных лесных насаждениях, что наблюдалось на севере Карельского перешейка (Костоломов, 1975). Известно, что семена недотроги были высеяны лишь в 1837 г. в ботанических садах Дрездена и Лены, где и началась натурализация этого вида (Петерман, Чирнер, 1979).

Из ботанических садов распространился по Евразии ослиник *Oenothera biennis*, привезенный из Сев. Америки в 1614 г. *Erigeron canadensis* из ботанического сада в Блуа через Пруссию расселился по всей Европе. Теперь это канадское растение обычно во всех областях земного шара, включая Карелию и юг Мурманской области. *Scutellaria japonica*, обладающая высокими способностями к натурализации, вне зависимости от способа заноса по слаборазрушенным и рудеральным местобитаниям, и впервые для материковой части СССР отмеченная нами под Владивостоком (Андреев, Костоломов, 1979), натурализовалась в настоящее время в Австрии (Tutin, 1968). Впервые в одичавшем состоянии она была найдена в районе Граца в 1890 г. (Hayek, 1908-1911) и предполагается, что там она была "беженцем" из ботанического сада.

Иногда распространение растений шло не через ботанические сады, а через монастырские сады и огороды, которые Н.А.Базилевская (1964) называет "первыми интродукционными пунктами", - таково распространение хрена *Armoracia rusticana*, о котором известно в Европе с XII в. В других случаях это происходило благодаря индивидуальной деятельности профессиональных ботаников и любителей. Так, известно, что средиземноморско-малоприазийская фиалка *Viola odorata* была из любопытства посеяна И.В.Гете в окрестностях Веймара, откуда и разошлась по всей Центральной Европе. Широко распространенный, несмотря на отсутствие в условиях Европы семенного размножения, *Asorus salicifolius* был прислан Клузиусу в окрестности Праги ботаником Маттиоли в 1557 году из прудов близ Стамбула (Вальтер, Алексин, 1936; Петерман, Чирнер, 1979). Не исключено, однако, что в Восточную Европу *Asorus salicifolius* был занесен с востока еще в период татаро-монгольского нашествия.

Некоторые растения после первичной культуры преднамеренно высаживались среди естественной растительности. Такова *Robinia pseudoacacia*, впервые посаженная в ХУ в. садоводом Робинем в Париже. Нередко наблюдается самостоятельное размножение у паркового *Aesculus hippocastanum*, дерева гор северной Греции, введенного в Вену впервые в 1575 г. Клузиусом (Вальтер, Алексин, 1936). Кстати, упомянутая робиния, или белая акация, в наши дни натурализовалась в Евразии вплоть до Приморского края, успешно конкурируя там с местным дубом (Добрынина, Недолужко, 1983).

В качестве кормового растения и для улучшения почвы высевался в природных условиях (по опушкам лесов, на проселках) в Германии люпин многолетний *Lupinus polyphyllus*. В настоящее время он стал постоянным компонентом центрально-европейской флоры (Петерман, Чирнер, 1979), а также флоры Белоруссии, в чем мы имели возможность убедиться сами. Успешно натурализуется этот вид и восточнее, например, во Владимирской области, где он не только хорошо возобновляется самосевом, но и вытесняет в ряде местообитаний аборигенные растения (Тихомиров и др., 1970).

Значительны изменения в составе флоры под влиянием занесенных человеком растений во многих тропических и субтропических странах. Так, из 500 видов растений Аллахабда (Индия) только 299 являются местными, а из прочих - 70 видов натурализовавшимися интродуцентами (Najagopal, Panigrahi, 1965). Рекордной по числу адвентивных видов является флора Новой Зеландии - их там 1565 видов, из которых 660 "прочно натурализовались" (Nealy, 1978). Однако по соотношению туземных и интродуцированных видов на первом месте стоят многие островные флоры. Так, флора сосудистых растений Азорских островов почти наполовину состоит из интродуцентов - в течение последних 100-150 лет там натурализовалось 300 видов (Sjögren, 1973).

Все сказанное свидетельствует о достаточно большой роли натурализации в самых разных по климату областях и странах. В то же время обращает на себя внимание, что и в наши дни исследователи, изучающие это явление, не всегда однозначно употребляют сам термин "натурализация".

Ареной любых изменений растительного покрова служит конкретный фитоценоз, который мы понимаем как "всякую совокупность растений на данном участке территории, находящуюся в состоянии взаимозависимости и характеризующуюся как определенным составом и строением, так и определенным взаимоотношением со средой" (Сукачев, 1935 - цит. по изд. 1975 г., с. 307).

Интродуценты, как и другие растения-пришельцы, вторгаясь в природные сообщества, изменяют флористический и экобиоморфный состав и структуру фитоценозов, что в свою очередь ведет к изменениям фитосреды, продуктивности и

всей организации биогеоценоза в целом. Очевидная важность этих изменений для обитателей дикой природы и для самого человека определяется необходимостью изучения натурализации интродуцентов в фитоценоотическом плане.

Литературные источники дают нам многочисленные примеры последствий инвазии интродуцентов на территорию различных стран и областей. Одной из лучших сводок по данным вопросам является книга профессора Оксфордского университета Ч.Элтона (1960).

Сведения, сообщаемые различными авторами, в основном укладываются в три группы:

1. Интродуценты, случайно ("беглецы из сада") или умышленно занесенные в природные сообщества, сравнительно быстро исчезают там, если занос их диаспор не повторяется. Судя по всему, такова судьба большинства инорайонных видов, в основном из-за конкурентного сопротивления местных растений. Это подтверждается как специальными опытами с посадками и посевами интродуцентов (Carrolletti, 1962 и др.), так и повторными обследованиями мест обнаружения инвазии припелльцев. "Кроме полевых сорняков, лишь немногие ввезенные виды действительно настолько укоренились, что сделали часть британской флоры" (Элтон, 1960).

2. Интродуценты входят в состав местной флоры без видимых вредоносных последствий, а в отдельных случаях не только обогащают видовой состав фитоценозов, но и повышают его продуктивность, хозяйственную значимость. Мы наблюдали результаты такого обогащения сосняков Белоруссии люпином; известны многочисленные опыты обогащения естественных пастбищ как в нашей стране, так и за рубежом (Miles, 1974 и др.).

Для юго-западной Франции, в частности, отмечено, что некоторые из натурализовавшихся растений американского происхождения не только проникли в автохтонные фитоценозы, но и занимают в них главенствующее положение (Jovet, 1971). К сожалению, в этой работе, как и большинстве других исследований по адвентивной флоре, трудно вычленить интродуценты из числа других заносных растений. В этом смысле интересен достоверно описанный случай с *Impatiens parviflora*, восточноазиатским видом, интродуцированным в ботанические сады Гента и Дрездена в 1837 г. и за прошедшие годы широко распространившимся в Европе не только в рудеральных, но и в природных сообществах. В частности, в западной Польше в ряде фитоценозов (*Cirsaco-Alnetum*, *Stellario-Carpinetum* и др.) этот вид настолько обился, что в травяном ярусе образует собственные фации (Swiklinski, 1978).

Почти чистые заросли образует местами на приморских скалах Крыма одичавший там средиземноморец *Zenecio cineraria* (Кожевникова, 1967). На юго-востоке США широко распространилась в местных фитоценозах жимолость японская, первоначально интродуцированная для садов и парков (Работнов, 1978).

3. Интродуценты, активно внедряясь в местные ценозы, вытесняют представителей местной флоры, разрушая или столь значительно изменяя естественные растительные сообщества, что это совершенно изменяет облик растительного покрова, ведет к снижению его продуктивности, хозяйственной ценности, а порой наносит значительный экономический ущерб.

Классическим примером такого растения-агрессора, или растения-интервента, по Ч.Элтону (1960) служит опунция, интродуцированная в Австралию и причинившая много неприятностей фермерам-скотоводам. Не менее показателен и упоминавшийся ранее пример с интродукцией водного гиацинта во Флориде (Эренфелд, 1973).

Число примеров для каждой из трех названных групп можно было бы многократно умножить, но за редким исключением все они касаются преимущественно изменений флористического состава растительного сообщества. Крайне скудны сведения о структуре производных фитоценозов с участием интродуцентов. Еще менее разработан вопрос о роли консортивных связей (Значение ..., 1976; Работнов, 1978) в натурализации интродуцентов. Между тем именно последний из названных моментов может иметь решающее значение для судьбы натурализующегося растения. Остановимся лишь на двух примерах.

Крупный кустарник *Rhododendron ponticum* был завезен из стран Средиземноморья на Британские острова не позднее 1763 года и давно уже закрепился там, вытесняя дубов и мешая лесовозобновлению в дубовых лесах на обширных площадях (Элтон, 1960). Он широко используется для живых изгородей, находясь практически вне конкуренции с другими кустарниками (кролики его почти не едят, других серьезных врагов в Англии не оказалось). Вроде бы ничто не угрожает благополучию вселенца. Но вот уже в XX веке в разные годы на рододендроне обосновались четыре инородных вида насекомых: моль *Stasilaria azaleella* прибыла в Англию из Японии через Сев. Америку; белокрылка (алеяродид) *Dialeurodes chittendeni*, происходящая из области Гималаев, в 1930-х годах завезена опять-таки из Америки (медвяная роса, выделяемая личинками белокрылки, служит питательной средой для роста черной плесени на листьях); еще в самом начале века через европейские страны в Англию проник североамериканский клоп *Stephanites rhododendri*; наконец, в 1933 году здесь обосновалась цикадка *Graphoscephala coccinea*, тоже североамериканского происхождения (она откладывает яйца в цветочные почки, а сама сосет сок листьев). Компанию "нахлебников" рододендрона дополнил гриб  *Fuscospora azaleae* (тоже американец), поражающий бутоны. В итоге само существование рододендрона понтийского в Англии поставлено под угрозу — через 200 лет после "успешной натурализации".

Второй пример дает нам многолетнее изучение патогенной миклофлоры интродуцированных растений в Полярно-альпийском ботаническом саду. Установлено (Шаврова, 1976, 1989); что отдельные грибы-паразиты за последние 20-30 лет заметно расширили круг поражаемых растений. Особую опасность представляет "многоядная" *Sclerotinia sclerotiorum*, которая в 1940-1950-е годы отмечена лишь на трех видах декоративных однолетников, на томатах и картофеле, а в 1972 году поражала уже более ста, преимущественно многолетних, видов из 20 семейств, сводя на нет многолетний труд интродукторов по отбору декоративных форм нивяников, ветрениц и других растений озеленительного ассортимента, многие из которых были интродуцированы еще в 1930-е годы и первые 30 лет практически не страдали от склеротиниальной гнили.

Уже эти два примера показывают, как подвижны консортивные связи и как длителен процесс их становления, и что именно они в конечном счете могут определять успех или неуспех интродукции отдельных форм живых организмов. Поэтому мы считаем необходимым в процесс интродукционных исследований включать и изучение такой проблемы, как изменение консортивных связей растений, их вредителей и болезней и роль этого фактора в натурализации интродуцентов.

Эволюционные последствия при интродукции и натурализации растений могут быть вызваны различными причинами, которые в конечном счете благодаря естественному отбору ведут к повышению приспособленности переселенных организмов. Процесс становления более адаптированных по сравнению с исходными популяций или отдельных форм интродуцентов как раз и составляет сущность их акклиматизации (Агаев, 1979).

Отбор наиболее приспособленных исходных форм интродуцентов не изменяет наследственную конституцию особей, но, благодаря трансформации генетической структуры образцов (микропопуляций), повышает их адаптированность в целом. Это так называемая "акклиматизация", или "популяционная сегрегация" (Агаев, 1979). Специальные исследования, посвященные популяционной сегрегации натурализующихся растений, нам не известны, хотя, в общем-то, нет никаких сомнений в распространенности этого явления.

Появление новых адаптивных форм связано либо с повышением частоты мутирования при репродуцировании переселенных растений ("интродукционный мутагенез" - Агаев, 1974), что применительно к натурализации интродуцентов практически не изучено, либо с гибридизацией более или менее отдаленных форм, что многократно описано в литературе.

Известны как спонтанные гибриды пришельцев с местными видами, так и натурализация естественных гибридов между интродуцентами. Вот некоторые из таких примеров.

Френче, посланный Людовиком XIV по совету своего личного медика Фэгона за растениями в Перу, привез во Францию чилийскую землянику. В 1714 году ее высадили в окрестностях Бреста, где она натурализовалась и стала давать гибриды с лесной земляникой, причем у гибридов появился аромат, тогда как чилийская земляника его не имела (Bouvier, 1946). Широкая естественная гибридизация местной *Viola hirta* с натурализовавшейся *V. odorata* установлена недавно в Московской области (Скворцов, 1973 б). В Англии описан случай появления натурализовавшихся ("размножавшихся естественным путем") гибридов *Narcissus cyclamineus* и желтого нарцисса (Boscawen, 1980). Гибрид, к сожалению, оказался малодекоративным.

Особый интерес в плане нашего рассмотрения представляют факты более высокой жизнеспособности гибридов по сравнению с родительскими формами, а также факты возникновения на основе гибридизации "новых видовых форм" (Завадский, 1961) и видов.

Классическим стал пример со *Spartina x townsendii* (Завадский, 1968), которая впервые была обнаружена в 1870 году на морском побережье юга Англии в Саутгемптоне. Этот новый вид высокорослого болотного злака оказался естественным гибридом английской *S. maritima* (*S. stricta*) и натурализовавшейся еще в начале XIX века американской *S. alternifolia*. До XX века гибрид распространялся слабо, но затем, активно вытесняя родительские формы, захватил огромные пространства на побережьях Ла-Манша не только в Англии, но и во Франции, а в результате интродукции стал почти космополитом, проникнув в Австралию, Новую Зеландию, Сев. и Юж. Америку (Элтон, 1960).

Особого внимания заслуживает явление так называемой "интрогрессивной гибридизации". Само понятие в 1938 г. ввел американский ботаник Эдгар Андерсон (Anderson, 1953) для случаев межвидовой гибридизации вследствие интрогрессии ("постепенной инфильтрации") генов из одного вида в другой. Это же или сходное явление наблюдал Е.Г. Бобров (1944), назвав его "гибридным смешением видов". Внешне это проявляется в том, что на определенных территориях, обычно в зонах контакта родственных видов, встречаются представители родов, которые, однако, "нельзя с определенностью отнести к тому или другому виду" (Бобров, 1980, с. 1065). Явление это достаточно широко распространено в природе, не раз вызывало затруднения у систематиков и весьма обстоятельно описано у В.Д. Комарова (1944), а случаи массовой гибридизации некоторых пар видов отметил и изучил еще в 1920-е годы М.Г. Попов, разумеется, без применения позже возникшей терминологии: "Границы распространения некоторых видов

могут быть обусловлены соприкосновением с другими видами, которые действуют на первые гибридизационно. Расы и виды могут возникать конвергентно путем гибридизации между близкими парами видов" (Попов, 1927, с. 272). Здесь же он отмечал, что скрещивания "могут повести к поглощению новым пришельцем ранее здесь бывшего вида".

Позднее Е.Г.Юбров (1960 и др.) установил, что в интрогрессию вступают не только пары, но и большее число видов, причем не самого близкого родства, а относящихся к разным видовым рядам и секциям рода (сами по себе естественные полигибриды, например у ив, были известны уже к 1912 г. — Комаров, 1944).

В связи с тем, что надежных методов выявления интрогрессивной гибридизации, а тем более разграничения ее с другими формами межвидовой гибридизации (например, с аллополиплоидией) без сложного цитогенетического анализа нет, на практике всякие гибриды (точнее всякие промежуточные формы) часто называют "интрогрессивными" (Магомедмирзаев, 1978). В этом, генетически не совсем точном и более широком, чем у автора термина, смысле употребляется понятие интрогрессивной гибридизации и у П.Л.Горчаковского (1979) при обсуждении эволюционных последствий синантропизации растительного покрова: здесь как явления одного порядка упоминаются и "рой гибридов между популяциями эндемичной лиственницы *Larix polonica* и введенной в культуру *L. europaea*", и "инфильтрация признаков *Centaurea diffusa* в местные популяции *C. rhodanica*", отмеченные в Польше, и "растворение" в "роях" гибридов местного скандинавского подвида *Anthyllis vulneraria s.l.* в результате введения в культуру другого подвида (с. 1704).

Натурализация интродуцентов, как и другие формы адаптации растений при их пространственном перемещении, значительно расширяет возможности обмена генетической информацией между ранее разобщенными видами. Цикл интродукционных исследований без изучения явлений интрогрессивной гибридизации следует считать неполным, и только отсутствие необходимых исполнителей не позволяет еще большинству ботанических садов включить их в план своих работ. Отдельные, наиболее очевидные факты гибридизации интродуцентов между собой и с местными видами будут приведены нами при обсуждении особенностей натурализации растений на территории Полярно-альпийского ботанического сада.

Одной из важнейших задач ботанических садов начиная с 1970-х годов становится разработка научных основ и практическая деятельность по сохранению генетического фонда растений, их биологического разнообразия.

Натурализация растений способна в определенных случаях положительно сказаться на сохранении редких видов (создание самоподдерживающихся популяций в результате успешной интродукции), но, как мы уже имели случай убедиться, есть много оснований опасаться нежелательных последствий, таких как засорение чужеземными видами местных растительных сообществ и их трансформация; вытеснение агрессивными пришельцами местных таксонов, особенно редких, представленных малыми популяциями; постепенное изменение генетической природы охраняемых видов и форм в ходе интрогрессивной гибридизации. Все сказанное свидетельствует о необходимости оценивать итоги интродукции и натурализации инорайонных растений не только с позиций обогащения и освоения растительных ресурсов, но и с позиций охраны природы, прежде всего видовой охраны растений и охраны растительных сообществ, особенно на охраняемых (заповедных) территориях.

Известно, каким разрушительным для многих островных флор было вторжение более конкурентоспособных материковых растений (Holdgate, Wace, 1961

и др.). "Зеленым раком" флоры Африки называют в наши дни нашествие чуждых этому континенту растений (Wight, 1971). Нередки и для других стран, в том числе и для СССР, случаи, когда натурализовавшиеся инземные растения хорошо возобновляются самосевом и "успешно вытесняют" многие аборигенные виды, как это указано, в частности, для *Lupinus polyphyllus* и *Radix serotina* в лесах зеленой зоны Киева (Любченко, Бортняк, 1988 и др.), во флоре Владимирской области (Тихомиров и др., 1970). И.Л.Горчаковский (1979) отмечает как одно из следствий синантропизации растительного покрова замещение эндемичных (а следовательно, подлежащих особой охране) растений космополитами.

Число подобных фактов трудно обозримо, но вывод ясен даже из немногих примеров: натурализация растений должна быть поставлена под особый экологический контроль.

## Глава 2. ОСОБЕННОСТИ НАТУРАЛИЗАЦИИ ИНТРОДУЦИРОВАННЫХ РАСТЕНИЙ НА КОЛЬСКОМ СЕВЕРЕ

### 2.1. Пути и формы заноса инорайонных растений

Становление флоры натурализующихся растений на территории Полярно-альпийского ботанического сада идет двумя существенно различными путями. Поскольку здесь с 1932 г. расположен интродукционный пункт, то наиболее мощный поток натурализующихся растений связан с деятельностью ботаников-интродукторов. Это — интродукционный путь формирования флоры натурализующихся растений. Однако никоим образом нельзя исключить из рассмотрения продолжающееся на территории Мурманской области, как и практически во всех других районах, пополнение этой флоры за счет собственно заноса, "антропохории" растений и спонтанного расширения их ареалов. К сожалению, последнее явление устанавливается с трудом, и вряд ли возможно на нынешнем этапе сравнительно слабой изученности флоры заполярных районов вычленить спонтанно проникающие растения.

Объединение таких направлений пополнения натурализующейся флоры можно условно назвать внеинтродукционным путем, сознавая разнородность этого процесса.

Наше наименование "интродукционного" пути не должно означать, что все растения, проникающие таким образом, — интродуценты. Важно то, что эти процессы связаны с наличием в Хибинских горах группы интродуцентов. Разумеется, преимущественное количество видов нашего списка натурализующихся растений перешло в природные условия из уловов плантационного культивирования: с коллекционных и экспериментальных питомников, газонных и куртинных озеленительных посадок и пр. Ниже нами будут перечислены формы такого перехода.

Однако некоторые растения, попавшие на территорию Сада и прижившиеся здесь, никогда не культивировались. Занесены эти растения тем не менее были благодаря деятельности именно интродукторов — их поездкам и экспедициям в отдаленные районы страны (Кавказ, Алтай, Дальний Восток и др.). "Спутники интродуцентов" ("растения-попутчики") — так называется эта группа растений, диаспоры которых были перенесены с почвой и посадочным материалом.

Наличие таких растений фиксировалось и раньше. Так, в работах Б.Н. Головкина (1973) приведен список из *Aegorodium podagraria*, *Cirsium arvense*, *Lactuca album*, *Prunella vulgaris* и др. Иногда эти растения становились сорняками питомников (*Cirsium arvense*, *Rumex crispus*), иногда переселялись в условия нарушенных природных сообществ. Например, сныть *Aegorodium podagraria* заняла экологические ниши мезофитного характера, т.е. поляны и прогалины в участках леса, примыкающих к питомникам, и буквально "оккупировала" территорию по обеим сторонам главной аллеи Сада около тепличного комплекса. Другим примером может служить *Asynema samarauloides*. Это растение пришло в дернину с какими-то интродуцированными растениями из окрестностей Бакуриани. Сейчас этот вид (кольник колокольчиковый) нередок на участке Сада между первым и вторым коллекционным питомником, реже (из-за систематических прополок) встречается и на деланках питомников.

Еще в 1930-е гг., помимо участков культивирования инорайонных растений, в Саду был заложен редкий, если не уникальный в своем роде, эксперимент по прямому введению инорайонных растений в естественные ценозы. Растения, высаженные на эти опытные участки, прошли различные пути: пересажены с питомников, привезены в ходе экспедиций и непосредственно посажены на опытных участках, наконец, непреднамеренно завезены в дернинах (реже - с семенным материалом).

Так, при создании Алтайского участка, из экспедиций по Алтаю были привезены дернины с *Doronicum altaicum*, *Saussurea latifolia* и др. Вместе с ними, видимо, невольно доставлены с Алтая *Chrysosplenium alternifolium*, *Ranunculus pulchellus* и др. Таковой же по происхождению, вероятно, является популяция *Adoxa moschatellina* на берегу ручья Боркунец несколько выше Алтайского участка.

Наиболее многочисленной, и в то же время в большинстве своем эфемерной, переходящей группой натурализующихся растений является самосев интродуцентов, особенно заметный по периметру коллекционных питомников и в их ближайшем окружении по лесным опушкам.

В результате многолетних наблюдений в рамках интродукционного пути заноса инорайонных растений в природные фитоценозы Хибинских гор, т.е. в конкретных условиях Полярного сада, выявлены четыре способа вторжения интродуцентов.

1. Прямой преднамеренный занос: посадки или посев при создании географических и других экспериментально-демонстрационных участков, декоративных парковых экспозиций и интродукционных опытных площадок среди естественной растительности. Растения в посадках такого рода, как правило, существуют без последующего ухода, либо возможность "самовыживания" предоставляется им после некоторого периода, когда уход прекращается, и растения, остающиеся интродуцентами, уже нельзя считать культивируемыми (своего рода пассивная форма выведения интродуцента из культуры).

Такими "останцами" культивируемых растений ("интродуцентами-останцами") в Полярном саду являются, например, куртины рододендронов (*Rhododendron aureum*, *Rh. caucasicum*) у второго интродукционного питомника и на созданной в середине 1950-х годов горке в начале центральной аллеи.

Следует иметь в виду также, что прямой преднамеренный занос осуществлялся и осуществляется в двух формах. Первая из них - перенос растений (в виде дернин, корневищ, луковиц и другого типа диаспор) непосредственно из естественных местообитаний более или менее удаленного района в условия естественных же местообитаний интродукционного пункта, т.е. "из природы в природу". Вторая форма - перенос растений из условий культуры ("из культуры в природу").

ду"). Легко заметить, что и ту, и другую операцию лишь условно можно отнести к интродукции в узком смысле ("введение в культуру"), здесь скорее подходит такое широкое понятие как "переселение растений". Если же мы и говорим при этом об интродукции и интродуцентах, о натурализации и натурализиантах, то нередко лишь в силу устоявшейся традиции или ради удобства, сознавая, что эти понятия, конечно же, не отражают в полном объеме весь круг явлений, связанных с натурализацией.

Нам представляется, что, если речь идет об искусственном переносе растений из одного природного участка на другой, вполне приемлемым мог бы быть термин **т р а н с п л а н т а ц и я** (или **ф и т о т р а н с п л а н т а ц и я**). Предложение Р.А.Ротова (1983) называть перенос растений "в условия естественных биогеоценозов" "натурализацией" вряд ли удачно: этот термин слишком хорошо известен в иных трактовках, к тому же далеко не всякий такой перенос бывает удачным, тогда как натурализация в общепринятом смысле подразумевает прежде всего успех переселения растений. В случаях же, когда мы имеем дело не с введением в культуру, а с выведением из нее, уместным был бы термин по смыслу противоположный понятию "интродукция". Ю.А.Лука (1981) и некоторые другие авторы именуют такой процесс "**р е п а т р и а ц и е й**", К.А.Соболевская (1984) и большинство прочих специалистов-интродукторов предпочитают говорить о "**р е и н т р о д у к ц и и**", хотя по этимологическим соображениям здесь, возможно, было бы более уместно говорить о "**р е т р о д у к ц и и**"\* (от лат. *retro* - вести назад) и "**р е т р о д у ц е н т а х**" (Андреев и др., 1977).

**II. Прямой непреднамеренный занос:** неучтенные при пересадках живых растений (особенно в виде дернин) "растения-попутчики", занос семенных или вегетативных зачатков с почвой при подготовке мест посадки в тех случаях, когда почва для подсыпки берется с питомников. Примеры такого рода нами уже приводились. Как и в случаях преднамеренного заноса, здесь возможны и перенос, минуя условия культуры, и активная форма выведения из условий культуры.

**III. Непреднамеренный и непрямой занос** через интродукционные питомники и культивируемые посадки иного типа. Это так называемые "**б е г л е ц ы** из **к у л ь т у р ы**", а в отдельных случаях и "**б е г л е ц ы** от **к у л ь т у р ы**". Последний термин, взятый нами из области зоологии (Гептнер, 1960), применим к тем растениям природной флоры, которые с трудом или вовсе не уживаются в условиях обычной плантационной культуры, а их самосев вполне благоденствует в естественных ценозах. В частности, оба имевшихся в опыте образца *Pedicularis incarnata* давно уже выпали в условиях питомников, но их самосев от саянского образца стал полноправным членом местных фитоценозов в парковой части Сада, хотя сплошных зарослей нигде не образует.

Спонтанный выход интродуцированных растений из условий культивирования является самым распространенным способом их вхождения в природные сообщества. Примеры "беглецов из культуры", "**ф у г а н т о в**" по терминологии М.Н. Костоломова (1980, с. 24, позиция 58), многочисленны: *Aquilegia glandulosa*, *Campanula abietina*, *C. barbata*, *C. tridentata*, *Carum carvi*, *Mertensia stylosa*, *Delphinium elatum*, *Frimula pallasii* и мн. др.

Растения покидают питомники и другие формы культивирования (клумбы, рабатки, газоны и др.) различными способами распространения диаспор. Здесь неуместно проводить их общий обзор и различные классификации. Приведем лишь примеры различных форм "ухода" этих растений: вынос диаспор ветром, т.е. анемохория, у *Achyrophorus maculatus*, *Taraxacum* sp. div.; водными потоками

\* Термин предложил М.Н.Костоломов.

ми, т.е. гидрохория, у *Claytonia asarifolia* (для многих растений важен, видимо, разнос дождевыми водами, т.е. омброхория); расселение с помощью животных, т.е. зоохория.

Зоохорный способ расселения имеет в местной флоре очень большое значение, весьма интересен и в расселении натурализующихся инорайонных растений, однако специально ниже не изучался и поэтому остается, к сожалению, недостаточно исследованным. Известно, что в питомниках Сада "хозяйничают" белки, зайцы, дрозды и другие птицы, но, какие растения разносятся ими, до специальных исследований вряд ли будет возможно установить.

Известно также, что большая роль в распространении зачатков растений принадлежит муравьям (Новиков, 1939 и др.), а многие интродуцированные в наш Сад растения имеют семена, снабженные привлекательными для муравьев элайосомами различных типов (см. Левина, 1957): виды *Allium*, *Corydalis*, *Erythronium*, *Ornithogalum*, *Potentilla*, *Pulmonaria*, *Scilla*, *Veronica*, *Viola*.

Наконец, очень многие растения питомников Сада имеют приспособления для разбрасывания семян при толчке (порывами ветра, ливня, проходящим человеком, животным и др.), так называемые "баллисты" (Sernander, 1927; Левина, 1957). Это, прежде всего, многие виды *Sampelula*: *S. latifolia*, *S. ranunculoides* и ряд других.

Кроме того, существуют самые разнообразные способы разнесения диаспор человеком — прямо или косвенно. Диаспоры в таких случаях распространяются на одежде и обуви людей, с садовой землей и орудиями и пр.

Явно комбинированным, но в основном с помощью автомобильного транспорта и снегоочистительной техники, был способ распространения *Polygonum wuuri-chii*. В 1960-е годы он "убежал" с экспериментального участка Полярно-альпийского ботанического сада, что расположен в окрестностях города Апатиты, на обочину дороги, ведущей через пролив озера Имандра к шоссе Ленинград — Мурманск. К настоящему времени "беглец" расселился по откосам шоссе на десятки километров в сторону города Кандалакши и фактически уже вошел в состав флоры Мурманской области на правах неофита (Андреев, 1989). Пока что это "чемпион" по дальности бега из условий культуры Полярного сада.

IV. Спонтанная гибридизация растений-привельцев как особый способ натурализации. Специального рассмотрения заслуживают явления натурализации, связанные с интрогрессивной гибридизацией (и вообще с гибридизацией в самом широком смысле), а также с внедрением в природные ценозы самосева географически удаленных рас тех видов, которые для территории Сада являются дикорастущими. Собственно, речь здесь идет о трех различных формах натурализации:

I. Переселение растений, особенно в случаях интродукции родовых комплексов или образцов различного эколого-географического происхождения одного и того же вида, сближает бывшие пространственно разобщенными формы, делает возможным недоступное ранее спонтанное меж- или внутривидовое скрещивание.

Гибридные формы, как мы имели возможность убедиться на примере борщевиков, аквилегий и примул, могут обладать более высокой по сравнению с родителями жизнеспособностью, а значит, и успешнее внедряются в местные естественные или измененные уже человеком сообщества. Подтверждением высокой жизнеспособности гибридов является факт произрастания в парковой части Сада многочисленных помесей борщевика Сосновского с шероховато-окаймленным, хотя исходных образцов самого борщевика Сосновского давно уже нет. По терминологии швейцарского натуралиста Гельмута Гамса (H. Hamel — цит. по Комарову, 1944), к нашим гибридам вполне подходит название "полусирот" ("*Halbwaise*"), а в масштабе отдельных изолированных питомников есть и полные сироты ("*Waise*").

В данном случае интродуценты не встречаются в природе представителей видов одного с ними рода, натурализующиеся гибриды имеют чисто интродукционное происхождение.

2. Интродуценты и ретроцуденты, имеющие в местных фитоценозах более или менее близких представителей тех же самых родов, вступают с ними в интрогрессивную связь, обмениваясь генным материалом двусторонне или односторонне. В итоге в естественных ценозах и при семенном репродукции интродуцентов появляются формы явно гибридного облика. Так, в лесном поясе Сада в конце 1960-х годов мы обнаружили несколько кустов местной купавы европейской с бледно-оранжевой окраской лепестков - признак, который мог быть получен от купавы азиатской, переселенной с гор Южной Сибири в 1934-1936 гг. и в течение десятков лет растущей на рубках вдоль лесной опушки (Андреев, 1972 а). Как давно появились эти гибриды и как далеко зашла интрогрессия неизвестно, поскольку специальных цитогенетических исследований такого плана у нас не было, а визуально гибридные формы можно отличить от родительских только в период цветения.

Немного позднее (Андреев и др., 1977) были отмечены естественные гибриды аборигенного иван-чая узколистного с чукотским иван-чаем широколистным - явление, ранее описанное только в природных ценозах Камчатки в зоне контакта ареалов этих видов (Комаров, 1944). На этот раз черты первого родителя легко угадываются в потомстве второго прежде всего по вегетативным органам.

3. При сравнительном изучении образцов местных растений с представителями тех же видов из удаленных частей их ареала у интродуцированных форм неоднократно наблюдался массовый самосев и распространение его за пределы питомников (у колокольчика круглолистного, гвоздики пышной, кисличника двустолбчатого, мятлика альпийского и других видов).

Масштабы и генетические последствия такого явления пока что неясны, но оно определенно заслуживает внимания, поскольку и в этом случае возможно генетическое обогащение местных популяций и проявление гетерозиса в результате скрещиваний аборигенных растений с переселенными.

Для внутрорудуционного пути становления флоры натурализованных характерны те же или близкие им способы расселения, что отмечены и для "беглецов из культуры", но способ заноса выделяется только один - стихийный занос инорайонных растений из неизвестных источников. Эта категория натурализующихся растений, казалось бы, не имеет прямой связи с натурализацией интродуцентов. Однако учет их необходим не только в интересах познания адвентивной флоры, но и по той причине, что в отдельных случаях стихийный занос дублирует интродукционную деятельность человека (так было, например, в Саду с *Arabidopsis thaliana*, *Achillea millefolium*, *Leucanthemum vulgare*, с клеверами, мышиным горошком и рядом других видов).

Завершая обзор основных форм и путей натурализации интродуцентов в Полярно-альпийском ботаническом саду, считаем необходимым отметить, что доля участия натурализованных в составе растительного покрова тем выше, чем сильнее он нарушен человеком. В связи с этим мы считаем правомерным предложение использовать соотношение адвентивных и аборигенных видов как показатель интенсивности деятельности человека на данной конкретной территории. В ходе обследований установлено, что натурализующиеся растения распространены преимущественно в парковой части Сада: вдоль дорог и тропинок, в местах специальных посадок с демонстрационными целями, по обочинам питомников, в ближайшем окружении теплично-парничкового хозяйства и вдоль ручьев, протекающих в непосредственной близости от этих объектов, а за ее пределами - болоты

жилых и производственных зданий, на мусорных местах. В сомкнутые ненарушенные ценозы пришельцы, как правило, не вторгаются. Нахождения натурализирующихся интродуцентов в ненарушенных местообитаниях территории Сада единичны и ограничены почти исключительно участками злаково-разнотравного березово-елового леса и ольшаников, а также прирусловой частью ручьев. Среди воронично-черничных эльничков (и вообще в местах с преобладанием кустарничков) растения-пришельцы чаще всего отсутствуют. Практически нет их в поясах криволесья и горных тундр (разумеется, за исключением мест специальных посадок).

## 2.2. Об уровнях жизненности натурализирующихся растений

За рассматриваемый период интродукционной деятельности Полярно-альпийского ботанического сада (1932-1989 гг.) в открытом грунте испытаны десятки тысяч образцов растений, представляющих около 6500 видов природной флоры. Из них в коллекционном фонде и опытно-демонстрационных посадках в 1989 году было представлено более 5200 образцов 1940 видов интродуцированных растений, в том числе свыше 3200 образцов 1292 видов травянистых растений и не менее 2000 образцов 648 видов древесных и кустарниковых пород.

К концу вегетационного сезона 1989 года в списке растений, которые были вовлечены в интродукционный эксперимент и проявили ту или иную степень тенденции к натурализации на территории Сада и его ближайших окрестностях, оказались 488 видов (см. Приложение) из 52 семейств (табл.2).

Таблица 2

Количественный состав натурализирующихся интродуцентов по семействам и жизненным формам

| Семейства       | Количество видов | Основные жизненные формы |                                           |                      |
|-----------------|------------------|--------------------------|-------------------------------------------|----------------------|
|                 |                  | одно-дву-летники         | многолет-ники (включая дву-много-летники) | кустарники и деревья |
| I               | 2                | 3                        | 4                                         | 5                    |
| Alliaceae       | 4/4              | -                        | 4/4                                       | -                    |
| Amaryllidaceae  | 1/1              | -                        | 1/1                                       | -                    |
| Apiaceae        | 24/18            | -                        | 24/18                                     | -                    |
| Asparagaceae    | 4/4              | -                        | 4/4                                       | -                    |
| Asphodelaceae   | 1/-              | 1/-                      | -                                         | -                    |
| Asteraceae      | 86/66            | 5/1                      | 81/65                                     | -                    |
| Betulaceae      | 2/-              | -                        | -                                         | 2/-                  |
| Boraginaceae    | 11/6             | 2/-                      | 9/6                                       | -                    |
| Brassicaceae    | 26/7             | 4/1                      | 22/6                                      | -                    |
| Campanulaceae   | 24/15            | 1/-                      | 23/15                                     | -                    |
| Caprifoliaceae  | 6/-              | -                        | -                                         | 6/-                  |
| Caryophyllaceae | 14/6             | 2/-                      | 12/6                                      | -                    |
| Chenopodiaceae  | 1/-              | 1/-                      | -                                         | -                    |
| Cornaceae       | 1/1              | -                        | 1/1                                       | -                    |
| Crassulaceae    | 4/4              | -                        | 4/4                                       | -                    |
| Dipsacaceae     | 1/1              | -                        | 1/1                                       | -                    |
| Ericaceae       | 3/-              | -                        | -                                         | 3/-                  |
| Euphorbiaceae   | 2/2              | -                        | 2/2                                       | -                    |

| 1                | 2       | 3    | 4       | 5    |
|------------------|---------|------|---------|------|
| Fabaceae         | 23/19   | 1/1  | 21/18   | 1/-  |
| Fumariaceae      | 3/3     | -    | 3/3     | -    |
| Gentianaceae     | 4/3     | -    | 4/3     | -    |
| Geraniaceae      | 3/3     | -    | 3/3     | -    |
| Grossulariaceae  | 2/-     | -    | -       | 2/-  |
| Hypericaceae     | 1/1     | -    | 1/1     | -    |
| Iridaceae        | 2/2     | -    | 2/2     | -    |
| Juncaceae        | 2/2     | -    | 2/2     | -    |
| Lamiaceae        | 6/4     | -    | 6/4     | -    |
| Liliaceae        | 11/11   | -    | 11/11   | -    |
| Limonaceae       | 3/1     | -    | 3/1     | -    |
| Melanthiaceae    | 2/2     | -    | 2/2     | -    |
| Oleaceae         | 3/-     | -    | -       | 3/-  |
| Onagraceae       | 2/2     | -    | 2/2     | -    |
| Oxalidaceae      | 1/-     | 1/-  | -       | -    |
| Paeoniaceae      | 1/-     | -    | 1/-     | -    |
| Papaveraceae     | 9/6     | 1/-  | 8/6     | -    |
| Pinaceae         | 3/-     | -    | -       | 3/-  |
| Plantaginaceae   | 3/2     | -    | 3/2     | -    |
| Poaceae          | 26/9    | 15/- | 11/9    | -    |
| Polemoniaceae    | 6/2     | 2/-  | 4/2     | -    |
| Polygonaceae     | 20/16   | -    | 20/16   | -    |
| Portulacaceae    | 3/2     | 1/-  | 2/2     | -    |
| Primulaceae      | 11/9    | -    | 11/9    | -    |
| Ranunculaceae    | 49/38   | -    | 49/38   | -    |
| Rosaceae         | 36/21   | -    | 22/19   | 14/2 |
| Rubiaceae        | 2/2     | -    | 2/2     | -    |
| Salicaceae       | 3/1     | -    | -       | 3/1  |
| Saxifragaceae    | 5/4     | -    | 5/4     | -    |
| Scrophulariaceae | 17/12   | 2/-  | 15/12   | -    |
| Thymelaeaceae    | 2/1     | -    | -       | 2/1  |
| Urticaceae       | 1/1     | -    | 1/1     | -    |
| Valerianaceae    | 5/5     | -    | 5/5     | -    |
| Violaceae        | 3/2     | -    | 2/2     | -    |
| Итого            | 488/321 | 39/3 | 410/314 | 39/4 |

ПРИМЕЧАНИЕ. В числителе указано общее количество видов,  
в знаменателе - сколько из них способно к самовоспро-  
изводству.

Первоначальный перечень превышал 500 наименований, но 16 из них были исключены из основного списка (см. Приложение) по той причине, что одновидовые родичи интродуцентов-натурализантов входят в состав естественной растительности парковой части Сада (Костина, 1988). Поэтому, хотя их инорайонные образцы в разные годы и находились в коллекционных и опытных посадках, **вычлениТЬ** самосев от выращиваемых интродуцентов и от заноса семян из окружающего питомник леса просто невозможно. Однако назвать эти виды считаем целесообразным, тем более, что **лишь у пяти из них** (отмечены звездочкой) наблюдался самосев в условиях коллекционных питомников местных растений (Филлипова,

1987): *Adoxa moschatellina* L., *Alnus incana* (L.) Moench, *Antennaria dioica* (L.) Gaertn., *Campanula rotundifolia* L., *Cicerbita alpina* (L.) Wallr., *Cirsium heterophyllum* (L.) Hill, *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., *Geranium sylvaticum* L., *Geum rivale* L., *Melica nutans* L., *Milium effusum* L., *Poa pratensis* L., *Solidago lapponica* With., *Trollius europaeus* L., *Vaccinium myrtillus* L., *Viola biflora* L.

Интродуценты, имеющие одновидовых родичей за пределами парковой части Сада и в случаях достоверно установленного семенного или клонowego потомства именно от растений, переселенных из других районов, в список включены, например: *Arabis alpina*, *Erigeron borealis*, *Oxyria digyna*, *Veronica fruticans* — всего таких 17 видов. Особым случаем является *Chamerion angustifolium* f. *albiflora*: сам вид обичен для парковой и заповедной территории Сада, но его белопетковая форма в естественных ценозах пока что ни разу не встречена.

Рассматриваемая совокупность натурализующихся растений в целом чрезвычайно неоднородна по своим способностям к освоению экотопов интродукционного пункта. В свое время нами было предложено понятие об уровнях жизнестойкости интродуцентов (Андреев, 1974). В основу соответствующей градации (шкалы), воспроизведенной в предыдущей главе, были положены критерии устойчивости переселяемых организмов в новых условиях, возможность их вегетативного или семенного воспроизводства и способность к самовоспроизводству.

Говоря об уровнях жизнестойкости натурализующихся интродуцентов, мы имеем в виду два ведущих показателя: устойчивость в посадках без ухода и способность к самовоспроизводству. Только наличие хотя бы одного из них, в нашем представлении, даст основание говорить о тенденции переселенных растений к натурализации.

В зависимости от степени проявления такой тенденции выделяются три уровня жизнестойкости натурализантов и девять степеней натурализованности:

#### I. Предпосылки к натурализации:

1. Растения устойчиво и длительно сохраняются в посадках среди естественной растительности и в парковых экспозициях без последующего ухода; способности к плодоношению или вегетативной подвижности не отмечено.
2. Растения способны хотя бы к нерегулярному плодоношению или вегетативной подвижности в посадках среди естественной растительности и в экспозициях, но самосева не отмечено.
3. Наличие самосева в условиях питомника или посадок иного типа; способности самосева к самовозобновлению и вегетативной подвижности не отмечено. В более ранней публикации (Андреев, 1983 а) первой из предпосылок к натурализации названа способность растений возобновляться посевом семян местной репродукции при отсутствии самосева. Однако посев — это один из актов интродукционной деятельности интродуктора, а не проявление активности интродуцента.

#### II. Платационная натурализация:

4. Наличие самовозобновляющегося самосева или устойчивого клонowego потомства в условиях питомников или искусственных (культурных) фитоценозах иного типа. Поскольку из-за регулярных прополок практически весь самосев с деленок коллекционного фонда ежегодно удаляется, возможность его самовозобновления во многих случаях устанавливалась в ходе специальных опытов либо путем временного прекращения ухода за растениями на два-три года и более. Интродуценты, для которых такой проверки сделать еще не удалось (особенно для растений с многолетним виргинильным периодом), а самосевы их регулярны и жизнеспособны, выделялись нами в промежуточную группу 3(4) — "условно способных к самовозобновлению". Однако при количественных характеристиках

(табл. 2, 3 и др.) к числу способных к самовоспроизводству такие виды не отнесены, оставлены на уровне "предпосылок".

5. Наличие самовозобновляющегося самосева или устойчивого клонового потомства на интродукционных площадках или в посадках (декоративных, лесных, сельскохозяйственных и т.п.), оставленных без ухода среди естественной растительности ("одичавший искусственный фитоценоз", Марков, 1972). Плантационные натурализанты формируют специфическую для ботанических садов сорную флору, нередко весьма экзотического состава. Так, на питомниках Полярного сада "сорничают" мак голостебельный, пролеска Розена, рябчик камчатский, водосбор железковый, хохлатка крупноприцветниковая.

### III. Полная натурализация:

6. Растения самостоятельно возобновляются семенным или вегетативным путем (имеют местную самоподдерживающуюся популяцию) на мусорных местах. В условиях ботанического сада такими особыми экотопами являются в основном места складирования растительных остатков от прополки, заложенные для компостирования земляные кучи, ближайшее окружение так называемых земляных хозяйств (места почвоподготовки), места былых выбросов городского мусора в окрестностях Сада.

7. То же в нарушенных природных местообитаниях (обочины дорог, канав, питомников, тропы и другие преобразованные под воздействием людей участки парковой территории Сада и его окрестностей).

8. То же в ненарушенных природных ценозах (за счет их "неполноценности", без вытеснения местных растений).

9. Растения-пришельцы вытесняют представителей аборигенной флоры в природных местообитаниях.

Принадлежность интродуцента к той или иной группе описанной схемы устанавливалась в ходе периодических обследований в разные сезоны бесснежного периода на протяжении многих лет. Такой "натурализационный мониторинг" стал обязательным в системе интродукционных исследований в Полярно-альпийском ботаническом саду с середины 1970-х годов и представляет собой переходное звено между интродукцией растений и флористикой.

## 2.3. Общая характеристика натурализующихся растений

Как следует из данных табл. 2 и "Приложения", из 488 таксонов видового ранга, проявивших тенденцию к натурализации, способными к семенному или вегетативному самовоспроизводству оказались представители 321 вида. При этом склонность к вегетативному "расширенному" воспроизводству при отсутствии самосева наблюдалась у 67 видов, только наличие самосева - у 293 видов, из них у 183 самосев способен к самовоспроизводству; 99 видов расселились одновременно и семенами, и вегетативно.

Разной, естественно, оказалась способность к самовоспроизводству (степени натурализованности 4-7) различных жизненных форм: среди однолетних и двулетних всего у трех видов из 39 (*Arabis thaliana*, *Matricaria maritima*, *Trifolium arvense*); у травянистых многолетних - 314 из 410 и у деревьев и кустарников - 4 из 39, причем самосевом идет лишь одна *Berberis pinnatifida* с Алтая, а клоновое потомство малины обыкновенной, завезенной в 1936 году из Саян, образовало устойчивую популяцию среди ольшаника первой озерной террасы и давно уже воспринимается посетителями Сада как элемент его природной флоры.

Наиболее представительными по числу натурализующихся видов оказались следующие 10 семейств (перечень дан в порядке убывания числа видов, в скобках указано число самовоспроизводящихся): Asteraceae - 86(66), Ranunculaceae - 49(38), Rosaceae - 36(21), Poaceae - 26(9), Brassicaceae - 26(7), Apiaceae - 24(18), Campanulaceae - 24(15), Fabaceae - 23(17), Polygonaceae - 20(16), Scrophulariaceae - 17(12).

Мы не останавливаемся подробно на сопоставлении приведенных цифр, поскольку величина выборки здесь в большей степени зависела от общего числа интродуцентов того или иного семейства, от богатства видами самих семейств, чем от способности их представителей к натурализации. Однако данные по двум семействам нуждаются в пояснении.

Обращает на себя внимание относительно малое число самовоспроизводящихся видов у Крестоцветных (7 из 26) и Злаков (9 из 26). Причиной этого служит то, что именно в этих семействах велика доля однолетних и однолетне-двулетних видов (среднеазиатских эфемеров, в частности), которые дают самосев, не успевающий чаще всего давать зрелые семена. В условиях Субарктики, таким образом, не подтверждается вывод о "самой высокой натурализационной способности" терофитов (Харкевич, 1966 а), хотя "интродукционная способность" их достаточно велика.

Вместе с тем, наш опыт подтверждает вывод С.С.Харкевича (1966 а) и Г.Е.Жамба (1973) о том, что натурализация, как и интродукция, также может происходить родовыми комплексами. Во всяком случае в перечне растений, проявляющих тенденцию к натурализации, на Кольском Севере можно встретить около 20 таких "комплексов", содержащих от 5 до 19 видов (*Campanula* - 18, *Bromus* s.l. - 14, *Aquilegia*, *Draba* - по 10, *Polygonum*, *Arnica* - по 9, *Aconitum*, *Doronicum*, *Papaver* - по 8 и т.д.).

Данные эколого-географического анализа 408 видов натурализующихся интродуцентов представлены в табл. 3. Наибольшее число видов, проявляющих тенденцию к натурализации (246) и самый высокий процент способных к самовоспроизводству (75.9) приходится на группу А. В группе Б - 148 видов, процент самовоспроизводящихся - 75.0. К сожалению, в группах В, Г и Д число видов слишком мало для сопоставления, что уже само по себе служит указанием на сравнительно низкую натурализационную способность на Крайнем Севере видов, естественный ареал которых не идет севернее зоны широколиственных лесов.

Обращают на себя внимание два представителя группы Д, как бы нарушающие эколого-географическую закономерность. Один из них, *Сimulium simulium*, культивируется со времен античности, способен давать самовозобновляющийся самосев в условиях Полярного сада и ведет себя как двулетник-малолетник. Второй, *Reynoutria japonica*, существует в коллекционных посадках с 1932 года, проявляет высокую вегетативную подвижность, но ни разу не достигал генеративной фазы.

Более обширный материал, представленный в настоящей работе, позволяет уточнить общую картину состояния натурализации растений в Полярно-альпийском ботаническом саду по сравнению с данными прошлых лет (Андреев и др., 1977). В табл. 4 дана более детальная количественная характеристика натурализующихся травянистых многолетников по степеням натурализованности. Анализ материалов "Приложения" показывает, однако, что фактически натурализанты по степени своей активности дифференцированы не на 9, а на 26 групп, т.к. многие виды занимают не одну, а две и более позиций нашей схемы в следующих сочетаниях: 2,4; 2,7; 4,5; 4,6; 4,7; 5,7; 6,7; 4,5,6; 4,5,7; 4,7,8; 4,5,6,7; 4,5,7,8; 4,5,7,9; 4,5,6,7,8; 4,5,6,7,9; 4,5,7,8,9 плюс промежуточно-условные группы

Состав эколого-географических групп травянистых многолетних, натурализующихся в Полярно-альпийском ботаническом саду

| Индекс группы | Эколого-географическая группа (по северному и высотному пределам естественного ареала)  | Число видов |                                          |
|---------------|-----------------------------------------------------------------------------------------|-------------|------------------------------------------|
|               |                                                                                         | всего       | способных к самовоспроиз-<br>водству (%) |
| A             | Заходящие в тундровую зону или альпийский пояс гор или свойствен-<br>ные только им      | 246         | 191(75.9)                                |
| Б             | Заходящие в таежную зону или субальпийский пояс гор или свойст-<br>венные только им     | 148         | 111(75.0)                                |
| В             | Заходящие в зону или горный пояс широколиственных лесов или свойст-<br>венные только им | 11          | 6(54.5)                                  |
| Г             | Не идущие севернее степной зоны и<br>выше горно-степного пояса                          | 1           | -                                        |
| Д             | Не идущие севернее и выше зоны и<br>пояса средиземноморского климата                    | 2           | 2                                        |
| В с е г о     |                                                                                         | 408         | 309                                      |

Таблица 4

Количественный состав натурализующихся травянистых многолетних по эколого-географическим группам и степени натурализованности

| Индекс групп* | Степень натурализованности (по высшему показателю) |    |    |      |     |    |   |     |    |   | Общее ко-<br>личество |
|---------------|----------------------------------------------------|----|----|------|-----|----|---|-----|----|---|-----------------------|
|               | 1                                                  | 2  | 3  | 3(4) | 4   | 5  | 6 | 7   | 8  | 9 |                       |
| A             | -                                                  | 2  | 8  | 16   | 44  | 2  | 2 | 28  | 4  | 1 | 107                   |
| Aop           | 2                                                  | 2  | 12 | 8    | 36  | 6  | - | 28  | 9  | - | 103                   |
| (Aop)         | 1                                                  | 1  | 2  | 1    | 12  | 2  | - | 15  | -  | - | 36                    |
| Итого         | 3                                                  | 5  | 22 | 26   | 92  | 10 | 2 | 71  | 15 | 1 | 246                   |
| Б             | 4                                                  | 3  | 8  | 7    | 31  | 7  | 1 | 23  | 3  | 1 | 88                    |
| Бор           | 2                                                  | 1  | 5  | 5    | 22  | 4  | - | 10  | 1  | 2 | 52                    |
| (Бор)         | -                                                  | 1  | 1  | -    | 3   | 1  | - | 2   | -  | - | 8                     |
| Итого         | 6                                                  | 5  | 14 | 12   | 56  | 12 | 1 | 35  | 4  | 3 | 148                   |
| В             | -                                                  | -  | 3  | 1    | 1   | 3  | - | 2   | -  | - | 10                    |
| Вор           | -                                                  | -  | 1  | -    | -   | -  | - | -   | -  | - | 1                     |
| Г             | -                                                  | -  | 1  | -    | -   | -  | - | -   | -  | - | 1                     |
| Д(к)          | -                                                  | -  | -  | -    | 1   | -  | - | -   | -  | - | 1                     |
| Дор           | -                                                  | -  | -  | -    | -   | -  | - | 1   | -  | - | 1                     |
| Итого         | -                                                  | -  | 5  | 1    | 2   | 3  | - | 3   | -  | - | 14                    |
| К             | -                                                  | -  | -  | -    | 2   | -  | - | -   | -  | - | 2                     |
| Всего         | 98                                                 | 10 | 41 | 38   | 152 | 25 | 3 | 109 | 19 | 4 | 410                   |

\* Дополнительные по сравнению с табл.3 индексы групп: ор-облигатный ореофит, (ор) - факультативный ореофит, к - культурное растение.

I(3); 2(4); 2,3(4); 3(4). В "чистом" виде выделились лишь группы низших позиций (1; 2; 3; 4; 5; 7;), при этом чем больше позиций занимает натурализуемый (своего рода число "степеней свободы"), тем выше его натурализационная активность.

Само по себе понятие "активность вида" как мера его жизненного преуспевания (Ирцев, 1983 и др.; Ильминских, 1988) представляется нам весьма продуктивным не только при изучении естественного растительного покрова в области флористики, но и для интродукционных исследований.

### Глава 3 НАТУРАЛИЗАЦИЯ ИНТРОДУЦЕНТОВ В ОПЫТНО-КОЛЛЕКЦИОННЫХ ПОСАДКАХ ПОЛЯРНО-АЛЬПИЙСКОГО БОТАНИЧЕСКОГО САДА

#### 3.1. Предпосылки и тенденции к натурализации. Устойчивость растений в посадках

Важной предпосылкой к натурализации интродуцентов служит уже сам по себе успех их переселения, а длительное существование растений в коллекционных и опытных посадках способствует накоплению в почве питомников и их ближайшего окружения банка семян и вегетативных зачатков, которые могут быть реализованы при подходящих условиях.

В 1989 году был проведен анализ длительности существования образцов коллекционного фонда травянистых растений Полярно-альпийского ботанического сада. Выяснилось, что 142 вида из 1293 имеют образцы, существующие в посадках 50 лет и более. В частности, от первых интродукционных посадок 1932 года без признаков вырождения сохранились *Gentiana lutea*, *Reynoutria japonica*, *Claytonia asarifolia*, с 1933 - *Arnica montana*, *Heimerocallis middendorffii*; а всего от посадок и посевов 1932-1939 гг. имеются растения 122 видов, с 1940-1949 гг. - 150, с 1950-1959 гг. - 228. Следует отметить, что прямое соответствие между продолжительностью жизни интродуцента и проявлением у него тенденции к натурализации, конечно же, наблюдается не всегда, но длительность эксперимента увеличивает вероятность таких проявлений. Так, в арника горная, и горечавка желтая плодоносят в Полярном саду с середины 1930-х годов, а их самосев отмечается только с 1960-1970-х годов. Не будь эти виды долгожителями, их нельзя было бы отнести к числу натурализующихся. В то же время у красоднева Миддендорфа, также способного плодоносить, никаких проявлений к самовоспроизводству не зарегистрировано.

#### 3.2. Самосев интродуцентов. Плантационная натурализация

Самосев переселенных растений отмечен для интродукционных пунктов всех климатических зон СССР (Морозова, 1957; Головкин, 1961; Андреев, 1964; Черкезипили, 1972; Белолыпов, 1973; Мавжудов, Максимова, 1974; Кухарева, Пашина, 1986 и др.). Однако крупных обобщающих работ о значимости этого явления для теории и практики интродукции растений все еще крайне мало. Из наиболее обстоятельных исследований следует назвать три.

С.С.Харкевич наблюдал на участках ЦРБС АН УССР в Киеве самосев и перечислил более 80 видов из 24 семейств природной флоры Кавказа и отметил, что "самой высокой интродукционной и натурализационной способностью отличаются, безусловно, терофиты, однолетники" (1966а, с.III). При этом натурализации интродуцентов он рассматривает как обратную связь культивируемых растений с природной флорой.

Е.С.Бородин (1970) при изучении самосева памирских растений в Ташкенте пришел к выводу, что интродуценты, в течение ряда лет возобновляющие самосев, следует считать в какой-то степени натурализовавшимися, поскольку здесь имеет место восстановление или формирование новой популяции.

Высшей степенью акклиматизации и первым шагом к одичанию и внедрению в естественные ценозы считает способность интродуцентов давать самосев и Б.Н.Головкин (1961, 1973), который обобщил наблюдения за самосевом всех интродуцентов Полярно-альпийского ботанического сада соответственно за 1932-1959 и 1932-1969 гг. В первой из указанных работ дан перечень 124 видов из 24 семейств. Кроме того указано, что еще 39 видов (без перечисления) способны плодоносить при грунтовом посеве семян местной репродукции. По мнению автора, это свидетельствует о потенциальной способности их к самосеву.

Во второй работе, в отношении самосева во многом повторяющей первую, но без полного перечня, отмечено лишь, что в Саду зарегистрирован самосев 138 видов травянистых интродуцированных растений, из которых 6 видов натурализовались (*Delphinium elatum*, *Allium victorialis*, *Aquilegia glandulosa*, *Hieracium dissectum*, *Leucanthemum vulgare*, *Pedicularis incarnata*) и шесть других встречаются в культуре и на рудеральных местах (*Polemonium caeruleum*, *Corydalis bracteata*, *Papaver nudicaule*, *Polygonum alpinum*, *P. weyrichii*, *Rumex arifolius*). В первой из названных работ к группе имеющих самосев в условиях питомников автор относит также *Doronicum cataractarum* и *Polygonum alpinum*. Отмечается заопределение коллекционных образцов растений гибридным самосевом от спонтанных переопылений видов аквилегий и купав, а также возможность использования самосева для селекции и размножения декоративных растений.

Большой и интересный фактический материал о самосевах интродуцированных растений содержится в работах А.Н. Джавахишвили (1970) и Б.В.Сердюкова (1972), которые особо подчеркивают, что хотя многие растения распространялись по коллекционным участкам самосевом, ни одного случая расселения их за пределы обрабатываемых площадей не наблюдалось. И это при том, что оба автора многие годы имели дело с остными видами дикорастущих растений Кавказа - первый в Бакуриани, второй в Тбилиси.

Из новейших исследований отметим обстоятельную работу В.Н.Голубева и И.И.Маоловой (1987), которые провели интродукционное испытание 434 видов флоры Крыма в Никитском ботаническом саду и у 82 наблюдали самосев. Для условий Ташкента указан самосев для 384 видов травянистых растений и юрарийных флор из 804 бывших в испытании (Залева, Ковалева, 1988). В Минске для аналогичной группы интродуцентов самосев установлен у 139 видов из 991 (Кухарева, Пашина, 1986).

В 1970-1980-е годы нами проведены специальные исследования, которые позволили дополнить прежние сведения о самосеве и натурализации интродуцентов на территории Полярно-альпийского ботанического сада и в его ближайших окрестностях. Основной ареной для наблюдений за самосевом всегда служили питомники интродуцированных растений. Однако самосев, за редким исключением, уничтожали при ежегодных, как правило, сплошных двукратных прополках как на делянках, так и в проходах между ними. Это совершенно необходимо для со-

блюдения чистоты коллекционных образцов, но эта же мера не позволяла провести наблюдения за жизнеспособностью самосева.

Чтобы иметь возможность наблюдать самосев в более "чистом" виде, мы создали специальную сеть из делянок, не подлежащих прополке на период исследований. Всего было зарезервировано 116 делянок (из 1314) на первом и 118 (из 1048) на четвертом интродукционных питомниках. Делянки, оставленные на "зарастание", распределяются более или менее равномерно по всей территории питомников. В итоге перечень видов, способных давать самосев в условиях питомников, достиг 392 видов (см. Приложение).

Кроме чисто количественного роста видов, для которых был отмечен самосев, эта мера позволила дифференцировать последующую судьбу растений самосева, определить жизнеспособность, возможность их репродуктивного развития и самовоспроизводства, т.е. способность самосева давать самосев.

Параллельно с наблюдениями за самосевом мы проследили также и способность интродуцентов закрепляться на новом месте благодаря разрастанию или делению вегетативных органов (например, вследствие непреднамеренного перемещения чешуек луковиц, кусочков корневищ при прополках, пересадках, реставрации старых делянок и т.п.).

Несмотря на то, что отдельные авторы не признают "вегетативного воспроизводства", считая его только выражением явлений роста (Harper, 1977), мы считаем эту способность растений если не равноценной эволюционно, то чрезвычайно важной, а в ряде случаев и решающей для становления и самоподдержания (термин Заугольновой, Смирновой, 1978) интродукционной популяции. Известны случаи натурализации и расселения растений вегетативным путем как в прошлом (алоэ, аир обыкновенный), так и в наше время (водяной гиацинт в субтропических и тропических водоемах — Эренфелд, 1973; аквилегия обыкновенная в Горном Крыму — Кожевникова, 1968; солодка голая в ботаническом саду Киева — Харкевич, 1966а и др.). Вот и другие примеры, показывающие, что вегетативное воспроизводство и размножение бывает достаточно эффективным: рябчик камчатский в Приморье, например, не дает семян, размножаясь вегетативно (Вриц, 1976.).

Достаточно убедительные примеры такого рода мы можем привести из опыта собственных интродукционных работ и ярчайший из них — *Reynoutria japonica*, образец которого прибыл из Ленинграда в числе первых интродуцентов Сада в 1932 году и ежегодно с поразительным упорством пытается захватить соседние делянки и кварталы. Только самые "беспопашные" меры удерживают его на отведенной территории. Между тем за все 59 сезонов растения этого выхода из горных субтропических районов Китая и Японии ни разу не вышли из вегетативного состояния.

Учитывая подобные факты, мы отнесли способность растений давать устойчивое клоновое потомство к числу существенных характеристик в градации жизнеспособности интродуцированных растений (Андреев, 1974). Тенденция к вегетативному воспроизводству обнаружена нами у растений 166 видов, из них 99 воспроизводятся как семенным, так и вегетативным путем, что следует признать наилучшей из всех стратегий самоподдержания фитоинтродуцентов.

Особый интерес представляют интродуценты, которые в массе возобновляются и активно расселяются по питомнику, засоряя соседние делянки в радиусе до 10-20 и более метров. Из 30 видов этой группы две трети применяются или могут быть использованы в качестве озеленительных растений в Мурманской области: *Aquilegia glandulosa*, *Campanula barbata*, *C. fenestrellata*, *C. rhomboidalis*, *Claytonia asarifolia*, *Corydalis bracteata*, *Delphinium elatum*, *Doronicum macrophyllum*, *Fritillaria kamschatscensis*, *Melandrium*

*dicicum*, *Papaver nudicaule*, *Polemonium caeruleum*, *Polygonum carneum*, *Ranunculus oreophilus*, *Scilla rosenii*, *Senecio rhombifolius*, *S. subalpinum*, *Trollius asiaticus*, *Veratrum lobelianum*.

Значительную часть самосева, распространенного в питомниках, составляют межвидовые гибриды *Anemone*, *Heraclium*, *Doronicum*, *Chalerion*, *Polygonum*, *Erigeron*, *Primula*, *Aquilegia*, *Trollius* и, возможно, других родов. Многие из них по декоративным достоинствам превосходят родительские формы. Отбор их, хотя и в ограниченном объеме, ведется, но детального цитогенетического изучения пока еще не было. Один из таких гибридов, периодически появляющихся в потомстве мелкопестника оранжевого (с явными признаками "отцовства" мелкопестника многолучевого) с 1950-х годов и по настоящее время, описан даже как особый гибридогенный вид *Erigeron x kirovskensis* N. Avr. (Аврорин, 1958).

Особенно результативным опыт с "зарастанием" делянок оказался в отношении некоторых редких видов растений из "Красных книг". В частности, установлен факт наличия самосева, способного плодоносить по обочинам питомника, даже у таких считающихся трудными для культуры растений, как *Arnica alpina*, *A. montana*, *Gentiana lutea*.

#### Глава 4. НАТУРАЛИЗАЦИЯ ИНТРОДУЦЕНТОВ В В ЕСТЕСТВЕННЫХ МЕСТООБИТАНИЯХ

##### 4.1. Расселение интродуцентов за пределы опытно-коллекционных посадок

Полярно-альпийский ботанический сад уникален не только своим особым географическим положением (других ботанических садов севернее Полярного круга нет), но и тем, что это – сад-заповедник с огромным разнообразием экотопов. С 1989 года в его ведении около 1670 га, из них 1250 га – заповедник растительности Хибинских гор с перепадом высот от 312 до 1068 м над уровнем моря. Здесь представлены все пояса растительности гор Субарктики: северной тайги, березовых криволесий, тундр кустарниковых, кустарничковых, лишайниковых и полярной арктической пустыни на платообразной вершине. Парковая часть территории Сада, где размещены интродукционные питомники и посадки иного типа, занимает 80 га в лесном поясе, что следует признать благоприятным не только для культивируемых растений, находящихся под защитой леса, но и для "беглецов из культуры". Лесные опушки, окружающие питомники по всему периметру, как нельзя лучше подходят для первопоселения растений-пришельцев: именно здесь, как правило, регистрируется их максимальное разнообразие.

Мы говорим "как правило", поскольку кроме спонтанного расселения интродуцентов за пределы опытно-коллекционных посадок в Сад, как уже отмечалось, был оставлен массовый по числу видов опыт искусственного вселения переселенных растений в естественные фитоценозы парковой части. Часть растений, будучи высаженными, высеянными или случайно появившимися среди естественной растительности как растения-полутчики интродуцентов, устойчиво сохраняются там на протяжении ряда лет, не увеличивая численности особей и первоначаль-

но занятой территории (не проявляют способности к самовоспроизводству и расселению). Так ведут себя практически все древесные и многие кустарниковые экзоты Сада (пихта\*, лютеница\*, карагана, рододендроны и др.), а из травянистых многолетников — пион марьян-корень, люпин многолистный, ревань дланевидный и другие виды, конкретный перечень которых (их всего 12) можно видеть в "Приложении" (группа II 1).

Сравнивая поведение растений одних и тех же видов в условиях питомника и в природной обстановке, мы неоднократно замечали, что далеко не все интродуценты, обладающие способностью к самовоспроизводству в первом случае, сохраняют ее во втором. Так обстоит дело, например, с кровохлебкой лекарственной, гравилитом коралловым, люпином многолистным.

Для 17 видов установлена способность хотя бы к периодическому плодоношению или вегетативной подвижности в посадках среди дикорастущих растений или в экспозициях, но без проявления способностей к семенному воспроизводству (*Cirsium obvallatum*, *Ribes rubrum*, *Thalictrum aquilegifolium* и др.).

Сравнительно многочисленны интродуценты, имеющие самосев (преимущественно на месте посадок разного назначения, а также по обочинам питомников и осецим с ними лесным опушкам). По нашей схеме это растения с отметками степени натурализованности 3 и 3(4) для случаев, когда самовозобновление не установлено (соответственно 77-60 видов: *Angelica gmelinii*, *Draba sp.div.*, *Delphinium caucasicum* и др.).

В отличие от названных уже групп интродуцентов, представителей которых можно рассматривать лишь в качестве возможного резерва натурализации, ее предпосылок, виды группы 5 и последующих относятся к активно натурализующимся или уже натурализовавшимся (группу 4 мы здесь опускаем, поскольку она касается только плантационных условий). Особый интерес среди них представляют (как возможные адвентивные элементы флоры Мурманской области, хотя бы в части фитоценозов территории ботанического сада) натурализанты, обладающие столь высокой жизнеспособностью (активностью), что "стоят" одновременно сразу на нескольких ступенях натурализации.

Наиболее многочисленны среди таких "поливалентных" натурализантов группы 4,7 и 4,5,7, т.е. растения, самовоспроизводящиеся в плантационных условиях и одновременно имеющие самоподдерживающуюся или близкую к ней популяцию в нарушенных природных местобитаниях (соответственно в их составе 54 и 42 вида). К ним, в частности, относятся *Allium schoenoprasum*, *Astrantia maxima*, *Achillea impatiens*, *Arnica sachalinensis*, *Centaurea montana*, *Doronicum austriacum*, *D. macrophyllum*, *Hieracium aurantiacum*, *Leucanthemum waldsteinii*, *Saussurea latifolia*, *Campanula barbata*, *Hypericum maculatum*, *Polygonum carpestium*, *Rumex oreophilus*.

Практически уже вошли в состав флоры парковой части Сада виды, достигающие восьмой ступени: *Allium victorialis*, *Adenostyles rhombifolia*, *Doronicum altaicum*, *Homogyne alpina*, *Frenanthes purpurea*, *Senecio subalpinus*, *Campanula abietina*, *C. latifolia*, *Polemonium caeruleum*, *Aconitum septentrionale*, *Anemone nemorosa*, *Aquilegia glandulosa*, *Delphinium elatum*, *Trollius asiaticus*, *Pedicularis incarnata*, *Veronica gentianoides*, *V. longifolia* — всего 20 видов.

Наивысшую активность проявляют виды, достигающие девятой ступени натурализации. Представителей данной группы (борщевик рассеченный и Соосновского,

\*В последние годы у пихты ярко проявляется способность к укоренению нижних ветвей с образованием парциальных особей — вокруг материнских растений возникает подрост, а у листовицницы наблюдается плодоношение и даже самосев, в связи с чем они по степени натурализованности переходят уже в группы 2 и 3.

а также их гибриды; чемерица Лобеля) с полным правом можно назвать агрессорами. Особенно ярко выраженной эканонии борщевика стала к середине, а чемерицы — к концу 1960-х годов. В последующие годы в парковой части Сада у этих видов наблюдается настоящий "популяционный взрыв" — характерная фаза всплески численности и продуктивности успешно натурализующихся нововселенцев, неоднократно описанная зоологами, гидробиологами и ботаниками (Зенкевич, 1940—цит. по: Николаев, 1979; Элтон, 1960; Чопик, 1978 и др.). В условиях Сада эти виды причиняют заметный ущерб как эстетичные и труднораспространяемые сорняки питомников и озеленительных посадок. Совершенно недопустимо проникновение их на заповедную часть территории.

Четвертый представитель группы растений-агрессоров, *Claytonia asarifolia*, не вызывает столь резких отрицательных эмоций в силу своей внешней привлекательности, а главное — безвредности для человека, к тому же в плантационных условиях ее к числу массовых и эстетичных сорняков отнести нельзя. Вместе с тем она безусловно и, судя по всему, окончательно вошла в состав местной флоры Сада.

Активность натурализующихся интродуцентов на территории Сада пока что ограничивается лесным поясом Хибинских гор, причем преимущественно более или менее нарушенными травяными сообществами ольшаников и березняков. Случаи внедрения их в ценозы с преобладанием вересковых кустарничков, тем более среди мохово-лишайникового сомкнутого покрова, единичны (*Homogone alpina*, *Pteranthus purpurea*). Совершенно отсутствуют натурализанты в тундровых сообществах, хотя и среди них в 1930-е и 1950-е годы были созданы интродукционные площадки; бадан и немногие другие "реликты" этих посадок сохранялись по профилю горы Вуцъяврторр и в 1980-е годы.

#### 4.2. Популяционный метод как основа изучения и характеристики производных фитоценозов

Для диагностики состояния и структуры фитоценозов, определения перспектив дальнейшего развития растительных сообществ, состоящих из аборигенных видов и натурализовавшихся интродуцентов, в настоящей работе использованы популяционные методы исследований.

Представление о ценопопуляции как совокупности особей одного вида в пределах ценоза было обосновано Т.А.Работновым (1945, 1950). Однако сам термин "ценопопуляция" появился позже (Петровский, 1961; Корчагин, 1964). Под ценопопуляцией, следуя мнению Т.А.Работнова (1950, 1969), А.А.Уранова (1960, 1975) и Е.Л.Любарского (1975, 1976), мы понимаем совокупность особей одного вида растений, существующих на территории, занятой ценозом, независимо от ее количественного состава и ценологической значимости. В последние десятилетия идея ценопопуляционного анализа растительного сообщества получает все более широкое распространение среди ботаников различных дисциплин.

Основная задача ценопопуляционных исследований — изучение закономерностей жизни растительных популяций в связи с процессами, определяющими строение и динамику фитоценозов. Постепенно сформировалось несколько направлений в исследовании ценопопуляций.

В настоящее время выделилось три основных подхода к изучению ценопопуляций: структурный, функциональный и эволюционный (Любарский, 1982). В своих работах фитоценологи большое внимание уделяют структурному и функциональному подходам. При первом из них изучают преимущественно состояние ценопопуляций в данный, конкретный момент. В этом случае обсуждаются вопросы, связанные с изменением таких признаков ценопопуляций, как численность, плотность, се-

менное и вегетативное размножение, возрастной состав, соотношение групп особей разного возраста, соотношение групп, находящихся в различных фазовых стадиях развития, соотношение различных генотипических групп и т.д.

Т.А.Работнов (1950) при изучении того или иного растительного сообщества указывал на необходимость выделения типа ценопопуляций, олагающих фитоценоз. Было предложено различать три типа ценопопуляций: инвазионный, нормальный и регрессивный. Ценопопуляции инвазионного типа состоят преимущественно из молодых прегенеративных особей, находятся в ценозе в процессе внедрения. Ценопопуляции нормального типа содержат особи вида всех возрастных состояний, что обеспечивает их стабильность и определяет возможность неопределенно-длительное время сохраняться в фитоценозе. В ценопопуляциях регрессивного типа отсутствует либо подавлено генеративное и вегетативное размножение, не осуществляется возобновление, численность особей постепенно сокращается. В основе этой классификации лежит принцип развития. Возможно подразделение этих типов ценопопуляций на более мелкие подразделения (Рысин, Рысина, 1966; Уранов, Смирнова, 1969). Тип популяции характеризует позицию и жизнеспособность вида в условиях конкретного фитоценоза, раскрывает его историю и перспективу дальнейшего развития.

Учитывая роль каждой ценопопуляции, входящей в состав того или иного фитоценоза, выделяют следующие типы ценопопуляций (Любарский, 1976):

- 1) доминирующие ценопопуляции, прежде всего выполняющие продукционную функцию фитоценоза;
- 2) дополняющие ценопопуляции, прежде всего выполняющие функцию устойчивости фитоценоза;
- 3) резервные ценопопуляции, прежде всего выполняющие функцию фитоцено-тического резерва;
- 4) сопутствующие ценопопуляции, прежде всего полезные для функционирования других ценопопуляций и общего саморегулирования фитоценоза как системы;
- 5) случайные ценопопуляции.

В основе исследований структуры и динамики ценопопуляций растений лежит возрастная дифференциация особей. Исследование возрастного состава и возрастного спектра ценопопуляций заключается прежде всего в выделении морфологических особенностей растений, последовательно сменяющих друг друга в индивидуальном развитии. Эти исследования базируются на изучении жизненных циклов растений (Работнов, 1964, 1969; Уранов, 1960, 1974, 1975; Трулевич, 1962, 1976; Уранов, Смирнова, 1969; Шорина, Смирнова, 1976; Смирнова, 1967, 1968; Жукова, 1967; Бахматова, 1974; Григорьева, 1975; Пошкурлат, 1981; Горчаковский, Зуева, 1984 и др.). Направление этих исследований основывается на предварительном изучении жизненных циклов растений и выделении определенных возрастных состояний. Известно несколько различных подходов и методов по выделению этапов онтогенеза. Наиболее логично деление, предложенное группой авторов МПИ (Заугольнова, Жукова, Шорина, 1988). Они выделяют четыре периода онтогенеза и десять возрастных состояний особей: латентный период (семена), прегенеративный (всходы, хвильные, иматурные, виргинальные растения), генеративный (молодые, зрелые, старые), постгенеративный (субсенильные, сенильные, отмирающие). Соотношения возрастных групп в ценопопуляциях могут быть выражены как абсолютными величинами, так и относительными в процентах (возрастные спектры по А.А.Уранову, 1960) и представлены графически в виде гистограмм, кривых.

Другое важное направление в исследовании ценопопуляций - изучение закономерностей пространственного размещения особей в фитоценозе, т.е. простран-

ственная структура ценопопуляций (Archibald, 1948; Evans, 1952; Greig-Smith, 1952, 1961, 1964; Goodall, 1953, 1954, 1961; Kershaw, 1957, 1962; Weber, 1957; Работнов, 1969; Василевич, 1969, 1970, 1972; Любарский, 1975, 1976; Заугольнова, 1974, 1976; Уранов, Григорьева, 1976; Григорьева, Заугольнова, Смирнова, 1977; Топорова, 1982; Марков, 1985).

Изучение пространственной структуры ценопопуляций различных видов свидетельствует о том, что особи в ценозе размещены неравномерно, образуя скопления, т.е. размещение носит групповой характер. Принято различать три типа распределения особей по площади: контактный (Грейг-Смит, 1967), случайный и регулярный. В.И.Василевич (1972) предлагает различать два подхода к анализу распределения особей в пределах ценопопуляции: анализ распределения без учета положения площадок в пространстве и анализ размещения вида с учетом положения площадок в пространстве. Пространственное распределение особей в ценопопуляции направлено на достижение оптимальной плотности.

В качестве элементов пространственной структуры рассматриваются ценопопуляционные локусы (Уранов, 1977), которые представляют собой любые участки ценопопуляций. Основной задачей при изучении группового размещения особей является выделение участков с более высокой и более низкой плотностью особей, одновременно решается вопрос о характере скопления и их анализе. Для исследования группового размещения особей вида в ценозе применяется небольшое число методов. К ним относятся: метод Грейг-Смита (1967), при котором используется зависимость между дисперсией численности и размером площадок; метод вычисления основных параметров скопления, разработанный на искусственных моделях (Cottam et al., 1957); метод итераций В.И.Василевича (1971, 1972, 1973). Для исследования пространственной структуры растений разных биоморф применим метод трансект, разработанный Л.Б.Заугольновой (1976). Метод трансект является наиболее точным, он позволяет дать количественную характеристику в пределах скопления с учетом их возрастного спектра. При этом методе осуществляется картирование особей вида с учетом их положения и возрастного состояния с дальнейшим анализом размещения в лабораторных условиях.

Одно из существенных свойств ценопопуляций - наличие особей разных морфологических групп. Анализ морфологической структуры ценопопуляций осуществляется через статистические характеристики морфологических признаков (Любарский, 1970, 1974, 1975; Любарский, Полуянова, 1974, 1975, 1983; Полуянова, 1975, 1982; Витко, Истратий, Райлян, 1982; Злюбин, 1982, 1983; Курлов, 1982; Хайретдинов, 1982; Гатцук, 1985; Баркман, 1980а,б; Farris, Schaal, 1983; Angevine, 1983). При исследовании морфологической структуры ценопопуляций достигается получение и анализ системы статистических параметров и характеристик морфологических признаков, составляющих ценопопуляцию особей. Основные принципы и методы изучения морфологической структуры ценопопуляций изложил Е.И.Любарский (1975). Варьирование морфологических показателей в пределах одной ценопопуляции рассматривается как внутривидовая неоднородность морфологической структуры. Степень неоднородности у особей одного возрастного состояния зависит от целого ряда факторов, в том числе и от степени наследственного разнообразия признаков, от неоднородности условий биотопа, от ценотических отношений с другими видами.

Широкое распространение ценопопуляционных методов в настоящее время обуславливают, в частности, актуальные проблемы охраны природы, особенно вопросы сохранения редких и исчезающих видов растений и рационального использования растительных сообществ (Заугольнова, 1977; Воронцова, Ломакина, 1982; Сикюра, Нечитайло, Погребенник, 1984; Любарский, Полуянова, 1987; Трулевич, 1983, 1984; Царик, 1984). Одним из путей сохранения многих редких

и исчезающих видов растений является создание их коллекций в ботанических садах. При этом все чаще обращается внимание, что коллекционные фонды желательнее строить на популяционной основе, это более или менее последовательно делается при разработках, связанных с реконструкциями нарушенных и созданием искусственных популяций и растительных сообществ, при организации мониторинга природных систем (Некраов, 1971, 1980; Гропзинский, 1975; Скрипчинский, 1975, 1976; Соболевская, 1975, 1984 и др.).

Изучение структуры ценопопуляций позволяет определить оптимальные условия существования растительного сообщества, онтогенез различных жизненных форм, биологические особенности конкретных видов растений, развивающихся в различных экологических условиях.

В Кольской Субарктике ботанические исследования переселенных растений с применением ценопопуляционных методов начаты Полярно-альпийским ботаническим садом в 1975 году. Значение работ по изучению структуры популяций натурализовавшихся интродуцентов повышается благодаря тому, что исследуются растительные сообщества из натурализовавшихся интродуцентов и местных видов, т.е. сообщества не свойственные этому региону. Фактический материал таких исследований является одной из обязательных основ в случаях необходимости конструирования и создания искусственных фитоценозов.

#### 4.3. Биоморфологическая и пространственная структура ценопопуляций натурализующихся интродуцентов

В 1976–1988 гг. в парковой части Полярно-альпийского ботанического сада, расположенной в лесном поясе Хибинских гор, проведен цикл специальных исследований в целях изучения роли растений-натурализантов в естественных фитоценозах, их устоячивости и экспансии.

При проведении работы были поставлены задачи:

1) изучение биологии, режима сезонного развития натурализантов в местах натурализации;

2) изучение биоморфологической структуры ценопопуляций натурализантов, морфологического разнообразия особей вида, биометрических показателей растений;

3) изучение пространственной структуры ценопопуляций натурализантов, выявление взаимного расположения разновозрастных особей, изучение характера скопления и их анализ;

4) выявление сезонной и многогодичной изменчивости основных признаков вегетативных и генеративных органов – адаптивной гибкости натурализующихся растений;

5) сравнительное изучение структуры ценопопуляций одних и тех же видов, произрастающих в различных местообитаниях.

Для решения поставленных задач мы исследовали две ценопопуляции борщевика рассеченного (*Hieracleum dissectum* Ledeb.), две популяции чемерицы Лобеля (*Veratrum lobelianum* Bernh.) и две ценопопуляции клычтонии копытнелистной (*Claytonia asarifolia* A.Gray). Как уже отмечалось, ценопопуляцией мы понимаем как любую внутривидовую интеграцию особей, входящую в состав фитоценоза независимо от ее количественного состава и ценотической значимости. Иными словами, ценопопуляция – совокупность особей данного вида растений в пределах конкретного ценоза.

На каждом участке, занимаемом ценопопуляцией, проведено геоботаническое описание (Ярошенко, 1969) и картирование контуров площади. В работе использовали морфологическую счетную единицу (Смирнова, 1976). Взяты почвен-

ные образцы и выполнен химический анализ почв по общепринятой методике (Ари-нушкина, 1970).

Изучение морфологической структуры проводилось на II5-II7 особях в каждой ценопопуляции по 8-10 морфологическим признакам, характеризующим вегетативные и генеративные особенности растений. При изучении морфологической структуры ценопопуляций использовали методику, разработанную ранее (Любарский, 1975; Уранов, 1975; Ценопопуляции растений, 1976). Для всех видов определяли высоту растений, количество листьев, воздушно-сухой вес надземной биомассы, площадь листовой поверхности. Кроме того, у борщевика рассеченного измеряли диаметр стебля у основания, воздушно-сухой вес листьев; у отдельно взятой поцвыборке генеративных особей - диаметр соцветия, количество зонтиков в центральном соцветии, длину междоузлий. У чемерицы Лобеля дополнительно измеряли длину и ширину четвертого листа снизу, глубину залегания корневища, количество корней на корневище, воздушно-сухой вес корневища. У клычтонии копительной - диаметр у основания розетки, длину и ширину листовой пластинки; для генеративных экземпляров определяли количество цветоносных побегов, высоту центрального цветоносного побега, количество цветков, высоту цветоносного побега до прицветных листьев, площадь прицветных листьев.

Отбор растений производился методом случайной выборки. На основании полученных данных произведена статистическая обработка по методике Г.Н.Зайцева (1973). При оценке коррелятивной матрицы тесноту коррелятивной связи между показателями оценивали, пользуясь пятибалльной квадратично-радикализованной шкалой (КРШ-5) Е.Л.Любарского (1974).

При изучении пространственного размещения особей в ценопопуляции мы использовали методические разработки, предложенные школой А.А.Уранова (Уранов и др., 1974; Григорьева, 1975; Заугольнова, 1976). Пространственная структура - взаимное размещение особей вида по площади, занимаемой ценопопуляцией. При этом большое значение имеет определение взаимного расположения разновозрастных особей и выделение участков с более высокой и с более низкой плотностью особей, для чего составлялись подробные карты в пределах трансект, пересекающих участки с разной плотностью. Все трансекты разбивались на площадки квадратной формы, все особи картировались, причем отмечалось их возрастное состояние. Минимальная ширина трансекты выбиралась с учетом размера фитогеогенного поля особей, которое устанавливали по наибольшей проекции надземных частей особей. При обработке материала подсчитывали число особей на площадке, строили последовательные ряды чисел. Центры скопления выделялись по максимальным точкам, провалы - по минимальным точкам. На их основе проводились границы скопления в ценопопуляции разной степени агрегированности. Для характеристики скопления определялась средняя плотность растений в скоплениях ( $M_a$ ), протяженность скопления на трансекте ( $L_a$ ), плотность растений вне скопления ( $M_1$ ), протяженность промежутка между скоплениями ( $L_1$ ), степень ограниченности скопления друг от друга  $D_m = \frac{M_a - M_1}{M_a}$ , степень отдаленности скопления  $D_l = \frac{L_1}{L_a + L_1}$ . Находили коэффициент плотности центра скопления.

При изучении пространственного размещения одновременно провели выявление возрастных состояний, которые отражают ход развития популяции во времени.

Статистическая обработка проводилась в вычислительном центре Кольского филиала АН СССР. Полученные данные обрабатывались с применением графических методов (полигоны распределения, гистограммы).

#### 4.3.1. Биоморфологическая и пространственная структура ценопопуляций борщевика рассеченного

С целью изучения устойчивости и экспансии борщевика рассеченного мы исследовали его ценопопуляцию на Алтайском географическом участке, где он был высажен в 1938 году с ценопопуляционными целями (исходный материал доставлен из естественных местобитаний Алтая в 1934 г.). Борщевик вполне натурализовался и представляет собой устойчивую популяцию в пространстве и времени, более того, можно утверждать, что в настоящее время он способен расширить свои границы за счет самосева. Так, отдельные экземпляры встречаются в удалении 30–50 и более метров от основного места произрастания.

Площадь, занимаемая ценопопуляцией<sup>\*</sup>, составляет около 150 м<sup>2</sup>. Средняя плотность – 4.85 экз./м<sup>2</sup>. Здесь присутствуют особи всех возрастных состояний, доминируют молодые и взрослые вегетативные растения. Ценопопуляция расположена на южном склоне, имеющем уклон 1:20 в сторону ручья Воркунец. Древостой первого яруса представлен елью *Picea obovata* Ledeb. и березой *Betula tortuosa* Ledeb. Он очень разрежен, имеется много "окна". Во второй ярус древостоя входит рябина *Sorbus gorodkovii* Pojark.; местами заметно присутствие ольхи колючей *Alnus kolakowskii* Orlova. В травяном покрове доминантом выступает борщевик рассеченный (soc), его содоминантами являются аборигенные виды *Stellaria nemorum* L. (cop<sub>3</sub>) и *Myosotis decumbens* Host (cop<sub>3</sub>), а также встречаются *Doronicum altaicum* Pall.\* (cop<sub>2</sub>), *Lamium album* L.\* (cop<sub>2</sub>), *Trollius europaeus* L. (sol), *Geranium sylvaticum* L. (sol), *Rubus saxatilis* L. (sol), *Viola biflora* L. (sol), *Saussurea latifolia* Ledeb.\* (sol).

Для сравнительного изучения была взята ценопопуляция, где внедрение борщевика в аборигенное растительное сообщество осуществилось сравнительно недавно, с начала 1950-х гг. Ценопопуляция занимает значительную площадь (свыше 400 кв.м) за летними теплицами, где до конца 1960-х гг. находился питомник кормовых, пищевых и декоративных растений. Расстояние между ценопопуляциями около 500 м. Здесь борщевик прекрасно растет, ежегодно цветет и плодоносит. Первоначально борщевик самосевом расселился по питомнику, затем для его закрепления на данном участке благоприятными оказались кучи складированной земли, в настоящее время эта устойчивая ценопопуляция интенсивно разрастается, средняя плотность – 19.32 экз./м<sup>2</sup>. При анализе возрастного спектра установлено, что в данной ценопопуляции при значительном преобладании виргинильных особей отсутствуют семенные экземпляры, т.е. она относится к нормальным неполноценным молодым и имеет перспективу дальнейшего разрастания и доминирования. Микрорельеф ровный, участок расположен в березняке черничном с елью, под пологом леса. Кроме борщевика рассеченного и его гибридов с другими видами борщевиков здесь отмечены следующие травянистые многолетники: *Geranium sylvaticum* L. (cop<sub>1</sub>), *Stellaria nemorum* L. (cop<sub>2</sub>), *Chamerion angustifolium* (L.) Holub (sp), *Gymnocarpium dryopteris* (L.) Newm. (sp), *Trollius europaeus* L. (sol), *Solidago lapponica* With. (sol), *Rubus saxatilis* L. (sol), *Cirsium heterophyllum* (L.) Hill (sol). На границе леса и питомника на земляных отвалах борщевик произрастает совместно с такими видами, как *Ranunculus repens* L. (cop<sub>2</sub>), *Stellaria nemorum* L. (cop<sub>2</sub>), *Aegopodium podagraria* L.\* (cop<sub>2</sub>), *Polemonium caeruleum* L.s.str.\* (cop<sub>1</sub>), *Aquilegia glandulosa* Fisch.\* (sp), *Polygonum weyrichii* F. Schmidt\* (sp), *Delphinium elatum* L.\* (sp), *Tussilago farfara* L. (sp), *Frimula pallasii*

\*Здесь и далее звездочкой отмечены натурализующиеся интродуценты.

Lehm.\* (sp) и др. Из них *Polemonium caeruleum*, *Aquilegia glandulosa*, *Polygonum weyrichii*, *Delphinium elatum*, *Primula pallasii* - натурализанты, которые по классификации Г.Н.Андреева (1983а) относятся ко второй степени жизнеспособности натурализующихся интродуцентов, это плантационная натурализация в посадках, оставленных без ухода. На обоих участках взяты образцы почв. Для почв, формирующихся под ценопопуляциями борщевика рассеченного, характерна морфология корнеобитаемого слоя, подразделяющегося на три горизонта:

1) верхний горизонт, индексированный как  $A_1$ , представляет собой органо-минеральный слой, сформировавшийся в результате смыва почв повышенных местонахождений в период весеннего таяния снега и паводка (первая ценопопуляция расположена в понижении) или в результате смыва плодородной почвы с питомника под пологом аборигенного березово-елового леса (вторая ценопопуляция). Мощность его в среднем составляет 4 см, но местами может достигать 12 см. Горизонт имеет структуру, что не свойственно для целинных почв аборигенного фитоценоза;

2) переход в следующий горизонт, индексированный как  $A_2$ , резкий. Это бывший подзолистый горизонт почв, имеющий темно-серую окраску и легкий механический состав (песок), окраска обусловлена вымытой органикой. Мощность этого горизонта в среднем 7 см, переход в следующий горизонт резкий;

3) нижележащий горизонт индексируется как В. Это верхняя часть иллювиального горизонта. Цвет его охристо-коричневый. Механический состав - песок.

В целом, мощность корнеобитаемого слоя под борщевиком не превышает 20-25 см. Обычно его слагают все три указанные горизонта, однако большинство мелких осушительных корней борщевика рассеченного находится в горизонте  $A_1$  и в верхней части  $A_2$ .

На основе анализа почв выявлено, что наибольшее влияние на развитие борщевика оказывает кислотность почвы. По-видимому, наиболее оптимальной для ценопопуляций этого растения является реакция среды в пределах  $pH=4,5-5,0$ . При более низких показателях борщевик развивается хуже.

Для изучения биоморфологической структуры ценопопуляций борщевика рассеченного были взяты выборки взрослых вегетативных растений на обоих участках. В процессе сбора материала провели измерение ряда морфологических признаков у каждой особи. В табл.5 представлены материалы первичной статистической обработки выборок - для обеих ценопопуляций характерны значительные колебания абсолютных величин морфологических показателей и относительно высокие коэффициенты варьирования. В пределах  $lim_x$  среднее всегда сдвинуто в сторону меньшего значения. Наиболее стабильными признаками для обеих ценопопуляций являются: количество листьев, длина и ширина листа. Значительно отличаются ценопопуляции показателями, характеризующими вегетативную продуктивность: высоту растения, воздушно-сухой вес листьев и площадь листовой поверхности. Ценопопуляция второго участка представлена более мощными и более жизнеспособными особями.

В отдельно взятых выборках генеративных особей в этих ценопопуляциях также отмечается большое колебание абсолютных величин, высокий коэффициент варьирования для признаков, характеризующих вегетативную продуктивность (количество листьев, площадь листовой поверхности) при более умеренной вариабельности показателей, характеризующих генеративную возможность особей (табл.6). Низкий уровень изменчивости отмечен у показателей: диаметр цветоносного побега у основания, диаметр центрального соцветия и высота цветоносного побега. Возможно, эти более стабильные признаки можно отнести к диагностически важным в таксономическом отношении, но этот тезис требует дополнительной проверки.

Таблица 5

Биоморфологические показатели борщевика рассеченного  
в ценопопуляциях

| Показатели                                       | % пробной<br>площадки | n  | lim <sub>x</sub> | M     | +m   | V   |
|--------------------------------------------------|-----------------------|----|------------------|-------|------|-----|
| Площадь листовой поверхности,<br>см <sup>2</sup> | I                     | 34 | 6.7-102.1        | 16.1  | 3.3  | 121 |
|                                                  | 2                     | 40 | 7.4-158          | 40.5  | 5.9  | 92  |
| Воздушно-сухой вес листьев, г                    | I                     | 34 | 1.3-20.3         | 7.5   | 1.2  | 91  |
|                                                  | 2                     | 40 | 2.2-88.5         | 23.4  | 3.3  | 89  |
| Воздушно-сухой вес надземной<br>биомассы, г      | I                     | 34 | 2.2-98.9         | 18.7  | 3.4  | 105 |
|                                                  | 2                     | 40 | 4.9-421.7        | 57.7  | 11.2 | 122 |
| Количество листьев                               | I                     | 34 | 1-6              | 2.7   | 0.3  | 71  |
|                                                  | 2                     | 40 | 2-5              | 3.0   | -    | 29  |
| Длина листа, см                                  | I                     | 34 | 19.6-61          | 39.7  | 1.7  | 25  |
|                                                  | 2                     | 40 | 18.5-72.7        | 43.0  | 2.6  | 39  |
| Ширина листа, см                                 | I                     | 34 | 18.5-62.5        | 42.9  | 1.8  | 25  |
|                                                  | 2                     | 40 | 21-110           | 49.9  | 3.2  | 40  |
| Высота растений, см                              | I                     | 34 | 86-156           | 115.6 | 3.5  | 18  |
|                                                  | 2                     | 40 | 80-210           | 128.0 | 5.1  | 25  |
| Диаметр стебля у основания, см                   | I                     | 34 | 1.0-4.0          | 2.4   | 0.2  | 37  |
|                                                  | 2                     | 40 | 1.5-8.0          | 3.8   | 0.3  | 42  |

ПРИМЕЧАНИЕ. n - число выборок, lim - пределы колебаний выборочных величин,  
M - среднее арифметическое, +m - средняя ошибка, V - коэффициент варь-  
ирования.

Таблица 6

Биоморфологические признаки генеративных особей борщевика  
рассеченного в разных ценопопуляциях

| Показатели                                           | % пробной<br>площадки | n  | lim <sub>x</sub> | M     | +m   | V  |
|------------------------------------------------------|-----------------------|----|------------------|-------|------|----|
| Количество зонтиков в центральном<br>соцветии        | I                     | 19 | 22-48            | 37    | 1.5  | 20 |
|                                                      | 2                     | 12 | 49-129           | 84    | 8.2  | 34 |
| Диаметр центрального соцветия, см                    | I                     | 19 | 15-30            | 24    | 1.0  | 21 |
|                                                      | 2                     | 12 | 25-56            | 38    | 3.1  | 27 |
| Количество боковых зонтиков на<br>центральной побега | I                     | 19 | 0-5              | 3     | 0.5  | 35 |
|                                                      | 2                     | 12 | 0-8              | 6     | 0.5  | 40 |
| Высота цветоносного побега, см                       | I                     | 19 | 145-240          | 186   | 6.1  | 14 |
|                                                      | 2                     | 12 | 173-300          | 250   | 11.7 | 16 |
| Диаметр цветоносного побега у основа-<br>ния, см     | I                     | 19 | 2-3              | 2.5   | 0.5  | 15 |
|                                                      | 2                     | 12 | 2-9              | 6.3   | 0.7  | 37 |
| Длина цветоносного побега без<br>зонтика, см         | I                     | 19 | 113-177          | 144.9 | 4.3  | 13 |
|                                                      | 2                     | 12 | 135-248          | 187   | 10.2 | 19 |
| Количество листьев                                   | I                     | 19 | 2-11             | 5     | 0.5  | 57 |
|                                                      | 2                     | 12 | 5-29             | 16    | 2.6  | 61 |
| Площадь листовой поверхности, см <sup>2</sup>        | I                     | 19 | 6.27-45.23       | 22.5  | 3.6  | 69 |
|                                                      | 2                     | 12 | 75.4-301.1       | 184.9 | 27.6 | 52 |

ПРИМЕЧАНИЕ. Обозначения те же, что в табл. 5.

Таблица 7

Матрица связей между биморфологическими показателями  
борщевика расеченного

| Показатели                                    | Ценопопуля-<br>ция | 1    | 2    | 3    | 4    | 5    | 6 |
|-----------------------------------------------|--------------------|------|------|------|------|------|---|
| Площадь листовая поверхности, см <sup>2</sup> | 1                  |      | 2    | 5    | 1    | 2    | 1 |
|                                               | 2                  |      | 5    | 3    | 2    | 2    | 4 |
| Воздушно-сухой вес листьев, г                 | 1                  | 0.57 |      | 2    | 1    | 2    | 2 |
|                                               | 2                  | 0.97 |      | 3    | 2    | 2    | 4 |
| Воздушно-сухой вес надземной биомассы, г      | 1                  | 0.92 | 0.56 |      | 1    | 2    | 1 |
|                                               | 2                  | 0.68 | 0.70 |      | 2    | 3    | 3 |
| Количество листьев                            | 1                  | 0.27 | 0.40 | 0.36 |      | 1    | 1 |
|                                               | 2                  | 0.61 | 0.60 | 0.46 |      | 2    | 2 |
| Высота растения, см                           | 1                  | 0.46 | 0.52 | 0.57 | 0.16 |      | 4 |
|                                               | 2                  | 0.56 | 0.60 | 0.71 | 0.55 |      | 3 |
| Диаметр стебля у основания, см                | 1                  | 0.25 | 0.50 | 0.37 | 0.25 | 0.77 |   |
|                                               | 2                  | 0.87 | 0.87 | 0.78 | 0.58 | 0.73 |   |

Таблица 8

Матрица связей между биморфологическими показателями  
борщевика расеченного подвыборки генеративных особей

| Показатели                                                    | Ценопопуля-<br>ция | 1    | 2    | 3    | 4    | 5    | 6    | 7    | 8 |
|---------------------------------------------------------------|--------------------|------|------|------|------|------|------|------|---|
| Количество зонтиков в центральном соцветии                    | 1                  |      | 1    | 1    | 1    | 1    | 0    | 1    | 1 |
|                                                               | 2                  |      | 1    | 1    | 2    | 1    | 1    | 1    | 1 |
| Диаметр центрального соцветия, см                             | 1                  | 0.25 |      | 1    | 1    | 1    | 0    | 1    | 1 |
|                                                               | 2                  | 0.34 |      | 1    | 1    | 1    | 1    | 2    | 2 |
| Количество боковых зонтиков на центральном цветоносном побеге | 1                  | 0.29 | 0.41 |      | 1    | 1    | 0    | 1    | 2 |
|                                                               | 2                  | 0.40 | 0.07 |      | 1    | 1    | 1    | 2    | 1 |
| Высота цветоносного побега, см                                | 1                  | 0.17 | 0.27 | 0.47 |      | 2    | 2    | 1    | 2 |
|                                                               | 2                  | 0.56 | 0.41 | 0.25 |      | 2    | 3    | 1    | 1 |
| Диаметр стебля у основания, см                                | 1                  | 0.42 | 0.15 | 0.42 | 0.54 |      | 1    | 1    | 3 |
|                                                               | 2                  | 0.32 | 0.13 | 0.21 | 0.66 |      | 2    | 1    | 1 |
| Длина цветоносного побега, см                                 | 1                  | 0.08 | 0.23 | 0.02 | 0.61 | 0.13 |      | 1    | 1 |
|                                                               | 2                  | 0.35 | 0.11 | 0.07 | 0.74 | 0.54 |      | 1    | 1 |
| Количество листьев                                            | 1                  | 0.09 | 0.19 | 0.37 | 0.28 | 0.32 | 0.12 |      | 3 |
|                                                               | 2                  | 0.35 | 0.46 | 0.46 | 0.31 | 0.03 | 0.13 |      | 3 |
| Площадь листовой поверхности, см                              | 1                  | 0.45 | 0.44 | 0.53 | 0.48 | 0.64 | 0.17 | 0.64 |   |
|                                                               | 2                  | 0.45 | 0.54 | 0.44 | 0.60 | 0.29 | 0.39 | 0.70 |   |

В табл. 7, 8 представлена характеристика связей между признаками в виде матрицы коэффициента линейной корреляции соответствующих им баллов по пятибалльной квадратично-радикализованной шкале (КРШ-5) Е. Л. Любарского (1974), где:  $r=0-0.45$  связь очень слабая (балл 1),  $r=0.45-0.63$  связь слабая (балл 2),  $r=0.63-0.77$  связь средняя (балл 3),  $r=0.77-0.89$  связь тесная (балл 4),  $r=0.89-1$  связь очень тесная (балл 5). Из табл. 7, 8 видно, что для различных показателей характерна в разной степени высокая положительная корреляционная зависимость, имеет место тесная положительная связь между признаками: диаметр цветоносного побега у основания и высота цветоносного побега,

площадь листовой поверхности, воздушно-сухой вес листьев и воздушно-сухой вес надземной биомассы; средняя связь между признаками: количество листьев, площадь листовой поверхности и воздушно-сухой вес листьев, количество листьев и высота растений. Зависимость между всеми генеративными признаками очень слабая и слабая – соответствует одному или двум баллам; связь генеративной функции особей с другими морфологическими показателями в обеих ценопопуляциях отсутствует или не доказана.

Для большинства биоморфологических показателей подборки вегетативных особей коэффициент корреляции имеет большое значение во второй ценопопуляции, что указывает на достоверность тесных связей между признаками растений этой ценопопуляции. Большую тесноту связей между признаками второй ценопопуляции мы объясняем следующими причинами: площадь, занимаемая второй ценопопуляцией, больше площади первой ценопопуляции ( $400 \text{ м}^2$  и  $150 \text{ м}^2$ ), плотность также выше во второй ценопопуляции –  $19.32 \text{ экз./м}^2$  против  $4.85 \text{ экз./м}^2$  – первой. Вероятно, эти причины позволяют более объективно выделять особи одного возраста и схожей морфологической структуры, что повышает тесноту связей.

Таким образом, при изучении биоморфологической структуры ценопопуляций борщевика рассеченного наблюдается сильное варьирование морфологических показателей. Биологические показатели вида зависят от типа ценопопуляций и от условий их произрастания – в более благоприятных условиях (участок с наносной почвой с мест складирования земли) больший размах варьирования признаков, более высокие коэффициенты корреляции между признаками. Уменьшение корреляционных связей между признаками свидетельствует об ослаблении функциональных связей и зависимости между показателями растений. Отмечена слабая и очень слабая связь между всеми генеративными признаками, для этих признаков характерны также малые коэффициенты варьирования – данные особенности указывают на малую пластичность генеративных органов.

Для изучения пространственного размещения борщевика рассеченного взяты трансекты длиной 50 м, шириной 2 м. Трансекты шириной 2 м разбивали на более узкие I м и 0.5 м. На изученных участках ценопопуляций установлены три порядка скопления, соответствующие трем уровням агрегированности (Заугольнова, 1976). Первый порядок скопления просматривается на трансектах шириной 0.5 м, второй – на трансектах шириной I м, третий – 2 м (рис. I, 2).

Количественная характеристика скопления в пределах ценопопуляций представлена в табл. 9. Из ее данных видно, что одновременно с укрупнением скопления происходит снижение их плотности, т.е. в пределах скопления порядка III можно выделить более плотные центры (скопления порядка I). Скопления порядка I более резко ограничены друг от друга по плотности ( $M=6$  в первой ценопопуляции и  $7.6$  – во второй), скопления порядка II – меньше ( $2.75$  и  $6.07$ ), порядка III – еще ниже ( $1.91$  и  $4.99$ ), т.е. по мере увеличения скопления происходит их слияние друг с другом. При слиянии нескольких скопления более мелкого порядка в более крупное скопление в общую плотность входят участки с разреженной плотностью ( $Li$ ) – полицентрический тип скопления. Плотность является наиболее существенной характеристикой скопления. При увеличении уровня агрегированности происходит снижение плотности скопления, в первой ценопопуляции это снижение проявляется заметнее. Значение плотности растений в промежутках между скоплениями выше для уровня I агрегированности.

Ценопопуляции отличаются по степени ограниченности скопления. Для ценопопуляций Алтайского участка характерно уменьшение степени ограниченности с увеличением уровня агрегированности. Во второй ценопопуляции наблюдается прямо пропорциональная зависимость: с увеличением уровня агрегированности уве-



Рис.1. Ряды численности особей борщевика рассеченного на площадках, составляющих трансекту ценопопуляции Алтайского участка:

по оси абсцисс – порядок расположения площадок определенного размера в трансекте; по оси ординат – число особей на одну площадку; 1-3 – скопления разного порядка, выделяющиеся на площадках размером соответственно 0,25, 1 и 4 м<sup>2</sup>; La – протяженность скоплений; Li – протяженность промежутка между скоплениями

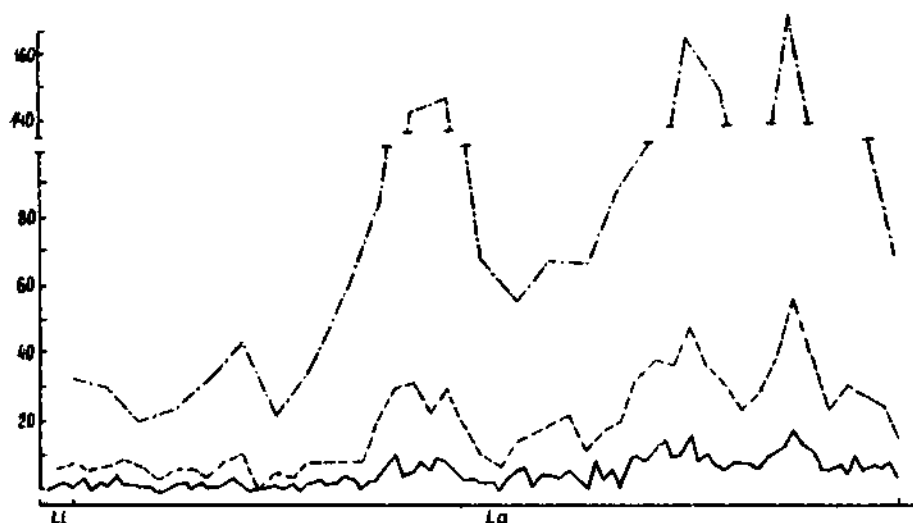


Рис.2. Ряды численности особей борщевика рассеченного на площадках, составляющих трансекту второй ценопопуляции. Условные обозначения см.рис.1

личивается степень ограниченности скоплений – наиболее четко ограничены скопления уровня III (рис.2). Степень разобщенности в обеих ценопопуляциях меняется в зависимости от уровня агрегированности и достигает максимума у скоплений уровня I, минимума – уровня III. Это объясняется так: чем меньше размеры скоплений (меньше протяженность и площадь), тем больше расстояние между ними (в относительных величинах). Скопления всех трех уровней – слабоцентрированные.

Коэффициент плотности центра (отношение средней плотности порядка I к плотности скоплений порядка III) Алтайского участка равен 3.14, а во второй ценопопуляции – 1.52, т.е. для первой ценопопуляции характерно четкое групповое размещение особей, во второй ценопопуляции размещение растений более диффузное.

При изучении возрастных спектров скоплений в ценопопуляциях борщевика рассеченного выделили упрощенно четыре возрастные группы растений: 1) проростки + молодые вегетативные, 2) взрослые вегетативные, 3) генеративные,

Параметры размещения борщевика рассеченного в разных местообитаниях

| Ценопопуляция | Порядок скопления | Признаки  |           |           |      |      |
|---------------|-------------------|-----------|-----------|-----------|------|------|
|               |                   | La        | Ma        | M1        | Dm   | D1   |
| I             | I                 | 0.8       | 6±0       | 1.36±0.31 | 0.77 | 0.96 |
|               | II                | 1.5       | 2.75      | 1.27±0.28 | 0.64 | 0.94 |
|               | III               | 6.9±3.9   | 1.91±0.14 | 1.58±0.53 | 0.17 | 0.60 |
| 2             | I                 | 2.86±1.65 | 7.60±0.46 | 3.57±0.41 | 0.53 | 0.56 |
|               | II                | 5.02±1.28 | 6.07±0.6  | 1.86±0.27 | 0.69 | 0.66 |
|               | III               | 50        | 4.99      | 0         | I    | 0    |

ПРИМЕЧАНИЕ. La – протяженность скоплений на трансекте, Ma – средняя плотность растений в скоплениях, M1 – плотность растений вне скоплений, Dm – степень ограниченности скоплений друг от друга, D1 – степень отдаленности скоплений.

4) отарме. Проведенные исследования возрастных спектров скоплений показали, что скопления являются разнообразными по возрастным группам. Пути развития каждого скопления оказались индивидуальными, что связано с разным ритмом развития и скоростью отмирания скоплений.

Так, в скоплениях уровня I наблюдается два максимума в возрастных спектрах. Один из максимумов состоит преимущественно из проростков и молодых вегетативных растений (первая ценопопуляция). Другой максимум представляет собой те возрастные группы, которые в целом преобладают в обеих ценопопуляциях (взрослые вегетативные особи). Для скоплений уровня I агрегирования характерно то, что они являются неполночленными. Как правило, в них отсутствуют те или иные возрастные группы (табл.10).

Также неполночленными являются скопления порядка II. В них отсутствуют генеративные особи. Спектры скоплений порядка III отличаются полночленностью и могут служить основой в дальнейших исследованиях пространственного размещения и возрастных спектров ценопопуляций борщевика рассеченного, а также временной динамики ценопопуляций (ширина трансекты 2 м). В пределах исследованных трансект ценопопуляций удалось выделить на первом участке три скопления уровня III агрегированности, на втором – одно скопление.

В целом, для ценопопуляций борщевика рассеченного характерно агрегированное размещение. Для каждого скопления свойственна определенная возрастная структура, плотность особей, динамика процессов развития. Групповое распределение особей в ценопопуляциях зависит как от условий биотопа, от способности приживания других видов внутри скоплений, так и от особенностей размножения вида.

Сравнивая исследуемые ценопопуляции борщевика рассеченного можно объяснить их различия неоднородностью биотопа. Вследствие большой численности второй ценопопуляции, растения образуют компактные группы, которые как бы сливаются друг с другом. Границы таких многочисленных скоплений трудно различимы. Однако сама численность не оказывает заметного влияния на возрастную структуру популяций.

Изучение биоморфологической и пространственной структуры ценопопуляций борщевика рассеченного раскрывает одну из причин его успешной натурализации. Морфологическое разнообразие особей указывает на экологическую пластичность и адаптивные модификации данного вида, в результате чего повышается конкурентоспособность борщевика. Морфологическая неоднородность и агрегирован-

Возрастные спектры скоплений разных порядков  
борщевика рассеченного

| Ценопопуляция | Порядок<br>скоплений,<br>их номера | Возрастные группы |      |      |      |
|---------------|------------------------------------|-------------------|------|------|------|
|               |                                    | j+1m              | V    | q    | з    |
| 1             | I                                  | I                 | 100  | -    | -    |
|               |                                    | 2                 | 83.3 | 16.7 | -    |
|               | II                                 | I                 | 63.6 | 27.3 | -    |
|               |                                    | 2                 | 42.3 | 38.5 | 9.1  |
|               | III                                | I                 | 41.2 | 39.9 | 0.9  |
|               |                                    | 2                 | 28.8 | 31.8 | 1.5  |
|               |                                    |                   |      |      | 37.9 |
|               |                                    |                   |      |      |      |
| 2             | I                                  | I                 | -    | 100  | -    |
|               |                                    | 2                 | -    | 100  | -    |
|               |                                    | 3                 | 33   | 67   | -    |
|               |                                    | 4                 | -    | 100  | -    |
|               |                                    | 5                 | -    | 100  | -    |
|               |                                    | 6                 | -    | 100  | -    |
|               |                                    | 7                 | 7.4  | 85   | 1.3  |
|               |                                    | 8                 | -    | 100  | -    |
|               |                                    | 9                 | -    | 100  | -    |
|               |                                    | 10                | -    | -    | 100  |
|               | II                                 |                   | 42.9 | -    | 57.1 |
|               |                                    |                   |      |      |      |
|               | II                                 | I                 | 25.4 | 74.6 | -    |
|               |                                    | 2                 | 2.4  | 89.4 | 6.3  |
|               | III                                |                   | 19.8 | 75   | 1.3  |
|               |                                    |                   |      |      | 3.9  |

ПРИМЕЧАНИЕ. j+1m - проростки и молодые вегетативные; V - взрослые вегетативные; q - генеративные, з - семенные.

ность пространственной структуры ценопопуляций борщевика рассеченного наряду с такими биологическими особенностями, как полное прохождение сезонного цикла развития, наличие самосева, крупномерность, особенности вегетации (раннее весеннее отрастание), объясняют причины столь успешной натурализации и экспансии вида в условиях Хибинских гор и других районов Кольского Севера.

#### 4.3.2. Морфологическая и пространственная неоднородность структуры ценопопуляций чемерицы Лобеля

С целью изучения специфики популяционной структуры и роли чемерицы Лобеля в естественных фитоценозах на двух участках парковой части Сада были исследованы две ценопопуляции этого растения. Исходным материалом для интродукционного испытания данного вида послужили растения, доставленные в 1936 г. с Саянских гор.

Для статистической обработки взяли растения, которые, по М.П.Бахматовой (1974), относятся к взрослым виргинильным. Модельные образцы взрослых вегетативных экземпляров отбирали в начале августа, когда растения уже заканчивали свой активный рост и достигли максимального развития.

Первый участок. Ценопопуляция входит в состав фитоценоза Алтайского географического участка, расположена на третьей озерной террасе, высота которой 340-350 м над уровнем моря (Медведев, 1955) и уклон 3:1 в направлении

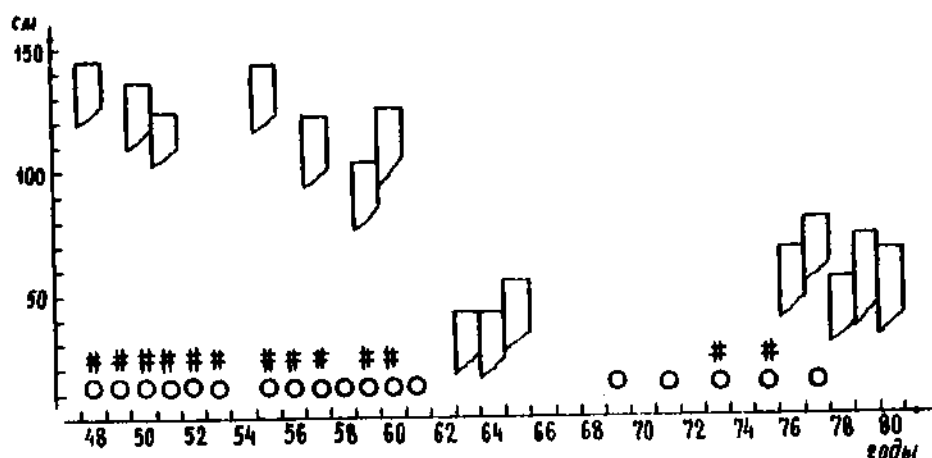
с востока на запад. Она занимает площадь около  $120 \text{ м}^2$  в ельнике редкостойном травянистом. В первом ярусе преобладают отмечены ель, береза, во втором - много рябины. Популяция расположена в "окне" свободном от древесного яруса, получая некоторое притенение от близстоящих рябин. Соответственно с чемерицей произрастают растения: *Saussurea latifolia* Ledeb.\* - сор<sub>3</sub>, *Stellaria nemorum* L. - сор<sub>2</sub>, *Myosotis decumbens* Host - сор, *Geranium sylvaticum* L. - сор<sub>1</sub>, *Gymnocarpium dryopteris* (L.) Newm. - ар., *Polemonium caeruleum* L.s.str.\* - ар, *Polygonum bistorta* L.\* - ар, *Trollius asiaticus* L.\* - ар, *Heracleum dissectum* Ledeb.\* - ар, *Chamerion angustifolium* (L.) Holub - ар, *Erythronium sibiricum* (Fisch. et Mey.) Kryl. - сол, *Rubus saxatilis* L. - сол, *Milium effusum* L. - сол, *Ranunculus pulchellus* C.A.Mey.\* - сол, *Viola biflora* L. - сол, *Vaccinium myrtillus* L. - сол. Из них *Polygonum bistorta*, *Trollius asiaticus*, *Ranunculus pulchellus*, *Saussurea latifolia*, *Heracleum dissectum* и *Erythronium sibiricum* - интродуценты алтайского происхождения.

В 1936-1938 гг. на этой площади была высажена небольшая группа взрослых растений чемерицы Лобеля с демонстрационной целью. В настоящее время ее отдельные экземпляры встречаются на значительном удалении друг от друга. Данная ценопопуляция относится к нормальным, полносоставным. Встречаются особи всех возрастных состояний при доминировании взрослых вегетативных и генеративных (65.5%). Плотность -  $5.98 \text{ экз./м}^2$ . В результате обследования площади, занимаемой ценопопуляцией, выявлено много скоплений, состоящих из 10-50 проростков, произрастающих вблизи материнского растения. Групповое прорастание семян объясняется их высокой всхожестью и сравнительно невысокой способностью к рассеиванию.

Центральная часть этой ценопопуляции имеет некоторые черты сходства с растениями образца, произрастающего на коллекционном питомнике. Высаженные там в 1936 г. взрослые экземпляры чемерицы первые годы регулярно цвели и плодоносили. С 1977 г. растения не цветут. Доказательством старения является изменение максимальной высоты растений в период вегетационного сезона в течение ряда лет (рис.3). В отличие от образца, произрастающего на коллекционном питомнике, ценопопуляция первого участка имеет перспективу дальнейшего развития, значительно обогатилась за счет самосева; произошло ее омоложение и увеличение занимаемой площади.

Другой участок расположен на второй озерной террасе, высота над уровнем моря 330 м (Медведев, 1955). На этом участке березово-олевого разнотравья чемерица поселилась самосевом в начале 60-х гг. Причиной активной натурализации послужили благоприятные условия 1959-1961 гг., в эти годы у многих интродуцентов отмечалось созревание семян, а у борщевика и чемерицы появился массовый самосев в парковой части Сада. Микрорельеф относительно ровный. В течение вегетационного сезона участок длительное время остается переувлажненным, на развитие растительности определенное влияние оказывают наносные земли со склона. Ценопопуляция находится под плотным пологом древесного яруса в постоянном затенении. В состав фитоценоза входят ель, береза, в подлеске встречаются рябина Горюхова и черемуха Шюбелера [*Radus schuebeleri* (Orlova) Szer.]. В сложении травяного покрова участвуют следующие виды: из местных - *Geranium sylvaticum* L. - сор<sub>1</sub>, *Trollius europaeus* L. - сор<sub>1</sub>, *Stellaria nemorum* L. - сор<sub>1</sub>, *Chamerion angustifolium* (L.) Holub - ар, *Cirsium heterophyllum* (L.) Hill. - ар, *Vaccinium myrtillus* L. - ар, *Solidago lapponica* With. - ар; из натурализовавшихся - *Veratrum lobelianum* Benth. - soc, *Trollius asiaticus* L. - сор<sub>1</sub>, *Delphinium elatum* L. - сор, *Heracleum dissectum* Ledeb. - ар, *Allium victorialis* L. - ар,

*Claytonia asarifolia* A.Gray - sp; фоновыми видами являются крупнотравные интродуценты. Ценопопуляция чемерицы Лобеля на втором участке так же, как и на первом, относится к нормальным, полносоставным. Доминируют взрослые вегетативные и генеративные растения. Плотность - 9,81 экз./м<sup>2</sup>.



□ □ - 1    ○ ○ - 2    # # # - 3

Рис.3. Характеристика роста и развития чемерицы Лобеля в разные годы на коллекционном питомнике:

1 - высота растений; 2 - цветение; 3 - плодоношение

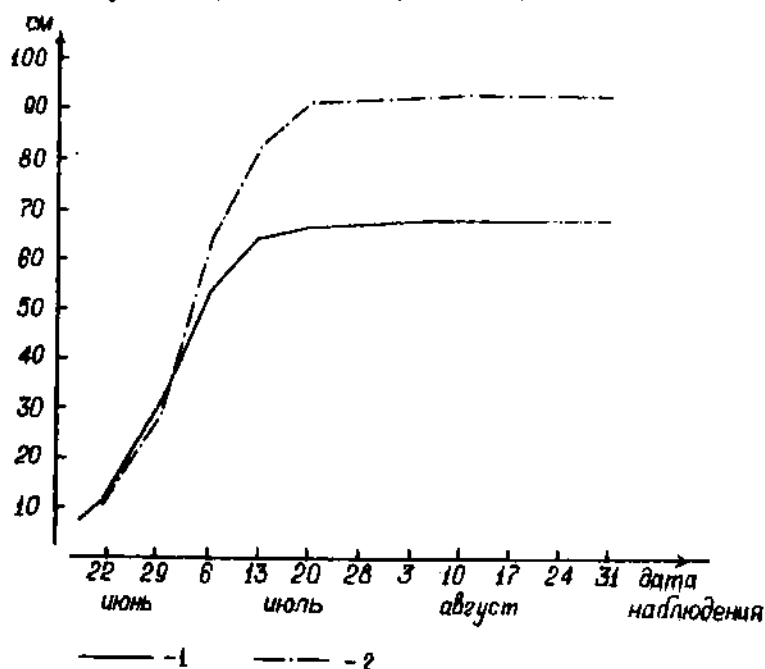


Рис.4. Изменение интенсивности роста чемерицы Лобеля различных местобитаний. (данные 1982 г.):

прямая линия - первая ценопопуляция; прерывистая - вторая ценопопуляция

Корнеобитаемый слой почвы под ценопопуляциями чемерицы Лобеля так же, как и под ценопопуляциями борщевика расооченного, подразделяется на три горизонта. Мощность верхнего горизонта, индексированного как  $A_1$ , в среднем составляет 4 см.  $A_1$  представляет собой органоминеральный слой. Горизонт остроструктурный. Переход в следующий горизонт резкий. Нижележащий горизонт, индексированный как  $A_2$ , имеет серую окраску и легкий механический состав (песок). Мощность его в среднем равна 7 см, местами достигает 12 см. Переход в следующий горизонт, индексированный как В, резкий. Он является верхней частью иллювиального горизонта, цвет охристо-коричневый или коричневый. Механический состав — песок. В целом, средняя мощность корнеобитаемого слоя под ценопопуляциями чемерицы Лобеля составляет 20 см, и его слагают все три горизонта.

Условия местообитаний этих ценопопуляций различны, что сказывается на росте и развитии растений. Первый участок освобождался из-под снега на 5-7 дней раньше по сравнению со вторым, и, соответственно, на нем отмечено более раннее отрастание растений. Растения первого участка раньше на 12-15 дней заканчивают интенсивный весенний рост и достигают максимальной высоты. Средняя высота модельного образца чемерицы на первом участке меньше, чем на втором (рис.4), что объясняется более оптимальными условиями почвенного питания и увлажнения второй ценопопуляции.

При выделении возрастных состояний и групп чемерицы Лобеля ведущими признаками являются: площадь ассимилирующей поверхности листьев особи, форма, размер, консистенция корневища с учетом глубины его залегания в почве и количество живых корней на корневище (Бахматова, 1974). Поэтому на обоих участках были тщательно выкопаны растения с сохранением корневища и корней, определена глубина залегания корневища.

Результаты исследования выборки одновозрастных групп чемерицы наглядно отражены в табл. II. Почти для всех биоморфологических показателей характерны очень большие колебания их абсолютных величин и большой коэффициент варьирования. Для большинства биоморфологических показателей  $lim_x$  среднее сдвинуто в сторону меньшего значения, распределение количественных характеристик морфологических показателей в основном левомодальное или приближается к нормальному типу. Морфологическое разнообразие особей вида говорит об адаптивной модификации чемерицы в условиях конкретного фитоценоза.

В табл. 12 представлены коэффициенты корреляции между исследуемыми морфологическими признаками чемерицы Лобеля в виде матрицы коэффициента прямой линейной корреляции соответствующих им баллов по шкале КРШ-5 Е.М. Любарского (1974). Из табл. 12 видно, что для обеих ценопопуляций характерно преобладание положительных достоверных связей, в ряде случаев очень высоких. Отмечена тесная положительная связь между признаками, характеризующими надземную структуру растения: площадь листовой поверхности, воздушно-сухой вес надземной биомассы, высоту растения и количество листьев — также отмечена тесная корреляционная связь между вышеуказанными признаками и количеством корней на корневище. Зависимость между остальными признаками, характеризующими подземную структуру модельного образца чемерицы, очень слабая, по-видимому, это можно объяснить необычными благоприятными условиями местообитания, вследствие чего усиливается размах варьирования признаков, характеризующих подземную структуру растения. Для первой ценопопуляции отмечена более тесная связь между признаками, характеризующими вегетативную продуктивность растения, по сравнению со второй ценопопуляцией.

Для снятия количественных характеристик ценопопуляций большое значение имеет синхронность, одновременность исполнения задания. Результаты сравни-

Таблица II

Бисморфлогические показатели чемерицы Лобеля  
разных местобитаний

| Показатели                                   | Цено-<br>популя-<br>ция | n             | $\lim_x$ | M      | +m    | V      |
|----------------------------------------------|-------------------------|---------------|----------|--------|-------|--------|
| Глубина залегания корневища, см              | 1                       | 40 4-9        |          | 6.35   | 0.16  | 15.59  |
|                                              | 2                       | 38 4-8        |          | 6.32   | 0.13  | 12.50  |
| Длина корневища, см                          | 1                       | 40 0.5-7      |          | 2.93   | 0.23  | 49.82  |
|                                              | 2                       | 38 1-8        |          | 3.83   | 0.33  | 54.04  |
| Количество живых корней<br>на корневище      | 1                       | 40 41-189     |          | 84.00  | 5.43  | 40.74  |
|                                              | 2                       | 38 37-182     |          | 80.80  | 5.61  | 43.07  |
| Воздушно-сухой вес корневища, г              | 1                       | 40 0.5-23.5   |          | 6.94   | 0.84  | 76.22  |
|                                              | 2                       | 38 0.6-32.8   |          | 9.50   | 1.79  | 116.52 |
| Воздушно-сухой вес надземной<br>биомассы, г  | 1                       | 40 0.43-20.67 |          | 4.56   | 1.00  | 138.59 |
|                                              | 2                       | 38 0.80-25.64 |          | 8.90   | 0.98  | 68.87  |
| Количество листьев                           | 1                       | 40 4-5        |          | 9.10   | 0.44  | 30.77  |
|                                              | 2                       | 38 5-14       |          | 9.70   | 0.39  | 25.36  |
| Площадь поверхности листьев, см <sup>2</sup> | 1                       | 40 281-3177   | 1280.80  | 125.80 | 61.95 |        |
|                                              | 2                       | 38 200-4420   | 1709.90  | 176.97 | 64.17 |        |
| Высота растений, см                          | 1                       | 40 40-115     |          | 79.75  | 2.86  | 22.57  |
|                                              | 2                       | 38 48-153     |          | 72.23  | 3.73  | 31.98  |

ПРИМЕЧАНИЕ. Обозначения те же, что в табл.5.

Таблица I2

Матрица связей между бисморфологическими показателями  
чемерицы Лобеля

| Показатели                                        | Ценопо-<br>пуляция | 1    | 2    | 3    | 4    | 5    | 6    | 7    | 8 |
|---------------------------------------------------|--------------------|------|------|------|------|------|------|------|---|
| Площадь поверхности листь-<br>ев, см <sup>2</sup> | 1                  |      | 4    | 5    | 4    | 5    | 1    | 4    | 1 |
|                                                   | 2                  |      | 3    | 4    | 4    | 1    | 4    | 4    | 1 |
| Воздушно-сухой вес нац-<br>земной биомассы, г     | 1                  | 0.88 |      | 4    | 3    | 1    | 1    | 3    | 1 |
|                                                   | 2                  | 0.75 |      | 1    | 1    | 1    | 1    | 1    | 1 |
| Высота растения, см                               | 1                  | 0.89 | 0.87 |      | 4    | 1    | 1    | 4    | 1 |
|                                                   | 2                  | 0.86 | 0.41 |      | 5    | 1    | 3    | 3    | 1 |
| Количество листьев                                | 1                  | 0.86 | 0.77 | 0.87 |      | 1    | 1    | 3    | 1 |
|                                                   | 2                  | 0.85 | 0.42 | 0.91 |      | 1    | 3    | 4    | 1 |
| Глубина залегания корневища,<br>см                | 1                  | 0.16 | 0.19 | 0.19 | 0.17 |      | 1    | 1    | - |
|                                                   | 2                  | 0.26 | 0.14 | 0.22 | 0.06 |      | 1    | 1    | 1 |
| Длина корневища, см                               | 1                  | 0.36 | 0.26 | 0.44 | 0.28 | 0.04 |      | 1    | 1 |
|                                                   | 2                  | 0.81 | 0.26 | 0.68 | 0.72 | 0.23 |      | 3    | 1 |
| Количество корней на корне-<br>вище               | 1                  | 0.84 | 0.77 | 0.80 | 0.74 | 0.18 | 0.30 |      | 1 |
|                                                   | 2                  | 0.70 | 0.38 | 0.73 | 0.79 | 0.13 | 0.64 |      | 1 |
| Воздушно-сухой вес корневища,<br>г                | 1                  | 0.33 | 0.34 | 0.40 | 0.24 | 0.06 | 0.25 | 0.43 |   |
|                                                   | 2                  | 0.21 | 0.35 | 0.38 | 0.40 | 0.05 | 0.29 | 0.39 |   |

Таблица 13

Изменчивость показателей чемерицы Лобеля, характеризующих вегетативную продуктивность, в течение вегетационного сезона 1982 г.

| Показатели          | Популяция | n   | 6 июля |      |      | 3 августа |      |      | 1 сентября |      |      |
|---------------------|-----------|-----|--------|------|------|-----------|------|------|------------|------|------|
|                     |           |     | M      | +m   | V    | M         | +m   | V    | M          | +m   | V    |
| Высота растения, см | 1         | 100 | 49.8   | 2.5  | 50.1 | 66.3      | 3    | 50.1 | 66.3       | 3    | 50.1 |
|                     | 2         | 100 | 62.7   | 1.8  | 26.7 | 91.7      | 3.3  | 3.3  | 91.7       | 3.3  | 3.3  |
| Количество листьев  | 1         | 100 | 7.0    | 0.5  | 54   | 7         | 0.5  | 54   | 7          | 0.5  | 54   |
|                     | 2         | 100 | 10.0   | 0.5  | 32   | 10        | 0.5  | 32   | 10         | 0.5  | 32   |
| Длина листа, см     | 1         | 100 | 17.6   | 0.31 | 15   | 17.7      | 0.36 | 17   | 17.7       | 0.36 | 17   |
|                     | 2         | 100 | 19.6   | 0.26 | 14   | 19.9      | 0.36 | 17   | 20         | 0.37 | 18   |
| Ширина листа, см    | 1         | 100 | 12.0   | 0.46 | 35   | 12.6      | 0.5  | 36   | 12.6       | 0.5  | 36   |
|                     | 2         | 100 | 13.0   | 0.5  | 30   | 14        | 1    | 76   | 14.1       | 1.1  | 76   |

ПРИМЕЧАНИЕ. Обозначения те же, что в табл.5.

мы при одновременном взятии выборки. Естественно, что морфологическая структура ценопопуляций меняется в течение вегетационного сезона. Летом 1982 г. были исследованы некоторые особенности вегетативного строения чемерицы Лобеля, а именно: высота растения, количество листьев, длина и ширина четвертого от основания побега листа. Для этого было взято две выборки по 100 особей. Повторность трехкратная: в период начала вегетации, в период максимального развития и в конце вегетации (табл.13). Сравнительное изучение признаков вегетативной продуктивности в течение сезона показало, что для чемерицы Лобеля данные признаки являются постоянными. На малые доли единиц увеличиваются показатели длины и ширины листа, изменение это объясняется тем, что в первый срок (06.07.82 г.) в период интенсивного отрастания, листья были сильно гофрированными. Постепенно, в течение вегетации, гофрированность уменьшается, в связи с чем создается впечатление увеличения параметров листа. К быстроизменяющимся признакам в период весеннего отрастания относится высота растения. Абсолютные значения всех показателей, характеризующих вегетативную продуктивность особей, во второй ценопопуляции выше, чем в первой.

Для чемерицы Лобеля характерно вегетативное возобновление и семенное размножение. Семенное размножение имеет ряд преимуществ перед вегетативным: семена распространяются на значительные расстояния от материнского растения, что способствует попаданию в новые условия существования, при этом возможно повышение приспособительных реакций у растения, увеличение экологической пластичности. У генеративных экземпляров наблюдается периодичность в цветении: одни авторы указывают, что чемерица цветет с перерывами в 2-4 года (Работнов, 1950; Бахматова, 1976), другие говорят о периодичности цветения в 3-8 лет (Вареник, 1960). Характеристика семенной продуктивности по данным 1983 г. представлена в табл.14, данные таблицы подтверждают положение о том, что растения второй ценопопуляции имеют большие абсолютные значения всех морфологических признаков, чем в первой. Что же касается остальных показателей, как: количество завязавшихся плодов относительно количества цветков (процент плодотворения, по В.В. Стариковой, 1963), количество семян на один цветущий экземпляр, процентное соотношение между количеством семян и количеством семян, или процент семенности как показатель жизнеспособности вида в конкретных местообитаниях (Вайнагий, 1973), - то числовые различия этих показателей незначительные. В результате можно предположить, что при разных

Таблица 14

Характеристика семенной продуктивности чемерицы Лобеля

| Ценопопуляция | Среднее значение на I модельный экземпляр |                                |                       |                                        |                                        |                       |
|---------------|-------------------------------------------|--------------------------------|-----------------------|----------------------------------------|----------------------------------------|-----------------------|
|               | число цветков в соцветии                  | количество завязавшихся плодов | процент плодощетности | количество семян на генеративный побег | количество семян на генеративный побег | процент семенификации |
| 1             | 303                                       | 137.8                          | 45.5                  | 867                                    | 808                                    | 93.4                  |
| 2             | 612                                       | 235.6                          | 46.0                  | 990                                    | 964                                    | 97.4                  |

показателях морфологической структуры модельные экземпляры разных ценопопуляций имеют одинаковую возможность реализовать репродуктивное назначение, независимо от степени морфологического развития особи.

Анализ полученных данных показывает, что для ценопопуляций чемерицы Лобеля характерен широкий размах варьирования морфологических признаков, существует тенденция в распределении признаков к нормальному типу, а также сходство количественных характеристик ценопопуляций при некоторых различиях средних показателей. Связь между всеми признаками положительная. Отмечена тесная зависимость между признаками, характеризующими надземную структуру растения: площадь листовой поверхности, воздушно-сухой вес надземной биомассы, высоту растения и количество листьев.

Для изучения пространственного размещения ценопопуляций чемерицы Лобеля были взяты трансекты длиной 50 м в двух ценопопуляциях, которые исследовались при анализе биоморфологической структуры. Характеристика ценопопуляций, представленная в табл.15, говорит о неоднородности исследуемого материала.

Таблица 15

Краткая характеристика ценопопуляций чемерицы Лобеля по возрастным группам и по плотности

| Ценопопуляция | Занимаемая площадь, м <sup>2</sup> | Количество экземпляров на 100 м <sup>2</sup> | Количество экземпляров по возрастным группам, % |      |     |
|---------------|------------------------------------|----------------------------------------------|-------------------------------------------------|------|-----|
|               |                                    |                                              | 1+1m                                            | V+q  | S   |
| 1             | 120                                | 610                                          | 32.8                                            | 62.6 | 4.6 |
| 2             | 360                                | 1029                                         | 10.2                                            | 81.1 | 8.7 |

\*Условные обозначения те же, что в табл.10.

Характер размещения чемерицы Лобеля в ценозе определяется биологическими особенностями вида: способностью к рассеиванию и прорастанию семян яблони плодоносящих растений, способностью к вегетативному размножению, отенению приживания подроста в непосредственной близости от взрослого растения (рис.5).

В обеих ценопопуляциях выявлено много скоплений, состоящих из 10-50 проростков, произрастающих вблизи материнского растения. Групповое прорастание объясняется их высокой всхожестью и сравнительно невысокой способностью к рассеиванию. Для выявления корреляции в размещении ювенильных и генеративных растений измерили наименьшее расстояние между ними. При обработке эти данные сгруппировали в пределах градации 0-20 см и 21-40 см. Полученные данные представлены в виде соответствующих кривых распределения (рис.6).

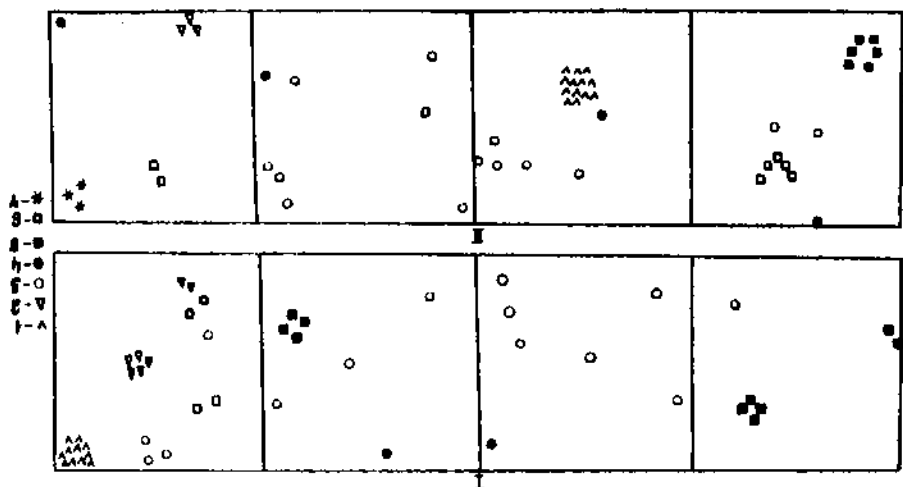


Рис.5. Фрагменты горизонтального размещения разновозрастных особей чемерицы Лобеля на трансектах:

I, II - ценопопуляции; 1 - проростки; 2 - ювенильные и имматурные; 3 - взрослые вегетативные; 4 - молодые генеративные; 5 - средневозрастные генеративные; 6 - старые генеративные; 7 - семенные

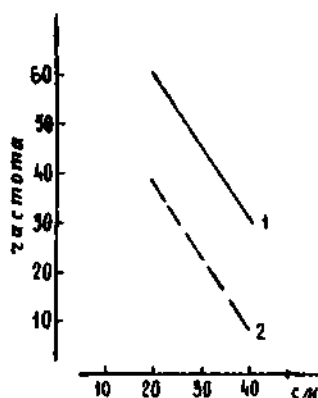


Рис.6. Распределение минимальных расстояний между генеративными и ювенильными особями чемерицы Лобеля:

прямая линия - первая ценопопуляция; прерывистая - вторая ценопопуляция

Скоррелированность расстояния между генеративными и ювенильными растениями выявляет пространственную взаимозависимость генеративных особей и семенного размножения.

Кучное прорастание не влияет на формирование групп взрослых растений. В течение роста и перехода особей в следующее возрастное состояние осуществляется процесс самозащиты. Для чемерицы характерна слабая вегетативная подвижность. Вегетативное поколение у чемерицы Лобеля образуется при расчленении средневозрастной генеративной особи семенного происхождения. Количество растений, составляющих такой молодой клон, обычно равно двум-трем, реже четырем особям (Бахматова, 1974). Старые генеративные экземпляры одноосны, остатки общего корневища распадаются. Побеги находятся один от другого на расстоянии 5-8 см. В целом, для ценопопуляций чемерицы Лобеля выявлено три варианта размещения по площади: а) в виде компактных групп, б) малочисленных групп, в) одиночных растений.

Исследование пространственной структуры ценопопуляций чемерицы методом трансект выполнено на трансектах шириной 2 м, эти трансекты разбивали на более узкие шириной 1 и 0.5 м. На изученных участках ценопопуляций установлены три порядка скопления, соответствующие трем уровням агрегированности. Первый порядок скопления отмечен на трансектах шириной 0.5 м, второй порядок - на трансектах шириной 1 м, третий - на трансектах шириной 2 м (рис.7,8).

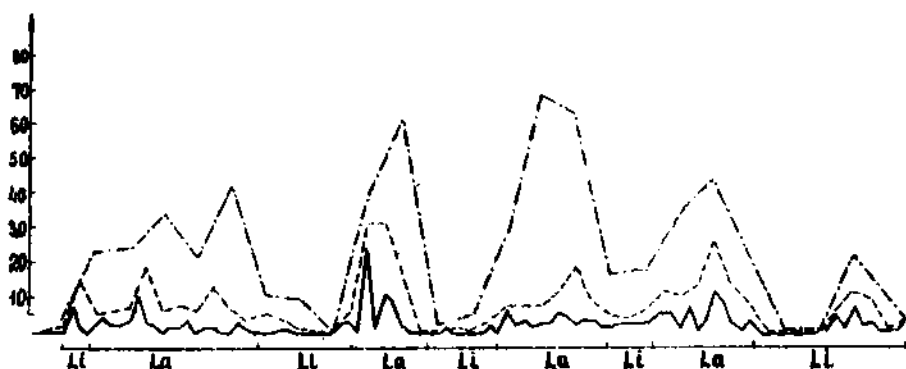


Рис.7. Ряды численности особей чемерицы Лобеля на площадках, составляющих трансекту ценопопуляции Алтайского участка. Условные обозначения см. рис.1

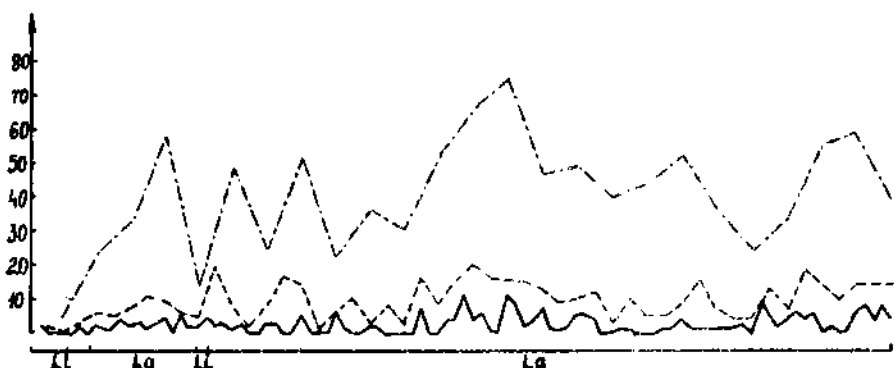


Рис.8. Ряды численности особей чемерицы Лобеля на площадках, составляющих трансекту второй ценопопуляции. Условные обозначения см.рис.1

Количественные показатели скоплений представлены в табл.16. Так же, как и для ценопопуляций борщевика рассеченного, для ценопопуляций чемерицы Лобеля наблюдается одна закономерность: с укрупнением порядка скоплений происходит снижение их плотности. Скопления порядка I более резко отграничены друг от друга по плотности ( $M\alpha=6$  в первой ценопопуляции и 5.2 - во второй), в скоплениях порядка II плотность меньше (3.20 и 2.96), в скоплениях порядка III еще ниже (2.55 в обеих ценопопуляциях). Выявлено, что плотность растений в промежутках между скоплениями почти в 4 раза ниже плотности в скоплениях ( $6.0:1.45$ ,  $3.20:0.58$ ,  $2.55:0.53$  и т.д.).

Для всех трех уровней агрегированности наблюдается четкая отграниченность скоплений ( $Dm$ ), в обеих ценопопуляциях она приближена к единице. Степень разобщенности в обеих ценопопуляциях зависит от уровня агрегированности и достигает макс у скоплений уровня I, min - у уровня III.

Таким образом, изученная пространственная структура двух ценопопуляций чемерицы Лобеля имеет ряд специфических особенностей: 1) одинаковую степень дискретности (0.75-0.82) для всех трех уровней, 2) расстояния между скоплениями значительны, что позволяет выделить границы скоплений визуально. Скопления - слабоцентрированные.

Пространственная структура ценопопуляций чемерицы Лобеля различается протяженностью скоплений уровня III агрегированности ( $I\alpha$ ). Вторая ценопопуля-

Таблица 16

Параметры размещения особей чемерицы Лобеля  
в разных местообитаниях (1982 г.)

| Ценопопу-<br>ляция | Порядок<br>скопления | Признаки    |           |           |      |      |
|--------------------|----------------------|-------------|-----------|-----------|------|------|
|                    |                      | La          | Ma        | M1        | Dm   | D1   |
| 1                  | I                    | 0.97±0.15   | 6.0±0.6   | 1.45±0.14 | 0.75 | 0.87 |
|                    | II                   | 5.78±2.05   | 3.2±0.44  | 0.58±0.12 | 0.82 | 0.49 |
|                    | III                  | 6.8±1.13    | 2.55±0.41 | 0.53±0.15 | 0.79 | 0.37 |
| 2                  | I                    | 1.13±0.14   | 5.20±0.33 | 1.51±0.09 | 0.71 | 0.77 |
|                    | II                   | 4.95±1.17   | 2.96±0.37 | 0.67±0.09 | 0.77 | 0.36 |
|                    | III                  | 22.75±16.75 | 2.55±0.03 | 0.6±0.3   | 0.76 | 0.05 |

ПРИМЕЧАНИЕ. Условные обозначения те же, что в табл.9.

ция характеризуется более крупными скоплениями при снижении коэффициента плотности центра (отношение средней плотности скоплений порядка I к плотности скоплений порядка III), который в первой ценопопуляции равен 2.64, во второй - 2.04. Различия в характеристике скоплений объясняются неоднородностью условий произрастания.

Исследованные скопления являются разнообразными по возрастным группам (табл.17, 18). В скоплениях уровня I наблюдается два максимума в возрастных спектрах. Один из максимумов состоит преимущественно из ювенильных и иматурных растений. В результате плодonoшения генеративных особей вокруг них наблюдается высокая численность молодых скоплений, что обеспечивает значительную плотность на единицу площади. По мере прохождения этапов онтогенеза скопление изреживается и стареет. Другой максимум представляет собой те возрастные группы, которые в целом преобладают в ценопопуляциях (V+q). Также неполночленными являются скопления порядка II. Они состоят преимущественно из взрослых вегетативных и генеративных растений. Плотность их несколько выше оокплений порядка III (3.20 против 2.55 - в одной ценопопуляции и 2.96 против 2.55 - во второй).

Спектры скоплений порядка III включают в свой состав все возрастные группы и являются полночленными. Они могут быть использованы при дальнейших исследованиях возрастных спектров и пространственного размещения. На первом участке выделено 4 скопления уровня III агрегированности, на втором - 2 скопления (ширина трансекты - 2 м).

Для каждого скопления свойственны определенная возрастная структура, плотность, динамические процессы. Пространственная структура тесно связана с характером семенного и вегетативного размножения вида. Пространственное разнообразие объясняется одновременной возможностью существования растений разных поколений.

Проведенный анализ морфологической неоднородности и пространственного размещения ценопопуляций чемерицы Лобеля показал, что изученные ценопопуляции нормальные, полносоставные. Группы вегетативных и генеративных особей значительно превышают по численности сенильные, т.е. в ценопопуляциях наблюдается преобладание процессов возобновления над отмиранием, что соответствует высокой жизнеспособности ценопопуляций.

По-видимому, такие биологические особенности, как прохождение полного цикла развития, наличие групп разного возраста, самосева, участие вегетативного и генеративного размножения, морфологическое разнообразие особей, а также устойчивость и способность чемерицы Лобеля длительное время сохранять-

Возрастные спектры опылений разных порядков  
чамерицы Лобеля (первая ценопопуляция)

| Порядок опылений, № |    | Возрастные группы, % |      |      |
|---------------------|----|----------------------|------|------|
|                     |    | j+1m                 | V+q  | s    |
| I уровень           | I  | 100                  | -    | -    |
|                     | 2  | -                    | 100  | -    |
|                     | 3  | 80                   | 220  | -    |
|                     | 4  | -                    | 100  | -    |
|                     | 5  | 53                   | 23.5 | 23.5 |
|                     | 6  | 76.9                 | 23.1 | -    |
|                     | 7  | 63.6                 | 36.4 | -    |
|                     | 8  | 88.9                 | 11.1 | -    |
|                     | 9  | -                    | 100  | -    |
|                     | 10 | 40                   | 60   | -    |
|                     | 11 | -                    | 28.6 | 71.4 |
|                     | 12 | -                    | 71.4 | 28.6 |
|                     | 13 | -                    | 57.1 | 42.9 |
|                     | 14 | -                    | 100  | -    |
|                     | 15 | -                    | 16.7 | 83.3 |
| II уровень          | I  | 92.3                 | 7.7  | -    |
|                     | 2  | 20.5                 | 69.9 | 9.6  |
|                     | 3  | 57.1                 | 42.9 | -    |
|                     | 4  | 58.8                 | 35.9 | 5.3  |
|                     | 5  | 2.2                  | 68.6 | 29.2 |
|                     | 6  | 15.4                 | 61.5 | 23.1 |
| III уровень         | I  | 34.0                 | 61.1 | 4.9  |
|                     | 2  | 52.3                 | 42.0 | 5.7  |
|                     | 3  | 42.9                 | 49.1 | 8.0  |
|                     | 4  | 4.3                  | 67.7 | 28.0 |

\* Условные обозначения те же, что в табл. 10.

ся и в посадках, раскрывают особенности ценотической стратегии вида в борьбе за выживание.

#### 4.3.3. Морфологическая и пространственная организация структуры ценопопуляций клычтонии копытнелистной

В 1932 году живые растения клычтонии были получены из Ботанического сада БИН АН СССР (Ленинград) и высажены на питомнике (Аврун и др, 1964). В условиях Хибинских гор она ежегодно цветет и дает зрелые семена, в коллекциях Сада имеется несколько репродукций клычтонии. В условиях культуры растения оказались способными размножаться семенами и вегетативно и настолько активно внедряться в посадки питомника и местные ценозы, что были отнесены к группе интродуцентов, наиболее хорошо натурализовавшихся на территории Сада. В результате обследования территории Полярно-альпийского ботанического сада было выявлено около 20 мест натурализации этого вида.

Несмотря на то, что в естественных месторосланиях не удалось обнаружить проростки и молодые вегетативные растения, можно предположить, что

Таблица 18

Возрастные спектры поколений разных порядков  
чемерицы Лобели (вторая ценопопуляция)

| Порядок оклелений,<br>№ |    | Возрастные группы,* % |      |      |
|-------------------------|----|-----------------------|------|------|
|                         |    | J+Im                  | V+q  | S    |
| I уровень               | I  | -                     | 100  | -    |
|                         | 2  | -                     | 100  | -    |
|                         | 3  | -                     | 100  | -    |
|                         | 4  | -                     | 27.3 | 72.7 |
|                         | 5  | -                     | 100  | -    |
|                         | 6  | -                     | 100  | -    |
|                         | 7  | -                     | 100  | -    |
|                         | 8  | 13.6                  | 72.8 | 13.6 |
|                         | 9  | 39.1                  | 8.7  | 52.2 |
|                         | 10 | -                     | 100  | -    |
|                         | 11 | -                     | 100  | -    |
|                         | 12 | 12.5                  | 62.5 | 25   |
|                         | 13 | 23.5                  | 76.5 | -    |
|                         | 14 | 20                    | 89   | -    |
| II уровень              | I  | 2.4                   | 92.7 | 4.9  |
|                         | 2  | 8.0                   | 40.0 | 52.0 |
|                         | 3  | -                     | 83.3 | 16.7 |
|                         | 4  | -                     | 64.7 | 35.3 |
|                         | 5  | 12.5                  | 87.5 | -    |
|                         | 6  | 10.6                  | 78.1 | 11.3 |
|                         | 7  | -                     | 100  | -    |
|                         | 8  | 21.2                  | 75.8 | 3.0  |
|                         | 9  | 12.9                  | 66.7 | 20.4 |
| III уровень             | I  | 7.1                   | 74.3 | 18.6 |
|                         | 2  | 1.1                   | 78.7 | 20.2 |

\* Условные обозначения те же, что в табл. 10.

при преимущественно вегетативном размножении кляйтония способна распространяться и самосевом. Косвенным подтверждением этого является ее успешная репродукция при подзимнем посеве в ящики с почвой, 70-процентная лабораторная всхожесть семян и наличие многих очагов натурализации, значительно удаленных друг от друга.

Закрепляется кляйтония в аборигенных фитоценозах активным вегетативным разрастанием. По берегам ручьев, в тенистых сырых местообитаниях кляйтония образует сплошные ковры, вытесняя все местные виды сосудистых растений.

Кляйтония копытнелистная — представитель горных лесов Северной Америки. Результаты изучения биологических особенностей этого вида в условиях Хибин частично опубликованы (Зуева, 1979а; Зуева, Лукьянова, 1979; Зуева, Моктева, Лукьянова, 1984).

Вегетация у кляйтонии копытнелистной начинается в середине мая — начале июня, сразу же после схода снежного покрова. Растение появляется из-под снега с зелеными листьями, имея розетку из 1-4 листьев. Часть листьев почти прозрачная, как бы подмороженная, светло-зеленая — это листья осенней генерации прошлого года. Другие, растущие в центре розетки, часто прямо в стреле талой воши ручья, — ярко-красные мелкие листья весенней генерации, которые

быстро развиваются, теряя первоначальную антоциановую окраску. В специально проведенных исследованиях (Зуева, Лукьянова, 1979) было выявлено, что переливавшие прошлогодние листья обладают высокой дыхательной способностью при отсутствии или очень низком уровне видимого поглощения углекислоты, а листья весенней генерации при незначительной площади листовой поверхности играют большую роль в фотосинтезе — более  $30 \text{ мг} \cdot \text{CO}_2 \cdot \text{г}^{-1}$  сухой массой  $\cdot \text{час}^{-1}$  (Зуева и др., 1984). В июне — начале августа под покровом листьев весенней генерации развиваются листья летней генерации, которые как бы "подхватывают эстафету" активной жизнедеятельности. К концу вегетации на растении остается всего 2–4 листа (весенней и летней генерации), которые уходят под снег зелеными и в течение зимы полностью отмирают. Но в конце августа — начале сентября на растении развиваются 1–3 молодых листочка, которые зелеными перезимовывают и ранней весной появляются бледно-зеленовато-желтыми, почти лишенными хлорофилла. К началу июля эти листья осенней генерации предыдущего года полностью отмирают.

Выявленная дифференциация и смена генераций листьев в течение вегетационного сезона позволяет растениям, которые могут ранней весной использовать для фотосинтеза и дыхания благоприятные условия, удлинить период активной вегетации.

У кляйтони копытнелистной наблюдается последовательность цветения с нижней части цветоносного побега к его верхушке. Спустя неделю с начала вегетации становится заметным зачаток цветоносного побега. Первым зацветает цветок, расположенный снизу цветоносного побега. Ко времени зацветания последнего верхушечного цветка в нижней части побега заметны завязавшиеся семена. Один цветок цветет 3–5 дней, имеет диаметр 1.5–2.3 см, пять белых лепестков с розоватыми жилками. Цветение одного растения продолжается 10–25 дней. Обычно образуется один цветоносный побег, реже два–три, высота его 15–30 см. Зацветает кляйтония в середине июля, семена созревают в течение августа. Плод — трехстворчатая коробочка; семена дисковидные, черные, блестящие, мелкие. Обычно к концу августа створки коробочки подсыхают и семена высыплются наружу. Семена высеиваются.

В процессе онтогенеза кляйтони наблюдается смена первичной корневой системы на вторичную. Первоначально растение проявляет себя как розеточный гемикриптофит, с появлением зимующих почек возобновления — как корневищный геофит.

При исследовании морфологической пространственной структуры ценопопуляций кляйтони копытнелистной мы использовали счетную единицу — парциальный куст (Смирнова, 1976).

Для кляйтони характерна полицентричность — множественность центров во взрослом состоянии. Розетки, пространственно удаленные части особи во взрослом вегетативном, генеративном и постгенеративном состояниях, представляют собой парциальные кусты.

Для анализа биоморфологической и пространственной структуры кляйтони копытнелистной были взяты две ценопопуляции, расположенные в парковой части Сада.

Участок первой ценопопуляции находится в ельнике с березой, во втором ярусе которого заметно присутствие рябины. Микро рельеф неровный, имеется уклон с севера на юг. В середине участка в небольшом понижении протекает ручей. На участке отмечены различные впадины, изломы рельефа. Площадь ценопопуляции составляет  $300 \text{ м}^2$ . Ценопопуляция расположена под пологом древесного яруса, находится в постоянном затенении. Кляйтония растет сплошным ковром преимущественно вдоль ручья. Часто встречаются экземпляры с двумя цветонос-

ными побегами. По краям ценопопуляции отмечены местные виды: *Geranium sylvaticum* L. - сор<sub>2</sub>, *Cicerbita alpina* (L.) Wallr. - сор<sub>1</sub>, *Chamerion angustifolium* (L.) Holub. - ср, *Gymnocarpium dryopteris* (L.) Newm. - ср, *Vaccinium myrtillus* L. - ср, *Trollius europaeus* L. - ср, *Solidago lapponica* With. - ср, *Alchemilla* sp. - ср. Единично встречается другой натурализовавшийся интродуцент - *Heracleum dissectum* Ledeb. Средняя плотность кляйтонии - 1951 экз./м<sup>2</sup>. Ценопопуляция относится к нормальным, неполноценным. Доминируют взрослые вегетативные растения.

Вторая ценопопуляция расположена под склоном коллекционного питомника, отсюда, предположительно, кляйтония расселилась по территории Сага. Место низинное, в течение вегетационного сезона избыточно увлажненное. Кляйтония произрастает преимущественно вдоль ручья и в воде по дну ручья. Площадь ценопопуляции равна примерно 500 м<sup>2</sup>. Древесный ярус сложен в основном елью с березой, во втором ярусе - ольха, рябина, ива филиколистная, черемуха. Травяной покров второй ценопопуляции более насыщен видами по сравнению с первой. Здесь отмечены аборигенные виды: *Geranium sylvaticum* L. - сор<sub>1</sub>, *Solidago lapponica* With. - сор<sub>1</sub>, *Trollius europaeus* L. - сор<sub>1</sub>, *Chamerion angustifolium* (L.) Holub. - ср, *Fyrola* sp. - ср, *Cirsium heterophyllum* (L.) Hill - ср, *Stellaria nemorum* L. - ср, *Ranunculus repens* L. - ср, *Vaccinium myrtillus* L. - ср, *Vaccinium vitis-idaea* L. - ср, *Lycopodium annotinum* L. - ср, *Alchemilla* sp. - сол, *Onalotheca norvegica* (Gunn.) Sch. Bip. et F. Schultz - сол, *Rubus saxatilis* L. - сол.

Значительно присутствие в травяном покрове натурализовавшихся интродуцентов: *Trollius asiaticus* L. - сор<sub>1</sub>, *Veratrum lobelianum* Bernh. - сор<sub>1</sub>, *Aegorodium podagraria* L. - ср, *Delphinium elatum* L. - ср, *Heracleum dissectum* Ledeb. - ср, *Allium victorialis* L. - ср, *Pulmonaria officinalis* L. s.l. - сол, *Polemonium caeruleum* L.s.str. - ср. Ценопопуляция является нормальной, неполноценной, преобладают взрослые вегетативные растения. Средняя плотность - 2192 экз./м<sup>2</sup>.

Изучение морфологической структуры ценопопуляций натурализанта кляйтонии копытнелистной проводили отдельно для вегетативных и генеративных побегов. Морфологические показатели статистически обработаны (табл.19). Из анализа этих данных следует, что для обеих ценопопуляций характерны значительные колебания абсолютных величин и относительно высокие коэффициенты варьирования. Неоднородность структуры ценопопуляций говорит об устойчивости вида в фитоценозе.

Наиболее стабильными признаками являются: высота растения, количество листьев, длина и ширина листовой пластинки, диаметр корневища у основания розетки. Значительно различаются показатели признаков, указывающих на мощность развития парциальных кустов: площадь листовой поверхности, воздушно-сухой вес надземной биомассы.

В табл.20 представлены коэффициенты корреляции между признаками в обеих ценопопуляциях. Коэффициенты корреляции переведены в баллы по КРШ-5. Из таблицы видно, что в основном для различных показателей характерна в разной степени положительная зависимость. Тесная положительная связь отмечена между площадью листовой поверхности, длиной и шириной листа. Для большинства показателей характерна средняя зависимость: это высота и площадь листовой поверхности, высота растения, длина и ширина листа, площадь листовой поверхности и воздушно-сухой вес надземной биомассы, площадь листовой поверхности и диаметр корневища у основания розетки. Слабая связь между количеством листьев и другими показателями.

Взятая отдельно подборка генеративных кустов (табл.21) указывает на ряд особенностей, характеризующих морфологию генеративных побегов кляйтонии

Таблица 19

Характеристика биоморфологических показателей  
особей клытонии копытнелистной в ценопопуляциях

| Показатели                                    | Ценопопу-<br>ляция | n  | M     | ±m   | v    |
|-----------------------------------------------|--------------------|----|-------|------|------|
| Высота растений, см                           | 1                  | 60 | 13.6  | 0.5  | 25   |
|                                               | 2                  | 60 | 14.6  | 0.5  | 26   |
| Количество листьев                            | 1                  | 60 | 4.4   | -    | 26   |
|                                               | 2                  | 60 | 3.7   | -    | 30   |
| Площадь листовой поверхности, см <sup>2</sup> | 1                  | 60 | 30.56 | 2.1  | 54   |
|                                               | 2                  | 60 | 36.80 | 3.5  | 74   |
| Воздушно-сухой вес надземной биомассы, г      | 1                  | 60 | 75    | 5.1  | 52   |
|                                               | 2                  | 60 | 82    | 10.2 | 96   |
| Диаметр корневища у основания розетки, см     | 1                  | 60 | 0.41  | 0.06 | 31   |
|                                               | 2                  | 60 | 0.25  | 0.01 | 47   |
| Длина листовой пластинки, см                  | 1                  | 60 | 2.6   | 0.1  | 24   |
|                                               | 2                  | 60 | 2.8   | 0.1  | 22   |
| Ширина листовой пластинки, см                 | 1                  | 60 | 2.3   | 0.08 | 26.5 |
|                                               | 2                  | 60 | 2.5   | 0.1  | 28   |

ПРИМЕЧАНИЕ. Обозначения те же, что в табл.5.

Таблица 20

Матрица связей между морфологическими показателями  
кляйтонии копытнелистной

| Показатели                                    | Ценопопу-<br>ляция | 1    | 2    | 3    | 4    | 5    | 6    | 7 |
|-----------------------------------------------|--------------------|------|------|------|------|------|------|---|
| Высота растений, см                           | 1                  | 1    | 4    | 3    | 2    | 3    | 4    |   |
|                                               | 2                  |      | 2    | 3    | 1    | 1    | 3    | 3 |
| Количество листьев                            | 1                  | 0.35 | 2    | 2    | 2    | 1    | 1    |   |
|                                               | 2                  | 0.49 | 3    | 3    | 3    | 2    | 2    |   |
| Площадь листовой поверхности, см <sup>2</sup> | 1                  | 0.80 | 0.54 | 3    | 3    | 3    | 4    |   |
|                                               | 2                  | 0.73 | 0.77 | 4    | 2    | 4    | 4    |   |
| Воздушно-сухой вес надземной биомассы, г      | 1                  | 0.65 | 0.52 | 0.75 | 3    | 2    | 2    |   |
|                                               | 2                  | 0.41 | 0.74 | 0.85 | 3    | 3    | 3    |   |
| Диаметр корневища у основания, см             | 1                  | 0.60 | 0.51 | 0.66 | 0.67 | 2    | 2    |   |
|                                               | 2                  | 0.21 | 0.68 | 0.59 | 0.74 | 1    | 2    |   |
| Длина листовой пластинки, см                  | 1                  | 0.72 | 0.07 | 0.77 | 0.51 | 0.46 | 5    |   |
|                                               | 2                  | 0.70 | 0.47 | 0.85 | 0.63 | 0.43 | 5    |   |
| Ширина листовой пластинки, см                 | 1                  | 0.77 | 0.11 | 0.79 | 0.57 | 0.50 | 0.90 |   |
|                                               | 2                  | 0.71 | 0.53 | 0.85 | 0.64 | 0.47 | 0.93 |   |

копытнелистной. Для всех генеративных признаков отмечено снижение колебаний абсолютных величин и уменьшение размаха варьирования признаков. Небольшая вариабельность отмечает полную высоту цветоносного побега, количество цветков и высоту цветоносного побега до первого цветка и до прицветных листьев. Различия в показателях ценопопуляций незначительные. Для наглядности приведена циклограмма (рис.9), отражающая различия ценопопуляций по наиболее важным и изменчивым признакам. Циклограмма построена следующим образом: значения отдельных признаков наносятся на радиальные линии, разделенные на отрезки, соответствующие значениям признака в нарастающем порядке от центра к периферии. Конкретные значения признаков в ценопопуляции соединяются опреде-

Таблица 21  
Биоморфологические показатели цветonoсных побегов кляйтонии  
копытнелистной (1981 г.)

| Показатели                                                 | Ценопопу-<br>ляция | n  | M     | $\pm m$ | V  |
|------------------------------------------------------------|--------------------|----|-------|---------|----|
| Количество цветonoсных побегов                             | 1                  | 23 | 1     | -       | 35 |
|                                                            | 2                  | 17 | 2     | -       | 47 |
| Высота цветonoсного по-<br>бега, см                        | 1                  | 23 | 22.3  | 1.40    | 29 |
|                                                            | 2                  | 17 | 24.1  | 0.90    | 16 |
| Количество цветков                                         | 1                  | 23 | 6     | -       | 14 |
|                                                            | 2                  | 17 | 6     | 0.50    | 26 |
| Высота цветonoсного<br>побега до первого<br>цветка, см     | 1                  | 23 | 20.5  | 0.90    | 21 |
|                                                            | 2                  | 17 | 20.1  | 0.97    | 20 |
| Высота цветonoсного<br>побега до прицветных<br>листьев, см | 1                  | 23 | 17.1  | 0.70    | 21 |
|                                                            | 2                  | 17 | 15.4  | 0.80    | 20 |
| Площадь прицветных<br>листьев, см <sup>2</sup>             | 1                  | 23 | 12.95 | 1.40    | 52 |
|                                                            | 2                  | 17 | 16.54 | 2.80    | 70 |

ПРИМЕЧАНИЕ. Обозначения те же, что в табл.5.

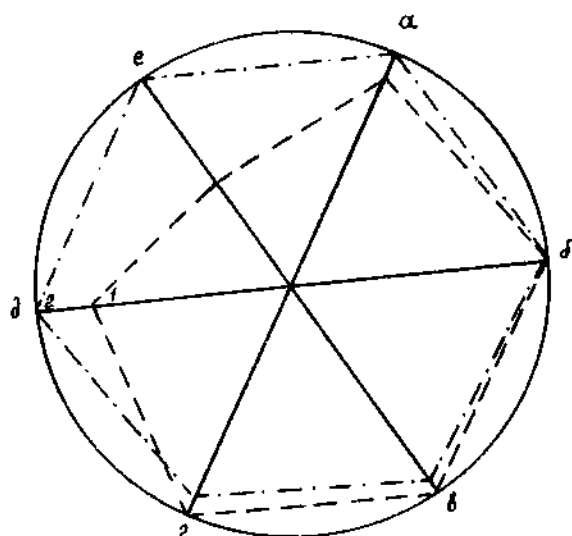


Рис.9. Морфологические характеристики генеративных особей кляйтонии копытнелистной:

1 - первая ценопопуляция; 2 - вторая ценопопуляция; а - высота цветonoсного побега; б - количество цветков; в - высота цветonoсного побега до первого цветка; г - высота цветonoсного побега до прицветных листьев; д - площадь прицветных листьев; е - количество цветonoсных побегов

варьирования, что подтверждает положение о большей стабильности в морфологии генеративных органов по сравнению с органами, характеризующими развитие куста.

ленными линиями. Растения второй ценопопуляции достигают более высоких показателей по количеству цветonoсных побегов и по площади прицветных листьев, что объясняется благоприятными в экологическом отношении условиями.

Итак, при изучении биоморфологической структуры ценопопуляций кляйтонии копытнелистной отмечено значительное колебание абсолютных величин, большой коэффициент варьирования признаков. Установленные коэффициенты корреляции указывают на положительную связь между признаками, для большинства показателей характерна средняя зависимость. Для всех генеративных признаков отмечено снижение колебания абсолютных величин и уменьшение размаха

Пространственная структура ценопопуляций клычтонии копытнелистной отражает особенности подземных органов растения. По строению корневой системы она относится к корневищным геофитам. При изучении ее подземных органов мы взяли за основу методику М.С.Шалыта (1960), для чего провели горизонтальную раскопку корневых систем с постепенным препарированием их. Затем произвели зарисовку размещения корневищ в почве с последующими замерами (рис.10).

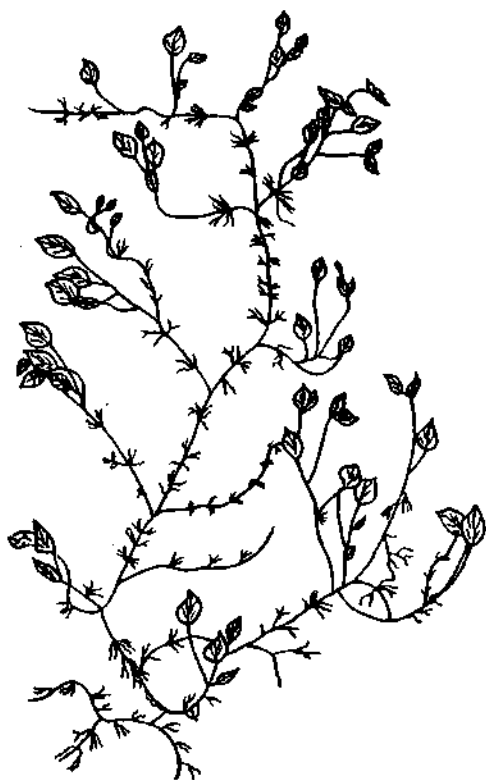


Рис.10. Общий вид взрослого растения клычтонии копытнелистной с обнаженными корневищами

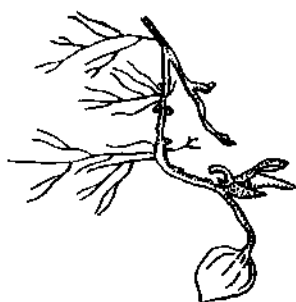


Рис.11. Часть корневища с розеткой клычтонии копытнелистной в период весеннего отрастания

Корневая система клычтонии копытнелистной простирается почти параллельно поверхности почвы на глубине 0-10 см. Подземные органы представляют собой разветвленную систему горизонтальных корневищ светло-коричневого цвета с ярко-розовыми спящими почками и белыми корнями (рис.11). Горизонтальное корневище расположено на глубине 0.5-3 см, близ перехода в надземную часть оно становится ортотропным, при выходе на поверхность корневище превращается в надземный побег (розетку). У основания розетки корневище более толстое (до 0.7 см), чем корневище, служащее для вегетативного разрастания (0.1-0.13 см). На всем протяжении от корневища отходят тонкие всасывающие корни, ветвящиеся до 3-4 порядка. Они направлены во все стороны. Общая длина корневища одного растения достигает 6-9 м, от которого поднимается вверх 30-50 розеток. В среднем на одном погонном метре корневища находится 26.35 почки возобновления и 4.34 розетки.

Изучение пространственной структуры ценопопуляций проводилось на трансекте длиной 1 м, шириной 20 см. Трансекты шириной 20 см разбивались на более узкие шириной 15, 10 и 5 см. На изученных участках ценопопуляции условно установлено три порядка скоплений. Первый порядок скоплений отмечен на трансектах шириной 5 см, второй порядок - на трансектах шириной 10 см, третий порядок - на трансектах шириной 15 см.

Для уровня I агрегированности мы отнесли к скоплениям те квадраты (5x5 см), на которых отмечено более пяти кутов. Если на квадрате менее

пяти растений, то длина стороны этого квадрата относилась к длине, которая соответствует промежуткам между скоплениями. Для уровня II выделялись скопления на квадратах 10х10 см. Квадрат относится к скоплениям, если на нем отмечено 20 и более розеток. Уровень III агрегированности (15х15 см) – 50 и более растений (рис.12, 13).

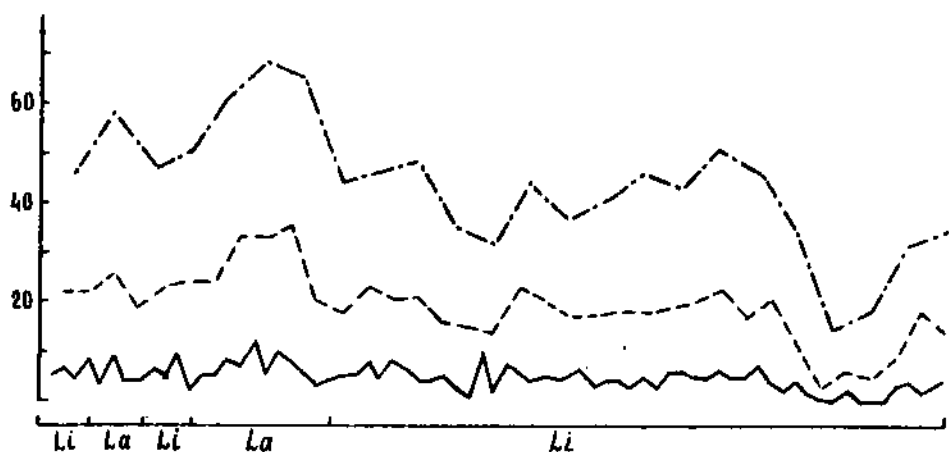


Рис.12. Ряды численности особей клейтонии копытнелистной на площадках, составляющих трансекту первой ценопопуляции. Условные обозначения см. рис.1

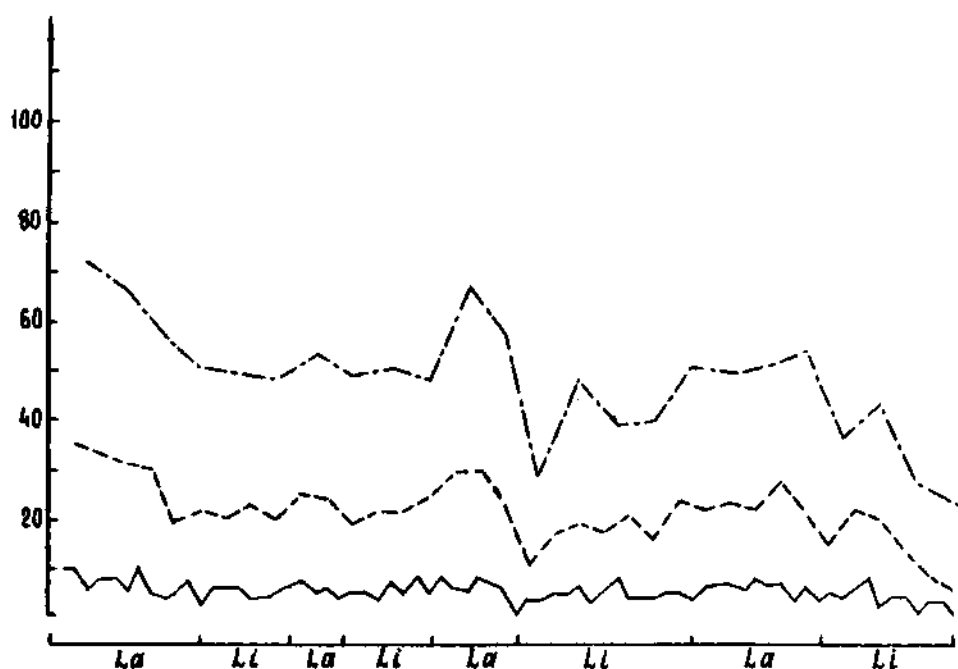


Рис.13. Ряды численности особей клейтонии копытнелистной на площадках, составляющих трансекту второй ценопопуляции. Условные обозначения см. рис.1

В табл. 22 представлена количественная характеристика скоплений. Для ценопопуляций кляйтонии копытнелистной отмечено незначительное уменьшение плотности скопления при укрупнении порядка скопления, как и в ценопопуляциях натурализантов борщевика рассеченного и чемерицы Лобеля. Но уменьшение плот-

Таблица 22

Параметры размещения кляйтонии копытнелистной  
в разных местообитаниях (1982 г.)

| Ценопопуляции | Порядок скоплений | Признаки  |           |           |      |      |
|---------------|-------------------|-----------|-----------|-----------|------|------|
|               |                   | La        | Ma        | Mi        | Dm   | Di   |
| 1             | I уровень         | 0.49±0.06 | 7.40±0.30 | 3.98±0.25 | 0.46 | 0.60 |
|               | II уровень        | 1.40±0.47 | 5.80±0.29 | 4.10±0.37 | 0.29 | 0.50 |
|               | III уровень       | 1.40±0.76 | 6.40±0.43 | 4.60±0.44 | 0.28 | 0.70 |
| 2             | I уровень         | 0.72±0.14 | 6.90±0.20 | 4.30±0.19 | 0.38 | 0.70 |
|               | II уровень        | 1.50±0.37 | 6.20±0.39 | 4.30±0.24 | 0.31 | 0.39 |
|               | III уровень       | 1.62±0.37 | 6.24±0.27 | 4.86±0.39 | 0.22 | 0.61 |

ПРИМЕЧАНИЕ. Обозначения те же, что в табл. 9.

ности очень незначительное. Если пренебречь столь незначительными колебаниями в плотностях скоплений разного уровня, можно сказать, что кляйтония копытнелистная распределена по площади равномерно - это соответствует регулярному типу распределения. Плотность растений в промежутках между скоплениями примерно в 1.5 раза ниже плотности в пределах скоплений. Для обеих ценопопуляций характерно небольшое значение ограниченности скоплений ( $Im$ ), вследствие чего затрудняется выделение скоплений. Исследование пространственного размещения ценопопуляций кляйтонии копытнелистной позволяет отнести их к регулярному типу распределения.

Кляйтония относится к вегетативно-подвижным длиннокорневищным растениям, у нее ярко выражена тенденция к вегетативному пробеганию, в результате чего основные возрастные изменения у кляйтонии наблюдаются не на уровне особи, а на уровне парциального побега. Для вегетативно-подвижных растений характерна динамика процессов: появление новых парциальных побегов и отмирание старых, но возрастное состояние и численность особей в то же время относительно постоянны (Смирнова, 1977).

Анализ пространственной структуры ценопопуляций кляйтонии копытнелистной подтвердил положение о неполноценности этих ценопопуляций ввиду отсутствия в них проростков и молодых вегетативных особей. С целью дальнейших исследований возрастного состава ценопопуляций в плане его сезонной и многогодичной динамики считаем достаточной ширину трансекты 15 см, поскольку скопления уровня III агрегированности отмечаются относительно высокой вариабельностью.

Пространственное размещение особей вегетативно-подвижного растения кляйтонии копытнелистной имеет общие закономерности структуры натурализантов ботанического сада: 3 уровня агрегированности скоплений (наиболее информативен порядок III скопления); преобладание в скоплениях всех трех уровней взрослых вегетативных побегов; уменьшение при увеличении уровня агрегированности числа скоплений. Однако в ценопопуляциях кляйтонии копытнелистной границы скоплений трудноразличимы вследствие малых промежутков между скоплениями. Плотность скоплений разного порядка отличается незначительно, в результате чего делаем заключение о равномерном распределении парциальных кустов кляйтонии копытнелистной в пределах ценопопуляций.

Анализ биоморфологической и пространственной структуры ценопопуляций отражает механизм функционирования ценопопуляций, указывает на высокую степень адаптации кляйтонии копытнелистной к экологическим условиям, объясняет причины высокой конкурентности и успешной натурализации вида.

#### 4.4. Сезонная и разногодичная динамика морфологической структуры ценопопуляций кляйтонии копытнелистной

Сопоставляя между собой особенности биоморфологической и пространственной структуры ценопопуляций натурализантов, мы, естественно, брали выборки в одно и то же время в середине лета, когда растения закончили свой активный рост и достигли максимального развития.

Логично предположить, что структура ценопопуляций меняется в течение вегетационного сезона. Изучение сезонной динамики ценопопуляций позволяет глубже познать экологию этого вида, проследить изменчивость основных признаков вегетативных и генеративных органов, адаптивную гибкость в различных экологических условиях и в течение вегетационного сезона.

Исследование сезонной и разногодичной динамики проводилось над фиксированными особями кляйтонии тех же ценопопуляций, в которых изучали биоморфологическую и пространственную структуру.

На каждой пробной площадке отбирали растения методом случайной выборки; еженедельно проводились измерения высоты растения и количества листьев — признаков, характеризующих вегетативное развитие вида. Изменчивость признаков определяли по шкале уровней (Мамаев, 1972).

В табл. 23 представлена сезонная динамика статистических параметров, характеризующих вегетативное развитие кляйтонии. Для показателя высоты растений отмечен интенсивный прирост в начале вегетации (от начала отрастания в момент освобождения участка от снега до первых чисел июля). В июле и августе наблюдается незначительный прирост растений в высоту, в этот период растения проходят генеративную фазу развития (бутонизация, цветение, плодоношение). Изменение показателя количества листьев в течение вегетационного сезона идет в том же направлении: интенсивное листообразование в начале сезона, устойчивый показатель в середине вегетации, небольшое снижение его к осени. Для признака количества листьев отмечены незначительные изменения показателей в течение вегетационного сезона и малые различия ценопопуляций по этому признаку.

Розетки растений обеих ценопопуляций состоят из 2–8 листьев, которые имеют в условиях повышенной влажности почвы одинаковую степень развития, поэтому в позднелетнее время (в условиях Хибинских гор — это сентябрь) при смене генераций листьев и отмирании нижних листьев розеток уменьшения высоты растения не наблюдается.

В целом, несмотря на незначительные различия в показателях, характеризующих степень вегетативного развития кляйтонии, для обеих ценопопуляций отмечено снижение изменчивости биоморфологических показателей к концу вегетации. Средние арифметические имеют средние значения или сдвинуты в сторону большего значения. Уровень варьирования морфологических признаков повышенный, в среднем равен 25%. Дополняет картину изменчивости вегетативных органов рис. 14, на котором представлена динамика нарастания площади одного листа и площади листьев одного растения в течение одного сезона. Исследования проводились на участке второй ценопопуляции. Для показателя количества листьев отмечен интенсивный прирост от начала вегетации до конца июня, в последующие месяцы показатель остается на одном уровне, процесс листообразо-

Сезонная динамика статистических параметров некоторых морфологических показателей ценопопуляций клычанки копытной (n=100, 1982 г.)

| Показатели         | Дата наблюдений | Ценопопуляция    |      |      |    |                  |      |      |    |
|--------------------|-----------------|------------------|------|------|----|------------------|------|------|----|
|                    |                 | I                |      |      |    | 2                |      |      |    |
|                    |                 | lim <sub>x</sub> | M    | ±m   | V  | lim <sub>x</sub> | M    | ±m   | V  |
| Высота растений    | 18.06           | -                | -    | -    | -  | -                | -    | -    | -  |
|                    | 24.06           | 1.3-5.5          | 2.3  | 0.1  | 32 | 1.5-5            | 2.8  | 0.05 | 26 |
|                    | 2.07            | 2.5-8.5          | 4.9  | 0.15 | 32 | 2.6-6.5          | 4.9  | 0.1  | 24 |
|                    | 9.07            | 3.5-17           | 11.2 | 0.26 | 23 | 2.5-19           | 11.6 | 0.31 | 25 |
|                    | 16.07           | 5-19.5           | 12.2 | 0.31 | 24 | 2.5-19           | 12.6 | 0.31 | 24 |
|                    | 23.07           | 5-22             | 13.0 | 0.31 | 25 | 3-20.5           | 13.7 | 0.31 | 24 |
|                    | 30.07           | 5-23             | 13.8 | 0.36 | 25 | 3-22             | 14.1 | 0.31 | 24 |
|                    | 6.08            | 5-23             | 13.9 | 0.36 | 25 | 3-22             | 14.3 | 0.36 | 24 |
|                    | 13.08           | 5-23             | 14.1 | 0.36 | 25 | 3-22             | 14.3 | 0.36 | 24 |
|                    | 20.08           | 5.5-23           | 14.5 | 0.36 | 26 | 3-23             | 14.6 | 0.36 | 25 |
|                    | 27.08           | 5.5-23           | 14.5 | 0.36 | 26 | 3-23             | 14.6 | 0.36 | 25 |
|                    | 3.09            | 5.5-23           | 14.6 | 0.36 | 26 | 3-23             | 14.7 | 0.36 | 25 |
|                    | 10.09           | 5.5-23           | 14.9 | 0.41 | 26 | 3-23.5           | 15.0 | 0.36 | 25 |
|                    | 17.09           | 6-23             | 15.0 | 0.41 | 26 | 3-23.5           | 15.1 | 0.36 | 25 |
| Количество листьев | 18.06           | -                | -    | -    | -  | -                | -    | -    | -  |
|                    | 24.06           | 2-5              | 3    | -    | 27 | 2-6              | 3.2  | 0.1  | 27 |
|                    | 2.07            | 2-7              | 4    | -    | 23 | 2-7              | 3.8  | 0.05 | 20 |
|                    | 9.07            | 2-8              | 5    | -    | 20 | 2-7              | 4.4  | 0.1  | 24 |
|                    | 16.07           | 2-10             | 4    | -    | 24 | 3-7              | 4.0  | 0.1  | 26 |
|                    | 23.07           | 2-7              | 4    | -    | 23 | 3-7              | 3.9  | 0.1  | 27 |
|                    | 30.07           | 2-7              | 5    | -    | 25 | 2-6              | 4.0  | 0.1  | 27 |
|                    | 6.08            | 2-7              | 4    | -    | 24 | 2-6              | 4.0  | 0.1  | 26 |
|                    | 13.08           | 2-7              | 4    | -    | 21 | 2-7              | 4.0  | 0.1  | 25 |
|                    | 20.08           | 2-7              | 5    | -    | 28 | 2-7              | 4.3  | 0.1  | 25 |
|                    | 27.08           | 2-7              | 5    | -    | 28 | 2-7              | 4.3  | 0.1  | 26 |
|                    | 3.09            | 2-7              | 5    | -    | 28 | 2-7              | 4.2  | 0.1  | 26 |
|                    | 10.09           | 2-7              | 4    | -    | 27 | 2-7              | 4.3  | 0.1  | 27 |
|                    | 17.09           | 2-7              | 4    | -    | 26 | 2-7              | 4.2  | 0.1  | 28 |
|                    | 1.10            | 2-6              | 3    | -    | 28 | 2-6              | 3.0  | 0.1  | 37 |

ПРИМЕЧАНИЕ. Обозначения те же, что в табл. 5.

вания и отмирания их равноценны. Весенний пик листообразования завершается к концу июня, период нарастания листовой пластинки более продолжительный, он завершается на 2-3 недели позднее. В осенний период отмечен пик листообразования при уменьшении площади поверхности одного листа. Увеличение площади листовой поверхности растения происходит за счет увеличения количества листьев (сентябрь). Осенний пик листообразования и увеличения площади листовой поверхности растения способствует ускорению процесса подготовки к зиме: заложению вегетативных и генеративных органов следующего года и запасных веществ в корневище.

При оравнении ценопопуляций по способности к генеративному размножению сопоставляли в процентном отношении количество вегетирующих и цветущих пар-

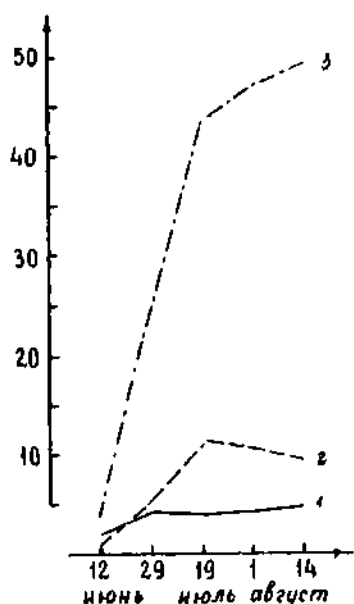


Рис. 14. Изменение интенсивности роста листовой пластинки кляйтонии копытнелистной в течение вегетационного сезона: 1 - количество листьев; 2 - площадь поверхности одного листа (см<sup>2</sup>); 3 - площадь поверхности листьев одного растения (см<sup>2</sup>); по оси абсцисс - сроки наблюдений; по оси ординат - показатели роста

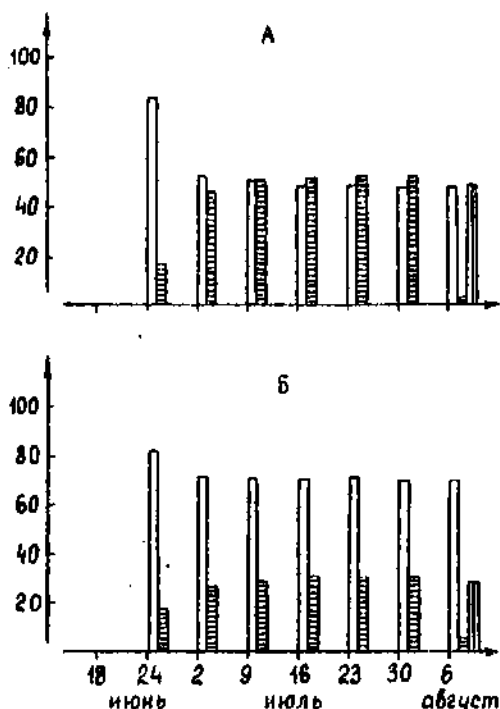


Рис. 15. Процентное соотношение вегетирующих, цветущих и отцветающих особей кляйтонии копытнелистной в разных ценопопуляциях:

А - I ценопопуляция (n=116); Б - II ценопопуляция (n=110); незатененные столбики - вегетирующие особи; столбики с поперечными штрихами - цветущие особи; столбики с продольными штрихами - отцветающие особи

циальных кустов в каждой ценопопуляции (рис. 15). Общая продолжительность цветения кляйтонии совпадает в обеих ценопопуляциях, интенсивный период цветения - июль, весенний пик листообразования завершается в июне перед цветением (рис. 14). По мере уменьшения количества цветущих экземпляров наступает период созревания семян. По способности к генеративному размножению выделяется первая ценопопуляция. В ее состав входит свыше 50% генеративных особей, что способствует наилучшему самоподдержанию ценопопуляции и дальнейшему расселению кляйтонии.

При изучении разногодичной динамики ценопопуляций (1982-1984 гг.) выявлена та же закономерность прохождения растениями определенных фаз развития, что и в сезонной динамике. Весной, в период интенсивного отрастания и листообразования, - значительная изменчивость признаков. Во второй половине июня, когда заканчивается этап основного роста и растения достигают определенных показателей, величина коэффициента вариации снижается. В осенний период, в связи с осенним пиком листообразования и отмирания листьев весенней генерации, средние значения параметров изменяются незначительно и увеличиваются коэффициенты вариации (табл. 24). Заметна периодичность процессов прироста-отмирания. В течение вегетационного сезона преобладают процессы роста, а отми-

Таблица 24

Разновидная динамика статистических параметров некоторых морфологических показателей  
ценопопуляций клычтонии копытнецовой

| Показатели                | Ценопо-<br>пуляций | Символы<br>статисти-<br>ческих<br>парамет-<br>ров | 1982 |        |        | 1983 |        |        | 1984 |       |        |
|---------------------------|--------------------|---------------------------------------------------|------|--------|--------|------|--------|--------|------|-------|--------|
|                           |                    |                                                   | 3.06 | 16.07  | 17.09  | 8.06 | 15.07  | 11.10  | 1.06 | 16.07 | 17.09  |
| Высота<br>растения,<br>см | I                  | 11m <sub>x</sub>                                  | -    | 5-19   | 6-23   | -    | 5-26   | 3-27   | 3-10 | 4-24  | 5-27.5 |
|                           |                    | M                                                 | -    | 12.2   | 15     | -    | 15.08  | 14.31  | 5.56 | 13.95 | 16.39  |
|                           |                    | +m                                                | -    | 0.31   | 0.41   | -    | 0.42   | 0.53   | 0.15 | 0.37  | 0.44   |
|                           |                    | V                                                 | -    | 24     | 26     | -    | 30     | 39     | 29   | 28    | 28     |
|                           | 2                  | 11m <sub>x</sub>                                  | -    | 2.5-19 | 3-23.5 | -    | 4.5-25 | 2.5-23 | 2-17 | 5-24  | 4-22   |
|                           |                    | M                                                 | -    | 12.6   | 15.1   | -    | 15.3   | 11.5   | 5.78 | 13.96 | 13.37  |
|                           |                    | +m                                                | -    | 0.31   | 0.36   | -    | 0.41   | 0.57   | 0.20 | 0.37  | 0.42   |
|                           |                    | V                                                 | -    | 24     | 25     | -    | 28     | 48     | 36   | 28    | 33     |
| Количество<br>листьев     | I                  | 11m <sub>x</sub>                                  | -    | 2-8    | 2-7    | 1-7  | 2-7    | 1-7    | 2-7  | 2-7   | 2-7    |
|                           |                    | M                                                 | -    | 4      | 4      | 4.78 | 4      | 3.88   | 4.27 | 4.16  | 4.09   |
|                           |                    | +m                                                | -    | -      | -      | 0.28 | 0.09   | 0.13   | 0.09 | 0.08  | 0.10   |
|                           |                    | V                                                 | -    | 24     | 26     | 63   | 26     | 36     | 24   | 22    | 26     |
|                           | 2                  | 11m <sub>x</sub>                                  | -    | 3-7    | 2-7    | 2-7  | 2-7    | 1-6    | 2-7  | 2-5   | 2-5    |
|                           |                    | M                                                 | -    | 4      | 4.2    | 4.19 | 3.89   | 2.9    | 4.0  | 3.3   | 3.3    |
|                           |                    | +m                                                | -    | 0.1    | 0.1    | 0.11 | 0.09   | 0.13   | 0.11 | 0.08  | 0.08   |
|                           |                    | V                                                 | -    | 26     | 28     | 29   | 25     | 44     | 29   | 27    | 26     |

ПРИМЕЧАНИЕ. Обозначения те же, что в табл.5.

Таблица 25

Динамика генеративного развития кляйтони копытнелистной  
разных местообитаний

| Годы | I ценопопуляция (n=114) |       |        | II ценопопуляция (n=109) |       |         |
|------|-------------------------|-------|--------|--------------------------|-------|---------|
|      | а                       | б     | в      | а                        | б     | в       |
| 1982 | 47.36                   | 54/73 | -      | 26.60                    | 29/44 | -       |
| 1983 | 54.38                   | 62/99 | +16/-8 | 43.11                    | 47/79 | +24/-10 |
| 1984 | 49.12                   | 56/84 | +9/-15 | 29.35                    | 32/45 | +17/-31 |

ПРИМЕЧАНИЕ. а - процент генеративных от всей выборки; б - числитель - число генеративных кустов, знаменатель - число генеративных побегов; в - числитель - зацветшие особи, которые не цвели в предыдущем году (+), знаменатель - цвели в прошлом году, не цветут в этом году (-).

ракия в большей мере происходят в период поздней осени. Популяции обличены по средним параметрам признаков и по характеру их варьирования. Для показателя количества листьев характерна меньшая изменчивость, чем для высоты растения. В середине вегетационного сезона наблюдается снижение коэффициента варьирования всех биоморфологических показателей.

Различия в морфологической структуре ценопопуляций кляйтони копытнелистной проявляются четче при изучении динамики развития генеративных побегов разных местообитаний (табл.25). Наиболее урожайным для кляйтони оказался 1983 г., когда в обеих ценопопуляциях отмечено увеличение числа цветущих кустов и цветonoсных побегов по сравнению с 1982 и 1984 гг. По всей видимости, это можно объяснить сравнительно теплым и влажным августом 1982 г., в результате чего растения ушли под зиму более подготовленными: с большим запасом питательных веществ в корневищах и большим числом заложенных генеративных почек на побегах, вследствие чего возросла возможность генеративного размножения.

Наибольший процент цветущих парциальных кустов отмечен в первой ценопопуляции (примерно половина учетных экземпляров). Несколько ниже процент цветущих побегов во второй ценопопуляции (30-40%). Многие кусты имеют по 2-3 цветonoса. Способность к генеративному размножению повышается, так как одни и те же кусты цветут и плодоносят в течение ряда лет. Например, цвели в 1982 и 1983 гг. в первой ценопопуляции 46 экз., это 40.35% от общего числа учетных растений, во второй ценопопуляции - 19 экз. или 17.43%. В 1983 и 1984 гг. в первой ценопопуляции цвели 47 экз. или 41.23%, во второй - 16 экз. или 14.68%. Побеги, цветущие все три года подряд, в первой популяции - 35.94%, второй - 9.17%.

Исследуя разногодичную динамику морфологической структуры ценопопуляций кляйтони копытнелистной, нам не удалось наблюдать основных этапов онтогенеза и перехода растений из одной возрастной группы в другую, т.к. ценопопуляции по этим характеристикам относительно стабильные. Кляйтония копытнелистная - вегетативно-подвижное растение, и все изменения происходят не на уровне особи, а на уровне парциальных побегов. В определенных местообитаниях численность, плотность и возрастной состав структуры ценопопуляций относительно постоянны как в течение сезона, так и в течение ряда лет; возможны флуктуации возрастного состава в зависимости от колебаний природных условий разных лет. Более благоприятными экологическими условиями для существования кляйтони копытнелистной являются условия первой ценопопуляции, в которой отмечено до 50% цветущих парциальных побегов и непрерывность цветения и плодоношения в течение ряда лет.

В результате исследований сезонной и многолетней динамики структуры ценопопуляций кляйтонии копытнелистной выявлено, что кляйтония обладает адаптивной гибкостью в различных экологических условиях в течение ряда лет.

\* \* \*

Проведенные исследования ценопопуляций интродуцентов, натурализующихся в условиях Колыского Заполярья, позволяют сделать следующие выводы.

В результате натурализации многолетних травянистых растений (*Heraclium dissectum*, *Veratrum lobelianum*, *Claytonia asarifolia*) в условиях северо-таежных фитоценозов формируется многовидовое растительное сообщество, травянистый ярус которого состоит из натурализованных и местных видов при доминировании первых.

Ценопопуляции натурализованных в условиях Крайнего Севера предпочитают достаточно увлажненные и богатые элементами питания местообитания.

В большинстве своем ценопопуляции натурализованных являются полносоставными, нормальными. Натурализовавшиеся растения способны проходить полный цикл развития с максимальным использованием короткого вегетационного периода в Заполярье, для них характерно наличие процессов вегетативного и генеративного размножения.

На основе изучения показателей изменчивости основных признаков вегетативных и генеративных органов установлено, что у всех исследованных видов уровень изменчивости вегетативных признаков выше, чем генеративных.

Морфологическая неоднородность особей во всех ценопопуляциях указывает на экологическую пластичность и адаптивные модификации натурализованных, в результате чего конкурентность их повышается и процесс внедрения в коренное растительное сообщество усиливается.

Анализ пространственного размещения особей натурализованных позволил выявить три уровня агрегированности. Для каждого скопления свойственны определенная возрастная структура, плотность, динамические процессы. Группы вегетативных и генеративных особей значительно превышают по численности семейные, т.е. в ценопопуляциях наблюдается преобладание процессов возобновления над отмиранием, что свидетельствует о высокой жизнеспособности ценопопуляций. Высокая плотность в скоплениях и доминирование взрослых вегетативных и генеративных особей затрудняет приживаемость других видов в ценопопуляциях натурализованных, повышая их устойчивость в аборигенных фитоценозах.

Пространственная структура тесно связана с характером семенного и вегетативного размножения вида. У кляйтонии преобладает вегетативное разрастание и распределение по площади более равномерно, что соответствует регулярному распределению. Для борщевика и чемерицы при доминировании семенного размножения характерны слабоцентрированные скопления.

Морфологическая структура ценопопуляций кляйтонии копытнелистной способна к адаптивной гибкости. Все изменения в морфологической структуре ценопопуляций кляйтонии как в течение сезона, так и в течение ряда лет происходят на уровне парциальных побегов. Поэтому в центральной части популяции численность, плотность и возрастной состав структуры остаются относительно постоянными.

Установлено, что ценопопуляции натурализованных интродуцентов имеют перспективу дальнейшего разрастания, распространения и приобретают возможность внедрения в другие фитоценозы северной тайги.

Использованные в исследованиях методы изучения структуры ценопопуляций позволяют охарактеризовать динамику развития фитоценоза и могут быть пригодны для целей ботанического мониторинга.

Рассматривая натурализацию интродуцентов как способность сознательно переселенных человеком растений к самовоспроизводству в новых для них местобитаниях (природных или созданных искусственно), легко заметить ее причинную двойственность, где сочетаются элементы стихийности и сознательности.

С одной стороны, проявление натурализационной активности переселяемых растений связано с адаптационными возможностями самих организмов. До прямого опыта об этих возможностях интродуктор может судить лишь предположительно, сами же они обусловлены множеством причин, не зависящих от воли человека (история становления вида, его естественный и культигенный ареалы, биоморфологические особенности и др.).

С другой стороны, натурализация интродуцентов есть одно из следствий целенаправленной деятельности человека по пространственному (а иногда и временному) перемещению диаспор растений — будь то в целях обогащения растительных ресурсов, в интересах познания и сохранения тех или иных представителей флоры или просто ради удовлетворения любознательности. Здесь уже человек сам волен выбирать, что переселять, куда и откуда, какими путями и в каких количествах. Своими действиями интродуктор многократно ускоряет естественное расселение растений, обмен между флорами стран и континентов. И как любой исследователь, вторгающийся в процессы и явления природы, он должен иметь в виду не только необходимость (или желаемость) выполнения стоящих перед ним научных и практических задач, но и ответственность за возможные нежелательные последствия своих деяний. Именно это обстоятельство прежде всего приводит нас к выводу, что изучение натурализационных способностей переселяемых растений следует признать обязательным этапом интродукционных исследований.

Натурализация интродуцентов и как процесс, и как конечный результат интродукции растений затрагивает и пограничные интересы флористики, фитоценологии, ботанической географии и многих других наук, таких как генетика популяций и экология в самом широком смысле. Возможно, как раз в силу своей "пограничности" это явление до недавнего времени ни одной из названных дисциплин не рассматривалось в качестве собственной научной проблемы (отдельные разрозненные публикации в этом плане не меняют общей картины).

Все эти только что высказанные соображения, а также обширный опыт интродукционных работ Полярного сада привели авторов к мысли о сборе и обобщении сведений по натурализации интродуцированных растений. Поставленные во "Введении" задачи они считают в основном выполненными, хотя и с различной обстоятельностью.

С максимально доступной степенью полноты учтен видовой состав интродуцентов, имеющих (или имевших в прошлом) тенденцию к натурализации на территории Ботанического сада, его экопериментальных участков и в их ближайших окрестностях. Всего за 1932-1989 гг. в интродукционный экоперимент в открытом грунте было включено до 6500 видов природной флоры. Тенденция к натурализации установлена для 488 из них, причем у растений 321 вида из 42 семейств отмечена способность к самовоспроизводству в условиях культуры (плантационная натурализация) или в природных местобитаниях (полная натурализация). Больше всего самовоспроизводящихся натурализантов оказалось среди травянистых многолетников (314 из 410) и почти одинаково малое число их в группах однолетников-двулетников (3 из 39), кустарников и деревьев (4 из 39). Для дифференциации натурализующихся растений по степени жизнеспособности и

активности потребовалось создать оригинальную шкалу уровней их жизнестойкости ("степеней натурализованности"), состоящую из 9 ступеней (позиций), которые занимает тот или иной вид.

При выявлении местонахождений натурализующихся растений установлено, что расселяются они с мест посадок преимущественно семенным путем; однако в плантационной обстановке, в посадках различного назначения и в местах регулярных или спорадических выбросов почвы и растительных остатков после перепадок и прополок значительную роль играет вегетативный способ расселения и самовоспроизводства (главным образом у корневищных, луковичных, клубневых и клубнелуковичных растений). В частности, обычными, хотя и специфически "благородными" сорняками коллекционных питомников травянистых растений наряду с размножающимися исключительно семенами водосбором железковым, маком голостебельным, крестовником субальпийским и резушкой Тяля стали лук гусиный и рябчик камчатский, для которых самосев не характерен или крайне редок.

Примечательно, что активность натурализантов в естественных фитоценозах ограничивается парковой и селитебной частями Сада (лесной пояс и часть долинной тундры Хибинских гор), преимущественно нарушенными местообитаниями, берегами и пересыхающими руслами ручьев, а за его пределами — обочинами дорог и мусорными местами. Случаи самосева или вегетативного разрастания интродуцентов в горных, а тем более в зональных тундрах пока что не установлены, хотя большинство травянистых многолетников, проявивших способность к самовоспроизводству (191 вид), в пределах своего природного ареала заходят в тундровую зону или поднимаются до альпийского пояса гор.

Совершенно новым направлением исследований явились работы по определению основных черт взаимодействия интродуцентов с аборигенной растительностью. Впервые применительно к условиям Крайнего Севера рассмотрен фитоценологический аспект натурализации, установлены тенденции изменения и этапы становления структуры фитоценозов северной тайги под влиянием натурализовавшихся интродуцентов (Зуева, 1987 и др.). Комплексный подход к проблеме позволил охарактеризовать качественные и количественные структуры ценопопуляций натурализантов; установлена взаимосвязь структуры ценопопуляций с экологическими условиями, выявлена высокая амплитуда изменчивости основных признаков вегетативных и генеративных органов натурализантов.

Полученные данные углубляют и расширяют представление по морфологической и пространственной структуре ценопопуляций натурализовавшихся интродуцентов. Изучение ценопопуляций устойчивы, имеют перспективу дальнейшего разрастания и возможность внедрения в другие участки фитоценозов северной тайги. Применяемые методы изучения структуры ценопопуляций интродуцентов, натурализующихся в условиях Хибинских гор, являются перспективными в исследовании структуры фитоценоза, позволяют полнее охарактеризовать фитоценоз и динамику его развития.

Установлено, что в условиях Крайнего Севера в результате натурализации интродуцентов формируется многовидовое растительное сообщество, состоящее из местных и натурализовавшихся видов растений при доминировании последних, т.е. происходит изменение количественного соотношения компонентов фитоценоза. Данный вывод подтверждает положение о новом виде сингенетических сукцессий, возникших недавно в результате деятельности человека, их Т.А.Работнов (1978) определил как пвазионно-антропогенные сукцессии\* (возможны в резуль-

\* В.Б.Логгинов (1988) предлагает искусственное замещение элементов растительных сообществ в результате интродукции считать самостоятельным явлением и именовать его "экологической субституцией".

тате натурализации и массового размножения растения). К примеру, на участке елово-березового редколесья, где наблюдалась полицеминантность травяного покрова (черника, герань лесная, золотарник лапландский, коостаника, голокучник трехраздельный), в результате натурализации борщевика рассеченного постепенно происходит смена доминантов. Доминирование ценопопуляций натурализующихся видов растений определяет динамику изменения фитоценозов в пространстве и времени.

Натурализация интродуцентов является одним из элементов синантропизации растительного покрова и уже поэтому нуждается во всестороннем изучении. Явление это неоднозначно по своим последствиям, и нельзя в нем видеть одни лишь негативные стороны. Наоборот, в решении таких важных проблем современности, как охранение биологического разнообразия, поддержание благоприятной для человека экологической среды, совершенно невозможно обойтись без знания интродукционных возможностей и натурализационных способностей интересующих нас конкретных видов. Изучение, анализ и учет этих сторон их активности необходимы для прогноза последствий переселения растений, а также как фактический материал, как одна из незаменимых предпосылок в конструировании биоценозов будущего (с заранее заданными свойствами).

Даже на современном, весьма несовершенном уровне наших знаний о сущности натурализационного процесса у переселяемых организмов на основе полученных нами фактов возможна выработка заключений и рекомендаций, имеющих немаловажное значение для исследований в области интродукции растений, фитоценологии, при совершенствовании ассортимента озеленительных растений, подборе новых видов полезных растений для лесных и сельскохозяйственных культур и культурценозов, а также при разработке мер по охране флоры субарктических районов и их природных экосистем. В частности, в ходе наблюдений за поведением натурализантов, нами был сделан вывод о возможности создания на Кольском Севере постоянных интродукционных самовозобновляющихся популяций ряда редких, ценных и нуждающихся в охране растений, в том числе растений "Красных книг", различного ранга (*Allium altaicum*, *Arnica montana*, *Bryhronium sibiricum*, *Centiana lutea*, *Rhodiola rosea* и др. — Андреев, 1983б), об ассортименте многолетников для пригородных зеленых зон (Андреев, 1987).

Именно фактологическую сторону настоящей работы авторы считают наиболее существенной. Натурализация растений — процесс динамичный. Его состояние, зафиксированное нами для Кировского интродукционного пункта, является своеобразным "биологическим репером" для последующих исследований. Что касается этапов натурализации предложенной схемы, то она лишь отражает сложившуюся в Полярном саду ситуацию и не претендует на всеобщность.

Книга завершена, но процесс натурализации интродуцентов на Кольском Севере и в других очагах интродукционной деятельности человека продолжается и требует дальнейшего изучения, а главное, непрерывного контроля, который в духе времени можно было бы назвать "натурализационным мониторингом". Крайне желательно, чтобы в его рамках нашли отражение микроволлюционные процессы и такие важные и сложные явления, как смена и становление консортивных связей натурализующихся растений.

АБРАМЧУК А.В., ГОРЧАКОВСКИЙ П.Л. Формирование и антропогенная деградация луговых растительных сообществ в лесостепном Зауралье. - Экология, 1980, № 1, с.22-34.

АВРОРИН Н.А. Переселение растений на Полярный Север. Эколого-географический анализ. М.-Л., Изд-во АН СССР, 1956, 286 с.

АВРОРИН Н.А. Многолетники для озеленения Крайнего Севера. - В кн.: Декоративные растения для Крайнего Севера СССР (Мурманской области и сходных с ней районов). - М.-Л., Изд-во АН СССР, 1958, с.42-103.

АВРОРИН Н.А., АНДРЕЕВ Г.Н., ГОЛОВКИН Б.Н., КАЛЫНИН А.А. Результаты интродукции травянистых растений в 1932-1956 гг. - В кн.: Переселение растений на Полярный Север. Ч.1. М.-Л., Наука, 1964, с.8-498.

АГАЕВ М.Г. Экспериментальное исследование динамики микроэволюции (на модельных популяциях автогамных культурных растений). Автореф. докт.дис. Л., изд. ВПР ВАСХИЛ, 1974, 64 с.

АГАЕВ М.Г. Акклиматизация фитоинтродуцентов и пути ее ускорения в регионах высоких широт. - В кн.: Вопросы интродукции растений на Кольском Севере. Апатиты, изд.Кольского филиала АН СССР, 1979, с.15-25.

АЙБА Г.Г. Роль интродукции в обогащении флоры. - В кн.: XV региональная научная сессия Совета ботанических садов Закавказья по интродукции и акклиматизации субтропических растений. Тез. докл. Сухуми, изд. Сухум. бот. сада АН Груз.ССР, 1979, с.4-6.

АЙБА Г.Г. Нарокохозяйственный эффект интродукции растений из южных стран мира. - В кн.: Всесоюзная конференция по теоретическим основам интродукции растений. Тез. докл. М., изд.ГБС АН СССР, 1983, с.96.

АНДРЕЕВ Г.Н. Опыт интродукции растений азиатской Арктики в Хибинах. - В кн.: Проблемы Севера. Вып.8. М., Наука, 1964, с.47-57.

АНДРЕЕВ Г.Н. Переселение растений Северо-Востока СССР на Кольский полуостров. - В кн.: Введение в культуру новых видов полезных растений в условиях Крайнего Севера. Л., Наука, 1971, с.92-98.

АНДРЕЕВ Г.Н. Задачи ботаников в охране природы Кольского полуострова - В кн.: Проблемы ботанических и почвенных исследований на Кольском Севере. Апатиты, изд.Кольского филиала АН СССР, 1972а, с.29-38.

АНДРЕЕВ Г.Н. Интродукция травянистых растений в Субарктику (по итогам исследований в предгорьях Хибин). Автореф.канд.дис. Л., изд.БИН АН СССР, 1972б, 29 с.

АНДРЕЕВ Г.Н. Об уровнях жизнестойкости интродуцентов. - В кн.: Ботанические исследования в Субарктике. Апатиты, изд.Кольского филиала АН СССР, 1974, с.61-70.

АНДРЕЕВ Г.Н. Интродукция травянистых растений в Субарктику. Л., Наука, 1975, 167 с.

АНДРЕЕВ Г.Н. Опыт изучения натурализации фитоинтродуцентов на Кольском Севере. - В кн.: Биологические проблемы Севера. Тез.докл. IX симпозиума. Ч.1. Сыктывкар, изд.Коми филиала АН СССР, 1981, с.77.

АНДРЕЕВ Г.Н. Интродукционная инвентаризация флор и натурализационная способность интродуцентов. - В кн.: Всесоюзная конференция по теоретическим основам интродукции растений. Тез. докл. М., изд. ГБС АН СССР, 1983а, с.97.

АНДРЕЕВ Г.Н. Интродукционное изучение редких и нуждающихся в охране растений в условиях Кольской Субарктики. - В кн.: Охрана генофонда природной флоры. Новосибирск, Наука, 1983б, с.157-160.

АНДРЕЕВ Г.Н. К истории коллекционных фондов растений Полярного сада. - В кн.: Ботанические исследования за Полярным кругом. Апатиты, изд.Кольского филиала АН СССР, 1985, с.5-15.

АНДРЕЕВ Г.Н. Травянистые многолетники для пригородных зеленых зон Кольского Севера. - В кн.: Декоративные растения и зеленое строительство за Полярным кругом. Апатиты, изд.Кольского филиала АН СССР, 1987, с.4-14.

АНДРЕЕВ Г.Н. Интродукция растений в условиях интенсивного освоения северных территорий. - В кн.: Проблемы комплексного использования природных ресурсов Кольского полуострова. Тез. докл. Всесоюз. конференции (г. Апатиты, 30 нояб. - 2 дек. 1989 г.). Апатиты, изд. Кольского филиала АН СССР, 1989, с. 79-80.

АНДРЕЕВ Г.Н., ЗУЕВА Г.А. О натурализации интродуцированных растений в лесах Крайнего Севера. - В кн.: Тезисы докладов VII съезда ВОО. Л., Наука, 1983, с. 383-384.

АНДРЕЕВ Г.Н., ЗУЕВА Г.А. Эколого-географическая обусловленность натурализации интродуцентов на Кольском Севере. - В кн.: Растительный покров субарктических высокогорий и проблема арктоальпийских флористических связей. Апатиты, изд. Кольского филиала АН СССР, 1984, с. 86-88.

АНДРЕЕВ Г.Н., ЗУЕВА Г.А., КОСТОЛОМОВ М.Н. Натурализация интродуцированных растений в Мурманской области. Отчет. Рукопись. Фонды Полярно-альпийского ботанического сада Кольского филиала АН СССР, Кировск, 1980, 218 с.

АНДРЕЕВ Г.Н., КОСТОЛОМОВ М.Н., КОСТРОВА Г.А. Натурализация интродуцированных растений в Полярно-альпийском ботаническом саду. - В кн.: Охрана ботанических объектов на Крайнем Севере. Апатиты, изд. Кольского филиала АН СССР, 1977, с. 101-115.

АНДРЕЕВ Г.Н., КОСТОЛОМОВ М.Н., Первая находка *Criptotaenia japonica* Nakak. (Ariaceae) в материковой части советского Дальнего Востока. - Ботан. журн., 1979, т. 64, № 7, с. 1034-1038.

АРИНУШКИНА Е.В. Руководство по химическому анализу почв. М., изд. Моск. ун-та, 1970, 487 с.

БАЗИЛЕВСКАЯ Н.А. Теории и методы интродукции растений. М., изд. Моск. ун-та, 1964, 132 с.

БАЗИЛЕВСКАЯ Н.А., МАУРИНЬ А.М. Интродукция растений. История и методы отбора исходного материала. Рига, изд. Латв. УУ, 1982, 103 с.

БАКАНОВА В.В., РУБИНА А.М. Эколого-географический анализ успешности интродукции декоративных многолетников в Донбассе. - В кн.: Всесоюзная конференция по теоретическим основам интродукции растений. Тез. докл. М., изд. ГС АН СССР, 1983, с. 290.

БАХМАТОВА М.П. Большой жизненный цикл особой чемерицы Лобеля. (*Veratrum Lobelianum*) в ценопопуляциях северо-двинской поймы. - В кн.: Возрастной состав популяций цветковых растений в связи с их онтогенезом. М., изд. МГУ, 1974, с. 196-224.

БАХМАТОВА М.П. Возрастные спектры, численность и уровень жизнестойкости ценопопуляций чемерицы Лобеля при разных формах антропогенного воздействия. - В кн.: Структура и динамика растительного покрова. М., Наука, 1976, с. 142-143.

БЕКЕТОВ А.Н. География растений. СПб, 1896, 358 с.

БЕЛИКОВ В.В. Аклиматирование и усвоение (naturalisation) растений. Русский земледелец, 1838, ч. I, № 1-3, с. 58-65, 185-190.

БЕЛОЛИПОВ И.В. Фенология и биэкологические особенности некоторых растений сем. Labiatae дикорастущей флоры Средней Азии при интродукции в условиях Ташкента. (Собщ. I). - В кн.: Интродукция и акклиматизация растений. Ташкент, Фан, 1973, вып. 10, с. 82-91.

БЕЛОЛИПОВ И.В. Опыт интродукции травянистых растений природной флоры Средней Азии (эколого-интродукционный анализ). Автореф. докт. дис. М., изд. ГС АН СССР, 1983, 48 с.

БЕРКО О.М. Про зростання разрыв-трави роїдла (*Impatiens roylei* Walp.) під Львовом. - Укр. ботан. журн., 1963, т. 20, № 1, с. 102-103.

БЕРКО О.М. Борщевник Мантегацци (*Heraclium mantegazzianum* Somn. et Lev.) в Українських Карпатах. - Укр. ботан. журн., 1964, т. 21, № 4, с. 104-106.

Биологические ресурсы суши Крайнего Севера. - Вестник АН СССР, 1972, вып. 9, с. 5-9.

БОБРОВ Е.Г. Об особенностях флоры эрратической области (один из путей формирования). - Сов. ботаника, 1944, № 2, с. 3-20.

БОБРОВ Е.Г. Об интрогрессивной гибридизации и ее значении в эволюции растений. - Ботан. журн., 1980, т.65, № 8, с.1065-1070.

БОБРОВ Е.Г. Из истории ботанических оадов Петербурга. - Ботан. журн., 1982, т.67, № 3, с.313-318.

БОГОРАД В.Б., НЕХЛЮДОВА А.С. Краткий словарь биологических терминов. М., Учпедгиз, 1963, 236 с.

Большая Советская Энциклопедия. 3-е изд. М., Сов.энциклопедия, 1974, т.17, 616 с.

БОРОДИН Е.С. К вопросу образования всходов от самосеянов некоторых видов памирских растений в Ташкенте. - В кн.: Интродукция и акклиматизация растений. Ташкент, Фан, 1970, вып.6, с.192-202.

БУРДОН И.Ф., МИХЕЛЬСОН А.Д. Словотолкователь. Объяснительный словарь 60 000 иностранных слов, вошедших в употребление в русском языке, с указанием их корней. М., Типография Ф.Иогансон, 1880, 786 с.

БАВИЛОВ Н.И. Центры происхождения культурных растений. - В кн.: Избр. тр. по прикладной ботанике, генетике и селекции. Л., Наука, 1965 (1926), т.5, с.9-107.

БАВИЛОВ П.П., МОИСЕЕВ К.А. Новые силосные растения и их значение в создании кормовой базы животноводства. - В кн.: Новые силосные растения. Сыктывкар, Коми кн. изд-во, 1966, с.15-26.

БАЙНАГИЙ И.В. Методика статистической обработки материала по семенной продуктивности растений на примере *Potentilla anser L.* - Раст. ресурсы, 1973, т.9, № 2, с.287-296.

БАЛТЕР Г., АЛЕХИН В. Основы ботанической географии. М.-Л., Биомедгиз, 1936, 715 с.

ВАРЕНИК И.П. О прорастании семян *Veratrum*. - Ботан. журн., 1960, т.45, № 9, с.1340-1342.

ВАСИЛЕВИЧ В.И. Статистические методы в геоботанике. Л., Наука, 1969, 232 с.

ВАСИЛЕВИЧ В.И. Неравномерность распределения видов в сообществе и ее количественный анализ. - В кн.: Мозаичность растительных сообществ и ее динамика. Владимир, изд. ВПИ, 1970, с.66-83.

ВАСИЛЕВИЧ В.И. Площадь выявления локального обилия и понятие о ценс-кванте. - В кн.: Количественные методы анализа растительности. Рига, изд -во Лат У, 1971, с.33-37.

ВАСИЛЕВИЧ В.И. Количественные методы изучения структуры растительности. - Ботаника, М., 1972, с.7-83. (Итоги науки и техники /ВИНИТИ; т.1).

ВАСИЛЕВИЧ В.И. Ценоквант как наименьшая пространственная единица растительного покрова. - Ботан. журн., 1973, т.58, № 9, с.1241-1251.

ВИКТОРОВ Д.П. Краткий словарь ботанических терминов. - М., Наука, 1964, 178 с.

ВИТКО К.Р., ИСТРАТИЙ А.И., РАЙЛЯН А.Ф. Сравнительная характеристика популяций *Convallaria majalis L.* в дубравах Логанештского заказника лекарственных растений (Молдавская ССР). - Раст. ресурсы, 1982, т.18, № 2, с.177-179.

ВОРОНЦОВА Л.К., ДОМАКИНА Г.А. Инвентаризация и мониторинг редких и исчезающих растительных сообществ аридных экосистем. - В кн.: Охрана редких растительных сообществ. М., изд.ВНИИ охраны природы МСХ СССР, 1982, с.32-41.

ВРИЩ Д.Л. Красивоцветущие травянистые виды Приморского края и их охрана. - Ботан. журн., 1976, т.61, № 1, с.121-130.

ВУЛЬФ Е.В. Введение в историческую географию растений. Л., Сельхозгиз, 1932, с.356.

ГАЕВСКАЯ И.С. Некоторые вопросы теории интродукции и акклиматизации растений. - В кн.: Интродукция и акклиматизация растений. Ашхабад, "Шым", 1974, вып.2, с.239-279.

ГАПУК Л.Е. Опыт самостановления морфологических признаков и динамики ценопопуляции. - В кн.: Динамика ценопопуляций растений. М., Наука, 1985, с.10-22.

ГВИНИДЗЕ Д.М. Важность интродукции растений для обогащения природной флоры. - В кн.: Всесоюзная конференция по теоретическим основам интродукции растений. Тез. докл. М., изд.ГБС АН СССР, 1983, с.102.

ГЕПТНЕР В.Г. Динамика ареала некоторых копытных и антропокультурный фактор (материалы к проблеме ареала). - В кн.: Вопросы географии. Сб.48. Охрана природы. Биogeография. М., Географгиз, 1960, с.24-54.

ГОЛОВКИН Б.Н. Самосев интродуцированных растений в Полярно-альпийском ботаническом саду. - Бюл.ГБС, 1961, вып.41, с.22-26.

ГОЛОВКИН Б.Н. Переселение травянистых многолетников на Полярный Север. Эколого-морфологический анализ. Л., Наука, 1973, 268 с.

ГОЛОВКИН Б.Н. История интродукции растений в ботанических садах. М., Изд-во МГУ, 1981, 128 с.

ГОЛОВКИН Б.Н. Культурный ареал растений. М., Наука, 1988, 184 с.

ГОЛУБЕВ В.Н., МАСЛОВА И.И. Интродукция редких и эндемичных растений Крыма и их эколого-биологические особенности в условиях культуры. Ялта, изд. Гос.Никит.ботан.сада, 1987, 231 с.

ГОРЧАКОВСКИЙ П.Д. Тенденции антропогенных изменений растительного покрова Земли. - Ботан.журн., 1979, т.64, № 12, с.1697-1714.

ГОРЧАКОВСКИЙ П.Д., ЗУЕВА В.Н. Возрастная структура и динамика малых изолированных популяций уральских эндемичных астрагалов. - Экология, 1984, № 3, с.3-11.

ГОРЧАКОВСКИЙ П.Д., ПЕНКОВА Н.А. Проблема синантропизации естественного растительного покрова и ее освещение в работах польских ботаников. - Ботан. журн., 1975, т.60, № 1, с.118-128.

ГРЕЙТ-СМИТ П. Количественная экология растений. М., Мир, 1967, 359 с.

ГРИГОРЬЕВА Н.М. Возрастная и пространственная структура ценопопуляций *Medicago falcata* L. Автореф. канд.дис. М., изд.МТИ, 1975, 24 с.

ГРИГОРЬЕВА Н.М., ЗАУТОЛЬНОВА Л.Б., СМЕРНОВА О.В. Особенности пространственной структуры ценопопуляций некоторых видов растений. - В кн.: Ценопопуляции растений (развитие и взаимоотношения). М., 1977, с.20-36.

ГРОДЗИНСКИЙ А.М. Ценотические исследования в ботанических садах и их значение в решении задач охраны растительного мира. - Бюл. ГБС, 1975, вып.95, с.23-28.

ГРОССТЕЙМ А.А. О распространении по Кавказу субтропических однодольных пришельцев - сорняков. Баку, Изд-во АН Азерб.ССР, 1939, 77 с.

ГУРСКИЙ А.В. Основные итоги интродукции древесных растений в СССР. М.-Л., Изд-во АН СССР, 1957, 303 с.

ГУСЕВ О. Стратегия обогащения природы. - Охрана и охотничье хозяйство, 1975, № 2, с.1-3.

ГУСЕВ Ю.Д. Натурализация американских растений в бассейне Финского залива. - Ботан.журн., 1964, т.349, № 9, с.1262-1271.

ГУСЕВ Ю.Д. Изменение руперальной флоры Ленинградской области за 200 лет. - Ботан.журн., 1968, т.53, № 11, с.1569-1579.

ГУСЕВ Ю.Д. Обзор рода *Amaranthus* L. в СССР. - Ботан.журн., 1972, т.57, № 5, с.457-467.

ДАВИТАЛЕЗЕ М.Ю. Восточноазиатские элементы в адвентивной флоре Аджарии. - Известия Батум.ботан.сада, 1974, вып.20, с.63-72.

ДАЛЬ В.И. Толковый словарь живого великорусского языка. Т.2. М., изд. М.О.Вольфа, 1881, 779 с.

ДЕКАНДОЛЬ А. Местопроисхождение возделываемых растений. СПб, изд. К.Риккера, 1885, с.490.

ДЖАВАХИШВИЛИ А.Н. Бакурианский высокогорный ботанический сад. (Справочник). Тбилиси, Мецниереба, 1970, 246 с.

ДОБРЮЧАЕВА Д.М. Новая адвентивная рослина - ксименезия энцелиовидная (*Ximenesia encelioides* Sav.) на Украине. - Укр.ботан.журн., 1958, т.15, № 3, с.87-89.

ДОБРЫНИН А.Л., НЕДОЛУЖКО В.А. Натурализация *Robinia pseudacacia* в Приморском крае. - Бюл.ГБС, 1983, вып.128, с.49-51.

ДОРОГОСТАЙСКАЯ Е.В. Сорные растения Крайнего Севера СССР. Л., Наука, 1972, 172 с.

ДРУЖИНИНА О.А., МЯЛО Е.Т. Охрана растительного покрова Крайнего Севера. М., Агропромиздат, 1990, 176 с.

ЖАМБА Г.В. Натурализация борщевика сибирского. - В кн.: Тезисы докладов III Всесоюзной конференции молодых исследователей ботанических садов СССР по прикладной ботанике и интродукции растений, М., изд.ГБС АН СССР, 1973, с.20-21.

ЖУКОВА Л.А. Изменение возрастного состава дубовика чернистого *Deschampsia caespitosa* Р.В. под влиянием выпаса. - Бюл.науки, 1967, № 8, с.66-72.

ЖУКОВСКИЙ П.М. Культурные растения и их сорощи. Л., Колос, 1964, 792 с.

ЖУКОВСКИЙ П.М. Мировой генофонд растений для селекции. Мегacentры и эндемичные микрогенцентры. Л., Наука, 1970, 87 с.

ЗАВАДСКИЙ К.М. Учение о виде. Л., Изд-во ЛГУ, 1961, 254 с.

ЗАВАДСКИЙ К.М. Вид и видообразование. Л., Наука, 1968, 404 с.

ЗАЙЦЕВ Г.Н. Методика биометрических расчетов. М., Наука, 1973, 256 с.

ЗАЛЕВСКАЯ Е.М., КОВАЛЕВА Н.А. Травянистые растения инорайонных флор, интродуцированные Ботаническим садом АН УзССР. Ташкент, Фан, 1986, 88 с.

ЗАМЯТИН Б.Н. О терминах и понятиях в работе по интродукции и акклиматизации растений. - Ботан. журн., 1971, т.56, № 8, с.1095-1103.

ЗАУТОЛЬНОВА Л.Б. Развитие клонов и некоторые черты пространственной структуры ценопопуляций *Potentilla glaucescens* Willd. ex Schlecht. - Ботан. журн., 1974, т.59, № 9, с.1302-1310.

ЗАУТОЛЬНОВА Л.Б. Неоднородность строения ценопопуляций во времени и пространстве (на примере *Alysium lepenae* Adams.) - Ботан.журн., 1976, т.61, № 2, с.187-196.

ЗАУТОЛЬНОВА Л.Б. Анализ ценопопуляций как метод изучения антропогенных воздействий на фитоценоз. - Ботан.журн., 1977, т.62, № 12, с.1767-1779.

ЗАУТОЛЬНОВА Л.Б., СМЕРНОВА О.В. Возрастная структура ценопопуляций многолетних растений и ее динамика. - Журн.общ.биологии, 1978, т.39, № 6, с.849-858.

ЗАУТОЛЬНОВА Л.Б., ЖУКОВА Л.А., ШОРИНА Н.И. Особенности популяционной жизни растений. - В кн.: Популяционные проблемы в биогеоценологии. - М., Наука, 1986, с.24-59.

ЗЛОБИН Ю.А. Фитоценотическая обусловленность морфогенеза растений. - В кн.: Биология, экология и взаимоотношения ценопопуляций растений. М., Наука, 1982, с.17-21.

ЗЛОБИН Ю.А. Морфологический подход в ценопопуляционных исследованиях. - В кн.: Тезисы докладов УП делегатского съезда Всесоюзного ботанического общества (г.Донецк, 11-14 мая 1983 г.). Л., Наука, 1983, с.141-142.

Значение консортивных связей в организации биогеоценозов. Пермь, изд. ПТТИ, 1976, 314 с. (Ученые зап. ПТТИ, т.150).

ЗУЕВА Г.А. К биологии клитонии копытнелистной. - В кн.: Проблемы рационального использования биологических ресурсов Севера. Сыктывкар, изд.Комп. филиала АН СССР, 1979а, с.23-24.

ЗУЕВА Г.А. Влияние натурализации интродуцентов на парцеллярную структуру фитоценоза. - В кн.: Богатство флоры - народному хозяйству. М., Наука, 1979б, с.47-49.

ЗУЕВА Г.А. К биологической неоднородности ценопопуляций чемерицы Лобеля. - В кн.: Эколого-географические изменения растений при интродукции в Субарктику. Апатиты, изд.Кольского филиала АН СССР, 1983а, с.59-66.

ЗУЕВА Г.А. О биологической структуре ценопопуляций клычковой копытнелистой - натурализанта Хибинских гор. - В кн.: Биологические проблемы Севера. Магадан, изд.ДВНЦ АН СССР, 1983 б, с.80.

ЗУЕВА Г.А. К изучению биоморфологической структуры ценопопуляций борщевика рассеченного. - В кн.: Ботанические исследования за Полярным кругом. Апатиты, изд.Кольского филиала АН СССР, 1985, с.63-70.

ЗУЕВА Г.А. Сезонная динамика морфологической структуры ценопопуляций клычковой копытнелистой. - В кн.: Почвенно-ботанические исследования в Кольской Субарктике. Апатиты, изд.Кольского филиала АН СССР, 1986, с.24-34.

ЗУЕВА Г.А. Особенности биоморфологической и пространственной структуры ценопопуляций интродуцентов, натурализовавшихся в условиях Кольского Севера. Дис.канд.биол.наук. Воронеж, 1987, 162 с.

ЗУЕВА Г.А., ДОКТЕВА Т.Н., ЛУКЬЯНОВА Л.М. Особенности биологии и газоборона клычковой копытнелистой в Хибинах. - Бюл.ГБС, 1984, вып.134, с.59-62.

ЗУЕВА Г.А., ЛУКЬЯНОВА Л.М. Особенности развития ассимилирующих органов у клычковой копытнелистой и их способность к фотосинтезу. - В кн.: Биологические проблемы Севера. Тез.докл. VIII симпозиума. Апатиты, 1979, с.108-109.

ИЛЬМИНСКИЙ А.П. Растительность земного шара. М.-Л., Изд-во АН СССР, 1937, 458 с.

ИЛЬМИНСКИЙ Н.Г. Понятие "активности видов" и его место среди методов изучения растительного покрова. - В кн.: Растительный покров антропогенных местообитаний. Ижевск, изд.Удмурт. ГУ, 1988, с.25-36.

КАЗАКОВ Л.А. Возобновительная способность как показатель адаптивного потенциала древесных интродуцентов. - В кн.: Всесоюзное совещание "Адаптация организмов к условиям Крайнего Севера". Тез.докл. Таллин. Изд-во АН ЭССР, 1964, с.65-68.

КАМЫШЕВ Н.С. К классификации антропохоров. - Ботан. журн., 1959, вып.44, № 11, с.1613-1616.

КАРПИСОНОВА Р.А. Оценка успешности интродукции многолетних по данным визуальных наблюдений. - В кн.: Тезисы докладов VI делегатского съезда ВБО. Л., Наука, 1970, с.175-176.

КЕРН Э.Э. О достижениях Франции в области натурализации древесных пород. - Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции, 1929, т. XX, с.413-430.

КОЖЕВНИКОВА С.К. О некоторых видах сличившихся растений на Южном берегу Крыма. - Ботан. журн., 1967, т. 52, № 9, с.1346-1350.

КОЖЕВНИКОВА С.К. О распространении в Крыму адвентивного растения *Aquilegia vulgaris* L. - В кн.: Материалы второй научной конференции молодых ученых Крыма. Симферополь, Крым, 1968, с.10-12.

КОЛАКОВСКИЙ А.А. Растительный мир Колхиды. М., Изд-во МГУ, 1961, 460 с.

КОМАРОВ В.Л. Учение о виде у растений. Страница из истории биологии. - М.-Л., Изд-во АН СССР, 1944, 245 с.

КОМИР З.В. Интродукция декоративных травянистых растений природной флоры Кавказа в условиях Северо-Востока Украины. Автореф. канд. дис. Киев, изд. ЦРБС АН УССР, 1985, 23 с.

КОРЧАГИН А.А. Видовой (флористический) состав растительных сообществ и методы его изучения. - В кн.: Полевая геоботаника. М.-Л., Наука, 1964, вып. 3, с.39-62.

КОСТИНА В.А. Каталог сосудистых растений территории Полярно-альпийского ботанического сада. Апатиты, изд. КНЦ АН СССР, 1988, 31 с.

КОСТОЛОМОВ М.Н. Обзор конкретной флоры окрестностей поселка Большое Поле Ленинградской области. - В кн.: Флористические исследования и зеленое строительство в Мурманской области. Апатиты, изд. Кольского филиала АН СССР, 1975, с.63-72.

КОСТОЛОВОМ М.Н. К разработке классификации гемифитов по экогенетическим признакам. Понятие и термины структурной флористики и биотипа. (Принят). Апатиты, изд.Кольского филиала АН СССР, 1980, 27 с.

КРЮЧКОВ В.В. Крайний Север: проблемы рационального использования природных ресурсов. М., Мысль, 1973, 184 с.

КРЮЧКОВ В.В. Чуткая Субарктика. М., Наука, 1976, 137 с.

КРЮЧКОВ В.В. Север: природа и человек. Перспективы освоения. М., Наука, 1979, 128 с.

КУЗНЕЦОВ Н.И. Некоторые результаты акклиматизации и натурализации растений, Крѣвским Ботаническим садом полученные. - Тр.Ботан.сада Импер.Юрьев. ун-та, 1900, т.I, вып.I, с.38-40.

КУШНОВ А.И. Введение в географию культурных растений. М., Наука, 1975, 296 с.

КУРДЮМЧУК Л.Е. Об изменчивости морфологических признаков лотика в питомнике и природных условиях. - Бюл.ГБС, 1982, № 126, с.41-45.

КУХАРЧЕВА Л.В., ЛАПШИНА Т.В. Полезные травянистые растения природной флоры. Справочник по итогам интродукции в Белоруссии. Минск, Наука и техника, 1986, 214 с.

ЛАДЧИК П.А., СИДНЕВА С.В. Оценка перспективности интродукции древесных растений с данными визуальных наблюдений. - В кн.: Опыт интродукции древесных растений. М., Наука, 1973, с.7-68.

ЛЕВИНА Р.Е. Способы распространения плодов и семян. М., Изд-во МГУ, 1957, 356 с.

ЛОДНИКОВ В.Б. Интродукционная оптимизация лесных культурценозов. Киев, Наук.думка, 1988, 164 с.

ЛУКС Ю.А. К вопросу о терминологии и методике искусственного переноса растений в природных экосистемах. - Ботан.журн., 1981, т.66, № 7, с.1051-1056.

ЛЮБАРСКИЙ Е.Л. Морфологическое исследование наземного войника (*Salama-grostis epigeios*) в популяциях. - Биол.науки, 1970, № 6, с.63-68.

ЛЮБАРСКИЙ Е.Л. Морфоструктурный анализ ценопопуляции. - В кн.: Количественные методы анализа растительности. Материалы IV Всесоюз.совещ. Уфа, изд. Башкирского филиала АН СССР, 1974, с.221-224.

ЛЮБАРСКИЙ Е.Л. Принципы и методы исследования морфоструктуры ценопопуляций. - В кн.: Структура ценопопуляций. Казань, Изд-во Казан.ун-та, 1975, с.3-16.

ЛЮБАРСКИЙ Е.Л. Ценопопуляция и фитоценоз. Казань, Изд-во Казан.ун-та, 1976, 157 с.

ЛЮБАРСКИЙ Е.Л. К изучению ценологических популяций. - В кн.: Биология, экология и взаимоотношения ценопопуляций растений. М., Наука, 1982, с.41-44.

ЛЮБАРСКИЙ Е.Л., ПОЛУЯНОВА В.И. К исследованию неоднородности ценопопуляций наземно-ползучих растений. - Биол.науки, 1974, № 2, с.61-65.

ЛЮБАРСКИЙ Е.Л., ПОЛУЯНОВА В.И. О сезонной динамике морфоструктуры ценопопуляций лотика ползучего. - В кн.: Структура ценопопуляций. Казань, Изд-во Казан.ун-та, 1975, с.68-77.

ЛЮБАРСКИЙ Е.Л., ПОЛУЯНОВА В.И. О явлении осенней морфоструктурной конвергенции ценопопуляций клевера ползучего и вербейника монетчатого. - Экология, 1983, № 6, с.61-62.

ЛЮБАРСКИЙ Е.Л., ПОЛУЯНОВА В.И. Популяционно-экологические исследования вегетативно-подвижных растений. - В кн.: Популяционная экология растений. М., Наука, 1987, с.28-31.

ЛЮБИМЕНКО В.Н. Императорский Никитский сад и акклиматизация растений. - Зап.Никит.ботан.сада, 1913, вып.5, с.25-45.

ДЯБЧИНСКО В.М., БОРТНЯК Н.Н. О массовом распространении *Radix vegetalis* (Ehrh.) Agardh. (Rovenskoe) в лесах зеленой зоны г.Киева. - В кн.: Интродукция и акклиматизация растений. Киев, Наук.думка, 1988, вып.9, с.17-21.

МАЖИДУЕ А.А., МАКСИМОВА Г.В. Самосевы у интродуцированных европейско-азиатских растений в Готаньчском саду АН УзССР. - В кн.: Интродукция и акклиматизация растений. - Ташкент, Фан, 1974, вып. II, с.32-36.

МАТМЕДИРЗАЕВ М.М. Структура популяций на контакте ареалов близких видов и проблема интроспективной гибридизации растений. Сообщ. I. Фенетика и генетика природных популяций растений. Махачкала, изд. Даг. фил. АН СССР, 1978, с.34-48.

МАЛЧЕВ В.П. Теоретические основы акклиматизации. Л., Сельхозгиз, 1933, 168 с.

МАМАЕВ С.А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений (на примере сем. Pinaceae на Урале). М., Наука, 1972, 283 с.

МАТКОВ М.В. Агрофитоценология. Наука о полевых растительных сообществах. Казань, Изд-во Казан. ун-та, 1972, 270 с.

МАТКОВ М.В. К вопросу о пространственных взаимоотношениях в популяциях древесных растений. - В кн.: Структура и организация популяций. Казань, Изд-во Казан. ун-та, 1965, с.102-110.

МАРЧЕНКО А.А. Биологические особенности и кормовые достоинства борщевика Сосновского (*Heracleum sosnowskyi* Manden.). Автореф. канд. дис. Л., изд. БИН АН СССР, 1954, 17 с.

МЕДВЕДЕВ П.М. Важнейшие экологические условия и растительность в центральной части Хибинского горного массива (Хибин). Дис. канд. биол. наук. Кировск, изд. Полярно-альп. ботан. сада, 1955, 405 с.

МОРОЗОВА Г.А. Самосев восточно-азиатских растений в Батумском ботаническом саду. - Бюл. ИТС, 1957, вып. 29, с.25-31.

НАСИМОВИЧ А.А. Некоторые общие вопросы и итоги акклиматизации наземных животных. - Зоол. журн., 1961, т. 40, № 7, с.957-970.

НЕКРАСОВ В.И. Некоторые теоретические вопросы формирования интродукционных популяций лесных древесных пород. - Лесоведение, 1971, № 5, с.26-31.

НЕКРАСОВ В.И. Актуальные вопросы развития теории акклиматизации растений. М., Наука, 1980, 102 с.

НИКОЛАЕВ И.И. Последствия непредвиденного антропогенного расселения водной фауны и флоры. - В кн.: Экологическое прогнозирование. М., Наука, 1979, с.76-98.

НИЩЕНКО А.А. К характеристике некоторых новых растительных ассоциаций наших лесов. - Вестн. ЛГУ, 1963, т. 9(2), с.27-41.

НОВИКОВ В.П. Diaspory, распространения муравьями (мирмекохория). - Учен. зап. ЛГУ, 1939, вып. 25, с.71-75.

ОКТАБЕРИВА Н.Б., ТИХОМИРОВ В.Н., ЧИЧЕВ А.В. Новые материалы к характеристике адвентивной флоры Московской области. - Научные доклады высшей школы, Биол. науки, 1978, вып. 12, с.89-94.

ПАВЛЕНОВ Е.И. Роль антропогенных изменений в формировании растительного покрова. - В кн.: Тезисы докладов VI делегат. съезда ВБО. (Киев, 12-17 сент. 1978 г.). Л., Наука, 1978, с.33.

ПЕТЕРМАН И., ЧИРНЕР В. Интересна ли ботаника? М., Мир, 1979, 198 с.

ПЕТРОВСКИЙ В.В. Синузизм как формы совместного существования растений. - Ботан. журн., 1961, т. 46, № 11, с.1615-1626.

ПОЛУЖНОВА В.И. Исследование морфоструктуры ценопопуляций наземно-ползучих растений. - В кн.: Тезисы докладов XI Международного ботанического конгресса. Л., Наука, 1975, с.572.

ПОЛУЖНОВА В.И. К изучению сезонной динамики морфологической структуры калвера ползучего и лугового чая в условиях разной эксплуатации луговых сообществ. - В кн.: Экология, экология и взаимоотношения ценопопуляций растений. М., Наука, 1982, с.105-108.

Понятия, термины, методы и оценка результатов работы по интродукции растений. М., Изд. ГЕС АН СССР, 1971, II с.

ПОПОВ М.Г. Географо-морфологический метод систематики и гибридизационные процессы в природе. - Тр. по прикл. ботанике, генетике, селекции, 1927, т.17, вып.1, с.221-290.

ПОЖКУРАТ А.П. Особенности ценопопуляций горпинета весеннего по географическим провинциям СССР. - В кн.: Биология, экология и взаимоотношения ценопопуляций растений. М., Наука, 1982, с.49-52.

Проблемы изучения адвентивной флоры СССР. М., Наука, 1989 136 с.

ПРОТОПОПОВА В.В. Адвентивні рослині лісостепу і степу України. - Киев, Наук.думка, 1973, 192 с.

РАБОТНОВ Т.А. Биологические наблюдения на субальпийских лугах Северного Кавказа. - Ботан. журн., 1945, т.30, № 4, с.167-177.

РАБОТНОВ Т.А. Чемерица. - В кн.: Кормовые растения сенокосов и пастбищ СССР. М.-Л., 1950а, ч.1, с.607-616.

РАБОТНОВ Т.А. Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии. - В кн.: Проблемы ботаники. Л., 1950б, т.1, с.465-483.

РАБОТНОВ Т.А. Определение возрастного состава популяций видов в сообществе. - В кн.: Полевая геоботаника. М.-Л., 1964, т.3, с.132-145.

РАБОТНОВ Т.А. Некоторые вопросы изучения ценологических популяций. - Бюл. МОИП. Отд. биол., 1969, т.74, № 1, с.141-149.

РАБОТНОВ Т.А. Об инвазиях растений. - Бюл. МОИП. Отд. биол., 1978а, т.83, № 5, с.78-83.

РАБОТНОВ Т.А. Фитоценология. М., Изд-во МГУ, 1978б, 384 с.

РЕГЕЛЬ Р.З. О колонизации растений в Петербургской губернии. - Тр. Санкт-Петербург. о-ва естествоиспытателей. Отд. ботан. СПб, 1866, т.19, с.8-17.

РЕЙМЕРС Н.Ф. Природопользование. Словарь-справочник. М., Мысль, 1990, 637 с.

РОМАНОВИЧ В.В. О натурализации растений. - Вестн. Ярослав. ун-та, 1973, вып.2, с.122-125.

РОТОВ Р.А. О натурализации растений. - В кн.: Всесоюзная конференция по теоретическим основам интродукции растений. Тез. докл. М., изд. ГЕС АН СССР, 1983, с.73.

РУСАНОВ Ф.Н. Теория и опыт переселения растений в условиях Узбекистана. Ташкент, Фан, 1974, 41 с.

РЫСИН Л.П., РЫСИНА Г.П. Опыт популяционного анализа лесных сообществ. - Бюл. МОИП. Отд. биол., 1966, т.71, № 1, с.84-94.

РЯБОВА Н.В. О проблеме "интродуцированное растение - сорняк" (на примере жимолости японской). - В кн.: Всесоюзная конференция по теоретическим основам интродукции растений. Тез. докл. М., изд. ГЕС АН СССР, 1983, с.125.

РЯБОВА Н.В. Интродуцированные растения и проблема новых сорняков. - В кн.: Проблемы изучения синантропной флоры СССР, М., Наука, 1989, с.6-8.

САБЛИНА Т.Б. Непредвиденные последствия акклиматизации млекопитающих. - В кн.: Экологическое прогнозирование. М., Наука, 1979, с.62-75.

СЕРДЮКОВ Б.В. Декоративные травянистые растения дикорастущей флоры Кавказа. Тбилиси, Мецниереба, 1972, 212 с.

СИСУРА И.И. Природная флора Средней Азии - источник интродукции растений на Украине. Киев. Наук. думка, 1975, 222 с.

СИСУРА И.И., НЕЧИТАЙЛО В.А., ПОГРЕБЕННИК В.И. Роль ботанических садов и заповедников в деле активной охраны редких и исчезающих видов растений. - Тез. докл. Всесоюз. совещ. по пробл. охраны генофонда и управления экосистемами в заповедниках степных и пустынных зон (Аскания-Нова, 21-25 мая 1984 г.) М., 1984, с.54-58.

- СКВОРЦОВ А.К. Новые данные об адвентивной флоре Московской области.  
Ч.1. - Бюл. ГЭС, 1973а, вып.87, с.5-11.
- СКВОРЦОВ А.К. Новые данные об адвентивной флоре Московской области.  
Ч.2. - Бюл. ГЭС, 1973б, вып.88, с.30-35.
- СКВОРЦОВА Л.С. Натурализация растений крымской флоры в Киеве. - В кн.: Всесоюзная конференция по теоретическим основам интродукции растений. Тез. докл. М., изд. ГЭС АН СССР, 1983, с.309.
- СКОТТ П. Причины и следствия интродукции чужеземных видов. - Охота и охотничье хозяйство, 1967, № 5, с.16-17.
- СКРИПЧИНСКИЙ В.В. Пути и методы сохранения генофонда редких и исчезающих видов местной флоры. - Бюл. ГЭС, 1975, вып.95, с.35-42.
- СКРИПЧИНСКИЙ В.В. Сохранение редких видов растений в искусственно воссоздаваемых сообществах. - Бюл. ГЭС, 1976, вып.100, с.66-67.
- Словарь ботанических терминов. Киев, Наук.думка, 1984, 308 с.
- Словарь иностранных слов. М., Сов.энциклопедия, 1964, 784 с.
- Словарь общегеографических терминов. Т.2, М., Прогресс, 1976, 394 с.
- СМИРНОВА О.В. Онтогенез и возрастные группы осоки волосистой (*Carex pilosa* Scop.) и сныти обыкновенной (*Aegorodium podagraria* L.). - В кн.: Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений. М., Наука, 1967, с.100-113.
- СМИРНОВА О.В. Численность и возрастной состав популяций некоторых компонентов травяного покрова дубрав. - В кн.: Вопросы морфогенеза цветковых растений и строения их популяций. М., Наука, 1968, с.155-182.
- СМИРНОВА О.В. Объем счетной единицы при изучении ценопопуляций растений различных биоморф. - В кн.: Ценопопуляции растений. (Основные понятия и структура). М., Наука, 1976, с.72-81.
- СМИРНОВА О.В. Динамика ценопопуляций на протяжении интервалов времени разного порядка на примере сныти. - В кн.: Ценопопуляции растений. Развитие и взаимоотношения. М., Наука, 1977, с.57-74.
- СМОЛЬСКИЙ Н.В. К проблеме интродукции новых силосных растений для сельского хозяйства Белоруссии. - В кн.: Новые кормово-силосные растения. Минск, Наука и техника, 1965, с.17-32.
- СОБОЛЕВСКАЯ К.А. Интродукция растений как путь сохранения и воспроизводства полезных видов природной флоры. - Бюл. ГЭС, 1975, вып.95, с.29-34.
- СОБОЛЕВСКАЯ К.А. Исчезающие растения Сибири в интродукции. Новосибирск, Наука, 1984, 221 с.
- СОКОЛОВ С.Я. Современное состояние теории акклиматизации и интродукции растений. - Тр. ГИН АН СССР, Сер.6, 1957, вып.5, с.9-32.
- СТАРИКОВА В.В. Методика изучения семенной продуктивности растений на примере эспарцета песчаного *Onobrychia arenaria*. - Ботан. журн., 1963, т.48, № 5, с.696-698.
- СУМЧЕВ В.Н. Терминология основных понятий фитоценологии. - В кн.: Избр. тр. Т.3. Л., Наука, 1975, с.305-313.
- СУХОМИРОВ Г.И. Итоги акклиматизации и реакклиматизации охотничьих животных в Хабаровском крае. - В кн.: Вопросы производства охотоведения Сибири и Дальнего Востока. Иркутск, 1970, с.241-249.
- ТАЛИЕВ В.И. Флора Крыма и роль человека в ее развитии. - Тр. о-ва испытателей природы при Харьк. ун-те. Харьков, 1901 (1900), т.35, с.107-338.
- ТАЛИЕВ В.И. Человек как ботанико-географический фактор. - Научное обозрение, 1902, № II, с.42-61.
- ТАХТАДЖАН А.Л. Система магнолиофитов. Л., Наука, 1987, 439 с.
- ТИХОМИРОВ Б.А. Основные этапы развития растительности Севера СССР в связи с климатическими колебаниями и деятельностью человека. - Бюл. МОИП. Отд. биол., 1962, т.67, вып.1, с.34-58.

ТИХОМИРОВ Б.А., ДОРОГОСТАЙСКАЯ Е.В. Проникновение новых растений во флору Арктики в связи с развитием сельского хозяйства. - Изв.АН СССР, Сер.биол., 1957, № 5, с.601-610.

ТИХОМИРОВ В.Н. Актуальные задачи изучения адвентивных и синантропных растений. - В кн.: Проблемы изучения адвентивной флоры СССР. М., Наука, 1989, с.3-5.

ТИХОМИРОВ В.Н., ГУБАНОВ И.А., НОВИКОВ В.С. и др. О новых и редких растениях флоры Владимирской области. - Науч.докл.высш.школы. Биол.науки, 1970, № 12, с.48-53.

ТОПОРОВА Н.А. Особенности пространственной организации и взаимоотношений ценопопуляций длинокорневищных растений. - В кн.: Биология, экология и взаимоотношения ценопопуляций растений. М., Наука, 1982, с.140-143.

ТРУЛЕВИЧ Н.В. Сравнительная характеристика изменений растительного покрова и динамика популяций основных видов сухостепных пастбищ Иссык-Кульской и Нарынской котловин. - Бюл.МОИП. Отд.биол., 1962, т.67, № 4, с.48-61.

ТРУЛЕВИЧ Н.В. К методике определения возрастного состава *Stipa baicalensis* Roshev. - В кн.: Структура и динамика растительного покрова. М., Наука, 1976, с.159-160.

ТРУЛЕВИЧ Н.В. Эколого-фитоценоотические основы интродукции растений природной флоры СССР. Автореф.докт.дис. М., Изд.ГЭС АН СССР, 1983, 44 с.

ТРУЛЕВИЧ Н.В. О сочетании растений природной флоры СССР в экспозициях ГЭС АН СССР. - Бюл.ГЭС, 1984, вып.130, с.7-11.

УРАНОВ А.А. Жизненное состояние вида в растительном сообществе. - Бюл. МОИП. Отд.биол., 1960, т.65, вып.3, с.77-92.

УРАНОВ А.А. Из итогов популяционно-онтогенетических исследований. - В кн.: Возрастной состав популяций претковых растений в связи с их онтогенезом. М., Изд-во МПИ, 1974, с.3-9.

УРАНОВ А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов. - Биол.науки, 1975, № 2, с.7-34.

УРАНОВ А.А. Вопросы изучения структуры фитоценозов и видовых ценопопуляций. - В кн.: Ценопопуляции растений. Развитие и взаимоотношения. М., Наука, 1977, с.8-20.

УРАНОВ А.А., ГРИГОРЬЕВА Н.М. К теории фитогенного поля. - В кн.: Структура и динамика растительного покрова. М., Наука, 1976, с.116.

УРАНОВ А.А., ГРИГОРЬЕВА Н.М., ЗАУТОЛЬНОВА Л.Б. и др. Неравномерность размещения особей как источник познания истории и динамики ценопопуляций. - В кн.: Количественные методы анализа растительности. Материалы IV Всесоюз. совещ. Уфа, изд.Башкирского филиала АН СССР, с.217-221.

УРАНОВ А.А., СМЕРНОВА О.В. Классификация и основные черты развития популяций многолетних растений. - Бюл.МОИП. Отд.биол., 1969, т.74, № 1, с.119-134.

УДРА И.Ф. Расселение растений и вопросы палео- и биогеографии. Киев, Наук.думка, 1988, 200 с.

УДРА И.Ф. Характер, типы и основные пути митраций семенных растений. - Ботан.журн., 1989, т.74, № 10, с.1423-1432.

ФИЛИПОВА Л.Н. Каталог коллекции видов местной флоры на питомниках Подляно-альпийского ботанического сада. Апатиты, изд.Кольского филиала АН СССР, 1987, 25 с.

ФЛОРЯ В.Н. Интродукция и акклиматизация растений в Молдавии (лекарственные, витаминные, медоносные). - Клишнев, Штиинца, 1967, 296 с.

ХАЙРЕТДИНОВ С.С. Морфологическая изменчивость *Allium obliquum* L. - В кн.: Редкие и исчезающие виды полезных растений Башкирии и пути их охраны. Уфа, изд.Башкирского филиала АН СССР, 1982, с.68-74.

ХАРКЕВИЧ С.С. Полезные растения природной флоры Кавказа и их интродукция на Украине. Киев, Наук.думка, 1966а, 302 с.

ХАРКЕВИЧ С.С. Натурализация растений природной флоры Кавказа в Киеве. - Бюл.ГЭС, 1966б, вып.61, с.3-8.

ХАРКЕВИЧ С.С. Основные черты становления дальневосточного очага аллентизации флоры и синантропизации растительности. - В кн.: Проблемы изучения адвентивной флоры СССР. М., Наука, 1989, с.88-81.

ЦАРИК И.В. Влияние выпаса на ценопопуляционную структуру кустарничково-травяного яруса *Piceetum myrtillosum*. - Укр.ботан.журн., 1984, т.41, № 6, с.28-33.

Ценопопуляции растений. Основные понятия и структура. М., Наука, 1976, 215 с.

ЧЕРЯПАНОВ С.К. Сосудистые растения СССР. Л., Наука, 1981, 509 с.

ЧЕРКЕЗИШВИЛИ Т.С. Материалы по размножению самосевом некоторых декоративных цветочных растений. - В кн.: Вопросы интродукции растений и зеленого строительства, вып.6(75). - Тбилиси, Мецниереба, 1972, с.42-43.

ЧЕШНОВОВ Н.И. Дикie животные меняют адреса. Теория и практика акклиматизации. М., Мысль, 1989, 219 с.

ЧОПЛИК В.И. Флористическое картирование и изменение флоры Украины. - В кн.: Тезисы докладов VI делегатского съезда ВГО. (Кишинев. 12-17 сент. 1978 г.). Л., Наука, 1978, с.314.

ШАВРОВА Л.А. Патогенная микрофлора интродуцированных растений Полярно-альпийского ботанического сада. - В кн.: Интродукционные исследования на Кольском полуострове. Апатиты, изд.Кольского филиала АН СССР, 1976, с.93-125.

ШАВРОВА Л.А. Паразитные грибы интродуцированных растений в условиях Кольского полуострова. Л., Наука, 1989, 151 с.

ШАЛЫТ М.С. Методика изучения морфологии подземной части отдельных растений и растительных сообществ. - В кн.: Полевая геоботаника. М., Наука, 1960, т.2, с.369-489.

ШЕЛКОВ Г.Н. Интродукция и акклиматизация растений. М., Сельхозиздат, 1963, 488 с.

ШОРИНА Н.И., СМЕРНОВА О.В. Возрастные спектры ценопопуляций некоторых эфемероидов в связи с особенностями их онтогенеза. - В кн.: Ценопопуляции растений. Основные понятия и структура. М., Наука, 1976, с.166-200.

ШУМИЛОВА Л.В. Фитогеография. Томск, Изд-во Том.ун-та, 1979, 239 с.

ЭЛТОН Ч. Экология нашествий животных и растений. М., Изд-во иностр.лит., 1960, 230 с.

ЭРЕНФЕЛД Д. Природа и люди. М., Мир, 1973, 254 с.

ЮРЧЕВ Б.А. Географические популяции видов как объект флористики. - В кн.: Тезисы докладов УП Делегатского съезда ВГО. Л., Наука, 1983, с.58.

ЯБРОВА-КОЛАКОВСКАЯ В.С. Адвентивная флора Абхазии. Тбилиси, Мецниереба, 1977, 64 с.

ЯРОШЕНКО П.Д. Геоботаника. М., Просвещение, 1969, 200 с.

ANGEVINE M.W. Variations in the demography of natural populations of the wild strawberries *Fragaria vesca* and *F.virginiana*. - Ecology, 1983, vol. 71, N 3, p.959-974.

ANDERSON E. Introgressive hybridization. - Biol.Rev., 1953, vol.28, N 3, p.280-307.

ARCHIBALD E.A. Plant populations. I.A new application of Neyman's contagious distribution. - Ann.Bot., 1948, N 12, p.221-235.

BARKHAM J.P. Population dynamics of the wild daffodil (*Narcissus pseudonarcissus*). I.Clonal growth seed reproduction, mortality and the effects of density. - Ecology, 1980a, vol.68, N 2, p.607-633.

BARKHAM J.P. Population dynamics of the wild daffodil (*Narcissus pseudonarcissus*). II.Changes in number of shoots and flowers, and the effect of bulb depth on growth and reproduction. - Ecology, 1980b, vol.68, N 2, p.635-664.

- BOSCAWEN A. Natural regeneration at the high beeches. - *Garden. J.R. Hortio. Soc.* 1980, vol.105, N 2, p.57-59.
- BOUVIER R. Les migrations vegetales. Paris, Flammarion ed., 1946, 308 p.
- CANDOLLE ALPH. de. Geographie botanique raisonnee. Paris, 1855, vol.1-2, 1365 p.
- CAPPOLETTI C. Beobachtungen über das Einpflanzen und Weiterentwicklung fremder Arten in natürlichen Pflanzengesellschaften. - *Mitt. Ostalpin-Dinarisch. pflanzensoz. Arbeitsgemeinschaft.* 1962, N 2, S.3-7.
- CLOS D. De la naturalisation et de l'acclimatation des vegetaux. - *La Belgique hort.* 1865, p.51-62.
- COTTAM G., CURTIS J., CANATA A. Some sampling characteristics of a series of aggregated populations. - *Ecology*, 1957, vol.38, N 4, p.610-622.
- CIWIKLINSKI E. Die Einwanderung der synanthropen Art *Impatiens parviflora* DC. in die natürlichen Pflanzengesellschaften. - *Acta Bot.Slov.* 1978, A 3, S.17-34.
- DÖRR E. Wandlungen der Flora Südschwabens. Neue und verschollene Arten im Allgäu und in dessen Vorland. - *Ber.Naturf. Ges. Augsburg*, 1968, N 22.
- EVANS F.C. The influence of size of quadrat on the distributional patterns of plant populations. - *Contr. Lab.Verteb.Biol.Univ.Nich.*, 1952, N 54, p.1-15.
- FALIŃSKI J.B. Stages of neophytism and the reaction of neophytes to other components of the community. - *Mater.Zakl.fitosoz.Stos.U.W. - Warsz., Bialow.*, 1968, N 25.
- FALIŃSKI J.B. Synanthropisation of Plant Cover. - In: *II.Synanthropic Flora and Vegetation of towns connected with their natural condition history and function. Mater.Zakl.fitosoz. Stos.U.W. - Warsz., Bialow.* 1971, N 27.
- FARRIS M.A., SCHAAL B.A. Morphological and genetic variation in ecologically central and marginal populations of *Rumex acetosella* L. (*Polygonaceae*). - *Amer.J.Bot.*, 1983, vol.70, N 2, p.246-255.
- FLAHAULT CH. La naturalisation et les plantes naturalisees en France. - *Bull. Soc.Bot.Fr.*, 1899, vol.46, p.91-108.
- GALINIS V. Geltionžiedžio puikumo - *Mimulus luteus* Benth. paplitimas Lietuvoje TSR. - *Mokslo darbai. Vilniaus valst.ped.inst.*, 1958, N 7, p.165-168.
- GOODALL D.W. Objective methods for the classification of vegetation. I.The of positive interspecific association. - *Aust.J.Bot.*, 1953, N 1, p.39-63.
- GOODALL D.W. Objective methods for the classification of vegetation. II.Fidelity and indicator value. - *Aust.J.Bot.*, 1953, N 1, p.434-456.
- GOODALL D.W. Point quadrat method for the analysis of vegetation. The treatment of data for tussock grasses. - *Aust. J.Bot.*, 1953, N 1, p.457-461.
- GOODALL D.W. Objective methods for classification of vegetation. III.An essay in the use of factor analysis. - *Aust. J.Bot.*, 1954, N 2, p.304-324.
- GOODALL D.W. Objective methods for the classification of vegetation. IV.Patterrn and minimal area. - *Aust.J.Bot.*, 1961, N 9, p.162-196.
- GREIG-SMITH P. The use of random and contiguous quadrats in the study of the structure of plant communities. - *Ann.Bot.*, 1952, N 16, p.293-316.
- GREIG-SMITH P. The use of paterus analysis in ecological investigations. - In: *Recent advens in botany. Toronto*, 1961, N 2, p.1354-1358.
- GREIG-SMITH P. Quantitative plant ecology. London, 1964, p.5-348.
- HARPER J.L. The population biology of plants. London, Academic press, 1977, 892 p.
- HAYEK A. Flora von Steiermark. 1908-1911, B.1.
- HEALY A.J. The adventive flora of New Zealand. - *Proc.Grassland Soc.South Afr.*, 1978, N 13, p.11-14.

HOLGATE M.W., WACE W.M. The influence of man on the floras and faunas of southern islands. - Polar.Res., 1961, vol.10, N 68, p.475-493.

HOLUB J., JIRÁSEK V. Zur Vereinheitlichung der Terminologie in der Phytogeographie. - Pol.Geobot.Phytotax, 1967, N 2 (1), S.69-113.

HYDE H., WADE A. Welsh flowering plants. - Cardiff, 1934.

JALAS J. Hemerobe und hemerochore Pflanzenarten. Ein terminologischer Reformversuch. - Acta Soc.F.Fl.Fenn., 1955, T.72, N 11, S.1-15.

JOVET P. Planets adventices et naturalisées du Sud-Ouest de la France. - Boissieram, 1971, vol.19, p.305-318.

KERSHAW K.A. The use of cover and frequency in the detection of pattern on plant communities. - Ecology, 1957, vol.38, p.291-299.

KERSHAW K.A. Quantitative ecological studies from Landmannahellir, Iceland. I. Eriophorum angustifolium. - Ecology, 1962, vol.50, p.163-169.

KORNÁŠ J. Remarks on the analysis of a synanthropic flora. - Acta Bot. Slov., 1978, A 3, p.385-393.

KRAUS G. Geschichte der Pflanzeneinführungen in europäischen botanischen Gärten. Leipzig, Verl. W.Engelmann, 1894, 73 S.

KREH W. Zur Begriffsbildung und Namengebung in der Adventivfloristik. - Mitt.Flor.-Soz. Arbeitsgem., N.F., 1957, H.6/7, S.90-95.

KUZMANOV B.A., KOZUHAROV S.I. Aliens in the Bulgarian flora. - Boissiera, 1971, vol.19, p.319-327.

LAMIC. Recherches sur les plantes naturalisées dans le Sud-Ouest de la France. - Ansci.nat.Bordeaux, 1885, p.8-12.

LINKOLA K. Studien über den Einfluß der Kultur auf die Flora in den Gegenden nördlich vom Ladogasee. - Acta Soc. F.Fl.Fenn., 1916, vol.45, N 1.

MILES J. Experimental establishment of new species from seed in Callunetum in northeast Scotland. - Ecology, 1974, vol.62, N 2, p.527-551.

NAUDIN CH. Reflexions au sujet de la naturalisation des plantes. - Revue hort., 1882, p.282.

FLANCHON G. Des modifications de la flore de Montpellier. Montpellier, 1864, 20 p.

RAJAGOPAL T., PANIGRAHI J. Aliens naturalised in the flora of Allaha-bad. - Proc.Nat.Acad.Sci.India, 1965, B.35, N 4.

RAPP A. Flora der Umgebung Lemsals und Laudohns. Riga, 1895, 94 S.

RIKLI M. Richtlinien der Pflanzengeographie. - Fpertschr. Naturw.Forsch., 1911, Band.3, S.213-321.

RIKLI M. Geography der Pflanzen. - In: Handbuch der Naturwissenschaften. Jena, 1934, B.4.

ROUSSEAU C. Histoire, habitat et distribution de 220 plantes introduites au quebec. - Natur.canad., 1968, vol.95, N 1, p.49-169.

SCHROEDER F.G. Zur Klassifizierung der Anthropochoren. - Vegetatio, 1969, vol.16, H.5-6, S.225-238.

SCHROEDER F.G. Zu den Statusangaben bei der floristischen Kartierung Mitteleuropas. - Gott.Flor.Rundbriefe, 8 Jahrg., 1974, H.3, S.69-92.

SERNANDER R. Zur Morphologie und Biologie der Diasporen. - Nova Acta Reg.Soc.Sci.Upsal., 1927, vol. extra ord., S.3-104.

SIMMONS H.G. Om hemerofila växter. - Bot. Not., 1910, p.137-155.

SJÖGREN E. Recent changes in the vascular flora and vegetation of the Azores Islands. - Mem.Soc.Brot., 1973, vol.22, p.5-453.

SUKOPP H. Neophyten in natürlichen Pflanzengesellschaften Mitteleuropas. - Ber. deutsch.bot.Ges., 1962, Bd.75, H.6, S.193-205.

- THELLUNG A. La flore adventice de Montpellier. - Bull. Soc. Lang. Georg. 1910, t.33, 1-er trim., 32 p.
- THELLUNG A. La flore adventice de Montpellier. Cherbourg, 1912, 728 p.
- THELLUNG A. Die in Mitteleuropa kultivierten und verwilderten Aster - und Helianthus-arten nebst einem Schlüssel zur Bestimmung derselben. - Allg. bot. Zeitschr., 1913, N 6-9, 24 S.
- THELLUNG A. Pflanzenwanderungen unter dem Einfluß des Menschen. - Bot. Jahrb., 1915, Bd.35, Beibl. 16, S.37-66.
- THELLUNG A. Kulturpflanzen-Eigenschaften bei Unkräutern. Zürich, Verl. Rascher et Co, 1925, 17 S.
- THELLUNG A. Die Entstehung der Kulturpflanzen. München, Verl. Freising, 1930, 91 S.
- TOUCHY. Sur l'herborisation faite le 10 Juin aux bois de la Moure et au port Juvenal, et dirigée par M.M. Chatin et Touchy. - Bull.Soc.bot.Fr., 1857, IV, p.592-593.
- TUTIN T.G. Cryptotaenia DC. - Flora Europaea, 1968, vol.2, p.352.
- WALTER H. Einführung in die allgemeine Pflanzengeographie Deutschlands. Jena, 1927.
- WEBER B. Grundriss der biologischen Statistik für Naturwissenschaftler, Landwirte und Mediziner, 3 überarb. und erw. Aufl. - Jena, Fischer, 1957, 466 S.
- WICHT M.L. Creeping invasion of the "green cancers.". - Afr. wild Life, 1971, vol.25, N 1, p.11-14.
- WOODHEAD T.W. Classification of alien plants according to origine. - Naturalist, 1906, april 1, p.124-127.

СПИСОК ИНТРОДУЦИРОВАННЫХ РАСТЕНИЙ,  
ИМЕЮЩИХ ТЕНДЕНЦИЮ К НАТУРАЛИЗАЦИИ  
В ПОЛЯРНО-АЛЬПИЙСКОМ БОТАНИЧЕСКОМ САДУ

В настоящий список включены данные исследований Г.Н.Андреева за 1954-1989 гг. и Г.А.Зуевой за 1975-1989 гг. При составлении перечня видов авторы с благодарностью учли сообщения о самосевах интродуцентов, полученные в разные годы от Н.А.Аврорина, Б.Н.Головкина, М.Х.Качурина, Л.И.Качуриной, Т.А.Козупеевой, М.Н.Костоломова, Н.А.Миняева, Т.Г.Тамберг и З.Г.Улле, а также сведения, которые содержатся в картотеке ежегодных фенологических наблюдений за развитием переселенных травянистых растений Полярно-альпийского ботанического сада (фенологи-наблюдатели: А.Я.Мишкина в 1930-1940-е годы, А.А.Кальнин в 1940-1950-е гг., Т.И.Ляпина и О.А.Корабельникова в 1960-1970-е гг., Г.Ф.Архипова и Л.А.Новикова в 1970-1980-е гг.). Данные о натурализации деревьев и кустарников уточнены по Л.А.Казакову (1984, устное сообщение 1990).

Растения в списке расположены в алфавитном порядке семейств и по алфавиту родов и видов внутри семейств, объем которых принят по А.Д.Тахтаджяну (1987), а названия видов флоры СССР - по С.Н.Черепанову (1981).

В таблице приняты следующие обозначения:

Графа 1. Звездочка перед названием вида означает принадлежность его к флоре СССР.

Графа 2. Обозначения жизненных форм:

- одн - однолетник;
- дв - двулетник;
- мн - многолетник;
- роз.гм - розеточный гемикриптофит;
- эп.гм - эпикотильный (безрозеточный) гемикриптофит;
- крц.гф - корневищный геофит;
- лук.гф - луковичный геофит;
- клуб.гф - клубневой геофит;
- к/лук.гф - клубнелуковичный геофит;
- хф - хамефит;
- кч - кустарничек;
- к - кустарник;
- д - дерево.

Графа 3. Шифры обозначений эколого-географических категорий даны по Н.А.Аврорину (1956) и Г.Н.Андрееву (1975).

I. По северному и верхнему пределам распространения растений в природе:

- А - заходят в тундровую зону и альпийский пояс гор;
- Б - заходят в таежную зону, среднегорный и альпийский пояса;
- В - не идут севернее и выше широколиственно-лесной зоны и пояса;
- Г - заходят в зону и пояс степей и полупустынь;
- Д - не выходят из области средиземноморского климата и субтропической зоны;

ор - ореофит облигатный (обитатель исключительно горных районов).

В случаях несовпадения групп зонального и горновысотного распространения для факультативных ореофитов верхний предел их поднятия в горы указан в скобках.

II. По широтно-зональным северным и южным пределам распространения в природе:

- I - только в тундровой зоне;
- 2 - от тундровой до таежной;
- 3 - от тундровой до широколиственно-лесной;
- 4 - от тундровой до степной;
- 5 - от тундровой зоны до области средиземноморского климата;
- 6 - от тундровой до субтропической зоны;
- 7 - от тундровой до тропической;
- 8 - только в таежной;
- 9 - от таежной до широколиственно-лесной;
- 10 - от таежной до степной;
- 11 - от таежной зоны до области средиземноморского климата;
- 12 - от таежной до субтропической зоны;
- 13 - от таежной до тропической;
- 14 - только в широколиственно-лесной;
- 15 - от широколиственно-лесной до степной;
- 16 - от широколиственно-лесной зоны до области средиземноморского климата;
- 17 - от широколиственно-лесной до субтропической зоны;
- 18 - от широколиственно-лесной до тропической;
- 19 - только в степной;
- 20 - от степной зоны до области средиземноморского климата;
- 21 - от степной до субтропической зоны;
- 22 - от степной до тропической;
- 23 - только в области средиземноморского климата;
- 24 - от области средиземноморского климата до субтропической зоны;
- 25 - от области средиземноморского климата до тропической;
- 26 - только в субтропической.

Знак "?" или название конкретной страны означает, что недостаток имеющихся сведений не позволяет отнести данный вид к определенной эколого-географической группе. Буква "К" означает распространенность вида в культуре.

#### Графа 4.

- П - прямой преднамеренный занос (посадки при создании географических и других экспериментально-демонстрационных участков, коллекционных и декоративных парковых экспозиций);
- Н - прямой непреднамеренный занос (на учтенные при посадках "растения-получики");
- Б - непреднамеренный не прямой занос через интродукционные питомники и культивируемые посадки иного типа ("беглецы из культуры");
- З - стихийный занос инорайонных растений из неизвестных источников.

#### Графа 5.

- к - расселение вегетативным путем (клубы);
- с - расселение семенным путем (самосев);
- "+" - способ расселения не установлен.

#### Графа 6.

- I - самосев не отмечен, но растения устойчиво и длительно сохраняются в посадках среди естественной растительности и в экспозициях без последующего ухода; способности к плодоношению или вегетативной подживности не отмечено;

- 2 - то же, но растения способны хотя бы к нерегулярному плодono-  
шению или вегетативной подвижности в посадках среди естествен-  
ной растительности и в экспозициях;
- 3 - наличие самосева в условиях питомника или посадок иного типа;  
способности самосева к самовозобновлению и вегетативной под-  
вижности не отмечено;
- 4 - наличие самовозобновляющегося самосева или устойчивого клонovo-  
го потомства в условиях питомников или искусственных (культур-  
ных) фитоценозов иного типа;
- 5 - то же на интродукционных площадках или в посадках (декоратив-  
ных, лесных, сельскохозяйственных и т.п.), оставленных без ухо-  
да среди естественной растительности ("одичавший искусствен-  
ный фитоценоз", Марков, 1972);
- 6 - растения самостоятельно возобновляются семенным или вегетатив-  
ным путем (имеют местную самоподдерживающуюся популяцию) на  
мусорных местах;
- 7 - то же в нарушенных природных местообитаниях (обочины дорог,  
канав, питомников, тропы и другие преобразованные под антропо-  
генным воздействием участки парковой территории Сада;
- 8 - то же в ненарушенных природных ценозах (за счет их неполноцен-  
ности, без вытеснения местных растений);
- 9 - растения-пришельцы вытесняют представителей аборигенной фло-  
ры в природных местообитаниях.

Графа 7. Указаны годы начала и окончания интродукционного испытания  
или только начала, если испытание растений данного вида продолжается. Звез-  
дочка означает, что к 1990 году сохранились растения первоначального образца  
(это не исключает возможности одновременного наличия других образцов, вве-  
денных в эксперимент в последующие годы, в том числе и растений местной ре-  
продукции). В других случаях в опытных посадках 1989 года имелись только  
растения более позднего происхождения.

| Семейство, вид                                          | Жизненная форма | Эколого-географическая группа | Форма (путя и способ) заноса | Средства рас-селения | Степень кату-ризации | Годы интродук-ционного опы-тания |
|---------------------------------------------------------|-----------------|-------------------------------|------------------------------|----------------------|----------------------|----------------------------------|
| I                                                       | 2               | 3                             | 4                            | 5                    | 6                    | 7                                |
| <b>Alliaceae</b>                                        |                 |                               |                              |                      |                      |                                  |
| *Allium altaicum Pall.                                  | лук. рф         | B op                          | III                          | C                    | 4                    | 1934                             |
| *A. strobiliferum Schrenk                               | "               | A op                          | I                            | C                    | 4                    | 1937*                            |
| *A. schoenoprasum L.s.l.                                | "               | A <sub>4</sub>                | III                          | КС                   | 4,5,7                | 1934                             |
| *A. victorialis L.                                      | "               | A op                          | III                          | КС                   | 4,5,7,8              | 1934                             |
| <b>Amaryllidaceae</b>                                   |                 |                               |                              |                      |                      |                                  |
| *Galanthus nivalis                                      | "               | B <sub>14</sub> (B op)        | I                            | Х                    | 4                    | 1956*                            |
| <b>Apiaceae (Umbelliferae)</b>                          |                 |                               |                              |                      |                      |                                  |
| *Aegopodium alpestre L.                                 | крш. рф         | A <sub>2</sub>                | III                          | КС                   | 4,5,6,7              | 1934-1962                        |
| *A. podagraria L.                                       | "               | B <sub>11</sub>               | ЕЗН                          | К                    | 4,5,6,7              | 1934-1954                        |
| *Angelica gnolinii (DC.) M. Pimen.                      | роз. рф         | A <sub>3</sub>                | I                            | C                    | 3                    | 1947                             |
| *Astrantia maxima Pall.                                 | крш. рф         | A op                          | ЕЗН                          | КС                   | 4,5,7                | 1940                             |
| *Bupleurum longifolium L. subsp. aureum (Fisch.) Soa    | роз. рф         | B <sub>10</sub> (A op)        | I                            | К                    | I                    | 1934*                            |
| *Carum carvi L.                                         | "               | A <sub>5</sub>                | ЕЗН                          | C                    | 4,5,6,7              | 1934                             |
| *Chaerophyllum aureum L.                                | "               | B <sub>16</sub>               | III                          | C                    | 3(4)                 | 1949*                            |
| *Conioselinum tataricum Goffm.                          | "               | A <sub>4</sub>                | I                            | C                    | 3(4)                 | 1947*                            |
| *Cuminum cyminum L.                                     | ОДН-ДЗ-МН       | D <sub>23</sub> (K)           | I                            | C                    | 4                    | 1962*                            |
| *Eryngium alpinum L.                                    | крш. рф         | A op                          | I                            | К                    | 2,4                  | 1939*                            |
| *Heraclium diascantum Ledeb.                            | роз. рф         | B <sub>10</sub>               | III                          | C                    | 4,5,6,7,9            | 1933*                            |
| *H. freyianum Somm. et Lev.                             | "               | A op                          | I                            | C                    | 4                    | 1956*                            |
| *H. lanatum Michx. subsp. Fisch. asiaticum (Hiroe) Hara | "               | A <sub>2</sub>                | III                          | C                    | 4,7                  | 1952*                            |

| I                                                  | 2      | 3                   | 4  | 5  | 6         | 7         |
|----------------------------------------------------|--------|---------------------|----|----|-----------|-----------|
| * <i>Heracleum sosnowskyi</i> Manden.              | poz.rm | B op                | BI | C  | 4,5,6,7,9 | 1949      |
| * <i>H. stevenii</i> Manden.                       | "      | B op                | II | C  | 3         | 1949*     |
| * <i>H. trachyloma</i> Fisch. et Mey.              | "      | B op                | BI | C  | 4,7       | 1939*     |
| <i>H. villosum</i> Fisch.                          | "      | BI                  | II | C  | 3         | 1939*     |
| * <i>Laserpitium latifolium</i> L.                 | "      | BI                  | II | C  | 3         | 1956*     |
| * <i>Ligusticum alatum</i> (Sieb.) Spreng.         | кpm.rp | A op                | II | C  | 4,5       | 1935*     |
| * <i>L. bultenii</i> Fernh.                        | poz.rm | A <sub>3</sub>      | II | C  | 4         | 1947*     |
| * <i>Myrrhis odorata</i> (L.) Scop.                | "      | A <sub>3</sub>      | BI | C  | 4,5,6,7   | 1941      |
| <i>Osmorhiza depauperata</i> Phil.                 | "      | B <sub>9</sub>      | BI | C  | 4         | 1979*     |
| * <i>Pimpinella rhodantha</i> Boiss.               | "      | A op                | II | C  | 4         | 1939*     |
| * <i>P. saxifraga</i> L.                           | "      | A <sub>4</sub>      | II | C  | 4         | 1939-1955 |
| <u>Asparagaceae</u>                                |        |                     |    |    |           |           |
| * <i>Convallaria majalis</i> L.                    | кpm.rp | BI (A op)           | II | K  | 4         | 1934*     |
| * <i>C. transcaucasica</i> Utkin ex Grossh.        | "      | B op                | II | K  | 4         | 1930      |
| * <i>Polygonatum multiflorum</i> (L.) All.         | "      | BI                  | II | K  | 4         | 1953*     |
| * <i>P. odoratum</i> (Mill.) Druce                 | "      | BI                  | II | K  | 4         | 1934*     |
| <u>Asphodelaceae</u>                               |        |                     |    |    |           |           |
| <i>Bulbine annua</i> Willd.                        | оm     | D <sub>26</sub> (K) | II | C  | 3         | 1947      |
| <u>Asteraceae (Compositae)</u>                     |        |                     |    |    |           |           |
| * <i>Achillea impatiens</i> L.                     | кpm.rp | BI                  | BI | C  | 4,7       | 1948*     |
| * <i>A. millefolium</i> L.                         | "      | A <sub>5</sub>      | BI | CK | 4,5,6,7   | 1940      |
| * <i>A. ptarmica</i> L.                            | "      | BI                  | BI | C  | 4,5,7     | 1946      |
| * <i>Achyrophorus maculatus</i> (L.) Scop.         | poz.rm | BI (A op)           | BI | C  | 4,7       | 1950*     |
| * <i>A. uniflorus</i> (Vill.) Bluff et Fingerh.    | "      | A <sub>1</sub>      | II | C  | 4         | 1957*     |
| * <i>Adenostyles rhombifolia</i> (Adam.) M. Fimez. | poz.rm | A op                | BI | C  | 4,5,7,8   | 1946      |
| <i>Antennaria leucippii</i> Pors.                  | кpm.rp | A <sub>1</sub>      | II | CK | 4         | 1964*     |

| I                                                         | 2                 | 3                      | 4   | 5  | 6       | 7        |
|-----------------------------------------------------------|-------------------|------------------------|-----|----|---------|----------|
| <i>A. rhodantha</i> Sukrad.                               | poz. rw           | B <sub>15</sub>        | II  | CK | 4, 7    | 1956 *   |
| * <i>Anthemis arvensis</i> L.                             | OMH - MB          | B <sub>11</sub>        | 3   | C  | 3       | 1970 - 8 |
| * <i>Arnica alpina</i> (L.) Olin                          | zn. rw            | A <sub>2</sub>         | III | C  | 4       | 1965 *   |
| * <i>A. amplexicaulis</i> Nutt.                           | rpm. rñ           | B <sub>11</sub>        | II  | C  | 3(4)    | 1966     |
| * <i>A. chamissonis</i> Less.                             | "                 | B <sub>8</sub> (A op)  | III | CK | 4, 7    | 1950     |
| * <i>A. frigida</i> C.A. Mey. et Iljin                    | "                 | A <sub>1</sub>         | II  | C  | 4       | 1959     |
| * <i>A. longifolia</i> Eaton                              | "                 | A op                   | III | CK | 4, 5, 7 | 1950 *   |
| * <i>A. montana</i> L.                                    | poz. rw           | B <sub>14</sub> (A op) | III | C  | 4, 5, 7 | 1933 *   |
| * <i>A. nevadensis</i> A. Gray                            | poz. rw - rpm. rñ | B <sub>11</sub>        | II  | C  | 3       | 1969     |
| * <i>A. parryi</i> A. Gray                                | "                 | A op                   | II  | C  | 3       | 1969 *   |
| * <i>A. sachalinensis</i> (Regel) A. Gray                 | rpm. rñ           | B <sub>8</sub>         | III | K  | 4, 5, 7 | 1933     |
| * <i>Artemisia arctica</i> Less.                          | poz. rw           | A <sub>1</sub>         | II  | C  | 4       | 1958 *   |
| * <i>A. tilesii</i> Ledeb.                                | "                 | A <sub>1</sub>         | II  | K  | 2       | 1959 *   |
| * <i>A. vulgaris</i> L.                                   | "                 | A <sub>5</sub>         | III | C  | 4       | 1947 *   |
| * <i>Aster sibiricus</i> L.                               | rpm. rñ           | B <sub>9</sub>         | II  | CK | 4       | 1960     |
| * <i>A. subintegerrimus</i> (Trautv.)<br>Ostenf. et Rezv. | "                 | A <sub>2</sub>         | III | CK | 4, 5, 7 | 1947 *   |
| <i>Bellis coerulescens</i> Coss. et Bol.                  | poz. rw           | B op                   | II  | C  | 3       | 1966 *   |
| * <i>B. perennis</i> L.                                   | "                 | B <sub>16</sub> (A op) | III | C  | 4, 5, 7 | 1934     |
| * <i>Calceola hastata</i> L.                              | rpm. rñ           | B <sub>9</sub> (A op)  | III | K  | 4, 5    | 1934 *   |
| * <i>Calendula officinalis</i> L.                         | OMH - MB          | B <sub>13</sub> (K)    | II  | C  | 3       | 1940     |
| * <i>Centaurea fischeri</i> Willd.                        | rpm. rñ           | A op                   | II  | K  | 4       | 1939     |
| * <i>C. huetii</i> Boiss.                                 | "                 | B op                   | II  | K  | 3       | 1964 *   |
| * <i>C. jacea</i> L.                                      | poz. rw - rpm. rñ | B <sub>10</sub>        | III | C  | 7       | 1965     |
| * <i>C. kotchyana</i> Heuff.                              | rpm. rñ           | A op                   | II  | K  | 4       | 1939 *   |
| * <i>C. mollis</i> Waldst. et Kit.                        | "                 | B op                   | II  | K  | 3       | 1964 *   |
| * <i>C. montana</i> L.                                    | "                 | A op                   | III | CK | 4, 5, 7 | 1940     |

| I                                          | 2             | 3                      | 4    | 5  | 6       | 7         |
|--------------------------------------------|---------------|------------------------|------|----|---------|-----------|
| *Chamomilla recutita (L.) Rauschert        | ОДЖ           | B <sub>13</sub> (A op) | II   | C  | 4       | I936-I946 |
| *Cirsium obvallatum (Rieb.) Fisch.         | pos.rw-kpm.rp | B op                   | H    | K  | 2       | I937      |
| *Doronicum altaicum Pall.                  | pos.rw        | A op                   | ВНII | C  | 4,5,7,8 | I934*     |
| *D.austriacum Jacq.                        | "             | B <sub>16</sub> (B op) | ВН   | C  | 4,7     | I966      |
| D.cataractarum Widder.                     | "             | B op                   | ВН   | C  | 4,7     | I938*     |
| D.grandiflorum Lam.                        | "             | A op                   | ВН   | C  | 4,7     | I939*     |
| *D.macrophyllum Fisch. ex Hornem.          | "             | A op                   | ВН   | C  | 4,7     | I956*     |
| *D.oblongifolium DC.                       | "             | A op                   | ВН   | C  | 4,7     | I939*     |
| *D.pardalianches L.                        | "             | B op                   | II   | C  | 4       | I938      |
| D.plantagineum L.                          | "             | B op                   | II   | C  | 4       | I939*     |
| Erigeron arcticus Rovy                     | "             | A <sub>1</sub>         | II   | C  | 4       | I968-I986 |
| *E.aureantiacus Regel                      | "             | A op                   | ВН   | C  | 4,7     | I937      |
| *E.borealis (Vierh.) Simm.                 | "             | A <sub>1</sub>         | ВН   | C  | 4,7     | I964*     |
| E.coulteri Port. et Coult.                 | "             | B op                   | II   | K  | 4       | I954*     |
| E.multiradiatus Benth. et Hook.            | "             | A op                   | II   | C  | 4       | I939*     |
| *Hieracium aurantiacum L.                  | "             | B <sub>14</sub> (A op) | ВН   | CR | 4,5,7   | I947*     |
| *Homogyne alpina (L.) Cass.                | kpm.rp-pos.rw | A op                   | ВН   | CR | 4,5,7,8 | I956*     |
| *Inula britannica L.                       | kpm.rp        | B <sub>11</sub>        | II   | K  | 4       | I936*     |
| *Leucanthemopsis alpina (L.)<br>Reywood    | pos.rw        | A op                   | II   | C  | 4       | I938*     |
| L.stratum (L.) Jacq.                       | "             | A op                   | II   | C  | 4       | I939*     |
| *Leucanthemum subalpinum (Schur)<br>Tzvel. | "             | A op                   | ВН   | C  | 4,5,7   | I971      |
| *L.vulgare Lam.                            | "             | B <sub>11</sub> (A op) | ВН   | C  | 4,5,7   | I933      |
| *L.waldsteini (Sch. Bip.) Pouzar           | "             | A op                   | ВН   | C  | 4,5,7   | I954      |
| *Ligularia altaica DC.                     | "             | A op                   | II   | C  | 4       | I934*     |
| *L.calthifolia Maxim.                      | "             | B <sub>14</sub> (A op) | II   | K  | 4       | I947      |
| L.persica Boiss.                           | "             | B op                   | II   | C  | 4       | I940*     |

| I                                           | 2             | 3                      | 4  | 5  | 6         | 7         |
|---------------------------------------------|---------------|------------------------|----|----|-----------|-----------|
| *L.sibirica (L.) Cass.                      | pos.rw        | E <sub>10</sub>        | II | K  | I         | 1934-1984 |
| *Matricaria hookeri (Sch.Bip.) Ozer.        | "             | A <sub>2</sub>         | EU | C  | 4         | 1969-1983 |
| *M.maritima L.                              | ONB-DB        | E <sub>9</sub>         | EU | C  | 4         | 1947-1978 |
| *M.perforata Merat                          | "             | A <sub>5</sub>         | II | C  | 3         | 1939-1964 |
| *Petasites amplius Kitam.                   | KPM.rp        | E <sub>9</sub>         | II | K  | 4         | 1967 *    |
| *Petasites radiatus (J.P.Gmel.)<br>Toman    | pos.rw-KPM.rp | A <sub>4</sub>         | II | K  | 2(4)      | 1937-1938 |
| *Prenanthes purpurea L.                     | pos.rw        | A op                   | EU | C  | 4,7,8     | 1947 *    |
| *Pyrethrum carneum Bieb.                    | "             | A op                   | II | C  | 3         | 1938      |
| *P.coccineum (Willd.) Worosch.              | "             | A op                   | II | C  | 3         | 1934      |
| *Rhaponticum carthamoides<br>(Willd.) Iljin | KPM.rp        | A op                   | EU | OK | 3         | 1934      |
| *Sausurea alpina (L.) DC.                   | "             | A <sub>2</sub>         | II | K  | 4         | 1934      |
| *S.latifolia Ledeb.                         | "             | A op                   | EU | OK | 4,5,7     | 1934 *    |
| *Senecio cannabifolius Less.                | "             | E <sub>9</sub>         | II | OK | 4         | 1947 *    |
| *S.congestus (R.Br.) DC.                    | DB-ONB        | A <sub>4</sub>         | II | C  | 3         | 1952-1963 |
| *S.integrifolius (L.) Clairv.               | pos.rp        | A <sub>3</sub>         | II | C  | 3         | 1972 *    |
| *S.jacobaea L.                              | KPM.rp        | E <sub>11</sub>        | II | OK | 4         | 1961 *    |
| *S.nemorensis L.                            | "             | A <sub>4</sub>         | II | C  | 4         | 1938      |
| *S.pseudoarnica Less.                       | "             | A <sub>3</sub>         | II | K  | 4         | 1949 *    |
| *S.subalpinus Koch                          | pos.rw        | E op                   | EU | C  | 4,5,6,7,8 | 1967 *    |
| *Solidago compacta Turcz.                   | "             | A <sub>1</sub>         | EU | C  | 4         | 1959 *    |
| S.multiradiata Ait.                         | "             | A <sub>2</sub>         | EU | C  | 4         | 1960      |
| *S.virgaurea L.                             | "             | A <sub>5</sub>         | II | C  | 3         | 1934      |
| *Tanacetum bipinnatum (L.)<br>Sch.Bip.      | KPM.rp        | A <sub>2</sub>         | II | OK | 4         | 1957 *    |
| *Tanacetum vulgare L.                       | pos.rw        | E <sub>11</sub> (A op) | EU | C  | 4,5,7     | 1933      |
| Taraxacum amphitobum M.P.Chr.               | "             | B <sub>14</sub>        | II | C  | 3         | 1938-1949 |

| I                                  | 2             | 3                      | 4  | 5       | 6    | 7         |
|------------------------------------|---------------|------------------------|----|---------|------|-----------|
| *Telekia speciosa (Schreb.) Baumg. | poz.rm        | B <sub>14</sub> (A op) | II | c       | 4    | 1938      |
| *Tragopogon orientalis L.          | XB-ME         | B <sub>11</sub> (A op) | II | CK      | 4    | 1934-1984 |
| <u>Betulaceae</u>                  |               |                        |    |         |      |           |
| *Dushokia fruticosa (Rupr.) Pouzar | X             | A <sub>2</sub>         | II | c       | 3(4) | 1949      |
| *D. viridis (Chair) Opiz           | X             | B op                   | II | c       | 3(4) | 1956      |
| <u>Boraginaceae</u>                |               |                        |    |         |      |           |
| *Anchusa officinalis L.            | poz.rm        | B <sub>11</sub>        | II | c       | 3    | 1939-1974 |
| *Borego officinalis L.             | OMH-MB        | B <sub>13</sub>        | II | c       | 3    | 1936-1978 |
| *Schium plantaginum L.             | MB            | B <sub>16</sub>        | II | c       | 3    | 1946-1967 |
| Mertensia ciliata G.Don            | ME.rm         | A op                   | II | c       | 3    | 1938*     |
| M. primuloidea C.B. Clarke         | poz.rm        | A op                   | II | c       | 3    | 1944      |
| *M. stylosa (Planch.) DC.          | "             | A op                   | EU | CK      | 4,7  | 1940      |
| *Myosotis alpestris F.W. Schmidt   | "             | A op                   | EU | c       | 4,5  | 1934      |
| *Pulmonaria ôatica Simonk.         | poz.rm-kpm.rp | B <sub>9</sub>         | EU | CK      | 4,7  | 1934      |
| *P. officinalis L.s.l.             | "             | B <sub>10</sub>        | EU | K       | 4,7  | 1974*     |
| *Symphytum asperum Lepech.         | poz.rm        | B op                   | EU | c       | 4,7  | 1982*     |
| *S. officinale L.                  | "             | B <sub>10</sub>        | II | c       | 4    | 1982*     |
| <u>Brassicaceae (Cruciferae)</u>   |               |                        |    |         |      |           |
| *Alyssum gmelinii Jord.            | "             | Γ <sub>20</sub> (B op) | II | c       | 3    | 1938-1942 |
| *Arabis thaliana (L.) Heynh.       | OMH-MB        | B <sub>10</sub>        | EU | c       | 4    | 1962-1969 |
| *Arabis alpina L.                  | Xp            | A <sub>2</sub>         | II | c       | 4    | 1940      |
| *A. caucasica Willd.               | "             | A op                   | II | c       | 3    | 1938-1961 |
| *Clausia aprica (Steph.) Korn.-Tr. | poz.rm        | Γ <sub>19</sub> (B op) | II | K       | 2    | 1960      |
| *Cochlearia danica L.              | OMH-MB        | A <sub>2</sub>         | II | c       | 3    | 1970-1973 |
| *Dentaria bulbifera L.             | kpm.rp        | B <sub>11</sub>        | EU | бубльон | 4    | 1956      |
| *Draba aizoides L.                 | poz.rm        | A op                   | II | c       | 3(4) | 1962      |

| I                                                         | 2       | 3                      | 4  | 5 | 6       | 7         |
|-----------------------------------------------------------|---------|------------------------|----|---|---------|-----------|
| * <i>Draba alpina</i> L.                                  | pos. TM | A op                   | II | c | 3(4)    | 1959-1989 |
| * <i>D. caiza</i> Rydb.                                   | "       | B <sub>8</sub>         | II | c | 3(4)    | 1948-1949 |
| * <i>D. cinerea</i> Adam.                                 | "       | A <sub>2</sub>         | II | c | 3(4)    | 1950-1982 |
| * <i>D. glacialis</i> Adam.                               | "       | A <sub>1</sub>         | II | c | 3(4)    | 1959-1967 |
| * <i>D. hirta</i> L.                                      | "       | A <sub>2</sub>         | II | c | 3(4)    | 1959-1980 |
| * <i>D. juvenilis</i> Kom.                                | "       | A <sub>1</sub>         | II | c | 3(4)    | 1959-1966 |
| * <i>D. nivalis</i> Liljeb.                               | "       | A <sub>1</sub>         | II | c | 3(4)    | 1959-1967 |
| * <i>D. oblongata</i> R.Br. ex DC.                        | "       | A <sub>1</sub>         | II | c | 3(4)    | 1959-1961 |
| * <i>D. pseudopilosa</i> Pohle                            | "       | A <sub>1</sub>         | II | c | 3(4)    | 1959-1971 |
| * <i>Hesperis dinarica</i> G.Beck                         | "       | A op                   | II | c | 3(4)    | 1939-1963 |
| * <i>H. matronalis</i> L.                                 | FB(MH)  | B <sub>16</sub> (A op) | II | c | 3       | 1935-1981 |
| * <i>H. sibirica</i> L.                                   | "       | B <sub>8</sub>         | II | c | 3       | 1934-1985 |
| <i>Hugueninia tamarctifolia</i> Reichenb.                 | pos. TM | A op                   | EU | c | 4       | 1977*     |
| <i>Hutchinsia alpina</i> R.Br.                            | XP.     | A op                   | EU | c | 4       | 1960      |
| <i>H. auerswaldii</i> Willk.                              | "       | A op                   | EU | c | 4       | 1961-1973 |
| <i>H. brevicaulis</i> Hoppe ex Sturm                      | "       | A op                   | EU | c | 4       | 1961-1988 |
| * <i>Strigosella africana</i> (L.) Botsch.                | OMH     | T <sub>20</sub> (A op) | II | c | 3       | 1946-1961 |
| * <i>S. trichocarpa</i> (Boiss. et Buhse)<br>Botsch.      | "       | T <sub>20</sub>        | II | c | 3       | 1953-1961 |
| <u>Campanulaceae</u>                                      |         |                        |    |   |         |           |
| * <i>Adenophora liliifolia</i> (L.) A.DC.                 | pos. TM | B <sub>11</sub>        | II | K | I       | 1947*     |
| * <i>A. remotiflora</i> (Siebold et Zucc.)<br>Miq.        | "       | B <sub>11</sub>        | II | c | 3       | 1977-1982 |
| * <i>Asyneuma campanuloides</i> (Sieb. ex Sims)<br>Bornm. | "       | E op                   | H  | c | 4       | 1937-1939 |
| * <i>Campanula abietina</i> Grieseb. et Schenk            | "       | A op                   | EU | c | 4,5,7,8 | 1940-1985 |
| * <i>C. alpina</i> Jacq.                                  | "       | A op                   | II | c | 3(4)    | 1945      |
| <i>C. barbata</i> L.                                      | "       | A op                   | EU | c | 4,7     | 1939      |

| I                                         | 2      | 3                      | 4   | 5  | 6          | 7         |
|-------------------------------------------|--------|------------------------|-----|----|------------|-----------|
| *Campanula collina Bieb.                  | Крш.гф | A op                   | II  | CK | 4          | 1939*     |
| C.fenestrellata Feer.                     | pos.гш | B op                   | II  | C  | 4          | 1949*     |
| *C.glomerata L.                           | Крш.гф | B <sub>II</sub> (A op) | III | CK | 4, 5, 6, 7 | 1939*     |
| *C.latifolia L.                           | эл.гш  | B <sub>II</sub>        | III | C  | 4, 5, 7, 8 | 1937*     |
| *C.longystila Fomin                       | pos.гш | A op                   | II  | C  | 3          | 1952-1978 |
| *C.punctata Lam.                          | Крш.гш | B <sub>12</sub>        | II  | K  | 4          | 1939      |
| *C.rapunculoides L.                       | "      | B <sub>II</sub> (A op) | II  | K  | 4          | 1936      |
| C.rhomboidalis L.                         | pos.гш | A op                   | III | C  | 4, 5, 6, 7 | 1939*     |
| C.stefanoffii Herem.                      | Крш.гш | B op                   | II  | K  | 4          | 1956      |
| C.thyrsoides L.                           | pos.гф | A op                   | II  | C  | 3(4)       | 1939      |
| C.tomentosa Lam.                          | ш      | L <sub>23</sub>        | II  | C  | 3(4)       | 1939      |
| *C.trachelium L.                          | pos.гш | B <sub>II</sub> (A op) | II  | C  | 3(4)       | 1939      |
| *C.tridentata Schreb.                     | "      | A op                   | III | C  | 4, 5, 7    | 1939      |
| C.valdensis All.                          | "      | B op                   | II  | C  | 3          | 1957*     |
| C.waldsteiniana Roem. et Schult           | pos.гш | B op                   | II  | K  | 4          | 1938*     |
| *Gedellia lactiflora (Bieb.) Schulkina    | эл.гш  | B op                   | II  | C  | 3          | 1939      |
| *Phyteuma orbiculare L.                   | pos.гш | B <sub>16</sub> (A op) | II  | C  | 4          | 1940      |
| *P.spicatum L.                            | "      | B <sub>14</sub> (A op) | III | C  | 4, 7       | 1947      |
| <u>Caprifoliaceae</u>                     |        |                        |     |    |            |           |
| Lonicera edulis Turcz. ex Freyn           | K      | A <sub>3</sub> (A op)  | II  | C  | 3(4)       | 1952      |
| L.hispida Pall. ex Schult.                | K      | A op                   | II  | C  | 3(4)       | 1937      |
| L.involucrata (Richards) Banks ex Spreng. | K      | B <sub>II</sub>        | II  | C  | 3(4)       | 1941      |
| L.nigra L.                                | K      | B op                   | II  | C  | 3(4)       | 1939      |
| L.tatarica L.                             | K      | T <sub>9</sub>         | II  | C  | 3(4)       | 1935      |
| L.xylosteum L.                            | K      | B <sub>II</sub>        | II  | C  | 3(4)       | 1949      |

| I                                                                 | 2        | 3                      | 4   | 5 | 6       | 7         |
|-------------------------------------------------------------------|----------|------------------------|-----|---|---------|-----------|
| <u>Caryophyllaceae</u>                                            |          |                        |     |   |         |           |
| * <i>Cerastium pauciflorum</i><br>Stev. ex Ser.                   | МН       | Б <sub>9</sub>         | 3   | с | 3       | 1930-4    |
| * <i>Coronaria flos-cuculi</i> (L.) A.Br.                         | pos.ТМ   | А <sub>5</sub>         | II  | с | 3(4)    | 1935-1938 |
| * <i>Dianthus deltoides</i> L.                                    | ХФ       | Б <sub>9</sub> (A op)  | II  | с | 3       | 1933      |
| * <i>D.superbus</i> L.                                            | "        | А <sub>4</sub>         | ЕII | с | 4,7     | 1935      |
| * <i>Gypsophila altissima</i> L.                                  | pos.ТМ   | Б <sub>10</sub>        | II  | с | 3(4)    | 1969-1973 |
| * <i>G.elegans</i> Bieb.                                          | ОН       | Г <sub>10</sub> (B op) | II  | с | 3       | 1946-1976 |
| * <i>Iroca pusilla</i> (Waldst. et Kit.)<br>Sojak                 | ХФ       | A op                   | II  | с | 3       | 1981-1987 |
| * <i>Melandrium album</i> (Willd.)<br>Garcke                      | pos.ТМ   | Б <sub>12</sub>        | ЕII | с | 4       | 1933-1978 |
| * <i>M.dioicum</i> (L.) Coss. et Germ.                            | "        | А <sub>3</sub>         | ЕII | с | 4,5,6,7 | 1946      |
| * <i>Oberna behen</i> (L.) Tkonz.                                 | "        | Б <sub>12</sub>        | II  | с | 4       | 1935      |
| * <i>Psammophilicella muralis</i> (L.)<br>Ikonn.                  | ОН       | A op                   | II  | с | 3       | 1946-1948 |
| * <i>Silene acaulis</i> (L.) Jacq.                                | ХФ       | A op                   | II  | с | 3(4)    | 1947      |
| * <i>Stellaria bungeana</i> Fenzl.                                | ХМ.ХФ    | Б <sub>9</sub>         | II  | с | 5       | 1934-1936 |
| * <i>Viscaria alpina</i> (L.) J.Don fil.                          | ХФ       | А <sub>2</sub>         | II  | с | 4       | 1937      |
| <u>Chenopodiaceae</u>                                             |          |                        |     |   |         |           |
| * <i>Chenopodium album</i> L.                                     | ОН       | А <sub>7</sub>         | ЕII | с | 3(4)    | 1948-1959 |
| <u>Cornaceae</u>                                                  |          |                        |     |   |         |           |
| * <i>Chamaepericlymenum canadense</i><br>(L.) Aschers. et Griseb. | ТМ-ХМ.ХФ | А <sub>3</sub>         | II  | к | 4       | 1947      |
| <u>Crassulaceae</u>                                               |          |                        |     |   |         |           |
| * <i>Jovibarba sobolifera</i> (Sims)<br>Opiz                      | ХФ       | Б <sub>9</sub>         | II  | к | 4       | 1972*     |
| * <i>Rhodiola rosea</i> L.                                        | ТМ-ХФ    | A op                   | II  | с | 4       | 1936*     |

| I                                                                                                | 2            | 3                      | 4   | 5  | 6     | 7         |
|--------------------------------------------------------------------------------------------------|--------------|------------------------|-----|----|-------|-----------|
| <i>Sedum hybridum</i> L.                                                                         | кpm.нф-нф    | Е <sub>10</sub> (A op) | II  | к  | 4     | 1934-1984 |
| * <i>Sempervivum caucasicum</i> Rupr. ex Boiss.                                                  | нф           | A op                   | II  | к  | 4     | 1957      |
| <u>Dipsacaceae</u>                                                                               |              |                        |     |    |       |           |
| * <i>Knaulia arvensis</i> (L.) Coult.                                                            | кpm.нф       | Е <sub>11</sub>        | III | сх | 4     | 1939*     |
| <u>Ericaceae</u>                                                                                 |              |                        |     |    |       |           |
| * <i>Rhododendron aureum</i> Georgi                                                              | к            | A op                   | II  | к  | 2     | 1936      |
| * <i>R. caucasicum</i> Pall.                                                                     | к            | A op                   | II  | к  | 2     | 1937      |
| * <i>R. myrtifolium</i> Schott et Kotschy                                                        | к            | A op                   | II  | к  | 2     | 1956      |
| <u>Euphorbiaceae</u>                                                                             |              |                        |     |    |       |           |
| * <i>Euphorbia cyparissias</i> L.                                                                | кpm.нф       | Е <sub>10</sub> (A op) | II  | к  | 4     | 1946      |
| * <i>E. microcarpa</i> Prokh.                                                                    | "            | Е <sub>10</sub>        | II  | к  | 4     | 1934-1967 |
| <u>Fabaceae (Leguminosae)</u>                                                                    |              |                        |     |    |       |           |
| * <i>Anthyllis kuzenevae</i> Juz.<br>( <i>A. vulneraria</i> L. subsp. lapponica<br>(Hyl.) Galas) | поз.тм       | A op                   | II  | с  | 3     | 1970-1979 |
| * <i>Caragana arborescens</i> Lam.                                                               | к            | Е <sub>10</sub>        | II  | к  | I     | 1946      |
| * <i>Galega officinalis</i> L.                                                                   | зн.тм        | Е <sub>16</sub>        | II  | к  | 4     | 1938      |
| * <i>G. orientalis</i> Lam.                                                                      | "            | Е op                   | III | с  | 4,7   | 1939      |
| * <i>Hedysarum alpinum</i> L.                                                                    | "            | Е <sub>8</sub>         | III | с  | 4,7   | 1932*     |
| * <i>H. arcticum</i> B. Fedtsch.                                                                 | "            | A <sub>2</sub>         | III | с  | 4,7   | 1948*     |
| * <i>Lathyrus gmelinii</i> Pritsch                                                               | "            | Е <sub>9</sub> (A op)  | II  | с  | 4     | 1934      |
| * <i>L. pratensis</i> L.                                                                         | "            | A <sub>4</sub>         | III | сх | 4,5,7 | 1954-1977 |
| * <i>L. vernus</i> (L.) Bernh.                                                                   | зн.тм-кpm.нф | Е <sub>10</sub>        | III | с  | 4,7   | 1934      |
| <i>Lupinus arcticus</i> L. Wats.                                                                 | поз.тм       | A <sub>2</sub>         | III | с  | 4,7   | 1965      |
| * <i>L. nootkaensis</i> Donn                                                                     | "            | A <sub>2</sub>         | III | с  | 4,7   | 1938      |
| * <i>L. polyphyllus</i> Lindl.                                                                   | "            | Е <sub>12</sub>        | II  | с  | I     | 1933      |
| * <i>Thermopsis alpina</i> (Pall.) Ledeb.                                                        | зн.тм        | A op                   | II  | к  | 5     | 1934-1964 |

| I                                          | 2             | 3                      | 4   | 5  | 6     | 7         |
|--------------------------------------------|---------------|------------------------|-----|----|-------|-----------|
| <i>*Thermopsis lupinoides</i> (L.) Link    | sm.rw         | B <sub>9</sub>         | II  | K  | 5     | 1933      |
| <i>*Trifolium bordzilowskyi</i> Grossh.    | pos.rw        | A op                   | III | +  | 2     | 1939      |
| <i>*T.hybridum</i> L.                      | "             | B <sub>10</sub>        | III | C  | 4,7   | 1934      |
| <i>*T.lupinaster</i> L.                    | sm.rw-kpm.rp  | B <sub>10</sub>        | III | CK | 4,5,7 | 1934      |
| <i>*T.montanum</i> L.                      | pos.rw        | B <sub>10</sub>        | H   | +  | 5,7   | 1938      |
| <i>*T.pratense</i> L.                      | "             | B <sub>10</sub> (A op) | III | CK | 4,5,7 | 1934      |
| <i>*T.repens</i> L.                        | "             | A <sub>5</sub>         | III | C  | 4,5,7 | 1934      |
| <i>*T.spadicum</i> L.                      | omh-mb        | B <sub>10</sub> (A op) | III | C  | 4,7   | 1937-1956 |
| <i>*Vicia cracca</i> L.                    | kpm.rp        | B <sub>11</sub>        | III | CK | 4,5,7 | 1932      |
| <i>*Vicia sepium</i> L.                    | "             | A <sub>5</sub>         | III | CK | 4,5,7 | 1946      |
| <u>Fumariaceae</u>                         |               |                        |     |    |       |           |
| <i>*Gorydalis bracteata</i> (Steph.) Pers. | kl.rp         | A <sub>2</sub>         | II  | CK | 4,5,6 | 1933      |
| <i>*G.sempervirens</i> (L.) Pers.          | "             | A <sub>2</sub>         | II  | CK | 4,6   | 1940-1966 |
| <i>*Gorydalis solida</i> (L.) Clairv.      | "             | B <sub>10</sub>        | II  | CK | 4     | 1934      |
| <u>Gentianaceae</u>                        |               |                        |     |    |       |           |
| <i>*Gentiana asclepiadea</i> L.            | pos.rw-kpm.rp | B op                   | II  | K  | I     | 1946      |
| <i>*G.lutea</i> L.                         | pos.rw        | A op                   | II  | CK | 4,5,7 | 1932*     |
| <i>*G.pneumonanthe</i> L.                  | "             | B <sub>10</sub>        | II  | K  | 4     | 1946      |
| <i>*G.septemfida</i> Pall.                 | "             | A op                   | II  | C  | 4,5,7 | 1945*     |
| <u>Geraniaceae</u>                         |               |                        |     |    |       |           |
| <i>*Geranium albidiflorum</i> Ledeb.       | pos.rw-kpm.rp | A <sub>2</sub> (A op)  | III | CK | 4     | 1934      |
| <i>*G.pratense</i> L.                      | pos.rw        | A <sub>4</sub>         | III | C  | 4,5,7 | 1934      |
| <i>*G.pseudosibiricum</i> J.Mayer          | pos.rw-kpm.rp | B <sub>10</sub> (B op) | III | CK | 4,5   | 1969*     |
| <u>Grossulariaceae</u>                     |               |                        |     |    |       |           |
| <i>*Ribes nigrum</i> L.                    | K             | B <sub>10</sub>        | II  | K  | 2     | 1936      |
| <i>*Ribes rubrum</i> L.                    | K             | B <sub>8</sub>         | II  | K  | 2     | 1936      |

| 1                                                     | 2        | 3                      | 4    | 5       | 6       | 7         |
|-------------------------------------------------------|----------|------------------------|------|---------|---------|-----------|
| <u>Hypericaceae</u>                                   |          |                        |      |         |         |           |
| * <i>Hypericum maculatum</i> Crantz                   | кpm.рф   | Б <sub>9</sub> (A op)  | БII  | CK      | 4, 5, 7 | 1939 *    |
| <u>Iridaceae</u>                                      |          |                        |      |         |         |           |
| * <i>Crocus heuffelianus</i> Herba                    | к/лук.рф | Б <sub>14</sub> (Б op) | II   | к       | 4       | 1956 *    |
| * <i>Iris setosa</i> Fall. ex Link                    | кpm.рф   | Б <sub>9</sub>         | II   | CK      | 4, 7    | 1940      |
| <u>Juncaceae</u>                                      |          |                        |      |         |         |           |
| * <i>Luzula kjellmanniana</i> Miyabe et Kudo          | роз.рм   | A <sub>2</sub>         | II   | с       | 3(4)    | 1961-1970 |
| * <i>Juncus castaneus</i> Smith                       | кpm.рф   | A <sub>1</sub> (A op)  | II   | к       | 4       | 1964 *    |
| <u>Lamiaceae (Labiatae)</u>                           |          |                        |      |         |         |           |
| * <i>Betonica macrantha</i> C.Koch                    | роз.рм   | A op                   | БII  | CK      | 4, 5, 7 | 1939 *    |
| * <i>B.officinalis</i> L.                             | кpm.рф   | БII                    | II   | к       | I       | 1947 *    |
| * <i>Dracopcephalum grandiflorum</i> L.               | кpm.рм   | A op                   | БII  | CK      | 4       | 1934 *    |
| * <i>Lamium album</i> L.                              | кpm.рф   | A <sub>6</sub>         | БII  | к       | 4, 7    | 1935-1974 |
| * <i>Nepeta nervosa</i> Royle                         | эл.рм    | A op                   | II   | КС      | I(3)    | 1936 *    |
| * <i>Prunella vulgaris</i> L.                         | роз.рм   | A <sub>4</sub>         | ББII | CK      | 4, 7    | 1934      |
| <u>Liliaceae</u>                                      |          |                        |      |         |         |           |
| * <i>Erythronium sibiricum</i> (Pisch. et Mey.) Kryl. | лук.рф   | A op                   | ББII | CK      | 4, 5, 7 | 1934      |
| * <i>Pritillaria cantschaticensis</i> (L.) Ker -Gawl. | "        | A <sub>5</sub>         | БII  | CK      | 4, 5, 7 | 1934      |
| * <i>P.dagana</i> Turcz. ex Trautv.                   | "        | Б op                   | БII  | CK      | 4       | 1936 *    |
| * <i>P.meleagris</i> L.                               | "        | Б <sub>16</sub>        | БII  | к       | 4, 5    | 1934      |
| * <i>Gagea lutea</i> (L.) Ker-Gawl.                   | "        | БII                    | БII  | к       | 4, 6    | 1934      |
| * <i>Lilium bulbiferum</i> L.                         | "        | Б op                   | II   | бульбон | 4       | 1948      |
| * <i>L.martagon</i> L.                                | "        | Б <sub>11</sub> (A op) | БII  | CK      | 4, 5, 7 | 1934 *    |
| * <i>L.pensylvanicum</i> Ker-Gawl.                    | "        | Б <sub>9</sub>         | БII  | к       | 4       | 1934      |
| * <i>Muscicinia muscari</i> (L.) Losinsk.             | "        | Б <sub>16</sub> (A op) | БII  | +       | 4       | 1935      |

| I                                                                              | 2             | 3                      | 4  | 5  | 6       | 7         |
|--------------------------------------------------------------------------------|---------------|------------------------|----|----|---------|-----------|
| * <i>Ornithogalum belanense</i> Boiss.<br>( <i>O. schmalhauseni</i> Albov)     | лук.рф        | A op                   | II | CK | 4       | 1946*     |
| * <i>Scilla rosei</i> C.Koch                                                   | "             | A op                   | БН | CK | 4,5,7   | 1939*     |
| <u>Limnaceae</u>                                                               |               |                        |    |    |         |           |
| * <i>Armeria labradorica</i> Wallr.                                            | pos.тм-рф     | A <sub>2</sub>         | II | C  | 3(4)    | 1972-1989 |
| * <i>A. scabra</i> Pall. ex Schult.                                            | "             | A <sub>2</sub>         | БН | C  | 4,7     | 1937      |
| * <i>A. vulgaris</i> Willd.                                                    | "             | A <sub>5</sub>         | II | C  | 3       | 1936      |
| <u>Melanthiaceae</u>                                                           |               |                        |    |    |         |           |
| * <i>Veratrum album</i> L.                                                     | pos.тм        | Б op                   | II | K  | 4       | 1957*     |
| * <i>V. lobelianum</i> Bernh.                                                  | pos.тм-спм.рф | A <sub>4</sub>         | БН | C  | 4,5,7,9 | 1936*     |
| <u>Oleaceae</u>                                                                |               |                        |    |    |         |           |
| <i>Syringa x henryi</i> C.K.Schneid.                                           | K             | K                      | II | C  | 3       | 1950      |
| * <i>S. josikaea</i> Jacq. fil.                                                | K             | B <sub>14</sub> (B op) | II | C  | 3       | 1939      |
| <i>S. sweginzowii</i> Koehne et Zingelsh.                                      | K             | B(?)op                 | II | C  | 3       | 1958      |
| <u>Onagraceae</u>                                                              |               |                        |    |    |         |           |
| * <i>Chamerion angustifolium</i> (L.)<br>Holub var. <i>albiflorum</i> Hausskn. | кpm.рф        | A <sub>7</sub> (A op)  | БН | CK | 4,5,6,7 | 1932      |
| * <i>Ch. latifolium</i> (L.) Holub                                             | "             | A <sub>7</sub> (A op)  | II | CK | 4       | 1939      |
| <u>Oxalidaceae</u>                                                             |               |                        |    |    |         |           |
| <i>Oxalis validiviana</i> hort.                                                | OMH           | K                      | II | C  | 3       | 1937-1938 |
| <u>Paeoniaceae</u>                                                             |               |                        |    |    |         |           |
| * <i>Paeonia anomala</i> L.                                                    | бу.тм         | B <sub>9</sub> (A op)  | II | K  | 2       | 1934      |
| <u>Papaveraceae</u>                                                            |               |                        |    |    |         |           |
| <i>Eschscholzia californica</i> Cham.                                          | OMH           | B <sub>16</sub> (K)    | II | C  | 3       | 1938-1977 |
| <i>Papaver aurantiacum</i> Loia.<br>( <i>E. rhæticum</i> Leresche)             | pos.тм        | A op                   | II | C  | 4       | 1962      |
| * <i>P. croceum</i> Ledeb.                                                     | "             | A op                   | II | C  | 4       | 1937-1986 |

| I                                             |        |                        |     |    |        |           |
|-----------------------------------------------|--------|------------------------|-----|----|--------|-----------|
|                                               | 2      | 3                      | 4   | 5  | 6      | 7         |
| *Papaver lapponicum (Tolm.) Nordh.            | pos.rm | A op                   | II  | c  | 4      | 1939-1987 |
| *P.nudicaule L.                               | "      | A <sub>2</sub> (A op)  | III | c  | 4,7    | 1938      |
| *P.oreophilum Rupr.                           | "      | A op                   | II  | c  | 4      | 1938*     |
| *P.orientale L.                               | кpm.rp | B op                   | II  | ck | 2,4    | 1938      |
| *P.radicatum Rottb.                           | pos.rm | A <sub>1</sub>         | II  | c  | 3(4)   | 1959      |
| *P.rubra-aurantiacum (Pisch. ex DC.) Lundstr. | "      | II <sub>19</sub>       | II  | c  | 3      | 1959      |
| <u>Pinaceae</u>                               |        |                        |     |    |        |           |
| *Abies sibirica Ledeb.                        | II     | B <sub>8</sub>         | II  | K  | 2      | 1936      |
| *Larix cajanderi Mayr                         | II     | B <sub>8</sub>         | II  | c  | 3(4)   | 1957      |
| *L.sibirica Ledeb.                            | II     | B <sub>8</sub>         | II  | c  | 2,3(4) | 1936      |
| <u>Plantaginaceae</u>                         |        |                        |     |    |        |           |
| *Plantago major L.                            | pos.rm | B <sub>13</sub> (A op) | BH  | c  | 4,7    | 1934      |
| *P.media L.                                   | "      | B <sub>10</sub>        | BH  | c  | 4,7    | 1934      |
| P.tibetica Hook.fillet Thoms.                 | "      | B op                   | II  | c  | 3(4).  | 1946      |
| <u>Poaceae (Gramineae)</u>                    |        |                        |     |    |        |           |
| *Agrostis gigantea Roth                       | "      | B <sub>10</sub>        | SHI | c  | 4,7    | 1934-1957 |
| *Alopecurus arundinaceus Poir.                | кpm.rp | B <sub>11</sub>        | II  | c  | 4      | 1938-1970 |
| *A.pratensis L.                               | "      | A <sub>4</sub>         | BHI | c  | 4,7    | 1945      |
| *Anisantha diandra (Roth) Tutin               | OH     | B <sub>16</sub>        | II  | c  | 5      | 1937-1958 |
| *A.rubens (L.) Nevski                         | "      | II <sub>23</sub>       | II  | c  | 3      | 1951-1959 |
| *A.tectorum (L.) Nevski                       | OH-MB  | B <sub>11</sub>        | II  | c  | 3(4)   | 1938-1968 |
| *Bromopsis inermis (Lays.) Holub.             | кpm.rp | B <sub>10</sub>        | SHI | ck | 4,5,7  | 1934-1965 |
| *Bromus arvensis L.                           | OH-MB  | B <sub>12</sub>        | II  | c  | 3(4)   | 1952-1959 |
| *B.danthorhae Trin.                           | OH     | II <sub>23</sub>       | II  | c  | 3      | 1948-1964 |
| *B.oxodon Schrenk                             | "      | II <sub>20</sub>       | II  | c  | 3      | 1948-1961 |

| I                                                                                             |  | 2       | 3                      | 4    | 5  | 6             | 7         |
|-----------------------------------------------------------------------------------------------|--|---------|------------------------|------|----|---------------|-----------|
| * <i>Bromus pseudodanthoniae</i> Drob.                                                        |  | OMH     | I <sub>20</sub>        | II   | c  | 3             | 1954-1960 |
| * <i>B. racemosus</i> L.                                                                      |  | OMH-2B  | B <sub>II</sub>        | II   | c  | 3(4)          | 1951-1964 |
| <i>B. scaber</i> R. Phil.                                                                     |  | OMH     | II(OMH)                | II   | c  | 3             | 1959-1961 |
| * <i>B. secalinus</i> L.                                                                      |  | OMH-2B  | B <sub>II</sub>        | II   | c  | 3             | 1954-1959 |
| * <i>B. sewerzowii</i> Regel                                                                  |  | OMH     | I <sub>20</sub> (5 op) | II   | c  | 3             | 1951-1959 |
| <i>B. sitchensis</i> Trin.                                                                    |  | pos. FM | B <sub>9</sub>         | II   | c  | 3             | 1947-1960 |
| * <i>B. squarrosus</i> L.                                                                     |  | OMH     | B <sub>II</sub>        | II   | c  | 3             | 1950-1959 |
| * <i>Dactylis glomerata</i> L.                                                                |  | pos. FM | B <sub>IO</sub>        | BIII | c  | 4, 5, 7       | 1934-1956 |
| * <i>Kremopyrum bonae-partis</i><br>(Sperang.) Nevski/ <i>E. hirsutum</i><br>(Bertol.) Nevski |  | OMH     | I <sub>20</sub>        | II   | c  | 3             | 1955-1961 |
| * <i>B. orientalis</i> (L.) Jaub. et Spach                                                    |  | "       | I <sub>20</sub>        | II   | c  | 3             | 1953-1961 |
| * <i>B. triticum</i> (Gaertn.) Nevski                                                         |  | "       | I <sub>20</sub>        | II   | c  | 3             | 1953-1961 |
| * <i>Festuca rubra</i> L.                                                                     |  | pos. FM | B <sub>9</sub>         | II   | c  | 4, 5, 7       | 1952-1966 |
| * <i>Phleum alpinum</i> L.                                                                    |  | "       | A <sub>I</sub>         | II   | cx | 4             | 1940*     |
| * <i>P. pratense</i> L.                                                                       |  | "       | B <sub>II</sub>        | BII  | c  | 4, 7          | 1936-1965 |
| * <i>Poa alpina</i> L.                                                                        |  | "       | A <sub>2</sub>         | BII  | c  | 4, 7          | 1940-1977 |
| * <i>P. iberica</i> Fisch. et Mey.                                                            |  | "       | A op                   | II   | x  | 2             | 1939*     |
| <i>Polemoniaceae</i>                                                                          |  |         |                        |      |    |               |           |
| <i>Gilia californica</i> Benth.                                                               |  | xp(OMH) | I <sub>23</sub> (K)    | II   | c  | 3             | 1941-1958 |
| <i>G. multicaulis</i> Benth.                                                                  |  | OMH     | I <sub>23</sub> (K)    | II   | c  | 3             | 1938-1948 |
| * <i>Polemonium acutiflorum</i> Willd.<br>ex Roem. et Schult.                                 |  | xpm. xp | A <sub>2</sub>         | II   | c  | 4             | 1938      |
| * <i>P. boreale</i> Adam                                                                      |  | pos. FM | A <sub>I</sub>         | II   | c  | 3(4)          | 1935      |
| * <i>P. caeruleum</i> L.                                                                      |  | "       | A <sub>4</sub>         | BIII | c  | 4, 5, 6, 7, 8 | 1934      |
| * <i>P. hultenii</i> Hara                                                                     |  | "       | A <sub>2</sub>         | II   | c  | 3             | 1945      |

| I                                      | 2       | 3                      | 4  | 5     | 6         | 7         |
|----------------------------------------|---------|------------------------|----|-------|-----------|-----------|
| <u>Polygonaceae</u>                    |         |                        |    |       |           |           |
| *Oxyria digyna (L.) Hill               | роз.тм. | A <sub>2</sub>         | FI | C     | 4         | 1939      |
| *Polygonum alaskanum (Small.)          | кpm.тф  | A <sub>1</sub>         | II | C     | 3(4)      | 1973*     |
| Wight ex Hult. ssp. hultenianum Jurtz. |         |                        |    |       |           |           |
| *P. alpinum All.                       | "       | Б <sub>II</sub> (A op) | FI | CK    | 4,5,7     | 1934      |
| *P. bistorta L.                        | "       | A <sub>5</sub>         | FI | CK    | 4,5,6,7   | 1934      |
| *P. carneum C. Koch                    | "       | A op                   | FI | CK    | 4,5,7     | 1939      |
| *P. coriariatum Grig.                  | "       | B op                   | II | CK    | 4         | 1951*     |
| *P. divaricatum L.                     | "       | Б <sub>IO</sub>        | II | X     | 2         | 1933      |
| *P. hissaricum M. Pop.                 | зм.тм   | A op                   | II | C     | 4         | 1951*     |
| *P. tripterocarpum A. Gray             | кpm.тф  | A <sub>2</sub>         | II | X     | 4         | 1959*     |
| *P. weyrichii Fr. Schmidt              | "       | B op                   | FI | CK    | 4,5,6,7   | 1945*     |
| *Reynoutria japonica Houtt.            | "       | II op                  | II | X     | 4,5,7     | 1932*     |
| *Rheum altaicum Losinsk.               | роз.тм  | B op                   | FI | C     | 4,5,7     | 1934*     |
| R. officinale Baill.                   | "       | B op                   | II | X     | I         | 1938      |
| *R. palmatum L.                        | "       | A op                   | II | X     | I         | 1935      |
| *Rumex acetosa L.                      | "       | A <sub>7</sub>         | FI | C     | 4,5,7     | 1944 *    |
| *R. alpestris Jacq.                    | "       | A <sub>1</sub>         | II | C     | 4         | 1935-1957 |
| *R. aquaticus L.                       | "       | A <sub>4</sub>         | II | C     | 4         | 1947      |
| *R. arcticus Trautv.                   | "       | A <sub>2</sub>         | II | C     | 4         | 1950      |
| *R. obtusifolius L.                    | "       | Б <sub>13</sub>        | II | C     | 4         | 1948-1968 |
| *R. tienschanicus Losinsk.             | "       | B op                   | II | C     | 4         | 1948 *    |
| <u>Portulacaceae</u>                   |         |                        |    |       |           |           |
| Calandrinia compressa Schrad.          | одн     | II(Челл)               | II | C     | 3         | 1952-1953 |
| Claytonia asarifolia A. Gray           | кpm.тф  | B op                   | FI | C(?)X | 4,5,7,8,9 | 1932*     |
| *C. sibirica L.                        | одн-мн  | A <sub>3</sub>         | II | C     | 4         | 1932      |

| I                                                             | 2      | 3                      | 4  | 5 | 6       | 7     |
|---------------------------------------------------------------|--------|------------------------|----|---|---------|-------|
| <u>Primulaceae</u>                                            |        |                        |    |   |         |       |
| * <i>Cortusa matthioli</i> L.                                 | pos.rm | E <sub>9</sub>         | II | c | 3(4)    | 1955* |
| <i>Dodecatheon jeffreyi</i> Moore                             | "      | E op                   | II | c | 3(4)    | 1941* |
| <i>Primula elatior</i> (L.) Hill var.<br><i>tatrica</i> Domin | "      | B <sub>14</sub> (A op) | EU | c | 4,5,7   | 1940* |
| * <i>P. macrocalyx</i> Bunge                                  | "      | E <sub>8</sub> (E op)  | II | c | 4       | 1955  |
| * <i>P. pallasi</i> Lehm.                                     | "      | A op                   | EU | c | 4,7     | 1934  |
| * <i>P. polonica</i> (Domin.) Fed.                            | "      | E op                   | II | c | 4       | 1956* |
| * <i>P. ruprechtii</i> Kuhn.                                  | "      | A op                   | II | c | 4       | 1958* |
| * <i>P. veris</i> L.                                          | "      | E <sub>9</sub>         | II | c | 4       | 1934  |
| <i>Soldanella alpina</i> L.                                   | "      | A op                   | EU | c | 4,7,8   | 1939  |
| * <i>S. hungarica</i> Simonk.                                 | "      | A op                   | EU | c | 4,7     | 1979* |
| * <i>S. montana</i> Willd.                                    | "      | E op                   | EU | c | 4,7     | 1956  |
| <u>Ranunculaceae</u>                                          |        |                        |    |   |         |       |
| * <i>Aconitum czechanovskyi</i> Steinb.                       | кpm.rp | E op                   | II | c | 4,5     | 1936* |
| * <i>A. moldavicum</i> Hacq.                                  | su.rm  | B <sub>14</sub> (E op) | EU | c | 4,5     | 1972  |
| * <i>A. nasutum</i> Fisch. ex Reichenb.                       | кpm.rp | E op                   | II | x | 4,5     | 1937* |
| * <i>A. neoeachalinense</i> Lévl.                             | su.rm  | B <sub>14</sub>        | EU | c | 4,5     | 1976* |
| * <i>A. orientale</i> Mill.                                   | "      | E <sub>10</sub>        | II | c | 4       | 1946  |
| * <i>A. septentrionale</i> Koelle                             | "      | E <sub>10</sub> (A op) | EU | c | 4,5,7,8 | 1936* |
| * <i>A. tauricum</i> Wulf.                                    | "      | A op                   | EU | c | 4,5     | 1971* |
| * <i>A. volubile</i> Pall. ex Koelle                          | кpm.rp | E <sub>9</sub>         | EU | + | 4,7,8   | 1936  |
| * <i>Acononastrium bialutense</i> (Juz.)<br>Holub             | pos.rm | A <sub>2</sub>         | EU | c | 4,7     | 1946* |
| * <i>A. crinitum</i> (Juz.) Holub                             | "      | A op                   | EU | c | 4,5,7   | 1934* |
| * <i>A. fasciculatum</i> (L.) Holub                           | "      | A op                   | EU | c | 4,7     | 1936  |
| * <i>A. sibiricum</i> (L.) Holub                              | "      | A <sub>1</sub> (A op)  | II | c | 3       | 1958  |

| I                                                | 2      | 3                      | 4  | 5     | 6         | 7         |
|--------------------------------------------------|--------|------------------------|----|-------|-----------|-----------|
| *Anemone ochotensis (Fisch. ex G.Pritz.)<br>Juz. | Kpm.rp | A <sub>2</sub>         | II | c     | 3         | 1971-1981 |
| *A.sylvestris L.                                 | "      | E <sub>10</sub>        | II | K     | 2         | 1934-1988 |
| *Anemonoides altaica (C.A.Mey.) Holub            | "      | E <sub>9</sub>         | II | K     | 4,5       | 1934-1975 |
| *A.glabrata (Maxim.) Holub                       | "      | E <sub>9</sub>         | II | K     | 4         | 1977*     |
| *A.nemorosa (L.) Holub                           | "      | E <sub>9</sub>         | EU | K(c?) | 4,5,7,8   | 1934      |
| *A.reflexa (Steph.) Holub                        | "      | E <sub>8</sub>         | HI | OK    | 4,5       | 1936      |
| *Aquillegia atrovirens M.Pop.ex Gamajun          | pos.rm | B op                   | EU | c     | 4,7       | 1948      |
| A.chrysantha A.Grau                              | "      | B op                   | II | c     | 3(4)      | 1937      |
| A.coerulea James                                 | "      | E <sub>12</sub>        | II | c     | 3(4)      | 1939      |
| *A.flabellata Siebold et Zucc.                   | "      | E <sub>8</sub>         | II | c     | 3(4)      | 1938      |
| A.formosa Fisch.                                 | "      | E <sub>9</sub>         | II | c     | 3         | 1938      |
| *A.glandulosa Fisch. ex Link.                    | "      | A op                   | EU | c     | 4,5,7,8   | 1934      |
| *A.karelinii (Baker) O. et B.Fedtsch.            | "      | B op                   | II | c     | 4         | 1937      |
| A.nevedensis Boiss. et Reut                      | "      | B op                   | II | c     | 3(4)      | 1939      |
| *A.olympica Boiss.                               | "      | A op                   | EU | c     | 4         | 1932      |
| *A.sibirica Lam.                                 | "      | E <sub>8</sub>         | EU | c     | 4         | 1934*     |
| *Callianthemum angustifolium Witas.              | "      | A op                   | EU | c     | 4         | 1934      |
| Delphinium cashmerianum Royle                    | "      | A op                   | II | c     | 3(4)      | 1940      |
| *D.caucasicum C.A.Mey.                           | "      | A op                   | B  | c     | 3(4)      | 1938      |
| *D.elatum L.                                     | "      | E <sub>10</sub> (A op) | EU | c     | 4,5,6,7,8 | 1932      |
| *D.pyramidalatum Albov                           | "      | B op                   | EU | c     | 4,7       | 1958*     |
| *Isopyrum thalictroides L.                       | Kpm.rp | B <sub>16</sub>        | II | OK    | 4,5       | 1956*     |
| Pulsatilla alpina (L.) Delarbre                  | pos.rm | A op                   | II | c     | 4         | 1957*     |
| *Ranunculus affinis R.Br.                        | "      | A <sub>1</sub>         | II | c     | 4         | 1951      |
| *R.caucasicus Bieb.                              | "      | B op                   | II | c     | 4         | 1939*     |
| *R.monophyllus Ovcz.                             | "      | E <sub>10</sub> (A op) | II | c     | 5         | 1934-1938 |
| *R.nivalis L.                                    | "      | A <sub>1</sub>         | II | c     | 4         | 1960*     |

| I                                  | 2       | 3                      | 4   | 5 | 6       | 7         |
|------------------------------------|---------|------------------------|-----|---|---------|-----------|
| *Ranunculus oreophilus Bieb.       | pos. rw | A op                   | EU  | C | 4,5,7   | 1939      |
| *R. propingus C.A. Mey.            | "       | B op                   | H   | + | 5       | 1934-1936 |
| *R. pulchellus C.A. Mey.           | "       | B op                   | H   | K | 5       | 1934-1936 |
| *Thalictrum aquilegifolium L.      | su. rw  | B <sub>9</sub>         | II  | K | 2       | 1941      |
| *Trollius altaicus C.A. Mey.       | pos. rw | A op                   | EU  | C | 4,5,7   | 1933      |
| *T. asiaticus L.                   | "       | A <sub>4</sub>         | EUH | C | 4,5,7,8 | 1932      |
| *T. chinensis Bunge                | "       | B <sub>14</sub> (A op) | II  | C | 4       | 1938      |
| *T. ledebourii Reichenb.           | "       | B <sub>14</sub> (B op) | II  | C | 4,7     | 1936*     |
| *T. ranunculinus (Smith) Stearn    | "       | A op                   | II  | C | 4       | 1936      |
| T. yunnanensis (Franch.) Shipcz.   | "       | A op                   | II  | C | 4       | 1941-1973 |
| <u>Rosaceae</u>                    |         |                        |     |   |         |           |
| *Alchemilla alpina L.              | xp      | A <sub>2</sub>         | II  | C | 4       | 1968*     |
| Amelanchier canadensis (L.) Medic. | K(N)    | B <sub>9</sub>         | II  | C | 3(4)    | 1939      |
| A. spicata (Lam.) C. Koch          | K(N)    | B <sub>15</sub>        | II  | C | 3(4)    | 1936      |
| *Aruncus asiaticus Pojark.         | su. rw  | B <sub>9</sub>         | EU  | C | 4,5     | 1937      |
| *A. vulgaris Rafin.                | pos. rw | B <sub>14</sub> (B op) | EU  | C | 4,7     | 1938*     |
| *Filipendula vulgaris Moench       | "       | B <sub>11</sub>        | II  | C | 4       | 1954      |
| Fragaria ovalis (Lam.) Rydb.       | "       | B op                   | II  | K | 4       | 1981*     |
| *Geum aleppicum Jacq.              | "       | B <sub>10</sub>        | II  | C | 4       | 1934      |
| G. bulgaricum Parf.                | "       | A op                   | II  | C | 3(4)    | 1941      |
| G. coccineum Hort.                 | "       | K                      | II  | C | 4       | 1941      |
| *G. fauriei Levi.                  | "       | B <sub>8</sub>         | II  | C | 4       | 1947*     |
| G. rhodopaeum Stoj. et Stef.       | "       | B op                   | II  | C | 3(4)    | 1956      |
| *Rudus avium Mill.                 | K(N)    | A <sub>4</sub>         | II  | C | 3(4)    | 1936      |

| I                                       | 2      | 3                      | 4   | 5 | 6     | 7     |
|-----------------------------------------|--------|------------------------|-----|---|-------|-------|
| * <i>Padus maackii</i> (Rupr.) Kom.     | П(К)   | Б <sub>9</sub>         | II  | С | 3(4)  | 1956  |
| * <i>Parageum montanum</i> (L.) Hara    | pos.тм | A op                   | III | С | 4,7   | 1947* |
| <i>Potentilla amicalia</i> Benth.       | "      | A op                   | II  | С | 3     | 1946  |
| <i>Pargyrophylla</i> Wall.              | "      | К                      | II  | С | 4     | 1939  |
| <i>Pastisanguinea</i> Lodd.             | "      | A op                   | II  | С | 4     | 1939* |
| * <i>P. aurea</i> L.                    | "      | A op                   | III | С | 4,5,7 | 1956* |
| <i>P. purpurea</i> Hook.                | "      | A op                   | II  | С | 4     | 1939  |
| * <i>Rosa amblyotis</i> C.A.Mey.        | К      | Б <sub>9</sub>         | II  | К | 4     | 1934  |
| * <i>R. glauca</i> Pourr.               | К      | Б op                   | II  | К | 4     | 1946  |
| * <i>R. rugosa</i> Thunb.               | К      | Б <sub>9</sub>         | II  | К | 2,4   | 1936  |
| * <i>R. spinosissima</i> L.             | К      | Б <sub>16</sub> (A op) | II  | К | 4     | 1950  |
| * <i>Rubus arcticus</i> L.              | Крм.тм | A <sub>2</sub>         | II  | К | 4     | 1936* |
| * <i>R. idaeus</i> L.                   | К      | Б <sub>9</sub>         | II  | К | 2,7   | 1936  |
| * <i>R. saxatilis</i> L.                | pos.тм | A <sub>2</sub>         | II  | К | 4     | 1932  |
| * <i>Sergiusorba alpina</i> Bunge       | Крм.тм | A op                   | II  | К | 4     | 1939* |
| * <i>S. officinalis</i> L.              | Крм.тм | A <sub>5</sub>         | III | К | 4,5   | 1934* |
| * <i>S. sitchensis</i> C.A.Mey.         | "      | A <sub>2</sub>         | II  | К | 4     | 1944* |
| * <i>S. tenuifolia</i> Fisch. ex Link   | "      | Б <sub>9</sub>         | III | К | 4,7   | 1939* |
| * <i>Sorbaria sorbifolia</i> (L.) A.Br. | К      | Б <sub>9</sub>         | II  | К | 2,4   | 1932  |
| * <i>Sorbus aucuparia</i> L.            | П(К)   | Б <sub>11</sub>        | II  | С | 3(4)  | 1950  |
| * <i>Spiraea chamaedryfolia</i> L.      | К      | Б <sub>9</sub> (Б op)  | II  | С | 3     | 1936  |
| * <i>S. media</i> Fr. Schmidt           | К      | Б <sub>11</sub>        | II  | К | 1     | 1936  |
| * <i>S. salicifolia</i> L.              | К      | A <sub>4</sub>         | II  | С | 3     | 1936  |

| I                                              | 2       | 3                      | 4   | 5  | 6     | 7         |
|------------------------------------------------|---------|------------------------|-----|----|-------|-----------|
| <u>Rubiaceae</u>                               |         |                        |     |    |       |           |
| * <i>Galium boreale</i> L.                     | кpm.рф  | A <sub>5</sub>         | II  | K  | 4     | 1934      |
| * <i>G. verum</i> L.                           | "       | A <sub>5</sub>         | II  | K  | 4     | 1938      |
| <u>Salicaceae</u>                              |         |                        |     |    |       |           |
| * <i>Populus suaveolens</i> Fisch.             | K       | A <sub>2</sub>         | II  | C  | 3(4)  | 1955      |
| * <i>P. tristis</i> Fisch.                     | K(K)    | B <sub>8</sub>         | II  | K  | 4     | 1938      |
| * <i>Salix schwerinii</i> E. Wolf              | K(K)    | B <sub>9</sub>         | II  | C  | 3(4)  | 1954      |
| <u>Saxifragaceae</u>                           |         |                        |     |    |       |           |
| * <i>Bergenia crassifolia</i> (L.) Fritsch.    | кф      | A op                   | III | C  | 4,5   | 1933      |
| * <i>Chrysosplenium alternifolium</i> L.       | pos. rm | A <sub>4</sub>         | II  | +  | 5     | 1950-1952 |
| * <i>Saxifraga caespitosa</i> L. s. l.         | кф      | A <sub>2</sub>         | II  | C  | 3(4)  | 1932      |
| * <i>S. cernuus</i> L.                         | pos. rm | A <sub>2</sub>         | II  | C  | 4     | 1945-1969 |
| * <i>S. punctata</i> L.                        | "       | A <sub>1</sub> (A op)  | II  | C  | 4     | 1960*     |
| <u>Scrophulariaceae</u>                        |         |                        |     |    |       |           |
| * <i>Leptandra sibirica</i> (L.)               | кpm.рф  | B <sub>9</sub>         | II  | K  | 4     | 1933*     |
| * <i>Linaria acutiloba</i> Fisch. ex Reichenb. | "       | A <sub>4</sub>         | II  | K  | 4     | 1962-1975 |
| <i>L. alpina</i> (L.) Mill.                    | зн. rm  | A op                   | II  | C  | 3     | 1932      |
| <i>Linaria purpurea</i> Mill.                  | онн     | A <sub>23</sub> (B op) | II  | C  | 3     | 1936-1972 |
| * <i>L. vulgaris</i> Mill.                     | кpm.рф  | A <sub>5</sub>         | III | он | 4,5,7 | 1940-1987 |
| <i>Mimulus luteus</i> L. s. l.                 | онн     | A <sub>6</sub>         | II  | C  | 3     | 1945-1973 |
| * <i>Pedicularis condensata</i> Bieb.          | pos. rm | A op                   | II  | C  | 5     | 1937      |
| * <i>P. incarnata</i> L.                       | "       | A <sub>2</sub>         | B   | C  | 4,7,8 | 1936-1973 |
| * <i>Scrophularia nodosa</i> L.                | "       | B <sub>11</sub>        | II  | C  | 3(4)  | 1933-1966 |
| * <i>S. scopolii</i> Hoppe ex Pers.            | кв-кн   | B <sub>15</sub> (B op) | III | C  | 4     | 1966      |
| * <i>Verbascum phlomoides</i> L.               | "       | B <sub>16</sub>        | II  | C  | 3     | 1935-1937 |

| I                          | 2              | 3              | 4     | 5  | 6       | 7         |
|----------------------------|----------------|----------------|-------|----|---------|-----------|
| *Veronica chamaedrys L.    | хф             | БII            | БЗНII | с  | 4,7     | 1940      |
| *V. fruticans Jacq.        | хф             | A <sub>2</sub> | II    | с  | 4       | 1966 *    |
| *V. gentianoides Vahl.     | pos. rw        | A op           | БНII  | с  | 4,5,7,8 | 1937      |
| *V. longifolia L.          | кpm. рф        | A <sub>5</sub> | БНII  | сх | 4,5,7,5 | 1934      |
| V. nivea Lindl.            | "              | A op           | II    | к  | 4       | 1966 *    |
| Wulfenia carinthiaca Jacq. | хф             | Б op           | II    | с  | 4       | 1947 *    |
| <u>Thymelaeaceae</u>       |                |                |       |    |         |           |
| *Daphne glomerata Lam.     | к              | A op           | II    | к  | I       | 1936      |
| *D. mezereum L.            | к              | Б <sub>9</sub> | БII   | с  | 7       | 1934      |
| <u>Urticaceae</u>          |                |                |       |    |         |           |
| *Urtica dioica L.          | эн. rw-кpm. рф | БII            | БЗ    | к  | 5,7     | 1930-е    |
| <u>Valerianaceae</u>       |                |                |       |    |         |           |
| *Valeriana alpestris Stev. | pos. rw        | A op           | II    | с  | 4       | 1959 *    |
| *V. colchica Utrik         | "              | A op           | II    | с  | 4       | 1955 *    |
| *V. officinalis L.         | "              | A <sub>6</sub> | II    | с  | 4       | 1932      |
| *V. tilifolia Troitzk.     | "              | Б op           | II    | с  | 4       | 1966 *    |
| *V. wolgensis Kazak.       | "              | A <sub>4</sub> | II    | с  | 4       | 1958 *    |
| <u>Violaceae</u>           |                |                |       |    |         |           |
| *Viola altaica Ker-Gawl.   | "              | A op           | БII   | с  | 4       | 1934      |
| *V. tricolor L.            | онн            | A <sub>3</sub> | II    | с  | 3(4)    | 1935-1978 |
| *V. uniflora L.            | pos. rw        | БIO            | II    | с  | 4,5     | 1936-1975 |

|                                                                                                                            | Стр. |
|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|------|
| В В Е Д Е Н И Е .....                                                                                                      | 5    |
| Г л а в а I. НАТУРАЛИЗАЦИЯ РАСТЕНИЙ КАК БИОГЕОГРАФИЧЕСКАЯ И БИОЭКОЛО-<br>ГИЧЕСКАЯ ПРОБЛЕМА .....                           | 9    |
| I.1. Из истории изучения натурализации растений. Вопросы<br>терминологии .....                                             | 9    |
| I.2. Флористический и другие аспекты натурализации интро-<br>дуцентов .....                                                | 18   |
| Г л а в а 2. ОСОБЕННОСТИ НАТУРАЛИЗАЦИИ ИНТРОДУЦИРОВАННЫХ РАСТЕНИЙ НА<br>КОЛЬСКОМ СЕВЕРЕ .....                              | 26   |
| 2.1. Пути и формы заноса инорайонных растений .....                                                                        | 26   |
| 2.2. Об уровнях жизненности натурализующихся растений ...                                                                  | 31   |
| 2.3. Общая характеристика натурализующихся растений .....                                                                  | 34   |
| Г л а в а 3. НАТУРАЛИЗАЦИЯ ИНТРОДУЦЕНТОВ В ОПЫТНО-КОЛЛЕКЦИОННЫХ ПОСАД-<br>КАХ ПОЛЯРНО-АЛЬПИЙСКОГО БОТАНИЧЕСКОГО САДА ..... | 37   |
| 3.1. Предпосылки и тенденции к натурализации. Устойчи-<br>вость растений в посадках .....                                  | 37   |
| 3.2. Самосев интродуцентов. Плантационная натурализация..                                                                  | 37   |
| Г л а в а 4. НАТУРАЛИЗАЦИЯ ИНТРОДУЦЕНТОВ В ЕСТЕСТВЕННЫХ МЕСТООБИТАНИЯХ                                                     | 40   |
| 4.1. Расселение интродуцентов за пределы опытно-коллекци-<br>онных посадок .....                                           | 40   |
| 4.2. Популяционный метод как основа изучения и характери-<br>стики производных фитоценозов .....                           | 42   |
| 4.3. Биоморфологическая и пространственная структура цено-<br>популяций натурализующихся интродуцентов .....               | 45   |
| 4.3.1. Биоморфологическая и пространственная структу-<br>ра ценопопуляций борщевика рассеченного .....                     | 47   |
| 4.3.2. Морфологическая и пространственная неоднород-<br>ность структуры ценопопуляций чемерицы Лобеля                      | 54   |
| 4.3.3. Морфологическая и пространственная организа-<br>ция структуры ценопопуляций клычтонии копытне-<br>листной .....     | 64   |
| 4.4. Сезонная и многогодичная динамика морфологической<br>структуры ценопопуляций клычтонии копытнелистной ...             | 73   |
| З А К Л Ю Ч Е Н И Е .....                                                                                                  | 79   |
| Л И Т Е Р А Т У Р А .....                                                                                                  | 82   |
| П Р И Л О Ж Е Н И Е .....                                                                                                  | 97   |

Г.Н.Андреев, Г.А.Зуева

НАТУРАЛИЗАЦИЯ ИНТРОДУЦИРОВАННЫХ РАСТЕНИЙ  
НА КОЛЬСКОМ СЕВЕРЕ

Редактор Образцова Т.М.  
Технический редактор В.А.Ганичев

Подписано к печати 05.II.90.

Формат бумаги 60x84. 1/8. Бумага офсетная. Печать офсетная.

Усл.печ.л. 14.42. Уч.-изд.л. 10.27. Уо.кр.от. 14.42.

Тираж 200 экз. Заказ № 406. Цена 1 руб.50 коп.

406.

---

Ордена Ленина Кольский научный центр им.С.М.Кирова АН СССР  
184200 Апатиты, Мурманская область, Ферсмана, 14