

633.2/4 (984)

Г 61

Б. Н. ГОЛОВКИН

ПЕРЕСЕЛЕНИЕ
ТРАВЯНИСТЫХ МНОГОЛЕТНИКОВ
НА ПОЛЯРНЫЙ СЕВЕР

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р
ОРДЕНА ЛЕНИНА КОЛЬСКИЙ ФИЛИАЛ им. С. М. КИРОВА
ПОЛЯРНО-АЛЬПИЙСКИЙ БОТАНИЧЕСКИЙ САД-ИНСТИТУТ

Б. Н. ГОЛОВКИН

ПЕРЕСЕЛЕНИЕ
ТРАВЯНИСТЫХ МНОГОЛЕТНИКОВ
НА ПОЛЯРНЫЙ СЕВЕР

Эколого-морфологический анализ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
Ленинградское отделение
Ленинград · 1973

Переселение травянистых многолетников на Полярный Север. Эколого-морфологический анализ. Головкин Б.Н. 1973. Изд-во „Наука“, Ленингр. отд., Л. 1 - 268.

Рассматриваются основные особенности морфогенеза растений, интродуцированных Полярно-альпийским ботаническим садом (г. Кировск, Мурманской обл.), в частности рост и развитие надземных и подземных побегов, продолжительность жизни растений и отдельных их органов, устойчивость к различным неблагоприятным условиям среды. Вычисление степени корреляции между ходом метеорологических процессов и фенодатами позволило выявить у многих интродуцентов особые критические периоды развития побегов, во время которых растения наиболее чувствительны к колебаниям напряженности метеорологических факторов. Эти периоды могут быть приурочены как к году цветения, так и к предшествующему году. В процессе естественного отбора под влиянием природных условий Севера в популяциях интродуцируемых растений выделяются следующие группы. 1. Растения с ди- и полициклическим типом развития побегов; растянутость периода формирования побегов у таких растений в какой-то степени компенсирует термический дефицит, испытываемый многими растениями на Севере. 2. Растения с ускоренным моноциклическим типом развития побегов; такое ускорение часто является результатом аббревиации - выпадения одной из фаз развития. 3. Растения с пониженным апикальным доминированием; это явление сопровождается резким увеличением количества зимующих почек. 4. Растения, способные длительное время существовать и размножаться только вегетативно без заметной деградации. Стабильность фенофаз у переселенных растений на Севере меньшая, чем в природных условиях на их родине. Данные эколого-географического анализа в основном подтверждают выводы, сделанные ранее Н.А. Аврориным (1956). Идеальными интродуцентами для Севера являются мезофиты и факультативные сциофиты. Среди жизненных форм наилучшую приживаемость показали розеточные гемикриптофиты и корневишные геофиты. Хорошая приживаемость отмечена у эдификаторов растительного покрова. Рис. - 23, табл. - 42, библи. - 347 назв.

Ответственный редактор

Н. А. АВРОРИН

146754

© Издательство „Наука“, Ленинградское отделение, 1973 г.

2105-1050 734-73
042(02)-73

50

БИБЛИОТЕКА
КОЛЬСКОГО ФИЛИАЛА
Академии наук СССР

ПРЕДИСЛОВИЕ

Интерес, проявляемый ботаниками нашей страны к крайне северным ее районам, в последнее десятилетие заметно усилился, что выразилось в появлении ряда обзорных флористических, геоботанических и экологических работ, выполненных в условиях Субарктики. Такой интерес не случаен, поскольку субарктические районы СССР являются территориями с большими экономическими возможностями, освоение которых - дело ближайших лет. Очевидно, назрела необходимость в создании обзорных работ также и по интродукции растений на Север. В 1956 г. Н.А. Аврорин в книге „Переселение растений на Полярный Север. Эколого-географический анализ“ выборочно обобщил результаты интродукционных экспериментов в Полярно-альпийском ботаническом саду на Кольском полуострове и заложил теоретические основы интродукции растений в районы Субарктики. За период, прошедший со дня выхода этой книги, на севере нашей страны возникли новые исследовательские ботанические учреждения, накоплен опыт выращивания растений в других географических пунктах. Увеличился также объем интродукционных работ в субарктических районах зарубежного Севера. Число видов, испытанных Полярным садом, превысило 3000, а материал по ним пополнился результатами морфологических, анатомических, кариологических и других анализов. Массовость опытного материала позволила применить при его обработке методы математической статистики. Анализ многолетних фенологических и метеорологических данных, проведенный с помощью этих методов, сделал возможным уточнить наши знания о процессе акклиматизации растений в новых для них условиях и заложил основу для дальнейшей разработки методики интродукционного эксперимента.

В настоящей работе автор ставил своей целью прежде всего описать те особенности интродукционного эксперимента в Субарктике, которые до этого выпадали из внимания экспериментаторов или освещались ими недостаточно. Здесь представлены первый опыт оценки интродукционных возможностей травянистых растений различных жизненных форм, опирающийся на изучение их биологии и в природных условиях Севера, опыт более подробного экологического анализа интродуцентов, попытка выяснения роли отдельных метеорологических факторов при выращивании интродуцированных растений в Субарктике.

Если эколого-географический анализ дает основу для выявления потенциальных центров сосредоточения будущих интродуцентов, то анализ систематических групп позволит априорно оценить перспективность для целей интродукции отдельных родов и внутривидовых таксонов.

Естественно, что проблема переселения растений в высокие широты не исчерпывается тем кругом вопросов, которые поставлены в этой работе, являющейся продолжением серии итоговых монографий Полярно-альпийского ботанического сада. Ее дополнит подготовленная Г.Н. Андреевым работа, посвященная роли происхождения исходного материала при интродукции растений в Субарктику и оценке интродукционных возможностей флор различных природных областей земного шара.

Эта работа могла быть организована и завершена лишь с помощью всего коллектива Полярно-альпийского Ботанического сада Кольского филиала АН СССР и особенно лаборатории интродукции растений. Сотрудникам сада, вложившим много самоотверженного труда в выращивание растений в очень трудных природных условиях, автор приносит самую искреннюю благодарность.

Неоценимая помощь в подготовке и проведении этой работы была оказана постоянным консультантом всех северных интродукторов докт. биол. наук проф. Н.А. Аврориным, который явился нашим первым очень внимательным рецензентом. Автор благодарит коллектив сотрудников Ботанического сада Ботанического института им. В.Л. Комарова АН СССР (г. Ленинград), на научном семинаре которого при обсуждении работы было сделано много ценных замечаний.

Автор с глубокой благодарностью отмечает также то дружеское внимание, которое было уделено проводимой работе ныне покойным докт. биол. наук проф. И.Г. Серебряковым.

Глава I

КРАТКИЙ ОЧЕРК ИСТОРИИ И СОВРЕМЕННОГО СОСТОЯНИЯ ИНТРОДУКЦИОННЫХ ЭКСПЕРИМЕНТОВ НА КРАЙНЕМ СЕВЕРЕ

Для того чтобы дать общее представление о современной базе северного растениеводства и, в частности, цветоводства, мы предприняли попытку обобщить весьма разрозненные данные, имеющиеся по этому вопросу в отечественной и зарубежной литературе, связав их с нашими собственными наблюдениями.

Первые попытки систематизации сведений о растениеводстве на Крайнем Севере предпринял А.Миддендорф (Middendorf, 1864), однако данные, которыми он обладал, были очень немногочисленны и неполны. Позднее подобную сводку составил для севера нашей страны Г.И. Танфильев (1923), а затем, по поручению Отдела прикладной ботаники и селекции Государственного института опытной агрономии, Ю.Д. Цинзерлинг (1925). Данные этих авторов касались в основном выращивания на Севере сельскохозяйственных растений.

Используемый в практике озеленительный ассортимент стран умеренного климата создавался в течение многих столетий и прошел в своем становлении несколько этапов. Первый этап характеризовался введением в культуру преимущественно растений местной флоры. Начало его восходит к первым периодам растениеводства. Этот этап практически закончился ко второй половине XVI в. Второй этап заключался в привлечении для озеленения инорайонных растений и был связан с новыми географическими открытиями. Такое пополнение озеленительного ассортимента продолжается и сейчас, но в значительно меньшем масштабе. И, наконец, в третьем, современном периоде, который начался около 250 лет назад, ассортимент декоративных травянистых растений пополняется преимущественно за счет создания местных сортов давно интродуцированных видов методами гибридизации и селекции. Этот процесс приобрел в XX в. большой размах в связи с новейшими достижениями в области генетики растений.

В отличие от растениеводства стран умеренного климата растениеводство на Крайнем Севере сравнительно молодо. Если не считать посадок местных, главным образом пищевых растений типа дягиля *Archangelica decurrens* Ledeb., которые известны для Норве-

гии с середины, а для Исландии с конца IX в. (Harshberger, 1929), первые более или менее удачные попытки растениеводства на Севере датируются XVII в. К этому времени относятся первые посадки картофеля, проведенные Датским сельскохозяйственным обществом в Исландии, и появление огородничества на широте Полярного круга в Скандинавии. В середине XVIII в. в этих странах к Полярному кругу шагнуло уже и цветоводство. Так, в книге Мора (Mohr, 1786) указываются первые опыты цветоводства в Акурейри (Исландия) на широте 65°41'. Там успешно выращивались люпины, лакфиоль, резеда, *Cortis* и др. Тогда же мы встречаем упоминания о первых попытках растениеводства в Гренландии. На Аляске и Алеутских островах начало растениеводства тесно связано с развитием здесь русских поселений. Русскими проведены были первые удачные посевы ячменя в 1784–1786 гг. (Middendorf, 1864), опыты по пересадке деревьев для озеленения безлесных тундровых территорий. Так, в 1805 г. из Ситхи на о. Уналашка были впервые пересажены ситкинские ели (Веняминов, 1840). Часть этих посадок сохранилась до сих пор возле Датч-Харбора (Sundborg, 1946). На севере Канады известные нам первые попытки огородничества (на острове Ньюфаундленд) приурочены к началу XIX в. (Harris, 1967). На отечественном Крайнем Севере, а именно на Кольском полуострове, травосеяние и выращивание репы известны с конца XVIII в.

В условиях севера процессы формирования озеленительного ассортимента из местных дикорастущих растений и привлечения инорайонных интродуцентов шли практически одновременно и продолжают теперь с доминированием последних. Лишь с конца XIX–начала XX в. начинаются робкие опыты по созданию местных северных сортов декоративных растений (Parvela, 1930).

Первые попытки интродукции растений на Север носят стихийный характер. Большую роль здесь сыграли переселенцы-колонисты, в частности русские, на Кольском полуострове и на Аляске, принесшие с собой культуру овощей, главным образом репы, а затем и картофеля. Первые сады и огороды возникали также при местных аптеках (Финляндия), христианских миссиях и пушных факториях Компании Гудзонова залива (Канада). Последний сад такого рода был основан в 1926 г. при христианской миссии в Аклавике (северо-западная Канада) на 68°20' с.ш., в 200 км севернее Полярного круга (Albright, 1933).

В северной Скандинавии первые опыты по разведению инорайонных растений датируются второй половиной XVIII в., когда огородничество в городах и сельских местностях становится обычным занятием. В 1762 г. в Оулу при местной аптеке начинают выращивать некоторые декоративные многолетники: турешкую гвоздику, водосбор и др. (Parvela, 1930). Это были годы, в которые развернул свою деятельность известный финский интродуктор растений Пер Калм. Он был первым в Скандинавии, кто привлек для целей озеленения 72 вида травянистых и древесных растений из Северной Америки (Ahmon, 1952). Основные итоги долголетней стихийной интродукции растений в XVII–XIX вв. в Скандинавии подводит сводка Шюбелера (Schübeler, 1873–1875).

XX век положил начало научно-исследовательским работам в области северного растениеводства и, в частности, цветоводства. Одна за другой создаются научно-исследовательские станции, в задачу которых входят подбор ассортимента пищевых, кормовых и декоративных растений для своего района и разработка их агротехники.

Первая станция такого рода была основана на Аляске, в Ситхе, в 1898 г. Несколько позже возникли научно-исследовательские станции Коппер Сентер (1902) и Фербенкс (1908) на Аляске, Форт Вермилльон (1908) и Биверлодж (1916) – в Канаде. Работа канадской сети станций координировалась службой опытных станций министерства сельского хозяйства Канады, в то время как многие станции в других странах принадлежали местным университетам (Фербенкс – на Аляске, Кево и Рованиemi – в Финляндии). Ряд зарубежных научно-исследовательских станций возник в послевоенные годы. Это в основном станции на северо-западе Канады, из которых наиболее известные 1019-я милья алясканской автостреды (160 км от г. Уайтхорса) и Форт Симпсон (у места впадения р. Лайярд в р. Макензи). Основными направлениями их работы были сортоиспытание различных сельскохозяйственных и в меньшей мере декоративных растений и изучение возможностей их коммерческого возделывания.

На ряде станций (Сент-Джонс, Биверлодж) изучались основы культуры местных дикорастущих ягодников, велись небольшие физиологические исследования, связанные с вопросами агротехники изучаемых растений, например изучение возможностей применения синтетических пленок для мульчирования.

В связи с проведенной в 1965 г. реорганизацией часть канадских станций была закрыта, а оставшиеся станции – Уайтхорс, Смитерс, Принс Джордж (рис. 1) стали своего рода испытательными пунктами (test sites) основной научно-исследовательской станции Биверлодж (Harris, 1967).

В 1956 г. в юго-западной Гренландии (Юлианехоб) была организована сельскохозяйственная опытная станция, которая помимо выращивания овощей занималась испытанием интродуцированных деревьев и некоторых цветочных культур (Тихомиров, 1956; Bjerger, 1959).

В Норвегии в начале 1950-х годов были основаны две государственные экспериментальные фермы в архипелаге Вестеролен (68°45'–69°01' с.ш.), в задачи которых входило испытание овощных и кормовых растений, а также некоторых декоративных деревьев и кустарников (Retvedt, 1960; Köngsvik, 1960). На севере Швеции испытанием декоративных растений занималось городское цветоводство г. Кируна (Гафнер, 1959).

В 1957 г. в Исландии в г. Акурейри был основан первый зарубежный ботанический сад, расположенный вблизи Полярного круга (65°41' с.ш.). Следующие за ним по широте сады возникают в Оулу (Финляндия) и в Рейкьявике (Исландия). Из них только последние два ведут научно-исследовательскую работу (Головкин, 1965). Одним из результатов работ перечисленных выше научно-исследовательских учреждений явились региональные ассортименты овощных, кормовых и декоративных растений.

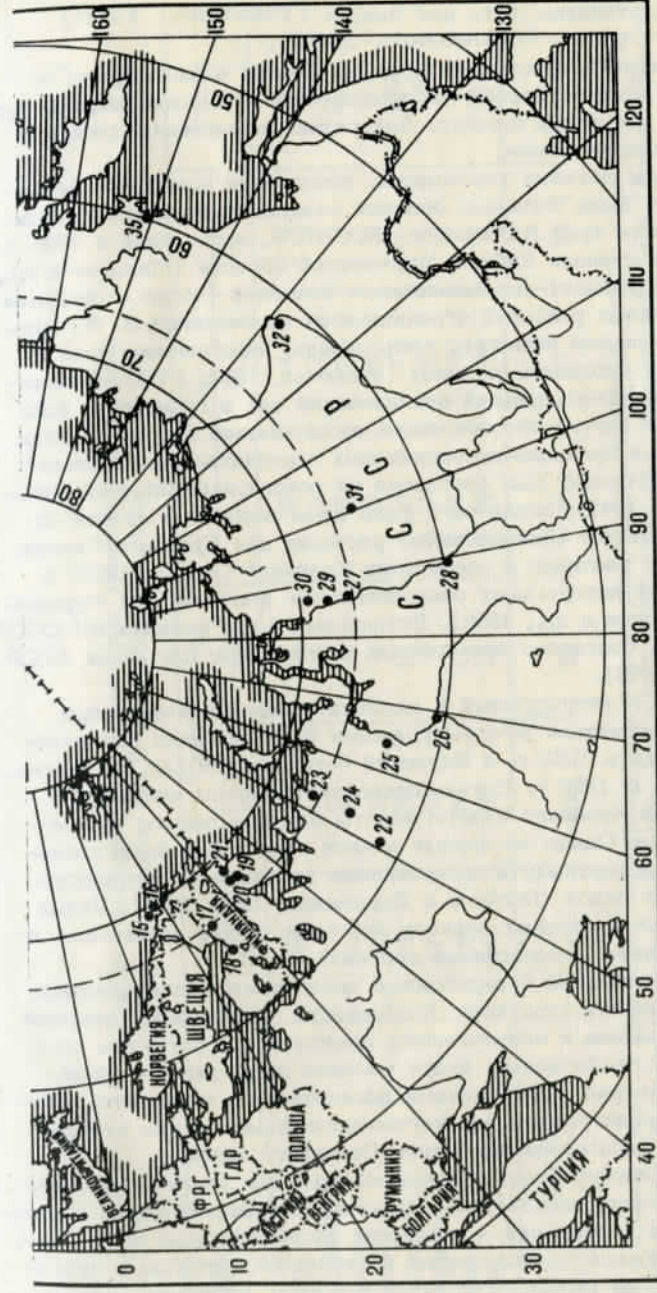
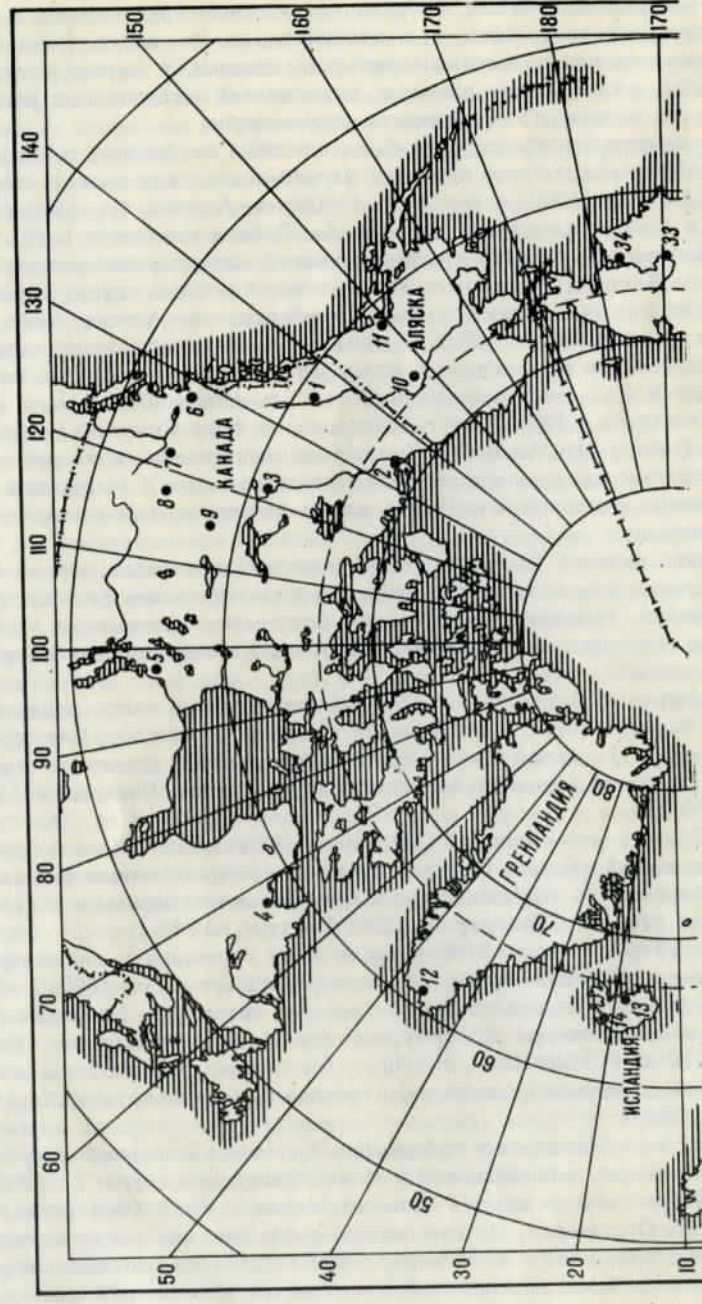


Рис.1. Размещение основных ботанических опытных учреждений, в которых велась или ведется работа по интродукции на Север травянистых растений.

Канада: 1 - Уайтхорс, 2 - Инувик, 3 - Форт Симпсон, 4 - Форт Чимо, 5 - Вабуден, 6 - Смитерс, 7 - Принс Джордж, 8 - Биверлод, 9 - Форт Вермилльон; США (Аляска): 10 - Фэрбенкс, 11 - Анкоридж; Гренландия: 12 - Юлианехоб; Исландия: 13 - Акурейри, 14 - Рейкьявик; Норвегия: 15-16 - Вестеролен; Финляндия: 17 - Рованиemi, 18 - Оулу; СССР: 19 - Кировск, 20 - Хибини, 21 - Мурманск, 22 - Сыктывкар, 23 - Нарьян-Мар, 24 - Усть-Цильма, 25 - Березово, 26 - Ханты-Мансийск, 27 - Туруханск, 28 - Яршево, 29 - Игарка, 30 - Норильск, 31 - Тура, 32 - Якутск, 33 - Марково, 34 - Анадырь, 35 - Магадан.

Последние были составлены лишь для Аляски (Pillsbury, 1960) и Исландии (Davidsson, Oskarsson, 1950).

Вся история растениеводства на Крайнем Севере нашей страны — это прежде всего история борьбы за продвижение в высокие широты зерновых, овощных и кормовых культур. Декоративные растения пришли в эти районы значительно позже.

Одним из первых научных учреждений, занявшихся вопросами северного цветоводства, была Полярная опытная станция Всесоюзного института растениеводства им. Н. И. Вавилова (ПОСВИР), основанная в 1923 г. И. Г. Эйхфельдом на станции Хибинь Мурманской области (Маньков и др., 1957). Однако ассортимент выращивавшихся станцией (тогда — опытным пунктом) декоративных растений ограничивался однолетниками. Из многолетников были успешно испытаны лишь ревень, многолетние маки и ирисы, в частности сибирские их виды (Эйхфельд, 1932, 1933). Созданный в 1931 г. Полярно-альпийский ботанический сад в г. Кировске взял на себя разработку научно обоснованного ассортимента как однолетних, так и многолетних и древесно-кустарниковых озеленительных растений. Первый такой ассортимент был составлен на основе десятилетней работы Сада (Аврорин, 1941), после чего были даны подробные сводки по декоративным растениям (Декоративные растения для Крайнего Севера, 1958; Декоративные растения и озеленение Крайнего Севера, 1962) и разработан основной ассортимент озеленительных растений для Мурманской области (Аврорин и др., 1956). Ботаниками Коми филиала АН СССР (г. Сыктывкар) был составлен аналогичный ассортимент для Коми АССР (Чарочкин, 1959, 1966).

В Якутской АССР интродукцией и акклиматизацией декоративных растений начала заниматься Чучур-Муранская биологическая лаборатория, преобразованная в 1962 г. в Якутский ботанический сад (Чугунова, Шелудякова, 1965). С 1958 г. Научно-исследовательским институтом сельского хозяйства Крайнего Севера начаты научные работы по озеленению г. Норильска. Одним из первых этапов этих работ было создание регионального ассортимента декоративных растений из интродуцированных и местных видов (Поляков и Вершинина, 1960, 1968). Целый ряд опытных станций и опорных пунктов этого института занимались и занимаются испытанием декоративных растений.

Сравнивая отечественный и зарубежные ассортименты для северных районов, можно отметить следующие особенности. Зарубежные северные ассортименты отбирались и испытывались прежде всего с учетом того, что основными их потребителями будут частные лица, реже — строительные фирмы. Главными поставщиками посадочного и семенного материала служат непосредственно сами научно-исследовательские станции Севера или фирмы, расположенные южнее Полярного круга.

В нашей стране ассортимент, предназначенный для озеленения северных городов и поселков, внедряется в практику озеленения через посредство промежуточных учреждений — городских озеленительных питомников горкомхозов или крупных промышленных предприятий, которые в производственных масштабах размножают рекомендуемые растения. Любители-цветоводы, которые немало делают для озеленения северных населен-

Т а б л и ц а 1

Состав ассортимента декоративных травянистых растений северных районов СССР и зарубежных стран

Страны	Число видов						Итого
	2 ♀	♂ ♂	♂ ♂	♂ ♂	♂ ♂	♂ ♂	
СССР	132	70	2	25	4	8	241
Гренландия	6	13	4	2	2	2	29
Исландия	343	72	4	17	19	8	483
Швеция	33	22	2	8	4	2	71
Норвегия	75	136	11	24	7	16	269
Финляндия	147	52	3	17	8	1	228
Канада	61	51	11	11	4	7	145
Аляска	149	60	13	13	9	7	251
Всего на Крайнем Севере	543	203	25	36	27	23	857

П р и м е ч а н и е. Данные об ассортиментах взяты из следующих публикаций: СССР — Аврорин, 1958; Тамберг, 1958; Андреев, Головкин, 1962; Чарочкин, 1959, 1960; Чугунова, Шелудякова, 1965; Поляков, Вершинина, 1968; Исландия — Davidsson, Oskarsson, 1950; Гренландия — Pedersen, 1965; Швеция — Гафнер Ф., 1959; Schübeler, 1873-1875; Норвегия — Schübeler, 1873-1875; Финляндия — Parvela, 1930, 1931; личные наблюдения Н. А. Аврорина; Канада — Аврорин, 1960; Albricht, 1933; Аляска — Pillsbury, 1960, 1962.

ных пунктов, тем не менее отходят здесь на второй план. Наконец, у нас ведутся работы по созданию собственных местных сортов интродуцированных растений, отличающихся от диких форм повышенной декоративностью и зимостойкостью.

Всего, по имеющимся у нас данным, в результате первичных испытаний на зарубежном Крайнем Севере успешно прижилось около 850 видов травянистых растений. В нашей стране интродукционная работа выявила около 1800 видов растений, достаточно хорошо показавших себя в северных условиях. Если свести данные о всех этих растениях в единый список, то окажется, что всего в районах Субарктики может с большим или меньшим успехом выращиваться около 2000 видов травянистых растений различного применения, главным образом декоративных, а также пищевых и кормовых. В это число не входят 108 видов декоративных дикорастущих растений местной флоры, которые успешно испытаны в озеленительных посадках. Распределение всех растений по ассортиментам северных стран показано в табл.1.

Несмотря на большое разнообразие растений, успешно испытанных в северных условиях, можно выделить сравнительно немногочисленный ассортимент-минимум из видов, которые одинаково хорошо показали себя в большинстве северных стран, в том числе и в северных районах Советского Союза. Он включает следующие 32 вида травянистых декоративных растений:

Antirrhinum majus L. ⊙ 2
Aster alpinus L. 2
Bellis perennis L. 2
Calendula officinalis L. ⊙ 2
Callistephus chinensis Nees ⊙
Centaurea cyanus L. ⊙
Clarkia elegans Dougl. ⊙
Delphinium ajacis L. ⊙
D. cultorum hort. 2
Dianthus barbatus L. ⊙ 2
Dicentra spectabilis Miq. 2
Eschscholtzia californica Cham. ⊙
Hemerocallis lilio-asphodelus L. 2
Einum grandiflorum Desf. ⊙
Lobelia erinus L. ⊙ 2
Lupinus polyphyllus Lindl. 2

Lychnis chalcedonica L. 2
Nemesia strumosa Benth. ⊙
Papaver nudicaule L. 2
P. rhoeas L. ⊙
P. somniferum L. ⊙
Petunia hybrida Vilm. ⊙
Phlox drummondii Hook. ⊙
Ph. paniculata L. 2
Pyrethrum roseum M.B. 2
Reseda odorata L. ⊙ 2
Salpiglossis sinuata Ruiz et Pav. ⊙
Salvia splendens Sello ⊙ 2
Scilla sibirica Andr. 2
Tagetes erecta L. ⊙
Tropaeolum majus L. ⊙ 2
Viola wittrockiana Gams ⊙ 2

В ассортимент-минимум входят 14 облигатных однолетников (⊙), 5 многолетников, выращивающихся как однолетники (⊙ 2), два многолетника, выращивающихся как двулетники (⊙ 2), и 11 многолетников (2).

Если из этого списка исключить виды гибридного происхождения и виды, родина которых точно неизвестна (*Papaver somniferum*,

Т а б л и ц а 2

Происхождение возделываемых декоративных многолетников открытого грунта

Происхождение ¹	Зарубежный север.		В целом СССР ²		Северные районы СССР ³	
	число видов	%	число видов	%	число видов	%
С.Америка	58	14.1	50	17.1	14	10.6
Ц.Америка	2	0.5	5	1.7	—	—
Ю.Америка	2	0.5	1	0.3	—	—
Средиземноморье . .	44	10.7	69	23.6	2	1.5
Высокогорья Европы	37	9.0	12	4.1	19	14.4
Крым и Кавказ . . .	25	6.1	40	13.7	14	10.6
Европейская часть СССР	3	0.7	7	2.4	1	0.8
Ю.Африка	9	2.2	—	—	—	—
Азия	72	17.4	82	27.9	43	32.6
в том числе:						
Сибирь	5	1.2	16	5.4	7	5.3
Дальний Восток	31	7.5	13	4.4	7	5.3
Ср.Азия	3	0.7	12	4.1	2	1.5
Северная умеренная часть восточного полушария	159	38.6	27	9.2	39	29.5
Внетропическая часть южного полушария	1	0.2	—	—	—	—
Итого	412	100	293	100	132	100

¹ Для сравнимости приняты географические группы по Н.А.Базилевской (1964).

² По Н.А.Базилевской (1964).

³ По источникам, указанным в табл.1.

Reseda odorata, *Delphinium cultorum*, *Calendula officinalis*, *Petunia hybrida*, *Viola wittrockiana*), то окажется, что в своем естественном распространении перечисленные выше виды распределяются по эколого-географическим категориям (Аврорин, 1956) следующим образом:

- Категория А. Заходящие на север в тундровую зону, а в горах — в альпийский пояс 4 вида.
- Категория Б. Заходящие на север в таежную зону, а в горах — в хвойнолесной и субальпийский пояса 4 вида.
- Категория В. Не выходящие на равнине к северу и югу из границ зоны широколиственных лесов, а в горах — за пределы пояса широколиственных лесов 8 видов.
- Категория Г. Заходящие на север в зону степей и полупустынь, а в горах — на засушливые горные склоны 1 вид.
- Категория Д. Не выходящие на север и в горы из зоны и пояса субтропиков и, в частности, нижнего пояса средиземноморской зоны 6 видов.
- Категория Е. Не выходящие в природе из зоны и пояса тропиков 3 вида.

При этом все многолетники ассортимента попадают в первые три группы. Последние три группы представлены только однолетниками и многолетниками, выращиваемыми на Севере в качестве однолетников.

Интересно проследить происхождение составляющих северный озеленительный ассортимент травянистых растений, особенно многолетников открытого грунта (табл.2). Для сравнения здесь приведены также данные по общесреднему озеленительному ассортименту, взятые из работы Н.А.Базилевской (1964). Северный ассортимент заметно отличается от общесоюзного уменьшенным относительным содержанием видов средиземноморского и среднеазиатского происхождения, т.е. видов, наиболее термофильных и ксерофильных. И, напротив, там значительно повышен удельный вес ореофитов Европы и видов северной части Восточного полушария.

Весьма показательно, что виды нашей отечественной флоры составляют более 1/4 ассортимента северных районов нашей страны.

В заключение следует отметить, что современный озеленительный ассортимент для северных районов нуждается в значительном изменении и дополнении. Должны быть дополнены различные функциональные группы, слабо представленные в настоящее время (позднецветущие бордюрные растения, растения для солитерных посадок и поздней осенней срезки), увеличено разнообразие колеров в разные периоды лета и т.д. (Головкин, 1967). Большая работа предстоит по районированию северного озеленительного ассортимента, чему в большой мере будет способствовать деятельность научно-исследовательских учреждений, расположенных в сравнительно малоизученных районах Крайнего Севера азиатской части СССР: Научно-исследовательского института сельского хозяйства Крайнего Севера (г.Норильск), Якутского и Магаданского ботанических садов.

Глава II

МОРФОГЕНЕЗ НАДЗЕМНЫХ ПОВЕГОВ ТРАВЯНИСТЫХ МНОГОЛЕТНИКОВ

Подбирая ассортимент полезных растений для Севера и оценивая зимостойкость их, нельзя не обратить внимания на известную сопряженность степени зимостойкости интродуцентов с различными морфологическими особенностями строения и ритмом роста и развития их надземных и подземных органов.

Мысль о том, что система жизненных форм растений может отчетливо отразить пути адаптации субтропических и тропических по своей природе предков современных покрытосемянных к постепенно изменяющимся в сторону микротермности природным условиям, мы находим у Раункiera (Raunkiaer, 1904). Вся его система, основанная на положении почеч возобновления по отношению к субстрату (почве, воде, илу и т.п.), преследовала цель показать различие в биологических возможностях различных жизненных форм, различие в их зимостойкости и, в частности, в морозостойкости. Даже если учесть то, что представители каждой из жизненных форм Раункiera более или менее разнородны по степени морозостойкости и что в основе своей морозостойкость не определяется только морфологическими признаками, то и тогда эта мысль Раункiera является весьма ценной.

Имеется большое количество литературных данных, подтверждающих наличие индикаторных морфологических признаков, которые можно с успехом использовать для априорного суждения о степени устойчивости растений к низким температурам, морозному выпиранию, вымоканию, выпреванию, т.е. ко всему тому комплексу факторов, который определяет зимостойкость растений.

Обычные многолетние фенологические наблюдения, проводимые в ботанических садах над коллекциями травянистых растений, как правило, ограничены визуальным осмотром различного типа надземных побегов. При таких наблюдениях из поля зрения интродуктора выпадает весьма важная часть органогенеза — внутрипочечное развитие побега, которое в значительной степени определяет успех перезимовки, цикличность и скорость внепочечного роста и развития надземных побегов, а также интенсивность вегетативного размножения и разрастания клона.

По степени развития побега в зимующей почке перед уходом растения под снег можно с известной долей вероятности судить о сроках

начала вегетации растений (Moser, 1967), а также прогнозировать сроки начала цветения и, следовательно, априорно определить в какой-то мере декоративные качества интродукта. Как убедительно показала З.Т.Артюшенко (1960), скорость прохождения фаз надземными побегами растений, как правило, тесно связана со степенью сформированности генеративных частей их в зимующей почке накануне года, предшествующего цветению.

Формирование зимующих почек

Доля растений с высокой степенью осенней дифференциации генеративного побега в зимующей почке в северных флорах весьма велика. На это явление одними из первых обратили внимание известные исследователи Севера А.Ф.Миддендорф (1860-1867) и Чильман (Kihlman, 1890). Впоследствии работами И.Г.Серебрякова (1948, 1949, 1964) было показано, что при продвижении с юга на север наблюдается закономерное увеличение в природе процента видов с высокодифференцированными зимующими почками. В нашем саду Т.Г.Тамберг (1958, 1959, 1965) исследовала с 1953 г. 82 вида интродуцированных травянистых многолетников и охарактеризовала степень сформированности побега в зимующих почках в год, предшествующий цветению. В 1960-1962 гг. этим вопросом занималась П.Г.Жукова в связи с изучением эмбриогенеза ряда видов интродуцированных растений. Данные этих двух авторов и наши собственные наблюдения позволяют сравнить органогенез в зимующих почках различных по срокам цветения растений.

Раннецветущие растения. Ветреница волосистая - *Anemone crinita* Juz. Заложение зимующих почек обычно происходит в конце июня. В течение июля на конусе нарастания появляются цветочные бугорки, и к концу месяца начинается дифференциация частей цветка. В конце августа в почке можно увидеть четко оформившиеся микроспорангии, а в начале сентября - появление археспория. На этой стадии дифференциации почек растения уходят под снег.

Еще до выхода из-под снега, в конце апреля, при температуре у поверхности почвы $-0,1^{\circ}$ - $-1,1^{\circ}$ идет усиленное деление археспориальной ткани пыльников и рост бугорков семязпочек (Жукова, 1962). Средняя дата начала отрастания у *Anemone crinita* - 21 мая. К началу июня в тычинках полностью оформляются пыльцевые зерна. В этот период надземные побеги растения достигают высоты 10-12 см. Разрыв в морфологическом оформлении тычинок и пестиков составляет 10-12 дней. Цветение у этого вида в среднем начинается 14 июня.

Аналогично проходит органогенез у другого раннецветущего растения - купальницы азиатской (*Trollius asiaticus* L.): полное формирование генеративных органов происходит в течение четырех летне-осенних месяцев, большей частью внутри зимующей почки, и заканчивается ко времени наступления зимнего покоя. У более теплолюбивой и в наших условиях позднецветущей купальницы китайской - *T. chinensis* Bunge органогенез длится 11-12 месяцев и формирование частей цветка проис-

ходит весной на растущем побеге. Зимующие почки уходят под снег на II этапе морфогенеза, т.е. в период формирования зачатков настоящих листьев. Разница в сроках зацветания этих двух видов составляет 30 дней (Тамберг, 1965).

Растения среднелетнего цветения. Мелколепестник оранжевый - *Erigeron aurantiacus* Regel. Почки закладываются намного позднее, чем у растений предыдущей группы, в середине августа; они уходят под снег лишь с листовыми примордиями. Заложение цветочных бугорков происходит, по-видимому, весной следующего года перед выходом растения из-под снега (в конце апреля). В начале мая в почке можно различить недифференцированные тычинки, в которых во второй половине мая идет образование материнских клеток пыльника. Тогда же наблюдается заложение материнских клеток зародышевых мешков. Полностью зародышевый мешок оформляется в июле, незадолго до начала цветения (средняя дата начала цветения - 15 июля).

Позднецветущие растения. Горечавка семираздельная - *Gentiana septemfida* Pall. Начало закладки зимующих почек у этого вида еще более позднее - в конце августа. Под снег уходят почки лишь с примордиями листьев. Заложение цветочных бугорков происходит во второй половине мая. В июне начинается дифференциация частей цветка, появляются зачатки тычинок; в июле наблюдаются их дифференциация, деление археспориальной ткани, образование бугорков семязпочек. Эта фаза оказывается сдвинутой по отношению к такой же фазе у *Erigeron aurantiacus* на 1,5-2 месяца. Окончательное формирование тычинок и пестиков происходит в конце июля-начале августа, незадолго до цветения (средняя дата начала цветения - 2 августа). Таким образом, сдвиг во времени различных фаз органогенеза в зимующей почке порождает соответствующий сдвиг фаз развития надземного побега, причем состояние почки перед началом перезимовки в известной степени определяет характер ее развития под снегом в весенний период следующего года. Если в первой группе развитие генеративных органов захватывает два вегетационных периода с перерывом в виде зимнего органического покоя, то в двух других это развитие укладывается в сроки одного вегетационного периода - вегетационного периода года цветения. Зимний органический покой здесь является своего рода экологической границей между вегетативным состоянием почки и закладкой генеративных органов, этим качественным скачком, который проходит в своем развитии генеративная почка.

Наши данные, полученные при анализе луковиц 10 видов лилий, проведенном одновременно осенью 1962 г., показали, что по характеру развития генеративного побега эти виды можно разбить на две группы. У первой группы, куда входят *Lilium dahuricum* Ker-Gawl., *L. distichum* Nakai, *L. martagon* L., *L. monadelphum* M.B., *L. szovitsianum* Fisch. et Ave Lallem., генеративная почка закладывается за 2 года до цветения. К осени года, предшествующего цветению, в ней формируется соцветие, цветки которого имеют зачатки околоцветника и тычинок (*L. dahuricum*, *L. distichum*) либо находятся на ранней стадии дифференциации в виде небольших цветочных бугорков (*L. martagon*, *L. monadelphum*, *L. szovitsianum*).

У второй группы лилий генеративная почка закладывается в год, предшествующий цветению. У видов, принадлежащих к этой группе, в этой почке к осени обнаруживаются в лучшем случае лишь бугорки будущих цветков (*L. sutchuenense* Franch., *L. tenuifolium* Fisch.), у других — только листовые примордии (*L. bulbiferum* L. v. *croceum* Pers., *L. cernuum* Kom., *L. pulchellum* Fisch.). Такое состояние зимующей почки перед уходом под снег сказывается на последующем развитии генеративного побега. У первой группы лилий бугорки появляются в среднем на 5–10 дней раньше, чем у второй. Однако в сроках перехода растений к цветению такой закономерности не наблюдается: некоторые виды второй группы (например, *L. tenuifolium*) догоняют в своем развитии виды первой группы, а они в свою очередь могут заметно отстать в своем развитии (например, *L. distichum*).

Аналогичное явление мы наблюдаем у луков. Здесь сроки закладки и степень дифференциации генеративной почки в известной мере коррелируют с регулярностью цветения и плодоношения. Виды, регулярно цветущие и плодоносящие в условиях Полярно-альпийского ботанического сада: *Allium altaicum* Pall., *A. victorialis* L. и др., — раньше всех остальных (за два года до цветения) закладывают генеративную почку. К осени года, предшествующего цветению, в ней можно видеть соцветие с зачатками околоцветника и тычинок. В тех случаях, когда цветки перед уходом под снег находятся на более ранней стадии развития (*A. plathyspathum* Schrenk), развитие их в зимне-весенний период идет более интенсивно, в результате чего к моменту выхода из-под снега генеративные почки у всех представителей этой группы бывают развиты почти одинаково. После того как снег сходит, побег замещающей луковицы сразу же трогается в рост и дальнейший рост и развитие цветков происходят вне луковицы, над землей.

Виды луков, нерегулярно цветущие и плодоносящие в условиях Хибин (*A. angulosum* L., *A. strictum* Schrad. и др.), закладывают генеративную почку либо в год, предшествующий цветению, либо за два года до цветения. В последнем случае развитие генеративных органов в почке идет более медленными темпами, чем у видов с регулярным цветением и плодоношением. Цветочные бугорки закладываются в год цветения или в год, предшествующий цветению, но в последнем случае почка осенью дифференцирована слабее, чем у видов первой группы. Большая часть периода развития цветков приходится на лето года цветения, при этом развитие проходит в равной степени как в луковице, так и вне ее, над поверхностью почвы.

Наконец, неплодоносящие виды лука (например, *A. farreri* Stearn) все без исключения закладывают генеративную почку за год до цветения, причем к осени года, предшествующего цветению, в ней часто бывает сформирована лишь часть вегетативной сферы будущего побега. Цветочные бугорки формируются весной в год цветения, поэтому развитие цветков и соцветий проходит только исключительно в этот год (Головкин, 1967).

За два года до цветения закладываются почки у многих регулярно цветущих и плодоносящих луковичных растений: *Erythronium sibiricum* Kryl., *Gagea lutea* Ker-Gawl., *Scilla rosenii* C. Koch.

Все эти факты позволяют предположить прямую связь между сроками закладки зимующих почек и степенью приживаемости растений на Севере по крайней мере в группе луковичных геофитов. Чем раньше закладывается зимующая почка у растений этой группы, тем более устойчивыми оказываются они при интродукции в условиях Субарктики.

Это не означает, однако, что сроки закладки зимующей почки и степень дифференциации побега в ней осенью года, предшествующего цветению, остаются неизменными в процессе интродукции. Как показали наблюдения И.П.Игнатьевой (1964), в Подмоскowie у *Aquilegia vulgaris* L. заложение генеративных органов в почке происходит в начале мая в год цветения, в то время как в Кировске этот же вид закладывает зачатки цветков в конце вегетационного периода в год, предшествующий цветению (Тамберг, 1961). Перед уходом под снег в зимующих почках *A. vulgaris* можно обнаружить образование микроспор и заложение семязачатков. В это же время в Ленинграде в почках возобновления этого вида найдены лишь зачатки верхушечного цветка (Васильева, 1967).

Если у *Campanula tridentata* Schreb. в Кировске цветки в зимующей почке закладываются обычно в середине августа, то на родине этого растения — в высокогорьях Армении — зачатки цветков в зимующей почке отмечены осенью (Восканян, 1966). При перенесении колокольчика трехзубчатого из природных местообитаний в условия Ереванского ботанического сада эти сроки сдвигаются на весну года цветения (Мирзоева, Ахвердов, 1967). Аналогичное явление наблюдается при переносе с высокогорий в Ереванский ботанический сад мелкоцветника *Erigeron alpinus* L. (Ахвердов, Мирзоева, 1964), а также различных памирских видов в условия Ташкента (Райкова, 1965).

Роль пазушных почек в развитии многолетних растений весьма специфична и во многом отличается от роли терминальной почки. Развитие побегов из пазушных почек определяет интенсивность ветвления растений, общий габитус надземной части. Такие побеги наряду с побегами из придаточных почек являются основными составными частями паршиального куста.

Изучение развития побегов из пазушных почек, расположенных вблизи поверхности почвы и имеющих плагиотропное или диагеотропное направление роста, дает представление о характере разрастания клона и способности растения к вегетативному размножению. При отмирании терминальной почки пазушная почка может взять на себя ее функции. Количество пазушных и придаточных почек на растениях перед уходом их под снег может служить косвенным показателем зимостойкости этих растений. Известный специалист по биологии растений Арктики проф. Б.А.Тихомиров находит прямую связь между способностью северных растений образовывать большое количество пазушных и придаточных почек с адаптацией к суровым условиям северной зимы. Запас спящих почек, по его мнению, является гарантией развития побегов при гибели

части почек в зимнее время, а также при весенних заморозках (Тихомиров, 1963).

Переселение растений в горы, как правило, повышает у них интенсивность ветвления за счет стимулирования развития пазушных почек на ортотропных побегах. Такое явление наблюдал Кернер (1903), сравнивая развитие одних и тех же видов травянистых растений в Вене и в альпийском саду на горе Блазер (2195 м над ур.м.). У растений в высокогорьях цветки „помещались сравнительно низко к земле, что происходило не от уменьшения длины и числа междоузлий, а оттого, что цветы развивались в пазухах даже самых нижних стеблевых листьев“ (стр.475). Аналогичные выводы делают А.В.Гурский, И.Б.Каневская и Л.Ф.Остапович (1953) на основании наблюдений за деревьями и кустарниками, выращиваемыми в Памирском ботаническом саду на высоте 2320 м над ур.м.

В известной мере стимуляция развития пазушных почек проявляется у травянистых многолетних растений и при интродукции их на Север. Однако она проявляется, по-видимому, в значительно меньшей степени, чем при интродукции этих растений в горы.

Стимуляция роста и развития побегов более высокого порядка из пазушных почек влечет за собой общее увеличение числа цветков и соцветий на растениях. Л.А.Шавровым (1967) отмечено увеличение в питомниках Полярно-альпийского ботанического сада среднего количества цветков на ортотропных побегах у *Trollius asiaticus* L. (2,8 против 1 в природе), *Viola uniflora* L. (соответственно 2 и 1), *Centaurea kotschyana* Heuff. (2,4 и 1,3), *Erigeron aurantiacus* Regel (5,5 и 1), *Arnica sachalinensis* A.Gr. (11,0 и 4,7),¹ *Telekia speciosa* Baumg. (8 и 5). Усиление ветвления по сравнению с растениями в природных местообитаниях наблюдалось Шавровым у *Campanula tridentata* Schreb., *Helichrysum arenarium* Moench и других видов травянистых растений, интродуцированных в Хибинах. Помимо увеличения числа „реализованных“ пазушных почек, нами было отмечено увеличение при интродукции на Север порядка ветвления у *Doronicum cataractarum* Widd. и *Papaver oreophilum* Rupr., которые регулярно формировали генеративные побеги 3-го порядка, что, как правило, у этих растений в природных местообитаниях не наблюдается. Такое усиление ветвления также является результатом роста и развития пазушных почек.

На усиление ветвления волоснеца сибирского (образование у него дополнительных побегов из нижних стеблевых узлов) в условиях Салехарда указывает А.И.Ивановский (1958).

Случаи появления и развития почек на нормально безлистных стеблях были отмечены нами на питомниках Полярно-альпийского ботанического сада у *Anemone crinita* Juz. (Головкин, Андреев, 1963), *Primula sikkimensis* Hook., *Dodecatheon meadia* L. У первого вида, помимо листочков обертки, на стебле образовался лист, похожий по

¹ В указанной работе этот вид значится как *Senecio pseudoarnica* Less.

форме на прикорневые листья, но несколько меньший по размерам. Из его пазушной почки сформировался побег 2-го порядка, несущий один цветок с небольшими листочками обертки.

На нормально безлистных стеблях одних и тех же растений *Dodecatheon meadia* в верхней их трети регулярно наблюдалось образование латерально расположенной розетки из 2-3 листьев, похожих по форме на листья прикорневой розетки, но несколько меньших по размерам (рис.2).



Рис.2. Стеблевая розетка листьев у *Dodecatheon meadia* L.

У *Primula sikkimensis*, помимо основного соцветия, иногда наблюдаются 1-4 цветка, расположенных ниже его на стебле. Каждый такой цветок нормально развит и имеет собственный кроющий лист; обычно такие цветки располагаются на стебле спирально.

Еще одним проявлением деятельности меристематических тканей у переселенных на север травянистых многолетников является пролификация и ветвление соцветий. Среди выращенных в Полярно-альпийском ботаническом саду растений, детально обследованных Л.А.Шавровым (1967), пролификация отмечена у 10 видов (*Aconitum volubile* Pall., *Anemone crinita* Juz., *Arnica longifolia* Eaton (рис.3), *Bellis perennis* L., *Cephalaria gigantea* Bobr., *Hesperis dinarica* G.Beck, *Knautia arvensis* Coult., *Phyteuma orbiculare* L., *Potentilla nepalensis* Hook., *Thermopsis caroliniana* Curt.). В 1962-1969 гг. мы наблюдали пролификацию у *Allium angulosum* L., *A.kansuense* Regel, *A.stellatum* Frass., *Leucanthemum vulgare* Lam., *Lilium dahuricum* Fer-Gawl.

Ветвление соцветий наблюдается на питомниках сада почти ежегодно у *Phleum alpinum* L., *Plantago patagonica* Jacq., *Polygonum bistorta* L., *P.carneum* C.Koch. Аналогичное явление было отмечено и у растений, выращенных в высокогорьях Памира (Гурский, Остапович, Соколов, 1965), а также у озимой ржи на Ярцевском опорном пункте, у волоснеца сибирского в Салехарде и лисохвоста лугового в Курейском совхозе Красноярского края (Ивановский, 1958).

Пролификация цветков и соцветий, по-видимому, свидетельствует о замедлении темпов старения интродуцированных растений и возможном их омоложении (Шавров, 1958).

Образование придаточных почек на растении связано с деятельностью боковых меристем. У интродуцированных на Север растений наибольшей способностью к образованию придаточных почек обладают безрозеточные (эпикотильные) растения — гемикриптофиты и хамефиты, а также луковичные и клубнелуковичные растения.

В большинстве своем почки, возникшие на корневой шейке, втягиваются вместе с нею в почву в результате деятельности контрактильных корней. В отдельных случаях придаточные почки формируются на каудексе или корневище непосредственно под поверхностью почвы. Многие из придаточных почек не прорастают в тот же год, оставаясь довольно долгое время спящими. Продолжительность их покоя можно определить по возрасту того отрезка корневища или каудекса, на котором эти почки находятся, хотя чаще почки гораздо моложе.

У *Delphinium elatum* L. ежегодно в основании стебля закладывается 3-6 придаточных почек. На следующий год из них прорастает только 1-2, остальные остаются спящими, сохраняя жизнеспособность в течение 3-4 лет. Другой тип развития придаточных почек наблюдается у *Hutchinsia alpina* R.Br. Придаточные почки у этого растения, возникая на корневой шейке уже в первый год жизни, в большинстве своем сразу же трогаются в рост, успевая к осени дать побеги II порядка, несущие бутоны.



Рис.3. Пролификация у *Arnica longifolia* Eaton.

Декапитация главного побега нарушает период покоя придаточных почек у многих растений. Так, сильные весенне-летние заморозки или засуха, приостанавливая рост и развитие терминальных почек у *Bergenia crassifolia* Fritsch, приводят к формированию дополнительных придаточных почек на необлиственных отрезках корневищ и развитию из них дочерних розеток. Вместе с пазушными почками трогаются в рост придаточные почки у *Primula elatior* Hill., *Viola tatraica* Dom. и *Viola altaica* Ker-Gawl. после повреждения терминальных почек мышевидными грызунами, объедающими под снегом молодые зеленые побеги этих растений.

Апикальное доминирование

Апикальное доминирование является одним из видов коррелятивных отношений между органами растения. Оно выражается в торможении или полном подавлении терминальной почкой роста и развития боковых почек. Н.А.Максимов (1929) одним из первых пришел к общему выводу о том, что апикальное доминирование является частным случаем антагонизма между вегетативным ростом и генеративным развитием. Это бы-

ло неоднократно экспериментально подтверждено многими исследователями. Так, например, Халиль (Khalil, 1956) на пшенице показал, что такой антагонизм начинает проявляться лишь после образования в терминальной почке зачатков генеративных органов. Развитие генеративных органов на растущем цветоносе, как правило, вызывает обеднение листьев и боковых почек, в том числе и придаточных, стимуляторами роста, и этот эффект снимается при обработке листьев и почек гетероауксином, гиббереллином и кинетином (Resende, 1964). Повреждение терминальной почки стимулирует формирование боковых побегов, так называемый компенсаторный рост (Леопольд, 1968).

Моно- и дициклические травянистые монокарпики с помощью дефлорации в большинстве случаев удается превратить в полициклические продолжительно существующие монокарпики. Так, в опытах Рейхарта (1821, цит. по Куперман и Ржановой, 1963) систематическое удаление цветков превращало растения венской желтофиоли в небольшие штамбовые деревца, жившие свыше трех лет. Аналогичные явления отмечены Декандоллем и Молишем у резеды (цит. по Куперман и Ржановой, 1963). Задержка отмирания при дефлорации наблюдалась у льна (Туманов и Гареев, 1951), табака (Ефейкин, 1955) и других растений. Можно предположить, что апикальное доминирование явилось одной из возможных причин, приведших в ходе эволюции к появлению однолетних форм у многолетних растений. Именно апикальное доминирование обеспечивает растению наиболее экономную морфологическую структуру и одновременно с этим способствует вызреванию плодов и семян в укороченные сроки, поскольку все пластические вещества здесь идут на формирование минимального числа побегов. Одновременно торможение развития боковых придаточных и пазушных почек, вызываемое апикальным доминированием, уменьшает вероятность успешной перезимовки растения. Это одна из причин, по которой изучение этого явления у переселенных на Север растений весьма важно для интродуктора. Можно сослаться на следующий пример. В образце *Dianthus nardiformis* Janka из Вены, высеянном в Полярно-альпийском ботаническом саду в 1964 г., часть растений в этот же год дала удлиненные ортотропные побеги с бутонами. У таких особей образование боковых зимующих почек было подавлено, что наглядно сказалось на результатах первых же перезимовок. У растений, перешедших в первый год жизни к стеблеванию, выпад после перезимовки составил 78%, в то время как у остальных растений, сформировавших куртинки из сравнительно многочисленных розеточных побегов, он был равен только 14%.

Степень апикального доминирования сильно меняется с возрастом. Так, наибольшей величины она достигает, например, у *Viscaria alpina* G. Don на 2-3-м году жизни, у *Myosotis alpestris* Schmidt обычно на 3-4-й год, у *Hutchinsia alpina* R. Br. — на 4-й год. В этот период цветение обычно бывает наиболее обильным, а заложение зимующих почек — наименьшим и наихудшим, что приводит к большому выпад растений после перезимовок.

Апикальное доминирование, по-видимому, является одной из основных причин низких приживаемости и зимостойкости позднестеблующих интродуцированных многолетников, поскольку задержка формирования зимующих

почек, оттягивание этого этапа морфогенеза на неблагоприятный по температурным условиям позднелетне-осенний период аналогичны по своему действию обильному и продолжительному цветению.

Сходный эффект может наблюдаться и при понижении апикального доминирования, когда почки возобновления будущего года начинают развиваться несвоевременно, формируя боковые побеги, цветущие иногда почти одновременно с побегами I порядка (рис. 4). Сдвиг фаз развития у различных по своему положению и происхождению почек таких растений часто приводит к ремонтантности цветения. Преждевременное „использование“ запаса зимующих почек нередко может оказаться для растения причиной плохой перезимовки и даже полного выпада к весне будущего года.

У *Primula florindae* Ward., цветущей в наших условиях довольно поздно по сравнению с основной массой видов этого рода (в середине и в конце августа), в рост часто трогаются почки возобновления дочерних розеток, давая многочисленные генеративные побеги несколько меньших размеров, чем материнский побег. Эти побеги нередко догоняют в развитии материнский побег или несколько отстают от него, что увеличи-



Рис. 4. Образование второго стебля у *Erythronium sibiricum* Kryl.

вает общую продолжительность цветения куста. Такой ритм развития обычно отрицательно сказывается на перезимовке этих примул. Многие авторы указывают на прямую зависимость между количеством зимующих почек и зимостойкостью растений (Тихомиров, 1963; Моисейчик, 1970, и др.).

Это не исключает, однако, возможности существования в северных условиях многолетних интродуцентов с нормально ремонтантным цветением, не снижающим зимостойкость. Примерами таких растений могут служить *Viola altaica* Ker-Gawl., *Bellis perennis* L., *Papaver nudicaule* L. У последнего вида в одном и том же кусте развиваются одновременно цветки и бутоны на побегах 1-IV порядков. Первые цветки у этого вида появляются в среднем через месяц после начала отрастания, и с последними цветками и бутонами растение уходит под снег. Несмотря на такое обильное и продолжительное цветение, вызванное ускоренным развитием пазушных почек, выпадая в посадках *Papaver nudicaule* после перезимовки практически нет.

Непрерывность и продолжительность цветения повышают декоративную ценность таких растений, поэтому пополнение ими озеленительного ассортимента весьма желательно.

Третий очень важный аспект апикального доминирования — это влияние терминальной почки ортотропного побега на развитие плагитропных и диагеотропных подземных и надземных побегов, играющих важную роль в вегетативном размножении и разрастании. У теплолюбивых видов, переселенных на Север, пониженное апикальное доминирование, по-видимому, может способствовать их лучшей приживаемости. Оно позволяет растениям сформировать указанные выше побеги в наиболее ранние сроки, тем самым давая им возможность полностью подготовиться к перезимовке. Такие растения большую часть своей жизни остаются в вегетативном состоянии, не переходя к цветению. Подобным образом ведет себя, например, растущий с 1932 г. в питомнике Полярно-альпийского ботанического сада горец остролистный *Polygonum cuspidatum* Sieb. et Zucc., растение субтропиков Ц. и В. Китая и Ю. Японии. Свойственное ему в наших условиях мощное вегетативное разрастание сочетается с полным отсутствием зачатков генеративных органов.

Динамика роста надземных побегов интродуцированных растений

Соотношение роста и развития растений в течение вегетационного периода особенно важно для интродукции, поскольку в большинстве случаев с ним связана успешность перезимовки. Еще С.Топорков (1899) отмечал, что у травянистых многолетних растений сильно вытянувшиеся ортотропные побеги более подвержены действию мороза, чем укороченные. Существует корреляция между относительной величиной зимующих листьев и зимостойкостью травянистых растений. Более зимостойкие особи озимой пшеницы, в частности, имеют, как правило, меньшие по размерам листья (Коломынцев, 1936; Васильев, 1939; Туманов, 1955;

Klages, 1926; Diehl, 1952, и др.). Эти признаки связаны прежде всего с более ранним замедлением роста у морозостойких растений и переходом их в состояние покоя. Доказано, что вегетирующие растения имеют крайне слабую способность закаливаться или лишены такой способности совершенно и легко вымерзают (Леонов, 1946; Туманов, 1955, 1960; Красавцев, 1960, и др.). Наконец, для интродуцированных на Север деревьев и кустарников установлено, что их зимостойкость находится в прямой зависимости от соотношения роста и развития горичных побегов. Стимуляция ускоренного роста действием длинного полярного дня одновременно оказывает ингибирующее действие на переход побегов в генеративное состояние. Не вызревшие к осени побеги деревьев и кустарников оказываются незимостойкими и могут отмереть уже при сравнительно небольших осенних заморозках (Шульц, 1949; Шавров, 1961).

По наблюдениям А.И.Коровина (1958), максимальная величина прироста побегов у растений в Карелии приходится на июнь-июль (период белых ночей). Озимая рожь, многие зонтичные вырастают в этот период за сутки на 10-12 см и более, пшеница, овес, ячмень — на 7-8 см; картофель, люпин, горчица, лен, подсолнечник — на 5-6 см. Наиболее быстрый рост у культурных растений (пшеница, просо, овес, ячмень, кукуруза, картофель, подсолнечник) наблюдается в дневные часы, более медленный — ночью. Решающую роль в периодичности суточного роста растений на Севере, по мнению этого автора, играет температура воздуха, которая тормозит рост в ночные часы сильнее, чем свет — в дневные часы.

В 1968-1969 гг. нами были проведены наблюдения за динамикой роста интродуцированных травянистых растений. В каждом образце маркировали три модельных растения, у которых еженедельно измеряли высоту трех генеративных побегов. Промеры проводились от начала отрастания до окончания вегетации после установления устойчивых отрицательных температур или отмирания надземной массы. Данные промеров представлены в табл.3.

Как видно из табл.3, ритм роста у растений с различными сроками цветения различен. Растения с ранне- и среднелетним цветением обычно заканчивают рост через 1,5-2 месяца после начала отрастания, максимум суточного прироста приходится у них на период между началом бутонизации и цветением. Исключение составляют лишь *Campanula medium* L. и *Polygonatum officinale* All. У первого вида весной формируется вторичная розетка и начало роста цветоноса падает на конец июня, а максимум суточного прироста приходится на период между началом отрастания цветоноса и бутонизацией. В условиях Сада купена лекарственная превратилась из растения, цветущего на родине весной или в самом начале лета (конец мая-начало июня, см.: Растения природной флоры СССР, 1961), в растение со среднелетним цветением, что, по-видимому, сказалось и на кратковременности периода роста (15-30 дней), и на приуроченности максимума суточного прироста к периоду перед началом бутонизации. Последнее сближает этот вид с позднецветущими в наших условиях растениями.

Позднецветущие (август-начало сентября) растения, как правило, не заканчивают свой рост до окончания вегетационного периода, растяги-

Динамика роста некоторых интродуцированных травянистых многолетних

В и д	Год	Период максимального прироста	Средний суточ- ный прирост (в см)		Оконча- ние роста (в днях)	Начало бутони- зации	Начало цвете- ния	Зрелые семена
			за вре- мя мак- сималь- ного прирос- та	за веге- тацион- ный период				
<i>Aquilegia glandulosa</i> Fisch.	1968	18 У I	2,8	1,2	Конец июня	16 У I	2 У II	16 У III
<i>Aruncus asiaticus</i> A. Pojark.	1969	16-30 У I	2,1	1,3	То же	6 У I	1 У II	4 У III
	1968	18-25 У I	4,9	2,5	Середина июля	6 У I	8 У II	-
	1969	16-30 У I	2,3	2,1	Конец июня	29 У	8 У II	16 IX
<i>Campanula medium</i> L.	1969	4-11 У III	1,0	0,6	Конец августа	11 У II	30 У III	-
<i>Delphinium elatum</i> L.	1968	18-25 У I	5,7	3,2	Середина августа	5 У II	19 У III	-
	1969	30 У I-14 У II	5,2	3,2	Конец июля - начало ав- густа	28 У I	19 У II	11 IX
	1968	25 У I-2 У II	2,4	1,0	Начало августа	24 У I	29 У II	-
<i>Erigeron multiradiatus</i> Benth. et Hook.	1969	30 У I-14 У II	1,8	1,2	То же	27 У I	17 У II	1 IX

<i>E. speciosus</i> DC.	1968	25 У I-2 У II	1,2	0,4	Начало сентября	12 У II	-	-
<i>Gentiana septemfida</i> Pall.	1969	30 У I-14 У II	1,3	0,7	То же	11 У II	25 У III	-
	1968	25 У I-2 У II	0,6	0,2	Начало августа	2 У III	21 У III	-
	1969	10-14 У II	0,4	0,3	Конец июня	9 У II	1 У III	-
<i>Lilium martagon</i> L.	1968	18 У I-2 У II	3,3	1,9	Начало августа	6 У II	12 У III	-
	1969	7-14 У II	3,0	1,9	То же	27 У I	28 У II	-
	1968	25 У I-2 У II	1,3	0,4	Середина июля	6 У II	15 У II	-
<i>Polygonatum officinale</i> All.	1969	27 У I-7 У II	0,5	0,4	То же	-	-	-
<i>Primula elatior</i> Hill. v. <i>tatrica</i> Dom.	1968	11-18 У I	1,5	0,9	Начало июля	4 У I	13 У I	30 У III
	1969	2-16 У I	0,9	0,8	Конец июня	19 У	5 У I	15 У III
	1968	11-18 У I	-	1,0	Нет	22 У II	6 У III	-
<i>P. florindae</i> Ward.	1968	18-25 У I	1,5	0,8	Конец июля	17 У I	26 У I	-
<i>Rhodiola linearifolia</i> A. Bor.	1969	-	-	0,6	То же	6 У I	24 У I	22 У III
	1968	25 У I-2 У II	1,0	0,4	Нет	21 У III	-	-
	1968	18 У I-25 У I	3,0	1,5	Середина июля	15 У I	24 У I	-
<i>Solidago canadensis</i> L.	1969	16 У I-30 У I	2,4	2,0	Конец июля	6 У I	16 У I	11 У III
<i>Trollius altaicus</i> C. A. M.	1968	18 У I-25 У I	3,0	1,5	Середина июля	15 У I	24 У I	-
<i>Trollius altaicus</i> C. A. M.	1969	16 У I-30 У I	2,4	2,0	Конец июля	6 У I	16 У I	11 У III
	1968	25 У I-2 У II	1,0	0,4	Нет	21 У III	-	-
	1968	18 У I-25 У I	3,0	1,5	Середина июля	15 У I	24 У I	-

Т а б л и ц а 4

Продолжительность и скорость роста различных луков

В и д	Продол- житель- ность роста (в днях)	Макси- мальная скорость нараста- ния (см/ сутки)	Фаза в период наи- более интенсивного роста	Периодичность	
				цветения	плодоно- шения
<i>Allium altaicum</i> Pall.	50-55	6.0	Бутонизация	Ежегодно	Ежегодно
<i>A. angulosum</i> L.	55-65	1.5	Вегетация перед началом бутонизации		
<i>A. atroanguineum</i> Schrenk	55-60	1.5	Цветение		
<i>A. coeruleum</i> Pall.	40-45	2.7	Вегетация перед началом бутонизации	Редко	
<i>A. farreri</i> Stearn	35-40	0.8-1.0	То же	Нерегулярно	
<i>A. fistulosum</i> L.	60	0.6			Редко
<i>A. obliquum</i> L.	55-60	3.0	Бутонизация	Ежегодно	Почти еже- годно
<i>A. platyspathum</i> Schrenk	80	1.8-2.0	Вегетация перед началом бутонизации		То же
<i>A. pyrenaicum</i> Costa	60	0.6-0.7			
<i>A. senescens</i> L.	65-75	0.7-0.9	То же	Нерегулярно	
<i>A. sibiricum</i> L.	50	1.5-1.6	Бутонизация	Ежегодно	Почти еже- годно
<i>A. stellatum</i> Fras.	50	1.8	Вегетация перед на- чалом бутонизации		
<i>A. victorialis</i> L.	45-50	1.5-1.6	Бутонизация		Ежегодно

вают его на 70-95 и более дней. Максимум суточного прироста приходится у них на период между началом отрастания и началом бутонизации.

Аналогичные данные были получены при определении динамики роста различных видов лука (*Allium* L.). Из табл.4 видна связь между приуроченностью периода максимального роста луков и периодичностью их цветения и плодоношения. Подавляющее большинство видов лука, растения которых имеют максимальный прирост в период бутонизации или цветения (например, *A. atroanguineum* Schrenk), цветут и плодоносят достаточно регулярно. У луков, период максимального прироста которых отмечен в фазе вегетации между началом отрастания и началом бутонизации, регулярность плодоношения, как правило, весьма низка. Таким образом, у регулярно плодоносящих растений типа *A. altaicum* Pall. интенсивный рост проходит одновременно с интенсивным развитием генеративных органов. Такая корреляция свидетельствует о том, что в условиях Субарктики у нерегулярно плодоносящих, обычно поздно цветущих интродуцированных травянистых многолетних растений наблюдается подавление развития генеративных побегов за счет усиления роста вегетативных аналогично описанному ранее такого рода явлению у деревьев и кустарников.

Т а б л и ц а 5

Вес зеленой массы и сроки цветения различных видов лука

В и д	Начало цветения	Вес зеленой массы (в г/м ²)			
		17 У	1 У1	16 У1	1 У11
<i>Allium altaicum</i> Pall.	28 VI	-	3358	9198	5460
<i>A. ledebourianum</i> Roem. et Schult.	10 VII	-	1961	3899	4075
<i>A. schoenoprasum</i> L.	1 VII	-	720	770	700
<i>A. victorialis</i> L.	20 VI	808	2497	2762	-

Максимальный прирост прикорневых листьев весенней генерации по промерам 1968-1969 гг. у *Aquilegia glandulosa* Fisch., *Trollius altaicus* C.A.M., *Primula elatior* Hill, *Primula atrata* Dom. приходится приблизительно на те же сроки, что и максимальный прирост цветоносных стеблей, однако рост последних заканчивается на 7-12 дней позже.

В связи с динамикой линейного роста стоит динамика накопления зеленой массы. В табл.5 приводятся данные об урожайности зеленой массы некоторых пищевых интродуцированных луков, полученные нами в 1960 г. В наших опытах с площадок в 1 м² в разные сроки срезалась зеленая масса на высоте 4-5 см от земли. Учитывалась также отавность отросших деленок (табл.6).

Таблица 6

Отрастание различных видов лука после срезки

В и д	Высота отросшей части к 1 У II (в см)			Зеленая масса, отросшая к 1 У II после срезки (в г/м ²)	
	срезка 1 У I	срезка 16 У I	конт- роль	1 У I	16 У I
<i>Allium altaicum</i> Pall.	30-40	-	до 110	365	-
<i>A. ledebourianum</i> Roem. et Schult.	45-55	35-40	55-65	3910	2340
<i>A. schoenoprasum</i> L.	10-15	4-6	40	195	40
<i>A. victorialis</i> L.	Не отрастал				

Как видно из табл. 5 и 6, в основном надземная масса накапливается в период между бутонизацией и цветением, т.е. в период наиболее интенсивного роста. После цветения количество зеленой массы заметно уменьшается. Это обстоятельство наряду с ухудшением пищевых качеств лука в период цветения обуславливает оптимальные сроки срезки этих видов лука при их промышленном разведении (на перо). Наиболее перспективным для промышленного разведения является лук Ледебура — *Allium ledebourianum* Roem. et Schult., хорошо отрастающий после срезки, дающий большое количество зеленой массы, обладающий хорошими вкусовыми качествами и сравнительно большим (105-144 мг% на сырой вес) содержанием аскорбиновой кислоты (Шматок, 1962). На *A. altaicum* Pall. срезка надземной массы действует угнетающе, растения на следующий год после срезки бывают сильно угнетены и местами даже выпадают. У черемши (*A. victorialis* L.) в год срезки повторного отрастания не наблюдается.

У большинства коллекционных растений рост генеративных побегов прекращается до окончания цветения, однако некоторые виды продолжают свой рост и после отцветания, вплоть до созревания семян. Таковы, например, *Anemone crinita* Juz., *Allium platyspathum* Schrenk. У некоторых растений после отцветания рост продолжают лишь цветоножки отдельных цветков в соцветиях (*Allium victorialis* L., *Primula sikkimensis* Hook.). Сроки окончания периода роста могут существенно отличаться как у побегов различных растений, так и у побегов одного и того же растения (табл. 7).

Обращают на себя внимание дружное окончание роста генеративных побегов внутри одного куста у *Erigeron multiradiatus* и наиболее растянутые сроки окончания роста побегов у *Trollius altaicus*.

Не у всех видов травянистых многолетников динамика роста представлена одновершинной кривой. У *Primula florindae* Ward., на-

Таблица 7

Разница в сроках окончания роста генеративных побегов многолетних растений

В и д	Разница в сроках окончания роста генеративных побегов (в днях)	
	на одном кусте	на разных кустах
<i>Aquilegia glandulosa</i> Fisch.	7-14	7-14
<i>Aruncus asiaticus</i> A. Pojark.	7-14	7-14
<i>Delphinium elatum</i> L.	0-14	0-14
<i>Erigeron multiradiatus</i> Benth. et Hook.	0	7
<i>Gentiana septemfida</i> Pall.	0-7	7-14
<i>Lilium martagon</i> L.	-	21
<i>Polygonatum officinale</i> All.	7	7-14
<i>Primula elatior</i> Hill, v. <i>tatrica</i> Dom.	0-7	7-14
<i>Rhodiola linearifolia</i> A. Bor.	7-14	14
<i>Trollius altaicus</i> C. A. M.	0-28	14-28

пример, рост во все периоды внепочечного развития генеративного побега остается равномерным. Сходным образом проходит в отдельные годы рост у *Rhodiola linearifolia* A. Bor. У таких видов пик на кривой скорости роста отсутствует.

Некоторые виды могут иметь 2-3 пика ростовой активности в течение лета. Так, у *Lilium martagon* L. в 1969 г. первый максимум суточного прироста пришелся на 16 июня, затем наблюдалось некоторое замедление роста, второй пик — с 7 по 14 июля и третий — с 1 августа. Такой ритм роста, по-видимому, связан с необычайно сильной засухой, наблюдавшейся в этом году.

Говоря о возможности появления нескольких пиков активизации ростовых процессов, нельзя не упомянуть о растениях, продуцирующих две и более генерации листьев за вегетационный период.

Тенденция к неоднократному возобновлению вегетации, свидетельствующая о пониженной способности растений к переходу в состояние покоя, хорошо коррелирует со степенью приживаемости этих растений. Так, у луков начало отрастания почки возобновления с осени и, следовательно, появление второй генерации листьев наблюдается у *Allium angulosum* L., *A. farreri* Stearn, *A. kansuense* Rgl., *A. pyrenaicum* Costa, *A. senescens* L., *A. strictum* Schrad., т.е. у видов, которые либо не цветут вовсе, либо цветут и плодоносят крайне нерегулярно. Усиление ростовых процессов у этих видов, вероятно, подавляет заложение соцветий в зимующих почках (Туманов и Гареев,

1951). В то же время регулярно цветущие и плодоносящие виды: *A. altaicum* Pall., *A. decipiens* Fisch., *A. ledebourianum* Roem. et Schult., *A. obliquum* L., *A. platyspathum* Schrenk, *A. victorialis* L. — не имеют второй генерации листьев. Побег замещающей луковицы у них начинает отрастать лишь весной. Интересно, что у *A. ledebourianum* так ведут себя только цветущие и плодоносящие растения, у растений вегетирующих замещающая луковица начинает отрастать осенью. Уменьшение числа летних генераций листьев и побегов у интродуцируемых на север травянистых растений и, наоборот, увеличение его при переселении северных растений к югу, по-видимому, являются общей закономерностью. Так, *Delphinium cultorum* hort., *D. elatum* L., *Leucanthemum vulgare* Lam., *Lupinus polyphyllus* Lindl., *Pulmonaria obscura* Dumort., *Trollius europaeus* L. и др., дающие в Польше (Lukasiewicz, 1967) и в Москве (Игнатьева, 1965а) 2–3 генерации листьев и побегов в течение лета, в наших условиях, как правило, образуют лишь одну их генерацию.

Такая периодичность появления листьев в процессе естественного отбора привела к тому, что в северных районах и высокогорьях почти полностью отсутствуют растения, имеющие две и более генерации листьев (Серебряков, 1962).

Следует только упомянуть, что при особо благоприятных условиях вторая генерация листьев иногда наблюдается и в наших условиях Севера у растений, нормально образующих только одну их генерацию. Так, в августе необычно теплого 1960 г. происходили повторное раскрытие вегетативных почек и рост молодых листьев у *Callianthemum angustifolium* Witasek, растения довольно консервативного по ритму роста и развития.

Цикличность развития надземных побегов

Цикличность развития побегов травянистых растений давно привлекала внимание ботаников различных профилей. Еще Е. Варминг (Warming, 1884) взял в качестве одного из основных признаков для создания своей детально разработанной системы жизненных форм моно-, ди- и полициклической развития надземных побегов. В дальнейшем, касаясь структуры растений и говоря о розеточных, полурозеточных и безрозеточных (эпикотильных) растениях, другие авторы освещали различные вопросы, прямо или косвенно связанные с цикличностью развития побегов. Отмечалось, в частности, что продолжительность цикла развития монокарпического побега, или иначе „малого цикла“, у каждого вида относительно стабильна и в значительной степени является видовым признаком (Серебряков, 1952).

Определяя понятие „моноциклический побег“, И. Г. Серебряков (1952) относит сюда все монокарпические побеги, у которых цикл развития побега от раскрытия почек до цветения и плодоношения протекает в течение вегетационного периода. Дициклическими этот же автор считает монокарпические побеги, цикл развития которых складывается из формирования двух следующих друг за другом годичных побегов: вегета-

тивного, обычно имеющего форму розетки, и цветоносного. Монокарпические побеги, пребывающие в вегетативном состоянии в течение трех лет и более и лишь затем переходящие к образованию цветков и соцветий, принято называть полициклическими.

Процент растений с дициклическими побегами в региональных флорах постепенно возрастает при продвижении с юга на север, достигая максимума в арктических и высокогорных районах. Растения с моноциклическими (эпикотильными) побегами в этих районах практически отсутствуют или насчитываются единицами (Ворошилов, 1960). Как уже отмечалось выше, точно такая же закономерность наблюдается в отношении числа генераций листьев. Растения с двумя и более генерациями листьев в год, будучи весьма обычными на равнине в более южных районах, почти отсутствуют в тундровых и альпийских районах (Серебряков, 1962).

Четкое определение понятия „генерация листьев“ отсутствует, однако большинство авторов понимает под числом генераций листьев число периодов интенсивного появления листьев на главной и боковых осях, приходящееся на вегетационный сезон. Эти периоды разделены между собой различными по продолжительности интервалами, во время которых появления новых листьев не наблюдается (Голубев, 1965).

Мы остановимся подробнее на вопросе о генерациях листьев с тем, чтобы показать сложность этого понятия.

В 1963–1967 гг. нами проводились наблюдения за ростом и развитием различных розеточных растений, имевшихся в коллекциях Полярно-альпийского ботанического сада. В качестве объектов были взяты представители около 200 видов травянистых многолетних растений, многие из которых испытывались в неоднократной повторности в виде образцов, полученных из различных мест.

Изучая детально рост и развитие надземных побегов этих розеточных растений, мы пришли к выводу, что все дициклические побеги можно разбить по характеру развития на три большие группы (Головкин, 1969). В первую группу входят растения, побеги которых в год появления образуют различной величины вегетативную розетку; листья ее уходят под снег зелеными, реже отмирают до наступления устойчивого снежного покрова. Листья, ушедшие осенью под снег, отмирают в течение зимы или вскоре после схода снега весной. Терминальная почка побега продолжает свое развитие, формируя новую розетку листьев, а затем — репродуктивные органы (рис. 5).

Розетку листьев, образовавшуюся в год, предшествующий цветению, мы называем первичной, розетку, образовавшуюся в год цветения, — вторичной. Почки возобновления у растений первой группы закладываются в пазухах листьев первичной розетки, и побеги из них начинают формироваться лишь после полного отмирания этих листьев. Побеги имеют только симподиальный тип нарастания.

Примером растений первой группы может служить мелкоцветный оранжевый *Erigeron aurantiacus* Rgl. Первичная розетка у растений этого вида состоит из 7–9 листьев. В пазухах листьев первичной розетки в июне года, предшествующего цветению, закладываются почки возобновления будущего года. Наиболее крупные почки отмечаются в пазухах срединных листьев розетки. Розетка, как правило, не

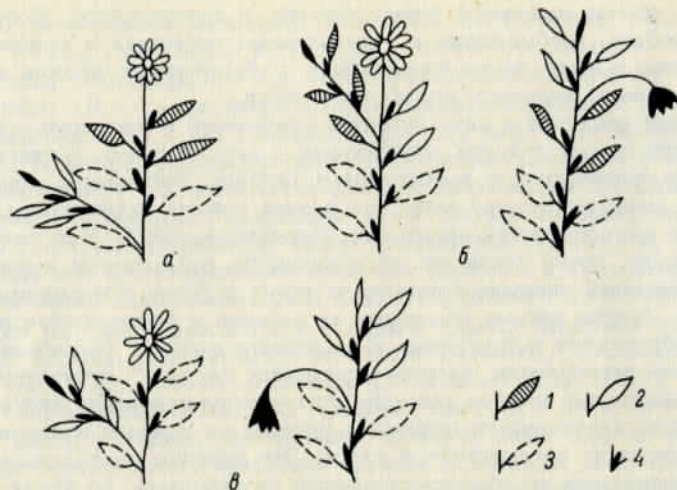


Рис.5. Схема развития побегов на второй год жизни растений первой группы (а), второй группы (б) и третьей группы (в).

1 - листья вторичной розетки; 2 - листья первичной розетки этого года; 3 - отмершие листья прошлогодней первичной розетки; 4 - пазушные почки.

перезимовывает. Весной в год цветения формируется вторичная розетка, и почти одновременно начинают формироваться первичные розетки побегов новой генерации из почек в основании уже отмерших листьев прошлого года. В редких случаях побеги эти бывают моноциклическими.

Вторая группа объединяет растения, которые, так же как и предыдущие, образуют первичную и вторичную розетки, однако почки возобновления у них закладываются в пазухах листьев не первичной, а вторичной розетки. В отличие от первой группы здесь мы встречаем растения как с симподиальным, так и с моноподиальным типом нарастания.

Примером растений второй группы может служить водосбор железковый *Aquilegia glandulosa* Fisch. Фрагмент первичной розетки у растений этого вида состоит обычно из 1-2 сближенных прикорневых листьев. Самый верхний лист, реже все листья перезимовывают, но вскоре после схода снега желтеют и отмирают. Вторичная розетка имеет 2, реже 3 листа, в пазухах которых, по-видимому, ранней весной закладываются почки возобновления, которые в конце июня-начале июля дают начало новым первичным розеткам побега будущего года. В пазухах листьев первичной розетки в начале лета также закладываются почки, однако они обычно остаются спящими и после постепенного за-

глубления корневищ с помощью контрактильных корней располагаются на глубине до 4-5 см под поверхностью почвы.

Растения третьей группы характеризуются тем, что не образуют вторичной розетки. Первичная розетка этих растений может частично перезимовывать, после чего терминальная почка ее сразу переходит к формированию удлиненного ортотропного стебля и репродуктивных органов. Соответственно новые побеги формируются из пазушных почек первичной розетки. В эту группу входят растения как с симподиальным, так и с моноподиальным типом нарастания.

Представителем третьей группы является, например, купальница азиатская *Trollius asiaticus* L. У нее фрагмент первичной розетки, образованный в год, предшествующий цветению, состоит из 1-2 (реже 3) листьев, в пазухах которых в конце июня закладываются почки возобновления будущего года. Листья первичной розетки обычно не перезимовывают. На следующий год терминальная почка первичной розетки формирует ортотропный удлиненный стебель с четырьмя сидячими стеблевыми листьями. Одновременно из боковых пазушных почек бывшей первичной розетки образуются новые первичные розетки, развитие которых идет по описанному выше циклу. Следует отметить, что у молодых особей, только что перешедших к цветению, количество листьев в первичной розетке, как правило, больше (3-7), чем у более взрослых.

В большинстве случаев разделение всех розеточных растений по выделенным выше группам не встречает затруднений. Однако нами отмечены виды, у которых отдельные побеги одной и той же особи развиваются не однотипно, а по типу двух и даже трех групп. Так, у *Sampanula glomerata* L. (образец, полученный в 1963 г. из Главного ботанического сада АН СССР, Москва) часть побегов развивается по типу растений первой группы, остальные - по типу побегов третьей группы. В клоне, состоящем из 64 побегов, 31 побег не имел вторичной розетки, т.е. развивался по типу побегов растений третьей группы, остальные - по типу побегов первой группы. Интересно отметить, что у телекии *Telekia speciosa* Baumg. в образце 1956 г., полученном из Праги, все растения развивались по типу первой группы, тогда как в образце 1940 г., полученном из Ботанического института АН СССР им. В.Л.Комарова (Ленинград), половина побегов развивалась по типу первой группы, половина - по типу третьей группы.

Наконец, существуют безрозеточные растения, побеги которых развиваются дикично подобно побегам растений второй группы. Таковы большинство простратных вероник типа *Veronica officinalis* L. и *V. chamaedrys* L.

Соотношение между величиной первичной и вторичной розеток у разных видов растений различно. Чаще всего первичная розетка превосходит вторичную по числу листьев в полтора (*Filipendula hexapetala* Gilib., *Leontopodium alpinum* Cass. и др.) - два (*Hieracium aurantiacum* L., *Ranunculus oreophilus* M.B., *Doronicum oblongifolium* DC. и др.) раза. Случаи большего числа листьев во вторичной розетке встречаются реже (*Primula florindae* Ward., *Phlomis tuberosa* L. и др.). Еще реже отмечены случаи,

когда первичная розетка равна по числу листьев вторичной розетке (*Aquilegia glandulosa* Fisch., *Primula auricula* L., *Inula royleana* DC.).

Рассмотрим теперь, как отражается специфика развития дициклических побегов на биологии растений каждой из выделенных групп. Прежде всего следует отметить, что почки возобновления у растений второй группы, по-видимому, практически не имеют периода органического покоя или этот период крайне невелик, в то время как в двух других группах он весьма значителен. Это подтверждается для ряда видов результатами зимней выгонки их в лабораторных условиях (Андреев и Головкин, 1967). В наших опытах растения *Doronicum grandiflorum* Lam., *Campanula tridentata* Schreb., *Bellis perennis* L. (третья группа) и *Lupinus polyphyllus* Lindl. (первая группа) требовали для своего нормального развития обязательного воздействия отрицательными температурами, в то время как среди вошедших в опыт видов второй группы растений с такими требованиями не оказалось. Наибольший по длительности период формирования побега от закладки почек возобновления до плодоношения наблюдается у растений первой и третьей групп, а наименьший — у растений второй группы. Несмотря на это, нам не удалось выявить четкой корреляции между принадлежностью растений к определенной группе и сроками их цветения. Так, в первую группу входят растения как с ранним (*Doronicum altaicum* Pall.), так и с поздним (*Inula royleana* DC.) цветением. Точно так же можно указать на растения с ранним цветением во второй (*Aquilegia glandulosa* Fisch.) и третьей (*Anemone crinita* Juz.) группах. В те же группы входят также позднестебельные, как *Primula florindae* Ward. (вторая группа) и *Helianthella quinquinervis* A. Gr. (третья группа). Внутри отдельных родов виды, принадлежащие к одной и той же группе, могут отличаться по срокам цветения (например, входящие в третью группу *Trollius asiaticus* L. и *T. ranunculinus* Stearn). Растения первого вида цветут в питомниках сада в конце июня—начале июля, второго — в конце июля—начале августа.

Интересно отметить, что растения с полициклическими побегами (горечавки, гвоздики, *Veronica gentianoides* Vahl, *Achillea* sp. div.), как правило, развиваются в наших условиях по образцу растений третьей группы и, наоборот, у растений с побегами смешанного типа (моно- и дициклическими), например у некоторых гвоздичных, дициклические побеги развиваются по типу побегов первой, реже второй группы. Здесь можно отметить своеобразный тип развития побега, намекающий путь перехода от дициклическости к моноциклическости. В этих случаях наблюдаются почти полная редукция первичной розетки и превращение ее листьев в чешуи. Развитие годичного побега складывается из развития вторичной розетки и цветonoсного стебля в год цветения. Такой тип развития наблюдается, например, у *Pedicularis incarnata* L. и различных видов *Dodecatheon* L., растущих в питомниках сада. Это позволяет определить один из возможных путей возникновения ложнодициклических побегов с закрытыми зимующими почками, а при дальнейшей редукции также и вторичной розетки наблюдать превращение таких побегов в настоящие моноциклические.

Если мы представим себе развитие побега в виде двух основных фаз — вегетативной и генеративной, то на основании приведенных выше данных можно сказать, что у растений, принадлежащих по типу развития побегов к первой и второй группам, вегетативная фаза растянута во времени по сравнению с фазой генеративной. У растений, принадлежащих по типу развития побегов к третьей группе, напротив, растянута во времени генеративная фаза и несколько сокращена фаза вегетативная.

Исходя из этого, можно предположить, что у растений третьей группы годом, определяющим цикличность развития побегов, будет первый год жизни побега. В том случае, когда генеративная часть побега не смогла в достаточной степени сформироваться к осени года, предшествующего цветению, в следующем году весь незаконченный цикл повторяется снова, и так до тех пор, пока не возникнет благоприятное сочетание двух следующих друг за другом вегетационных периодов, дающее возможность образовавшемуся полициклическому побегу закончить свое развитие. Такой тип развития В.Н.Ворошилов (1971) считает косвенным приспособлением к неблагоприятным условиям среды.

Побеги с неполным циклом развития

Говоря о растениях, у которых наряду с обычными монокарпическими побегами наблюдаются побеги с неполным циклом развития, И.Г.Серебряков (1952) определял их как систему „однолетних (моноциклических и озимых) ассимилирующих и цветonoсных побегов, возобновляющихся за счет боковых пазушных почек“ (стр.219). Этим самым подчеркивалась специализация побегов, при которой побеги с неполным циклом развития совершенно утратили органы семенного размножения, превратившись в совокупность ассимилирующих вегетативных органов. В наших условиях можно наметить по крайней мере три пути возникновения побегов с неполным циклом развития. Неодновременность отрастания пазушных и придаточных почек на корневище или на корневой шейке является причиной образования побегов с неполным циклом развития у многих растений, особенно корневищных геофитов. При формировании парциальных кустов терминальная почка корневища дает, как правило, генеративный побег, в то время как среди побегов, возникших позднее из аксиллярных почек, определенный процент имеет неполный цикл развития. Неодновременность развития побегов связана еще и с тем, что первыми отрастают обычно побеги из почек в пазухах перезимовавших или отмерших прошлогодних листьев и заметно позднее — побеги из придаточных почек. Таким путем идет, например, формирование побегов с неполным циклом развития у корневищных видов арник (*Arnica longifolia* Eaton, *A. sachalinensis* A. Gr.), среди луковичных — у нарциссов, среди розеточных — у *Veronica gentianoides* Vahl и т.д.

Как частный случай такого растянутого периода отрастания можно отметить несвоевременное раскрытие почек возобновления, которые предназначены для перезимовки. Это явление обычно связано с влажной

и теплой осенью. В отдельных случаях такие побеги повторного от-
растания могут дойти до цветения и плодоношения, о чем будет ска-
зано ниже, в разделе о повторном цветении.

Побеги с неполным циклом развития могут возникнуть из нормаль-
ных генеративных побегов в результате различных изменений в точке
роста. В этом случае у части одновременно появившихся побегов на
определенном этапе прекращается развитие цветков в терминальной
почке и побеги становятся стерильными. Рост таких побегов при этом
часто не прекращается, и они по высоте не отличаются от соседних
генеративных побегов. Гибель цветков происходит у различных видов
в разное время и на разных фазах развития, начиная от только начав-
шего дифференциацию конуса нарастания до вполне сформированных бу-
тонов, что не дает основания говорить о каком-либо одном факторе, вы-
зывающем это явление. По-видимому, в каждом отдельном случае дей-
ствуют различные факторы или их совокупность. Такой путь формирова-
ния побегов с неполным циклом развития характерен главным образом
для растений с моноциклическими эпикотильными побегами, хотя есть
примеры подобного рода и у розеточных растений с дициклическими по-
бегами (*Festuca silvatica* Vill., по Серебрякову, 1952).

В наших условиях по описанной выше схеме развивается, например,
часть побегов у *Centaurea montana* L., *Veronica longifolia*
L., *Polygonum alpinum* All., *P. bucharicum* Grig., *P. coria-*
rium Grig. и др.

У ряда растений дифференциация одновременно отрастающих побегов
происходит на ранних этапах развития и обусловлена, вероятно, внутрен-
ними причинами. Терминальные почки всех побегов при этом функциони-
руют нормально. Различно специализированные побеги зачастую хорошо
морфологически отличаются друг от друга. Так, у *Artemisia tilesii*
Ledeb. побеги с неполным циклом развития в отличие от генератив-
ных побегов не образуют, как правило, побегов II порядка, хотя и име-
ют нормально развитые пазушные почки. Стеблевые листья побегов, осо-
бенно верхние, заметно крупнее листьев на генеративных побегах. Ге-
неративные побеги *A. tilesii* Ledeb. в наших условиях ветвятся поч-
ти от основания, при этом около половины всех побегов II порядка так-
же несут соцветия. В очень редких случаях побеги, развивающиеся пер-
воначально по типу с неполным циклом развития, образуют терминаль-
ное, сравнительно компактное, ветвящееся соцветие. В этом случае
цветение таких побегов значительно запаздывает по сравнению с цвете-
нием нормально генеративных побегов или бутоны не раскрываются. Ин-
тересно развитие побегов с неполным циклом развития у *Rhodiola*
rosea L., семена которой привезены из Анадыря. Здесь можно вы-
делить три типа таких побегов. Первый тип – укороченные побеги, фор-
мирующиеся в виде розетки листьев из придаточных почек на корневой
шейке. Второй тип – удлиненные побеги, формирующиеся из таких же
почек, и третий тип – удлиненные побеги, формирующиеся из пазушных
почек укороченных побегов (рис.6). Подсчет побегов с неполным циклом
развития у растений с нормально дициклическими побегами часто быва-
ет невозможен, тогда как у растений с моноциклическими побегами он
проводится осенью без больших затруднений. Ниже приводятся данные

1968–1969 гг. по соотноше-
нию числа побегов с непол-
ным циклом развития к чис-
лу генеративных побегов
(табл.8) для некоторых инт-
родуцированных растений с
нормально моноциклическими
побегами.

Соотношение числа гене-
ративных и вегетативных по-
бегов с неполным циклом
развития на единицу площа-
ди клона не только опреде-
ляет степень специализации
побегов у данного вида, но
и является одним из пока-
зателей декоративности
растений. Действительно,
чем выше этот показатель,
тем интенсивнее цветение,
тем больший эффект могут
дать растения в озелени-
тельных посадках, больше
цветочной продукции будет
получено на срез с единицы
площади.



Рис.6. Три типа развития побегов
у *Rhodiola rosea* L.

Т а б л и ц а 8

Количество специализированных надземных побегов
у некоторых интродуцированных растений

Вид	Количество побе- гов на 1 м ²		Соотноше- ние гене- ративных и вегета- тивных по- бегов
	гене- ративных	вегета- тивных	
<i>Aconitum excelsum</i> Rchb.	8	59	0,14
<i>A. orientale</i> Mill.	14	48	0,29
<i>Adenophora liliifolia</i> Bess.	51	1	51,0
<i>Adonis vernalis</i> L.	16	39	0,44
<i>Arnica longifolia</i> Eaton	13	32	0,41
<i>A. sachalinensis</i> A. Gr.	3	25	0,12
<i>Aruncus asiaticus</i> A. Pojark.	20	15	1,33
<i>Cacalia hastata</i> L.	20	52	0,39

Таблица 8 (продолжение)

Вид	Количество побегов на 1 м ²		Соотношение генеративных и вегетативных побегов
	генеративных	вегетативных	
<i>Campanula glomerata</i> L.	250	1300	0.19
<i>Centaurea montana</i> L.	125	19	6.6
<i>Cephalaria gigantea</i> Bobr.	1	18	0.06
<i>Delphinium cultorum hort.</i>	50	1	50.0
<i>Erigeron multiradiatus</i> Benth. . .	130	7	18.6
<i>Lathyrus gmelinii</i> Fritsch	34	11	3.1
<i>Pentstemon whippleanus</i> A.Gr. . .	100	1400	0.08
<i>Ranunculus caucasicus</i> M.B. . . .	70	162	0.43
<i>Rhodiola rosea</i> L.	875	875	1.0
<i>Rubus arcticus</i> L.	475	1525	0.31
<i>Tanacetum boreale</i> Fisch.	22	11	2.0
<i>Veronica longifolia</i> L.	100	13	7.7

У одного и того же вида этот показатель может колебаться в зависимости от погодных условий вегетационного периода, возраста и происхождения растений. Так, с возрастом у одних растений, например у *Myosotis alpestris* Schmidt, это соотношение повышается за счет уменьшения числа побегов с неполным циклом развития, у других, например у *Polygonum bucharicum* Grig., *P. alpinum* All., оно снижается за счет затухания цветения.

Изменение цикличности развития побегов

Следует выделять четыре основные группы побегов, цикличность развития которых отличается от типичной для данного растения. Первая группа побегов — это побеги, меняющие цикличность в зависимости от своего положения на растении. В этом случае растения представляют собой систему поли-, ди- и моноциклических побегов. Побеги более высоких порядков чаще становятся моноциклическими, чем побеги I порядка. Это наблюдается не только у эпикотильных, но и у розеточных растений. Так, у *Phyteuma orbiculare* L. моноциклические побеги образуются иногда из пазушных почек нижних листьев розетки. Такое же явление отмечено у *Arnica montana* L., *Erigeron aurantiacus* Regel, *Campanula barbata* L., *Melandrium rubrum* Garcke, *Bellis perennis* L., *Silene ruprechtii* Schischk., *Jasione alpina* Lois., *Ajuga pyramidalis* L. У одних видов моноциклические побеги формируются из пазушных почек нижних, у других — верхних листьев розетки. Боковые приподнимающиеся побеги пи-

рамидальной живучки, вероятно, гомологичны сторонам другого вида — живучки ползучей *Ajuga reptans* L., которые в основе своей тоже моноциклически.

В большинстве случаев возникшие таким путем моноциклические побеги зацветают позже побегов с нормальным развитием, реже — одновременно с ними (*A. pyramidalis*).

Вторая группа побегов включает побеги, образовавшиеся в результате повреждения главной точки роста. В этом случае могут возникнуть как моноциклические, так и дициклические побеги. Стимулирование таким путем развития моноциклических побегов наблюдалось нами у *Viscaria alpina* G. Don, *Arnica montana* L., *Verbascum olympicum* Boiss. У *Erigeron multiradiatus* Benth. et Hook. при повреждении главного стебля и его недоразвитии трогаются в рост придаточные почки на корневой шейке, давая начало дициклическим побегам или побегам с неполным циклом развития.

К третьей группе относятся побеги, возникшие из почек возобновления следующего года в результате их преждевременного роста и развития. Такое „провоцирование“ отрастания, являющееся одной из причин повторного цветения, дает побеги, которые могут пройти два цикла развития в течение одного вегетационного периода или даже части его. Эти побеги с ускоренным развитием, имеющие обычно и розетку листьев, и цветонос, можно условно назвать „ложно дициклическими“. Их можно чаще всего наблюдать у некоторых однолетников типа *Emilia flammea* Cass. Из многолетников, у которых отмечено это явление, можно указать на *Pedicularis incarnata* L., *Delphinium caschmerianum* Royle, *Paradisea liliastrum* Bertol. и др.

У растений первой и второй групп определяющим цикличность развития побегов является, по-видимому, второй год жизни, точнее, второй вегетационный период. Если он неблагоприятен для прохождения генеративной фазы, побеги становятся полициклическими. В случае полного отмирания их в вегетативной фазе на первом или втором году жизни они попадают в категорию побегов с неполным циклом развития.

Наконец, смена типов развития побегов иногда вызывается общим старением растения. В этом, четвертом, случае, как правило, у нормально ди- и полициклических растений возникает большое количество моноциклических побегов, как это можно наблюдать, например, у *Myosotis alpestris* Schmidt, *Leucanthemum vulgare* Lam., у некоторых видов *Dianthus* L. Как видно из приведенных примеров, во всех четырех группах изменение цикличности развития побегов в большинстве своем идет в сторону ускорения.

М. Ю. Васильева (1967) отмечала, что в условиях Ленинграда у *Aquilegia canadensis* L., *A. chrysantha* A. Gr., *A. vulgaris* L., *Trollius chinensis* Bunge, *Delphinium grandiflorum* L., побеги которых обычно развиваются по дициклическому типу, наблюдаются зачатки моноциклических побегов. Они нормально развиваются лишь у *T. chinensis* и частично у *D. grandiflorum*, в то время как у остальных видов задерживаются на ранних стадиях развития и затем отмирают.

И.Г.Серебряков (1948, 1949) указывал, что процент растений с побегами с неполным циклом развития в региональных флорах возрастает при продвижении с юга на север (от степей к северной тайге). Аналогичные данные о преобладании у многих растений вегетативных не плодоносящих побегов приводит для высокогорий Памира А.П.Стещенко (1966). Это позволяет предполагать, что наличие у растений побегов с неполным циклом развития дает ему при интродукции на Север и в высокогорья преимущество перед растениями, не имеющими таких побегов.

Развитие надземных побегов
у некоторых представителей рода Dianthus L.
интродуцированных в Субарктику

При анализе связи между морфологическими признаками интродуцента и его зимостойкостью обращает на себя внимание тот факт, что единственный, отдельно взятый морфологический показатель (например, наличие почек возобновления и расположение их по отношению к поверхности субстрата) не может дать общего представления о зимостойкости растения. Такое представление можно получить только на основании изучения сопряженности целого ряда таких показателей, характеризующих общие особенности роста и развития надземных и подземных органов. Таковы, например, особенности ветвления растений на разных возрастных этапах, цикличность развития годичных побегов, направление роста осей разных порядков, степень их укоренения, облиственность, наличие одревеснения, интенсивность цветения и плодоношения, продолжительность жизни отдельных органов растений и т.п.

Отмеченные выше коррелятивные связи наиболее наглядно проявляются при сравнении систематически близких таксонов видового и подвидового рангов, например видов одного рода. Такими объектами в наших исследованиях явились гвоздики — представители рода *Dianthus* L.

В Полярно-альпийском ботаническом саду гвоздики стали выращиваться с 1938 г. За 30 лет работы Сада на его питомниках было испытано 58 видов гвоздик, из них 55 (94.8%) цвели, в том числе 13 видов (22.4%) плодоносили. В связи с тем что исходный материал, присылаемый ботаническими садами, зачастую фигурирует под неправильным названием, мы предприняли проверку видов, испытывавшихся в нашем Саду, которые и послужили объектами для дальнейшего анализа.

Все испытанные гвоздики дружно прорастают без предварительного промораживания через 5–9 дней после посева. Первые настоящие листья появляются у них на 9–25-й день после прорастания.

Возникновение первых пазушных почек отмечено через 7–14 дней после появления первых настоящих листьев; почки, как правило, первоначально формируются в пазухах семядолей.

Главный корень начинает ветвиться в нижней своей трети гораздо раньше стебля, незадолго до появления первых листьев. Система главного корня может существовать очень долго, у некоторых видов практически на протяжении всей жизни. В надземной части в первый год жизни наибольшее развитие получают, как правило, главный побег и по-

беги II порядка, образовавшиеся из пазушных почек семядолей. В пазухах первых настоящих листьев у многих видов почки отсутствуют, ветвление идет дальше из пазушных почек 2-й пары настоящих листьев.

По характеру развития главного и бокового побегов в ювенильном возрасте все испытанные виды гвоздик можно разделить на три типа.

Тип А. Растения со сравнительно короткими тупыми листьями, обильным ветвлением и ускоренным ростом и развитием боковых побегов. Боковые побеги их более или менее плагиотропны, главный стебель, имеющий сравнительно длинные междоузлия, также часто ложится (*D.grisebachii* Boiss.), продолжая рост плагиотропно. Уже в первый год они образуют большую, сравнительно компактную розетку. По такому же типу развивается *D.deltoides* L.

Тип Б. Главный стебель в первый год жизни сравнительно укороченный, так же как и побеги II порядка, которые всегда ортотропны или диагеотропны. Таким образом, розетка здесь соприкасается с почвой только в одной точке, какой является корневая шейка. На второй год побеги удлиняются, не изменяя существенно направления своего роста. В результате формируется компактный, плотный, сравнительно небольшой куст. Подобным образом развиваются *D.acicularis* Fisch., *D.pseudoarmeria* M.B. и др. Между этим и следующим типами развития ювенильных кустов имеется целый ряд переходов.

Тип В. В этом типе развития наиболее отчетливо проявляется апикальное доминирование. Часто единственным побегом куста в первый год жизни является ортотропный главный стебель с удлиненными междоузлиями. Развитие побегов высших порядков на первых этапах заметно подавлено. Обычно можно заметить лишь почки в пазухах семядолей и нижних листьев, развивающиеся в удлиненные побеги только на второй год жизни. К таким видам относятся, например, *D.monspessulanus* L., *D.fischeri* Spreng., *D.campestris* M.B. и др.

Подобным же образом можно систематизировать все разнообразие строения куста у взрослых растений различных видов гвоздик. Мы выделили 4 основные группы строения кустов, которые назвали по наиболее характерным их представителям.

1. Группа *D.plumarius* L. Тип строения куста, свойственный этой группе, наиболее распространенный среди испытывавшихся видов гвоздик. Внешне куст выглядит как приземистая диффузная дернина, часто выпревающая в середине. Центральная ось до своего отмирания все время остается ортотропной и представлена либо розеткой, либо удлиненным побегом. Побеги высшего порядка нарастают моноподиально в течение 2–4 лет, затем терминальная почка переходит к цветению. После цветения и отмирания конечной части побега стимулируется рост и развитие пазушных почек листьев, ближайших к цветоносу. Побеги следующего порядка развиваются по тому же типу. Средняя длина побегов взрослого куста достигает 30–35 см. Они, как правило, не укореняются. Развитие побегов обычно идет по дициклическому типу. Почки в пазухах более нижних листьев остаются жизнеспособными в течение 4–5 лет, иногда развиваясь в слабые розеточные или удлиненные плагиотропные побеги. При центробежном росте скелетных осей и систематическом отмирании старых листьев в центре куста образуется

„плешь“, снижающая общую декоративность растения. Кроме того, образование „плешей“ приводит к поражению не защищенного листьями каудекса низкими температурами и патогенными грибами. В конечном итоге дернина полностью отмирает. Следует отметить заметное одревеснение как каудекса, так и плагитропных удлиненных побегов.

II. Группа *D. superbus* L. Растения этой группы образуют высокий, часто разваливающийся из-за слабости стеблей, но нераспростертый куст. Выпревания у таких кустов обычно не наблюдаются. Главная ось всегда ортотропна. Развитие побегов идет, как правило, по моноциклическому типу. Ветвление осуществляется за счет развития новых побегов из пазушных почек нижних листьев материнских побегов или из придаточных почек на каудексе. Последние образуют обычно более слабые удлиненные побеги с неполным циклом развития. Одревесневают обычно лишь корневая шейка и в малой степени основания побегов I и II порядков.

III. Группа *D. carthusianorum* L. Растения этой группы имеют компактный плотный куст, состоящий из сближенных розеток и удлиненных ортотропных или косовосходящих цветоносных побегов. Развитие побегов идет по ди- и полициклическому типу. Ветвление осуществляется за счет пазушных почек нижних листьев материнских побегов и придаточных почек на каудексе. Образовавшаяся таким образом дернина, как правило, не выпревает. У растений этой группы одревесневают только каудекс. Между группой *D. carthusianorum* и группой *D. superbus* существует целый ряд промежуточных форм.

IV. Группа *D. deltoides* L. Растения этой группы формируют плотный низкий куст, состоящий исключительно из плагитропных побегов, часто укореняющихся в узлах. Эти побеги, достигающие 40 см длины, развиваются по моно-, ди- и полициклическому типу. Все почки в пазухах листьев независимо от их положения на побеге дают ортотропные и плагитропные дочерние побеги, одинаково хорошо развитые и густооблиственные, что обуславливает равномерную густоту дернины и предотвращает появление „плешей“. Большая часть стеблей одревесневает.

I. Группа *Dianthus plumarius* L.

Dianthus anatolicus Boiss.
D. arenarius L.
D. attenuatus Sm.
D. barbatus L.
D. boissieri Willk.
D. brotheri Boiss. et Reut. (рис. 7)
D. caesius Smith
D. cinnabarinus Sprun.
D. fragrans M.B.
D. hyssopifolius L.

D. kitaibelii Janka
D. leptopetalus Willd.
D. marschallii Schischk.
D. monspessulanus L.
D. pancicii Velen.
D. pindicola Vierh.
D. plumarius L.
D. pubescens Sibth. et Sm.
D. subacaulis Vill.
D. tianschanicus Schischk.



Рис. 7. *Dianthus brotheri* Boiss. et Reut.



Рис.8. *Dianthus superbus* L.



Рис.9. *Dianthus carthusianorum* L.



Рис.10. *Dianthus deltooides* L.

II. Группа *Dianthus superbus* L.

<i>Dianthus campestris</i> M.B.	<i>D. petraeus</i> M.B.
<i>D. chinensis</i> L.	<i>D. superbus</i> L. (рис.8)
<i>D. fischeri</i> Spreng.	<i>D. uralensis</i> Korsh.

III. Группа *Dianthus carthusianorum* L.

<i>Dianthus acicularis</i> Fisch.	<i>D. cruentus</i> Griseb.
<i>D. andrzejowskianus</i> Kulcz.	<i>D. giganteiformis</i> Borb.
<i>D. armeria</i> L.	<i>D. knappii</i> Aschers. et Kanitz.
<i>D. atrorubens</i> All.	<i>D. pseudoarmeria</i> M.B.
<i>D. capitatus</i> Balb.	<i>D. repens</i> Willd.
<i>D. carthusianorum</i> L. (рис.9)	<i>D. requienii</i> Godr.

IV. Группа *Dianthus deltooides* L.

<i>Dianthus deltooides</i> L. (рис.10)	<i>D. pallens</i> Sibth. et Sm.
<i>D. grisebachii</i> Lois.	

Если теперь связать эти группы с типами ювенильного развития гвоздик, то окажется, что для группы *D. deltooides* характерен только I тип ювенильного развития, для группы *D. carthusianorum* — только II тип ювенильного развития, в то время как в остальные две группы входят как виды, ювенильные особи которых развиваются по II типу, так и виды с ювенильным развитием по III типу.

Следует отметить, что образцы одного и того же вида, имеющие разное происхождение, часто довольно сильно отличаются друг от друга, однако различия эти обычно укладываются в рамки группы, к которой принадлежит данный вид.

Так, например, мы проводили сравнение двух образцов *D. carthusianorum* L., полученных из Невшателя (Швейцария). Растения образца, выращенного из семян, собранных в дикой природе, имеют в первый год жизни, помимо материнской розетки, до 15 вегетативных удлиненных плагиотропных побегов. Растения образца, выращенного из семян, собранных в Ботаническом саду Невшателя, в первый год жизни образуют только почки в пазухах нижних листьев материнской розетки, которые лишь в единичных случаях дают плагиотропные удлиненные побеги.

На второй год у растений первого образца плагиотропные побеги первого года переходят к цветению. Главная ось остается вегетативной или дает укороченный цветоносный побег. Растения в целом представляют собой приземистые компактные кусты с распланными по земле генеративными побегами. Напротив, у растений второго образца побеги II порядка продолжают отставать в развитии, оставаясь вегетативными, хотя междоузлия у них удлиняются. В ряде случаев образуются косовосходя-

шие побеги, которые вместе с обязательно удлиненным цветоносным побегом центральной оси составляют сравнительно высокий, а не распластанный, как у растений предыдущего образца, куст.

На третий год все генеративные побеги отмирают вплоть до корневой шейки. Растения первого образца, у которых такие побеги составляли большинство, выглядят очень ослабленными, происходит значительный зимний выпад (около 23%), в то время как у растений второго образца выпревание не отмечено. На четвертом году жизни развитие оставшихся растений обоих образцов выравнивается, внешние различия в габитусе кустов пропадают, только листья у растений второго образца имеют значительно более широкую пластинку, чем у растений первого образца. Взрослые кусты полностью подходят под описание строения растений группы *D. carthusianorum*.

Выделенные морфологические группы, по-видимому, не являются узко специфическими, характерными только для гвоздик. Многие представители семейства гвоздичных по характеру строения своего куста могут быть отнесены к одной из перечисленных выше групп. Так, например, целый ряд ясколок (*Cerastium alpinum* L., *C. villosum* Baumg. и др.) в условиях нашего Сада развивается по типу растений I группы, дрема (например, *Melandrium rubrum* Garcke) – по типу растений II группы, смолки (*Viscaria alpina* G. Don) и лихнис (*Lychnis chalcidonica* L.) – по типу растений III группы, смолевка бесстебельная (*Silene acaulis* Jacq.) – по типу растений IV группы.

Подводя итоги сказанному выше, можно сделать следующие выводы.

1. Все испытанные в Полярно-альпийском ботаническом саду гвоздики по типу строения куста можно разбить на 4 группы, которые характеризуются наличием или отсутствием плагиотропных побегов, степенью сомкнутости дочерних розеток, типом цикличности в развитии побегов, степенью одревеснения побегов и корневой шейки.

2. Выделенные морфологические группы различаются по успешности перезимовки и стойкости против выпревания. Лучшая перезимовка отмечена у растений группы *Dianthus deltoides*, имеющих исключительно плагиотропные укореняющиеся побеги и плотную хорошо облиственную дернину, худшая – у растений группы *D. plumarius* с диффузной дерниной из плагиотропных неукореняющихся побегов.

3. Растения одного и того же вида, имеющие разное происхождение, могут значительно отличаться друг от друга по строению куста, однако различия эти обычно укладываются в рамки группы, к которой принадлежит данный вид.

Растения с плагиотропными надземными побегами

Группа растений с плагиотропными надземными побегами настолько тесно примыкает к группе растений с плагиотропными подземными корневищами, что разграничение их вызывает целый ряд трудностей. Это связано прежде всего с наличием разнообразных переходных форм между указанными группами. Так, у одних видов одновременно могут существовать как надземные, так и подземные плагиотропные побеги, как

например у *Claytonia asarifolia* A. Gr. Другие виды формируют побеги, разные части которых могут быть в равной степени и надземными, и подземными (например, *Mentha rotundifolia* Huds.). В целом ряде случаев детерминизм побегов зависит исключительно от экологических условий мест произрастания.

В питомниках Полярно-альпийского ботанического сада с 1932 по 1968 г. было испытано 54 вида растений, имеющих надземные плагиотропные побеги.

Ниже мы приводим описание растений этой группы, различных по цикличности развития своих побегов.

Viola altaica Ker-Gawl. – фиалка алтайская

При осеннем посеве в грунт под снег в конце сентября-начале октября всходы у этого вида появляются на следующий год в начале июня. Семена могут всходить и без стратификации. Посеянные весной в теплице, они дают всходы через 1–1,5 месяца. Ювенильные растения при осеннем и весеннем посевах развиваются сходно.

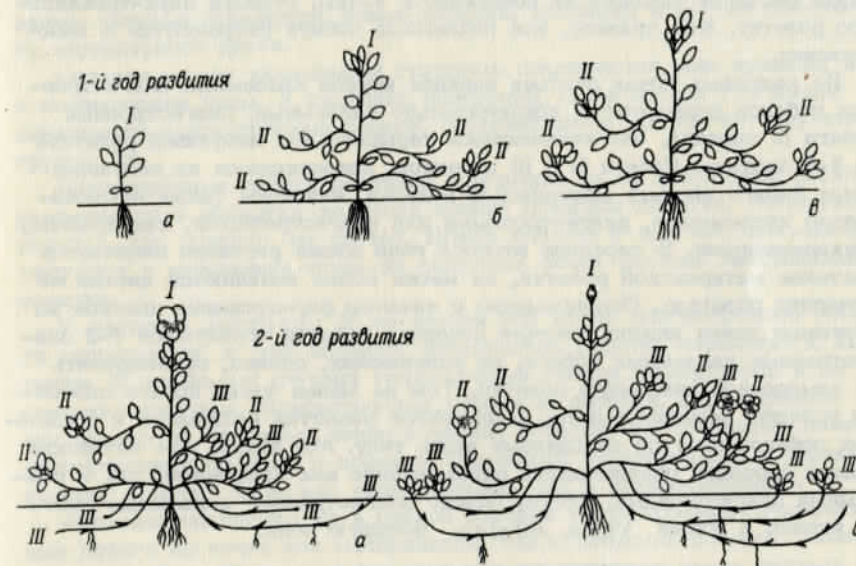


Рис. 11. Схема развития клона *Viola altaica* Ker-Gawl.

а – первая половина июля; б – первая половина августа; в – вторая половина августа.

В месячном возрасте сеянец имеет от 3 до 6 настоящих листьев, не считая функционирующих еще семядолей. В это время из почек в пазухах семядолей и самых нижних листьев начинают формироваться плагиотропные побеги II порядка (рис. 11). К концу первого года жизни растения на нем насчитывается в среднем 3-4 таких побега. Достигая 2-3 см длины, они несут 5-9 нормально развитых стеблевых листьев. Терминальная почка формирует к осени первого года жизни дочернюю розетку, которая сходна по строению с материнской, но несколько меньше ее. В этот период идет формирование пазушных почек у листьев, сидящих в основании плагиотропных побегов. Большая часть листьев на растении перезимовывает.

Весной следующего года пазушные почки стеблевых листьев на побегах II порядка трогаются в рост, давая начало подземным плагиотропным побегам. Эти этиолированные побеги с чешуевидными листьями могут достигать 15 см длины и неоднократно ветвиться на своем протяжении за счет формирования побегов высших порядков из пазушных почек в основании чешуй. На каждый подземный плагиотропный побег III порядка обычно приходится 1-4 побега IV порядка. Терминальные почки отдельных побегов III-IV порядков уже в июле второго года жизни растения выходят на поверхность почвы, образуя двух-трехлистную розетку. Как правило, все подземные побеги укореняются в междоузлиях.

Из пазушных почек листьев верхних ярусов надземных плагиотропных побегов формируются исключительно надземные, диагеотропные побеги III порядка, заканчивающиеся терминальной зимующей розеткой из 3-6 листьев. Побеги II и III порядков, появляющиеся из пазушных почек 3-5-го листьев материнской розетки, являются также исключительно надземными, диагеотропными или плагиотропными, как правило, неукорененными. В середине второго года жизни растений начинается цветение материнской розетки, на месяц позже появляются цветки на дочерних розетках. Одновременно с началом формирования цветков из пазушных почек нижних листьев дочерних розеток образуются 1-2 плагиотропных надземных побега, не успевающих, однако, сформировать до заморозков зимующую розетку. Тем не менее такие побеги способны успешно перезимовывать. Дальнейшее развитие надземных и подземных побегов идет по описанному выше типу. Мы видим, что алтайская фиалка способна образовывать одновременно как надземные, так и подземные плагиотропные побеги, однако плагиотропные надземные побеги играют в жизни *Viola altaica* большую роль.

Среди растений, развитие надземных побегов которых идет по ди- и полициклическому типу, следует выделить также виды, у которых подземные плагиотропные побеги, как правило, отсутствуют. Таковы, например, многие виды *Antennaria Gaertn.* (кошачья лапка). Наблюдения над различными образцами и видами кошачьих лапок позволили выделить несколько типичных их групп, характеризующихся определенным темпом роста и развития.

1. Виды и образцы, не дающие плагиотропных надземных побегов:
а) только в первый год жизни (*A. rhodantha* Suksd.),
б) на протяжении всей жизни (*A. carpatica* Bluff. et Fin-gerh.).

2. Виды и образцы, формирующие уже в первый год жизни плагиотропные надземные побеги:

а) с медленным ростом и развитием таких побегов, вследствие чего они не укореняются и не успевают образовать дочерние зимующие розетки (*A. fallax* Greene, *A. plantaginea* R.Br.);

б) со средней интенсивностью роста и развития плагиотропных побегов, в результате чего они могут сформировать дочерние терминальные розетки, но, как правило, не укореняются (*A. pulcherrima* Greene, *A. caucasica* Boriss.);

в) с ускоренным ритмом роста и развития плагиотропных побегов, которые успевают к осени сформировать дочерние терминальные розетки и укорениться (*A. speciosa* E.Nels., *A. leuchippii* Pors.).

Интересно, что в первый год жизни у некоторых образцов *Antennaria*, например у *A. dioica* Gaertn. из Ленинграда, в пазухах нижних листьев дочерних розеток образуются укороченные побеги III порядка, которые формируют новые розетки, входящие в состав дочернего парциального куста.

Отличия между указанными группами сохраняются, как правило, и в последующие годы. У растений подгруппы 1а на второй год жизни появляются плагиотропные побеги, развивающиеся обычно по типу подгруппы 2а.

Плагиотропные побеги растений подгруппы 2а на второй год жизни укореняются и образуют на своих концах дочерние розетки. Материнская розетка, как правило, не цветет. Новых побегов у них нет, или они формируются в небольшом числе из пазушных почек листьев материнской розетки.

У растений подгруппы 2б на второй год жизни плагиотропные побеги укореняются и, как правило, материнская розетка переходит к цветению. В отдельных случаях генеративные побеги формируются и на дочерних розетках. Плагиотропные побеги III порядка, образующиеся у них обычно из пазушных почек дочерних розеток или стеблевых листьев плагиотропных побегов II порядка, формируют терминальную дочернюю розетку и могут быть как укорененными, так и неукорененными.

Растения подгруппы 2а в равной степени часто образуют генеративные побеги из почек как материнской, так и дочерних розеток. Плагиотропные побеги III порядка формируются из пазушных почек листьев дочерних розеток, укореняются и образуют на конце новую дочернюю розетку.

Связь между розетками сохраняется обычно на протяжении трех лет и более.

При сравнении описанных выше подгрупп следует отметить, что способность к успешной перезимовке растений возрастает от первой подгруппы к третьей, что, по-видимому, связано со степенью сформированности побегов.

Для растений этого вида характерно замедление роста главной оси в первый период жизни сеянцев. Длина ее к моменту формирования третьей пары настоящих листьев (на 40-45-й день после появления всходов) составляет всего 0,5 см. В это время в пазухах семядолей наблюдается заложение боковых побегов, которые сразу же трогаются в рост.

Одновременно ускоряется и рост главной оси. Побеги II порядка с момента своего возникновения обладают плагиотропным ростом, главная же ось становится анизотропной лишь через 2 месяца после появления всходов. До этого момента она сохраняет ортотропное направление роста.

Через 9-12 дней после образования побегов II порядка из пазушных почек семядолей подобные же побеги начинают возникать в пазухах первой пары настоящих листьев. В дальнейшем акропетальное образование боковых побегов проходит в том же темпе; к концу первого года жизни сеянца самые старые из них имеют длину свыше 5 см. Растение в целом к середине лета приобретает простратный габитус. Главная и боковая оси не укореняются, функционирует лишь система главного корня. Побеги, образовавшиеся из пазушных почек семядолей, к концу лета в 1,5 раза длиннее главной оси или равны ей. Они укореняются в узлах в первой своей половине, но укоренение обычно бывает слабым. В основании нижних листьев боковых побегов в этот период появляются побеги III порядка.

На второй год жизни растения выявляются различия в морфологии побегов в зависимости от их положения на растении. Истинно плагиотропными остаются лишь побеги, сформировавшиеся из пазушных почек семядолей и первой пары листьев, остальные становятся косовосходящими. Побеги II порядка, возникшие из придаточных почек на гипокотиле, тоже косовосходящие, однако побеги III порядка, сформированные из пазушных почек первых листьев этих побегов, плагиотропные, укореняющиеся в узлах.

Нарастание побегов моноподиальное, после образования 1-2 соцветий в пазухах листьев главная ось побега продолжает рост, успевая к концу вегетационного периода сформировать отрезок стебля длиной до 10 см с 3-6 парами листьев на нем. На третий год ось удлиняется еще на 1-2 междоузлия и снова дает соцветия. Этот цикл может повторяться достаточно долго, в то время как побег, старея, будет отмирать с базальной части, одновременно непрерывно нарастая. Сходным путем развиваются растения различных видов тимьяна *Thymus* L., *Veronica chamaedrys* L. и др.

Таким образом, мы видим, что все растения, формирующие надземные плагиотропные побеги, можно разбить на две большие группы не только по цикличности развития этих побегов, но и по характеру нарастания главной оси. Так, у растений первой группы, к которой принадлежат рассмотренные выше *Viola altaica* Ker-Gawl. и виды *Antennaria*

Gaertn., плагиотропные побеги являются исключительно осями II и более высоких порядков. Главная ось при этом всегда сохраняет ортотропный характер роста. Окончание развития плагиотропных побегов у них обычно связано с формированием терминальной розетки. По степени сформированности этой розетки и укоренению плагиотропных побегов в первый год жизни растений обычно можно судить об интенсивности их дальнейшего развития и частично о зимостойкости, как это было показано на примере морфологических подгрупп рода *Antennaria*.

У растений второй группы, куда входит описанная выше *Veronica officinalis* L., побеги с дициклическим типом развития, как правило, не встречаются. В формировании надземной плагиотропной части растения здесь наряду с побегами II и более высоких порядков принимает участие и главная ось растения, хотя в начале своего развития она может быть ортотропной. Для растений этой группы характерны моноподиальность нарастания и отсутствие существенных различий в росте и развитии между главной и боковыми осями уже в первый год жизни растений. Растения этой группы по характеру нарастания подземных органов можно сравнить с эпигеогенными корневищами, однако скорость роста и интенсивность ветвления у последних значительно ниже.

Глава III

ОСОБЕННОСТИ ФЕНОЛОГИИ ИНТРОДУЦИРОВАННЫХ РАСТЕНИЙ

Перенос растений в новые для них районы почти всегда влечет за собой изменение ритма внутренних процессов и соответственно изменение фаз сезонного развития надземных и подземных органов. Это изменение будет в большей или меньшей мере адекватно степени не-сходства условий существования в исходном пункте и в месте интродукции (Кудряшов, 1930). В одних случаях при повышении энтропии может произойти коренная ломка и перестройка веками сложившегося ритма развития, находившегося в равновесии с ритмом местных климатических условий (Шиголев, 1957); в других случаях изменение ритма развития не выходит за рамки адаптационной изменчивости вида в естественных местообитаниях.

Степень стабильности сроков прохождения фенофаз

Растения с консервативной ритмикой сезонного развития при интродукции их в новые условия, как правило, обречены на гибель. Различная степень лабильности приводит к разделению интродуцентов на виды, способные лишь более или менее продолжительное время вегетировать, не переходя в генеративную фазу, и виды, цветущие с разной степенью периодичности. В большинстве случаев мы имеем здесь смещение фенодат, отражающее процесс приспособления растений к особенностям местного климата. Смещение фенодат может происходить: а) за счет общего ускорения или замедления ритма развития, б) за счет сокращения или растяжения одной или нескольких отдельных фаз развития, в) за счет выпадения отдельных фаз развития.

Шюбелер (Schübel, 1879) первый выдвинул тезис о том, что культурные растения, в частности хлебные злаки, сокращают свой вегетационный период при переселении их на север и в горы.

Позднее Н.А.Аврорин (1956) были выделены несколько иные закономерности колебания фенодат интродуцированных растений, а именно:

1) растения сохраняют свойственные им на родине календарные сроки развития при переселении их в наиболее сходные с родиной районы;

2) растения запаздывают против указанных сроков при переселении на север и в горы и опережают их при переносе в более южные и ниже расположенные точки, отклонения фенологических сроков бывают тем большими, чем больше разница между прежними и новыми условиями жизни растений" (стр.191).

Смещение фенодат в процессе акклиматизации растений Н.А.Аврорин (1956) использовал для общей характеристики этого процесса и суждения о степени "перестройки" растения под влиянием новых для него условий. На основании анализа многолетних фенологических спектров интродуцированных растений им было выделено три основных типа цветения.

1. Устойчивое цветение, сроки начала и окончания которого колеблются только в зависимости от погодных условий около определенной средней даты, выражаемой на графике вертикальной осью симметрии. Разновидностью этого типа цветения может быть волнообразно устойчивое цветение, на феноспектрах которого возможно провести несколько осей симметрии. Этот тип цветения наблюдается у местных растений и наиболее устойчивых с первых лет интродуцентов или интродуцентов, приспособившихся к новым условиям в течение более продолжительного времени.

2. Последовательно запаздывающее или последовательно опережающее цветение. На графике феноспектров этого цветения ось симметрии проходит наклонно. Такой тип цветения наблюдается у растений, вынужденных перестраивать свой ритм развития соответственно новым условиям, особенно в первые годы их жизни, в пункте интродукции, и далее сменяется предыдущим типом.

3. Мечущееся цветение, характерное для растений, привезенных из районов или местообитаний, сильно отличающихся по природным условиям от конечного пункта интродукции. Обычно оно наблюдается в течение первых 2-5 лет, после чего растение переходит к цветению по второму типу. Оба последние типа не надо смешивать с колебаниями сроков фенофаз, связанными с изменением метеорологических условий по годам.

Этот метод позволяет наглядно представить себе процесс перестройки жизненных процессов в ходе акклиматизации. Однако отнесение феноспектров к тому или иному типу цветения в ряде случаев не застраховано от субъективности, особенно в тех случаях, когда феноспектр построен на основании сравнительно кратковременных наблюдений. Поясним это на примере. Сравнивая феноспектры цветения *Aquilegia glandulosa* Fisch. и *A.akitensis* Huth (рис.12 и 13), автор относит первый вид к типу устойчивого, а второй - к типу последовательно запаздывающего цветения. Между тем, если из многолетнего феноспектра *A.glandulosa* вычленим ту часть его, которая соответствует 1940-1951 гг., т.е. периоду, когда испытывалась и *A.akitensis*, то конфигурация этой части феноспектра *A.glandulosa* почти полностью повторит конфигурацию спектра *A.akitensis*. Очевидно, что здесь мы имеем дело не столько с перестройкой ритмики цветения, хотя она, безусловно, происходит, сколько с отражением хо-

да метеорологических условий этих лет, влиявших на начало цветения, так как последовательное запаздывание фенодат в этот период наблюдается у обоих видов.

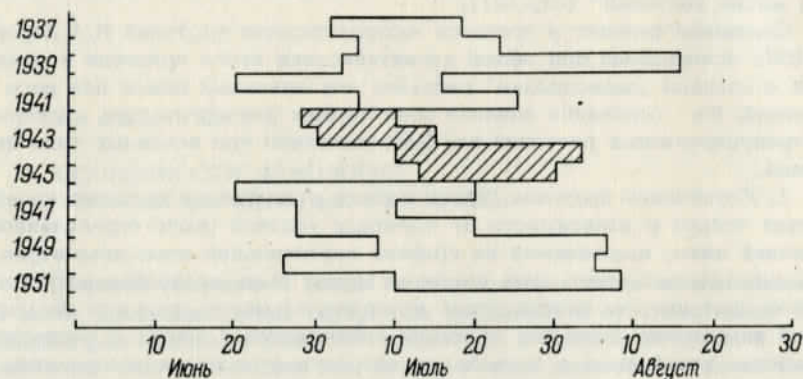


Рис.12. Сроки цветения аквилегии железковой *Aquilegia glandulosa* Fisch. (по Аврорину, 1956).

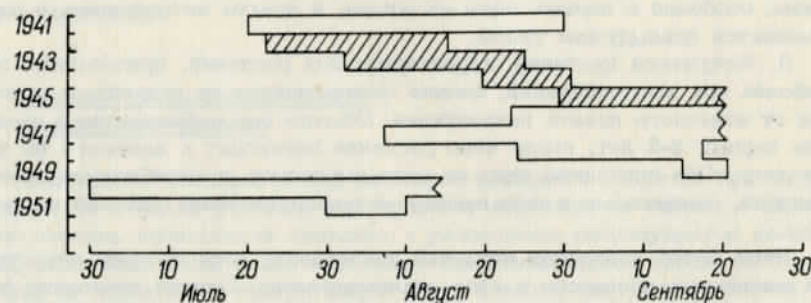


Рис.13. Сроки цветения аквилегии акитской *Aquilegia akitchensis* Huth (по Аврорину, 1956).

Следует отметить, что первые 1-2 года после пересадки растений из природы в питомник наблюдается резкое смещение фенодат в сторону упреждения средних сроков или, наоборот, запаздывания. Это часто объясняется наличием у привезенных растений достаточно дифференцированных цветочных почек, заложившихся в исходном пункте. В после-

дующие годы в новых условиях эти почки могут закладываться в более поздние сроки, что несомненно сказывается на сроках развития генеративных побегов в год цветения (Артюшенко, 1960). Для многих растений сам процесс пересадки с одного места на другое, часто связанный с подсушиванием или загниванием корней и потерей части листового аппарата, является значительной травмой, после которой растению требуется нередко весьма продолжительное время, чтобы снова восстановить ритмичность своей фенологии. Все это хорошо видно на феноспектрах цветения.

Чтобы более полно охарактеризовать тип цветения у различных по степени приживаемости растений, необходимо, помимо многолетнего феноспектра, иметь показатель, объективно оценивающий стабильность наступления фенодат, в частности начала цветения. Таким показателем, по-видимому, будет являться среднее квадратическое отклонение (σ) от средних сроков начала цветения. Нами оно вычислялось по формуле

$$\sigma = \frac{\sqrt{d}}{n-1} ; d = \Sigma x^2 - \frac{(\Sigma x)^2}{n},$$

где Σx — сумма дат начала цветения, n — число лет наблюдений (Меркурьев, 1963).

Нами была вычислена величина σ для растений трех групп, различающихся по степени сформированности зимующей почки осенью года, предшествующего цветению (I группа — растения, в почках которых побег будущего года полностью сформирован, II группа — растения, в почках которых только начинается дифференциация генеративной части побега, и III группа — растения, в почках которых дифференцируется только часть листового аппарата).

В каждой группе была сделана выборка из 10 видов по таблице случайных чисел (Снедекор, 1961). Результаты приведены в табл.9.

Если мы сравним средние значения σ для представителей всех групп, то получим, что среднее квадратическое отклонение у растений I группы равно 9.1, у растений II группы 11.3, у растений III группы 14.8. Эти данные показывают, что наиболее стабильны сроки наступления цветения у растений, зимующие почки которых осенью года, предшествующего цветению, достигают наивысшей степени дифференциации. Растения, в зимующих почках которых накануне года цветения еще не начиналось формирование генеративного побега, оказались наименее стабильны по срокам перехода к цветению. Сходная выборка была проведена для местных растений Хибин, фенологические и морфологические данные о которых были взяты из работ П.М.Медведева (1964) и Т.Г.Тамберг (1958). Среднее квадратическое отклонение оказалось здесь равным для растений I группы 11.8, для растений II группы 11.6, для растений III группы 11.8. Как видно из этих данных, все или во всяком случае большинство местных растений одинаково стабильны в отношении сроков цветения. Иными словами, стабильность дат начала цветения большинства местных растений не зависит от степени сформированности зимующей почки накануне года, предшествующего цветению.

Если сравнивать между собой стабильность наступления цветения у представителей различных жизненных форм интродуцированных растений,

Таблица 9

Колебания начала цветения у интродуцированных растений с разной степенью сформированности цветочных почек

Вид	Дата начала цветения			σ
	самого раннего	самого позднего	средняя	
I группа				
Allium victorialis L. . . .	24 VI	11 VII	2 VII	6.2
Aquilegia glandulosa Fisch.	5 VI	2 VII	22 VI	8.3
Bergenia crassifolia Fritsch	30 V	22 VI	15 VI	7.8
Gymnadenia conopsea R.Br.	30 VI	2 VIII	19 VII	8.3
Lilium dahuricum Ker-Gawl.	1 VII	6 VIII	18 VII	8.6
Paeonia anomala L. . . .	27 V	16 VII	26 VI	17.1
Lilium szovitsianum Fisch. et Ave Lallem.	6 VII	27 VII	18 VII	5.7
Polygonum carneum C.Koch	30 VI	24 VII	12 VII	8.2
Scilla rosenii C.Koch	24 VI	11 VII	2 VII	6.2
Trollius asiaticus L. . . .	30 V	26 VI	17 VI	10.2
II группа				
Aconitum excelsum Rchb.	2 VII	29 VII	17 VII	9.7
Allium platyspathum Schrank	30 VI	1 VII	14 VII	9.5
A.strictum Schrad. . . .	2 VII	2 IX	1 VIII	16.3
Centaurea montana L. . . .	1 VII	25 VII	15 VII	6.9
Erigeron multiradiatus Benth.	1 VII	29 VII	15 VII	9.6
Geranium pratense L. . . .	8 VII	19 VIII	22 VII	14.8
Lilium sutchuenensis Franch.	18 VIII	17 IX	25 VIII	12.7
L.tenuifolium Fisch. . . .	9 VII	18 VIII	23 VIII	13.8
Polemonium coeruleum L.	11 VI	25 VII	27 VI	11.2
Pyrethrum roseum M.B. . . .	30 VI	26 VII	11 VII	8.9

Таблица 9 (продолжение)

Вид	Дата начала цветения			σ
	самого раннего	самого позднего	средняя	
III группа				
Achillea millefolium L.	18 VII	5 IX	4 VIII	16.3
Aconitum nasutum Fisch.	18 VIII	18 IX	30 VIII	10.4
Campanula latifolia L.	7 VII	14 VIII	29 VII	13.6
C.persicifolia L.	17 VII	20 IX	15 VIII	18.7
C.trachelium L.	1 VIII	15 IX	23 VIII	15.7
C.tridentata Schreb. . . .	17 VI	11 VII	1 VII	7.9
Erigeron speciosus DC.	14 VII	26 VIII	4 VIII	14.0
Lilium bulbiferum L. . . .	1 VII	29 VIII	28 VII	24.9
Potentilla montenegrina Pant.	26 VI	29 VII	18 VII	12.4
Veronica sibirica L. . . .	13 VII	30 VIII	3 VIII	15.1

то окажется, что наиболее стабильны в этом отношении эпикотильные гемикриптофиты (у растений I группы $\sigma = 7.3$), наименее стабильны - луковичные геофиты (у растений III группы $\sigma = 15.7$).

В условиях Полярно-альпийского ботанического сада многие интродуцированные многолетние растения, по-видимому, более лабильны в отношении сроков начала цветения, чем у себя на родине. В табл.10 проведено сравнение средних квадратических отклонений дат начала цветения для некоторых видов в культуре в г.Кировске и в дикой природе в различных географических районах. Для окрестностей Свердловска эти показатели опубликованы В.А.Батмановым (1949), для остальных пунктов вычислены нами на основании данных, приведенных Н.Ф.Реймерс (1960) для Забайкалья, П.Н.Дьяконовым (1967) для Камчатки и в фенологической сводке „Сезонная жизнь природы Русской равнины“ (1969), - для остальных пунктов европейской части СССР. Для всех приведенных выше видов средние квадратические отклонения (σ) сроков начала цветения в культуре в Кировске значительно больше аналогичных показателей для тех же видов в дикой природе, что указывает на значительно меньшую стабильность средних дат начала цветения интродуцированных растений в условиях Субарктики. По-видимому, это справедливо и для встречающихся дико в Хибинах северных растений с широким ареалом (табл.11). Данные по фенологии местных хибинских растений взяты нами из работы П.М.Медведева (1964).

Описанное выше явление следует рассматривать как одну из сторон приспособительного процесса у растений, помещенных в условия короткого вегетационного периода и вынужденных „подгонять“ ритм своего развития под своеобразный ход метеорологических процессов в Субарктике.

Таблица 10

Степень стабильности сроков начала цветения
интродуцированных растений в Кировске и растений
тех же видов в природных местообитаниях в различных пунктах

Вид	Число лет наблю- дений	Средняя дата на- чала цветения	Среднее квадрати- ческое отклоне- ние	Пункт наблюдений
<i>Anemone nemorosa</i> L.	12	1 У I	15.1	Кировск Мур- манской обл.
	39	26 У I	6.4	Нерехта Кост- ромской обл.
<i>Convallaria majalis</i> L.	19	30 У I	11.2	Кировск Мурман- ской обл.
	42	20 У	6.8	Нерехта Костром- ской обл.
	15	23 У	4.5	Коломенское Московской обл.
	17	1 У I	8.8	Николо-Корма Ярославской обл.
	28	20 У	7.3	Атмис Пензен- ской обл.
	16	15 У	4.0	Селичевка Киев- ской обл.
<i>Delphinium elatum</i> L.	19	27 У II	14.8	Кировск Мурман- ской обл.
	6	12 У II	7.6	Свердловск
<i>Fragaria vesca</i> L.	11	27 У I	11.8	Кировск Мур- манской обл.
	22	22 У	9.4	Киров
	40	20 У	8.4	Свердловск
<i>Fritillaria kamschat- censis</i> Fisch.	10	23 У I	6.7	Кировск Мурман- ской обл.
	8	22 У I	4.9	Ключи Камчат- ской обл.
<i>Geranium pratense</i> L.	11	22 У II	14.8	Кировск Мурман- ской обл.
	42	4 У I	8.4	Нерехта Костром- ской обл.
<i>Gagea lutea</i> Ker- Gawl.	7	10 У I	11.0	Кировск Мурман- ской обл.
	16	26 У I	5.6	Кузнецк Пензен- ской обл.
<i>Lathyrus vernus</i> Bernh.	19	18 У I	11.3	Кировск Мурман- ской обл.
	15	15 У	9.8	Кузнецк Пензен- ской обл.

Таблица 10 (продолжение)

Вид	Число лет наблю- дений	Средняя дата начала цветения	Среднее квадрати- ческое отклоне- ние	Пункт наблюдений
<i>Lathyrus vernus</i> Bernh.	17	20 У	6.8	Свердловск
<i>Leucanthemum vulgare</i> Lam.	19	19 У II	12.0	Кировск Мурман- ской обл.
	26	26 У I	6.7	Свердловск
	43	7 У I	7.2	Нерехта Кос- тромской обл.
	8	18 У I	8.8	Кукобой Ярослав- ской обл.
<i>Lilium martagon</i> L.	19	13 У II	15.0	Кировск Мурман- ской обл.
	19	28 У I	5.8	Свердловск
<i>Polemonium coeruleum</i> L.	19	27 У I	11.2	Кировск Мурман- ской обл.
	10	17 У I	4.4	Свердловск
<i>Pulmonaria mollissi- ma</i> Kern.	19	1 У I	9.6	Кировск Мурман- ской обл.
	28	6 У	8.0	Свердловск
<i>Sanguisorba officina- lis</i> L.	19	8 У III	11.9	Кировск Мурман- ской обл.
	12	28 У I	6.6	Свердловск
<i>Scilla sibirica</i> Andr.	18	11 У I	9.6	Кировск Мурман- ской обл.
	14	18 У I	4.1	Ачикулак Став- ропольского края
	10	2 У I	5.4	Веселый Подол Полтавской обл.
	15	26 У I	8.5	Красно-Тростя- нец Сумской обл.
<i>Tanacetum vulgare</i> L.	19	27 У II	10.2	Кировск Мурман- ской обл.
	43	9 У II	6.7	Нерехта Костром- ской обл.
	17	17 У II	4.4	Коломенское Мос- ковской обл.
	13	19 У I	4.2	Гусевка Саратов- ской обл.
<i>Trollius asiaticus</i> L.	19	26 У I	10.2	Кировск Мурман- ской обл.

Таблица 10 (продолжение)

Вид	Число лет наблюдений	Средняя дата начала цветения	Среднее квадратическое отклонение	Пункт наблюдений
<i>Trollius asiaticus</i> L.	7	30 У	5.3	Забайкалье
<i>Veronica longifolia</i> L.	19	14 У II	8.1	Кировск Мурманской обл.
	10	26 У I	5.2	Свердловск

Таблица 11

Степень стабильности сроков начала цветения дикорастущих растений

Вид	Число лет наблюдений	Средняя дата начала цветения	Среднее квадратическое отклонение	Пункт наблюдений
<i>Achillea millefolium</i> L.	10	3 У II	15.7	Кировск Мурманской обл.
	14	13 У I	7.1	Свердловск
	41	3 У I	6.7	Нерехта Костромской обл.
	11	10 У I	5.6	Коломенское Московской обл.
	24	22 У I	9.1	Атмис Пензенской обл.
	16	20 У I	9.3	Гусевка Саратовской обл.
<i>Antennaria dioica</i> Gaertn.	14	24 У I	12.2	Кировск Мурманской обл.
<i>Chamaenerion angustifolium</i> Scop.	15	28 У	5.9	Свердловск
	22	18 У II	11.3	Кировск Мурманской обл.
	14	7 У II	4.0	Гнездикино Костромской обл.
	11	20 У I	3.9	Коломенское Московской обл.
	14	3 У II	8.1	Рыбное Рязанской обл.
	11	28 У I	5.9	Кунгур Пермской обл.

Таблица 11 (продолжение)

Вид	Число лет наблюдений	Средняя дата начала цветения	Среднее квадратическое отклонение	Пункт наблюдений
<i>Cirsium heterophyllum</i> Hill.	17	27 У II	13.5	Кировск Мурманской обл.
<i>Geranium silvaticum</i> L.	11	1 У II	7.9	Свердловск
	18	26 У I	9.2	Кировск Мурманской обл.
<i>Geum rivale</i> L.	17	7 У I	6.7	Свердловск
	6	20 У II	12.0	Кировск Мурманской обл.
<i>Linnaea borealis</i> L.	13	2 У I	6.6	Свердловск
	13	9 У II	10.1	Кировск Мурманской обл.
<i>Rubus saxatilis</i> L.	9	18 У I	3.8	Свердловск
	11	22 У I	9.9	Кировск Мурманской обл.
	14	7 У I	6.2	Свердловск
	41	26 У	7.1	Нерехта Костромской обл.
<i>Trollius europaeus</i> L.	23	16 I	9.2	Кировск Мурманской обл.
	19	26 У	6.9	Свердловск
	44	16 У	6.5	Нерехта Костромской обл.
	21	21 У	6.8	Коломенское Московской обл.
	15	17 У	7.2	Кузнецк Пензенской обл.
<i>Vaccinium myrtillus</i> L.	21	16 У I	9.2	Кировск Мурманской обл.
	24	24 У	7.2	Свердловск
	35	12 У	7.2	Нерехта Костромской обл.
<i>V. vitis-idaea</i> L.	18	29 У I	9.2	Кировск Мурманской обл.
	29	3 У I	7.9	Свердловск
	38	27 У	7.4	Нерехта Костромской обл.
	21	4 У I	8.8	Киров

Зависимость сроков фенофаз от метеорологических условий вегетационного периода

Сопряженность хода метеорологических процессов и прохождения фенофаз растений давно является предметом внимательного изучения ботаников разного профиля. Агробиологов привлекает здесь возможность прогнозирования перезимовки озимых, сроков наступления кардинальных фаз развития различных однолетних сельскохозяйственных растений, расчета потенциального урожая. Биологи связывают ритм погодных условий года с ритмом развития фитоценоза, его аспектами, биологической продуктивностью, направлением возможных сукцессий. Интродукторы растений видят в сравнении хода метеорологических процессов в пункте интродукции и ритма развития переселенных растений возможность определения основных путей адаптации этих растений к новым для них условиям.

Попытки найти корреляцию между действием отдельных факторов среды и фенофазами растений прежде всего упираются в необходимость количественного выражения напряженности этих факторов. Впервые мысль о возможности суммирования температур для выяснения влияния их на биологию растений была высказана в первой половине XVIII в. Реомюром (Поггенполь, 1896). В 50-х годах XIX в. А. Декандолль, а затем Ф. Габерланд (1880) сделали первый шаг по использованию сумм положительных температур для характеристики теплового режима вегетационного периода. Ф. Габерланд, характеризуя требовательность сельскохозяйственных культур к теплу, применил суммирование положительных температур на период, предшествующий цветению. В дальнейшем агрометеорологи стали широко пользоваться методом подсчета сумм «активных температур», т.е. температур выше биологического минимума, установленного для данной фазы развития или для всего периода вегетации растения (Хромов, Мамонтова, 1955). Суммы активных температур использовались ими для прогнозирования сроков наступления отдельных фаз развития растений и, в частности, начала цветения и плодоношения (Селянинов, 1928; Молозев, 1929; Давитая, 1948, и др.). Параллельно с этим методом рядом авторов (Шигалев, 1957, и др.) был разработан метод суммирования эффективных температур, которые представляли собой активные температуры вегетационного периода, уменьшенные на величину биологического минимума.

Применение этих методов вызвало весьма обоснованную критику, которая прежде всего опиралась на нестабильность сумм температур для одних и тех же растений в одном и том же географическом районе в разные вегетационные периоды. «Невозможно признать их (суммы температур, — Б.Г.) постоянными, если они колеблются между 175 и 278° (одуванчик *Taraxacum officinale* Wigg.), 277 и 428° (карагана древовидная *Caragana arborescens* Lam.) и т.д. В Полярном саду также не подтверждается зависимость феносроков от суммы температур: например, хохлатка крупноприцветниковая *Corydalis bracteata* Pers. зацветала при сумме температур, равной то 74, то 288°» (Аврорин, 1956, 241–242). Аналогичные критические замеча-

ния высказывали В.П. Дадыкин (1953), В.В. Крючков (1960) и др. Справедливо замечалось, что растение реагирует не столько на изменение температурного режима, сколько на комплекс различных условий, имеющих сезонную динамику (Остроумов, 1957). Одна и та же температура при разных значениях других факторов может стимулировать рост и развитие растений или тормозить их. Кроме того, на протяжении вегетационного периода требования растений к температуре различны, поэтому растения нуждаются не столько в определенной сумме температур, сколько в специфическом для каждого вида растений распределении тепла в течение всего вегетационного периода (Виткевич, 1966). Эти слабые стороны метода понимали и сторонники суммирования температур. Так, Ф.Ф. Давитая (1948, 76) писал: «Процессы роста и развития определяются не климатом вообще, а определенным соотношением его компонентов, биологическая значимость которых различна для разных экотипов и меняется при различных стадиях их развития» (разрядка наша, — Б.Г.).

Еще раньше Р. Регель (1809), говоря о значении метеорологических условий для прохождения фенофаз, указывал, что и «отношение растений к окружающим факторам выражается не в абсолютном количестве потребного тепла, а в известной комбинации времени и тепла. Так при наилучших условиях развития для прохождения данной расой данной фазы развития необходимо определенное число дней, отклонения же от оптимума в ту или другую сторону удлиняют период» (стр. 26).

Ф.М. Куперман (1963), характеризуя основные этапы органогенеза, отмечала, что задержка или, наоборот, ускорение формирования органов на разных этапах органогенеза зависит от различной напряженности факторов внешней среды. Естественно предположить, что растения любого вида проходят в онтогенезе ряд непродолжительных периодов, во время которых растения наиболее чувствительны к комплексу факторов внешней среды или одному из факторов, который является ведущим. В такие периоды, которые П.И. Броунов предложил называть критическими (Давитая, 1948), определяются сроки прохождения растениями тех или иных фенофаз. Уточнения календарных сроков этих периодов, выявление ведущего фактора и степени его напряженности, оптимальной для дальнейшего развития растений, дадут материал для прогнозирования феноритмики данного вида в конкретные годы.

Именно по такому пути пошли Ванг (Wang, 1966) и Х.А. Мауриня и И.Я. Лиена (1970), работавшие с кукурузой. Первый автор определил критические периоды этой культуры, влияющие на урожай зерна, вторые — минимальную напряженность действующих факторов («физиологический нуль») на разных этапах органогенеза.

Аналогичные анализы для травянистых многолетников затруднены тем, что развитие побега у них проходит в почке и вне ее в течение двух и более лет, поэтому приходится анализировать метеорологические условия соответственно двух и более вегетационных периодов. Для проведения подобного анализа мы взяли многолетние данные по началу цветения 61 вида интродуцированных растений. Фаза начала цветения была выбрана в качестве индикатора потому, что при определении даты ее наступления наблюдатель допускает наименьшую ошибку, а это в свою

очередь влияет на точность статистической обработки (Ворошилов, 1945; Звиргзд, 1970). Были проанализированы фенологические и метеоданные за 1950–1968 гг. Наблюдения над некоторыми видами охватывали несколько меньший период (9–18 лет). Данные по температуре воздуха были взяты по метеостанции Апатитовая гора (1950–1962 гг.) и по метеопосту Ботанического сада в Кировске (1963–1968 гг.), данные по осадкам – по ближайшей метеостанции Юкспор.

Большинство авторов (Селянинов, 1937; Григорьев и Будыко, 1956; Шашко, 1967, и др.) принимают за биологический минимум температуру $+10^{\circ}\text{C}$. В наших условиях, когда переход устойчивых среднесуточных температур воздуха через $+10^{\circ}$ происходит 21 июня, т.е. в период, когда многие раннелетние растения уже зацвели, суммирование активных температур от такой точки отсчета, естественно, не будет отражать истинного теплового баланса весной и в начале лета. В своей работе мы придерживались точки зрения А.В.Шиголева (1957), убедительно аргументировавшего использование в качестве биологического минимума температуры $+5^{\circ}$. Переход устойчивых среднесуточных температур через $+5^{\circ}$ в Хибинах, по многолетним наблюдениям метеостанции Апатитовая гора, отмечен 4 июня; эта дата очень близка к многолетней средней дате схода снега на питомниках Ботанического сада (26 мая), т.е. к тому периоду, когда коллекционные растения начинают испытывать непосредственное влияние положительных температур воздуха. Суммы активных температур, равных и превышающих $+5^{\circ}$, вычислялись по годам для каждой декады вегетационного периода (май–сентябрь), на основании этих сумм выводилась средняя сумма активных температур для каждой декады и отклонения от этой средней по годам (см. приложение 1).

Отклонения от средней суммы активных температур сравнивались с отклонениями от средних сроков начала цветения.

Вычисление частных коэффициентов корреляции и оценка их достоверности с помощью критерия t Стьюдента показали наличие или отсутствие корреляции между температурным режимом отдельных временных отрезков (декад) вегетационного периода и колебаниями в сроках зацветания растений. При этом принимались во внимание температурные условия как вегетационного периода в год цветения растения, так и вегетационного периода года, предшествующего цветению. Результаты обработки приведены в табл.12.¹

Аналогичным образом обрабатывались данные по количеству осадков, явившиеся основой для табл.13, однако здесь в отличие от данных по температуре не выделялся биологический минимум, т.е. учитывались все осадки, выпавшие в этот период, независимо от их обилия.

В табл. 12–14 выделены коэффициенты корреляции, значения которых достоверны при вероятности 0.95 (Плохинский, 1961). Положительные коэффициенты корреляции табл.12 свидетельствуют о том, что положи-

тельные и отрицательные отклонения от средней суммы активных температур влекут за собой соответственно запаздывание или, наоборот, опережение дат начала цветения растений в конкретном году по сравнению со средней датой начала цветения, т.е. говорят о тормозящем влиянии в этот период повышенных температур на начало цветения. Отрицательная корреляция указывает на стимулирующую роль повышения температуры в данный период для подготовки растений к цветению. Точно такую же интерпретацию можно дать коэффициентам корреляции в табл.13, характеризующей роль осадков в различные календарные сроки.

Анализ приведенных таблиц позволяет сделать следующие выводы.

1. В сезонном развитии интродуцированных многолетних травянистых растений имеются критические периоды, во время которых растения наиболее чувствительны к воздействию одного из ведущих экологических факторов. Это воздействие определяет направление и амплитуду сдвига фенофаз (в нашем случае начала цветения). В дальнейшем мы покажем, что аналогичные критические периоды можно определить для воздействия комплекса ведущих экологических факторов, в частности температуры и количества осадков.

2. Критические периоды отмечены как в год цветения, так и в год, предшествующий цветению. Таких периодов в сезонном развитии многолетних растений может быть несколько.

3. Колебания сумм активных температур в начале вегетационного периода накануне года цветения у большинства акклиматизируемых видов не влияют на сдвиг начала цветения в последующий год.

В большинстве случаев повышение температуры в год, предшествующий цветению, оказывает тормозящее влияние на развитие генеративного побега. Особенно отчетливо эта корреляция выражена в первой и второй декадах сентября, т.е. в период, когда обычно осенние заморозки останавливают вегетацию, а на равнинные участки ложится первый снег. По-видимому, повышение температуры в это время провоцирует рост у большинства растений и тем самым ухудшает их подготовленность к перезимовке (Васильев, 1939, 1946; Туманов, 1955, и др.), а это в свою очередь не может не сказаться отрицательно на последующем цветении.

4. В год цветения повышение температуры воздуха в любые периоды лета ускоряет наступление даты начала цветения.

Следует отметить, что у *Leucanthemum vulgare* Lam. повышение температуры в июле действует двояко по отношению к побегам разной генерации, стимулирует рост и развитие генеративных побегов текущего года и одновременно тормозит внутривидовое развитие генеративных побегов будущего года.

5. Критическим периодом по количеству осадков в год, предшествующий цветению, у многих растений являются вторая и третья декады июля. Увеличение количества осадков против нормы в этот период, как правило, ускоряет начало цветения на следующий год. Это связано в первую очередь с июньско-июльской засухой, после которой обилие осадков помогает растениям ликвидировать нарушения в общем ходе роста и развития, вызванные недостатком влаги. Колебания количества осенних осадков (в начале и середине сентября) влияют на начало цветения в большинстве своем аналогично колебаниям температуры в этот период.

¹ В обработке обширного фактического материала на машине „Минск-22“ большую помощь автору оказали математики Кольского филиала АН СССР М.Ю.Медведев и А.Э.Шейман, за что автор приносит им искреннюю благодарность.

Зависимость колебаний сроков начала цветения от

В и д	Число лет наблюдений	Корреляция с суммой активных температур в год, предшествующий цветению							
		июль (декады)			август (декады)			сентябрь (декады)	
		I	II	III	I	II	III	I	II
<i>Achillea millefolium</i>	11	+0.49	+0.36	+0.27	+0.29	-0.34	+0.20	-0.32	+0.18
<i>Aconitum excelsum</i>	14	-0.36	+0.46	+0.40	+0.30	+0.21	-0.06	-0.25	+0.55
<i>Allium atrosanguineum</i>	16	-0.39	+0.15	+0.23	+0.16	+0.18	+0.22	+0.21	+0.60
<i>A. farreri</i>	8	-0.17	+0.02	+0.17	+0.46	-0.51	-0.43	+0.62	-0.28
<i>A. platyspathum</i>	18	-0.27	-0.08	+0.10	+0.17	+0.24	+0.40	+0.06	+0.63
<i>A. strictum</i>	18	-0.21	+0.24	+0.13	+0.21	+0.05	+0.19	-0.01	+0.41
<i>A. victorialis</i>	18	-0.33	-0.05	-0.19	+0.20	+0.07	+0.15	-0.08	+0.33
<i>Anemone crinita</i>	19	-0.37	+0.26	+0.25	+0.09	+0.24	+0.21	-0.03	+0.51
<i>Aquilegia glandulosa</i>	19	-0.32	+0.35	+0.24	+0.17	+0.29	+0.23	-0.10	+0.46
<i>Arnica longifolia</i>	18	-0.27	+0.10	+0.13	+0.14	+0.22	+0.27	-0.02	+0.58
<i>Asachalinensis</i>	19	-0.02	+0.24	+0.39	+0.40	+0.18	+0.32	+0.33	+0.29
<i>Aruncus asiaticus</i>	19	-0.42	-0.18	-0.19	-0.11	+0.23	+0.14	-0.23	+0.36
<i>Bergenia crassifolia</i>	19	-0.43	-0.22	+0.23	+0.17	+0.12	+0.30	+0.14	+0.40
<i>Brunella vulgaris</i>	7	+0.84	+0.18	+0.37	+0.67	+0.66	+0.57	-0.14	+0.35
<i>Callianthemum angustifolium</i>	19	-0.29	+0.03	+0.29	+0.18	+0.05	+0.25	+0.15	+0.49
<i>Campanula latifolia</i>	16	-0.22	+0.23	+0.24	-0.07	-0.14	-0.06	-0.09	+0.47
<i>C. persicifolia</i>	18	-0.20	+0.38	+0.28	+0.10	+0.09	+0.10	-0.15	+0.46
<i>C. trachelium</i>	14	-0.39	+0.14	+0.16	-0.17	-0.18	-0.25	+0.15	+0.31
<i>C. tridentata</i>	19	-0.36	+0.18	+0.17	+0.23	+0.18	+0.08	+0.01	+0.47
<i>Centaurea montana</i>	15	+0.20	+0.18	-0.08	+0.25	-0.19	+0.02	+0.34	+0.41
<i>Convallaria majalis</i>	18	-0.32	-0.07	-0.23	-0.18	+0.37	+0.20	-0.32	+0.65
<i>Dodecatheon meadia</i>	19	-0.32	-0.09	-0.16	+0.20	+0.12	+0.20	+0.01	+0.61
<i>Doronicum cataractarum</i>	18	+0.21	+0.22	-0.03	+0.23	+0.19	+0.18	-0.23	+0.43
<i>Erigeron multiradiatus</i>	19	-0.27	+0.29	+0.21	+0.20	+0.30	+0.26	+0.48	+0.60
<i>E. speciosus</i>	17	-0.11	+0.38	+0.26	+0.17	-0.01	+0.22	-0.29	+0.41
<i>Erythronium sibiricum</i>	19	-0.03	+0.32	+0.25	+0.25	+0.19	+0.23	+0.20	+0.68
<i>Eritillaria kamtschaticensis</i>	9	-0.08	-0.33	-0.44	-0.20	-0.51	-0.08	+0.10	+0.49
<i>Gagea lutea</i>	6	+0.05	+0.69	+0.88	+0.86	+0.55	+0.33	+0.59	-0.02
<i>Geranium pratense</i>	11	-0.17	+0.34	+0.67	+0.43	+0.39	+0.68	+0.34	+0.60

температурных условий вегетационного периода

Корреляция с суммой активных температур в год цветения

III	май (декады)		июнь (декады)			июль (декады)			август (декады)		
	II	III	I	II	III	I	II	III	I	II	III
+0.41	-0.08	-0.35	-0.27	-0.37	-0.20	-0.46	-0.81	-0.72	-0.58	-0.78	-0.21
+0.33	-0.33	-0.69	-0.42	-0.55	-0.43	-0.35	-0.44				
+0.21	-0.48	-0.74	-0.35	-0.03	-0.49	-0.12	-0.46	-0.44			
-0.01	-0.10	-0.61	-0.14	-0.36	-0.13	-0.61	-0.78	-0.52			
+0.22	-0.27	-0.40	-0.50	-0.52	-0.34	-0.19	-0.48				
+0.55	-0.14	-0.32	-0.53	-0.51	-0.15	-0.18	-0.74	-0.64			
+0.20	-0.25	-0.41	-0.55	-0.49	-0.46	-0.05					
+0.22	-0.35	-0.41	-0.22	+0.11							
+0.24	-0.48	-0.51	-0.53	-0.29	-0.37						
+0.23	-0.28	-0.50	-0.43	-0.45	-0.35	-0.28	-0.63	-0.50			
+0.16	-0.15	-0.13	-0.31	-0.55	+0.13	-0.13	-0.49	-0.41	-0.25	+0.08	
-0.01	+0.01	-0.17	-0.44	-0.41	-0.16						
+0.19	-0.51	-0.65	-0.46	-0.06							
+0.53	-0.25	-0.29	+0.34	-0.48	+0.17	+0.18	-0.73	-0.88			
+0.28	-0.44	-0.69	-0.32	-0.03							
+0.32	-0.09	-0.53	-0.42	-0.50	-0.33	-0.63	-0.77	-0.47			
+0.48	-0.19	-0.41	-0.46	-0.36	-0.23	-0.28	-0.81	-0.69	-0.35	-0.19	+0.11
-0.13	-0.13	-0.43	-0.62	-0.50	-0.23	-0.57	-0.63	-0.19	-0.14	+0.29	+0.31
+0.16	-0.32	-0.50	-0.47	-0.39	-0.48	-0.08					
+0.04	-0.19	-0.13	-0.32	-0.23	-0.01	-0.07	-0.14				
+0.17	-0.21	-0.49	-0.45	-0.45	-0.52	-0.23					
+0.13	-0.18	-0.44	-0.39	-0.32	-0.47	-0.06					
+0.25	-0.49	-0.59	-0.26	-0.25	-0.40	-0.10					
+0.24	-0.48	-0.63	-0.43	-0.34	-0.31	-0.16					
+0.44	-0.10	-0.42	-0.18	-0.42	-0.20	-0.29	-0.60	-0.48	-0.72	-0.41	-0.07
+0.15	-0.52	-0.79									
-0.10	-0.62	+0.16	-0.32	-0.65	+0.26						
+0.20	-0.96	-0.87	-0.07								
+0.18	-0.39	-0.49	-0.24	-0.29	+0.41						

Таблица 12 (продолжение)

В и д	Число лет наблюдений	Корреляция с суммой активных температур в год, предшествующий цветению							
		июль (декады)			август (декады)			сентябрь (декады)	
		I	II	III	I	II	III	I	II
<i>Geum coccineum</i>	14	-0.08	+0.40	+0.45	-0.07	+0.11	+0.31	-0.03	+0.40
<i>Gymnadenia conopsea</i>	17	-0.11	+0.10	+0.19	+0.02	-0.05	+0.19	-0.01	<u>+0.62</u>
<i>Heracleum pubescens</i>	6	+0.11	+0.55	+0.53	+0.53	<u>-0.80</u>	-0.15	-0.42	+0.26
<i>Lathyrus vernus</i>	12	-0.30	+0.15	+0.45	+0.44	+0.20	+0.30	+0.12	<u>+0.58</u>
<i>Leucanthemum vulgare</i>	15	-0.07	<u>+0.54</u>	<u>+0.63</u>	+0.47	+0.13	+0.36	+0.28	+0.44
<i>Lilium bulbiferum</i>	10	-0.15	-0.48	-0.25	-0.37	-0.42	-0.19	+0.28	+0.37
<i>L. cernuum</i>	9	-0.26	<u>-0.66</u>	<u>-0.84</u>	-0.54	-0.04	-0.12	-0.31	+0.47
<i>L. dahuricum</i>	19	-0.25	+0.44	+0.15	+0.21	+0.23	+0.32	+0.13	<u>+0.59</u>
<i>L. distichum</i>	14	-0.31	-0.37	-0.25	+0.50	+0.18	<u>+0.72</u>	<u>+0.61</u>	+0.37
<i>L. martagon</i>	18	-0.31	+0.16	+0.21	+0.20	+0.08	+0.25	-0.07	<u>+0.50</u>
<i>L. monadelphum</i>	9	-0.12	-0.39	+0.34	+0.53	+0.01	<u>+0.67</u>	+0.33	+0.55
<i>L. pulchellum</i>	16	-0.20	+0.42	+0.11	+0.32	+0.08	<u>+0.51</u>	+0.30	<u>+0.60</u>
<i>L. szovitsianum</i>	18	-0.17	+0.11	+0.09	+0.15	+0.31	+0.30	+0.13	<u>+0.69</u>
<i>L. sutchuenense</i>	5	-0.40	-0.17	+0.14	+0.54	-0.09	+0.39	-0.50	-0.21
<i>L. tenuifolium</i>	15	-0.28	-0.15	-0.01	+0.18	+0.10	+0.33	+0.22	<u>+0.64</u>
<i>Ornithogalum aemula-hausenii</i>	9	+0.08	-0.07	+0.12	+0.16	-0.27	+0.13	+0.09	+0.57
<i>Paeonia anomala</i>	13	-0.34	-0.03	+0.36	-0.16	-0.23	-0.12	-0.15	+0.48
<i>Polemonium coeruleum</i>	18	-0.25	+0.13	+0.37	-0.21	+0.24	+0.17	-0.06	<u>+0.63</u>
<i>Polygonum carneum</i>	13	-0.28	-0.14	-0.38	-0.05	-0.23	+0.25	+0.24	<u>+0.52</u>
<i>Potentilla purpurea</i>	18	+0.11	+0.40	+0.28	+0.29	+0.08	+0.13	+0.06	<u>+0.54</u>
<i>Primula elatior v. tatrica</i>	19	-0.17	+0.25	+0.31	+0.23	+0.28	+0.34	+0.16	<u>+0.58</u>
<i>Pulmonaria mollissima</i>	19	-0.31	<u>+0.64</u>	+0.08	+0.05	-0.34	-0.05	+0.15	+0.09
<i>Pyrethrum roseum</i>	19	-0.21	-0.23	+0.19	+0.09	+0.31	+0.26	+0.14	<u>+0.65</u>
<i>Ranunculus caucasicus</i>	14	-0.18	+0.41	<u>+0.71</u>	+0.15	+0.24	+0.32	+0.30	+0.47
<i>Rheum officinale</i>	15	-0.08	0.0	-0.02	+0.33	-0.13	+0.14	+0.15	+0.14
<i>Rhodiola linearifolia</i>	12	-0.20	+0.37	+0.28	-0.17	-0.30	-0.16	-0.22	-0.01
<i>Saxifraga cotedon</i>	11	+0.11	+0.52	<u>+0.71</u>	+0.43	+0.33	+0.48	<u>+0.60</u>	<u>+0.73</u>
<i>Scilla rosenii</i>	19	-0.10	+0.39	+0.40	+0.26	+0.14	+0.26	+0.20	<u>+0.60</u>
<i>Thalictrum aquilegifolium</i>	9	-0.12	+0.53	<u>+0.71</u>	+0.52	-0.16	+0.12	+0.07	-0.06
<i>Trollius asiaticus</i>	19	-0.32	+0.29	+0.23	+0.12	+0.21	+0.18	+0.03	+0.50
<i>Veronica sibirica</i>	17	-0.45	-0.12	-0.12	-0.17	+0.10	-0.12	-0.09	+0.48
<i>Viola altaica</i>	19	-0.14	+0.39	+0.41	+0.28	+0.15	+0.27	+0.31	<u>+0.57</u>

Примечание: В таблицах 12-14 выделены все значимые коэффициенты равны или превышают 0.60.

Корреляция с суммой активных температур в год цветения											
май (декады)			июнь (декады)			июль (декады)			август (декады)		
III	II	I	I	II	III	I	II	III	I	II	III
+0.30	-0.44	<u>-0.62</u>	-0.32	-0.20	-0.46	-0.11	-0.28	-0.16			
+0.16	+0.14	-0.15	-0.38	<u>-0.64</u>	-0.33	-0.27	-0.52				
+0.34	-0.11	-0.51	-0.33	-0.65	-0.37	<u>-0.84</u>	-0.70				
+0.27	-0.46	-0.45	-0.46	-0.06							
+0.20	<u>-0.66</u>	<u>-0.71</u>	-0.31	-0.18	-0.10	-0.13	<u>-0.51</u>				
-0.23	-0.38	-0.57	+0.20	-0.31	-0.47	-0.19	-0.33	-0.52			
+0.09	+0.25	-0.08	-0.36	<u>-0.74</u>	-0.51	-0.49	-0.45	-0.33	+0.01	+0.04	+0.19
+0.23	-0.24	-0.37	-0.44	<u>-0.54</u>	-0.31	-0.14	<u>-0.61</u>				
-0.10	<u>-0.65</u>	-0.35	<u>-0.57</u>	<u>-0.56</u>	+0.08	+0.15	<u>-0.54</u>	<u>-0.60</u>	+0.04	-0.28	-0.13
+0.17	-0.22	<u>-0.51</u>	-0.42	<u>-0.48</u>	-0.34	-0.27	<u>-0.54</u>	-0.34			
+0.26	-0.15	-0.55	-0.02	-0.30	+0.14	-0.25	<u>-0.77</u>				
+0.19	-0.32	<u>-0.53</u>	-0.34	-0.46	-0.12	-0.28	<u>-0.78</u>	<u>-0.72</u>	-0.05	-0.18	-0.09
+0.32	-0.33	<u>-0.49</u>	-0.33	-0.32	-0.28	-0.23	<u>-0.52</u>	<u>-0.53</u>			
-0.16	-0.15	-0.74	+0.13	-0.61	-0.28	<u>-0.95</u>	<u>-0.84</u>	<u>-0.99</u>			
+0.22	-0.37	<u>-0.57</u>	-0.48	<u>-0.66</u>	-0.23	-0.35	<u>-0.66</u>	<u>-0.57</u>			
+0.13	-0.19	-0.46	+0.10	-0.45	+0.14	<u>-0.74</u>					
+0.20	+0.45	<u>-0.77</u>	-0.34	-0.34	-0.51	<u>-0.79</u>					
+0.14	-0.18	-0.45	-0.40	-0.04	-0.41						
+0.15	-0.11	<u>-0.67</u>	-0.16	-0.17	-0.16	<u>-0.70</u>					
+0.36	-0.42	<u>-0.58</u>	-0.22	-0.27	-0.35	-0.42	<u>-0.57</u>				
+0.19	<u>-0.58</u>	<u>-0.82</u>	-0.10								
-0.28	-0.40	<u>-0.69</u>	-0.33								
+0.07	-0.41	<u>-0.60</u>	-0.29	-0.20	-0.38	-0.17	<u>-0.56</u>				
-0.47	-0.42	-0.49	-0.29	-0.19	-0.35	-0.39	-0.34				
-0.17	<u>-0.35</u>	<u>-0.21</u>	-0.45	<u>-0.55</u>	-0.06	-0.18					
-0.12	-0.36	<u>-0.67</u>	-0.31	+0.11							
+0.34	<u>-0.60</u>	<u>-0.56</u>	-0.21	-0.01	+0.49	-0.20	-0.46				
+0.21	<u>-0.61</u>	<u>-0.76</u>									
+0.49	-0.50	<u>-0.75</u>	-0.18	+0.06	+0.12						
+0.25	<u>-0.54</u>	<u>-0.68</u>	-0.40	-0.08							
-0.69	-0.07	-0.35	<u>-0.59</u>	-0.44	-0.39	-0.33	<u>-0.69</u>	-0.38	+0.06	-0.18	-0.03
+0.16	<u>-0.65</u>	<u>-0.71</u>	-0.15								

корреляции. При анализе учитывались лишь те из них, которые по величине

Зависимость колебаний сроков начала цветения

В и д	Число лет наблюдений	Корреляция с количеством осадков в год, предшествующий цветению							
		июль (декады)			август (декады)			сентябрь (декады)	
		I	II	III	I	II	III	I	II
<i>Achillea millefolium</i>	10	+0.07	-0.38	+0.19	-0.12	+0.51	+0.12	+0.22	-0.09
<i>Aconitum excelsum</i>	14	-0.04	-0.28	-0.18	-0.52	+0.15	-0.11	+0.37	+0.18
<i>Allium atrosanguineum</i>	16	+0.09	-0.07	-0.30	-0.09	-0.14	-0.31	+0.03	+0.28
<i>A. fareri</i>	8	-0.26	<u>+0.73</u>	-0.10	+0.16	+0.30	+0.45	+0.26	+0.08
<i>A. platyspathum</i>	18	+0.22	-0.43	-0.32	-0.22	+0.25	+0.03	+0.17	+0.20
<i>A. strictum</i>	17	+0.13	-0.18	+0.12	-0.30	<u>+0.51</u>	-0.22	+0.06	+0.03
<i>A. victorialis</i>	19	+0.29	-0.36	-0.20	-0.15	+0.18	+0.14	-0.16	+0.27
<i>Anemone crinita</i>	19	-0.07	-0.37	-0.20	-0.29	+0.19	-0.08	+0.07	+0.10
<i>Aquilegia glandulosa</i>	19	-0.17	<u>-0.49</u>	-0.12	-0.24	0.0	-0.15	+0.11	+0.15
<i>Arnica longifolia</i>	18	+0.12	-0.33	-0.28	-0.22	+0.10	-0.05	+0.18	+0.09
<i>A. sachalinensis</i>	19	+0.07	-0.18	-0.01	-0.21	<u>+0.57</u>	-0.11	<u>+0.47</u>	+0.04
<i>Aruncus asiaticus</i>	19	-0.09	<u>-0.51</u>	-0.31	-0.26	+0.02	+0.25	+0.04	+0.04
<i>Bergenia crassifolia</i>	19	-0.03	-0.29	-0.20	-0.10	-0.03	+0.04	+0.06	+0.28
<i>Brunella vulgaris</i>	7	+0.15	-0.27	+0.21	-0.31	+0.46	-0.46	-0.08	<u>-0.92</u>
<i>Callianthemum angustifolium</i>	19	+0.06	+0.25	-0.23	-0.10	+0.08	-0.10	+0.13	+0.31
<i>Campanula latifolia</i>	16	+0.38	-0.14	+0.08	+0.20	+0.25	+0.09	+0.01	+0.27
<i>C. persicifolia</i>	17	+0.17	-0.17	+0.08	-0.20	+0.30	-0.17	+0.15	+0.15
<i>C. trachelium</i>	14	+0.06	-0.12	-0.23	-0.07	+0.28	-0.02	+0.25	+0.49
<i>C. tridentata</i>	19	+0.21	-0.23	-0.28	-0.12	-0.12	-0.09	+0.17	+0.36
<i>Centaurea montana</i>	15	-0.05	-0.31	-0.37	-0.02	+0.39	-0.20	+0.38	+0.09
<i>Convallaria majalis</i>	18	+0.19	-0.37	-0.30	-0.37	-0.09	+0.04	-0.22	+0.07
<i>Dobecatheon meadia</i>	19	-0.32	-0.28	-0.33	-0.06	-0.10	-0.09	-0.09	+0.19
<i>Doronicum catartarum</i>	18	-0.14	-0.50	-0.27	-0.28	-0.21	+0.02	+0.03	-0.13
<i>Erigeron multiradiatus</i>	18	-0.05	-0.32	-0.27	-0.41	-0.12	-0.10	+0.17	+0.15
<i>E. speciosus</i>	17	+0.15	-0.20	+0.14	-0.41	+0.31	-0.06	+0.16	-0.13
<i>Erythronium sibiricum</i>	19	+0.07	-0.20	<u>-0.47</u>	-0.24	-0.01	-0.33	+0.23	+0.16
<i>Fritillaria kamschatscensis</i>	9	+0.41	-0.14	-0.18	+0.05	<u>+0.65</u>	-0.22	+0.24	-0.03
<i>Gagea lutea</i>	6	-0.55	+0.20	<u>-0.80</u>	-0.14	-0.29	-0.43	-0.57	-0.12
<i>Geranium pratense</i>	11	-0.17	-0.24	-0.03	-0.45	+0.34	-0.08	+0.35	-0.20
<i>Geum coccineum</i>	14	+0.05	-0.34	-0.13	-0.07	+0.17	+0.05	-0.05	+0.01
<i>Gymnadenia conopsea</i>	17	+0.26	-0.27	-0.12	-0.06	<u>+0.54</u>	-0.03	+0.30	+0.02

от количества осадков

Корреляция с количеством осадков в год цветения											
май (декады)			июнь (декады)			июль (декады)			август (декады)		
III	II	I	I	II	III	I	II	III	I	II	III
-0.27	+0.22	<u>+0.78</u>	+0.27	-0.17	+0.38	<u>+0.86</u>	+0.35	-0.01	<u>+0.62</u>	+0.32	-0.14
+0.36	+0.25	+0.16	-0.08	+0.44	+0.42	<u>+0.54</u>	+0.42				
+0.22	+0.31	+0.24	-0.21	+0.04							
-0.11	+0.19	+0.24	+0.18	-0.47	+0.58	+0.45	+0.32	+0.19			
+0.09	+0.16	+0.10	-0.34	+0.37	+0.28	+0.42	+0.40				
+0.06	-0.11	<u>+0.49</u>	+0.06	+0.15	-0.04	<u>+0.51</u>	+0.18	-0.27			
+0.07	+0.19	+0.29	-0.34	+0.33	+0.30	<u>+0.44</u>					
+0.24	+0.08	+0.02	-0.04	-0.20							
+0.23	+0.38	+0.33	-0.13	+0.23	+0.24						
+0.06	+0.19	+0.13	-0.17	+0.30	+0.39	<u>+0.54</u>	+0.28	-0.39			
+0.20	+0.12	+0.04	-0.15	+0.18	-0.08	+0.17	+0.23	-0.23	+0.03	-0.20	
-0.24	+0.09	-0.08	-0.14	+0.36	+0.39						
+0.01	+0.37	+0.44	-0.15	-0.16							
+0.02	-0.28	+0.04	+0.07	+0.27	-0.23	+0.14	-0.48	-0.13			
+0.18	+0.36	<u>+0.52</u>	-0.20	+0.01							
+0.17	+0.23	<u>+0.49</u>	+0.10	+0.03	+0.22	+0.43	<u>+0.50</u>	-0.31			
-0.11	-0.03	<u>+0.56</u>	+0.10	+0.01	+0.25	<u>+0.61</u>	+0.39	-0.19	+0.15	+0.06	-0.18
+0.23	+0.34	+0.23	+0.05	0.0	+0.14	+0.42	+0.43	-0.38	-0.25	-0.32	-0.21
+0.18	+0.23	+0.21	-0.29	+0.26	<u>+0.45</u>	<u>+0.46</u>					
<u>+0.53</u>	+0.23	+0.12	-0.20	+0.31	+0.32	-0.10	-0.14				
+0.04	-0.02	-0.02	-0.15	+0.42	+0.22	+0.30					
+0.12	+0.18	+0.16	-0.29	+0.33	+0.40	+0.28					
+0.38	+0.34	+0.21	-0.18	+0.41	+0.25	+0.39					
+0.19	+0.23	+0.23	-0.17	+0.18	-0.19	<u>+0.50</u>					
+0.08	+0.04	<u>+0.49</u>	+0.06	+0.29	+0.15	<u>+0.50</u>	+0.17	+0.03	+0.34	+0.01	+0.05
+0.29	+0.28	+0.21		+0.04							
-0.23	-0.20	-0.07	+0.18	+0.44	+0.30						
+0.67	+0.62	+0.24	-0.65								
-0.06	+0.25	+0.15	+0.05	-0.26	-0.15	+0.45	+0.34	+0.03			
<u>+0.56</u>	+0.52	+0.43	0.0	+0.10	+0.04						
+0.12	+0.09	+0.14	-0.04	+0.41	+0.35	+0.26	+0.37				

Зависимость колебаний сроков начала цветения от

В и д	Число лет наблюдений	Множественная корреляция в год, предшествующий цветению							
		июль (декады)			август (декады)			сентябрь (декады)	
		I	II	III	I	II	III	I	II
<i>Achillea millefolium</i>	11	0.09	0.42	0.34	0.30	0.53	0.21	0.43	0.20
<i>Aconitum excelsum</i>	14	0.39	0.48	0.55	0.52	0.30	0.13	0.58	0.57
<i>Allium atrosanguineum</i>	16	0.40	0.16	0.47	0.17	0.20	0.37	0.21	0.64
<i>A. farreri</i>	8	0.28	0.81	0.19	0.52	0.51	0.54	0.27	0.28
<i>A. platyspathum</i>	18	0.34	0.44	0.38	0.26	0.43	0.41	0.17	0.64
<i>A. strictum</i>	18	0.24	0.26	0.15	0.34	0.58	0.27	0.07	0.41
<i>A. victorialis</i>	18	0.43	0.41	0.24	0.24	0.22	0.22	0.21	0.40
<i>Anemone crinita</i>	19	0.39	0.40	0.38	0.10	0.26	0.22	0.09	0.52
<i>Aquilegia glandulosa</i>	19	0.37	0.52	0.31	0.27	0.31	0.29	0.17	0.47
<i>Arnica longifolia</i>	18	0.29	0.33	0.35	0.24	0.29	0.27	0.20	0.58
<i>Asachalinensis</i>	19	0.07	0.26	0.42	0.43	0.61	0.33	0.51	0.29
<i>Aruncus ariaticus</i>	19	0.44	0.54	0.33	0.30	0.25	0.30	0.26	0.36
<i>Bergenia crassifolia</i>	19	0.43	0.32	0.36	0.19	0.14	0.31	0.14	0.47
<i>Brunella vulgaris</i>	7	0.86	0.30	0.40	0.67	0.78	0.70	0.14	0.83
<i>Callianthemum angustifolium</i>	19	0.29	0.34	0.44	0.20	0.11	0.26	0.18	0.66
<i>Campanula latifolia</i>	16	0.44	0.24	0.24	0.21	0.25	0.11	0.11	0.50
<i>C. persicifolia</i>	18	0.26	0.39	0.28	0.21	0.38	0.20	0.24	0.47
<i>C. trachelium</i>	14	0.40	0.16	0.32	0.19	0.29	0.25	0.26	0.52
<i>C. tridentata</i>	19	0.40	0.25	0.38	0.25	0.27	0.11	0.17	0.57
<i>Centaurea montana</i>	15	0.21	0.32	0.37	0.25	0.39	0.20	0.43	0.42
<i>Convallaria majalis</i>	18	0.35	0.44	0.32	0.45	0.37	0.21	0.34	0.65
<i>Dodecatheon meadia</i>	19	0.43	0.35	0.33	0.20	0.19	0.21	0.10	0.63
<i>Doronicum catartarum</i>	18	0.15	0.50	0.27	0.33	0.20	0.18	0.25	0.47
<i>Erigeron multiradiatus</i>	19	0.28	0.37	0.41	0.43	0.38	0.27	0.17	0.61
<i>Erigeron speciosus</i>	17	0.20	0.38	0.28	0.42	0.32	0.22	0.39	0.43
<i>Erythronium sibiricum</i>	19	0.08	0.33	0.62	0.32	0.20	0.38	0.26	0.68
<i>Fritillaria camtschaticensis</i>	9	0.041	0.48	0.49	0.20	0.71	0.27	0.25	0.52
<i>Gagea lutea</i>	6	0.64	0.70	0.92	0.89	0.69	0.52	0.76	0.17
<i>Geranium pratense</i>	11	0.27	0.35	0.67	0.57	0.62	0.68	0.43	0.61
<i>Geum coccineum</i>	14	0.08	0.44	0.46	0.20	0.24	0.32	0.05	0.41
<i>Gymnadenia conopsea</i>	17	0.28	0.27	0.25	0.06	0.54	0.20	0.32	0.62

Т а б л и ц а 14

комплексного влияния температуры и осадков

Множественная корреляция в год цветения											
май (декады)			июнь (декады)			июль (декады)			август (декады)		
III	II	I	I	II	III	I	II	III	I	II	III
0.48	0.23	0.79	0.33	0.41	0.53	0.89	0.81	0.72	0.75	0.78	0.26
0.44	0.43	0.69	0.43	0.57	0.50	0.58	0.54				
0.27	0.53	0.74	0.41	0.04							
0.11	0.19	0.61	0.19	0.61	0.64	0.69	0.78	0.56			
0.23	0.29	0.40	0.59	0.53	0.38	0.47	0.54				
0.55	0.20	0.53	0.54	0.53	0.19	0.56	0.74	0.66			
0.20	0.28	0.45	0.53	0.50	0.48	0.44					
0.30	0.35	0.42	0.22	0.21							
0.31	0.55	0.55	0.54	0.31	0.39						
0.23	0.30	0.50	0.45	0.46	0.46	0.62	0.64	0.59			
0.24	0.18	0.13	0.34	0.56	0.13	0.22	0.50	0.44	0.25	0.20	
0.24	0.09	0.21	0.46	0.44	0.39						
0.19	0.57	0.72	0.47	0.23							
0.56	0.62	0.29	0.51	0.48	0.23	0.21	0.78	0.89			
0.31	0.69	0.77	0.37	0.03							
0.34	0.23	0.64	0.42	0.53	0.35	0.73	0.80	0.53			
0.49	0.21	0.62	0.48	0.42	0.29	0.68	0.81	0.70	0.36	0.20	0.20
0.35	0.34	0.43	0.64	0.57	0.24	0.74	0.63	0.40	0.33	0.39	0.34
0.22	0.36	0.51	0.54	0.40	0.56	0.47					
0.54	0.25	0.15	0.43	0.33	0.03	0.13	0.25				
0.17	0.21	0.49	0.47	0.51	0.62	0.37					
0.17	0.23	0.44	0.48	0.38	0.62	0.29					
0.43	0.53	0.59	0.31	0.41	0.42	0.41					
0.28	0.49	0.63	0.46	0.34	0.32	0.53					
0.44	0.11	0.56	0.19	0.42	0.23	0.60	0.60	0.49	0.76	0.43	0.08
0.31	0.54	0.79									
0.24	0.63	0.16	0.11	0.72	0.48						
0.74	0.98	0.89	0.75								
0.19	0.40	0.49	0.24	0.41	0.41						
0.61	0.57	0.67	0.32	0.21	0.47						
0.19	0.20	0.18	0.38	0.66	0.41	0.40	0.55				

6. Влияние осадков в год цветения наиболее часто сказывается в конце мая и конце июня—начале июля. В первом случае положительная корреляция, показывающая тормозящее действие повышенных количеств осадков, связана с частым возобновлением снегопадов в этот период, во втором случае она вызвана упоминавшейся ранее июньско-июльской засухой, которая сокращает сроки префлорального роста, стимулируя тем самым развитие генеративных органов.

При сравнении приуроченности выявления критических периодов с основными этапами органогенеза, которые проходят у растений в эти сроки, можно сказать, что на основании наших данных и данных Т.Г.Тамберг наиболее критическими по температуре и влажности у большинства растений являются VIII и IX этапы (завершение формирования всех органов соцветия и цветка и собственно процесс цветения), а также III (дифференциация главной оси соцветия и зачаточных кроющих листьев, прицветников и прицветничков) и VIII (увеличение частей цветка и соцветия, гаметогенез) этапы органогенеза по схеме Ф.М.Куперман (1963).

Говоря о влиянии ведущих экологических факторов на сроки наступления фаз, нельзя не учитывать, что они действуют комплексно и в ряде случаев лишь определенное одновременное воздействие целой группы факторов может существенно изменить ход фенологических явлений (Молозев, 1929), в то время как воздействие одного из них в данный период заметно не скажется на поведении растения.

Такие периоды комплексного воздействия температуры и осадков можно обнаружить, вычислив коэффициенты множественной корреляции (Уланова, 1964). Значимые коэффициенты множественной корреляции, приведенные в табл. 14, относятся к декадам, во время которых выявляется комплексное воздействие тепла и влаги на сроки цветения растений. Однако в данном случае в связи с отсутствием знака у этих коэффициентов говорить о характере воздействия такого комплекса метеорологических факторов на сроки цветения, как это делалось для случая с частными коэффициентами корреляции, невозможно.

Повторное цветение интродуцированных растений

Говоря о возобновлении цветения в более поздние сроки по сравнению с первым, „нормальным“ цветением, следует отметить, что у одного и того же растения могут наблюдаться по две и более „вспышки“ цветения. Так, по данным С.О.Иличевского (1937), у некоторых яблонь летом 1936 г. отмечены четыре последовательных периода цветения. Аналогичное явление описано И.М.Рядновой (1960). Гьерфи (Györffy, 1932) наблюдал трехкратное цветение белой акации. За 9 лет его наблюдений это явление повторялось трижды. Поэтому термин „повторное“ подходит для характеристики подобного цветения гораздо более, чем часто употребляемый термин „вторичное цветение“.

Основной признак повторного цветения — появление цветков при наличии зрелых или почти зрелых плодов от первого цветения. Реже приходится констатировать повторное цветение при незазавязавших пло-

дах, но после пожелтения генеративных, а иногда и вегетативных частей растений. И.П.Игнатьева (1965а) предлагает различать истинное и мнимое повторное цветение. В последнем случае повторное цветение вызвано не различием в сроках зацветания побегов на одном и том же растении, а одновременностью зацветания отдельных растений одной и той же популяции. Все описываемые нами случаи повторного цветения относятся к истинному повторному цветению, т.е. цветению, наблюдаемому на одном и том же растении.

Первые случаи повторного цветения встречаются в условиях Полярно-альпийского ботанического сада обычно в конце июля, разгар повторного цветения приходится на вторую и третью декады августа. Большинство растений, перешедших к повторному цветению, не дает второй раз зрелых семян, только у одного образца — *Draba glacialis* Adam. из Тикси в 1960 г. были отмечены зрелые семена после повторного цветения (Головкин, Андреев, 1963).

Интересно, что у растений, регулярно цветущих два раза в лето на родине (*Myosotis asiatica* Schischk., *Cardamine hyperborea* O.E.Schulz и др.), это свойство сохраняется и в культуре. Некоторые многолетники тундр Северо-Восточной Азии имели в Хибинах три цикла цветения (Андреев, 1964).

За 10 лет наблюдений (1959–1968 гг.) было отмечено повторное цветение у 214 образцов 113 видов интродуцированных растений. Все эти виды по периодичности повторного цветения можно разбить на три большие группы: I группа — виды, повторное цветение у которых за указанный период наблюдалось свыше 5 раз (*Pulsatilla alpina* Delarb.); II группа — виды, повторное цветение у которых наблюдалось от 2 до 5 раз (*Anemone crinita* Juz., *Erigeron aurantiacus* Rgl., *Polemonium acutiflorum* Willd. и др.); III группа — виды, повторное цветение у которых наблюдалось лишь однажды (*Arenaria prolaris* Schischk., *Campanula alpina* Jacq., *Fragaria vesca* L. и др.).

Все разнообразие форм повторного цветения можно свести к двум основным типам.

1. Запоздавшие цветки или соцветия образуются в пазухах стеблевых (обычно нижних) листьев, сидящих на цветоносном стебле, оставшемся от первого цветения, и являются по отношению к первичному осевому цветку или соцветию латеральными. Такого, например, повторное цветение *Aster alpinus* L. Этот вид в естественном состоянии в природе имеет одиночные корзинки. В садовой практике встречаются сорта (например, *A. alpinus* L. *superbus*) с двумя-тремя соцветиями, однако обычно боковые соцветия цветут почти одновременно с осевыми и перерыва между цветением отдельных соцветий не наблюдается.

В экологических условиях нашего района во время повторного цветения в 1960 г. боковые соцветия появились лишь через 26 дней после отцветания соцветия на главной оси, и, таким образом, получился значительный перерыв в цветении. В том же году у *Ranunculus caucasicus* M.B. цветение на боковых осях началось после того, как засохли верхняя часть главной оси и кроющий лист, из пазухи которого появился побег II порядка.

2. Цветки и соцветия во время повторного цветения сидят на отдельном генеративном побеге, возникшем из пазушной почки прикорневого листа или придаточной почки на корневой шейке, корневище или корне. Большинство случаев повторного цветения в наших условиях относится именно к этому типу. Такого повторного цветения *Trollius asiaticus* L., *Phyteuma orbiculare* L., *Polemonium coeruleum* L. и др. И.П.Игнатьева (1965а) выделяет 4 типа возникновения генеративных побегов истинного повторного цветения: 1) за счет образования двух последующих генераций побегов; 2) за счет отставания части побегов в развитии; 3) за счет развития боковых цветочных осей в нижней части генеративного побега; 4) за счет развития побегов из придаточных почек на корнях. Если принять во внимание, что 4-й тип является частным случаем 1-го, то схема И.П.Игнатьевой полностью укладывается в приведенную выше нашу классификацию генеративных побегов повторного цветения.

В литературе имеются указания на структурные отличия побегов и цветков повторного цветения у деревьев и кустарников (Коровин и Туйчиев, 1948), кустарничков (Штейнберг, 1936) и травянистых растений (Игнатьева, 1965а).

За время между началом повторного цветения и концом вегетации, обусловленным заморозками или снегопадами, растения обычно не успевают сформировать нормального цветка и соцветия. В большинстве случаев недоразвивается цветонос, который часто бывает в 1.5–2 раза и более короче, чем во время первого цветения, стебли соответственно тоньше, стеблевые листья мельче, обычно соответственно уменьшаются и размеры цветков и соцветий. Чаше всего на стебле наблюдается уменьшенное число цветков или соцветий, но бывают и исключения. Так, у *Campanula tridentata* Schreb., имеющей в природе одноцветковый цветоносный стебель, в 1960 г. на поздно- и повторно цветущих экземплярах на стебле насчитывалось до 5 нормально развитых цветков. Каждый цветок сидел на короткой цветоножке, выходящей из пазухи стеблевого листа.

При повторном цветении нередко наблюдаются такие тератологические изменения в генеративной сфере, которые далеко выходят за пределы внутривидовой изменчивости. Так, например, в конце лета 1960 г. у *Anemone crinita* Juz., нормально формирующей в наших условиях 6–7-цветковый зонтик, была отмечена пролификация соцветия: продолжение роста его оси и образование второго зонтика; в это же время в нижнем зонтике наряду с нормально развивающимися цветками образовались боковые оси, каждая из которых несла недоразвитое соцветие. Ветвление цветоносного стебля у этого вида наблюдалось также в 1957 г., когда на стебле повторно цветущего экземпляра образовался стеблевой лист, похожий на прикорневые листья, но несколько меньший по размерам. Из пазухи его на довольно длинном стебле поднималось „соцветие“, состоявшее из одного цветка с небольшими листочками покрывала.

Судя по литературным данным, ни ветвления стеблей, ни образования стеблевых листьев у *Anemone crinita* Juz. в дикой природе не наблюдается.

Пролификация цветка при повторном цветении, возникшая летом 1959 г. у *Adonis vernalis* L. и *A. sibiricus* Patr., имела видимость вторичного прироста. У первого вида на одном растении был найден недоразвитый цветок около 1.5 см в диаметре с позеленевшими частями околоцветника, который почти не отличался от следующих за ним мутовок стеблевых листьев. На других экземплярах признаков цветка не наблюдалось, но имелась резко отграниченная зона соединения старой темно-зеленой части побега и развившегося вместо цветка нового светло-зеленого облиственного побега длиной 1.5–2.3 см. По-видимому, на стадии дифференциации частей цветка конус нарастания подвергся воздействию неблагоприятных внешних условий, что вызвало сначала недоразвитие, а затем описанную выше пролификацию цветка.

В условиях Полярно-альпийского сада наиболее консервативной в отношении повторного цветения группой явились геофиты, главным образом луковичные, корневишные с гипогеевыми корневищами и корнеотпрысковые. Среди первой группы не было отмечено ни одного растения с повторным цветением. Из корневишных геофитов с гипогеевыми корневищами повторно цвели 3 вида: *Polygonum carneum* C.Koch, *Anemone richardsonii* Hook. и *Doronicum altaicum* Pall., среди корнеотпрысковых – только *Campanula rhomboidalis* L.

Существует мнение, что повторное цветение представляет собой сравнительно редкое явление у растений с ранней дифференциацией генеративного аппарата в почке возобновления и, напротив, достаточно часто встречается у растений с не дифференцированной в начале вегетационного периода почкой возобновления (Серебряков в работе Кожевникова, 1950). По нашим наблюдениям, повторное цветение в условиях Полярно-альпийского ботанического сада в равной степени свойственно как растениям, имевшим к началу вегетационного периода достаточно дифференцированную верхушечную почку (IV–VI этапы органогенеза по Куперман, 1963), например *Callianthemum angustifolium* Wit., *Saxifraga caespitosa* L., *Doronicum altaicum* Pall., *Anemone crinita* Juz., *Polygonum carneum* C.Koch, *Aquilegia glandulosa* Fisch., *Geum coccineum* Sieb. et Sm. и др., так и растениям с совершенно не дифференцированным в начале вегетационного периода конусом нарастания (*Campanula latifolia* L., *Ranunculus caucasicus* M.B.).

Большинство однолетних злаков, по данным Г.Н.Андреева, имеет в условиях Кольского полуострова два четко выраженных поколения генеративных побегов. В некоторых случаях первое поколение побегов стерильно, второе – фертильно и более мощно (например, у среднеазиатских образцов *Bromus scoparius* L.). Среди образцов *B. tectorum* L. из различных мест репродукции в зависимости от условий года можно видеть все переходы от одиночного колосшения к повторному и непрерывному. Сходно вели себя и однолетники-эфемеры из других семейств: *Koelpinia linearis* Pall., разные виды *Malcolmia* R.Br., *Roemeria medic.*

Многие авторы отмечают, что повторное цветение растений наблюдается обычно во влажный и теплый период конца лета. Положительное влияние повышенной температуры и влажности выявлено и в наблюдениях

над повторно цветшими в оранжевое тропическими каллистемонами (Полунина, 1957; Казарян, 1959). Поэтому считается общепризнанным, что повторное цветение есть результат воздействия повышенных положительных температур в сочетании с высокой влажностью, что создает осенью как бы повторение весенних условий, способствующих раскрытию сформировавшихся генеративных почек (Илличевский, 1925; Галахов, 1937; Казарян, 1959; Ворошилов, 1960; Гольд, 1961), особенно если этому предшествовал очень сухой период (Галахов, 1961). Отмечены случаи усиления вторичного цветения после сильных и продолжительных дождей (Кожевников, 1950). Некоторые авторы вообще отрицают значимость метеорологических условий для повторного цветения растений, утверждая, что это явление у ряда растений свойственно самой их природе. К такому выводу пришел, в частности, Г.П.Мизунов (1958), работавший в Москве со скороспелыми сильно ветвящимися луками. Однако одновременно он приводит данные о том, что в дождливые и холодные годы процент повторно цветущих растений резко сокращается, что ставит под сомнение первое положение этого автора. Ответ на вопрос, какие метеорологические факторы и в какой период жизни растений стимулируют переход их к повторному цветению, по-видимому, не может быть однозначным для различных по климатическим условиям районов. Учитывая это, мы поставили своей целью выявить критические периоды в жизни интродуцированных травянистых растений, во время которых напряженность тех или иных метеорологических факторов оказывает в наших условиях наибольшее влияние на наступление повторного цветения. Для этого мы провели сравнение распределения числа повторно цветущих видов по годам (1959-1968) и температурных условий и количества осадков за тот же период по данным метеостанций Апатитовая года (температура воздуха с 1959 по 1963 г.), Юкспор (осадки) и метеопоста Сада (температура воздуха с 1964 по 1968 г.).

Суммы активных температур (выше +5°) и осадков брались подекадно. Результаты приведены в табл.14 и 15.

Ранговый показатель корреляции (r) Спирмана-Пирсона вычисляется по формуле

$$r = 1 - \frac{6 \sum d^2}{n(n^2 - 1)},$$

где d — разности дат, n — число наблюдений (Константинов, 1952).

В табл.15 только показатели +0.88 и +0.78 имели достоверность выше 0.85; в табл. 16 такая достоверность была только у показателя 0.85.

Анализ таблиц показывает, что повышение числа повторно цветущих видов связано прежде всего с температурными условиями 2-й и 3-й декады июля и количеством осадков, приходящихся на 1-ю декаду июля. В последнем случае корреляция будет обратной, т.е. снижение осадков в эти сроки увеличивает число повторно цветущих видов. Таким образом, можно утверждать, что на вторичное цветение в нашем климате больше всего влияют метеорологические условия не конца лета, т.е. августа, как это можно было предположить по имеющимся ли-

Т а б л и ц а 15

Зависимость повторного цветения интродуцированных травянистых растений от температурных условий

Год	Число видов с повторным цветением	Переход через +5°C	Сумма активных температур (> +5°C)					
			июль (декада)			август (декада)		
			I	II	III	I	II	III
1959	17	29 IY	129.8	126.8	135.5	132.8	152.3	105.0
1960	53	2 Y	205.1	195.3	169.3	125.1	132.8	106.6
1961	33	24 Y	120.6	179.8	162.2	129.8	97.4	103.8
1962	6	16 Y	122.0	71.0	110.4	83.8	81.9	66.2
1963	23	7 Y	78.8	132.5	144.3	109.8	90.9	132.1
1964	13	10 Y	128.5	143.3	160.5	149.0	102.4	104.7
1965	7	6 Y	100.6	118.6	128.3	108.3	61.1	130.4
1966	22	15 Y	113.8	141.0	147.4	142.8	91.1	37.3
1967	17	28 Y	119.2	119.5	156.6	158.9	138.9	136.8
1968	12	26 Y	149.6	91.2	83.4	83.5	95.6	109.7
r		-0.21	+0.04	+0.88	+0.78	+0.37	+0.37	+0.02

Т а б л и ц а 16

Зависимость повторного цветения интродуцированных травянистых растений от количества осадков

Год	Число повторно цветущих видов	Осадки					
		июль (декада)			август (декада)		
		I	II	III	I	II	III
1959	17	28.0	15.5	65.2	39.3	3.1	108.1
1960	53	6.1	12.8	3.9	2.3	34.9	15.8
1961	33	25.1	20.1	94.9	5.7	76.2	48.3
1962	6	71.9	40.3	46.9	36.9	60.3	49.5
1963	23	1.3	34.4	22.5	17.6	20.1	64.8
1964	13	41.0	35.6	24.4	25.2	10.6	71.9
1965	7	73.7	42.6	17.0	92.8	40.7	54.6
1966	22	29.4	72.1	26.0	52.1	41.8	20.7
1967	17	25.7	28.9	15.2	12.7	53.6	23.7
1968	12	28.6	3.5	10.6	49.9	74.4	1.8
r		-0.85	-0.25	-0.02	-0.66	-0.11	-0.19

тературным данным (Филиппова, Скиткина, 1969), а середины лета (июль). Это, по-видимому, связано с тем, что снижение количества осадков (июльская „засуха“) сокращает сроки первого цветения у раннецветущих растений, стимулируя в сочетании с повышенной температурой ускоренное развитие пазушных почек стеблевых листьев и почек возобновления на корневой шейке, которые затем переходят к цветению.

У обычно ремонтантно цветущих видов июльская засуха, прерывая цветения, создает видимость двух изолированных во времени периодов цветения.

Таким образом, по температурным условиям середины и конца июля можно в известной мере судить об увеличении или уменьшении числа видов травянистых растений, которые зацветут на питомниках Полярно-альпийского ботанического сада повторно в августе и в начале сентября текущего года.

Однократное цветение в течение одного вегетационного периода, по-видимому, надо считать наиболее молодым типом цветения, образовавшимся вследствие дифференциации года на благоприятный и неблагоприятный для цветения периоды. Состояние относительного покоя, в которое впадает растение между двумя цветениями, вырабатывалось исторически как приспособление к перенесению неблагоприятных условий, при которых растение сохраняется в виде той или иной формы зачатков, почек переживания (термин „зимующие почки“ применим только к растениям холодных и умеренных широт). В странах с постоянно влажным и теплым климатом сохранился древний тип цветения – ремонтантный. У многих растений тропиков мы встречаем практически в любой месяц года на одном и том же экземпляре рядом с цветками плоды от предшествовавшего цветения.

Как реверсию такой тип цветения, только ограниченный во времени вегетационным периодом, можно встретить и у растений умеренных широт, например у *Herniaria glabra* L. (Ворошилов, 1945). Можно наблюдать его и среди интродуцированных растений Полярно-альпийского ботанического сада; таковы *Bellis perennis* L., *Hutchinsia alpina* R.Br., *Papaver nudicaule* L.

Различная способность к повторному цветению у разных видов и даже образцов растений из различных пунктов показывает, насколько закреплен возникший у них период покоя. Учитывая то, что вторичное цветение в подавляющем большинстве случаев в наших условиях не дает зрелых семян, его следует рассматривать как пример неполной (относительной) приспособленности растений к условиям внешней среды.

Самосев интродуцированных травянистых растений

Наличие и учет разновозрастного самосева интродуцированных растений дают возможность интродуктору судить о наличии и периодичности плодоношения и качестве семян у растений, фенологические наблюдения над которыми не велись или велись нерегулярно. Способность растения давать самосев в новых для него условиях является высшей степенью акклиматизации, первым шагом к одичанию и внедрению в естественные ценозы (Головкин, 1961).

В литературе можно встретить немало данных об интенсивно сорничающих растениях или об обогащении флоры новыми адвентивными элементами через ботанические сады. Так, например, на месте ныне не существующего ботанического сада Демидова в Москве (вторая половина XVIII в.) широко распространились культивировавшиеся там *Impatiens parviflora* DC. и *Urtica cannabina* L. (Александров, Некрасова, 1923). Японо-китайский вид *Paspalum thunbergii* Kunth внедрился в естественные растительные сообщества Кавказа из ботанического сада в Баку (Гроссгейм, 1939). Злостный сорняк *Xanthium atrarium* L. распространился по Европе со второй половины XVIII в. через ботанические сады Португалии (Малеев, 1933). Адвентивная флора окрестностей ботанического сада в Монпелье (Франция) стала классическим объектом для работ экологов и ботанико-географов. Однако сведения о растениях, вышедших из культуры, но ограниченных в своем распространении пределами данного ботанического сада или другого опытного ботанического учреждения и засоряющих здесь только возделываемые участки, обычно отсутствуют. В связи с этим на протяжении 14 лет (1956–1969) нами проводились наблюдения над самосевом интродуцированных травянистых растений на питомниках и в заповедном парке Полярно-альпийского ботанического сада.

Летом 1967 г. из 1983 образцов 1232 видов травянистых растений, имевшихся в коллекциях Сада, плодоносило 636 образцов. Летом 1958 г. на питомниках был зарегистрирован самосев 100 образцов 66 видов интродуцированных растений, принадлежавших к 17 семействам, или 5% всего видового состава коллекционного фонда. Всего за 38 лет (1931–1969 гг.) в Полярно-альпийском ботаническом саду, по наблюдениям Н.А.Аврорина, Г.Н.Андреева, Б.Н.Головкина, А.А.Кальнина, Л.И.Качуриной, А.Я.Мишкиной, был зарегистрирован самосев у 138 видов травянистых интродуцированных растений.

Кроме того, выявлено еще 39 видов растений, семена которых (местной репродукции), высеваемые непосредственно в грунт (преимущественно осенью), дают плодоносящие растения. Очевидно, что такие растения в условиях Севера обладают потенциальной способностью к самосеву.

Первые всходы самосева появляются обычно через 10–15 дней после схода снега. Наиболее дружные всходы (в течение второй половины июня) дают виды *Heracleum* L. и *Corydalis* Medic. В июле появляются массовые всходы *Aquilegia* L., *Delphinium elatum* L., *Doronicum* L., *Leucanthemum* Mill., *Polygonum* L., *Trollius* L. В августе–начале октября прорастают семена *Anemone crinita* Juz., *Aruncus asiaticus* Pojark., *Campanula* L., *Polemonium* L. Наиболее длительный период покоя в условиях питомников отмечен у семян *Allium victorialis* L., *Corydalis bracteata* Pers., *Pulsatilla* L., всходы которых, как показали опытные посевы в грунт, появляются лишь на второй и на третий год после обсеменения.

Растения, дающие самосев, согласно модифицированной классификации Туши (Touchy, цит. по Гроссгейму, 1939), а также Вальтера (Walter, 1927), можно разбить на три основные группы. Первая из них включает растения, появляющиеся единично и скоро исчезающие. Вторую группу составляют рудеральные и сегетальные сорняки. Наименее много-



Рис.14. Самосев *Pedicularis incarnata* L.
в лесу около питомников,

численна, но наиболее интересна группа растений, натурализовавшихся в результате самосева. Сюда относятся у нас *Delphinium elatum* L., *Allium victorialis* L., *Aquilegia glandulosa* Fisch., *Aconitum excelsum* Rchb., *Claytonia asarifolia* A.Gr., *Heracleum dissectum* Ledeb., *Leucanthemum vulgare* Lam., *Pedicularis incarnata* L. (рис.14). Здесь следует сказать несколько слов о так называемой бессознательной интродукции, т.е. о процессе обогащения местной флоры адвентивными растениями, занос которых заранее не был предусмотрен. Насколько велика доля таких растений в составе

местных северных флор, дают представление подсчеты И.А.Перфильева (1934), показавшего, что они составляют 12% всей флоры Северного края (включающего Архангельскую область и северные районы Вологодской области и Коми АССР). Для Мурманской области этот показатель еще больше - 18.1%. Эти рудеральные и сеgetальные сорняки были детально описаны для районов всего Крайнего Севера СССР Е.В.Дорогостайской (1968). Ею зарегистрировано 178 адвентивных антропохоров, из которых часть прочно натурализовалась на Севере (*Poa annua* L., *Polygonum aviculare* L., *Stellaria media* Cyr., *Capsella bursa pastoris* Medic. и др.) или находится в процессе натурализации (*Brassica campestris* L., *Chenopodium album* L., *Puccinellia hauptiana* Kitagawa, *Raphanus raphanistrum* L., *Rumex acetosella* L. и др.).

Впервые упоминание об адвентивных растениях Кольского полуострова мы находим в списке Феллмана (Fellman, 1831). 6 видов, отмеченных им (*Agropyron repens* P.B., *Chenopodium viride* L., *Poa annua* L., *Rumex acetosella* L., *Stellaria media* Cyr., *Urtica urens* L.), широко распространены в Мурманской области и сейчас, остальные (*Knautia arvensis* Coult., *Linaria vulgaris* Mill., *Melandrium album* Garcke) встречаются спорадически (Шлякова, 1958). Менее устойчивыми оказались южные адвенты, встреченные Д.И.Литвиновым (1926) в районе Хибин вдоль полотна железной дороги. Из 54 видов его списка к настоящему времени большинство не сохранилось (Шлякова, 1958). В настоящее время, по данным Е.В.Шляковой, в Мурманской области встречаются 184 вида сорных растений, из них 127 - антропохоры и 57 - апофиты - выходцы из местной флоры. По нашим наблюдениям, на питомниках Полярно-альпийского ботанического сада, помимо перечисленных выше сорничающих интродуцированных растений, встречаются 48 видов, семена которых были занесены из других районов с семенами и посадочным материалом и почвой. Среди них 8 видов - многолетники: *Aegopodium podagraria* L., *Cirsium arvense* Scop., *Lamium album* L., *Prunella vulgaris* L., *Parnassia vulgaris* DC., *Rumex crispus* L., *Sonchus arvensis* L., *Veronica chamaedrys* L., 2 вида - *Aegopodium podagraria* и *Lamium album* - не отмечены в списке Шляковой.

По сообщению Н.А.Аврорина, состав многолетних сорняков сохраняется неизменным уже на протяжении более 20 лет.

Во вторую группу Туши входят растения, самосев которых встречается в культуре и на рудеральных местах. Сюда следует отнести *Polemonium coeruleum* L., *Corydalis bracteata* Pers., *Papaver nudicaule* L., *Polygonum alpinum* All., *P. weyrichii* Schmidt, *Rumex arifolius* All. К третьей группе, включающей растения, размножающиеся самосевом только на делянках питомников, принадлежат остальные виды приведенного выше списка.

В результате многочисленных переопылений материнских растений гибридный самосев нередко засоряет чистые образцы. На некоторых делянках можно встретить, например, по несколько форм аквилегий и купальниц, среди которых отсутствуют виды, первоначально высаженные

здесь. Таким образом, потеря чистых видов в коллекциях в значительной степени обусловлена спонтанной гибридизацией и самосевом. Большое разнообразие гибридных форм растений из самосева дает возможность использовать их как материал для селекции, тем более что эти растения, как правило, регулярно дают полноценные семена.

41 вид из 67 рекомендованных для озеленения в Мурманской области видов травянистых растений (Аврорин и др., 1956) способен давать самосев. Высаженные на рабатки и партеры, высеянные в смеси мавританского газона, они своим самосевом пополняют и будут пополнять живописные группы. Подрастающие растения придут на смену стареющим, компенсируя выпад и постоянно омолаживая первоначальные посадки.

Периоды вынужденного и органического покоя растений

Покой интродуцированных растений в Субарктике, как правило, ограничивается зимним периодом, когда растения переходят в покоящееся состояние под воздействием низких положительных и отрицательных температур. Отдельные случаи летнего покоя, свойственные эфемероидам, наблюдаются у переселенных растений значительно реже.

Основным методом изучения периода покоя растений является зимняя выгонка. Пристановка растений к выгонке в разные сроки дает возможность судить о продолжительности и глубине органического покоя почек возобновления и изменении сроков выхода из него под влиянием различного по продолжительности воздействия низкими температурами.

Многочисленные исследования периода покоя, проведенные как с культурными, так и с дикорастущими травянистыми многолетниками (Регель, 1882; Любименко, 1924; Победимова, 1932; Зозулин, 1949; Кожевников, 1950; Демидова, 1952; Мурысева, 1959; Серебряков, 1959, и др.), дали богатый фактический материал для выяснения роли периода покоя в сезонной динамике развития растений, равно как и для познания истории становления элементов флор (Diels, 1918). Опыты по определению продолжительности зимнего покоя у дикорастущих растений Хибин проводил П.М.Медведев (1961).

К настоящему времени можно считать установленной несомненную связь между глубиной покоя и зимостойкостью растений (Пояркова, 1924; Kessler, 1935; Генкель и Ситникова, 1952, и др.). Поставленные нами (Андреев, Головкин, 1967) опыты по зимней выгонке интродуцированных на Север растений имели своей целью сравнение продолжительности периода органического покоя у видов различного эколого-географического происхождения, а также выяснение возможности зимней выгонки растений, включенных в ассортимент декоративных растений открытого грунта, предлагаемый Полярно-альпийским ботаническим садом.

В опыт были включены следующие виды многолетников: *Allium ledebourianum* Roem. et Schult., *A. victorialis* L., *Aquilegia canadensis* L., *A. glandulosa* Fisch., *Bellis perennis* L., *Bergenia crassifolia* Fritsch, *Campanula latifolia* L., *C. tridentata* Schreb., *Corydalis bracteata* Pers., *Doronicum grandiflorum* Lam., *Erigeron grandiflorus* Hook., *Erythronium sibiricum*

Kryl., *Fritillaria dagana* Turcz., *F. kamtschatsensis* Fisch., *F. meleagris* L., *Lilium dahuricum* Ker-Gawl., *L. martagon* L., *Lupinus polyphyllus* Lindl., *Muscari racemosus* Mill., *Myosotis alpestris* Schmidt, *Ornithogalum schmalhauseni* Alb., *Papaver nudicaule* L., *Polemonium coeruleum* L., *Potentilla purpurea* Hook. f., *Primula elatior* Hill., *P. atrica* Dom., *Rhodiola linearifolia* A. Bor., *Scilla rosenii* C. Koch, *Trollius asiaticus* L., *Veronica longifolia* L., *Viola altaica* Ker-Gawl.

Для сравнения были взяты также растения двух видов местной флоры: *Solidago lapponica* With. и *Trollius europaeus* L. Таким образом, в опыте были использованы 32 вида многолетников из 12 семейств. Они различались как морфологически (луковичные, корневишные и клубневые геофиты, эпикотильные и розеточные гемикриптофиты и хамефиты), так и по своему сезонному развитию (эфемероиды, летне- и зимнезеленые виды с различными сроками цветения). Методика проведения опытов состояла в следующем. Взрослые (цветшие и плодоносившие в год проведения опыта) растения летом и осенью 1961 г. высаживались по 3-5 экземпляров в деревянные ящики с землей размером 40х40х40 см для крупных растений и 30х30х30 см для более мелких.

Опыт был заложен в двух вариантах. Растения первого варианта в конце вегетационного сезона (14 сентября) до наступления осенних заморозков были помещены в условия комнатной температуры (16-20°) с дополнительным электрическим освещением в зимний период (11-часовой день) и, таким образом, совсем не подвергались действию отрицательных температур. Растения второго варианта были оставлены в ящиках на питомнике и лишь 28 января были откопаны из-под снега и поставлены в те же условия, что и растения первого варианта. С наступлением безморозного периода (24 мая 1962 г.) растения обоих вариантов были вынесены на питомник, где всю зиму находились в ящиках контрольные растения.

Опыт выявил различие в отношении испытанных растений к действию пониженных температур. Лишь у 8 видов (*Bellis perennis*, *Campanula tridentata*, *Doronicum grandiflorum*, *Erythronium sibiricum*, *Lupinus polyphyllus*, *Papaver nudicaule*, *Polemonium coeruleum*, *Veronica longifolia*, *Viola altaica*) такое воздействие явилось обязательным для возобновления нормального роста и развития. У этих облигатных криофилов в варианте без промораживания рост и развитие визуально не были отмечены совсем либо сводились к набуханию и незначительному расхождению почечных чешуй и предлистьев. Остальные 22 вида показали себя факультативными криофилами, для роста и развития которых воздействие отрицательных температур необязательно.

Некоторым растениям первого варианта отсутствие промораживания помешало сформировать генеративные органы. Бутоны и цветки здесь не отмечены у всех луковичных, кроме лилий, у *Aquilegia canadensis*, *Bergenia crassifolia*, *Campanula latifolia*, *Doronicum grandiflorum*, *Erigeron grandiflorus*, *Lupinus polyphyllus*, *Myosotis*

tis alpestris, *Papaver nudicaule*, *Polemonium coeruleum*, *Potentilla purpurea*, *Primula elatior v. tatratica*, *Solidago lapponica*, *Viola altaica*. Остальные растения первого варианта бутонизировали или цвели.

Продолжительность органического покоя, т.е. той части общего периода покоя, которая в меньшей степени зависит от воздействия внешних условий и в большей — от особенностей внутренних процессов у растений, оказалась неодинаковой у разных видов. Ярче всего органический покой проявился у луковичных и клубневых геофитов (*Allium victorialis*, *Corydalis bracteata*, *Fritillaria dagana*, *F. kamschatscensis*, *Lilium martagon*, *Muscari racemosum*, *Ornithogalum schmalhauseni*, *Scilla rosenii*), в меньшей степени — у *Lilium dahuricum*. Продолжительность его колебалась от 1,5 (*L. dahuricum*) до 4 (*Allium victorialis*) месяцев. Растения *Myosotis alpestris* в варианте без промораживания продолжали вегетацию длительное время, сохраняя осенние, в нормальных условиях зимующие листья, после отмирания которых новое отрастание началось лишь через 6,5 месяца. Все это свидетельствует о наличии у целого ряда растений внутренних причин, обуславливающих переход их в покоящееся состояние, что отрицается некоторыми авторами (Барановский, 1955). Следует указать также на факт многократного возобновления вегетации после более или менее продолжительных периодов покоя, наблюдавшийся у ряда видов в варианте без промораживания в зимне-летний сезон 1961-1962 гг. По два цикла отрастания имели *Campanula latifolia*, *Fritillaria dagana*, *F. kamschatscensis*, *F. meleagris*, *Ornithogalum schmalhauseni*, *Rhodiola linearifolia*, *Solidago lapponica*. Три цикла отрастания, разделенные периодами покоя, наблюдались у *Trollius europaeus*. Это явление напоминает описанный Серенсеном (Sørensen, 1941) факт многократного возобновления вегетации в течение летнего сезона у гренландских ив, переселенных в Данию. По-видимому, оно характерно вообще для растений с относительно коротким вегетационным периодом, поставленных в условия, благоприятные для неограниченного роста и развития. Снятие внешних причин, вызывающих вынужденный покой у растений (вариант 2), вызвало у них, как правило, более раннее начало вегетации по сравнению с контролем.

Одновременно такое выпадение периода вынужденного покоя, естественно, не могло не сказаться на продолжительности периода вегетации опытных растений. По продолжительности периода вегетации в опыте и в контроле все перечисленные выше растения можно разбить на следующие группы (табл. 17).

1. Растения, у которых период вегетации в опыте и контроле был почти одинаковым. Это исключительно луковичные: *Allium victorialis*, *Fritillaria dagana*, *Lilium dahuricum*, *Muscari racemosum*.

2. Растения, у которых продолжительность периода вегетации в контроле и в первом варианте (без промораживания) различалась не более чем на месяц (*Campanula latifolia*, *Doronicum grandiflorum*,

Т а б л и ц а 17

Продолжительность вегетации опытных и контрольных растений

Вид	Продолжительность вегетации в днях		
	1-й вариант (без промораживания)	2-й вариант (промораживание)	контроль
<i>Allium ledebourianum</i>	223	125	127
<i>A. victorialis</i>	135	118	127
<i>Aquilegia canadensis</i>	268	257	123
<i>Aglandulosa</i>	182	40	126
<i>Bellis perennis</i>	91	169	- 1
<i>Campanula latifolia</i>	100	70	113
<i>C. tridentata</i>	92	258	127
<i>Corydalis bracteata</i>	111	9	40
<i>Doronicum grandiflorum</i>	112	236	123
<i>Erigeron grandiflorus</i>	51	250	127
<i>Erythronium sibiricum</i>	-	21	66
<i>Fritillaria dagana</i>	51	78	70
<i>F. kamschatscensis</i>	-	73	71
<i>F. meleagris</i>	-	23	61
<i>Lilium dahuricum</i>	59	78	80
<i>L. martagon</i>	49	77	110
<i>Lupinus polyphyllus</i>	120	22	- 1
<i>Muscari racemosum</i>	156	132	125
<i>Myosotis alpestris</i>	91	26	- 1
<i>Ornithogalum schmalhauseni</i>	120	35	68
<i>Papaver nudicaule</i>	20	47	127
<i>Polemonium coeruleum</i>	91	257	127
<i>Potentilla purpurea</i>	92	260	127
<i>Primula elatior v. tatratica</i>	249	261	127
<i>Rhodiola linearifolia</i>	264	258	127
<i>Scilla rosenii</i>	327	23	50
<i>Solidago lapponica</i>	200	254	125
<i>Trollius asiaticus</i>	222	137	123
<i>T. europaeus</i>	98	41	127
<i>Veronica longifolia</i>	82	237	126
<i>Viola altaica</i>	61	24	127

1 Контрольные растения погибли после первой перезимовки.

Trollius europaeus), в то время как продолжительность вегетации растения этих же видов во втором варианте была резко отличной.

3. Растения, у которых продолжительность периода вегетации в контроле и втором варианте (промораживание до середины зимы) различалась не более чем на месяц (*Allium ledebourianum*, *Fritillaria kamschatcensis*, *Trollius asiaticus*), существенно отличаясь в то же время от продолжительности вегетации растений первого варианта.

4. У отдельных видов в опыте наблюдалось уменьшение продолжительности периода вегетации по сравнению с контролем более чем на месяц как в первом варианте (*Erigeron grandiflorus*, *Lilium martagon*, *Papaver nudicaule*, *Polemonium coeruleum*, *Potentilla purpurea*, *Veronica longifolia*, *Viola altaica*), так и во втором (*Aquilegia glandulosa*, *Campanula latifolia*, *Fritillaria meleagris*, *Trollius europaeus*).

5. Чаще, однако, у опытных растений наблюдалось увеличение не менее чем на месяц продолжительности периода вегетации по сравнению с контролем. Увеличили продолжительность периода вегетации в обоих вариантах *Aquilegia canadensis*, *Primula elatior*, *Rhodiola linearifolia*, *Solidago lapponica*. Увеличение продолжительности периода вегетации только в первом варианте наблюдалось у *Allium ledebourianum*, *Aquilegia glandulosa*, *Corydalis bracteata*, *Muscari racemosum*, *Ornithogalum schmalhauseni*, *Scilla rosenii*, *Trollius asiaticus* и только во втором — у *Campanula tridentata*, *Doronicum grandiflorum*, *Erigeron grandiflorus*, *Polemonium coeruleum*, *Potentilla purpurea*, *Veronica longifolia*.

У отдельных видов наблюдалось уменьшение периода вегетации в опыте по сравнению с контролем более чем на месяц как в первом (*Erigeron grandiflorus*, *Lilium martagon*, *Papaver nudicaule*), так и во втором (*Aquilegia glandulosa*, *Campanula latifolia*, *Fritillaria meleagris*, *Trollius europaeus*) вариантах. Чаще, однако, у опытных растений наблюдалось значительное увеличение продолжительности периода вегетации по сравнению с контрольными. *Aquilegia canadensis*, *Primula elatior*, *Viola altaica*, *Rhodiola linearifolia*, *Solidago lapponica* увеличили продолжительность периода вегетации в обоих вариантах.

Обращает на себя внимание факт увеличения в опыте продолжительности вегетации таких типичных в наших условиях эфемеридов, как *Corydalis bracteata* и *Scilla rosenii*.

Интересно отметить снижение морозостойкости опытных растений по сравнению с контрольными. В первой декаде июня 1962 г. после начала интенсивного отрастания как контроля, так и поставленных в аналогичные ему условия опытных растений в течение 6 дней наблюдались заморозки до -5° и обильный снегопад. Многие из опытных растений в той или иной мере пострадали от заморозков, в то время как контрольные пострадали в меньшей степени или совсем не пострадали. Так, у *Allium victorialis* в контроле наблюдалось лишь небольшое

подмерзание листьев, тогда как у опытных растений второго варианта вся надземная масса была уничтожена.

Наиболее чувствительными к пониженной температуре оказались те органы растений, которые развивались во время выгонки. Подмерзание опытных растений было отмечено у *Bergenia crassifolia*, *Campanula tridentata*, *Fritillaria dagana*, *Lilium martagon*, *Muscari racemosum*, *Polemonium coeruleum*, *Rhodiola linearifolia*, *Solidago lapponica*, *Trollius asiaticus*, *Veronica longifolia*.

Переход растений в состояние покоя может обуславливаться не только воздействием пониженных температур. От других причин заканчивают свой жизненный цикл в сокращенные сроки растения, надземная часть которых отмирает уже в начале лета. Это так называемые ранневесенние эфемероиды, дающие в более южных районах весенний аспект растительности. Фенология и морфогенез этой группы растений детально изучены многими авторами (Карандина, 1949; Прошина, 1949; Устинова, 1949; Трофимов, 1952; Елагин, 1957; Камышев, 1964, и др.). Большую сводку по биологии эфемероидов дает З.Т.Артюшенко (1961, 1963). Несмотря на обилие фактов, характеризующих экологические условия развития эфемероидов (Горышина, 1968), до сих пор нет достаточно достоверных указаний на причины, вызывающие наступление периода покоя у их представителей из мезофитных ценозов таких растений, как *Scilla sibirica* Andr., *Gagea lutea* Ker-Gawl. и др. Причины эти, вероятно, эндогенного характера, возникли в процессе становления своеобразного ритма развития ранцвевуших растений, помогающего им занять соответствующую экологическую нишу в смене сезонных аспектов ценозов, пока не цветут их эдификаторы. Наконец, у ранневесенних эфемероидов аридных областей переход в состояние летнего покоя (так называемого жаропокоя), который часто связывают с изменением гидротермического режима воздуха и почвы, по-видимому, тоже имеет эндогенные корни, поскольку окончание весеннего цикла их развития может происходить и при достаточных запасах влаги в почве (Бурыгин, Запрометова, 1959). В опытах Л.Е.Ищенко (1967) и А.Я.Полковниченко (1963) выращивание ряда эфемероидов Ср. Азии на поливе не повлияло на ритм их роста и развития.

Большинство ранневесенних эфемероидов в условиях Севера сохранило свойственный им на родине укороченный период вегетации (табл.18). Для сравнения укажем, что, по данным И.В.Вайнагия (1962), продолжительность сезонного цикла развития надземных побегов *Crocus heuffelianus* в Карпатах составляет 45-80 дней. Л.П.Сергиевская (1927) определяет продолжительность вегетации для окрестностей Томска у *Corydalis bracteata* в 50 дней, *Erythronium sibiricum* — 60 дней.

Период покоя семян

Покой семян — многосторонняя проблема, в которой наиболее важны для северного растениеводства условия выхода семян из этого состояния.

Т а б л и ц а 18

Продолжительность вегетации некоторых интродуцированных растений с эфемероидным типом развития

Вид	Происхождение образца	Средняя дата		Продолжительность периода вегетации (в днях)
		начала отращивания	конца вегетации	
<i>Allium afflatunense</i> B.Fedtsch.	Грибовская селекционная станция	21 У	2 УІІІ	73
<i>Corydalis bracteata</i> Pers.	Самосев	27 У	8 УІІ	42
<i>Crocus heuffelia-nus</i> Herb.	Карпаты	22 У	9 УІІ	48
<i>C. tauricus</i> Puring	Крым	28 У	12 УІІІ	76
<i>Erythronium sibiricum</i> Kryl.	Саяны	19 У	19 УІІ	61
<i>Fritillaria meleagris</i> L.	Самосев	25 У	6 УІІІ	73
<i>Gagea lutea</i> Ker-Gawl.	Самосев	23 У	12 УІІ	50
<i>Galanthus latifolius</i> Rupr.	Ленинград, БИН	23 У	30 УІІ	68
<i>G. nivalis</i> L.	Карпаты	23 У	1 УІІІ	70
<i>Puschkinia libanotica</i> Zucc.	Грац	29 У	17 УІІІ	80
<i>Scilla bifolia</i> L.	Карпаты	21 У	14 УІІ	54
<i>S. rosenii</i> C.Koch	Бакуриани	18 У	17 УІІ	60
<i>S. sibirica</i> Andr.	Ленинград, ЛГУ	28 У	7 УІІІ	71

Одним из основных, если не единственно практически пригодным способом прерывания покоя семян растений умеренного климата является стратификация при воздействии отрицательной температуры; продолжительность ее зависит от вида растения и состояния семян и колеблется от нескольких дней до многих месяцев (Крокер, 1950). В наших интродукционных опытах семена растений высевались весной в ящики в теплице без стратификации, что позволяло выделить те растения, семена которых всходят весной того же года, не требуя предварительного промораживания. Не взошедшие в год посева семена выставлялись в ящиках с землей на зиму под снег, т.е. подвергались продолжительному воздействию отрицательных температур в течение зимы.

Весной следующего года эти ящики выкапывали из-под снега и вносили в теплицу. У многих видов в таких условиях удавалось получить

нормальные всходы. Всего было выделено 169 видов травянистых многолетников, семена которых требуют для своего прорастания более или менее продолжительного периода стратификации. У одних из них стратификация требовалась для всех испытанных образцов, у других наряду с образцами, требовавшими стратификации, в испытаниях выявились образцы семян того же вида, всходивших без предварительной термической обработки.

Родами с наибольшим числом видов, семена которых требуют стратификации, в наших опытах явились *Heracleum* L. (18 видов), *Allium* L. (7 видов), *Trollius* L. (5 видов), *Gladiolus* L., *Angelica* L., *Aquilegia* L. (4 вида). Интересно, что основная масса таких видов относится к однодольным и раздельнолепестным двудольным.

Некоторые семена требуют повторной стратификации, т.е. в наших условиях второй зимовки под снегом. В.Кронер и Л.Бартон (1955) предлагают называть их семенами с двойным периодом покоя. Таковы семена *Anemone nemorosa* L., *Androsace capitata* Willd., *Anthriscus aemula* Schischk., *Colchicum szovitsii* Fisch. et Mey., *Corydalis halleri* Willd., *Eryngium heldreichii* Boiss., *Mentha dahurica* Fisch., *Paeonia decora* Anders., *P. peregrina* Mill. У этих семян чередование замерзания и оттаивания, помимо яровизации, приводит, по-видимому, к растрескиванию или ослаблению семенных покровов, поддерживающих зародыши в состоянии покоя (Крокер, 1950). Такой процесс аналогичен процессу скарификации и описан для семян *Alisma* L. и некоторых других видов К.Шауманом (Schumann, 1926).

В отдельных случаях при тепличных посевах у семян одного и того же вида наблюдается как бы несколько „волн“ всходов: часть семян может взойти без стратификации в год посева, остальные – после перезимовки под снегом весной следующего года. Список таких растений дан в табл.19. У одного вида – *Primula scotica* Hook. v. *scandinavica* наблюдались три „волны“ всходов. При тепличном посеве 6 ІУ 1964 семена этой примулы взошли 3 У 1964, 15 УІІ 1965 и 9 У 1966.

У естественно обсеменяющихся на питомниках растений всходы, как правило, появляются на следующий год, поскольку обсеменение обычно происходит незадолго до начала устойчивых заморозков на почве. Однако у *Townsendia formosa* Greene осыпавшиеся 8–9 ІХ 1969 семена через 2–3 дня дали массовые всходы, что указывает на отсутствие у них периода послеуборочного дозревания и органического покоя.

Аналогично вели себя луковички живородящего лука *Allium ole-raceum* L., которые, опав на землю в первых числах сентября 1961 г., к 15 октября полностью укоренились и начали прорастать. У остальных живородящих растений в коллекциях Полярно-альпийского ботанического сада (*Dentaria bulbifera* L., *Lilium bulbiferum* L., *Allium coeruleum* Pall.) луковички, осыпавшиеся осенью, прорастают на будущий год, обычно в начале июля.

По наблюдениям А.Я.Мишкиной, весной 1940 г. семена *Monarda fistulosa* L., *Primula venusta* Host, *Viola lutea* Huds., *Delphinium ajacis* L., *D. grandiflorum* L. дали всходы под сне-

Т а б л и ц а 19

Неравномерность прорастания семян некоторых видов
интродуцированных травянистых многолетников

Вид	Происхождение семян	Дата посева	Даты всходов	
			1-й срок	2-й срок
<i>Aconitum delphinifolium</i> DC.	Камчатка	8 IV 1968	5 V 1968	21 IV 1969
<i>Actaea erythrocarpa</i> Fisch.	Упсала	8 IV 1968	18 V 1968	17 IV 1969
<i>Allium hymenorrhizum</i> Ledeb.	Ленинград	8 IV 1968	19 IV 1968	11 IV 1969
<i>Asarina procumbens</i> Mill.	Дрезден	17 IV 1967	22 V 1967	10 V 1968
<i>Campanula latifolia</i> L.	Своя репродукция	7 II 1951	30 IV 1951	VI 1952
<i>C. thyrsoides</i> L.	Дижон	17 IV 1967	11 V 1967	23 IV 1968
<i>C. tommasiniana</i> Reut.	Нанси	17 IV 1967	16 V 1967	3 V 1968
<i>Dodecatheon clevelandii</i> Greene	Калифорния	18 IV 1968	5 V 1968	22 IV 1969
<i>Dracocephalum ruyschiana</i> L.	Ю. Урал	8 IV 1968	5 V 1968	17 IV 1969
<i>Melandrium apetalum</i> Fenzl.	Своя репродукция	17 IV 1967	10 V 1967	2 V 1968
<i>Minuartia macrocarpa</i> Ostenf.	Камчатка	8 IV 1968	VI 1968	11 IV 1969
<i>Pentstemon confertus</i> Dougl.	Ванкувер	8 IV 1968	29 IV 1968	23 IV 1969
<i>P. hirsutus</i> Willd.	Оттава	17 IV 1967	22 V 1967	23 IV 1968
<i>Pulsatilla alpina</i> De-larb.	Своя репродукция	17 IV 1967	3 VIII 1967	4 V 1968
<i>Rhodiola rosea</i> L.	То же	8 IV 1968	5 V 1968	14 V 1969
<i>Trollius ledebourii</i> Rchb.	" "	21 IX 1967	11 V 1968	17 IV 1969
<i>Tulipa silvestris</i> L.	Бонн	6 IV 1961	7 VI 1961	IV 1962

гом. Такое же явление было отмечено нами для *Anemone sylvestris* L., *Fritillaria meleagris* L., *Ornithogalum nutans* L., *O. pyramidale* L., *Scilla tubergeniana* Hoog.

Этот факт говорит о крайне низком температурном пороге прорастания семян некоторых сравнительно термофильных растений, какими являются, например, *Ornithogalum pyramidale* и *Scilla tubergeniana*.

Глава IV

МОРФОГЕНЕЗ ПОДЗЕМНЫХ ОРГАНОВ ВОЗОБНОВЛЕНИЯ РАЗЛИЧНЫХ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ ИНТРОДУЦИРОВАННЫХ РАСТЕНИЙ

Морфогенез корневишных геофитов

В большинстве известных классификационных схем травянистых многолетников, в той или иной степени отражающих разнообразие форм корневишных геофитов, основное внимание уделяется анатомо-морфологическим особенностям их корневищ, положению по отношению к поверхности субстрата и характеру нарастания (Высоцкий, 1915; Казакевич, 1922; Голубев, 1956; Борисова, 1960; Любарский, 1963, и др.), а также их функциональному назначению (Зозулин, 1954).

В своей работе мы использовали классификацию корневищ, данную И.Г.Серебряковым и Т.И.Серебряковой (1965), в которой достаточно полно использовано большинство перечисленных выше признаков. Эти авторы делят все подземные плагиотропные органы стеблевого происхождения на два больших типа: гипогеегенные и эпигеегенные корневища. Первый тип корневищ у сеянцев образуется обычно из расположенных под землей почек на гипокотиле. В первый период своего развития они обладают положительным геотропизмом и, активно внедряясь в почву, нарастают затем плагиотропно или диагеотропно.

Корневища второго типа, возникая из надземных пазушных или терминальных почек, первоначально развиваются как более или менее ортотропные надземные ассимилирующие побеги, приобретающие плагиотропность, как правило, вторично при полегании. Более старая часть эпигеегенных корневищ оказывается погребенной под слоем почвы в результате действия контрактильных корней и засыпания, вызванного действием ветра и поверхностных вод и увеличением толщины лесной подстилки. Несмотря на то что существуют растения, обладающие корневищами смешанного происхождения, например некоторые многолетние злаки — *Poa palustris* L., *Calamagrostis arundinacea* Roth (Серебряков и Серебрякова, 1965), такая морфологическая классификация позволяет достаточно четко определить принадлежность любого корневишного растения к одной из описанных выше групп, что не всег-

да можно сделать опираясь на другие классификационные схемы. Так, разделение растений на длинно- и короткорневишные весьма условно, поскольку границу между этими понятиями провести довольно трудно. Е.Л.Любарский (1963) к длиннокорневишным относит растения, у которых корневище в характерных для данного вида условиях нарастает в год в среднем не менее чем на 3–5 см. И.В.Борисова (1960) считает, что длиннокорневишными следует называть те растения, плагиотропная часть корневищ которых достигает 10 см и более. С этим, естественно, нельзя согласиться, поскольку длину корневищ в каждом конкретном случае следует соотносить с величиной всех органов. Так, если величина 10 см является значительной для такого небольшого растения, как например *Claytonia asarifolia* A.Gr., то она почти незаметна в клоне *Centaurea montana* L. и других высокостебельных растений, особенно если они к тому же обладают распростертыми смыкающимися прикорневыми розетками. Точно так же весьма относительна классификация корневищ по характеру нарастания, поскольку известно, что у многих растений симподиально нарастающие в ювенильном и виргинильном возрасте корневища становились моноподиальными при вступлении растений в репродуктивную фазу (Серебряков, 1962; Голубев, 1956).

Дополнительным признаком для более дробного деления корневишных растений была взята цикличность образования у них надземных побегов.

С 1932 по 1969 г. на питомниках Полярно-альпийского ботанического сада был испытан 231 вид корневишных геофитов, из них 51 вид имел эпигеегенные корневища и 180 — гипогеегенные. 116 видов имели побеги с моноциклическим типом развития и 115 — с ди- и полициклическим.

Мы приводим здесь обобщенные данные многолетних наблюдений Г.В.Головкиной за развитием наиболее характерных представителей перечисленных выше групп корневишных растений. Регулярные (два раза в неделю) фенологические наблюдения с недельными промерами высоты надземных побегов дали материал по динамике их роста и развития. Отдельные модельные экземпляры раскапывались в три срока в течение лета (в начале июня, в середине июля и в конце августа) для определения времени закладки гипокотильных придаточных почек и этапов развития из них гипогеегенных корневищ. Такие раскопки начиная с момента появления всходов проводились у 34 видов растений с гипогеегенными корневищами и у 8 видов растений с эпигеегенными корневищами.

Образование гипогеегенных корневищ

Centaurea mollis Waldst. et Kit. — Василек
мягкий

Всходы этого вида, как показали испытания двух его образцов — из Москвы и Горького, появляются на 10–15-й день после посева. У 11–14-дневных всходов наблюдаются первые настоящие листья. В первый год жизни на растениях образуется 14–15 листьев. Ветвление (по-

явление побегов II порядка из пазушных почек) отмечено лишь в конце вегетационного периода, в первой декаде августа. Около половины всех растений в первый год жизни переходят к стеблеванию. Ортротропные удлиненные побеги образуются за счет растяжения междоузлий прикорневой розетки, поэтому у растений, перешедших к стеблеванию, прикорневая розетка листьев отсутствует. Часть растений, образовавших такие побеги, доходит в тот же год до бутонизации и даже до цветения, как это наблюдалось у образца из Горького.

Корневая система однолетних сеянцев представлена обильно разветвленной мочкой корней, часть корней контрактильные. Главный корень отмирает уже к середине лета. Гипокотиль к осени оказывается втянутым в почву на 1-1,5 см.

Во второй год жизни надземная часть растения состоит из 1-9 ортротропных побегов, большинство из них удлиненные. Они возникают из пазушных почек нижних листьев побега прошлого года, а также из терминальной почки у тех особей, которые в первый год жизни оставались в стадии розетки. Около 40% всех побегов во второй год жизни переходят к бутонизации и цветению. Одновременно с надземными побегами из придаточных почек на втянутой в почву части гипокотилия формируются гипогейогенные корневища длиной до 25 см. Эти корневища иногда образуют к осени из своей терминальной почки ортротропный удлиненный надземный побег, как правило, вегетативный. Побег этот укореняется в своем основании. В других случаях терминальные почки корневища, достигнув поверхности почвы, остаются спящими до весны третьего года жизни.

Третий год жизни характеризуется образованием дочерних парциальных кустов, подобных материнскому кусту второго года жизни. Парциальные кусты формируются в основном из побегов, появившихся из придаточных почек на подземной и надземной частях корневой шейки, реже из пазушных почек нижней части надземного побега прошлого года. Одновременно отмечается образование корневищ II порядка из почек на подземной части корневища I порядка. Они достигают 7-10 см длины и несут терминальную почку, которая, как правило, остается под землей до весны четвертого года жизни. В этот год корневища II порядка могут появиться уже из придаточных почек на корневых шейках побегов дочерних парциальных кустов, втянутых в землю контрактильными корнями к осени третьего года жизни.

Arnica sachalinensis A.Gr. - Арника сахалинская

Всходы этого вида при тепличном весеннем посеве появляются обычно через 25-30 дней. Развитие всходов, прослеженное на образце, выращенном из семян кировской репродукции, очень неравномерное, и эта неравномерность развития сохраняется в популяции на протяжении всего лета.

Надземные побеги, в большинстве своем удлиненные, к осени достигают 8 см высоты, лишь незначительная часть остается в розетках, состоящих из 6-8 листьев. Придаточные почки, закладывающиеся на гипокотиле, возникают сравнительно рано, в середине июня, когда растение имеет четыре пары настоящих листьев. Побеги, образующиеся в

тот же год из этих почек, а также из почек в пазухах листьев, функционально и морфологически дифференцированы. Самые ранние по отращиванию становятся ортротропными или диагеотропными с незначительной подземной частью. Число таких побегов обычно не превышает 2, к концу лета они догоняют по росту и развитию побег I порядка. Позже всех трогаются в рост почки, образующие подземные плагиотропные корневища. Чаще всего на растении образуется только одно такое корневище, достигающее к концу лета 6,5-15 см длины. Они состоят из 2-3 хорошо различимых междоузлий и терминальной почки, не выходящей на поверхность почвы. Корневая система материнского побега к осени достигает 10-12 см длины и состоит из хорошо развитой мочки корней без главного корня, который обычно отмирает к середине лета. Укоренение корневищ в первый год жизни не отмечено.

Развитие растений на второй год жизни начинается с образования удлиненных надземных ортротропных побегов из терминальных почек корневищ. Придаточные почки в основании побегов дают начало плагиотропным корневищам II порядка, рост которых начинается лишь на 2-3 недели позже начала отращивания этих побегов. Длина корневищ II порядка к осени второго года жизни нередко в 1,5-2 раза превышает длину корневищ I порядка. Они несут 5-8 чешуевидных листьев, и число их достигает 4-5 на один надземный побег. Образование корневищ II порядка наблюдалось в отдельных случаях также из почек, возникавших на самом корневище в его плагиотропной части, однако в отличие от описанного выше вида (*Centaurea mollis*) парциальных кустов здесь не наблюдалось.

Надземные побеги II порядка на второй год жизни растений переходят к цветению, достигая к началу цветения 45 см высоты. Материнские побеги, как правило, погибают в первый год жизни, оставаясь вегетативными, но связь дочерних побегов с основанием материнского побега через посредство корневищ сохраняется по крайней мере на протяжении трех лет. Столько же времени продолжает функционировать материнская корневая система.

В дальнейшем развитие и разрастание клона происходит по описанному выше типу. У близкого вида - арники длиннолистной (*A. longifolia* Eat.) - развитие годичных побегов идет сходным образом, однако если у описанного выше вида все надземные побеги начиная со второго года жизни развиваются по моноциклическому типу или имеют неполный цикл развития, то у арники длиннолистной могут наблюдаться как моно-, так и дициклические побеги.

Aster subintegerrimus Ostenf. et Resvoll - Астра цельнолистная

В отличие от описанных выше видов образование подземных плагиотропных побегов у этой астры начинается, как правило, не ранее третьего года жизни. В этот период растение представляет собой систему моноциклических ортротропных или диагеотропных побегов II порядка, сформировавшихся из придаточных почек в основании главной оси. Корневища образуются из пазушных и придаточных почек в нижней (приле-

гающей к земле) трети диагеотропных надземных побегов II и III порядков. К осени они достигают 15–17 см длины, этиолированы и несут в междоузлиях мелкие, но хорошо заметные простым глазом почки, прикрытые чешуевидными листьями. Обычно на одном годичном отрезке корневища насчитывается от 3 до 8 таких почек. В первый год жизни плагитропная часть корневища, как правило, не укореняется, реже немногочисленные корни возникают лишь в одном узле и при основании терминальной почки, которая к осени еще не выходит на поверхность. Ортотропный надземный побег, образующийся из этой почки на следующий год, обычно бывает вегетативным. Он дает начало новому парциальному кусту, в котором наряду с вегетативными появляются монодикие генеративные побеги. Отношение числа генеративных побегов к числу побегов с неполным циклом развития с каждым годом увеличивается, достигая максимума на 3–4-й год жизни парциального куста, после чего оно начинает снижаться. В этот период из придаточных почек в основании ортотропных побегов формируются 3–5 плагитропных корневищ, развивающихся по описанному выше типу.

Иногда формирования парциального куста не наблюдается, в этом случае сразу же после образования одиночного надземного ортотропного побега отмечается рост корневища следующего порядка из придаточной почки в основании этого побега.

Claytonia asarifolia A.Gr. - Кляйтония
копытнелистная

Наблюдения за развитием разновозрастного самосева растений, полученных из Ленинграда, показали, что корневища у этого вида образуются в первый год жизни сеянцев. В середине июля из пазушных почек нижних листьев розетки появляются плагитропные надземные побеги, сразу же приобретающие положительный геотропизм.

К осени их подземная часть достигает длины 8–10 см, терминальная почка выходит на поверхность почвы, формируя дочернюю розетку, однако укоренения корневищ и дочерних розеток в первый год жизни, как правило, не наблюдается.

Дочерние розетки начинают укореняться весной на второй год жизни растения. Одновременно происходит образование новых надземных и подземных плагитропных побегов. Первые образуются из пазушных почек средних листьев материнской розетки и нижних листьев дочерних розеток. Моноподиальность нарастания розеток обуславливает постоянное их увеличение за счет формирования новых листьев в течение 3–4 лет. Генеративные побеги возникают из пазушных почек следующих по высоте листьев. Новые подземные плагитропные побеги (корневища) образуются только в результате ветвления сформировавшихся ранее корневищ. Обилие почек на этих корневищах позволяет растению создать очень густую сеть переплетающихся корневищ разного порядка и очень быстро задерновать занятую территорию. Как подземные, так и надземные плагитропные побеги второго года жизни растения образуют к осени терминальную надземную розетку листьев.

В дальнейшем развитие всех элементов клона идет по описанному выше типу. В редких случаях корневища у старых растений образуются тем же путем, что и у однолетних сеянцев, т.е. из пазушных почек листьев розетки, а не корневища. В то же время образование корневищ и плагитропных надземных побегов может иногда задерживаться и происходить не ежегодно. Продолжительность такого латентного периода составляет 2–4 года.

Растения с эпигеогенными корневищами

Процесс формирования эпигеогенных корневищ был детально описан в условиях средней полосы Советского Союза для многих видов растений (Голубев, 1956, 1965; Серебряков и Серебрякова, 1965, и др.).

Анализируя описания такого рода для растений, имеющихся в коллекциях Сада (гравилат, медунга и др.), и сравнивая их с нашими наблюдениями, мы пришли к выводу, что этот процесс в наших условиях существенно не изменился. Приводим данные по формированию корневищ *Dracocephalum grandiflorum*, сведений о чем нам не встречалось ранее в литературе.

Dracocephalum grandiflorum L. -
Змееголовник крупноцветный

Наблюдения за развитием особей этого вида велись над взрослыми растениями, привезенными в 1934 г. с Алтая и выращенными из семян кировской репродукции.

Всходы при весеннем посеве в теплице появились на 14-й день. Первая пара настоящих листьев отмечена через 11 дней после появления всходов. На стадии трех пар листьев у 37-дневных сеянцев в пазухах семядолей закладываются первые почки. Первые почки в пазухах настоящих листьев закладываются почти на месяц позднее. Дальнейшее образование пазушных почек идет очень быстро, и за месяц до ухода растений под снег, т.е. в конце июля–в начале августа, почки были отмечены в основании почти всех листьев. К этому времени из пазушных почек семядолей и нижних листьев формируются побеги II порядка, обычно представляющие собой розетку из 2–4 листьев. К осени эти боковые розетки сравниваются по величине с главной розеткой, несущей 6–7 живых и 1–2 отмерших листа. Главный корень редуцирован и заменен системой боковых и придаточных корней, образующих густую мочку и достигающих в длину 15–17 см. Первое цветение у змееголовника наблюдается на 3–4-й год жизни. В этот период растения представляют собой систему дочерних розеток I–II порядков, соединенных с материнской.

Основания розеток, втянутые в почву контрактильными корнями, образуют эпигеогенное разветвленное укороченное корневище длиной 1.5–3 см. Величина плагитропной части корневища пятилетних растений не превышает 20 см. Эти цифры дают представление о низких темпах прироста корневищ у этого вида.

Замедленное по сравнению с гипогеевыми корневищами нарастание, по-видимому, является характерным для всех эпигеогенных корневищ.

С возрастом ветвление корневищ у змееголовника ослабляется, отмирание старых частей корневища приводит к партикуляции, в результате чего клон распадается на большое число самостоятельно существующих партикул. Одновременно подавляется формирование генеративных побегов: старые клоны, как правило, не цветут.

Анализируя приведенные выше данные по морфогенезу корневищных геофитов, следует прежде всего отметить, что тип растений с гипогеевыми корневищами распадается на две группы: группу растений, развитие корневищ которых идет с образованием промежуточных звеньев — парциальных кустов, и группу растений, таких кустов не образующих. Границы между этими двумя группами достаточно резкие, так как промежуточные формы, как правило, неустойчивы. Так, у растений, развитие которых в норме идет без образования парциальных кустов, отдельные случаи их возникновения отмечены как патологическое явление после преждевременной гибели одиночных дочерних побегов (*Arnica sachalinensis* A.Gr.).

В типичной схеме развития парциального куста можно отметить следующие закономерности. Обычно молодые кусты имеют наибольший процент побегов с неполным циклом развития. Относительное количество генеративных побегов увеличивается с возрастом куста. Вслед за максимумом обычно наблюдается снижение доли генеративных побегов в составе парциального куста, связанное, по-видимому, с его старением. Образование новых корневищ у таких кустов можно считать адаптивным процессом, способствующим продлению жизни стареющего клона.

Такой процесс описан выше у *Aster subintegerrimus* Ostenf. et Resvoll. У одних и тех же видов сеянцы образцов разного происхождения не одновременно переходят к образованию корневищ, причем некоторые не дают корневищ совсем. Такая закономерность отмечена Г.В.Головкиной на разных образцах горного василька *Centaurea montana* L.

На приведенных выше примерах можно проследить различную степень детерминирования почек, из которых формируются надземные побеги. Так, у растений *Centaurea mollis* W. et K. (рис.15) и *Arnica sachalinensis* A.Gr. (рис.16) подземное или надземное развитие побега определяется лишь положением почек на материнском побеге. У таких растений образование надземных ортотропных и диагеотропных побегов происходит аналогично образованию подземных плагиотропных побегов. Другие растения имеют большую специализацию почек возобновления.

На примере морфогенеза *Claytonia asarifolia* A.Gr. можно утверждать, что такими высокоспециализированными почками являются пазушные почки розеток у сеянцев начиная со второго года их жизни, которые дают только надземные вегетативные плагиотропные и генеративные ортотропные побеги, а также аксиллярные почки на корневищах, дающие начало исключительно таким же корневищам. Почки послед-

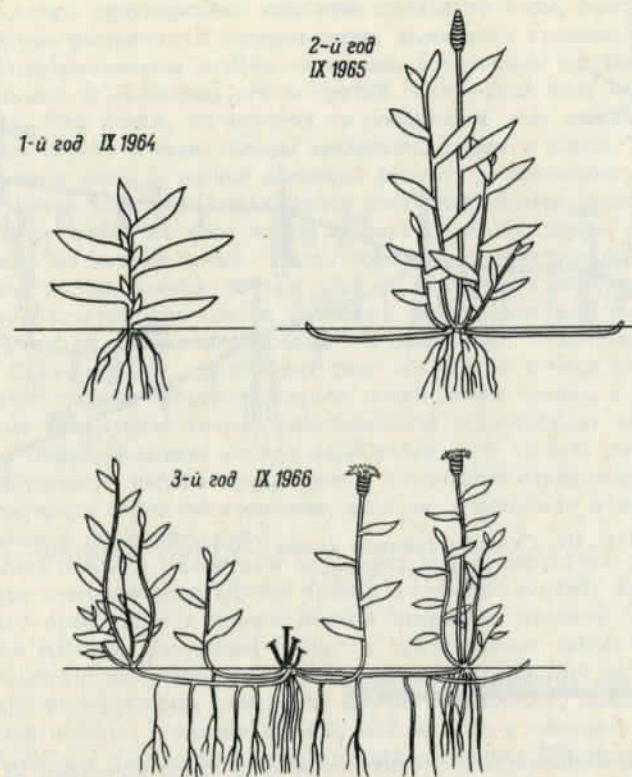


Рис.15. Схема развития клона *Centaurea mollis* Waldst. et Kit.

него типа образуются на корневищах *Convallaria majalis* L., *Polygonatum officinale* All. и ряда других растений, развитие которых было детально описано другими авторами (Голубев, 1956, и др.).

Из основных особенностей морфогенеза эпигеогенных корневищ нужно отметить прежде всего уменьшение с возрастом интенсивности ветвления. Сравнительно медленный рост, постепенное отмирание эпигеогенного корневища с базальной части с обособлением дочерних партикул являются основными слабыми сторонами этих растений, затрудняющими занятие ими новых площадей.

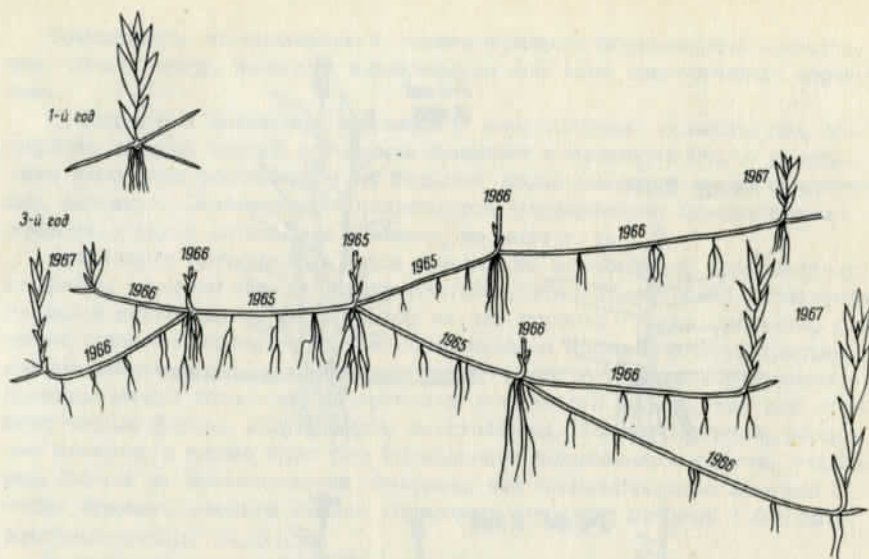


Рис.16. Схема развития клона *Arnica sachalinensis* A.Gr.

Морфогенез клубневых геофитов

В Полярно-альпийском ботаническом саду было испытано 22 вида клубневых геофитов. У большинства из них были стеблевые гипокотильные клубни — органы, в образовании которых принимает участие гипокотиль и зачастую также основание одного или нескольких крупных корней. Наибольшее количество клубневых геофитов относится к роду *Corydalis* Vent., и поэтому описание морфогенеза клубня у одного из видов этого рода, составленное по наблюдениям А.П. Гореловой, дает представление об общем характере роста и развития этого органа в условиях Севера.

Corydalis bracteata Pers. — Хохлатка крупноприцветниковая

Клубни этого вида хохлатки имеют шаровидную или реже удлиненную форму. Внутренние запасающие ткани окружены плотной многослойной, иногда шелушащейся оболочкой. В небольшом углублении на вершине клубня находятся почки возобновления.

Осенью клубень несет две зимующие почки. В одной из них, размером до 2,5 см, хорошо дифференцированной, к середине сентября бы-

вает полностью сформировано соцветие длиной до 1 см, каждый цветок имеет хорошо различимый околоцветник, тычинки с пыльниками и пестик. На редуцированном стебле сидят два зачаточных стеблевых листа и прицветники, в основании его — третий зачаточный лист и чешуевидные листья. Это почка, из которой на следующий год разовьется генеративный побег. Вторая почка, закладывающаяся в конце, а в особо благоприятные годы в первой половине августа в основании низовых листьев, имеет недифференцированный конус нарастания. Надземный генеративный побег из этой почки разовьется годом позже генеративного побега из первой почки. Таким образом, генеративный побег у этого вида закладывается за два года до цветения и внутрипочечное подземное развитие его длится 21 месяц, в то время как продолжительность жизни надземного побега не превышает 2–2,5 месяцев. Ростки *C. bracteata* пробивают снег обычно во второй половине мая. В этот период побеги из первой почки почти готовы к цветению, в то время как вторая почка возобновления по-прежнему не дифференцирована. Дифференциация конуса нарастания ее с обособлением зачатков генеративного побега приурочена к окончанию отмирания надземных частей растения после обсеменения, которое происходит в наших условиях обычно в середине июля.

В тесной связи с развитием зимующих почек находится формирование внутри материнского клубня тканей дочернего клубня. Заложение последнего происходит в период начала завядания цветков (начало июля). Ко времени заложения почки он представляет собой вертикальный удлинённый тяж, пересекающий клубень и доходящий до нижнего его конца. Формирование дочернего клубня происходит, по-видимому, и в зимний период, и ранней весной, потому что к моменту выхода растения из-под снега объем его составляет около 35% всего объема клубня. Постепенно ткани его продолжают увеличиваться в размерах, составляя к началу цветения 65% всего объема клубня, а к началу восковой спелости семян практически полностью замещают ткани материнского клубня.

Интересно, что у *C. bracteata* нет видимого перерыва в росте и развитии подземных органов. Если у *C. halleri* Willd. в условиях Подмосквы летом отмечен период, во время которого в течение около двух недель растение, находясь в состоянии покоя, полностью лишено корней (Трофимов, 1952), то у *C. bracteata* после отмирания надземной массы отмирает только часть корней, другая часть продолжает функционировать до конца вегетационного периода. С развитием в почке зачаточного соцветия (стадия дифференциации тычинок, пестика и покровных органов цветка) в основании клубня появляются молодые корни.

Учитывая этот факт, а также то, что дифференциация в зимующей почке идет непрерывно в течение всего года, можно сказать, что истинную эфемероидность проявляют в наших условиях лишь надземные побеги. В морфогенезе подземных органов она проявляется в значительно меньшей степени или не проявляется совсем.

Все разнообразие строения луковиц обычно сводят к нескольким типам, разделяемым по характеру сложения чешуй или их происхождению.

Соответственно происхождению чешуй луковицы делят (Василевская, 1939; Филимонова, 1959) на настоящие, сложенные из истинных чешуй, представляющих собой полностью метаморфизированные, обычно бесхлорофильные мясистые листья, и влагалищные, сложенные из влагалищных чешуй, образованных из мясистых оснований листьев. По характеру сложения чешуй луковицы делятся на туникатные (или концентрические), полутуникатные и имбрикатные (или черепитчатые). Туникатные луковицы сложены широкими, плотно охватывающими друг друга сомкнутыми чешуями, как бы вложенными одна в другую. Таковы они у луков (*Allium* L.), тюльпанов (*Tulipa* L.) и др. В полутуникатных луковицах чешуи не срастаются краями и неполностью охватывают предыдущую чешую (например, луковицы некоторых видов рода *Fritillaria* L.). Иногда встречаются луковицы, составленные чешуями обоих видов (*Galanthus* L.). У имбрикатных луковиц чешуи более узкие, прикрывающие лишь часть соседней чешуи или только соприкасающиеся друг с другом (например, у лилий). Расположение чешуй в этих луковицах обычно более рыхлое, чем в луковицах первых двух типов. Между основными типами луковиц имеется ряд переходов.

В Полярно-альпийском ботаническом саду было испытано около 100 видов растений с туникатными луковицами, 12 видов — с полутуникатными и 16 видов — с имбрикатными луковицами (Головкин, 1967).

Туникатные луковицы. Развитие растений с туникатными луковицами можно проследить на примерах развития Кандыка сибирского.

Erythronium sibiricum Kryl. — Кандык сибирский

Этот вид взят нами в качестве представителя растений с малочешуйчатыми туникатными луковицами. Среди этой группы луковиц встречается своеобразный тип заглубления почки возобновления путем формирования столонов, служащих также для размножения и удаления дочерней особи от материнской. Такой тип заглубления известен для тюльпанов (*Tulipa* L.), гусиного лука (*Gagea Salisb.*), кандыков (*Irmisch*, 1850; *Blodgett*, 1900; *Robertson*, 1906; *Hall*, 1932; *Янишевский*, 1934; *Серебряков*, 1952; *Бочанцева*, 1954, и др.).

При прорастании семени кандыка сибирского длинный связник семядоли выносит семя высоко над поверхностью почвы. Влагалище семядоли почти не выражено. Главный корень функционирует в течение всего первого вегетационного периода, достигая длины 2,5–3 см. Придаточных корней не образуется, как не образуется и настоящих листьев, функции зеленого листа целиком выполняет уплощенная семядоля, достигающая 10 см длины и отмирающая приблизительно через месяц после прорастания семени. Точка роста, находящаяся в основании семя-

доли, смещается в сторону и оказывается заключенной в нижней части трубковидного выроста — столона, который начинает рост через несколько дней после прорастания семени. В нижней части столона формируется единственная чешуя луковицы следующего года, в основании которой закладывается почка возобновления. Верхняя часть столона, не заполненная запасными веществами, часто остается полой.

Столон в первый год жизни может достигать 5 см. Почка возобновления взрослого растения закладывается за 2 года до цветения. Место возникновения ее тесно связано с особенностями строения генеративного побега: он обычно состоит из 2 листьев, сросшихся влагалищами с цветоносным стеблем вплоть до основания листовых пластинок. Таким образом, внешне побег напоминает цветоносный стебель со стеблевыми листьями. Однако истинная природа этих низовых по происхождению листьев становится ясной при изучении разреза луковицы (рис.15), где места срастания хорошо видны. Такое строение обусловило закладку замещающей луковицы не в основании стебля или в пазухе листа, а в основании всей группы сросшихся органов. В первую весну своего существования она состоит из одной чешуи, в большей своей части сросшейся с побегом текущего года, и зачатка первого листа. Общая ее длина составляет 1–1,5 см. К осени года, предшествующего цветению, луковица полностью сформирована, состоит из одной чешуи, сросшейся с остатком побега текущего года (рис.17). В ней находится побег будущего года, состоящий из 2 листьев и цветоноса с цветком, в котором хорошо различимы все части: околоцветник, тычинки и пестик. За зиму к моменту выхода растений из-под снега все части цветка достигают почти нормальных размеров.

При отмирании материнской луковицы от нее, так же как у корневишных луков, остается донце, которое в свою очередь сидит на донце отмершей луковицы предыдущего года, и т.д. Дочерние луковицы *E.sibiricum* возникают на таких „корневищах“, состоящих из 1–6 оснований луковиц предшествовавших лет, и, следовательно, такое „корневище“ может существовать соответственно от 1 до 6 лет.

Придаточные почки могут возникать также на наружной чешуе в ее основании или в очень редких случаях даже на верхнем ее конце. Образование дочерних луковиц иногда наблюдается уже у трехлетних луковиц, еще не вышедших из виргинильного периода. Кандык размножа-

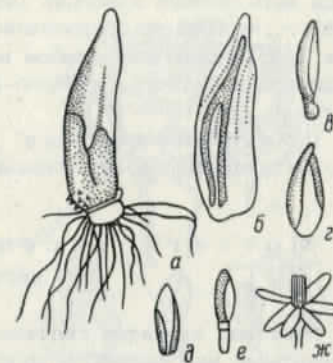


Рис.17. Луковица *Erythronium sibiricum* Kryl. осенью 1961 г.

а — общий вид луковицы, б — разрез, в — общий вид побега 1962 г. с почкой возобновления 1963 г., г-д — листья побега 1962 г., е — бутон, ж — цветок.

ется вегетативно довольно медленно. Так, у луковиц, рассаженных в 1955 г., в 1962 г. образовались гнезда лишь из 2-4 луковиц. З.И.Лучник (1951) отметила слабое вегетативное размножение в природе и обильное в культуре в Горно-Алтайске (до 10 луковиц в гнезде за 4 года).

Полутуникатные луковицы. Представителем геофитов с полутуникатными луковицами является мышинный гиацинт.

Muscari racemosum Mill. - Мышиный гиацинт кистевидный

Этот вид является типичным представителем растений с многочисленными влагалищными луковицами. Столоны, подобные столонам кандыков, у них отсутствуют, заглубление осуществляется главным образом под действием контактных корней. Прорастание семян у этого вида надземное. Проростки выносят семя над поверхностью почвы на сильно удлиненном связнике семядоли. В основании своем семядоля заметно утолщается, образуя влагалище семядоли с почкой возобновления внутри нее - прообраз будущей луковицы. Надземная часть проростков отмирает уже через 1-1.5 месяца после начала прорастания семян. Средняя дата начала отрастания ювенильных и взрослых растений мышинного гиацинта - 21 мая. Окрашенные в красноватый цвет листья *M. racemosum* пробивают снежный покров иногда за 5-7 дней до его схода. Цветение у растений этого вида впервые наблюдалось на четвертом году жизни, тогда же отмечено первое плодоношение.

Почка возобновления взрослых луковиц этого вида закладывается за 2 года до цветения. Весной, в год, предшествующий цветению, она состоит из зачатков 3 листьев. К осени этого года почка увеличивается в размерах в 8-10 раз и включает в себя, помимо одного пленчатого предлиста и 3 листьев, цветоносный стебель с соцветием, в котором цветки состоят из зачатков листочков околоцветника и тычинок. В год цветения к моменту выхода растений из-под снега генеративный побег увеличивается в 2-2.5 раза, а цветки в соцветии имеют все основные элементы (околоцветник, тычинки и пестик). Величина их, однако, приблизительно в 2.2 раза меньше величины распустившихся цветков. Дальнейший рост их происходит весной уже вне луковицы, над поверхностью почвы. Таким образом, ежегодный прирост луковицы составляет 3 полужамкнутые чешуи, представляющие собой мясистые основания листьев.

Имбрикатные луковицы. Одним из наиболее типичных представителей луковичных геофитов с настоящими имбрикатными луковицами является рябчик камчатский *Fritillaria kamschaticensis* Fisch. (рис.18). Этот вид принадлежит к древней секции (*Liliorhiza*), основная часть которой распространена на тихоокеанском побережье С.Америки (Beetle, 1944). Для видов этой секции характерна луковица с многочисленными мелкими, так называемыми "рисовидными" чешуями (rice-bulbs). Возможно, что такой тип луковицы был анцестральным в роде *Fritillaria* L.

Всходы этого вида рябчика имеют упрощенный связник семядоли, на котором семя выносится над поверхностью земли. В основании семядоли закладывается почка возобновления следующего года, которая уже через 1.5 месяца после прорастания семян состоит из 2 чешуй и недифференцированной дальше точки роста. На донце наряду с главным корнем, существующим весь первый вегетационный период, развивается придаточный контрактный корень, втягивающий сеянец в более глубокие слои почвы. У некоторых видов (*F. meleagris* L.) в первый год жизни сеянца контрактные корни не развиваются, в результате чего сеянцы их при грунтовом посеве гибнут от морозного выпирания чаще, чем сеянцы видов, способных к заглублению в первые же месяцы жизни. Первичный лист в первый год жизни сеянца ни у одного вида рябчика не развивается. В последующие годы начало отрастания наблюдается после схода снега (средняя дата 2 У1). Первое цветение у сеянцев отмечено на 9-й год.

Почка возобновления у луковицы камчатского рябчика закладывается осенью (обычно в сентябре) за 2 года до цветения. К весне следующего года она увеличивается в размерах примерно в три раза и состоит из зачатков 3 чешуй. К концу сентября в год, предшествующий цветению, в почке возобновления, увеличившейся по сравнению с весной в 4-5 раз, бывают сформированы зачатки всех чешуй замещающей луковицы следующего года и цветоносный стебель, несущий цветки с четко различимым околоцветником, тычинками и пестиком. За зиму перед цветением все части цветка увеличиваются в размерах в 3-5 раз, лишь немного отличаясь по величине от полностью сформированного цветка. Дальнейший рост и развитие частей цветка происходят над землей. Взрослая луковица этого вида составлена из чешуй тройного рода. Мелкие, округлые или удлиненные (так называемые "рисовидные") чешуи сидят на выростах донца в основании луковицы. Они отсутствуют у молодых луковиц, в то время как у взрослых луковиц их обычно насчитывается свыше 100. Ближе к основанию цветоносного стебля расположены более крупные немногочисленные зубовидные чешуи. Наконец, в основании цветоносного побега находятся пленчатые, часто удлиненные, островатые чешуи. Чешуи, по сути дела, являются чешуе-

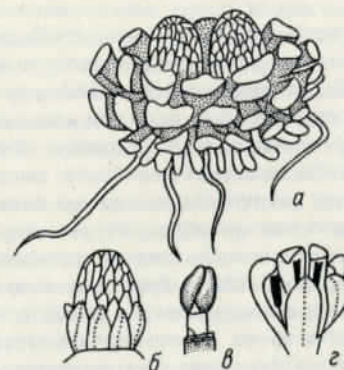


Рис.18. Луковица *Fritillaria kamschaticensis* Fisch. осенью 1961 г.

а - общий вид луковицы, б - общий вид почки возобновления 1962 г., в - цветоносный стебель 1962 г. с почкой возобновления 1963 г., г - цветок.

видными листьями чрезвычайно редуцированного столона, находящегося в основании почки возобновления будущего года. Этот стolon в зависимости от внешних условий может так и остаться в зачаточном состоянии, и тогда замещающая луковица будет прикреплена непосредственно к донцу материнской луковицы; либо стolon может тронуться в рост, и тогда замещающая луковица будет вынесена вверх, вниз или в сторону от материнской луковицы. Столоны *F.kamtschaticensis* в условиях Сада достигают 12–14 см длины и 0.7–1.0 см в диаметре. Они покрыты многочисленными пленчатыми прижатыми листьями, которые на конце столона образуют розетку, окружающую цветоносный стебель. Эти верхушечные листья постепенно образуют утолщения в основании, дающие начало чешуям новой луковицы. У взрослых чешуй новой луковицы, образовавшейся на конце столона, в верхней части долго сохраняются остатки пластинки пленчатого листа.

Рост столонов обычно начинается в середине июля, после окончания цветения генеративного побега материнской луковицы. Появление столонов обычно совпадает также с отмиранием корней у материнской луковицы. Рост столонов заканчивается к концу августа – началу сентября, когда начинается образование корней у сформировавшихся на концах столонов дочерних луковиц.

Эти корни существуют до второй половины июля следующего года, когда стolon и остаток материнской луковицы полностью отмирают и, таким образом, дочерняя луковица полностью обособляется. Новые корни у нее появляются так же как у всех луковиц, в начале сентября. Обычно у *F.kamtschaticensis* наблюдается один стolon, образовавшийся из верхушечной почки. Однако встречаются луковицы с 2 и даже 3 столонами. Такие столоны появляются из боковых придаточных почек и образуют на конце сравнительно небольшие луковицы, в дальнейшем выгоняющие только вегетативный надземный побег.

Образование столонов связано у рябчиков с неправильным (слишком мелким или слишком заглубленным) положением луковицы в почве. Столоны, помогающие заглублению поднятой морозным выпиранием луковицы, заменяют отсутствующие у взрослых растений контрактивные корни. У луковицы, поднятой морозным выпиранием на поверхность почвы и перевернутой вверх донцем, столоны растут вертикально вниз и на глубине 5–7 см загибаются, образуя уже нормально сидящую дочернюю луковицу, у которой дальнейший рост побега происходит вертикально или диагеотропно по направлению к поверхности почвы.

У *F.dagana* Turcz. обычно образуется 1, реже 2 столона, достигающих 6 см в длину и 0.3–0.4 см в диаметре. Столоны у луковиц *F.meleagris* L. нами не отмечены.

У более продолжительно живущих имбрикатных луковиц лилий (*Lilium* L.) столонов не образуется, а сами луковицы представляют собой совокупность чешуй нескольких (до 9) годовичных приростов.

Морфогенез корнеотпрысковых растений

Все растения, у которых в условиях Полярно-альпийского ботанического сада наблюдалось образование корневых отпрысков, можно, согласно существующей системе (В.Раух, 1937, по Серебрякову, 1952), разбить на две группы: облигатно корнеотпрысковые, т.е. дающие корневые отпрыски независимо от состояния материнского куста, и факультативно корнеотпрысковые, у которых корневые отпрыски появляются лишь при существенном травмировании материнского куста, приводящем часто к его гибели, или при механическом обрыве, или отчленении участка корневой системы или отдельных корней. В состав каждой из перечисленных групп корнеотпрысковых растений входят виды, различающиеся по цикличности развития побегов корневых отпрысков.

Примером облигатного корнеотпрыскового растения с ди- и полициклическим типом побегов может служить живучка женовская *Ajuga genevensis* L. Образование корневых отпрысков у этого вида происходит уже на второй год жизни из адвентивных почек на горизонтальных корнях размножения. Эти корни достигают в условиях Хибин 50 см в длину при толщине 0.3–0.8 мм. Глубина залегания их в среднем 1–2 см под поверхностью почвы.

Растениям этого вида свойственно образование парциальных кустов из узлов кушения на корнях. Адвентивные почки в узле кушения возникают почти одновременно, в результате чего развитие надземных побегов из них идет в значительной степени синхронно. В этом заключается, на наш взгляд, главное отличие парциальных кустов корнеотпрысковых растений от парциальных кустов корневишных геофитов, в которых почти всегда можно выделить главную ось и несколько отстающие от нее в росте и развитии побеги более высоких порядков.

Сходным с *A.genevensis* образом развиваются корневые отпрыски у *Centaurea fischeri* Willd., *C.kotchyana* Heuff., *Senecio subalpinus* C.Koch, *Knautia arvensis* Coult., *Campanula aucheri* DC., *C.collina* A.DC., *C.elegans* Roem. et Schult., *C. glomerata* L.

Примером облигатного корнеотпрыскового растения с моноциклическими побегами может служить княженика *Rubus arcticus* L. Орто-тропные побеги у этого вида также образуются из адвентивных почек на горизонтальных корнях размножения, идущих на глубине 2–5 см под поверхностью почвы. На годичном отрезке подземной части побегов обычно насчитывается 3–4 чешуи. Надземная часть ортотропных побегов несет в своем основании 1–2 чешуевидных листа и 2–4 настоящих стеблевых листа.

Новые ортотропные побеги на следующий год закладывают почки в основании чешуй подземной части побега. Почки надземной части побега обычно остаются спящими или погибают. Такая специализация почек позволяет растению формировать парциальные кусты, оставаясь по существу геофитом и не превращаясь в хамефит.

Как и у корневишных геофитов, в сложении парциального куста у княженики принимают участие как моноциклические генеративные, так и вегетативные побеги с неполным циклом развития. Отдельный пар-

циальный куст обычно существует не менее трех лет. При этом подземная ортотропная часть его, как правило, одревесневает, так же как и участок корня размножения, на котором он расположен.

Аналогично идет развитие корневых отпрысков в условиях Хибин у *Chamaenerion latifolium* Th. Fries et Lange, *Mulgedium sibiricum* Less., *Linaria vulgaris* Mill., *Inula britannica* L.

Факультативная корнеотпрысковость наблюдается в наших условиях довольно редко. За 5 лет наблюдений (1964–1968 гг.) выявлено лишь 4 вида, обладающих способностью побегообразования такого рода: *Arnica longifolia* Eaton, *Ajuga reptans* L., *Centaurea montana* L., *Inula orientalis* Lam.

Следует отметить, что у слабозимостойких образцов *Ajuga reptans* L. размножение корневыми отпрысками является в наших условиях единственным эффективным видом вегетативного размножения и разрастания. Не обладая, как другие виды этого рода, достаточно подготовленными к перезимовке надземными органами (в большинстве своем они не успевают полностью сформировать плагиотропные надземные побеги и дочерние терминальные розетки), растения живучки ползучей могут существовать лишь в виде ежегодно сменяющейся вегетативной „корневой поросли“ в течение 2–3 лет. Следует, однако, отметить, что зимостойкие образцы этого вида (главным образом те, которые получены в виде живых растений, а не семенами) способны сохранять при перезимовке большую часть надземной массы.

Глава V

ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬ ЖИЗНИ ИНТРОДУЦИРОВАННЫХ ТРАВЯНИСТЫХ МНОГОЛЕТНИКОВ И ИХ ОРГАНОВ

Продолжительность жизни интродуцированных растений является одним из признаков, характеризующих не только их жизнеспособность, их устойчивость к воздействию неблагоприятных условий. Это также показатель эффективности и возможной продолжительности использования опытных растений в производственных посадках.

При определении возраста многолетних растений интродуктор сталкивается с целым рядом трудностей. Зачастую оказывается невозможным определить действительный возраст особи в связи с тем, что у травянистых растений органы, несущие почки возобновления, в большей или меньшей степени подвержены, с одной стороны, нарастанию за счет деятельности одной или нескольких точек роста; с другой стороны, — отмиранию многолетних частей (Работнов, 1947; Серебряков, 1950, и др.). В результате при анализе особи лишь мы имеем современную часть ее, состоящую из функционирующих в настоящий момент органов и не успевших еще разложиться отмерших тканей. В этом случае мы можем судить о возрасте особи лишь по году всходов при грунтовом посеве или высадке рассады, если они известны.

Если у растений отмечен самосев, то, принимая продолжительность жизни микропопуляции (образца) за возраст каждого компонента этой популяции, мы рискуем зависеть истинные цифры, поскольку не исключено, что здесь мы имеем дело не с исходными растениями, высаженными первоначально на делянке, а с потомством их первой и последующих генераций, постепенно заместившим родительские особи (Головкин, 1961).

Из-за малочисленности данных о продолжительности жизни интродуцированных растений в естественных местообитаниях часто не представляется возможным судить об изменении их долголетия при переносе в культуру на Север.

Н.А. Аврорин (1956) отмечал, что орлики клейкий (*Aquilegia glandulosa* Fisch.) и сибирский (*A. sibirica* Lam.), фиалка алтайская (*Viola altaica* Ker-Gawl.), мак голостебельный (*Pa-*

paver nudicaule L.), медуница мягкопушистая (*Pulmonaria mollissima* Kern.), купавка азиатская (*Trollius asiaticus* L.) и шпорник редкоцветный (*Delphinium laxiflorum* DC.) в Полярно-альпийском ботаническом саду живут в 2-3 раза дольше, чем растения этих же видов, культивируемые в условиях Горно-Алтайска (Лучник, 1951) и Ленинграда (Гладкий и Тавлинова, 1951). На основании этого Н.А.Аврорин сделал вывод, что, как правило, "перенос растений севернее их родины и выше в горы повышает продолжительность их жизни, а перенос южнее и ниже — снижает ее" (Аврорин, 1956, стр.218). Это, по сути дела, является подтверждением одного из "законов Шюбелера", о котором будет сказано ниже.

Сходные выводы были сделаны ранее для переселяемых в горы растений Кингиссером (Kangisser, 1907). Считавшиеся классическими опыты Боннье (Bonnier, 1890, 1920) по пересадке растений в Пиренеях и Альпах показали, что равнинные однолетники при пересадке их в альпийский пояс превращались там в многолетники, изменяясь соответственно не только морфологически, но и физиологически. Этот автор наблюдал у пересаженных растений при подготовке к перезимовке не только заложение зимующих почек, но и миграцию запасных питательных веществ из надземных в прикорневые, часто подземные части стеблей. Аналогичные результаты дали опыты Кернера по пересадкам растений в Тирольских Альпах (Кернер, 1903).

При пересадке некоторых альпийских многолетников вниз на равнину происходит обратное явление: превращение их в однолетники, как это было показано на примере *Cerastium szowitsii* Boiss. в Армении (Казарян, 1952; Чубарян, 1957). Горные растения Юго-Осетии уменьшили продолжительность жизни при выращивании в равнинных условиях Кирова (Бурова, 1965).

Если проанализировать результаты, полученные Боннье и Кернером, то окажется, что подавляющее большинство взятых ими для экспериментов видов по своей природе не являются строгими, облигатными однолетниками, а имеют двулетние (*Echium vulgare* L., *Calamintha acinos* Clairv.), а также мало- и многолетние (*Poa annua* L., *Linum alpinum* L., *Arenaria serpillifolia* L., *Senecio neb-rodensis* DC., *S.vulgaris* L., *Ajuga chamaepitys* Schreb., *Herniaria glabra* L., *Viola tricolor* L., *Cardamine hirsuta* L., *Medicago lupulina* L.) формы (Hegi, 1908-1931). Исключение составил лишь один вид — *Senecio viscosus* L. По-видимому, в отношении опытов этих двух авторов мы можем говорить, что здесь имеет место не превращение однолетников в многолетники, а, вероятнее всего, элиминирование в условиях высокогорий естественных одно- и малолетних форм из гетерогенного материала, взятого для эксперимента. На это указывает А.П.Хохряков (1969), констатируя необратимость эволюционного процесса перехода от многолетников к однолетникам.

Большинство исследователей, работавших с интродуцированными травянистыми растениями, считают, что условия культуры приводят к ускорению темпов развития выращиваемых растений по сравнению с особями того же вида в дикой природе. Ускорение происходит главным обра-

зом на виргинильном этапе. Впервые на это было указано Ирмишем (Irmisch, 1851) и затем подтверждено рядом авторов (Левитин, 1953; Ворошилов, 1960, и др.).

Так, Е.С.Бородин (1965) при параллельных посадках памирских растений в Ташкенте и в Ленинграде наблюдал резкое сокращение у них ювенильного периода. В его опытах у *Clinelymus nutans* Nevski, зацветающего в природных условиях на 2-3-й год после всходов, в Ташкенте появление цветков отмечалось на первом году жизни не только на главной оси, но и на осях II и III порядков. Период формирования взрослой луковицы, который у семянцев среднеазиатских тюльпанов в природе длится 9-15 лет и более, сокращается в условиях культуры в Азербайджане до 3-4 лет, в Харькове — до 4-5 лет (Левитин, 1953). В литературе имеется целый ряд данных, говорящих о том, что отдельные переселенные на Север южные растения сокращают продолжительность жизни, нередко превращаясь в однолетники и двулетники. Так, в условиях Черноморского побережья Кавказа часть однолетних сорняков представляет собой изменившиеся в новых условиях многолетники тропического и субтропического происхождения (Гайдамакин, 1936).

Свойство подобных факультативных многолетников проходить при благоприятных условиях выращивания полный цикл развития в год посева широко используется в практике растениеводства. Достаточно вспомнить хорошо известные декоративные растения *Antirrhinum majus* L., *Nicotiana affinis* Moore, а из овощных — томаты и красный перец (*Capsicum annuum* L.). Последний у себя на родине развивается как кустарник высотой до 2.4 м (Bailey a.Bailey, 1949). Все эти растения имеют одну общую морфологическую черту: они представляют собой систему сменяющих друг друга монокарпических моноциклических побегов, у которых прикорневая розетка листьев отсутствует. В коллекциях Полярно-альпийского ботанического сада в 1969 г. имелось 108 образцов 107 видов растений, возраст которых превышал 30 лет. Отсутствие за этот период самосева растений давало возможность определить их точный возраст, поскольку годы посева, всходов и высадки на питомники этих образцов были известны. Среди них такие высокодекоративные растения, как *Paeonia anomala* L., *Lilium dahuricum* Ker-Gawl., *Anemone sylvestris* L.

Было проведено сравнение имеющихся в нашем распоряжении немногочисленных литературных данных о долголетию клонов различных растений в природе и в культуре с аналогичными данными для тех же видов, полученными на питомниках Полярно-альпийского ботанического сада. Эти данные представлены в табл.20 и 21. Анализ данных таблиц не позволяет считать универсальным вывод об увеличении продолжительности жизни травянистых растений при интродукции их на Север.

Наряду с этим мы имели ряд данных, показывающих, что при интродукции травянистых многолетников на Север наблюдается превращение их в однолетники и малолетники, т.е. сокращение продолжительности их жизни. Сравнение семенных каталогов ботанических садов Рима и Стокгольма (*Delectus sporarum*, 1969; *Index sporarum*, 1969), двух из немногих ботанических садов, указывающих жизненные

Продолжительность жизни интродуцированных в Хибинь многолетних растений в культуре в Полярно-альпийском Ботаническом саду

Вид	Продолжительность жизни (годы)			Место выращивания	Литературный источник
	в Полярно-альпийском ботаническом саду	в других районах			
<i>Aconium napellus</i> L.	29 ¹	Не менее 15		Германия	Гофман, 1878 (по Работнову, 1947)
<i>Aquilegia glandulosa</i> Fisch. .	35	2-3		США	1900
<i>A. vulgaris</i> L.	19	5-8		Москва	Игнатьева, 1965 ⁶
<i>Arnica montana</i> L.	36 ¹	Не менее 18		Германия	Гофман, 1878 (по Работнову, 1947)
<i>Aster alpinus</i> L.	24 ¹	Не менее 25		"	То же
<i>Coronilla varia</i> L.	1	10-14		Германия	Гофман, 1878 (по Серебрякову, 1952)
<i>Corydalis cava</i> Schwgg.	2-4	20-25		"	То же
<i>Cypripedium calceolus</i> L. . . .	1	20-25		"	"
<i>Delphinium cultorum hort.</i>	29	5-7		Москва	Игнатьева, 1960
<i>Lilium martagon</i> L.	35*	Не менее 22		Германия	Гофман, 1878 (по Работнову, 1947)
<i>Lolium perenne</i> L.	1	3-4		"	Дмитриев, 1948
<i>Lupinus polyphyllus</i> Lindl. . . .	10	1-7		Москва	Игнатьева, 1958

Таблица 20 (продолжение)

Вид	Продолжительность жизни (годы)			Место выращивания	Литературный источник
	в Полярно-альпийском ботаническом саду	в других районах			
<i>Papaver orientale</i> L.	19*	8-10		Москва	Игнатьева, 1961a
<i>Pyrethrum roseum</i> M.B.	26*	5-8		"	" 1961b
<i>Scilla sibirica</i> Andr.	35*	Свыше 60		Тарту	Картус, 1962

* Растение существует до настоящего времени на питомниках сада.

формы коллекционных растений, дает весьма интересные, на наш взгляд, результаты.

Из 34 общих для этих садов видов травянистых растений 28 изменяют в Стокгольме продолжительность своей жизни в сторону сокращения ее. В частности, 12 видов, отмеченных в Риме как многолетники, в Стокгольме выращиваются только как однолетники, 4 — как двулетники. 8 видов, развивающихся в Риме как двулетники, в Стокгольме являются однолетниками. 4 вида полукустарников на севере стали многолетними травянистыми растениями.

В нашем саду аналогичную тенденцию к однолетности проявляли как отдельные экземпляры многолетников, так и целые их популяции (коллекционные образцы). Так, за 30 лет (с 1937 по 1967 г.) отмечено 118 образцов 103 видов травянистых двулетних и многолетних растений с ускоренным развитием, дошедших в первый год жизни до цветения, но не сформировавших зимующих почек. Это составляет свыше 4% всех испытанных за это время растений (Головкин, 1966).

По данным В.И.Душечкина (1962), работавшего с тимopheевкой и овсяницей луговой в условиях Хибинь, образцы более южного происхождения проявляли

Продолжительность жизни растений в природе и в культуре
в Полярно-альпийском ботаническом саду в Хибинах

Вид	Продолжительность жизни (годы)		Литературный источник
	в Полярно- альпийском ботаническом саду	в природе	
<i>Achyrophorus maculatus</i> Scop.	19	Не менее 40	Работнов, 1946
<i>Anemone fasciculata</i> L.	21	Не менее 30	То же
<i>A. nemorosa</i> L.	35	Не менее 70-150	Серебряков, 1952
<i>Betonica grandiflora</i> Willd.	28	Не менее 40	Работнов, 1946
<i>Cephalaria gigantea</i> Bobr.	19	25-30	То же
<i>Gentiana lutea</i> L.	21	Не менее 43	Schroeter и др., 1926
<i>Inula orientalis</i> Lam.	21	50-60	Osterwalder, 1918
<i>Polygonatum officinale</i> All.	30	Не менее 40	Работнов, 1946
<i>Pulmonaria obscura</i> Dumort.	35	Не менее 15-17*	Серебряков, 1952
<i>Sanguisorba officinalis</i> L.	32*	Не менее 4-6**	То же
<i>Veratrum lobelianum</i> Bernh.	35	Не менее 40	Работнов, 1946
	33	Не менее 25-30	Серебряков, 1952

* Растение существует до настоящего времени в питомниках Сада.

** Определения возраста сделаны по живым частям растений.

енденцию к монокарпичности вообще и однолетности в частности в большей степени, чем образцы северного происхождения.

Е.Ф.Винниченко (1959), работая с клеверами в условиях Карелии, приходит к выводу, что причиной быстрого изреживания и отмирания их является гетерогенность популяций и, в частности, высокий процент в них яровых форм, выпадающих после цветения в первый год жизни.

Возможный путь возникновения таких „псевдооднолетников“ намечает Г.В.Головкина (1967), работавшая с *Centaurea montana* L. Она отмечает, что первым этапом превращения многолетнего травянистого растения с ди- и полициклическими побегами в однолетник является смена цикличности развития побегов. При этом редуцируется или пропадает фаза розетки, в результате чего побеги становятся моноциклическими. Это явление обратимое и зависит почти исключительно от метеорологических условий. Помещенные в теплицу растения *C. montana* снова образовывали побеги с дициклическим типом развития. Явление увеличения яровости побегов травянистых растений с продвижением на север было отмечено ранее Е.И.Лапшиной (1928) при сравнении морфологии северных и южных образцов целого ряда видов. Выпадение одной из фаз развития, в данном случае розеточной фазы, является характерным случаем аббревиации – сокращения цикла развития побега (Тахтаджян, 1964).

А.К.Ефейкин (1955), выращивая растения малолетнего монокарпика *Nicotiana rustica* L. в условиях лаборатории, добился того, что они ежегодно плодоносили в течение 5 лет. Такое изменение периодичности цветения и плодоношения, по мнению автора, свидетельствует о том, что монокарпичность является вторичным явлением и возникла как приспособление к пониженным температурам.

Ускорение развития, вызванное сменой цикличности, особенно заметно у более молодых возрастных групп, в частности у однолетних сеянцев, которые могут перейти к цветению уже на первом году жизни. В случае, когда цветение приходится на конец вегетационного периода, оно может явиться причиной неподготовленности растений к перезимовке и гибели их в первую же зиму. Такая тенденция к сокращению продолжительности жизни и элиминации однолетних форм для растений, вводимых в культуру в других районах, отмечена Б.М.Козо-Полянским (1945), А.И.Купцовым (1952) и другими авторами.

У растений различных жизненных форм тенденция к однолетности выражена различно. Наибольший процент дошедших до цветения или до плодоношения и погибших в первый год жизни многолетников в условиях Полярно-альпийского ботанического сада приходится на долю хамеритов (22.2% от общего числа видов, дошедших до цветения), эпикотильных гемикриптофитов (16.3%), корневишных геофитов (7.8%) и розеточных гемикриптофитов (5.8%). Возникшие таким путем однолетние формы совершенно отсутствуют у луковичных геофитов.

Отдельно следует остановиться на продолжительности жизни однолетних растений. По данным Г.Н.Андреева (1963), у некоторых туркменских однолетников (*Aegilops triuncialis* L., *Bromus macrostachys* Desf., *Hordeum leporinum* L.) при выращивании их в Полярно-альпийском ботаническом саду появились двулетние формы. Та-

кое явление автор рассматривает как еще одно подтверждение выводов И.К. Печерского (1921), В.В. Никитина (1957) и других об относительности деления растений на однолетники и многолетники. В связи с этим уместно упомянуть детальные исследования Л.Е. Марковой (1966) по выращиванию среднеазиатских эфемеров на богаре и на поливе, которые показали, что в неблагоприятные по метеорологическим условиям годы на богаре из растительного покрова большинства пустынь выпадают биологические озимые виды, составляющие основную массу так называемых эфемеров. Автор считает, что признак озимости у эфемеров является основным, а признак яровости — вторичным. Таким образом, мы видим, что возникновение двулетних и в очень редких случаях многолетних форм у однолетников в неблагоприятных условиях есть рекапитуляция — повторение в процессе развития стадий онтогенеза предковых форм (Тахтаджян, 1943), по-видимому закрепленных в рещесивной форме в генотипе растения. Вызвана она своего рода травмой, своеобразной встряской, которую испытывает большинство растений при переселении в новые для них условия существования.

Вопрос о продолжительности жизни отдельных органов растений мало освещен в литературе. Сводки, обобщающие данные по этому вопросу, имеются у Молиша (Molisch, 1929), И.Г. Серебрякова (1952), Н.И. Дубровицкой (1957), однако в основном они касаются видов, которые не испытывались на Севере и поэтому не могут быть использованы для сравнения с нашими данными.

Живое растение представляет собой совокупность в различной степени дифференцированных и специализированных органов, и большой жизненный цикл его в свою очередь является совокупностью малых жизненных циклов отдельных органов. Как правило, общий возраст растений вычисляется на основе возраста составляющих это растение осевых органов. В свою очередь на продолжительность жизни длительно существующих надземных и подземных побегов влияет продолжительность жизни таких более эфемерных органов, как цветки, листья, корни. Поэтому данные о возрасте этих частей растения представляют определенную ценность для общей картины роста и темпов старения особи.

Продолжительность жизни листьев

Продолжительность жизни отдельных листьев определяет в конечном итоге число генераций листьев, возникающих в течение лета. Наличие перезимовавших листьев позволяет растению начать вегетацию сразу же после схода снега или в отдельных случаях под снегом.

Нами была определена в 1958, 1968 и 1969 гг. продолжительность жизни листьев у 27 видов интродуцированных многолетников. Для этого модельные листья в основании их маркировались полосками фольги, которые помогали отыскивать их среди густой листвы в течение всего вегетационного периода и после перезимовки. Зимующими являются, как правило, листья позднелетней и осенней генераций, лишь в отдельных случаях, как например у таких зимнезеленых растений, как бадан (*Bergenia* sp. div.), зимующими могут быть листья как осенней, так и весенней генераций.

У одной группы видов 70–90% всех перезимовавших листьев функционируют весь вегетационный период (свыше 90–100 дней), иногда перезимовывая вторично. Таковы *Soldanella montana* Mikan, *Heuchera pruhonitziana* hort., *Bergenia crassifolia* Fritsch, *Ajuga reptans* L., *Wulfenia carinthiaca* Jacq., *Pentstemon cobaea* Nutt.

У другой группы только 50–60% перезимовавших листьев функционируют вплоть до осенних заморозков, остальные листья живут не более 2–2,5 месяцев. Таковы *Saxifraga cotyledon* L., *Homogyne alpina* Cass., *Erigeron glabellus* Nutt., *Chamaepericlymenum canadense* Graebn., *Saxifraga pennsylvanica* L., *Campanula persicifolia* L.

В третьей группе перезимовавшие листья функционируют не более 2–2,5 месяцев. Сюда входят *Saxifraga rotundifolia* L. (30 дней), *Geum coccineum* Sieb. et Sm. (25 дней), *Potentilla grandiflora* L. (20 дней), *Ranunculus repens* L. (45 дней), *Potentilla montenegrina* Pant. (60–65 дней).

Следует отметить, что зачастую одни и те же растения в зависимости от метеорологических условий осени и зимы могут быть в один год полностью зимнезелеными, а в другой не иметь ни одного зимующего листа. Таковы, например, *Achillea millefolium* L., *Leucanthemum vulgare* Lam. и др. Растения с такого типа факультативной зимнезеленостью весьма обычны в коллекциях сада.

Листья весенней генерации, как правило, существуют не свыше 50 дней (*Taraxacum kok-saghyz* Rodin, *Rheum* sp. div. — 30 дней, *Erythronium sibiricum* Kryn., *Primula* sp. div., *Heracleum lehmannianum* Bunge — 40 дней, *Thermopsis caroliniana* Curt. — 50 дней). Однако у *Pedicularis incarnata* L. и *Allium strictum* Schrad. листья весенней генерации функционировали вплоть до осенних заморозков, т.е. свыше 90 дней. При этом листья лука постепенно подсыхали с концов, так что живыми к концу вегетационного периода оставались лишь нижние 2/3 листа. У многих растений листья весенней генерации постепенно отстают в росте от листьев, появившихся позднее. Такое явление отмечалось нами у *Rheum* sp. div., *Taraxacum kok-saghyz*, *Heracleum lehmannianum*, *Pedicularis incarnata*, *Ligularia calthaefolia*.

Продолжительность жизни отдельных цветков и соцветий

Продолжительность жизни отдельных цветков и соцветий наряду с общей продолжительностью цветения является важным показателем декоративных качеств растений. Летом 1969 г. нами были проведены наблюдения за сроками распускания и отцветания модельных цветков и соцветий у 11 видов интродуцированных растений на питомниках Полярно-альпийского ботанического сада. Результаты наблюдений представлены в табл. 22.

Отношение продолжительности цветения одного цветка к общей продолжительности цветения является показателем дружности распускания цветков.

Продолжительность цветения отдельных цветков и соцветий

Вид	Продолжительность цветения (в днях)		
	одиночного цветка или соцветия		всех цветков или соцветий одного растения
	на растении	в срезке	
<i>Aquilegia glandulosa</i> Fisch.	13	6-9	35
<i>Bellis perennis</i> L.	15	9	102
<i>Centaurea montana</i> L.	16	13-19	81
<i>Doronicum plantagineum</i> L.	12	66	-
<i>Erigeron multiradiatus</i> Benth.	35	7	63
<i>Leucanthemum vulgare</i> Lam.	39	25-32	52
<i>Paeonia anomala</i> L.	7	2-3	19
<i>Papaver nudicaule</i> L.	4	1-5	96
<i>P. orientale</i> L.	7	2-4	34
<i>Pyrethrum roseum</i> M.B.	23	6-11	49
<i>Trollius asiaticus</i> L.	7	6	19

У таких видов, как *Paeonia anomala* L., *Leucanthemum vulgare* Lam., *Erigeron multiradiatus* Benth. et Hook., эти две величины ближе всего подходят друг к другу, указывая на то, что общая продолжительность цветения представляет собой наложенные друг на друга сроки цветения генеративных побегов одной генерации, в то время как у *Bellis perennis* и *Papaver nudicaule* имеет место цветение на протяжении вегетационного периода побегов нескольких генераций. Такая неодновременность в зацветании приводит к растянутости общего периода цветения. Чрезмерная растянутость цветения, характерная для однолетников, обычно несвойственна интродуцированным многолетним травянистым растениям, поскольку такое ремонтантное цветение, как правило, истощает их и препятствует хорошей перезимовке.

Интересно, что в большинстве случаев продолжительность цветения отдельного цветка или соцветия на растении заметно больше продолжительности стояния его в срезке (Андреев, 1967).

Продолжительность жизни подземных побегов

Луковицы

Определение возраста травянистых растений различных жизненных форм, за исключением однолетников (терофитов), связано с различными трудностями. Прежде всего при наблюдениях в природе и в культуре исследователи часто имеют дело с разновозрастной популяцией, состоящей из материнских растений и их вегетативного и семенного потомства. Компонентами длительно существующей в благоприятных условиях популяции могут являться особи из самосева неоднократных репродукций и вегетативное потомство нескольких циклов размножения.

В культуре подопытная популяция (образец) остается одновозрастной лишь в первые годы своего существования после высадки в грунт рассады или появления всходов в случае грунтового посева. Разновозрастные особи появляются в ней с началом вегетативного размножения или с наступлением половозрелости, т.е. с приобретением способности к семенному возобновлению. При вегетативном размножении, если оно происходит путем единовременной партикуляции, одновозрастность обрзовавшихся особей, по-видимому, сохраняется.

Многие данные по продолжительности жизни луковичных растений, встречающиеся в литературе и не основанные на детальном анализе луковиц, относятся не к отдельным особям, а к популяциям описываемых видов. Таковы данные Гофмана (Hoffmann, 1878, цит. по Работнову, 1947) о существовании *Hyacinthus orientalis* L., *Lilium martagon* L., *Fritillaria imperialis* L. соответственно в течение 50, 22 и 20 лет и И.Л.Заливского (1955), у которого *Lilium hansonii* Leichtl. существовала в питомнике 30 лет. Хелвиг (Hellwig, 1957) описал в Польше 50-летние посадки *Narcissus*, *Leucojum*, *Fritillaria*, *Scilla*, *Lilium*.

Лишь некоторые авторы, изучавшие возраст луковиц по морфологическим признакам, дают достоверные сведения о долголетию отдельных особей луковичных геофитов. Так, З.П.Бочанцевой описан найденный в природе экземпляр тюльпана Борщева, живший не менее 45 лет (Бочанцева, 1956).

В целом все луковичные растения как с туникатными, так и имбрикатными луковицами могут быть условно разделены на две большие группы: группу, в которой материнская луковица существует, как правило, весьма короткий срок, полностью замещаясь за это время новой (так называемой замещающей) монокарпической луковицей, и группу, у луковиц которой первоначальные чешуи и донце существуют одновременно с молодыми чешуями на протяжении многих лет. Замещающая луковица, по сути дела, является клоновым потомством ряда поколений быстро обновляющихся, обычно малочешуйных луковиц. Таковы, например, луковицы *Tulipa*, *Erythronium*, *Gagea*, некоторых видов *Allium*, *Fritillaria* и др. Во второй группе чешуи луковиц долговечнее, растения в целом на протяжении своей жизни претерпевают редко более чем двух-трехкратное обновление. Таковы луковицы многих видов *Lilium*, *Muscari*, *Scilla* и др. У этих растений, лу-

ковицы которых, как правило, многочешуйные, возможно выявить если не общий, абсолютный возраст, то по крайней мере соотношение между возрастом существующих в данный момент чешуй. Наиболее старые чешуи располагаются по периферии луковицы, самые молодые заложены в почке возобновления. Для видов, особи которых цветут ежегодно, не трудно вычислить возраст каждой чешуи, исходя из ее положения по отношению к следам цветоносов прошлых лет, обычно хорошо просматривающимся в промежутках между чешуями. Для видов, цветущих нерегулярно, этот метод неприменим. В таком случае приходится учитывать величину среднегодового прироста луковицы, среднее число формирующихся ежегодно в почке возобновления чешуй. Зная общее количество чешуй в луковице, можно относительно точно установить ее возраст. Этот способ нельзя считать абсолютно надежным, поскольку величина годичного прироста, как показали наши наблюдения, заметно изменяется по годам даже у одной и той же луковицы.

Используя приведенную выше методику, мы установили максимальную продолжительность жизни чешуй для ряда видов луковичных растений из коллекции Полярно-альпийского ботанического сада:

Вид	Продолжительность жизни (годы)
<i>Allium obliquum</i> L.	2
<i>A. saxatile</i> M.B.	2
<i>A. senescens</i> L.	2
<i>A. victorialis</i> L.	2
<i>Fritillaria kamschatcensis</i> Fisch.	2
<i>F. meleagris</i> L.	2
<i>Galanthus caucasicus</i> Grossh.	3
<i>Lilium bulbiferum</i> L.	3
<i>L. cernuum</i> Kom.	3
<i>L. distichum</i> Nakai	4
<i>L. martagon</i> L.	4
<i>L. monadelphum</i> M.B.	4
<i>L. pulchellum</i> Fisch.	4
<i>L. sutchuenense</i> Franch.	2
<i>L. szovitsianum</i> Fisch. et Lall.	9
<i>L. tenuifolium</i> Fisch.	3
<i>Muscari racemosum</i> Mill.	5
<i>Ornithogalum schmalhauseni</i>	
Alb.	2

Из-за почти полного отсутствия данных о долголетию луковичных растений в природных местообитаниях не представляется возможным

судить об изменении продолжительности их жизни в культуре. Мы можем привести примеры длительно существующих в наших опытах популяций различных луковичных геофитов. Так, *Allium altaicum* Pall., *A. ledebourianum* Roem. et Schult., *A. schoenoprasum* L., *A. obliquum* L., *A. victorialis* L., привезенные в 1934 г. с Алтая, существуют до настоящего времени, т.е. в течение 35 лет, в питомниках сада. Здесь же можно видеть особи *Erythronium sibiricum* Kryl., *Gagea lutea* Ker-Gawl., *Fritillaria kamschatcensis* Fisch., *F. meleagris* L. такого же возраста, *Fritillaria dagana* Turcz., *Muscari racemosum* Mill., *Lilium szovitsianum* Fisch. et Lall., *Ornithogalum brachystachys* C.Koch, *Zygadenus sibiricus* A.Gr., растущие в коллекционных посадках 32-34 года.

Корневища и подземные столоны

Определение возраста подземных органов стеблевого происхождения у травянистых растений достаточно хорошо разработано методически (Работнов, 1946). Продолжительность жизни удлинённых корневищ обычно устанавливалась нами по годичным перетяжкам, рубцам от цветоносов прошлых лет (у ежегодно цветущих видов), числу листовых рубцов, ежегодно возникающих на растении. Труднее определить возраст укороченных подземных корневищ, листовые рубцы на которых чрезвычайно скудны и границы годичных приростов, как правило, не просматриваются. У эпигеогенных корневищ возраст обычно достаточно хорошо датируется по остаткам цветоносных стеблей, иногда — по годичным перетяжкам. Таким образом нами была определена продолжительность жизни корневищ *Geum coccineum* Sibth. et Sm. и *Potentilla purpurea* Hook. — до 8 лет, *Solidago compacta* Turcz. — 3 года, *Bellis perennis* L. — 2 года, *B. coerulescens* Coss. et Bal. — менее 5 лет, *Trollius asiaticus* L. — 3-5 лет, *Pyrethrum roseum* M.B. — 5-6 лет. Возраст надземных корневищ примул секции *Auricula* можно определять по листовым рубцам. Первичная розетка этих видов состоит обычно из 10 листьев, столько же листьев насчитывается во вторичной розетке. Таким образом, за годичный прирост мы принимаем отрезок, ограниченный 20 листовыми рубцами. Максимальный возраст живой части корневища ушастых примул в наших условиях может быть не менее 5-6 лет.

Таким же образом можно определить возраст корневищ *Arnica montana* L. У этого вида в наших условиях в розетках как вегетирующих, так и плодоносящих растений образуется обычно 6 листьев.

На корневище хорошо видны рубцы цветоносов прошлых лет, годичный прирост отграничен более темными кольцами. По нашим данным, корневища этого вида существуют не менее 5 лет.

Возраст гипогеогенных корневищ определяет продолжительность связи дочерних парциальных кустов с материнскими и в конечном итоге прочность образуемой растением дернины. Связь материнских и дочерних побегов *Arnica longifolia* Eaton и *A. sachalinensis* A.Gr. существует не менее 3 лет. Такой же срок существуют гипогеогенные

корневища *Hieracium aurantiacum* L. У *Valeriana officinalis* L. материнская розетка монокарпична. К осени каждая розетка образует 1-2 подземных столона длиной до 15 см с дочерними розетками, которые перезимовывают укорененными. Иногда на столоне между материнской и дочерней розетками возникает придаточная почка, не образующая розетки. В этом случае вблизи такой почки тоже формируются придаточные корни. Связь между розетками обычно прекращается весной следующего года; таким образом, продолжительность жизни столонов валерианы составляет 10-11 месяцев. В очень редких случаях корневая система материнской розетки функционирует на следующий год после отмирания генеративного стебля. Тогда дочерние розетки в течение 2 лет бывают связаны между собой столонами через посредство сохранившихся базальных частей материнской розетки. Столоны *Ajuga reptans* L., укоренившиеся и образовавшие на своих концах розетки, существуют в наших условиях не менее 2-3 лет.

Корни

Судить о продолжительности жизни корней гораздо труднее, чем о возрасте других частей растения. Общепринятой методики определения возраста корней в полевых условиях практически не существует, и разработка ее встречает целый ряд трудностей. Прежде всего регулярное извлечение одного и того же растения или его части из почвы, как правило, нарушает и угнетает корневую систему, дает искаженное представление о сроках закладки и отмирания корней. О возрасте корней можно лучше всего судить по некоторым косвенным признакам, такой способ и был нами применен для некоторых луковичных геофитов (Головкин, 1965). Он основан на том, что у некоторых луковичных, имеющих монокарпические луковицы, обновляющиеся раз в 2-3 года, образуется своеобразное корневище, примыкающее к базальной части луковицы и состоящее из обособившихся донцев луковиц предшествующих лет. Таковы виды рода *Erythronium* L., некоторые представители рода *Allium* L. и др. Эти корневища могут существовать в течение нескольких лет, имея собственные корни, фактически являющиеся корнями уже отмерших луковиц, и непосредственную связь с функционирующей луковицей. Возраст таких корневищ легко определить по границам донцев, следовательно, возраст корней под каждым донцем будет соответствовать возрасту донца, поскольку новых корней в старой части корневища, как правило, не возникает. Максимальный возраст корневищ такого рода может достигать у кандыка (*Erythronium sibiricum* Kryl.) 6 лет, у *Allium angulosum* L. - 4. Однако продолжительность жизни корней на этих корневищах гораздо меньше. Так, у луков она колеблется от одного года (*Allium oleraceum* L., *A. carinatum* L., *A. splendens* Willd.) до 3 лет (*A. angulosum* L., *A. atrosanguineum* Schrenk). Наиболее эфемерными в наших условиях оказались надлуковичные корни у лилий, которые существуют лишь в течение одного вегетационного периода или второй

его половины. У растущих столонов и луковиц кандыка и рябчиков (*Fritillaria kamschatscensis* Fisch., *F. dagana* Turcz.) ежегодно возникают две генерации корней, различающиеся как по срокам заложения, так и по продолжительности жизни. Первая генерация образуется весной на конце нового прироста столона и отмирает одновременно с отмиранием листьев, просуществовав 75-80 дней. Вторая генерация корней появляется через 10-15 дней после окончания вегетации и существует всю зиму, вплоть до начала весеннего роста нового столона, т.е. более 270 дней. Следует отметить, что у взрослых луковиц *F. dagana* корни начинают отмирать позднее, чем у молодых. Существует разница в продолжительности жизни корней у растений на разных стадиях развития. Так, у цветущих растений *F. meleagris* L. продолжительность жизни корней больше, чем у вегетирующих растений того же возраста. У взрослых, незаглубляющихся луковиц кандыка, как правило, имеется только одна генерация корней, существующая около двух лет.

Старение интродуцированных растений

Для характеристики темпов старения и отмирания растений важно оценить состояние популяций и особей наибольшего возраста. С этой целью нами были обследованы в 1969-1970 гг. образцы 97 видов растений, выращиваемых на питомниках Полярно-альпийского ботанического сада не менее 30 лет. По характеру своих возрастных изменений они могут быть разбиты на следующие 4 группы.

I группа. Визуально наблюдаемых признаков старения не отмечено. Растения не угнетены, ежегодно цветут и плодоносят, нормально раз-

Т а б л и ц а 23

Возрастные изменения растений различных жизненных форм

Жизненная форма	Группы возрастных изменений							
	I		II		III		IV	
	число видов	%	число видов	%	число видов	%	число видов	%
Розеточные гемикриптофиты	21	56.8	10	27.0	5	13.5	1	2.7
Эпикотильные гемикриптофиты	14	45.2	5	16.1	7	22.8	5	16.1
Луковичные геофиты	2	25.0	3	37.5	3	37.5	-	0.0
Корневишные геофиты	8	61.5	3	23.1	2	15.4	-	0.0
Хамефиты	5	62.5	1	12.5	1	12.5	1	12.5

растаются. Таковы, например, *Thalictrum angustifolium* L. – сеянец 1939 г. из Ленинграда, *Sanguisorba canadensis* L., полученная семенами в 1939 г. из Лексингтона, и др.

II группа. Развитие генеративных органов происходит нормально, растения регулярно цветут и плодоносят. Старение клона проявляется в выпревании центра дернины (образовании „ведьминых колец“), усилении партикуляции клона и т.п. В эту группу входят, например, *Poa ibérica* Fisch. et Mey., полученный живыми растениями в 1939 г. из Бакуриани, *Filipendula kamschatica* Maxim. – сеянец 1940 г. из Ленинграда и др.

III группа. Формирование генеративных органов заметно подавлено, цветение и плодоношение происходят нерегулярно. Растения при этом, однако, не испытывают большого угнетения, не только возобновляясь, но и разрастаясь вегетативно. Число почек возобновления может быть постоянным или даже слегка увеличиться. У бескорневишных растений закладываются и реализуются почки на каудексе. Сюда относятся, например, *Aconitum volubile* Pall., полученный живыми растениями в 1939 г. с Алтая, *Inula racemosa* Hook. – сеянец 1938 г. из Хельсинки – и др.

IV группа. Возобновление идет только за счет придаточных почек на корнях или небольшом участке, цветение отсутствует, зачастую даже нет ортотропных удлиненных побегов у тех видов, для которых они характерны. Виды, нормально образующие моноциклические безрозеточные побеги, здесь формируют только вегетативные розетки. Величина листьев с каждым годом уменьшается, число закладывающихся почек возобновления – тоже. Сильно проявляется морозное выпирание в связи со слабой деятельностью конкратильных корней. К этой группе относятся, например, некоторые образцы пионов: *Paeonia tenuifolia* L. – образец, полученный живыми растениями из Нальчика в 1938 г., *P. decora* Anders. – сеянец 1940 г. из Оттавы, *P. parodoxa* Anders. – того же возраста и происхождения, *Aconitum napellus* L. – сеянец 1939 г. из Каунаса и др.

При подсчете оказалось, что большинство (свыше 50% всех исследованных видов) относится к I группе, т.е. практически не обнаруживает признаков старения. Распределение различных жизненных форм растений по выделенным группам показано в табл. 23.

Из табл. 23 видно, что наиболее заметно старение клона проявляется у эпикотильных гемикриптофитов и луковичных геофитов, у которых в III и IV группы попадает соответственно 38,7 и 37,5% всех продолжительно живущих видов. По этим же признакам меньше всего проявляются возрастные изменения у розеточных гемикриптофитов и корневишных геофитов.

Все приведенные выше данные свидетельствуют о том, что в целом процессы старения у образцов переселенных на Север растений происходят замедленно.

Глава VI

ВЛИЯНИЕ ОСОБЕННОСТЕЙ ПОЛЯРНОГО ЛЕТА НА БИОЛОГИЮ ИНТРОДУЦИРОВАННЫХ РАСТЕНИЙ

Особенности северного лета накладывают характерный отпечаток на рост и развитие надземных и подземных органов интродуцированных растений. По-видимому, наибольший формативный эффект у них вызывает длинный полярный день, однако его влияние трудно вычленить из общего комплекса действующих факторов, поскольку обычная методика с применением фотопериодических камер вносит заметные изменения в температурный режим растений.

Нам хотелось бы остановиться здесь на действии летних заморозков, засухи и морозного выпирания, к которым весьма чувствительно подавляющее большинство интродуцентов.

Лето в Хибинах создает интродуцированным растениям своеобразную проверку на засухоустойчивость. Засухи в условиях Севера – явление довольно обычное. Одним из первых на засушливые периоды северного лета обратил внимание В. Соколовский (1905, цит. по Тихомирову, 1963), который писал, что такая засуха, „благодаря интенсивному солнечному свету может стать очень сильной и опасной“. Кольский полуостров не является исключением из этого правила, хотя континентальность его климата наименьшая из всех районов Крайнего Севера СССР. Упоминания о засушливых периодах Кольского лета встречаются в работах А. Г. Чечотт (1925), В. Ю. Фридолина (1936), С. А. Сажожиной (1938), Н. А. Аврорина (1956), В. В. Крюкова (1957) и др.

Среднедекадные показатели количества осадков распределяются в течение лет довольно равномерно с некоторым повышением в конце августа (табл. 24). Однако в отдельные годы количество осадков в последние декады июня и в начале июля резко снижается. Так, за последние 20 дней июня 1950 г. выпало лишь 1,7 мм осадков, с 10 июня по 10 июля 1953 г. – 6,2 мм, с 20 июня по 10 июля 1960 г. – 6,8 мм. Соответственно уменьшению количества осадков наблюдается падение относительной влажности. Среднедекадная относительная влажность первой декады июля 1960 г. была 46%, второй декады июня 1953 г. – 42%. Это самые низкие показатели за последние 20 лет.

Т а б л и ц а 24

Осадки и относительная влажность воздуха
в летние месяцы

Метеорологический фактор	Июнь (декады)			Июль (декады)			Август (декады)		
	1	II	III	1	II	III	1	II	III
Осадки (в мм)	28.9	24.0	34.7	31.5	31.4	34.8	29.3	30.0	46.0
Относительная влажность воздуха	63	59	66	69	68	72	76	77	81

Примечание. Количество осадков приведено по данным метеостанции Юкспор (среднее за 1950–1969 гг.), относительная влажность – по данным метеостанции Апатитовая гора (среднее за 1952–1962 гг.) и метеопоста Полярно-альпийского ботанического сада.

Т а б л и ц а 25

Число и продолжительность периодов с непрерывной засухливой погодой (с осадками меньше 0,1 мм за сутки) по метеостанции Апатиты (по Яковлеву, 1961)

Число периодов	Май		Июнь		Июль		Август		Сентябрь	
	5–10 дней	больше 10 дней	5–10 дней	больше 10 дней	5–10 дней	больше 10 дней	5–10 дней	больше 10 дней	5–10 дней	больше 10 дней
Среднее	0.7	0.2	0.9	0.3	1.1	0.2	0.6	0.4	0.6	0.1
Наибольшее	2	1	3	1	2	1	1	1	2	1

Такие засухливые периоды возникают при устойчивой антициклональной погоде и при наличии повышенного давления на высотах 3–5 км (Яковлев, 1959). Представление о повторяемости летних засухливых периодов в течение лета дает табл. 25.

Периодические засухи не могут не сказаться на росте и развитии растений, особенно тех, которые произрастают на легких по механическому составу почвах. Даже под пологом леса подвядают и сворачиваются листья черники и иван-чая (Аврорин, 1956), засыхают бутоны рябины, лесной герани (Фридолин, 1936). По нашим наблюдениям, теряют тургор и сворачивают листья такие местные растения, как *Ramischia secunda* Garcke и *Alchimilla murbeckiana* Bus. У последней поникают соцветия, а листья желтеют, после засухи часто не восстанавливают тургор и отмирают. Интродуцированные растения реагируют на изменения влажности воздуха и почвы по-разному. Наиболее часто наблюдается значительная потеря тургора, приводящая к необратимому увяданию и засыханию листьев или отдельных их частей. Сворачивание и подвядание листьев с последующим подсыханием краев их отмечено у *Allium altaicum* Pall., *A. victorialis* L., *Bergenia crassifolia* Fritsch, *Trollius chinensis* Bunge. У *Callianthemum angustifolium* Witašek, *Dodecatheon meadia* L., *Centaurea huetii* Boiss., *Primula elatior* Hill., *Veronica gentianoides* Vahl. и др. наблюдалось полное отмирание листьев. Засыхание листьев у *Allium altaicum* приводит к тому, что на растениях остается зеленой только одна цветочная стрелка.

Наряду с засыханием у некоторых растений, например у *Trifolium lupinaster* L., наблюдалось резкое уменьшение размеров листьев. У отдельных видов интродуцированных многолетников засуха вызывает преждевременное засыхание и опадение бутонов (*Anemone crinita* Juz., *Trollius altaicus* C.A.M., *T. asiaticus* L., *Viola altaica* Ker-Gawl.) и цветков (*Campanula alpina* Jacq., *Convallaria majalis* L., *Hyacinthella azurea* Chouard, *Polemonium coeruleum* L., *Potentilla atrosanguinea* Lodd.). У раскрывшихся цветков *Trollius* листочки околоцветника засохли и остались, не опадая, при плодах, которые также большей частью недоразвились. Полностью засыхают генеративные побеги *Gentiana glauca* Pall.

Отсутствие плодоношения, формирование неполноценных, шуплых невсхожих семян – одно из характерных последствий засухи. Оно особенно наглядно проявляется у *Dodecatheon meadia* L., *Geum coccineum* Sibth. et Sm., *Lathyrus frolovii* Rupr., *Matricaria tschichatschevii* Voss.

Засуха часто приводит и к подавлению роста ортотропных генеративных побегов. Так, у *Lilium umbellatum* Hort. генеративные побеги достигали в засуху 1969 г. лишь 8 см, в то время как в обычные годы их высота равна 20–25 см. В полтора раза против обычного уменьшился рост *L. dahuricum* Ker-Gawl. Почти сидячими оказались соцветия *Trifolium lupinaster* L. – растения, обычно достигающего высоты 40–45 см. Подавление цветения *Bergenia crassifolia* Fritsch в засухливый период лета 1969 г. привело к тому, что в заросли этого вида на площади 10 м² отмечено всего 5 соцветий, в то время как в обычные годы их насчитывается здесь несколько десятков.

Характерным результатом влияния засухи может служить появление у интродуцированных растений иной пигментации. Так, 80% всех листьев *Chamaepericlymenum canadense* Graebn. бывает окрашено в красноватый цвет. Краснеют в период засухи почти все листья *Scilla rosenii* C.Koch. Растения *Lamium album* L. в большинстве своем окрашиваются в буро-пурпурный цвет. Наблюдения показывают, что от летней засухи могут страдать в равной мере как растения весеннего и раннелетнего цветения (*Scilla rosenii* C.Koch, *Primula elatior* Hill, *Primula veris* Dom. и др.), так и растения среднелетнего (*Lathyrus frolovii* Rupr., *Trifolium lupinaster* L.) цветения, в то время как в средней полосе европейской части СССР подобные засухи сказываются в основном на ранневесенних растениях (Трофимов, 1949).

Следует отметить также, что на некоторые интродуцированные растения засуха может оказывать положительное влияние. Так, после засухи 1960 г. впервые дали зрелые семена растения *Fritillaria kamschatcensis* Fisch. и *Eryngium alpinum* L., существовавшие на питомниках сада много лет, но не завязывавшие семян или уходившие под снег с незрелыми семенами.

Летние заморозки — характерное явление в климате субарктических и арктических районов, к которому вынуждены адаптироваться как местные, так и интродуцированные растения. В районе, где расположен Полярно-альпийский ботанический сад, ни один день лета не гарантирован от заморозков. Представление о частоте летних заморозков дает табл. 26. Абсолютные минимумы, зарегистрированные в вегетационные периоды 1950–1968 гг., были следующими: в мае — 13,2° (1967), в июне — 4,9° (1962), в июле — 0,2° (1963), в августе — 3,5° (1966) и в сентябре — 7,7° (1968). Н.А.Аврорин (1956) упоминает о заморозке 20 VII 1936, когда температура упала до -2,9°.

Понижения температуры в летние месяцы часто сопровождаются снегопадами, во время которых питомники Полярно-альпийского ботанического сада покрываются слоем снега толщиной 10–15 см. Периодичность таких снегопадов показана в табл. 27. По наблюдениям Н.А.Аврориной (1956), летние заморозки и снегопады не оказывают заметного влияния на аборигенные растения. В.Д.Александрова (1959) отмечала, что продолжительные июльские и августовские заморозки 1956 г. на острове Б.Ляховский повредили только распусившиеся цветки полярного мака, в то время как остальные тундровые растения остались неповрежденными.

В то же время летние заморозки заметно влияют на ритм роста и развития интродуцированных растений. Они оттягивают сроки высадки в грунт рассады растений, что отрицательно сказывается на ее приживаемости и подготовке к перезимовке. Заморозки повреждают всходы растений, семена которых были посеяны в грунт под зиму; особенно опасно морозное выпирание, о чем подробнее сказано ниже. Наконец, летние заморозки нарушают цикличность сезонных процессов у взрослых растений.

Нами были отмечены повреждения, нанесенные летними заморозками экземплярам 69 видов интродуцированных травянистых растений.

Т а б л и ц а 26

Число дней с заморозками на высоте 2 м (по данным метеостанции Апатитовая гора и метеопоста Полярно-альпийского ботанического сада)

Годы	Месяцы					Сумма дней с заморозками
	май	июнь	июль	август	сентябрь	
1950	19	4	0	0	2	25
1951	30	6	0	0	10	46
1952	23	5	0	2	5	35
1953	21	0	0	0	15	36
1954	14	4	0	0	1	19
1955	21	6	0	0	3	30
1956	12	1	0	0	11	24
1957	19	1	0	0	10	30
1958	24	8	0	0	8	40
1959	17	2	0	0	7	26
1960	5	0	0	0	4	9
1961	21	0	0	0	6	27
1962	16	9	0	4	5	34
1963	9	5	1	0	6	21
1964	17	6	0	0	8	31
1965	28	5	0	0	7	40
1966	19	0	0	3	19	41
1967	21	5	0	1	8	35
1968	25	5	2	2	18	52
1969	28	8	0	0	10	46

Т а б л и ц а 27

Количество дней со снегом в течение вегетационного периода (по данным метеостанции Апатитовая гора)

Годы	Месяцы				
	май	июнь	июль	август	сентябрь
1948	9	5	1	1	6
1949	14	7	4	1	7
1950	14	4	0	0	0
1951	25	7	2	0	1
1952	14	2	0	0	5
1953	11	0	2	0	9

Таблица 27 (продолжение)

Годы	Месяцы				
	май	июнь	июль	август	сентябрь
1954	9	7	0	0	0
1955	17	12	0	1	5
1956	11	1	0	0	14
1957	16	4	0	0	11
1958	17	7	1	0	8
1959	13	2	0	0	12
1960	8	2	0	0	2
1961	11	0	0	0	8
1962	12	7	0	0	1

Наибольшие повреждения заморозки наносят цветущим или бутонизирующим особям (Борисова, 1965; Малышев, 1967, и др.), это подтверждается и нашими наблюдениями. На одном и том же растении листья на генеративных ортотропных побегах подмерзают чаще и больше, чем листья вегетативных прикорневых розеток. На вегетирующих экземплярах листья на удлинённых плагитропных побегах повреждаются сильнее, чем листья на укороченных побегах, как это можно наблюдать, например, у *Acaena glaucophylla* Bit. Некоторые растения целиком лишаются надземной массы, например *Rhodiola arctica* Boriss., *Ligularia calthaefolia* Maxim., и повторное отрастание после окончания заморозков происходит из придаточных покоящихся почек, что отрицательно сказывается на результатах последующей перезимовки. Интересно, что наряду с растениями позднелетнего цветения (*Veronica longifolia* L., *Delphinium caschmerianum* Royle) от заморозков страдают и такие ранневесенние растения, как *Scilla rosenii* C. Koch, *Corydalis bracteata* Pers., *Callianthemum angustifolium* Witašek, *Viola altaica* Ker-Gawl., *Soldanella alpina* L., которые обычно начинают отрастать еще под снегом, пробивая его первыми листьями и бутонами, а последний вид является классическим примером растений с подснежным развитием во многих работах по экологии (Braun-Blanquet, 1913; Поплавская, 1946, и др.).

У таких растений, как это убедительно показано Т.К. Горышиной (1968), наблюдается снижение температурных порогов процессов мобилизации и передвижения веществ лишь на начальных этапах вегетации; в остальные же периоды жизни холодостойкость их будет умеренной, т.е. будет мало отличаться от холодостойкости растений с иным ритмом развития. Повреждения вегетативных частей обычно не сказываются на дальнейшем развитии растений. Подмерзание генеративных побегов, вызывающее их полную или частичную гибель, зачастую приводит к повторному цветению за счет развития генеративных побегов из придаточных почек возобновления в основании отмершего побега или пазушных почек в основании листьев прикорневой розетки. В тех

случаях, когда генеративный побег подмерзает только в верхней его части, цветок или соцветие подламывается и повисает, что наблюдается, например, у высокорослых экземпляров *Ligularia sp. div.* Возобновление цветения может происходить за счет формирования побегов II порядка из пазушных почек стеблевых листьев на сохранившейся части побега. У отдельных растений (например, у *Primula elatior* Hill. v. *tatrica* Dom.) после заморозков наблюдалось обесцвечивание околоцветников.

У *Trollius ledebourii* Rchb. заморозки в конце мая 1960 г., доходившие до -7.8° , вызвали угнетение генеративных побегов, что привело к формированию цветков на побегах, которые были значительно ниже прикорневых листьев или равнялись им; в обычные годы цветоносные стебли были в 1.5–2 раза выше прикорневой розетки листьев; у *Allium atrosanguineum* Schrenk тот же заморозок вызвал отмирание бутонов на отдельных генеративных побегах. Это стимулировало их рост, и в июне такие стерильные побеги были гораздо выше плодущих и отличались от последних более светлой окраской. К концу лета эти различия сгладились.

Осенние заморозки в конце августа–первой половине сентября прекращают вегетацию и цветение не у всех интродуцированных растений; целый ряд видов продолжает цвести. Ниже приводится список таких растений, практически не потерявших своей декоративности после заморозков 18–19 сентября 1969 г., доходивших до -5.5° .

<i>Achillea millefolium</i> L.	<i>E. grandiflorus</i> Hook.
<i>Aconitum firmum</i> Rchb.	<i>E. speciosus</i> DC.
<i>A. pulcherrimum</i> Nakai	<i>Filipendula hexapetala</i>
<i>Aquilegia coerulea</i>	Gilib.
James	<i>Gentiana kurroo</i> Royle
<i>A. longissima</i> hort.	<i>G. septemfida</i> Pall.
<i>Bellis coerulescens</i> Coss.	<i>Minuartia caucasica</i>
et Bal.	Mattf.
<i>Campanula glomerata</i> L.	<i>Nepeta nervosa</i> Royle
<i>C. rhomboidalis</i> L.	<i>Papaver nudicaule</i> L.
<i>Delphinium caschmerianum</i>	<i>Sanguisorba canadensis</i>
Royle	L.
<i>Dianthus cartusianorum</i>	<i>Senecio adonidifolius</i>
L.	Lois.
<i>D. subacaulis</i> Vill.	<i>S. palmatus</i> Pall.
<i>Erigeron glabellus</i> Nutt.	<i>Tanacetum vulgare</i> L.
	<i>Thalictrum angustifolium</i> L.

У *Lupinus polyphyllus* Lindl. после заморозка -5.5° отмерли листья, цветки же повреждены не были. Многие растения, лишившись

своих цветков и плодов, сохранили неповрежденной декоративную листву, например *Thalictrum aquilegifolium* L., *Antennaria* sp. div., *Acaena* sp. div. и др.

Морозное выпирание (морозное „кипение“, вымораживание, выпучивание) – явление, наблюдаемое в различных по климатическим условиям районах. Оно отмечено для Скандинавии (Tamm, 1930–1931; Иванова, Копосов, 1937), Большеземельской тундры (Игнатенко, Норин, 1969), Прибалтики (Reemann, 1965), Нагорного Карабаха (Клунный, 1935) и других областей нашей страны и зарубежных стран. Однако наиболее характерно оно для северных районов, в частности для зоны тундр и подзоны северной тайги, где влияние морозного выпирания на почвообразовательный процесс и растительность весьма велико. Оно является основной причиной образования характерных открытых растительных сообществ – пятнистых тундр.

Сущность морозного выпирания заключается в неравномерном замерзании почвенной влаги в почве задернованных и незадернованных участков. Замерзание влаги в почве незадернованных участков происходит раньше и приводит к расширению столба почвы на них и одновременному сжиманию столба почвы под растениями. Последующее замерзание и связанное с ним расширение столба почвы на задернованных участках приводит к подниманию верхнего слоя почвы, выпучиванию дернины и образованию кочки (Иванова, Копосов, 1937). Если растения сидят одиночно, не образуя дернины, то они часто оказываются полностью или частично выпертыми из земли. Выпирание влечет за собой обрыв корней, оголение части корневой системы, изменение положения надземных частей растений: растение может повалиться или наклониться под углом к поверхности почвы. Образующиеся при замерзании почвенной влаги вертикально стоящие ледяные кристаллы – стебельки, расположенные нередко в два-три яруса высотой 10–12 см, могут сдвигать камни весом до 800 г (Бонштедт, 1923).

Ледяные стебельки образуются во время резких весенних и осенних перепадов температуры почвы, когда она иногда по нескольку раз в сутки подвергается замерзанию и оттаиванию. На питомниках Полярно-альпийского ботанического сада наиболее опасными в отношении морозного выпирания являются периоды между сходом снега (средняя многолетняя дата 26 мая) и концом первой декады июня, когда вероятность заморозков на почве наибольшая. Влажность почвы в этот период также достигает своего максимума, а суточные перепады температур приземного слоя воздуха составляют 12–17°. Второй критический период наблюдается в течение первых двух декад сентября, однако если весеннее выпирание отмечается, как правило, ежегодно, то осеннее выпирание – явление более редкое. Так, сильное выпирание (массовое образование ледяных стебельков высотой до 3,5 см) наблюдалось нами 18–19 сентября 1969 г. после заморозков до $-4,8^{\circ}$ и при суточной амплитуде температур 10,8°.

Различные виды растений по-разному подвержены морозному выпиранию. За период с 1964 по 1969 г. морозное выпирание наблюдалось неоднократно (не менее трех раз) у взрослых особей трех видов интро-

дуцированных растений: *Crocus vernus* Wulf., *Lilium dahuricum* Ker-Gawl., *Polygonatum officinale* All. Все они являются геофитами. За этот же период выпирание отмечалось не менее двух раз у 12 видов растений: *Allium oleraceum* L., *Anemone sibirica* L., *Arabis alpina* L., *Campanula alpina* Jacq., *C. glomerata* L., *C. latifolia* L., *C. ranunculoides* L., *Draba hirta* L., *Ornithogalum schmalhauseni* Alb., *Polemonium acutiflorum* Willd., *Scilla rosenii* C. Koch, *Silene acaulis* Jacq. Всего же за 6 лет наблюдений подверженными морозному выпиранию оказались 97 видов травянистых многолетников, в том числе: розеточных гемикриптофитов 55 видов (57%), безрозеточных (эпикотильных) гемикриптофитов 12 видов (12%), луковичных геофитов 14 видов (15%), корневишных геофитов 9 видов (9%), клубнелуковичных геофитов 3 вида (3%), хамефитов 4 вида (4%).

Большое число подверженных выпиранию розеточных гемикриптофитов ставит под сомнение утверждение Г.М. Клунного (1935) о наибольшей устойчивости этой жизненной формы растений к морозному выпиранию.

Больше всего подвержены выпиранию молодые растения с их слабо-развитой корневой системой, поэтому все растения, дающие в первый год жизни слабые проростки (*Anemone*, *Callianthemum*, *Gentiana*, *Erythronium* и др.), целесообразно оставлять в ящиках в прохладной теплице в течение всего зимне-весеннего периода. Высадку таких растений лучше проводить на 2–3-й год жизни сеянцев. У взрослых растений наиболее устойчивы к выпиранию те, которые образуют густую сеть придаточных корней и корней II и более высоких порядков, закорячивающих растение в почве. Растения со стержневым слабо-разветвленным корнем плохо противостоят выпиранию. Препятствуют выпиранию быстрое смыкание надземных частей растений и образование сплошной дернины. Как указывалось выше, ослабленные болезнью или изреживающиеся в результате старения растения выпираются больше, чем здоровые.

Одним из процессов, препятствующих выпиранию растений, является деятельность втягивающих (сократительных, контрактильных) корней. Контрактильные корни характерны для многих двудольных и однодольных травянистых растений (Прокофьев, Кудряшева, Глазунова, 1964). Это – утолщенные мясистые подземные органы с сильно развитыми механическими элементами и сосудистой системой. Отличительной особенностью их является поперечная морщинистость (Серебряков, 1952). Сокращением контрактильных корней, которое, как правило, происходит в их базальной части, осуществляется втягивание в почву органа, ранее находившегося у поверхности почвы: луковичы, клубнелуковичы, клубня, эпигеогенного корневища, зимующей почки возобновления ювенильного растения и т.п.

Одни авторы сводят механизм сокращения корней к увеличению объема клеток паренхимы вблизи камбиального слоя, что вызывает растяжение корня в поперечном направлении при одновременном сокращении его в длину (De Vries, 1880; Rimbach, 1897). Дру-

гим объяснением действия этих корней может быть, наоборот, уменьшение объема и числа клеток паренхимы после потребления растением находившихся в них запасов питательных веществ (Daniel, 1891; Thoday, 1931). П.Д.Ярошенко (1945) указывает еще одну возможную причину сокращения корней: увеличение числа клеток паренхимы сердцевин и сердцевинных лучей камбия, наблюдавшееся им у двудольных и названное „трагакантовым типом“ сокращения корней. По-видимому, сокращение корней обуславливается целым комплексом изменений, происходящих как в морфологии корня, так и в физиологическом состоянии слагающих его тканей, что затрудняет, естественно, выделение главной причины. Наряду с этим имеются указания на различия в механизме сокращения корней у разных растений, например у двудольных и однодольных (Church, 1919).

Что же касается внешних причин, вызывающих сокращение корней, то работами Галиля (Galil, 1958) убедительно показано, что ведущее место здесь принадлежит изменению температуры почвы возле втягиваемого органа. Отсюда естественно предположить, что именно температура вызывает анатомо-морфологические и физиологические изменения в тканях корня, приводящие к сокращению общей длины корня или отдельных его участков. Такое объяснение более приемлемо, нежели гипотеза Римбаха (Rimbach, 1897) и Раункиера (Raunkiaer, 1934) о том, что образование контрактильных корней у лукович вызывает различием в длине подземной части листьев. Это различие является скорее следствием, чем причиной различной величины заглубления лукович. При заглублении лукович на ранних этапах развития большую роль играет также интенсивность освещения тех из них, которые находятся очень близко к поверхности почвы (Massart, 1903).

Контрактильными бывают как стержневые корни 1 порядка, так и придаточные корни. У *Papaver orientale* L. главный стержневой корень сохраняет функции контрактильного даже после отмирания 1/2-2/3 его нижней части, что наблюдается обычно на 2-3-й год жизни сеянца. Молодые однолетние корни II и III порядков являются основными ассимилирующими корнями растения. У некоторых видов растений такой дифференциации функций не наблюдается. Так, у *Iris setosa* Pall. подавляющее количество корней являются одновременно и ассимилирующими, и контрактильными. Соотношение количества контрактильных и ассимилирующих корней в значительной степени определяет интенсивность втягивания почки возобновления в почву. Например, взрослые растения *Zygadenus sibiricus* A.Gr. имеют хорошо развитую корневую систему. Корни обильно ветвятся и часто бывают длиной до 24 см, в то время как высота листьев достигает лишь 10-11 см. Однако на луковицу *Z.sibiricus* приходится всего 2-3 контрактильных корня, действие которых очень незначительно, в результате чего оказавшиеся над землей в результате морозного выпирания луковицы долгое время бывают не в состоянии самостоятельно заглубиться в почву и даже могут погибнуть от высыхания.

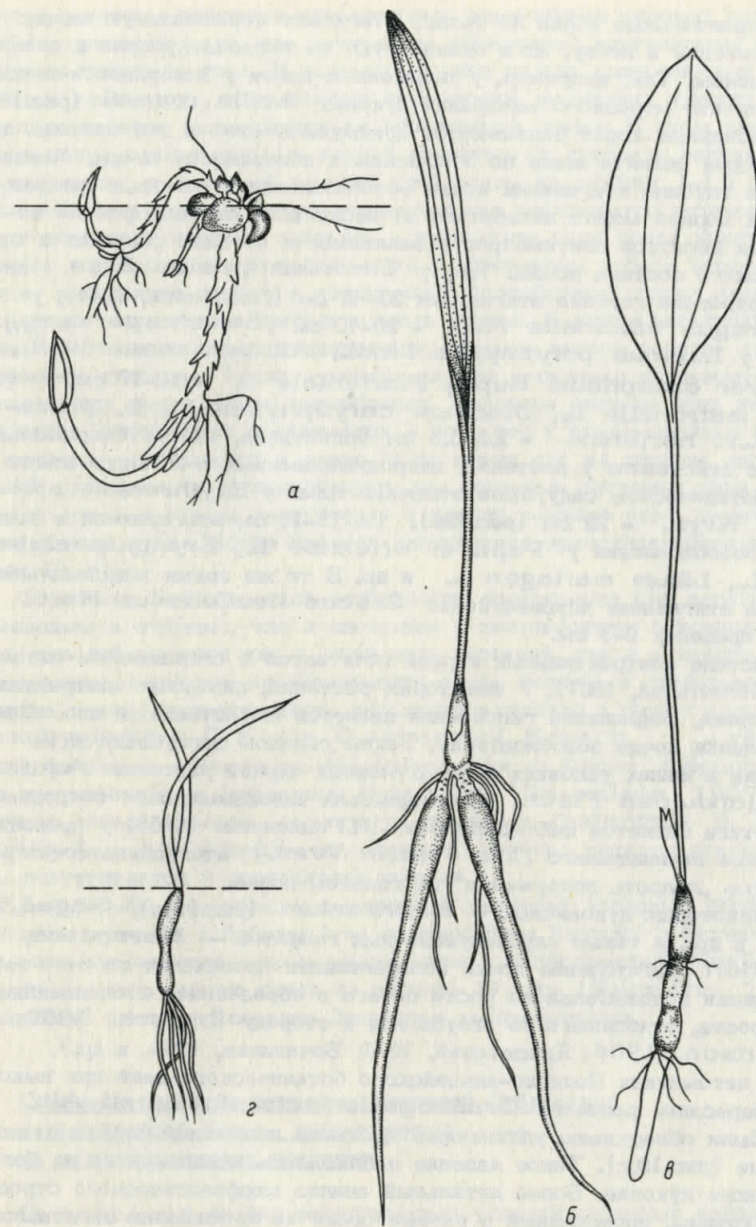


Рис.19. Различные типы заглубления.

а - луковица *Scilla rosenii* C.Koch с контрактильными корнями, б - луковица и столоны *Fritillaria kamschatcensis* Fisch., в - столой заглубления у луковицы *Erythronium sibiricum* Kryl; г - заглубляющаяся луковица *Ornithogalum schmalhausonii* N.Alb.

Контрактильные корни не только втягивают терминальную почку возобновления в почву, но и ориентируют ее перпендикулярно к поверхности почвы. Так, например, у поваленных набок у поверхности почвы в результате морозного выпирания луковиц *Scilla rosenii* (рис.19а) контрактильные корни развиваются преимущественно с той стороны донца, которая поднята выше по отношению к поверхности почвы. Максимальная глубина втягивания почки возобновления с помощью контрактильных корней может колебаться от нескольких сантиметров до нескольких десятков сантиметров в зависимости от вида растения и механического состава почвы. Так, у *Limonium gmelini* Ktze. зарегистрирована глубина втягивания 30-40 см (Гамаюнова, 1944), у *Asparagus officinalis* All. - 20-40 см (Strasbourg и др., 1939), у *Lupinus polyphyllus* Lindl., *Althaea rosea* Wall., *Papaver oreophilum* Rupr., *P. orientale* L. - 12-17 см, у *Hesperis matronalis* L., *Dianthus caryophyllus* L., *D. plumarius* L.v. *hortensis* - 2,5-3,5 см (Игнатьева, 1967). Максимальная глубина втягивания у растений, интродуцированных в Полярно-альпийском ботаническом саду, была отмечена нами у *Erythronium sibiricum* Kryl., - 22 см (рис.19в). На 15-18 см втягиваются в почву почки возобновления у *Papaver orientale* L., *Eryngium alpinum* L., *Lilium martagon* L. и др. В то же время максимальная глубина втягивания клубнелуковиц *Crocus heuffelianus* Herb. лежит в пределах 2-3 см.

Действие контрактильных корней сочетается с сокращением гипокотили (Игнатьева, 1967). У некоторых растений, лишенных контрактильных корней, сокращение гипокотили является единственным способом заглубления почки возобновления. Таким образом заглубляются не имеющие в наших условиях контрактильных корней растения *Aquilegia glandulosa* Fisch. Своеобразным видоизменением сокращения гипокотили является наблюдавшееся Г.И.Родионенко (1953) у проростков ириса замещающего (*Iris vicaria* Vved.) втягивание точки роста в особую "полость погружения" на главном корне.

У некоторых луковичных - *Erythronium* (рис.19,в), *Gagea*, *Tulipa* и др., а также клубнелуковичных геофитов - *Merendera*, *Ixiolirion* заглубление почки возобновления происходит за счет геотропически положительного роста побега и образования столоновидного выроста, относящего ее вглубь или в сторону (Irmisch, 1850; Robertson, 1906; Янишевский, 1934; Бочанцева, 1956, и др.).

На питомниках Полярно-альпийского ботанического сада при выкопке и пересадке растений *Ornithogalum schmalhauseni* Alb. нами были обнаружены удлиненные луковицы необычной формы: дважды вздутые (рис.19,г). Такое явление наблюдалось неоднократно на большом числе луковиц. Более детальный анализ морфологического строения луковицы, проведенный в разные сроки на протяжении вегетационного периода, показал, что такая форма возникла в результате своеобразного, не описанного ранее способа заглубления луковиц этого вида птицемлечника (Головкин, 1964).

Нормально развитая взрослая туникатная луковица *O.schmalhauseni* состоит из 4 замкнутых запасующих чешуй. Две наружные

чешуи луковицы являются утолщенными основаниями низовых листьев побега прошлого года, две внутренние образованы влагалищами новых листьев текущего года. В весенний период резких смен дневных и ночных температур, вызывающих интенсивное выпирание луковиц, последние нередко оказываются на поверхности почвы. В этом случае сокращения контрактильных корней ориентируют луковицу вертикально и втягивают ее в самый верхний слой почвы на глубину 1-1,5 см. В дальнейшем у луковиц этого птицемлечника наблюдается интенсивный рост оснований низовых листьев, в результате чего донце вместе с почкой возобновления будущего года и основанием побега текущего года внедряется глубже в почву, чему способствует также дальнейшее усиленное сокращение контрактильных корней. К концу вегетации основания листьев повторно расширяются, образуя второе вздутие на удлинившейся луковице. Такая луковица внешне несколько напоминает упоминавшийся выше стolon заглубления. Основное отличие этих двух способов заглубления заключается в том, что у птицемлечника вместе с корнями заглубляется и донце, в то время как на столоне заглубления одновременно функционируют две корневые системы: одна на месте донца в начале заглубления и вторая немного ниже первой, образующаяся тогда, когда процесс заглубления приостанавливается (рис.19, г).

Описанная биологическая особенность свойственна как вегетирующим (молодым и старым), так и цветущим и плодоносящим луковицам, причем она наблюдается как у одиночных растений, так и у целого гнезда луковиц, поднятых на поверхность почвы ледяными стебельками. У других видов птицемлечников, культивировавшихся в нашем саду: *O. brachystachys* C.Koch, *O.woronowii* Krasch. - такой тип заглубления не наблюдался. Морфологически он близок, а функционально противоположен описанному Раункиером (Raunkiaer, 1907) случаю интеркалярного роста оси в луковицах *Galanthus* L. и *Leucojum* L., в результате чего слишком глубоко сидящая луковица как бы подтягивается к поверхности почвы.

Для борьбы с морозным выпиранием растений (главным образом озимых зерновых и бобовых) на опытной базе Куузику в Эстонии были успешно использованы укатывание озими и разбрасывание зимой по снегу размельченного торфа из расчета 10 т/га (Reemann, 1965). Подобные опыты в условиях Заполярья не проводились.

Сравнение влияния природных условий Субарктики и высокогорий более южных широт на интродуцируемые растения

Сравнительный анализ экологических условий северных районов и высокогорий неоднократно проводился ботаниками и географами различных профилей. Экологи использовали его для выяснения условий формирования микротермов - психрофитов и ореофитов, фитогеографы - для характеристики условий местообитания аркто-альпийцев, интродукторы - в поисках аналогий при использовании опыта растениеводства в этих районах.

Комплекс экологических условий полярных стран имеет много общего с комплексом экологических условий высокогорий более южных широт. В частности, общими для них являются низкие положительные температуры воздуха и почвы летом, возможность летних заморозков и снегопадов, малая продолжительность вегетационного периода (Поплавская, 1948). В то же время температурные условия в тундре несравненно суровее, чем в верхних поясах гор (Дорошенко, 1925). Биллингз и Муни (Billings, Mooney, 1968) приводят данные по пунктам наблюдений на мысе Барроу (Аляска), расположенном в зоне тундры (71°20' с.ш.) на высоте 7 м над ур.м., и в Нивот Ридж (Колорадо, 40° с.ш.), расположенном в альпийском поясе на высоте 3749 м над ур.м. (табл.28). Как видно из табл.28, температура воздуха в тундре не только ниже, чем в альпийском поясе, но и отличается большей амплитудой колебаний в течение года. В то же время эта амплитуда для тундровых почв гораздо меньше, чем для почв высокогорий. Однако если для большей части полярных районов характерно наличие постоянной вечной мерзлоты, то в горах вечная мерзлота встречается, кроме нивального пояса, сравнительно редко или отсутствует (Мариманиян, 1934; цит. по: Поплавская, 1948; Billings, Mooney, 1968).

Т а б л и ц а 28

Температурный режим воздуха и почвы в тундровой зоне и альпийском поясе гор (Billings, Mooney, 1968)

Температурный режим	Пункт наблюдений	
	мыс Барроу	Нивот Ридж
Температура воздуха на высоте 1 м:		
средняя годовая	-12.4	-3.3
средняя января	-26.7	-12.8
средняя июля	3.9	8.3
абсолютный максимум	25.6	18.3
абсолютный минимум	-48.9	-36.6
Температура почвы на глубине 15 см:		
средняя годовая	-6.2	-1.7
абсолютный максимум	2.5	13.3
абсолютный минимум	-15.5	-20.0

Т а б л и ц а 29

Среднегодовое количество осадков в верхних поясах гор Северного полушария (по Мировому агроклиматическому справочнику, 1937)

Пункт наблюдений	Высота над ур. м., м	Количество осадков (в мм)	
		среднегодовое	в том числе твердые осадки
Бакуриани (Кавказ)	1820	570	87
Гарнетт (Скалистые горы) . .	2308	157	20
Зонненблик (Альпы)	3106	1358	178
Каракол (Тянь-Шань)	1774	431	49
Келанг (Гималаи)	3074	594	269
Хорог (Памир)	2098	183	69

Т а б л и ц а 30

Среднегодовое количество осадков в субарктических районах Северного полушария (по Мировому агроклиматическому справочнику, 1937)

Пункт наблюдений	Географическая широта	Количество осадков (в мм)	
		среднегодовое	в том числе твердые осадки
Булун	70°45'	221	90
Верхоянск	67°33'	128	33
Доусон (Канада)	64°04'	384	165
Дудинка	69°24'	236	71
Зюдварангер (Норвегия) . .	69°40'	393	131
Казачье	70°55'	158	53
Кировск	67°41'	808	323
Мыс Барроу (Аляска) . . .	71°23'	136	69
Нижеколымск	68°32'	172	65

Известный исследователь растительности Арктики Б.Н.Городков считал, что лишь северные горные страны близки в климатическом отношении к арктическим областям, тогда как высокогорья южных горных систем (Кавказ, Карпаты, Альпы и т.д.) значительно от них отличаются, главным образом большим количеством осадков (Поплавская, 1949). Между тем количество осадков как в высокоширотных, так и в высокогорных районах более низких широт распределяется крайне неравномерно, что видно из табл. 29 и 30. Например, приатлантические субарктические районы Европы имеют водный баланс, сравнимый с высокогорьями некоторых районов Кавказа и Гималаев, а некоторые районы Памира и Скалистых гор близки по количеству осадков к арктическим районам Сибири, наименее обеспеченным ими.

Большое различие наблюдается также в интенсивности инсоляции. Так, по данным С.И.Савинова (Дорошенко, 1925), на Шпицбергене она составляет 17 ккал./см² в год, на Памире – 100 ккал./см². Биллингз и Муни (Billings, Mooney, 1968) определяют для мыса Барроу количество солнечной радиации в 0,30 ккал./см² в минуту, или 168 ккал./см² в год, для Нивот Ридж соответственно – 0,56 ккал./см² в минуту, или 294 ккал./см² в год.

Заметно отличается также и спектральный состав света. Если в горах интенсивность излучения во всех участках спектра, особенно в ультрафиолетовой его части (2950–3150 Å), высока, то в полярных странах ультракоротковолновая составляющая солнечного света значительно ослаблена (Дорошенко, 1925; Bliss, 1962; Billings, Mooney, 1968). Наконец, весьма важным различием в экологических условиях этих районов является различие в фотопериоде. Так, если в Хибинах непрерывный летний день продолжается 54, а вместе с периодами „белых ночей“ составляет 106 суток, т.е. практически равен всему вегетационному периоду (Крючков, 1967), то в горах на 40-й параллели максимальная длина дня равна всего лишь 15 часам (Bliss, 1962).

Немаловажную роль в жизни растений играет продолжительность вегетационного периода. Краткость вегетационного периода, характерная для субарктических и арктических районов, наблюдается лишь в верхних поясах гор умеренных областей земного шара. В высокогорьях тропиков вегетационный период бывает гораздо более продолжительным и сnivelированным в отношении температур самого теплого и самого холодного месяцев (Ковалевский, 1934).

Как видно из этого краткого сравнительного обзора, между природными условиями высокогорий и высокоширотных районов существует не меньше различий, чем сходства, поэтому поиски каких-либо аналогий только по широтному и высотному принципам весьма малоперспективны. Рассмотрим теперь, насколько сравнимы общие результаты интродукции растений в Субарктику и в высокогорья.

Опыты по трансплантации растений в высокогорьях проводились многими ботаниками в различных географических районах и имеют длительную историю. Одним из первых такие опыты поставил Г.Боннье, который начал с посадок растений в 1884 г. в Пиренеях на высотах

740, 1500 и 2400 м над ур.м. Его посадки были продолжены в 1887–1889 гг. в Альпах на высотах 1060, 1600, 1900, 2030, 2300 м над ур.м. В качестве объектов исследования брались деленные клоны среднегорных растений, высаживавшиеся одновременно в качестве контроля на равнине в Париже. Часть видов высевалась семенами. Всего под наблюдением Боннье находилось 203 вида однолетних и многолетних растений. Опыты продолжались более 30 лет вплоть до 1918 г. (Bonnier, 1890, 1895, 1920).

В 1901–1908 гг. на высотах 1800, 2550, 3900 м над ур.м. начались опытные посадки Клементса в районе Пайкс-Пик в Колорадо, которые им были продолжены в 1918 г. вместе с Холлом в Сьерра-Неваде. Эти исследователи применили метод реципрокных (возвратных) пересадок, по результатам которых можно было судить об изменениях в биологии не только равнинных и низкогорных растений, пересаженных в высокогорья, но и об аналогичных изменениях при пересадке в равнинные условия растений верхних горных поясов. Равнинные контрольные пункты находились в Калифорнии (Санта Барбара) и Небраске. Всего на протяжении более 10 лет изучалось несколько сот видов травянистых растений (Clements, Weaver, 1924; Clements, Martin, Long, 1950).

В 1906 г. Мак-Дугал заложил свои экспериментальные площадки в Туксоне (Аризона) на высотах 700, 1585 и 2440 м над ур.м. Реципрокные пересадки 139 видов растений проводились им в течение 14 лет. Равнинным контролем служила станция в Кармеле, Калифорния (Mac Dougal, 1921). Наконец, серия экспериментов по реципрокным пересадкам 182 видов растений в высокогорьях и равнинных районах была проведена Клаузеном на трансекте, заложенном Холлом в 1922 г. в горах Калифорнии от Станфорда (30 м над ур.м.) до Мазера (1400 м над ур.м.) и Тимберлейна (3050 м над ур.м.). Опыты продолжались 17 лет (Clausen, Keck, Hiesey, 1940; Заленский, 1947).

В конце XIX в. А.Кернер основал два альпийских сада в Тирольских Альпах: на горе Блазер (2195 м над ур.м.) и у своей виллы Марилаун (1215 м над ур.м.). Наблюдения более чем над 300 видами растений в этих садах он сравнивал с данными по этим же растениям в ботанических садах Инсбрука (569 м над ур.м.) и Вены (180 м над ур.м.). Следует упомянуть также опыты Буже по пересадке низкогорных растений в ботанический сад при обсерватории Пик дю Мида (2860 м над ур.м.), наблюдения над которыми продолжались 23 года (Bouget, 1924).

В нашей стране большие опыты по сравнительному изучению мировой коллекции культурных растений (географические посевы) проводятся Всесоюзным институтом растениеводства им. Н.И.Вавилова. Сеть опытных станций института охватывает как северные, так и высокогорные районы СССР, давая сравнительный материал для изучения биологии растений культурной флоры в крайних условиях существования. Помимо этого, большой опыт накоплен Памирским ботаническим садом (г.Хорог, 2320 м над ур.м.) – самым высокогорным садом нашей страны (Гурский, Остапович, Соколов, 1965).

В 1939–1941 гг. А.А.Малышев проводил реципрокные пересадки диких растений различных горных поясов и некоторых культурных растений в Тебердинском заповеднике и на Алтае. Всего за этот срок им были введены в испытание 20 видов местной флоры и 20 видов культурных растений (Малышев, 1957, 1965, 1966).

Сравнительные данные по биологии и морфологии переселенных на Север растений дают нам главным образом многолетние работы Полярно-альпийского ботанического сада (Аврорин, 1956; Шавров, 1958, 1962а, и др.) и Научно-исследовательского института сельского хозяйства Крайнего Севера (Ивановский, 1958). Шюбелер (Schübelер, 1862) первый попытался сравнить основные направления изменчивости растений при выращивании их на Севере и в высокогорьях. Эти закономерности, названные впоследствии „законами Шюбелера“, сводились к тому, что у растений, выращиваемых в горных и северных районах, укорачивается вегетационный период, увеличивается вес семян, усиливается окраска цветков и листьев, повышается ароматичность. Большинство этих положений было опровергнуто Вилле (Wille, 1905), однако мысль о параллелизме изменчивости растений, переселяемых на Север и в горы, в дальнейшем не раз повторялась в работах различных авторов.

Если не касаться физиологических перестроек в растениях, связанных с их акклиматизацией, то можно наметить две большие группы изменений, наблюдаемых у растений при переселении их на север и в горы: морфолого-анатомические изменения надземных и подземных органов и изменения в ритмах роста и развития, возникшие в процессе адаптации к новым условиям.

Морфолого-анатомические изменения

Для большинства растений, пересаживавшихся в высокогорья, отмечено возникновение карликовости, делавшей их габитуально похожими на аборигенные виды. Карликовость эта является следствием укорочения междоузлий и одновременного уменьшения числа стеблевых листьев, часто бесстебельности растений, появления простратности у нормальных ортотропных побегов. Размеры надземных органов уменьшаются, в частности листья становятся мельче и толще, и, напротив, размеры подземных органов увеличиваются (Bonnier, 1895; Clements, 1907; Clements, Martin, Long, 1950; Гурский, Остапович, Соколов, 1965).

В условиях Субарктики интродуцированные растения часто увеличивают размеры надземных органов и изменяют общий габитус главным образом вследствие укрупнения клеток и разрыхления паренхимной ткани (Шавров, 1958). Увеличение подземных органов происходит гораздо реже (Ивановский, 1958).

Характерной чертой растений, переселенных в высокогорья, является увеличение числа придаточных почек на стеблях и связанное с этим усиление бокового ветвления побегов (Neubauer, 1953;

Гурский, Остапович, Соколов, 1965). На Севере этот процесс выражен слабее (Ивановский, 1958), а у ряда интродуцированных растений отсутствует совсем.

Крайние условия существования являются мощным формообразующим фактором для интродуцированных растений. Л.А.Шавров (1962а) сравнивает результаты действия их с расщеплением признаков у гибридов. Действительно, в процессе акклиматизации в крайних условиях рождается большое количество разнообразных форм, характеризующих внутривидовую изменчивость испытываемых видов (Пальчикова, 1939; Перлова, 1953, и др.). Тератологические изменения у них выражаются в основном в расщеплении и сращении отдельных органов, возникновении лентовидной и радиальной фасциаций, изменении половых признаков, пролификации, реверсии, проявляющейся, например, в удлинении цветоножек у *Polygonum bistorta* L. и *P. carneum* C.Koch и возникновении у них кистевидного соцветия. Такие тератологические изменения наблюдаются одинаково часто как на Севере, так и в высокогорьях (Clements, Martin, Lohg, 1950; Ивановский, 1958, Шавров, 1962б; Гурский, Остапович, Соколов, 1965). Наконец, в горах у интродуцированных растений усиливается фертильность, увеличиваются семенная продуктивность и вес семян (Перлова, 1953; Гурский, Остапович, Соколов, 1965). Для северных условий таких явлений описано не было. Напротив, имеются данные, что влияние длинного дня в сочетании с пониженными температурами вызывает стерильность у некоторых растений, в частности у *Pennisetum clandestinum* Hochst. (Joungner, 1961).

Изменения в ритмах роста и развития

Если формологические модификации можно выявить у переселенных на Север и в высокогорья растений зачастую на основании разовых наблюдений или гербарных сборов, то констатация изменений в ритмах роста и развития таких интродуцентов требует обычно непрерывных многолетних наблюдений. Именно трудностью наблюдений и объясняется отрывочность и противоречивость тех немногочисленных фактических данных, которые в настоящее время имеются в литературе. Все такого рода изменения можно свести к трем основным видам.

1. Ускорение и замедление темпов развития

Первый из упомянутых выше „законов Шюбелера“, который говорит о сокращении вегетационного периода у растений, интродуцированных на Север, подвергся в последнее время критическому пересмотру, поскольку теперь правильнее говорить не об изменении вегетационного периода в целом, а об изменении продолжительности отдельных фаз развития растений. Н.И.Вавилов (1932) указывал на то, что некоторые сорта ржи, ячменя, пшеницы и овса колосятся на Севере на 2–3 неде-

ли раньше, чем в более южных районах. Работами опытных станций Всесоюзного института растениеводства установлено, что при продвижении к северу у яровых растений длинного дня сокращается период от всходов до цветения. У яровых растений короткого дня этот период, наоборот, удлиняется (Кузнецова, 1952). Это вполне объяснимо, поскольку такие растения оттягивают формирование генеративных побегов к концу лета или началу осени, когда продолжительность дня максимально сокращена. В этот период цветение часто прерывается позднелетними и осенними заморозками. Пониженные температуры являются одним из главных факторов, препятствующих использованию короткодневными растениями на Севере укороченных осенних дней для нормального прохождения световой стадии (Шеглова, Бельденкова, 1951).

В высокогорных условиях Памира, по данным Е.Г.Кирилловой (1958), наблюдается сокращение общей продолжительности вегетационного периода позднеспелых растений (редька, турнепс) и, наоборот, увеличение ее у раннеспелых (репа, редис). Для всех корнеплодных растений на Памире характерно удлинение периода прохождения фаз от посева до начала образования корнеплодов и резкое сокращение периода созревания (от пучковой до технической спелости).

А.В.Дорошенко (1925) отмечает, что, по данным ВИРа, у пшеницы на Кавказе и в горах Средней Азии наблюдается сильное сокращение периода от посева до начала колошения и в свою очередь удлинение периода от начала колошения до полного созревания семян. Интересно, что у льна и ячменя аналогичные явления наблюдаются только на Кавказе. В горах Средней Азии закономерность в изменении продолжительности этих периодов у последних видов обратная. Наконец, П.А.Баранов (1940) указывал на то, что скороспелость ячменей, интродуцированных в горы (в частности, на Памир), в значительной мере зависит от места репродукции семян. В его опытах их северные экотипы затягивали развитие и в большинстве своем не вызревали, в то время как абиссинские ячмени имели 100% созревших семян. На скороспелость ячменя положительно влияет также количество его репродукций в горных условиях. Теплолюбивое просо в горах затягивает период от всходов до колошения. У нута, горчицы, сурепицы развитие задерживается на всех стадиях (Дорошенко, 1925).

Следует отметить, однако, что большинство имеющихся данных относится к однолетним, реже двулетним сельскохозяйственным растениям. Что же касается травянистых многолетников, то у большинства их, переселенных в горы, продолжительность периода от цветения до созревания семян увеличивается по сравнению с равнинными местобитаниями в 1.5-2 раза (Weizierl, цит. по Дорошенко, 1925).

2. Выпадение фаз развития

Это явление выражается в исчезновении фазы розетки у некоторых розеточных озимых многолетников при продвижении их на север (Лапшина, 1928; Головкина, 1967) и выпадении периода покоя у двулетних

и многолетних растений в первый год их развития. У двулетников это приводит к „цветухе“ – зацветанию в первый год жизни, одинаково обычному как на Севере (Трулевич, 1954; Ивановский, 1958, и др.), так и в высокогорьях (Кириллова, 1958; Гурский, Остапович, Соколов, 1956). Как было показано выше, такое ускорение развития за счет превращения ди- и полициклических побегов в моноциклические может явиться причиной плохой перезимовки этих растений и даже полного выпада их (Душечкин, 1952; Винниченко, 1959, и др.).

3. Изменение характера апикального доминирования

Уменьшение апикального доминирования, выражающееся в одновременном развитии главной оси и многочисленных боковых побегов, в результате чего резко повышается кустистость растений, отмечалось неоднократно как у древесных, так и у травянистых интродуцентов в высокогорьях Альп и Памира (Кернер, 1903; Гурский, Остапович, Соколов, 1965). Это явление, по-видимому, также характерно и для растений, переселенных на Север, однако сравнительных данных по этому вопросу мы не имеем.

Подводя итоги, можно сказать, что некоторые закономерности, наблюдаемые при интродукции травянистых многолетних растений в горы, имеют аналоги в интродукционных опытах в Субарктике, однако эта аналогия выражена гораздо слабее, чем можно было бы ожидать. Интродукционные исследования на Севере страдают от недостатка сравнительного материала, который можно получить лишь методом параллельных географических посадок, хорошо освоенных интродукторами в высокогорьях. По-видимому, следующим этапом работ по переселению растений в Субарктику будет организация таких параллельных посадок генетически однородного материала в различных районах нашей страны.

Глава VII

ОПЫТ АНАЛИЗА ПРИЖИВАЕМОСТИ ИНТРОДУЦИРОВАННЫХ РАСТЕНИЙ

Вопросы методики

Становление интродукции растений как науки связано прежде всего с заменой чисто эмпирических методов работы, часто основанных исключительно на интуиции и личном опыте исследователя, научно обоснованным планированием интродукционных экспериментов и оценкой их результата с учетом современных достижений биологии. Это позволяет не только правильно обобщить и систематизировать полученную информацию, но и перейти к высшему этапу интродукционной работы — прогнозированию поведения интродуцированных растений в новых условиях и направленному воздействию на растения для улучшения их приживаемости и усиления их полезных свойств.

В практику интродукции растений введены такие хорошо разработанные и апробированные методы, как эколого-исторический (Культиасов, 1953), эколого-географический (Аврорин, 1956), флорогенетический (Соболевская, 1963), аналоговый (Mayr, 1925), метод родовых комплексов (Русанов, 1950) и др.

Подводя итоги наблюдений над 3249 видами травянистых растений, испытывавшихся на основных питомниках Полярно-альпийского ботанического сада на протяжении почти 40 лет,¹ мы столкнулись с необходимостью систематизации очень разнокачественного по своей биологии и происхождению опытного материала.

Для облегчения работы на первом ее этапе была составлена перфокартотека всех находившихся в испытании видов. Каждая перфокарта включала в себя сведения о фенологии растений данного вида на питомниках сада, распространении вида на родине (экологические условия произрастания, широтное распространение и высоту наибольшего подъема в горах), особенностях морфологии и происхождении исходного материала. Эти данные позволили в дальнейшем проводить необходимую сортировку всех видов по различным выбранным нами признакам.

¹ См. аннотированные перечни в книге Аврорина Н.А., Андреева Г.Н., Головкина Б.Н. и Кальнина А.А. (1964) и список в этой книге, стр. 194.

Несмотря на большое количество публикаций по интродукции растений, до последнего времени не разработано достаточно обоснованных и точных общепринятых методов оценки результатов интродукции для травянистых растений. Можно указать как одну из первых шкалу Туши (Touchy) для классификации адвентивных растений, которой пользовался, в частности, А.А.Гроссгейм (1939). Она включает три категории.

1. Виды переходящие: спорадически появляются и исчезают.
2. Виды акклиматизировавшиеся: долгое время растут на одном и том же месте.
3. Виды натурализовавшиеся: входят в состав местных растительных сообществ.

Такая шкала, разработанная для стихийной интродукции, мало подходит для оценки результатов планомерной интродукции. Интродуктору не так важно учитывать способность растений к расселению и внедрению в естественные ценозы, хотя это может свидетельствовать, в частности, о способности существования растения в сомкнутых искусственных насаждениях. Для него важнее учесть способность растений к прохождению в новых для них условиях основных циклов своего сезонного развития. Однако приведенная выше шкала ценна тем, что указывает на необходимость применения в качестве одного из критериев приживаемости такого признака, как долговечность растений в культуре.

Н.А.Аврорин (1956) оценивал успешность интродукционных экспериментов по наличию или отсутствию у растений плодоношения и по его регулярности. Однако при таком очень общем делении опытных растений в группу, у представителей которой отсутствует плодоношение, попадают очень разные по своей реакции на новые условия растения. Здесь мы видим и растения, не сумевшие заложить зимующие почки, и растения, более или менее регулярно переходившие к цветению после достаточно успешной перезимовки. Это показывает необходимость учета при оценке степени приживаемости наличия или отсутствия цветения, а также периодичности не только плодоношения, но и цветения.

Попытка такой более дробной оценки результатов интродукции была сделана нами (Головкин, 1967) при анализе группы переселенных садом луковичных геофитов. В дальнейшем оказалось целесообразным несколько видоизменить предложенную методику, введя двенадцатибалльную систему оценки приживаемости растений и выражая степень приживаемости соответствующим баллом.

Определенные достоинства оценки поведения растений с помощью шкалы баллов показывает нам, например, опыт А.С.Лозина-Лозинской (1955) при монографической обработке испытанных в Ленинграде видов примул. Составленная ею десятибалльная шкала позволила ей объективно оценить один из важных показателей успешности интродукции — зимостойкость растений. Интересная шестибалльная шкала, учитывающая одновременно зимостойкость и фенологию растений, предложена Н.А.Базилевской (1964).

Мы приняли следующие градации, или баллы, приживаемости многолетних интродуцированных растений.

1. Растения существовали в вегетативном состоянии только в год высадки на питомник (или появления всходов — при грунтовой посадке).

в открытом грунте). Эти растения не смогли заложить зимующей почки возобновления и не перезимовали.

2. Растения существовали в вегетативном состоянии не менее двух лет, т.е. у них отмечена по крайней мере одна удачная перезимовка.

3. У растений цветение наблюдалось однажды. После цветения они не перезимовали, т.е. вели себя как монокарпики.

4. Как и в предыдущем случае, цветение было отмечено единично, однако растения после цветения существовали в течение нескольких лет.

5. У растений цветение и плодоношение наблюдались только один раз.

6. Растения нерегулярно цвели, но не плодоносили.

7. Растения нерегулярно цвели, плодоношение было отмечено только однажды.

8. Растения нерегулярно цвели и плодоносили.

9. Растения ежегодно цвели, но не плодоносили.

10. Растения цвели ежегодно, плодоношение отмечено только однажды.

11. Растения цвели ежегодно, но плодоносили нерегулярно.

12. Растения цвели и плодоносили ежегодно.

Периодичность цветения и плодоношения определялась с года первого цветения растения. Эта шкала является попыткой объединить сведения по периодичности сезонных процессов и зимостойкости травянистых растений, а также долговечности их в культуре.

Средний балл приживаемости для всей массы видов интродуцированных травянистых многолетников составил 5.41. В дальнейшем, рассматривая приживаемость растений отдельных географических, экологических и морфологических групп, мы соотносим полученные для этих групп баллы приживаемости к среднему баллу для всей совокупности испытанных видов. Такое отношение, которое мы назвали „интродукционным коэффициентом“, с большей наглядностью отражает интродукционную ценность рассматриваемой группы растений. Так, если этот коэффициент выше 1, то такая группа, естественно, будет иметь большее значение для целей интродукции, чем группы с интродукционным коэффициентом меньше 1.

Значение жизненной формы растений при их интродукции в Субарктику

В теории и практике интродукционных работ жизненным формам переселенных растений далеко не всегда уделяется то внимание, которого они требуют. В большинстве случаев сравнение приживаемости проводится в пределах больших групп: деревьев, кустарников, травянистых растений, реже между этими группами.

Целый ряд работ посвящен интродукции в различные районы отдельных жизненных форм, например луковичных и клубнелуковичных геофитов.

Интродукционные эксперименты по этой группе жизненных форм проводились в Москве (Даева, 1958), Прибалтике (Adojaan, 1959), на Украине (Харкевич, 1961; Сикюра, 1965), в Баку (Капинос, 1962), в Мурманской области (Головкин, 1967) и других районах нашей страны. Интересны в этом отношении также работы по испытанию геофитов местной флоры в условиях культуры, поставленные в Казахстане (Щипина, 1955, 1956; Сушков, 1959), в Грузии (Сердюков, 1950), Армении (Ахвердов, 1956), Азербайджане (Капинос, 1962), на Алтае (Лучник, 1951), в Приморском крае (Скрипка, 1969), в Таджикистане (Рябова, 1959), Молдавии (Баканова, 1966) и в ряде других мест.

Одна из крупнейших в нашей стране коллекций луковичных и клубнелуковичных растений собрана в Ботаническом саду Ботанического института им.В.Л.Комарова в Ленинграде З.Т.Артюшенко (1963).

Отдельные работы посвящены интродукции растений с плагиотропными подземными побегами (Николаева, 1958; Лагун, 1960), суккулентов открытого грунта (Давыдова, 1965), полукустарничков (Трулевич, 1962; Ротов, 1969), однолетников (Андреев, 1963; Корчагина, 1963), лиан (Невесенко, 1968) и др.

Несмотря на довольно обширную литературу по интродукции представителей отдельных жизненных форм, попытки сравнения приживаемости в определенном ботанико-географическом районе растений различных жизненных форм весьма немногочисленны. Для условий Ленинграда подобное сравнение проводилось О.М.Полетико (1959) и Т.В.Шулькиной (1965, 1971). Первый автор указывает, что в Ленинграде наиболее перспективны невысокие дернистые многолетники с неглубокой разветвленной корневой системой, высокой способностью к вегетативному размножению, но не переуплотняющиеся при разрастании. Второй автор выделяет как наиболее успешно развивающиеся в ленинградских условиях виды травянистых растений с коротким периодом активной жизнедеятельности; среди них наиболее устойчивы те, которые по ритму развития относятся к типу *Polygonatum* Дильса (Diels, 1918), большей частью стержнекорневые. Зимнезеленые растения типа *Asperula* здесь в разной степени фенологически неустойчивы. Для условий Хибин нами (Головкин, 1966) была сделана оценка приживаемости различных жизненных форм, которая показала, что наилучшими потенциальными возможностями для интродукции обладают розеточные гемикриптофиты и терофиты, наихудшими — хамефиты, клубневые, клубнелуковичные и луковичные геофиты.

Рассматривая в настоящей работе приживаемость различных жизненных форм травянистых многолетников, мы взяли за основу известную систему жизненных форм Раункиера (Raunkiaer, 1907). Было выделено 8 основных групп жизненных форм: розеточные гемикриптофиты, безрозеточные (эпикотильные) гемикриптофиты, хамефиты одревесневающие, хамефиты недревесневающие, геофиты корневишные, геофиты луковичные, геофиты клубневые и геофиты клубнелуковичные. Основанием для отнесения растений к той или иной группе служили литературные данные и данные, полученные в результате знакомства с гербарными экземплярами с мест естественного распространения данного вида, в гербарии Московского университета и гербарии Ботанического

Приживаемость в Полярном саду многолетних
травянистых растений различных жизненных
форм

Жизненная форма	Число видов	Средний балл прижи- ваемо- сти	Ошибка средней арифме- тической	Средне- квadra- тичес- кое от- клоне- ние	Интро- дукцион- ный ко- эффициент
Гемикриптофиты:					
розеточные	1129	6.15	0.11	4.00	1.14
безрозеточные	443	4.97	0.17	3.74	0.92
Хамефиты:					
одревесневающие . . .	120	4.53	0.30	3.30	0.84
неодревесневающие	128	4.53	0.32	3.61	0.84
Геофиты:					
луковичные	116	5.09	0.27	3.44	0.94
клубневые	22	4.68	0.67	3.83	0.86
клубнелуковичные . .	17	3.58	0.82	2.79	0.66
корневишные	223	5.75	0.25	3.74	1.06

института АН СССР (Ленинград). Знакомство с литературным и гербарным материалом давало также возможность судить об изменении жизненной формы у растений изучаемого вида в культуре на Севере. Результаты анализа представлены в табл.31.

Данные табл.31 позволяют сделать несколько интересных выводов. Прежде всего бросается в глаза сравнительно низкая приживаемость группы хамефитов, т.е. именно той группы жизненных форм, которую Раункиер (Raunkiaer, 1908) считал ведущей во флорах холодных областей северного полушария; именно поэтому климат таких областей был назван им „климатом арктических хамефитов“.

Такое расхождение между результатами интродукционных экспериментов и данными анализа аборигенных северных флор подтверждает мнение многих исследователей (Hagerup, 1930; Du Rietz, 1931; Серебряков, 1962, и др.) о гетерогенности группы хамефитов. Эта неоднородность не только морфологическая, обусловленная тем, что в эту группу входят такие различающиеся между собой растения, как полкустарники, низкие кустарнички, травянистые многолетники с приподнимающимися, часто плагиотропными зимующими, но неодревесневающими побегами. Это и гетерогенность филогенетическая, поскольку по происхождению и преимущественной ботанико-географической приуроченности хамефиты свойственны не только арктическим и субарктическим, но и средиземноморским (в широком понимании) областям.

В наших экспериментах из 248 видов хамефитов 109 в своем распространении не выходят из аридных областей, а в горах — за пределы пояса горных степей и пустынь.

Кроме того, следует отметить, что Мурманская область не входит в состав северных областей с климатом арктических хамефитов, поскольку доля последних во флоре (около 7%) ниже уровня, установленного Раункиером для таких областей (19–21%).

При объяснении различной приживаемости розеточных и безрозеточных гемикриптофитов следует учитывать общую тенденцию изменения соотношения этих жизненных форм во флорах различных по широте областей. Известно, что в региональных флорах с продвижением к северу наблюдается уменьшение процента безрозеточных (эпикотильных) гемикриптофитов, связанное с одновременным увеличением процента розеточных гемикриптофитов. В частности, в Хибинских горах богатые эпикотильными видами семейства выпадают почти полностью (Ворошилов, 1960).

Преимущество розеточных гемикриптофитов перед безрозеточными в условиях Севера следует искать, по-видимому, в ритме роста и развития их надземных побегов. Будучи в большинстве своем ди- и полициклическими растениями, розеточные гемикриптофиты формируют генеративный побег в течение двух, а иногда и более лет. Быстрота развития генеративного побега у таких растений только кажущаяся, поскольку быстрый рост и развитие надземных побегов в год цветения здесь предваряют длительное внутривушечное развитие их накануне года цветения. Результатом его является большая дифференциация элементов цветка и соцветия в зимующей почке осенью года, предшествующего цветению. Кратковременность внепочечного (надземного) развития генеративного побега у розеточных гемикриптофитов дает им возможность цвести даже в наименее благоприятные годы с укороченным вегетационным периодом. Безрозеточные гемикриптофиты, побеги которых развиваются, как правило, по моноциклическому типу, лишены этих преимуществ, поскольку большинство их формирует генеративную сферу побегов вне почки возобновления. В связи с этим период развития надземных побегов у таких растений заметно растянут, хотя темпы развития цветков и соцветий могут превосходить темпы развития цветков и соцветий у розеточных гемикриптофитов. Среди розеточных гемикриптофитов чаще встречаются растения с зимующими листьями.

По данным З.В.Болховских (1953), у колокольчиков (*Campanula pyramidalis* L., *C. medium* L.) и примул (*Primula malacoides* Franch., *P. veris* L.) в климатических условиях Ленинграда отмечена прямая корреляция между величиной зеленой массы, которую растения успевают накопить к концу первого года жизни, и их зимостойкостью.

Большая или меньшая сохранность листового аппарата под снегом положительно влияет на зимостойкость растений. Известно, что в период интенсивного подснежного роста растений весной при избыточном увлажнении почвы талыми водами, во время которого растения испытывают недостаток в кислороде, наблюдается вымокание растений (Ва-

сильев, 1956). Наиболее стойкими к вымоканию являются травянистые растения с хорошо развитой листовой поверхностью (Голицинский, 1948). Зимующая розетка листьев уменьшает скорость промерзания почвы под нею, а следовательно, и вероятность образования ледяных стебельков, т.е. опасность весеннего и осеннего выпирания растений (Клунный, 1935). Розеточные растения, по-видимому, имеют, кроме того, лучший температурный режим, поскольку, как отмечал Библи (Biebl, 1968), у подушковидных и розеточных растений на Севере наивысшая температура листьев часто превосходит температуру воздуха почти на 17°. Однако, как указывает И.В.Верещагина (1959), в условиях Горного Алтая многолетники, зимующие с розетками листьев и почками, расположенными на поверхности земли, хуже других переносят низкую температуру и ее колебания. Наиболее выносливыми, по ее наблюдениям, там оказались виды с глубоко расположенными почками возобновления, т.е. геофиты.

В наших опытах геофиты проявили разную степень адаптации к новым условиям. Наиболее успешно здесь приживаются корневишные геофиты и заметно хуже — геофиты луковичные, клубневые и клубнелуковичные.

Одной из особенностей биологии корневишных геофитов, дающей им определенные преимущества перед представителями других жизненных форм, является способность выносить дочернюю почку возобновления в сторону от материнского побега или куста. Этим самым уменьшается опасность переуплотнения дернины и ее преждевременного выпревания. Возникновение и развитие почек возобновления у корневишных геофитов происходит исключительно в почве на более или менее значительной глубине. Верхний слой почвы, создавая некоторую защиту почкам от вымерзания, особенно при отсутствии снегового покрова, служит также своего рода буфером для нивелирования суточных температурных максимумов и минимумов, разница которых в воздухе в летний период весьма велика.

На рис.20-23 показан суточный ход температур воздуха на высоте 30 см и почвы на глубинах 10 и 20 см на питомнике Полярно-альпийского ботанического сада (340 м над ур.м.), измеренный в разные сроки вегетационного периода. Если амплитуда суточных колебаний температуры воздуха здесь может достигать 11,0-13,4°, а в отдельные дни — гораздо больших значений, то в почве на глубине 10 см она снижается до 6,6-3,5°, а на глубине 20 см до 3,9-1,0°.

Такая нивелировка особенно важна в период дифференциации цветочных почек, которая происходит у многих корневишных геофитов во второй половине лета, часто уже в период периодических заморозков. В этот период конус нарастания, еще не перешедший в состояние покоя, очень чувствителен к резким скачкам температуры.

Указанные адаптивные морфологические особенности корневишных геофитов дают им возможность формировать генеративный побег с большей регулярностью, чем представителям других жизненных форм и, в частности, растениям с плагиотропными надземными побегами.

В некоторых случаях снижение интродукционных возможностей обуславливается, по-видимому, историей становления данной жизненной

Т а б л и ц а 32
Итоги испытания растений с нестабильным ритмом развития

Тип развития растений на родине	Только вегетировали				Цветы в первый год жизни				Цветы и плодоносили в первый год жизни			
	в том числе погибших в первую зиму		% к общему числу		общее число видов	в том числе погибших в первую зиму		% к общему числу	общее число видов	в том числе погибших в первую зиму		% к общему числу
	общее число видов	число видов	число видов	число видов	число видов	число видов	число видов	число видов	число видов	число видов	число видов	число видов
Имеющие однолетние и двулетние формы . . .	18	15	83.3	59	39	66.1	23	14	60.9			
Имеющие однолетние и многолетние формы . .	10	7	70.0	23	18	78.2	10	5	50.0			
Имеющие только двулетние формы	47	36	76.6	54	16	30.0	18	4	22.2			
Имеющие двулетние и многолетние формы . .	19	14	73.7	61	10	16.4	37	2	5.4			

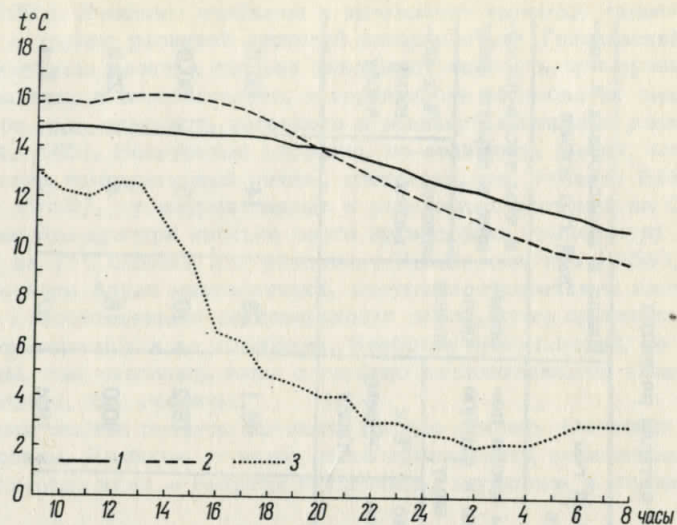


Рис.20. Суточный ход температуры воздуха и почвы в Кировске (Полярно-альпийский ботанический сад) 21-22 VII 1966 г.

1 - температура почвы на глубине 20 см; 2 - температура почвы на глубине 10 см; 3 - температура воздуха в метеобудке на высоте 30 см.

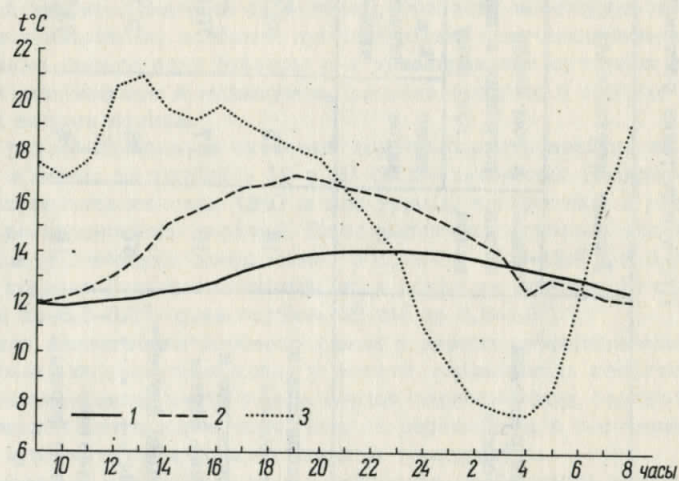


Рис.21. Суточный ход температуры воздуха и почвы в Кировске 6-7 VII 1966 г.
Объяснения те же, что на рис.20.

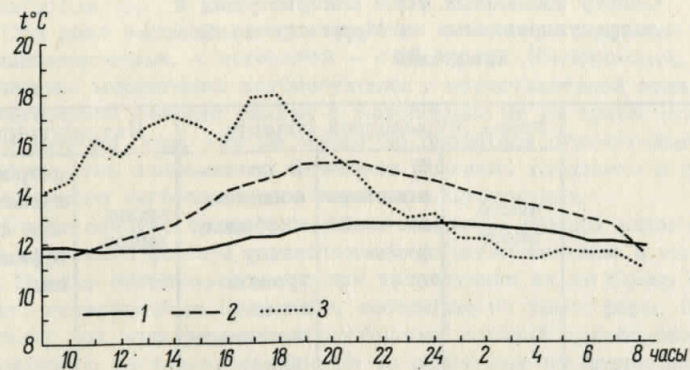


Рис.22. Суточный ход температуры воздуха и почвы в Кировске 21-22 VII 1966 г.

Объяснения те же, что на рис.20.

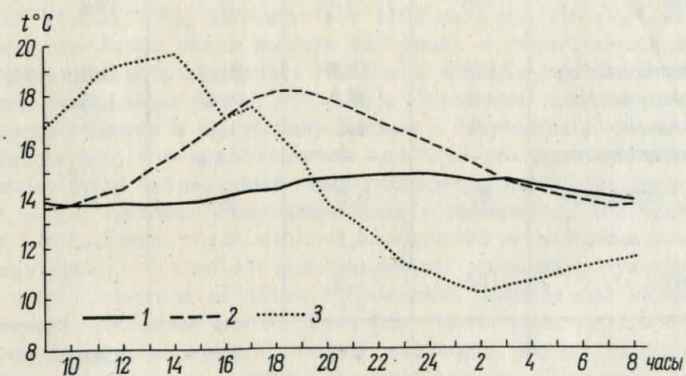


Рис.23. Суточный ход температуры воздуха и почвы в Кировске 5-6 VII 1966 г.

Объяснения те же, что на рис.20.

Спектр жизненных форм дикорастущих и
интродуцированных в Мурманской области
растений

Жизненная форма	Флора Мурманской области			Интродуценты	
	число видов	% по от- ношению ко всей флоре	% по от- ношению к общему числу травяни- стых многолет- ников	число видов	интро- дукцион- ный ко- эффици- ент
Гемикриптофиты:					
многолетние					
розеточные . . .	392	46.5	52.4	1129	1.14
многолетние					
безрозеточные	67	7.9	8.9	443	0.92
двулетние . . .	3	0.3	0.4	47	0.62
имеющие дву- и многолет- ные формы . . .	12	1.4	1.6	19	0.71
Хамефиты	58	7.0	7.7	248	0.84
Геофиты:					
корневишные . .	159	18.8	21.2	223	1.06
луковичные . . .	2	0.2	0.3	116	0.94
клубневые	9	1.1	1.2	22	0.86
клубнелуковичные	-	-	-	17	0.66
Гело- и гидрофиты. .	47	5.5	6.3	-	-
Терофиты	36	4.3	-	-	-
Фанерофиты	58	7.0	-	-	-
Итого	843	100	100	2264	1.00

формы. Это относится прежде всего к клубнелуковичным геофитам, представленным в испытаниях в основном родами *Crocus* L. и *Gladiolus* L.

Оба рода в своем распространении тяготеют к аридным районам Средиземноморья, а последний — и Ю. Африки (Непорожный, 1950). Исторически морфогенез клубнелуковиц у представителей этих родов в значительной степени связан с жаропокоем их во время сухого и жаркого периода года, что не может не сказаться отрицательно на формировании этих запасующих органов в условиях холодного и сравнительно влажного вегетационного периода в Субарктике.

Особо следует остановиться на поведении группы видов с нестабильной жизненной формой, представленных однолетниками и многолетниками. Вполне естественно, что при интродукции их на Север мы будем иметь гетерогенные популяции, состоящие из таких форм. В некоторых случаях под влиянием новых необычных условий существования одновременно с распадом образца на различные по длительности жизни формы можно наблюдать превращение одних форм в другие, в результате чего весь образец (популяция) будет состоять из особей с одинаковой или почти одинаковой продолжительностью жизни. Результаты анализа поведения таких растений представлены в табл. 32. Характерно, что большинство образцов видов, имеющих на родине наравне с многолетними и однолетними формами, чаще ведут себя в культуре на Севере как однолетники, зацветая и зачастую завязывая семена в первый год жизни и не формируя почки возобновления. Это является дополнительным примером, иллюстрирующим возникновение и последующее выпадение однолетних форм у многолетних травянистых растений в условиях Севера, отмеченное выше. В Мурманской области, согласно данным ее „Флоры“ (1953–1966), произрастает 1162 вида высших растений. Если исключить из этого числа высшие споровые, а также заносные растения, то аборигенная флора составит 843 вида, которые представляют все основные жизненные формы (табл. 33). Сравнение спектра жизненных форм дикорастущих и интродуцированных в Мурманской области растений показывает, что представители наиболее распространенных здесь жизненных форм (розеточных гемикриптофитов и корневишных геофитов) имеют самые высокие интродукционные коэффициенты (соответственно 1.14 и 1.06). Далее такой строгой корреляции не наблюдается. Напротив, следующими по степени приживаемости здесь идут луковичные геофиты, в то время как во флоре Мурманской области они занимают по численности последнее место. Этот факт свидетельствует о больших потенциальных возможностях данной жизненной формы, представленной во флорах арктических и субарктических районов реликтами термических максимумов четвертичного периода (Тихомиров, 1947), и одновременно об ограниченных способностях к миграциям, в том числе к миграциям с юга на север.

Приживаемость многолетних травянистых растений различных ботанико-географических зон

Сравнивая возможности интродуцирования растений различных географических районов, некоторые авторы основываются не на анализе поведения растений, интродуцированных из этих районов, а на количестве видов, существующих в настоящее время в коллекциях. Так, на географических участках ботанического сада Ботанического института им. В.Л.Комарова АН СССР в Ленинграде, по данным О.М.Полетико (Соколов, 1957), из 705 видов травянистых, преимущественно горных растений 52% составляли виды флоры СССР и 48% – растения зарубежных флор, в том числе флоры З.Европы – 20%, С.Америки – 15%. Из растений отечественной флоры наибольшая доля приходилась на растения европейской части СССР – 35%, Сибири – 23%, Дальнего Востока – 22%, Кавказа – 15%. На основании этих данных автор считает указанные районы перспективными для дальнейшей интродукции растений в условия Ленинграда. Аналогичный анализ для древесных растений парка Ботанического института проведен В.В.Ухановым (1936). Приведенные выше цифры свидетельствуют только о современном составе коллекций и не позволяют судить о выпадении видов, первоначально составлявших основу указанных выше географических участков. Между тем только сравнительный анализ сохранившихся и выпавших интродуцентов позволяет обоснованно оценить интродукционные возможности различных ботанико-географических районов.

Следуя Н.А.Аврорину (1956), мы провели анализ приживаемости испытанных в Полярно-альпийском ботаническом саду растений в зависимости от принадлежности их к различным эколого-географическим категориям. В указанной работе Н.А.Аврорин распределил 840 видов травянистых растений, деревьев и кустарников на 6 эколого-географических категорий, взяв за основу северные и высотные пределы их естественного распространения. Так, в категорию А вошли виды, заходящие в своем естественном распространении в тундровую зону и в альпийский пояс гор, в категорию Б – виды, заходящие на север в таежную зону, а в горах – в субальпийский пояс, в категорию В – виды, не выходящие из зоны широколиственных лесов, а в горах – за пределы широколиственного пояса. Категорию Г составили виды степей, полупустынь и засушливых горных склонов, категорию Д – виды, ограниченные в своем распространении на север и в горы зоной и поясом субтропиков, и категорию Е – виды, верные тропической зоне.

Мы несколько видоизменили эту шкалу так, чтобы она отражала не только северные, но и южные границы ареалов интродуцированных видов. Это дало возможность судить не только о степени сходства условий на крайних пределах их распространения с условиями места интродукции, т.е. условиями Кольского полуострова, но и о широте ареала. Такие сведения весьма важны для интродуктора, который по широте ареала растений судит об эвритопности растений – свойстве, определяющем в значительной мере конечный результат интродукцион-

ного эксперимента, характеризующем способность их к адаптации в более или менее различных условиях. Результаты анализа по нашей схеме, включающей 28 граций естественного распространения растений, представлены в табл.34.

Прежде всего следует отметить, что растения, заходящие в тундровую зону, имеют наибольший балл приживаемости и интродукционный коэффициент, превышающий единицу. В этой же группе заметна связь изменения интродукционного коэффициента с расширением ареала. Максимум интродукционных возможностей здесь отмечен у видов, распространенных от тропиков до тундровой зоны.

Т а б л и ц а 34

Приживаемость на Севере растений различных ботанико-географических зон

Распространение	Число видов	Средний балл приживаемости	Интродукционный коэффициент
Только в тундровой зоне	95	6.24	1.15
От тундровой до			
таежной зоны	59	7.01	1.30
широколиственнолесной зоны	26	5.72	1.06
степной зоны	24	6.87	1.27
области средиземноморского климата..	28	7.12	1.32
субтропической зоны	7	7.00	1.31
тропической зоны	4	8.00	1.48
Только в таежной зоне	36	6.97	1.29
От таежной до			
широколиственнолесной зоны	76	5.28	0.98
степной зоны	112	6.23	1.13
области средиземноморского климата...	240	6.74	1.24
субтропической зоны	45	4.69	0.87
тропической зоны	5	3.85	0.71
Только в широколиственнолесной зоне	120	5.46	1.01
От широколиственнолесной до			
степной зоны	61	4.79	0.88
области средиземноморского климата...	150	4.71	0.87
субтропической зоны	50	3.78	0.70
тропической зоны	8	2.54	0.47
Только в степной зоне	87	4.30	0.79
От степной до			
области средиземноморского климата...	99	3.89	0.72
субтропической зоны	12	2.87	0.53
тропической зоны	2	5.66	1.04

Таблица 34 (продолжение)

Распространение	Число видов	Средний балл приживаемости	Интродукционный коэффициент
Только в области средиземноморского климата	215	2.98	0.55
От области средиземноморского климата до субтропической зоны	7	5.50	1.02
тропической зоны	3	3.33	0.62
Только в субтропической зоне	18	4.11	0.76
От субтропической до тропической зоны	8	2.22	0.41
Только в тропической зоне	8	2.33	0.43

В других группах эта закономерность либо не выражена, либо имеет противоположное значение. Так, в группе видов, имеющих северным пределом своего распространения зону широколиственных лесов, интродукционный коэффициент закономерно уменьшается с расширением ареала интродуцируемого вида. У видов, верных какой-либо одной зоне, наблюдается падение интродукционных возможностей в ряду: таежная зона — тундровая зона — широколиственная зона — степная зона — субтропическая зона — область средиземноморского климата — тропическая зона. На меньшие интродукционные возможности тундровых растений по сравнению с таежными при переселении их на Кольский Север указывал ранее Г.Н. Андреев (1964, 1969), анализируя итоги интродукции в Хибинские растения из различных ботанико-географических районов С.-В. Азии. Он объяснял это относительным консерватизмом тундровых растений, обладающих весьма малым диапазоном изменчивости. Отмеченные Н.А. Аврориным (1956) преимущества растений, заходящих на север и из неморальной в степную зону (категория Г), перед растениями, имеющими северную границу своего распространения в широколиственной зоне (категория В), нашими данными не подтвердились, поскольку интродукционные коэффициенты у растений первой категории заметно ниже, чем у растений второй категории, за исключением тех видов, южная граница ареалов которых достигает тропиков. Этот факт был отмечен нами ранее (Головкин, 1967) при анализе приживаемости луковичных геофитов.

Приживаемость многолетних травянистых растений в зависимости от диапазона их высотного распространения

Приспособленность растений к существованию в различных горных поясах является одним из важных факторов, влияющих на результаты интродукции их на Север.

Как было показано выше, климатические условия высокогорий в ряде случаев сходны с теми условиями, которые встречаются переселенные на Север растения, и это сходство часто обуславливает повышенную приживаемость интродуцентов. Анализируя результаты переселения растений в Полярно-альпийском ботаническом саду, Н.А. Аврорин (1956) обратил внимание на высокую степень приживаемости тех из них, которые в своем распространении заходят в альпийский пояс гор, особенно гор северных широт. Растения субальпийского пояса заметно уступали в этом отношении альпийцам. Однако немногочисленность имевшегося тогда фактического материала не позволила сделать эти выводы достаточно обоснованными и ввести в сравнение растения других горных поясов. Мы располагали данными по фенологии 1681 вида травянистых многолетников, захватывающих в своем распространении те или иные горные пояса. При сравнении их высотного распространения в природе мы учитывали не только верхний его предел, но и весь диапазон высот, на которых встречается тот или иной вид. Это давало возможность судить о степени верности его тому или иному высотному поясу. Данные табл. 35 позволяют сделать следующие выводы.

1. У видов, встречающихся как на равнине, так и в горах, степень приживаемости на Севере падает с уменьшением диапазона их высотного распространения. Так, растения, встречающиеся, кроме равнинных местообитаний, во всех горных поясах вплоть до альпийского [псевдоорефиты по Ритцу (Rytz, 1934)], имеют наивысший интродукционный коэффициент и, напротив, самый низкий интродукционный коэффициент мы находим у видов, ограниченных в своем высотном распространении среднегорным поясом.

2. Среди растений, верных какому-либо одному горному поясу, т.е. наиболее консервативных в своем распространении, лучшими интродукционными возможностями обладают альпийцы, наихудшими — растения среднегорного пояса.

3. В большинстве своем ореофиты приживаются на севере лучше чисто равнинных видов. На это показывают их высокие интродукционные коэффициенты, которые лишь у 710 видов (39%) меньше 1. Средний балл приживаемости для ореофитов равен 5.94, а интродукционный коэффициент — 1.09.

Если мы рассмотрим теперь эти группы ореофитов с точки зрения приуроченности их к определенным географическим районам, применив тем самым более дробное деление этой большой категории интродуцентов, то обнаружим некоторые дополнительные особенности. Из табл. 36 видно, что указанная выше первая закономерность верна лишь для горных районов северных (севернее 50° с.ш.) и средних (42–50° с.ш.) широт. В средиземноморской зоне (33–45° с.ш.) и субтропиках (23–35° с.ш.)

Т а б л и ц а 35

Приживаемость многолетних травянистых растений
в зависимости от диапазона их высотного
распространения

Высотное распространение	Число видов	Сред- ний балл прижи- ваемо- сти	Ошиб- ка сред- ней ариф- мети- ческой <i>т</i>	Сред- нее квадра- тиче- ское откло- нение <i>б</i>	Интро- дукци- онный коэф- фици- ент
От равнин до альпийского пояса	190	7.24	0.24	3.84	1.34
От равнин до субальпийского пояса	200	6.33	0.25	3.84	1.17
От равнин до среднегорного пояса	453	4.87	0.16	3.55	0.90
Только в среднегорном поясе	191	4.55	0.26	3.68	0.84
От среднегорного до альпий- ского пояса	181	0.01	0.29	3.90	1.29
От среднегорного до суб- альпийского пояса	131	6.75	0.33	3.87	1.25
Только в субальпийском поясе	43	5.77	0.57	3.72	1.07
В субальпийском и альпий- ском поясах	178	6.11	0.29	3.96	1.13
Только в альпийском поясе	114	6.84	0.34	3.73	1.26

растений, встречающихся во всех горных поясах, очень мало или они отсутствуют. В интродукционном отношении они представляют незначительный интерес, поскольку несут на себе черты адаптации скорее к аридному, чем к нивальному климату, что значительно снижает их интродукционный коэффициент при переселении в Субарктику.

Горные районы средних и северных широт наиболее перспективны в отношении интродукции растений на Север, поскольку средний интродукционный коэффициент их выше 1.

Среди ореофитов северных широт такой коэффициент имеет большинство высотных групп. Низкая приживаемость здесь выявлена лишь у растений субальпийского и альпийского поясов. В первом случае такой результат объясняется крайней малочисленностью испытанных видов, не позволяющей сделать достоверные выводы. Плохо объяснима приживаемость альпийцев северных широт. Некоторое преимущество

Т а б л и ц а 36

Приживаемость ореофитов различных горных районов

Высотное распространение	Горные районы Севера			Горные районы средних широт		
	число видов	балл прижи- ваемости	интродук- ционный коэффи- циент	число видов	балл прижи- ваемости	интродук- ционный коэффи- циент
От равнин до альпийского пояса	135	7.94	1.47	43	6.23	1.15
От равнин до субальпийского пояса	99	7.29	1.35	82	5.29	0.98
От равнин до среднегорного пояса	173	6.47	1.19	193	4.27	0.79
Только в среднегорном поясе	18	7.28	1.33	79	5.10	0.94
От среднегорного до альпийского пояса	31	8.16	1.51	113	7.24	1.34
От среднегорного до субальпийского пояса	8	8.50	1.57	77	7.42	1.37
Только в субальпийском поясе	1	2.00	0.37	11	7.27	1.35
В субальпийском и альпийском поясах	20	6.70	1.24	104	6.36	1.17
Только в альпийском поясе	10	4.80	0.89	49	7.18	1.33
Итого	485	7.17	1.32	751	5.88	1.09

Таблица 36 (продолжение)

Высотное распространение	Горные районы средне-морской зоны				Горные районы субтропиков			
	число видов	балл приживаемости	интродукционный коэффициент		число видов	балл приживаемости	интродукционный коэффициент	
От равнин до альпийского пояса	12	2.92	0.54		-	-	-	
От равнин до субальпийского пояса	19	5.26	0.97		-	-	-	
От равнин до среднегорного пояса	81	3.01	0.55		6	4.50	0.83	
Только в среднегорном поясе	75	3.61	0.67		19	4.63	0.85	
От среднегорного до альпийского пояса	36	5.70	1.06		1	3.00	0.55	
От среднегорного до субальпийского пояса	35	6.86	1.27		11	2.99	0.55	
Только в субальпийском поясе	28	5.43	1.00		3	4.66	0.86	
В субальпийском и альпийском поясах	46	5.67	1.05		8	6.50	1.20	
Только в альпийском поясе	44	7.48	1.39		11	4.45	0.82	
Итого	376	5.07	0.94		59	4.50	0.83	

альпийцев средних широт перед альпийцами северных широт было отмечено еще Н.А.Аврориным (1956). По его данным, растения с регулярным плодоношением составляют в первом случае 26,5, во втором — 20,6%.

Отдельной группой, не вошедшей в приведенные выше таблицы, являются аркто-альпийцы — растения, распространение которых ограничено, с одной стороны, альпийским, реже субальпийским поясом гор средних широт, в частности Альпийской горной системы, и арктической и тундровой зонами Евразии и С.Америки. В испытании в Полярно-альпийском ботаническом саду было 59 видов растений с аркто-альпийской дизъюнкцией ареала. Все они показали сравнительно высокий балл приживаемости (6.69) и соответственно достаточно высокий интродукционный коэффициент (1.23).

Приживаемость эдификаторов растительного покрова и гемикосмополитов

Растения с увеличенной амплитудой модификационной изменчивости, у которых консерватизм экологических требований выражен в наименьшей степени, естественно, представляют собой благодарный материал для интродукции в районы с крайними условиями существования. Такими растениями в основном являются эдификаторы растительного покрова, играющие основную роль в создании фитоценотической среды (Быков, 1967). Основываясь на широком распространении большинства эдификаторов, их повышенной конкурентной способности и сравнительно большой выносливости, что является причиной доминирования этих видов в растительном сообществе (Быков, 1960–1965), Ф.Н.Русанов (1950, 1954) предложил ввести в интродукцию растений метод эдификаторов. Этот метод хорошо зарекомендовал себя при введении в культуру в Ташкенте эдификаторов прерий, пустынь и саванн С. и Ю.Америки (*Bouteloua Lag.*, *Andropogon L.* и др.).

Сравнительно широкое распространение большинства эдификаторов обусловлено наличием у них целой серии экотипов, и акклиматизация их „заключена в отборе из видового комплекса экотипов или же слагающих их биотипов, наиболее подходящих по своим экологическим особенностям к условиям данной страны“ (Малеев, 1933, стр.112). Сравнительная интродукция различных экотипов одного и того же вида является для условий Субарктики проблемой совершенно новой, однако априори мы можем заметить, что виды, способные образовывать в природе большое количество различных популяций, должны быть достаточно лабильны, во всяком случае по сравнению с остальной массой интродуцируемых видов.

Среди испытанных в Полярно-альпийском ботаническом саду в 1932–1968 гг. видов травянистых многолетников 155 видов являлись доминантами растительного покрова СССР (Быков, 1960–1965). Для этой группы был проведен анализ приживаемости составляющих ее видов. Средний балл приживаемости доминантов равнялся 6.9, а интродукционный коэффициент — 1.28, т.е. почти на 1/3 выше среднего коэффициента для всего массива испытанных видов. Такой высокий интро-

дукционный коэффициент подтверждает для северных районов положение Ф.Н.Русанова о перспективности включения эдификаторов в интродукционные эксперименты.

Специфическая группа растений, широко распространенных по земному шару, но не всегда являющихся эдификаторами, составлена космополитами, или, точнее, геми- или семикосмополитами (Алехин, 1944; Толмачев, 1962, и др.). По подсчету Альфонса Декандолля (De Candolle, 1855), лишь 18 видов высших растений населяют половину, 117 видов по крайней мере треть суши. Эти виды не являются собственно убиквидами, т.е. растениями индифферентными к условиям произрастания. Скорее наоборот, именно локальная их приуроченность к одному или нескольким специфичным биотопам позволяет им произрастать в некоторых случаях от тундр до тропиков. Так, по данным Декандолля, 15 видов гемикосмополитов – растения погруженные и плавающие, 23 – укореняющиеся на дне водоемов, т.е. так или иначе связанные с водой, являющейся своеобразной буферной средой для контрастных климатических условий. 30 видов гемикосмополитов Декандолля – рудеральные и сегетальные сорняки, приспособленные к специфическим условиям сорных мест и агроценозов. Из числа гемикосмополитов-многолетников в наших условиях было испытано 10 видов (*Agropyron repens* P.B., *Artemisia vulgaris* L., *Calystegia sepium* R.Br., *Dactylis glomerata* L., *Glyceria aquatica* Wahl., *Plantago major* L., *Potentilla anserina* L., *Prunella vulgaris* L., *Trifolium repens* L., *Verbena officinalis* L.).

Средний балл приживаемости этой группы был 8,4, а интродукционный коэффициент – 1.55. Эти показатели говорят о том, что приживаемость гемикосмополитов более чем в 1,5 раза выше, чем растений с более узкими ареалами.

Экологические особенности интродуцируемых растений и их значение для интродукции

Интродукционный эксперимент – это прежде всего столкновение консерватизма требований растений к определенной напряженности основных экологических факторов, выработавшегося в процессе становления вида на его родине, и новых, необычных условий существования. Чтобы оценить величину перестроек, которые происходят в морфологии и прежде всего в физиологии и химическом составе растений в процессе интродукции, нужно сопоставить условия существования на родине интродукцента и в новом пункте интродукции. К сожалению, обычно сведения об экологических условиях на родине растения бывают очень скудными, поэтому мы в своей работе вынуждены были ограничиться самым общим делением растений на основные экологические группы.

Отношение к увлажнению. Наиболее многочисленной группой среди испытанных в Полярно-альпийском саду травянистых многолетников оказалась группа мезофитов (2244 вида). Значи-

тельно хуже были представлены в испытаниях ксерофиты (193 вида) и гигрофиты (117 видов). Сравнение результатов исследования, приведенных в табл.37, говорит о том, что мезофиты показывают в среднем наилучшую приживаемость (интродукционный коэффициент 1.04). Несмотря на то, что мезофиты (интродукционный коэффициент 0.94). Наиболее низкая приживаемость отмечена у ксерофитов (интродукционный коэффициент 0.58). По-видимому, количества осадков в Хибинах в течение летнего периода для развития гигрофитов вполне достаточно, несмотря на июньско-июльские засухи. Одновременно такое количество осадков в сочетании с пониженными летними температурами тормозит развитие ксерофитов, которые в большинстве своем являются термобильными представителями флор аридных областей.

Т а б л и ц а 37

Приживаемость травянистых многолетних растений в зависимости от их отношений к увлажнению

Отношение к увлажнению	Число видов	Средний балл приживаемости	Ошибка средней арифметической m	Среднее арифметическое отклонение σ	Интродукционный коэффициент
Гигрофиты	117	5.10	0.36	3.86	0.94
Мезофиты	2244	5.62	0.08	3.65	1.04
Ксерофиты	193	3.14	0.19	2.68	0.58

Отношение к интенсивности освещения. По отношению к этому фактору все испытанные растения четко разделяются на три различные по степени приживаемости группы: наиболее лабильную – группу теневыносливых растений – факультативных сциофитов (интродукционный коэффициент 1.09) и следующие за ней группы строгих теневыносливых растений – облигатных сциофитов (умброфитов) и светолюбивых – гелиофитов, которые имеют соответственно интродукционные коэффициенты 0.97 и 0.93 (табл.38). Несколько меньшая степень приживаемости гелиофитов по сравнению с облигатными сциофитами объясняется, по-видимому, тем, что коллекционные питомники Полярно-альпийского ботанического сада расположены на местах прежних лесных полян, что обуславливает затенение в утренние и вечерние часы и значительно снижает освещенность в ночные часы летом во время непрерывного полярного дня.

Следует оговориться, что здесь не учтена фотопериодическая реакция интродуцированных растений. Литературные сведения о фотоперио-

Приживаемость травянистых многолетних растений
в зависимости от их отношения к интенсивности
освещения

Отношение к интенсивности освещения	Число видов	Средний балл прижи- ваемо- сти	Ошибка средней арифме- тичес- кой m	Среднее квадра- тичес- кое от- клонение σ	Интро- дукцион- ный ко- эффициент
Облигатные сцио- фиты (умб- рофиты).....	129	5.23	0.34	3.82	0.97
Факультативные сциофиты.....	1072	5.89	0.12	3.82	1.09
Гелиофиты.....	1355	5.05	0.10	3.78	0.93

дизме испытанных видов (Самыгин, 1956) настолько немногочисленны, что дисперсионный анализ приживаемости, проведенный нами на основе их, дал недостоверные результаты.

Значение величины ареала при интродукции
травянистых растений на Север

Большой интерес представляет вопрос о возможности интродукции эндемичных растений, узколокальное распространение которых в природе, казалось бы, наглядно показывает консерватизм их экологических требований. В.П.Малеев (1933) убедительно показал, что одно-значного подхода к этой группе растений быть не может, поскольку здесь приходится считаться с историей становления вида, которая и определяет его потенциальный экологический диапазон. Молодые прогрессивные эндемы способны с помощью человека значительно расширить свой современный ареал, в то время как древние эндемы, имеющие обычно третичные корни, более консервативны и с трудом переносят интродукцию в новые для них районы.

Выясняя влияние размеров естественного ареала на приживаемость растений на севере, мы проанализировали поведение представителей флор 5 горных районов Евразии: Гималаев и Тибета, Дальнего Востока и Северного Китая, Средней Азии, Альп и Кавказа. Внутри каждой группы мы выделили эндемы и виды с более широким ареалом, выходящим за пределы этих горных районов (табл.39). По степени приживаемости все испытанные виды разделились на две большие группы.

Приживаемость на Севере эндемичных и широко-
ареальных горных видов растений различного
географического происхождения

Флористические элементы	Число видов	Средний балл прижива- емости	Интродук- ционный коэффициент
Эндемичные виды Гималаев и Тибета	210	5.52	1.02
Тибетско-гималайские ореофиты с более широким ареалом	75	5.30	0.98
Эндемичные виды Альп	34	6.55	1.21
Ореофиты Альп с более широким ареалом	176	6.27	1.16
Эндемичные виды гор Кавказа	60	6.18	1.14
Кавказские ореофиты с более широ- ким ареалом	230	4.54	0.84
Эндемичные виды гор Средней Азии	66	4.00	0.74
Среднеазиатские ореофиты с более широким ареалом	220	5.52	1.02
Эндемичные виды гор Дальнего Востока и Северного Китая	58	5.14	0.95
Ореофиты Дальнего Востока и Север- ного Китая с более широким ареалом	76	6.06	1.12

1. Группа, в которой виды с более широким ареалом приживаются лучше эндемичных (в нашем примере – представители горных флор Дальнего Востока и Северного Китая и Средней Азии).

2. Группа, в которой эндемы приживаются лучше, нежели виды с более широким ареалом (в нашем примере ореофиты Альп, Кавказа, Гималаев, Тибета).

Такая неоднозначность поведения растений, обладающих широкими и узкими ареалами, может иметь флорогенетическое объяснение.

Дальний Восток является одним из древнейших и богатейших рефугиумов третичной флоры в СССР. Как равнинные, так и горные леса С.-В.Китая и С.Кореи состоят из тех же родов, что и олигоценовые леса, произраставшие на этой же территории. Этот район представляет собой северную окраину обширной Восточноазиатской флористической области (Вульф, 1944), нередко выделяемую в отдельную Маньчжурскую флористическую область (Комаров, 1901). Сравнительная близость центра происхождения покрытосемянных растений С.-В.Китая (Таджик, 1966) наложила свой отпечаток на видовой состав этой фло-

ристической области. Среди эндемиков Дальнего Востока и С.-В. Китая многие имеют третичные корни, и это не может не сказаться отрицательно на их интродукционных возможностях. К таким растениям, прошедшим испытания в Полярно-альпийском ботаническом саду, могут быть отнесены, например, *Dicentra spectabilis* Lem., *Incarvillea compacta* Maxim. и др. Усиление континентальности климата в конце плейстоцена способствовало увеличению площади распространения вечной мерзлоты на севере Сибири, что в свою очередь вызвало расширение границ распространения элементов темнохвойной тайги (Толмачев, 1954) и миграцию на юг и юго-запад бореальных форм из основных центров их образования в горах Северо-Восточной Азии. Эти мигранты, основная часть ареала которых лежит к северу от Маньчжурского рефугиума, смешались с третичными видами, частично вытеснив их, образовав бореальное ядро дальневосточной флоры и обусловив ту пестроту флористического состава местной растительности, на которую прежде всего обращают внимание ботаники при анализе дальневосточных флор (Васильев, 1944, 1958). Естественно, что такие виды оказались более лабильными при интродукции их на Север, чем произрастающие вместе с ними третичные реликты. Таковы *Saussurea nuda* Ledeb., *Sedum middendorffianum* Maxim., *Filipendula camtschatica* Maxim., *Tofieldia nutans* Willd. и другие испытанные в нашем Саду виды. Часть видов имеет сибирско-дальневосточные ареалы, захватывающие Алтай и Саяны (например, *Artemisia sacrorum* Ledeb., *Schizonepeta multifida* Briq. и др.).

Следует отметить, что указанные выше закономерности переселения дальневосточных растений действительно не только для Кольского Севера. Наиболее перспективными для интродукции в Москве растениями восточно-азиатской флористической области явились виды с широким и наиболее северным на родине ареалом (Вартазарова, 1961).

Основой среднеазиатского горного эндемизма являются с ксерофитные элементы средиземноморского, точнее, переднеазиатского происхождения, сформировавшиеся в палеогене (Попов, 1927; Гончаров, Овчинников, 1936; Овчинников, 1940, и др.). Переднеазиатский центр формирования аридных флор дал начало, в частности, среднеазиатским растительным группировкам нагорных ксерофитов — этим характерным представителям горных ландшафтов Средней Азии. Таким образом, первые этапы истории формирования горных флор Средней Азии и Дальнего Востока сходны между собой: и в том и в другом случае основу горного эндемизма составили древние третичные виды, только ксерофитного корня — в Средней Азии и мезофитного, и даже гигрофитного — на Дальнем Востоке. Среди этой группы среднеазиатских видов можно назвать *Dracocephalum bipinnatum* Rupr., *Allium longicuspis* Regel, *Nepeta formosa* Kudr. и некоторые другие, прошедшие испытание в Полярно-альпийском ботаническом саду.

В дальнейшем пополнение горных флор Средней Азии шло в основном за счет миграции на юг бореальных элементов (в ледниковые периоды) и встречной миграции на север ксерофильных среднеазиатских элементов, происходившей в межледниковые и послеледниковые периоды (Гончаров, Овчинников, 1936).

Эти элементы, обладавшие повышенной лабильностью, как правило, имеют в настоящее время широкие евразийские ареалы, захватывающие большую территорию и проходящие через различные ботанико-географические зоны. Таковы, например, испытанные нами в Хибинах *Melica ciliata* L., *Saxifraga sibirica* L., *Hypericum hirsutum* L., *Veronica incana* L. Различие в истории становления среднеазиатских горных реликтов, консервативных в своих экологических требованиях, и орофитов, с широким ареалом, зачастую выходящим за пределы Средней Азии, в значительной степени объясняет разницу в результатах интродукции этих двух групп растений на Север.

Переходя теперь к рассмотрению истории формирования флоры Альп, следует прежде всего отметить, что плиоценовая растительность северной и средней Европы, представленная в основном субтропическими видами с небольшим количеством бореальных элементов, не оставила почти никаких следов во флоре Альп, поскольку была буквально разбита об их подножье первым же, гюнцским оледенением; остатки этой растительности мигрировали через Пражский коридор в южную Европу. Эндемы Альп в большинстве своем состоят из криофитизировавшихся третичных высокогорных реликтов, элементов гляциальной флоры и мигрантов из северо-восточной Европы, в частности с Северного Урала (Вульф, 1944). Суровые условия, в которых происходило становление этих эндемиков, и их бореальные корни не могли не сказаться положительно при интродукции этих растений на Север. Такими эндемичными видами в наших опытах являются, например, *Primula tyrolensis* Schott, *Buphthalmum grandiflorum* L., *Leucanthemum atratum* Jacq., *Saxifraga hostii* Tausch. и др.

Позднее флора Альп обогащалась видами с более широкими ареалами; внеальпийская часть их ареалов лежит в средиземноморской (*Potentilla nitida* L., *Dianthus liburnicus* L. и др.) и широколиственной зонах Западной (*Cicerbita plumieri* Kirschl., *Viola lutea* Huds.) и Восточной (*Digitalis laevigata* Waldst. et Kit., *Centaurea nigrescens* Willd. и др.) Европы. Интродукционные возможности этой группы растений оказались несколько ниже, однако, как можно видеть из табл. 40, интродукционные коэффициенты всех представителей флоры Альп независимо от величины их ареала выше 1.

Характерной для кавказского эндемизма в целом, по мнению А.А. Гроссгейма (1936), является очень слабая связь со средиземноморской флорой, тем более разительная, если принять во внимание весьма высокое участие средиземноморского элемента в составе всей флоры Кавказа в настоящее время. Также слабы связи кавказских эндемиков с древнетретичной лесной флорой. Все испытанные в Полярно-альпийском ботаническом саду кавказские эндемы распределяются по группам, выделенным А.А. Гроссгеймом, следующим образом.

1. Собственно кавказские эндемы с четырьмя ветвями: эукавказской (*Colchicum laetum* Baker, *Delphinium caucasicum* C. A. M., *Heracleum asperum* M. B. и др.), дагестанской (*Primula luteola* Rupr.), иберийской (*Galanthus alpinus* Sosn.,

Cerastium argenteum M.B., *Iris iberica* Hoffm. и др.) и албанской (*Iris furcata* M.B., *Delphinium flexuosum* M.B. и др.). К этой группе эндемиков из испытанных в Полярно-альпийском ботаническом саду принадлежит 33 вида (или 55%).

2. Эндемы, слабо связанные или совсем не связанные по своему происхождению с кавказской флорой. Это в основном колхидские эндемы (*Paonia wittmanniana* Hartw. et Lindl., *Papaver monanthum* Trautv. и др.) и эндемы с тирским (*Iris acutiloba* C. A.M.), понтийским (*Crambe cordifolia* Stev.), иранским (*Iris musulmanica* Fom., *Ilycotis* Woron.) и малоазиатским (*Scilla rosenii* C.Koch, *Grossheimia macrocephala* Sosn. et Takht.) корнями. К этой группе эндемиков в наших опытах принадлежат 27 видов (или 45%).

Большинство испытанных видов первой группы (18 видов или 55%) составляли эндемы эукавказской и иберийской ветвей, которые имеют, согласно данным Гроссгейма, наиболее тесные связи с бореальной флорой, выражающиеся в большом числе мезофитных элементов высокогорного европейского и палеарктического происхождения, в то время как эндемы двух других ветвей несут на себе явное влияние переднеазиатского ксерофильного центра. Во второй группе преобладают колхидские эндемы (19 видов или 70%), представляющие собой в основном мезофитные дериваты третичной флоры, формирование которых связано прежде всего с четвертичным оледенением Большого Кавказа (Малеев, 1941). Этот этап в становлении колхидских эндемиков дал им, по-видимому, заметные преимущества перед другими видами этой группы при интродукции их на Север. Очень тесные связи ее со средиземноморскими центрами, которые отмечают Гроссгеймом для всей остальной кавказской флоры, не могли не понизить интродукционный коэффициент входящих в нее видов при перечислении их на Север. Сюда относятся испытанные в Хибинах *Kohlruschia prolifera* Kunth, ареал которой захватывает широколиственнолесную зону Европы, Иран и Малую Азию, *Verbascum cedreti* Boiss., распространенный, помимо Кавказа, в Передней Азии, *Pimpinella rhodantha* Boiss. с иранско-малоазиатской частью ареала и целый ряд других видов.

Флора Гималаев и Тибета сравнительно молода. Еще в эоцене область, занимаемая Тибетом, лежала под водами Тетиса. Флора же Гималаев сформировалась в основном за счет миграции на запад растений горных хребтов западного Китая и Тибета (Вульф, 1944). Молодой прогрессивный эндемизм Тибета и Гималаев довольно высок (для Тибета он равен 24%). Здесь сосредоточен целый ряд очагов видового разнообразия многолетних травянистых растений из родов *Meconopsis* Vig., *Setaria* P.B., *Primula* L. (рис. 24-27), *Androsace* L. и др. Этот район частично захватывает, с одной стороны, китайский, с другой — индостанский центры происхождения культурных растений (Вавилов, 1935).

Среди тибетско-гималайских эндемиков, хорошо показавших себя в нашем саду, можно назвать *Meconopsis baileyi* Prain, *Potentilla nepalensis* Hook., *Podophyllum emodi* Wall. и др.

Т а б л и ц а 40

Оценка значимости некоторых факторов, влияющих на успешность интродукции на Север травянистых многолетних растений (дисперсионный анализ по Е.К. Меркурьевой, 1963)

	Отношение к условиям освещенности		Отношение к условиям увлажнения		Вертикальная поясность		Жизненная форма		Приуроченность к ботанико-географическим зонам	
	x	y	x	y	x	y	x	y	x	y
Дисперсия	430	30016	1101	36303	1734	25758	1033	33160	3361	20054
Влияние факторов (в %)	1.4	98.6	2.9	97.1	6.3	93.7	3.0	97.0	14.3	85.7
Число степеней свободы	2	2549	2	2549	8	1825	7	1292	27	1668
Взвешенная дисперсия	215	11.8	550.5	14.2	217	14	147.6	25.7	124	12.0
Критерий достоверности (вычисленный)	18		38.7		15.5		5.7		10.3	
Критерий достоверности (табличный) для уровней вероятности 0.95, 0.99 и 0.999.	{ 6.9 4.6 3.0 }		6.9 4.6 3.0		3.3 2.5 1.9		3.5 2.6 2.0		2.1 1.8 1.5	

Все растения, ареалы которых выходят за пределы данной области, могут быть разбиты на две основные группы.

1. Виды с четкими связями в умеренных флорах Евразии. Все они в большей или меньшей степени ксерофильны, особенно те из них, которые встречаются во флорах южной Сибири и Средней Азии (Hooker, 1904; Вульф, 1944; Павлов, 1965). Таковы в наших опытах *Draba stenocarpa* Hook.f. et Thoms., *Artemisia macrocephala* Jacq. и ряд других видов.

2. Виды с тропическими связями, захватывающие в своем распространении Индокитай и юго-западные районы Китая. К ним относятся испытанные в нашем саду *Lysimachia acroadenia* Maxim., *Lilium willmottiae* Wils., *Cynoglossum amabile* Stapf и др.

Количественный состав этих групп в наших опытах был приблизительно одинаков.

По-видимому, молодость и прогрессивность большинства тибетско-гималайских эндемиков являются весьма весомым фактором, обусловившим их более высокую приживаемость по сравнению с более широко распространенными видами. Одновременно следует отметить, что наличие среди последних групп видов с четкими бореальными связями делает эту разницу в приживаемости незначительной.

Оценка значимости отдельных факторов для успешности интродукции многолетних растений

В предыдущих разделах мы старались показать, как изменяется степень приживаемости интродуцируемого растения в зависимости от его принадлежности к той или иной экологической группе, от его морфологических особенностей, происхождения материала и т.д.

Дисперсионный анализ дает нам возможность сравнить весомость, значимость различных факторов, влияющих на успех интродукции. Естественно, что учесть все без исключения факторы такого рода для интродуктора задача заманчивая, но невыполнимая, поскольку для выявления одних факторов фактического материала до сих пор недостаточно, как, например, недостаточно данных, характеризующих степень микотрофности растений, а о существовании других факторов можно только догадываться. Здесь, в частности, речь может идти о способности растений к существованию в чистых сомкнутых посадках, что связано, вероятно, в первую очередь, с аллелопатическими особенностями интродуцированных видов.

Если принять совокупность действий всех учтенных и не учтенных нами факторов, от которых зависит успех интродукции, за 100%, то долю некоторых из них, а они в большинстве случаев являются ведущими, можно проследить в табл. 40. Ее данные показывают, что наибольшую значимость для успеха интродукции имеют приуроченность растений к определенным ботанико-географическим зонам (14.3% от совокупности действия всех факторов), затем вертикальное распространение растений (6.3%), жизненная форма интродуцируемых видов (3.0%) и отношение их к увлажнению (2.9%). Меньшее значение для интродукции на Север имеет отношение переселяемых растений к условиям освещенности (1.4%).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Интродукция растений — сравнительно молодая наука, уходящая своими корнями в многовековую практику растениеводства. Начав, как и все науки, с накопления и систематизации фактов, она находится в настоящее время на стадии разработки основных вопросов теории и критического пересмотра имеющихся в ее арсенале методов. На очереди уже стоит подготовка к осуществлению новых задач — математическому планированию интродукционного эксперимента и прогнозированию его результатов, подготовка к активной перестройке природы переселяемых растений в нужную для нас сторону. Будучи наукой синтетической, родившейся на стыках различных отраслей биологии, интродукция растений должна решать эти задачи комплексно. Увлечение каким-нибудь одним из интродукционных методов в ущерб другим делает подход к будущим интродуcentам односторонним, а результаты опытов и их интерпретацию и обобщение — уязвимыми для объективной критики.

Настоящая работа явилась попыткой многостороннего анализа почти 3000 видов травянистых растений, переселенных в условия Субарктики. Такой анализ, проведенный с применением методов математической статистики, позволил создать модель своего рода „идеального интродуcentа“, в которой сочетаются все адаптационные возможности успешно прошедших испытания растений.

Как показали многолетние опыты, при интродукции растений на Север следует прежде всего учитывать их распространение по природным ботанико-географическим зонам.

Растения, северная часть ареала которых заходит в тундровую зону, показали наилучшую способность к адаптации на питомниках Полярно-альпийского ботанического сада. Такие растения встречаются здесь условия, аналогичные условиям их естественного произрастания. Процесс акклиматизации у них проходит быстрее, чем у растений других групп, ритм роста и развития при этом изменяется сравнительно мало, незначительными бывают морфологические изменения интродуcentов.

В этой группе наиболее четко заметна положительная связь изменения степени приживаемости с изменением величины ареала. Максимум интродукционных возможностей отмечен у гемикосмополитов.

Степень приживаемости постепенно уменьшается с уменьшением числа ботанико-географических зон, в которых встречается данный вид. В других группах растений, имеющих своим северным пределом зоны

тайги, широколиственных лесов, степей и т.д., эта закономерность либо не выражена, либо имеет противоположное значение.

У видов, верных какой-либо одной зоне, наблюдается падение интродукционных возможностей в ряду: таежная зона — тундровая зона — широколиственнолесная зона — степная зона — субтропическая зона и область средиземноморского климата — тропическая зона.

Понижение приживаемости в Хибинах тундровых растений по сравнению с таежными связано с относительным экологическим консерватизмом этих растений, обладающих сравнительно малым диапазоном изменчивости (Андреев, 1964).

Влияние высотного распространения растений в природе на приживаемость их при переселении в условия Субарктики было изучено на основании анализа поведения 1681 вида травянистых многолетников, захватывающих в своем распространении те или иные горные пояса. Этот анализ показал, что у видов, встречающихся одновременно как в равнине, так и в горах, интродукционные возможности падают с уменьшением диапазона их высотного распространения. Так, виды, распространенные во всех горных поясах от предгорий до альпийского и нивального поясов и обладающие наивысшей экологической лабильностью, имеют наилучшие интродукционные показатели.

Среди ореофитов, верных какому-либо одному горному поясу, т.е. наиболее консервативных в своем распространении, лучшие результаты отмечены у альпийцев. Альпийский пояс гор по своим природным условиям сходен с конечным пунктом интродукции — районами Субарктики, отличаясь от последних главным образом условиями освещения в течение вегетационного периода, в том числе продолжительностью светлой части суток и качественным составом света (увеличением интенсивности УФ излучения).

Наименее устойчивыми в новых условиях оказались виды, верные среднегорному поясу, в основном обитатели широколиственных лесов и горных степей. Поведение их на Севере в какой-то степени аналогично поведению там равнинных степных и широколиственнолесных видов. Если оценивать степень приживаемости всех групп ореофитов в целом, то окажется, что приживаемость их значительно выше, чем у чисто равнинных видов. Наиболее перспективными в отношении переселения в условия Субарктики показали себя травянистые многолетники из горных районов северных (севернее 50° с.ш.) и средних (42–50° с.ш.) широт. Большими интродукционными возможностями обладают аркто-альпийцы — виды, совмещающие в себе многие положительные качества двух перспективных групп: растений высоких широт и растений альпийского пояса, хорошо приспособившихся как к пониженным температурам, так и к условиям непрерывного летнего дня.

Интродукционный эксперимент — это прежде всего столкновение консерватизма требований растений к определенной напряженности основных экологических факторов, возникшего в процессе становления вида на его родине, и новых условий существования. Особенности экологии „идеальных интродуцентов“ выясняются из анализа приживаемости представителей различных экологических групп.

Наиболее перспективными для интродукции в Субарктику оказались: по отношению к условиям увлажнения — группа мезофитов, по отношению к условиям освещенности — группа факультативных сциофитов. Большую роль при переселении растений в Субарктику играет их жизненная форма, представляющая собой внешнее выражение особенностей биологии развития интродуцентов, зависящая от характера внутренних процессов, протекающих в растении. Она может быть использована интродукторами не только при предварительном отборе перспективных для переселения на Север растений. Изменение жизненной формы в культуре указывает на направление и скорость перестройки ритма роста и развития интродуцентов, выпадение или, напротив, появление новых отдельных фаз развития.

Анализируя степень приживаемости переселенных в условия Субарктики растений различных жизненных форм, прежде всего следует отметить, что в группе травянистых растений сравнение интродукционных возможностей многолетников и однолетников не дает оснований однозначно ответить на вопрос о преимуществах той или другой формы.

Большинству однолетников, представителям жизненной формы, возникшей в процессе максимального сокращения жизненного цикла всего растения, свойствен ускоренный ритм роста и развития. Это ускорение, отмечаемое не только у видов умеренных широт, но и у представителей субтропической и тропической зон, позволяет отдельным теплолюбивым однолетним растениям в условиях короткого северного лета обильно цвести и плодоносить.

В то же время происходящие из тех же южных районов многолетники в аналогичных условиях часто не успевают полностью закончить сезонный цикл развития побегов. Зрелые семена однолетников, посеянные осенью в открытый грунт, обычно обладают лучшими возможностями для успешной перезимовки, чем зимующие почки многолетников.

Однако именно тот факт, что перезимовка зачатков яровых однолетников происходит исключительно в форме семян, является одной из причин полного выпадения этих растений. Возможные в любой день лета заморозки, снегопады и периодические летние засухи в аномальные годы могут изменить ритм развития однолетников настолько, что при этом созревание, а нередко и завязывание семян исключается. Для однолетников отсутствие зрелых семян равнозначно полной гибели популяции, невозможности ее возобновления на будущий год. Естественно предположить, что именно эта особенность биологии однолетников явилась причиной того, что эта жизненная форма в северных флорах либо отсутствует совсем, либо представлена незначительным числом видов. В то же время возможность перезимовки многолетников в гораздо меньшей степени зависит от наличия зрелых семян, хотя процесс созревания семян, связанный с оттоком к ним пластических веществ из других органов, несомненно, тормозит закладку и формирование зимующих почек. Многолетнее растение, обладающее достаточной зимостойкостью, может продолжительное время в неблагоприятных для цветения и плодоношения условиях возобновляться и даже разрастаться вегетативно. Популяция при этом не только сохраняется, но и нередко увеличивает занятую ею территорию. В особо благоприятный

аномальный год у такого растения могут сформироваться генеративные побеги, способные завершить полный цикл развития, т.е. дать зрелые семена. Эти особенности травянистых многолетников особенно хорошо выражены у растений с ди- и полициклическим типом развития побегов. Сравнение интродукционных возможностей представителей семи основных групп жизненных форм переселенных в Хибины травянистых многолетников показало, что наилучшей приживаемостью здесь обладают розеточные гемикриптофиты и корневишные геофиты. Менее перспективны для интродукции луковичные и клубневые геофиты, безрозеточные (эпикотильные) гемикриптофиты и хамефиты. Хуже всех в опытных посадках показали себя клубнелуковичные геофиты.

Объяснение преимущества розеточных гемикриптофитов перед безрозеточными следует искать, по-видимому, в различии ритма роста и развития их надземных годичных побегов. Будучи в большинстве своем ди- и полициклическими, они формируют генеративную часть в течение 1,5 и более лет. Быстрый рост и развитие надземных побегов в год цветения у них предваряет длительное внутрипочечное развитие конуса нарастания накануне года цветения. Результатом этого обычно является большая дифференциация элементов цветка и соцветия в зимующей почке осенью года, предшествующего цветению. Кратковременность внепочечного (надземного) развития генеративных побегов у розеточных гемикриптофитов дает им возможность цвести даже в наименее благоприятные для развития других жизненных форм годы с укороченным вегетационным периодом. Здесь следует также учитывать большую или меньшую сохранность под снегом листьев розетки, что увеличивает зимостойкость розеточных растений (Болховских, 1955) и, в частности, их стойкость к вымоканию (Голицинский, 1948). Безрозеточные гемикриптофиты, побеги которых развиваются, как правило, по моноциклическому типу, лишены этих преимуществ, поскольку большинство их формирует генеративную часть побегов вне почки возобновления. В результате этого период развития цветков и соцветий у таких растений весьма растянут, что отодвигает цветение на более поздние сроки, тем самым уменьшая его вероятность и вероятность созревания семян.

Одной из особенностей биологии корневишных геофитов, дающей им определенное преимущество при переселении в условия Субарктики, является их способность выносить дочернюю почку возобновления в сторону от материнского куста, предупреждая тем самым переуплотнение дернины и ее преждевременное выпревание. Верхний слой почвы, в котором проходят корневища, создавая некоторую защиту почек от вымерзания, служит также своего рода буферной средой для нивелирования перепадов суточных температур. Такая нивелировка особенно важна в период дифференциации цветочных почек, приходящийся у многих корневишных геофитов на вторую половину лета — период с повышенной вероятностью заморозков.

В своей работе интродукторам все чаще приходится считаться с фитоценотическим фактором, определяющим способность растений существовать в одновидовых и смешанных насаждениях, стабильность популяции и ее способность противостоять инвазии нежелательных, главным образом сорных видов. Естественно предположить, что боль-

шинство видов, играющих ведущую роль в строении фитоценозов, окажутся достаточно выносливыми в новых для них условиях Севера. Интродукционные эксперименты подтвердили это. У большой группы эдификаторов растительного покрова выявлены повышенные интродукционные возможности, что подтверждает положение Ф.Н.Русанова (1950, 1954) о перспективности интродукции этой группы растений.

Модель „идеального интродукцента“, включающая в себя все положительные особенности рассмотренных выше групп растений, может стать прообразом эталона для интродукторов, работающих в Субарктике. Вполне очевидно, что такая модель не является идеальной и исчерпывающей. Она будет уточняться и дополняться по мере накопления новых данных по биологии интродуцированных растений, данных, полученных с помощью анатомических, кариологических, биохимических, физиологических и других методов. Не исключена возможность применения в будущем для целей прогнозирования результатов интродукции многофакторного анализа, результатом которого будет всесторонняя априорная оценка интродукционной ценности привлекаемого на Север материала. Основная трудность перехода к такому анализу заключается в отсутствии методов математического ранжирования многих факторов, влияющих на приживаемость растений на Севере. В самом деле, пока неясно, как, например, количественно соподчинить разнообразие жизненных форм многолетников, их географическое распространение, вертикальную зональность и т.п.

Прогнозирование в интродукции в дальнейшем не ограничится только одними общими результатами интродукционного эксперимента. Наша работа показывает, что по корреляции сроков цветения и напряженности отдельных экологических факторов можно судить о наличии у растений в данных условиях особых критических периодов, во время которых растения наиболее чувствительны к различиям в напряженности этих факторов. Анализируя и сопоставляя между собой статистические данные по критическим периодам, которые могут быть приурочены как к году цветения, так и к году, предшествующему цветению, возможно будет, по-видимому, вывести систему уравнений, по которым на основании данных текущих метеонаблюдений будут составляться прогнозы сроков прохождения растениями отдельных фаз сезонного развития, а также искусственно регулироваться темпы роста и развития надземных и подземных органов.

Данные наших работ дают возможность наметить основные направления естественного отбора, идущего в популяциях (опытных образцах) многолетних растений, переселенных на Север. Адаптация этих растений к новым для них условиям существования проходит обычно в несколько этапов. В первый год жизни семян растений, у которых развитие побегов происходит по ди- и полициклическому типу, наблюдается дифференциация на скороспелые яровые формы с тенденцией к моноциклическости и формы с растянутым периодом развития вегетативных органов. Первые часто становятся однолетниками, полностью или частично проходящими свой цикл развития в одно лето и по закладывающим зимующих почек, что является основной причиной выпадения таких растений уже в первый год.

На втором году жизни в популяциях начинается выпадение форм с повышенным апикальным доминированием. Одновременно здесь выделяется группа растений, побеги которых, нормально ди- и полициклические, начинают развиваться по моноциклическому типу. В последующие годы, как правило, тип развития побегов, установившийся в первые два года жизни, сохраняется, однако в сенильный период жизни особи может заметно усиливаться противоположная тенденция к моноциклическости. Таким образом, в результате естественного отбора в популяциях выделяются следующие группы, ритм роста и развития которых, по-видимому, в наибольшей степени соответствует комплексу новых природных условий.

1. Растения с ди- и полициклическим типом развития побегов. Растянутость периода формирования побега у этих растений в какой-то степени компенсирует тот тепловой дефицит, с которым сталкивается на Севере южный интродуцент.

2. Растения с ускоренным моноциклическим типом развития побегов. Таковы, например, растения, у которых наблюдается сокращение цикла развития побега путем аббревиации — выпадения одной из фаз развития.

3. Растения с пониженным апикальным доминированием. Такие растения способны заложить и сформировать большое количество пазушных и придаточных почек возобновления, особенно в базальной части В свою очередь увеличение количества зимующих почек возобновления гарантирует лучшую перезимовку и большую вероятность отрастания на будущий год. Степень апикального доминирования нередко возрастает к концу жизни растения.

4. Растения, способные длительное время существовать в вегетативном состоянии без заметной деградации, обычно хорошо размножаясь вегетативно.

Следует, однако, заметить, что растения с наилучшей степенью приживаемости на Севере могут включать в себя признаки нескольких перечисленных выше групп.

Изучение морфологии внутрипочечного развития надземного побега дает большой фактический материал, иллюстрирующий процесс адаптации растений в новых условиях. Как показали наши наблюдения, стабильность наступления сроков цветения как одного из показателей ритмичности жизненных процессов у интродуцированных растений на Севере меньше, чем на родине. Этот факт представляется нам еще одним свидетельством того, что перенос растений в крайние условия существования является мощным фактором, расшатывающим основы сложившейся в филогенезе и закрепленной в поколениях ритмики развития, мобилизующим для этого все потенциальные возможности организма. В свою очередь стабильность начала цветения интродуцентов в культуре на Севере имеет прямую зависимость от степени сформированности генеративного побега в почке возобновления осенью года, предшествующего цветению. Морфологические исследования в этом случае не только дают нам материал для общей характеристики органо-генеза, но и позволяют в известной мере предсказать степень стабильности многолетних дат наступления цветения и, возможно, некоторых других фаз.

Новые промышленные районы Крайнего Севера ждут своих региональных озеленительных ассортиментов, и мы надеемся, что наша книга, обобщающая большой опыт интродукционных работ Полярно-альпийского ботанического сада, в какой-то мере поможет делу районирования декоративных растений в советской Субарктике, суровой и трудной, но благодарной области деятельности наших интродукторов.

Приложение 1

Средние декадные суммы активных температур (1950-1968 гг.)

Декады	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь
I	8.8	48.7	116.7	119.1	60.9
II	18.3	101.0	130.1	112.2	30.1
III	36.5	114.3	141.8	104.7	19.1

Приложение 2

Аннотированный список растений, испытанных в культуре в Полярно-альпийском ботаническом саду в 1957-1966 гг.

Список составлен по тому же принципу, что и аналогичный список в монографии Н.А.Аврорина, Г.Н.Андреева, Б.Н.Головкина и А.А.Кальнин (1964), и является его продолжением, так как включает в себя новые виды, испытанные в более поздний период, и виды старых посевов, по тем или иным причинам не вошедшие в указанную работу. Литература, использованная при составлении эколого-географической и хозяйственной характеристики испытанных видов, включена в общий библиографический указатель книги. При цитировании указывается автор (или редактор) работы, год издания, том или выпуск (если он есть) и страница, где имеется описание данного вида, а также то название, под которым оно приводится в цитированной работе. Названия видов согласованы с „Флорой СССР“ и номенклатурным справочником О.М.Полетико и А.П.Мищенко (1967).

После указанных литературных источников приводится балл приживаемости (1 б., 2 б. ... 12 б.). Шкала баллов приведена на стр.159-160.

Gramineae L. - Злаки

1. *Alopecurus pratensis* L. v. *aureo-variegatus* hort. - Лисохвост луговой золотисто-пестрый. Розеточный гемикриптофит. Садовая пестролистная форма вида, распространенного на лугах от тундровой до средиземноморской зоны, в горах в горнолесном поясе Европы, Кавказа и Ср.Азии. Декоративное. Гроссгейм (1939, I : 174); Флора СССР (1934, II : 150); Hegi (1906, I : 217). 3 б.

2. *Bromus aleutensis* Trin. - Костер алеутский. Розеточный гемикриптофит. Засоленные морские побережья в тундровой и таежной зонах Аляски. Anderson (1961, 87); Hulten (1912, II : 254, как *B. sitchensis* Trin. var.). 3 б.

3. *Bromus brevis* Steud. - Костер укороченный. Розеточный гемикриптофит. Травянистые места степной зоны Ч.Аргентины. Cabrera (1953 : 56). 3 б.

4. *Bromus carinatus* Hook. - Костер килеватый. Розеточный гемикриптофит. Леса, сухие открытые места от широколиственнолесной до субтропической зоны З.Канады, запада США и С.-З.Мексики. Кормовое. Ларин (1950, I : 180); Abrams (1940, I : 228). 5 б.

5. *Bromus hookerianus* Thunb. - Костер Гукера. Оз. Леса, сухие открытые места от таежной до средиземноморской зоны З.Канады, запада США и С.-З.Мексики. Abrams (1940, I : 229 как *B. carinatus hookerianus*); Rydberg (1954 : 89). 3 б.

6. *Bromus marginatus* Nees - Костер краевой. Розеточный гемикриптофит. Леса, сухие открытые места, берега рек и озер от широколиственной до субтропической зоны, в горах до альпийского пояса запада Канады, США и С.-З.Мексики. Кормовое. Ларин (1950, I : 180); Abrams (1940, I : 228). 3 б.

7. *Bromus pumpellianus* Scribn. - Костер пумпеллианский. Розеточный гемикриптофит. Травянистые открытые местообитания таежной и широколиственной зон, в горах до среднегорного пояса запада США и Канады от Аляски до Колорадо. Hulten (1942, II : 251); Rydberg (1954 : 91) 1 б.

8. *Bromus sibiricus* Drob. - Костер сибирский. Корневишный геофит. Леса, луга таежной зоны и горнолесного пояса Урала, Сибири и МНР. Кормовое. Грубов (1955 : 75); Крылов (1928, II : 335); Ларин (1950, I : 423); Попов (1957, I : 110); Флора СССР (1934, II : 561). 11 б.

9. *Bromus tytholepis* Nevski - Костер мелкочешуйный. Розеточный гемикриптофит. Травянистые сухие открытые склоны, кустарники в степной зоне, в горах в среднегорном поясе Ср.Азии. Эндем. Кормовое. Ларин (1950, I : 426); Флора Казахстана (1956, I : 276); Флора Киргизской ССР (1950, II : 172); Флора СССР (1934, II : 563). 1 б.

10. *Elymus villosissimus* Scribn. - Колосняк мохнатый. Корневишный геофит. Песчаные и каменистые места тундровой зоны и альпийского пояса гор северо-востока азиатской части СССР и Аляски. Кормовое. Ильин (1951, II : 207); Ларин (1950, I : 495); флора СССР (1934, II : 696); Hulten (1942, II : 268 как *E. arenarius* L.). 3 б.

11. *Koeleria polonica* Dom. - Тонконог польский. Розеточный гемикриптофит. Леса, опушки, берега рек, пески в таежной и широколиственной зонах В.Европы. флора СССР (1934, II : 335); Szafer, Kulczyński, Pawłowski, (1953 : 904). 5 б.

12. *Poa caespitosa* Forst. - Мятлик дернистый. Розеточный гемикриптофит. Травянистые луга от средиземноморской до тропической зоны, в горах в горнолесном поясе Австралии и Новой Зеландии. Cheeseman (1925 : 196). 2 б.

13. *Stipa joannis* Čelak. - Ковыль Иоанна. Розеточный гемикриптофит. Степи, каменистые и травянистые сухие склоны степной и средиземноморской зон, в горах в среднегорном поясе Европы, Кавказа, З. и Ср.Сибири, Ср. и М.Азии. Гроссгейм (1939, I : 150); флора СССР (1934, II : 96). 2 б.

14. *Stipa lessingiana* Trin. - Ковыль Лессинга. Розеточный гемикриптофит. Степи, травянистые и каменистые склоны степной и средиземноморской зон, в горах до субальпийского пояса, Ср. и В.Европы, З.Сибири, Ср.Азии и С.Ирана. Кормовое. Гроссгейм (1939, I : 149); Крылов (1928, II : 176); Ларин (1950, I : 259); флора СССР (1934, II : 93). 2 б.

15. *Stipa neaei* Nees - Ковыль Нэ. Розеточный гемикриптофит. Каменистые места тундровой зоны Ю.Аргентины и Ю.Чили. Spegazzini (1897 : 580). 1 б.

Araceae Neck. - Ароидные

16. *Arisaema amurense* Maxim. - Аризема амурская. Клубневой геофит. Леса, берега рек в широколиственной зоне и горнолесном поясе Дальнего Востока и С.-В.Китая. Ядовитое, лекарственное (гомеопатическое). Комаров и Клобукова-Алисова (1931, I : 339); Ларин (1950, I : 600); Оголевец (1951 : 24); флора СССР (1935, III : 490). 2 б.

17. *Arum korolkovii* Rgl. - Аронник Королькова. Клубневой геофит. Тенистые травянистые и каменистые места, леса средиземноморской зоны и среднегорного пояса гор Ср.Азии, С.Ирана и С.-З.Китая, Красильное (плоды оранжевые). Ларин (1950, I : 600); флора СССР (1935, III : 486); флора Туркмении (1932, I : 234). 2 б.

Juncaceae Vent. - Ситниковые

18. *Luzula multiflora* Lej. - Ожика многоцветковая. Розеточный гемикриптофит. Луга, болота, кустарники, леса от таежной до степной зоны, в горах до субальпийского пояса Европы, Кавказа и З.Сибири. Гроссгейм (1940, II : 80); флора СССР (1935, III : 572); Hegi (1908, II : 183). 11 б.

Liliaceae Juss. - Лилейные

19. *Allium canadense* L. - Лук канадский. Луковичный геофит. Влажные поляны, кустарники от широколиственнолесной до субтропической зоны, в горах в горнолесном поясе востока США, а также в Колорадо. Britton, Brown (1936, I : 499). 6 б.

20. *Allium moly* L. - Лук Моли. Луковичный геофит. Луга средиземноморской зоны Ю.-З.Европы. Coutinho (1913, 131); Hegi (1908, II : 223); Parrey's Blümengärtnerrei (1957, I : 259). 3 б.

21. *Allium paradoxum* G.Don - Лук странный. Луковичный геофит. Тенистые леса горнолесного пояса Кавказа, З.Копетдага и гор С.Ирана. Пищевое. Гроссгейм (1940, II : 136); Ильин (1957, II : 27); флора СССР (1935, IV : 254). 3 б.

22. *Allium pyrenaicum* Costa - Лук пиренейский. Луковичный геофит. Каменистые места альпийского пояса Пиренеев. Cadevall y Diars (1935, V : 250). 6 б.

23. *Allium saxatile* M.B. - Лук скальный. Луковичный геофит. Скалы, каменистые места, пески, степи степной зоны и среднегорного пояса гор Европы, Кавказа и востока Ср.Азии. Пищевое. Гроссгейм (1940, II : 128); Ильин (1957, II : 27); Крылов (1929, III : 632 как *A. globosum* Boiss.); Boissier (1867, I : 247 как *A. globosum* Boiss.). 6 б.

24. *Allium suaveolens* Jacq. - Лук душистый. Луковичный геофит. Болота, заливные луга, обочины дорог, болотистые места широколиственнолесной зоны и среднегорного пояса гор Ср.Европы. Hegi (1908, II : 222). 2 б.

25. *Allium tuberosum* Rottl. - Лук клубневой. Луковичный геофит. Травянистые и каменистые места среднегорного и субальпийского поясов гор Непала. Marquarand (1929 : 220). 2 б.

26. *Allium wallichianum* Steud. - Лук Уоллича. Луковичный геофит. Травянистые и каменистые места субальпийского и альпийского поясов Гималаев. Blatter (1929, II : 177); Strachey, Duthie (1906 : 188 как *A. wallichii* Kunth). 4 б.

27. *Bulbina aloides* Willd. - Бульбина слоевидная. Розеточный гемикриптофит. Травянистые места средиземноморской зоны Африки. Adamson, Salter (1950 : 186). 3 б.

28. *Camassia cusikii* S.Wats. - Камассия Кузика. Луковичный геофит. Травянистые открытые склоны от горнолесного до альпийского пояса гор Орегона. Декоративное. В культуре с 1852 г. Полетико, Мишенкова (1967 : 49); Abrams (1940, 1 : 415). 4 б.

29. *Cardiocrinum giganteum* Mak. - Кардиокринум гигантский. Луковичный геофит. Травянистые места субальпийского и альпийского поясов гор З.Юньнани (Ю.-З.Китай). Декоративное. В культуре с 1764 г. Полетико, Мишенкова (1967 : 49); Diels (1912-1913 : 86). 1 б.

30. *Chionodoxa luciliae* Boiss. - Хионодокса Люцилии. Луковичный геофит. Луга, каменистые места альпийского пояса гор М. Азии. Декоративное. В культуре с 1764 г. Полетико, Мишенкова (1967 : 152); Parreys Blümengärtnerei (1957, 1 : 295). 4 б.

31. *Clintonia borealis* Rafin. - Клинтона северная. Розеточный гемикриптофит. Леса таежной и широколиственной зон, в горах до субальпийского пояса востока Канады и США. Декоративное. Полетико, Мишенкова (1967 : 54); Britton, Brown (1936, 1 : 514). 1 б.

32. *Colchicum laetum* Stev. - Безвременник веселый. Клубнелуковичный геофит. Луга, степи степной зоны и среднегорного пояса гор юго-востока европейской части СССР и Дагестана. Гроссгейм (1940, II : 94); Полетико, Мишенкова (1967 : 55); Флора СССР (1935, IV : 29). 4 б.

33. *Colchicum szovitsii* Fisch. et Meg. - Безвременник Совича. Клубнелуковичный геофит. Луга субальпийского и альпийского поясов Ю. Закавказья, Талыша и С. Ирана. Гроссгейм (1940, II : 95); Флора СССР (1935, IV : 26). 11 б.

34. *Fritillaria eduardii* Regel. - Рябчик Эдуарда. Луковичный геофит. Травянистые и каменистые склоны среднего и верхнего горных поясов С.-З. Памира, Эндем. Пищевое (луковицы). Ильин, (1957, II : 60); Родионенко (1955 : 273); Флора СССР (1935, IV : 317). 2 б.

35. *Fritillaria ruthenica* Wikstr. - Рябчик русский. Луковичный геофит. Луга, кустарники, каменистые места от таежной до степной зоны, в горах в среднегорном поясе востока европейской части СССР, З. Предкавказья, З. Сибири и севера С. Азии. Флора СССР (1935, IV : 305). 2 б.

36. *Gagea erubescens* Bess. - Гусиный лук краснеющий. Луковичный геофит. Луга, кустарники от таежной до степной зоны С. и В. Европы. Станков, Талиев (1949 : 554); Флора СССР (1935, IV : 79). 3 б.

37. *Hyacinthus litwinovii* E. Czerniak. - Гиацинт Литвинова. Луковичный геофит. Каменистые склоны, скалы среднегорного пояса гор Копетдага и С. Ирана. Флора СССР (1935, IV : 406); Флора Туркмении (1932, 1 : 308). 1 б.

38. *Leopoldia tenuiflora* Heldr. - Леопольдия тонкоцветковая. Луковичный геофит. Степи, травянистые и каменистые склоны, опушки, поля степной зоны, в горах до субальпийского пояса Ю.-В. Европы, Кавказа и М. Азии. Гроссгейм (1940, II : 176); Флора СССР (1935, IV : 410). 2 б.

39. *Lilium pardalinum* Kellog - Лилия леопардовая. Луковичный геофит. Берега рек и ручьев, окраины болот в средиземноморской зоне Калифорнии. Полетико, Мишенкова (1967 : 112); Abrams (1940, 1 : 419). 2 б.

40. *Merendera jolanthae* E. Czerniak. - Мерендера Иоланты. Луковичный геофит. Глинистые склоны, сухие открытые места средиземноморской зоны и среднегорного пояса З. Туркмении. Эндем. Ратичное. Оголевец (1951 : 231); Флора СССР (1935, IV : 19); Флора Туркмении (1932, 1 : 249). 1 б.

41. *Muscari atropatanum* A. Grossh. - Мышиный гиацинт атропатанский. Луковичный геофит. Сухие склоны степной зоны В. Закавказья и С.-З. Ирана. Гроссгейм (1949 : 262). 1 б.

42. *Muscari botryoides* Mill. - Мышиный гиацинт гроздьевидный. Луковичный геофит. Леса, сухие луга, виноградники от горнолесного до альпийского пояса гор С. Европы. Флора СССР (1935, IV : 419); Hegi (1908, II : 258). 6 б.

43. *Muscari leustomum* Woron. - Мышиный гиацинт белозевный. Луковичный геофит. Травянистые склоны средиземноморской зоны и среднегорного пояса гор Крыма, В. Закавказья, Ирана и С. Азии. Флора СССР (1935, IV : 417); Флора Туркмении (1932, 1 : 310 как *M. racemosum* Mill.). 2 б.

44. *Muscari sosnovskyi* A. Schchian - Мышиный гиацинт Сосновского. Луковичный геофит. Леса, кустарники, каменистые места от среднего до альпийского пояса Кавказа. Эндем. Гроссгейм (1940, 1 : 237 как *M. polyanthum* Miscz.); Флора Азербайджана (1952, II : 192). 9 б.

45. *Ornithogalum magnum* Krasch. et Schischk. - Птицемлечник крупный. Луковичный геофит. Леса, кустарники, виноградники горнолесного пояса Предкавказья и В. Закавказья. Эндем. Гроссгейм (1940, II : 163); Флора СССР (1935, IV : 391). 2 б.

46. *Ornithogalum schelkownikowii* Grossh. - Птицемлечник Шелковникова. Луковичный геофит. Луга субальпийского и альпийского поясов Ю. Закавказья. Эндем. Гроссгейм (1940, II : 228); Флора СССР (1935, IV : 390). 2 б.

47. *Ornithogalum umbellatum* L. - Птицемлечник зонтичный. Луковичный геофит. Леса, лесные луга широколиственной зоны и горнолесного пояса гор Европы (к востоку до Украины). Флора СССР (1935, IV : 382); Стоянов, Стефанов (1948 : 256). 6 б.

48. *Ornithogalum woronowii* Krasch. - Птицемлечник Воронова. Луковичный геофит. Леса, травянистые места степной и средиземноморской зон Крыма, З.Предкавказья и З.Закавказья. Эндем. Гроссгейм (1940, II : 165); Флора СССР (1935, IV : 384). 2 б.

49. *Polygonatum severtzovii* Regel - Купена Северцова. Корневищный геофит. Леса, кустарники, травянистые склоны степной и средиземноморской зон, в горах в среднегорном поясе Ср.Азии. Пищевое (корневища). Ильин (1957, II : 66); Флора СССР (1935, IV : 460); Флора Туркмении (1932, I : 316). 1 б.

50. *Puschkinia hyacinthoides* Baker. - Пушкиния гиацинтовидная. Луковичный геофит. Сухие открытые склоны среднегорного и субальпийского поясов гор В.Закавказья, Талыша и С.Ирана. Гроссгейм (1940, II : 231); Флора СССР (1935, IV : 394). 4 б.

51. *Scilla autumnalis* L. - Пролеска осенняя. Луковичный геофит. Кустарники, опушки, травянистые склоны степной и средиземноморской зон, в горах в среднегорном поясе Европы, Кавказа и М. Азии. Лекарственное (сердечное). Гроссгейм (1940, II : 156); Флора СССР (1935, IV : 373); Адамовић (1911, 196); Hegi (1908, II : 248); Оголевец (1951 : 411). 1 б.

52. *Scilla bifolia* L. - Пролеска двулистная. Луковичный геофит. Опушки, кустарники, травянистые склоны широколиственнолесной и степной зон Ср. и В.Европы и Кавказа. Ядовитое. Гроссгейм (1940, II : 56); Ларин (1950, I : 631); Флора СССР (1935, IV : 373); Boissier (1884, V : 227). 11 б.

53. *Tofieldia nutans* Willd. - Тофилдия поникающая. Розеточный гемикриптофит. Каменистые и песчаные места, тундры тундровой зоны и альпийского пояса гор С. и В.Сибири, Дальнего Востока, Японии и Аляски. Флора СССР (1935, IV : 4); Hulten (1943, III : 444). 2 б.

54. *Tulipa turkestanica* Regel. - Тюльпан туркестанский. Луковичный геофит. Глинистые, травянистые и каменистые открытые склоны средиземноморской зоны, в горах до субальпийского пояса в Ср.Азии. Флора СССР (1935, IV : 357); Флора Туркмении (1932, I : 306). 1 б.

55. *Zygadenus elegans* Pursh - Зигаденус изящный. Луковичный геофит. Травянистые места от тундровой до широколиственнолесной зоны, в горах в среднегорном поясе запада США и Канады от Аляски до Колорадо. Полетико, Мишенкова (1967 : 32 как *Anticlea elegans* Rydb.); Abrams (1940, I : 375). 4 б.

Amaryllidaceae Juss. - Амариллисовые

56. *Galanthus caucasicus* Grossh. - Подснежник кавказский. Луковичный геофит. Леса широколиственнолесной зоны и горнолесного

пояса гор З. и В.Закавказья и С.Ирана. Гроссгейм (1940, II : 244); Флора СССР (1935, IV : 478). 9 б.

57. *Galantus woronowii* A.Los. - Подснежник Воронова. Луковичный геофит. Леса широколиственнолесной и средиземноморской зон З.Закавказья. Эндем. Гроссгейм (1940, II : 193); Флора СССР (1935, IV : 479). 2 б.

58. *Ixiolirion tataricum* Roem. et Schult. - Иксиолирион татарский. Клубнелуковичный геофит. Степи, каменистые, глинистые травянистые и песчаные открытые склоны степной и средиземноморской зон, в горах до субальпийского пояса З.Сибири, Ср.Азии и С.-З. Китая. Ильин (1957, II : 29); Крылов (1929, III : 659); Флора СССР (1935, IV : 490); Флора Туркмении (1932, I : 319). 2 б.

59. *Sternbergia fischeriana* Roem. - Штернбергия Фишера. Луковичный геофит. Сухие травянистые склоны, степи степной зоны В. Закавказья и Ирана. Гроссгейм (1940, II : 195); Флора СССР (1935, IV : 486). 2 б.

Iridaceae Juss. - Касатиковые

60. *Crocus aureus* Sibth. et Sm. - Шафран золотистый. Клубнелуковичный геофит. Травянистые склоны, кустарники, опушки степной и средиземноморской зон Ю.-В.Европы и М.Азии. Полетико, Мишенкова (1967 : 59 как *C.flavus* West.); Адамовић (1911 : 206 как *C.moesiacus* Lam.); Стоянов, Стефанов (1948 : 272 как *C.moesiacus* Ker.); Hegi (1908, II : 297). 4 б.

61. *Crocus heuffelianus* Herb. - Шафран Гейфеля. Клубнелуковичный геофит. Леса, кустарники, травянистые места широколиственнолесной зоны, в горах до субальпийского пояса Ср.Европы (к востоку до Карпат и Балкан). Полетико, Мишенкова (1967 : 59); Попов (1949 : 275); Флора СССР (1935, IV : 503); Šoo, Javorka (1925 : 866). 8 б.

62. *Crocus tauricus* Puring - Шафран крымский. Клубнелуковичный геофит. Поляны, каменистые и травянистые склоны степной зоны и горнолесного пояса Крыма и района Новороссийска. Эндем. Флора СССР (1935, IV : 509). 9 б.

63. *Crocus vernus* Hill - Шафран весенний. Клубнелуковичный геофит. Травянистые и каменистые склоны от горнолесного до альпийского пояса гор Ср.Европы. Декоративное. В культуре с 1561 г. Полетико, Мишенкова (1967 : 60); Hegi (1908, II : 299 как *C.albiflorus* Kit.). 6 б.

64. *Crocus zonatus* F.Gay - Шафран зональный. Клубнелуковичный геофит. Каменистые леса среднегорного пояса гор Малой и Передней Азии. Boissier (1884, V : 98 как *C.kotschyanus* C. Koch). 4 б.

65. *Iris ewbankiana* Foster - Ирис Эвбанка. Корневищный геофит. Травянистые открытые склоны среднегорного пояса гор Туркмении и М.Азии. Флора СССР (1935, IV : 537); Флора Туркмении (1932, I : 326). 1 б.

66. *Iris fosteriana* Ait. et Baker - Ирис Фостера. Луковичный геофит. Каменистые склоны среднегорного пояса гор Туркмении, Ирана и С.Афганистана. Флора СССР (1935, IV : 560); Флора Туркмении (1932, I : 324). 1 б.

67. *Iris longiscapa* Ledeb. - Ирис длинностебельный. Корневищный геофит. Глинистые, песчаные и каменистые склоны средиземноморской зоны и среднегорного пояса гор западной части Ср.Азии, Ирана и Афганистана. Флора СССР (1935, IV : 544); Флора Туркмении (1932, I : 326 как *I. filifolia* Bunge). 3 б.

68. *Iris versicolor* L. - Ирис разноцветный. Корневищный геофит. Кустарники, опушки, травянистые (нередко засоленные) места, болота от таежной до субтропической зоны центральных и восточных районов Канады и США (от Нью-Фаундленда и Манитобы до Флориды и Арканзаса). Лекарственное (слабительное). Оголевец (1951 : 147); Полетико, Мишенкова (1967 : 102); Britton, Brown (1936, I : 537). 1 б.

69. *Iridodictium winogradowii* Rodion. - Иридодиктиум Виноградова. Луковичный геофит. Травянистые места субальпийского и альпийского поясов З. и В.Закавказья. Эндем. Гроссгейм (1940, II : 210); Флора СССР (1935, IV : 554). 4 б.

Polygonaceae Juss. - Гречишные

70. *Polygonum baldshuanicum* Regel. - Горец бальджуанский. Хамефит. Скалы, опушки, кустарники в среднегорном поясе Памира. Эндем. Флора СССР (1936, V : 629). 1 б.

71. *Polygonum virginianum* L. - Горец виргинский. Эпикотильный гемикриптофит. Леса, опушки, кустарники широколиственнолесной зоны и горнолесного пояса гор востока США. Britton, Brown (1936, I : 665 как *Tovara virginiana* Raf.); Macoun (1883-1902 : 413). 1 б.

72. *Rheum alexandrae* Batalin - Ревень Александры. Розеточный гемикриптофит. Травянистые и каменистые места альпийского пояса гор В.Тибета. Limpricht (1922 : 357); Parrey's *Blü-mengartnerei* (1957, I : 539). 11 б.

73. *Rheum kialiense* Franch. - Ревень киаинский. Розеточный гемикриптофит. Травянистые и каменистые места альпийского пояса гор В.Тибета. Limpricht (1922 : 357). 11 б.

74. *Rheum turkestanicum* Janisch. - Ревень туркестанский. Розеточный гемикриптофит. Пески средиземноморской зоны Туркмении (Каракумы). Эндем. Пищевое (черешки листьев, молодые побеги), кормовое, дубильное, красильное (корневище желтое). Ильин (1950, I : 334 и др.); Ларин (1951, II : 95); Флора СССР (1936, V : 490); Флора Туркмении (1937, II : 46). 1 б.

75. *Rheum wittrockii* Lindstr. - Ревень Виттрока. Розеточный гемикриптофит. Травянистые склоны, леса среднегорного и субальпийского поясов гор Ср.Азии и С.-З.Китая. Дубильное, пищевое (черешки листьев, молодые побеги), декоративное, витаминное (С), лекарственное. Ильин (1950, I : 334; 1957, II : 31); Ларин (1951, II : 96); Флора Казахстана (1960, III : 105); Флора Киргизской ССР (1953, IV : 111); Флора СССР (1936, V : 486). 7 б.

Alzooaceae Rudolphi - Айзые

76. *Mesembryanthemum coccineum* Haw. - Мезембриантемум пунцовый. Хамефит. Травянистые места средиземноморской зоны Ю.Африки. De Candolle (1832, III : 438). 1 б.

77. *Mesembryanthemum heteropetalum* Haw. - Мезембриантемум разнолепестный. Хамефит. Травянистые и каменистые места средиземноморской зоны Ю.Африки. De Candolle (1832, III : 429). 1 б.

Portulacaceae Juss. - Портулаковые

78. *Claytonia sarmentosa* C.A.M. - Клайтония отпрысковая. Розеточный гемикриптофит. Открытые песчаные морские побережья тундровой и северо-таежной зон северо-востока азиатской части СССР, Аляски и С.-З.Канады. Комаров (1929, II : 77); Флора СССР (1936, VI : 382); Hulten (1944, IV : 638). 11 б.

Caryophyllaceae Juss. - Гвоздичные

79. *Arenaria graminifolia* Schrad. - Песчанка злаколистная. Розеточный гемикриптофит. Луга, травянистые и каменистые места, опушки леса от тундровой до степной зоны Ср. и В.Европы, Сибири и С.Казахстана. Крылов (1931, V : 1030); Флора СССР (1936, VI : 525). 4 б.

80. *Dianthus caryophyllus* L. - Гвоздика садовая, голландская. Хамефит. Каменистые места в среднегорном поясе гор Ю.-З.Европы. Декоративное, эфиромасличное. Оголевец (1951 : 79); Флора СССР (1936, VI : 847); Hegi (1909, III : 319); Willkomm, Lange (1893, III : 687). 9 б.

81. *Dianthus repens* Willd. - Гвоздика ползучая. Хамефит. Травянистые и песчаные открытые места тундровой зоны и альпийского пояса гор северо-востока европейской части СССР, С.-В. Сибири, севера Дальнего Востока, Аляски и С.-З. Канады. Крылов (1931, У : 1105); Флора СССР (1936, У1 : 822); Hulten (1944, У : 706). 12 б.

82. *Merckia physodes* Fisch. - Меркия пузырчатая. Эпикотильный гемикриптофит. Луга, песчаные берега рек, морские побережья в тундровой зоне северо-востока азиатской части СССР. Комаров (1929, II : 96); Флора СССР (1936, У1 : 545). 12 б.

83. *Silene menziesii* Hook. - Смолевка Менциеза. Хамефит. Леса, открытые (иногда засоленные) места от таежной до степной зоны, в горах в среднегорном поясе западной половины Канады, США и С.-З. Мексики. Abrams (1944, II : 163); Macoun (1883-1902 : 68, 494). 9 б.

84. *Silene paucifolia* Ledeb. - Смолевка малолистная. Эпикотильный гемикриптофит. Каменистые места, скалы тундровой зоны Евразии. Крылов (1931, У : 1059); Флора СССР (1936, У1 : 626). 1 б.

85. *Silene verecunda* S.Wats. - Смолевка весенняя. Розеточный гемикриптофит. Травянистые и каменистые склоны средиземноморской зоны Ц. Калифорнии. Abrams (1944, II : 167). 3 б.

Paeoniaceae Rudolphi - Пионовые

86. *Paeonia oreogeton* S. Moore - Пион горный. Эпикотильный гемикриптофит. Леса широколиственнолесной и средиземноморской зон Дальнего Востока, Китая и Японии. Флора СССР (1937, УII : 26). 11 б.

87. *Paeonia wittmanniana* Hartw. et Lindl. - Пион Виттмана. Эпикотильный гемикриптофит. Леса, опушки, кустарники, лесные поляны горнолесного и субальпийского поясов гор Закавказья, С.-В. Турции и Ирана. Декоративное. Гроссгейм (1950, У : 12); Полетико, Мишенкова (1967 : 135); Флора СССР (1937, УII : 29). 7 б.

Ranunculaceae Juss. - Лютиковые

88. *Aconitum delphinifolium* DC. - Аконит живокостнолистный. Розеточный гемикриптофит. Луга, травянистые места тундровой зоны и альпийского пояса гор Северо-востока азиатской части СССР и Аляски. Комаров (1929, II : 125); Флора СССР (1937, УII : 225); Hulten (1944, У : 722). 12 б.

89. *Actaea rubra* Big. - Воронец красный. Корневишный геофит. Леса таежной и широколиственнолесной зон Канады. Декоративное. В культуре с 1635 г. Полетико, Мишенкова (1967 : 21); Macoun (1883-1903 : 27 как *A. spicata* L. var.). 2 б.

90. *Adonis pyrenaica* DC. - Адонис пиренейский. Эпикотильный гемикриптофит. Леса горнолесного пояса гор С. Испании. Декоративное. Полетико, Мишенкова (1967 : 22); Hegi (1909, III : 597); Willkomm, Lange (1883, II : 946). 2 б.

91. *Anemone blanda* Schott et Kotschy - Ветреница нежная. Розеточный гемикриптофит. Леса, кустарники, опушки, сухие открытые склоны широколиственнолесной и степной зон, в горах в горнолесном поясе Балкан, Кавказа и М. Азии. Полетико, Мишенкова (1967 : 30); Стоянов, Стефанов (1948 : 451); Флора СССР (1937, УII : 251). 9 б.

92. *Anemone narcissiflora* L. - Ветреница нарциссоцветная. Розеточный гемикриптофит. Травянистые места, кустарники субальпийского и альпийского поясов гор Европы (к востоку до Карпат). Полетико, Мишенкова (1967 : 30); Hegi (1909, III : 527). 12 б.

93. *Anemone sibirica* L. - Ветреница сибирская. Розеточный гемикриптофит. Луга, каменистые и травянистые склоны, скалы, тундры тундровой зоны и альпийского пояса гор В. Сибири, Дальнего Востока, севера МНР и Аляски. Грубов (1955 : 139); Флора СССР (1937, УII : 276); Hulten (1944, У : 734 как *A. narcissiflora* L. ssp.). 8 б.

94. *Anemone tetrasepala* Royle - Ветреница четырехлепестковая. Розеточный гемикриптофит. Травянистые и каменистые склоны субальпийского и альпийского поясов гор Кашмира. Coventry (1923, I : 7). 2 б.

95. *Anemone tomentosa* Maxim. - Ветреница войлочная. Розеточный гемикриптофит. Травянистые места среднегорного и субальпийского поясов гор З. Китая. Limpricht (1922 : 373 как *A. japonica* S. et Z. var.); Parrey's Blümgartnerei (1957, I : 640). 2 б.

96. *Aquilegia brevistyla* Hook. - Аквилегия короткостолбиковая. Розеточный гемикриптофит. Поляны, светлые леса, берега рек от тундровой до широколиственной зоны запада США и Канады (от Аляски и Ю. Дакоты). Britton, Brown (1936, II : 93); Hulten (1944, У : 718); Macoun (1883-1902 : 24); Rydberg (1954 : 306). 3 б.

97. *Aquilegia ecalcarata* Maxim. - Аквилегия бесшпорцевая. Розеточный гемикриптофит. Травянистые места среднегорного пояса гор З. Китая. Декоративное. В культуре с 1908 г. Limpricht (1922 : 370); Parrey's Blümgartnerei (1957, I : 629). 11 б.

98. *Aquilegia elegantula* Greene - Аквилегия элегантная. Розеточный гемикриптофит. Каменистые и травянистые места альпийского пояса гор юго-запада США и С. Мексики. Kearney, Peebles (1951 : 306). 10 б.

99. *Aquilegia helenae* hort. - Аквилегия Елены. Розеточный гемикриптофит. Садовая форма. 9 б.

100. *Aquilegia latiuscula* Greene - Аквилегия широколиственная. Розеточный гемикриптофит. Светлые леса широколиственнолесной зоны запада США. Rydberg (1954 : 307). 9 б.

101. *Aquilegia longissima* A.Gr. - Аквилегия длиннейшая. Розеточный гемикриптофит. Горы Ю.Аризоны, Ю.-З.Техаса и С.Мексикки. Kearney, Peebles (1951 : 306). 11 б.

102. *Aquilegia micrantha* Eastw. - Аквилегия мелкоцветная. Розеточный гемикриптофит. Скалы в широколиственнолесной зоне, в горах до субальпийского пояса юго-запада США. Kearney, Peebles (1951 : 306); Rydberg (1954 : 307). 11 б.

103. *Aquilegia pubescens* Cov. - Аквилегия опушенная. Розеточный гемикриптофит. Влажные каменистые места альпийского пояса гор Калифорнии. Abrams (1944, II : 180). 8 б.

104. *Aquilegia rubicunda* Tidestr. - Аквилегия красноватая. Розеточный гемикриптофит. Скалы горнолесного пояса Скалистых гор. Rydberg (1954 : 307). 12 б.

105. *Aquilegia scopulorum* Tidestr. - Аквилегия скальная. Розеточный гемикриптофит. Каменистые и травянистые места горнолесного и субальпийского поясов Скалистых гор. Rydberg (1954 : 307). 11 б.

106. *Delphinium brachycentrum* Ldb. - Шпорник короткошпоровый. Розеточный гемикриптофит. Леса, травянистые и каменистые места, тундры, берега рек и ручьев в тундровой зоне и альпийском поясе гор северо-востока азиатской части СССР. Ядовитое. Комаров (1929, II : 120); Ларин (1951, II : 344); Флора СССР (1937, VII : 163). 10 б.

107. *Delphinium crispulum* Rupr. - Шпорник курчавенький. Розеточный гемикриптофит. Луга, травянистые и каменистые склоны, осыпи субальпийского и альпийского поясов В.Кавказа и С.-В.Турции. Гроссгейм (1950, IV : 28); Флора СССР (1937, VII : 143). 6 б.

108. *Delphinium pyramidatum* Alb. - Шпорник пирамидальный. Розеточный гемикриптофит. Луга субальпийского пояса гор З.Закавказья. Гроссгейм (1950, IV : 100); Флора СССР (1937, VII : 142). 11 б.

109. *Ficaria verna* Huds. - Чистяк весенний. Корневишный геофит. Луга, опушки, кустарники, травянистые склоны от таежной до степной зоны, в горах в горнолесном поясе Европы, Кавказа, З.Сибири и Тянь-Шаня. Пищевое (молодые побеги - салат), ядовитое. Ильин (1957, II : 134); Крылов (1931, V : 1184 как *Ranunculus ficaria* L.); Ларин (1951, II : 371); Флора СССР (1937, VII : 333); Hegi (1909, III : 542 как *R. ficaria* L.).

110. *Helleborus purpurascens* W. et K. - Морозник красноватый. Корневишный геофит. Леса широколиственнолесной зоны и горнолесного пояса Ср. и В.Европы (до Карпат). Ядовитое. Ларин (1951, II : 338); Флора СССР (1937, VII : 58); Soo Javorka (1925 : 211). 11 б.

111. *Isopyrum thalictroides* L. - Равноплодник василисниковый. Корневишный геофит. Леса, лесные луга широколиственнолесной и средиземноморской зон, в горах в горнолесном поясе Европы (к востоку до З.Украины). Флора СССР (1937, VII : 74); Hegi (1909, III : 476). 11 б.

112. *Pulsatilla campanella* Fisch. - Прострел колокольчатый. Розеточный гемикриптофит. Леса, травянистые и каменистые склоны, кустарники, тундры от среднегорного до альпийского пояса гор З.Сибири, Ср.Азии и севера МНР. Грубов (1955 : 140); Крылов (1931, V : 1168); Флора Казахстана (1961, IV : 68); Флора СССР (1937, VII : 306). 3 б.

113. *Pulsatilla flavescens* Juz. - Прострел желтеющий. Розеточный гемикриптофит. Леса, опушки, кустарники, луга, каменистые места таежной и степной зон востока европейской части СССР и Сибири. Караваев (1958 : 105); Флора СССР (1937, VII : 296). 2 б.

114. *Pulsatilla multifida* Juz. - Прострел многонадрезный. Розеточный гемикриптофит. Леса, опушки, кустарники, каменистые и травянистые склоны тундровой и таежной зон и в горнолесном поясе Ср. и В.Сибири. Караваев (1958 : 105); Флора СССР (1937, VII : 296). 2 б.

115. *Pulsatilla pratensis* Mill. - Прострел луговой. Розеточный гемикриптофит. Леса, опушки, кустарники, сухие травянистые и песчаные склоны таежной и широколиственнолесной зон, в горах в горнолесном поясе Ср. и В.Европы. Ядовитое, бактерицид, фунгицид, лекарственное (успокаивающее). Ларин (1951, II : 366); Оголевец (1951 : 362); Флора СССР (1937, VII : 301); Hegi (1909, III : 538 как *Anemone pratensis* L.). 1 б.

116. *Pulsatilla violacea* Rupr. - Прострел фиолетовый. Розеточный гемикриптофит. Каменистые места, кустарники в субальпийском и альпийском поясах Кавказа. Гроссгейм (1950, IV : 41); Флора СССР (1937, VII : 306). 2 б.

117. *Ranunculus nivalis* L. - Лютик снеговой. Розеточный гемикриптофит. Берега рек и ручьев, болота, тундры, сырые травянистые тенистые склоны тундровой зоны Евразии. Караваев (1958 : 107); Флора СССР (1937, VII : 397). 12 б.

118. *Thalictrum dasycarpum* Fisch. et Lall. - Василисник мохнатоплодный. Эпикотильный гемикриптофит. Леса, травянистые места от широколиственнолесной до средиземноморской зоны востока, США, от Нью-Джерси до Аризоны. Britton, Brown (1936, II : 120). 11 б.

119. *Thalictrum tuberosum* L. - Василисник клубневой. Эпикотильный гемикриптофит. Кустарники, леса, каменистые места горно-лесного пояса гор С. и В.Испании и Ю.-З.Франции. Декоративное. В культуре с 1713 г. Полетико, Мищенко (1967 : 170); Parrey's Blümgärtherei (1957, 1 : 637); Willkomm, Lange (1893, III : 958). 10 б.

Berberidaceae Juss. - Барбарисовые

120. *Jeffersonia dubia* Benth. et Hook. - Джефферсония сомнительная. Розеточный гемикриптофит. Тенистые леса, кустарники, луга широколиственнолесной зоны Дальнего Востока и С.-В.Китая. Комаров, Клобукова-Алисова (1931, 1 : 173). 2 б.

121. *Leontice alberti* Regel. - Леонтице Альберта. Клубнелуковичный геофит. Кустарники, каменистые склоны степной зоны и среднегорного пояса гор Тянь-Шаня и Памира. Флора Казахстана (1961, IV : 136); флора СССР (1987, VII : 550). 1 б.

122. *Podophyllum peltatum* L. - Подофилл дланевидный. Корневищный геофит. Леса широколиственнолесной зоны В.Канады. Лекарственное (слабительное, болезни печени). Ильин (1957, II : 463); Оголев (1951 : 296); Macoun (1883-1902 : 30). 11 б.

Papaveraceae Juss. - Маковые

123. *Corydalis marschalliana* Pers. - Хохлатка Маршалла Биберштейна. Клубневой геофит. Леса, кустарники широколиственной и степной зон, в горах в горнолесном поясе европейской части СССР, Кавказа, М.Азии и Ирана. Гроссгейм (1950, IV : 102); Стоянов, Стефанов (1948 : 478); флора СССР (1937, VII : 659); Boissier (1867, I : 128). 3 б.

124. *Meconopsis grandis* Prain - МеконOPSIS большой. Розеточный гемикриптофит. Альпийские луга гор З.Сиккима (Гималаи). Prain (1906 : 353). 2 б.

125. *Papaver alboroseum* Hult. - Мак бело-розовый. Розеточный гемикриптофит. Каменистые места среднегорного пояса гор Камчатки. Эндем. флора СССР (1937, VII : 608). 11 б.

126. *Papaver anomalum* Fedd. - Мак аномальный. Розеточный гемикриптофит. Луга, сухие открытые склоны широколиственнолесной зоны Дальнего Востока и С.-В.Китая. Флора СССР (1937, VII : 604). 10 б.

127. *Papaver radicum* Röttb. - Мак полярный. Розеточный гемикриптофит. Каменистые и песчаные открытые места, берега рек и ручьев тундровой зоны Евразии и С.Америки. Флора СССР (1937, VII : 613); Hulten (1945, V : 805). 10 б.

128. *Papaver rubraurantiacum* Fisch. - Мак оранжево-красный. Розеточный гемикриптофит. Каменистые склоны, степи степной зоны Ср.Сибири и МНР. Грубов (1955 : 147); Попов (1957, 1 : 502); флора СССР (1937, VII : 606). 10 б.

129. *Papaver sendtneri* Kern. - Мак Сендтнера. Розеточный гемикриптофит. Каменистые места субальпийского и альпийского поясов Альп. Hegi (1913, IV/1 : 27 как *P. pyrenaicum* Kern. ssp.). 12 б.

Cruciferae Juss. - Крестоцветные

130. *Arabis petraea* Lam. - Резуха каменистая. Леса, каменистые открытые места от горнолесного до альпийского пояса гор Европы, Сибири и Дальнего Востока. Флора Сибири и Дальнего Востока (1928, IV : 458); Boissier (1867, I : 172); Hegi (1913, IV/1 : 419 как *Cardaminopsis hispida* Hayek). 1 б.

131. *Chrystolea parryoides* N.Busch - Христолея парриевидная. Хамефит. Каменистые места, осыпи в тундровой и таежной зонах, в горах в среднегорном поясе северо-востока азиатской части СССР. Комаров (1929, II : 195); флора Сибири и Дальнего Востока (1928, IV : 659 как *Parrya ermani* Ledeb.); флора СССР (1939, VIII : 331). 3 б.

132. *Clausia aprica* Corn-Trotzky - Клаусия солнцепечная. Розеточный гемикриптофит. Травянистые и каменистые (нередко известковые) открытые места, степи, светлые колки степной зоны и среднегорного пояса юго-востока европейской части СССР, Сибири, Ср. и Ц.Азии. Крылов (1931, VI : 1382); флора Сибири и Дальнего Востока (1928, IV : 663); флора СССР (1929, VIII : 252). 4 б.

133. *Dentaria bulbifera* L. - Зубянка клубненосная. Корневищный геофит. Леса от таежной до средиземноморской зоны, в горах в горнолесном поясе Европы, Кавказа, М.Азии и Ирана. Полетико, Мищенко (1967 : 64); флора СССР (1939, VIII : 147); Boissier (1867, I : 164); Hegi (1913, IV/1 : 325). 6 б.

134. *Descurainia sophioides* Schultz - Дескурения гулявникова. Травянистые места, тундры и сорно в тундровой зоне и лесотундре Сибири, Аляски и Канады. Крылов (1931, VI : 1338); флора СССР (1939, VIII : 84); Hulten (1945, V : 822). 5 б.

135. *Draba aizoides* L. - Крупка айзоя. Розеточный гемикриптофит. Травянистые и каменистые места от горнолесного до альпийского пояса гор З., Ср. и Ю.Европы. Полетико, Мищенко (1967 : 66); Hegi (1913, IV/1 : 377). 12 б.

136. *Draba aplina* L. - Крупка альпийская. Розеточный гемикриптофит. Травянистые и каменистые места тундровой зоны и альпийского пояса Европы, Сибири, МНР и С.Америки. Крылов (1931, У1 : 1320 как *D. algida* Kryl.); флора СССР (1939, УIII : 394); Britton, Brown (1936, 11 : 151); Hulten (1945, У : 846). 3 б.

137. *Draba glacialis* Adams. - Крупка ледниковая. Розеточный гемикриптофит. Каменистые и травянистые места тундровой зоны Евразии. Караваев (1958 : 114); флора Сибири и Дальнего Востока (1915, III : 317); флора СССР (1939, УIII : 396). 8 б.

138. *Draba hirta* L. - Крупка мохнатая. Розеточный гемикриптофит. Каменистые, глинистые и песчаные места, скалы, травянистые склоны тундровой и таежной зон, в горах до альпийского пояса Евразии и С.Америки. Кормовое. Комаров (1929, II : 180 как *D. dahurica* DC.); Крылов (1931, У1 : 1326); Ларин (1951, II : 442); флора Казахстана (1961, IV : 293); флора СССР (1939, УIII : 430); Britton, Brown (1936, 11 : 150); Hegi (1913, IV/1 : 384 как *D. carinthiaca* Hoffe). 12 б.

139. *Draba juvenilis* Kom. - Крупка юношеская. Каменистые места тундровой зоны северо-востока азиатской части СССР (от С. Якутии до Камчатки). Комаров (1929, II : 184); флора СССР (1939, УIII : 429). 11 б.

140. *Draba nivalis* Liljebl. - Крупка снежная. Розеточный гемикриптофит. Сухие каменистые и песчаные места тундровой зоны Северного полушария. Караваев (1958 : 115); Комаров (1929, II : 183); флора СССР (1939, УIII : 416); Hulten (1945, У : 862). 10 б.

141. *Draba pseudopilosa* Pohle - Крупка ложноволосистая. Розеточный гемикриптофит. Каменистые места тундровой зоны азиатской части СССР. Караваев (1958 : 114); флора Сибири и Дальнего Востока (1915, III : 341); флора СССР (1939, УIII : 402). 12 б.

142. *Hutchinsia alpina* R.Br. - Гутчинзия (двусемянник) альпийская. Хамефит. Травянистые и каменистые места альпийского пояса гор З. и Ср.Европы. Декоративное. Полетико, Мишенкова (1967 : 95); Hegi (1913, IV/1 : 358). 12 б.

143. *Hutchinsia petraea* R.Br. - Гутчинзия (двусемянник) скальная. Хамефит. Каменистые (нередко известковые) и песчаные места, склоны от широколиственнолесной до средиземноморской зоны, в горах в среднегорном поясе З., Ср. и Ю.Европы до Крыма. Декоративное. Полетико, Мишенкова (1967 : 117); флора СССР (1939, УIII : 548); Hegi (1913, IV/1 : 360). 3 б.

144. *Lunaria rediviva* L. - Лунник оживающий. Розеточный гемикриптофит. Леса, каменистые места от таежной до средиземноморской зоны, в горах в горнолесном поясе Европы. Заносно в С.Америке. флора СССР (1939, УIII : 335); Hegi (1913, IV/1 : 353). 1 б.

145. *Parrya nudicaulis* Regel. - Паррия голостебельная. Розеточный гемикриптофит. Каменистые и песчаные места, тундры тундровой и севера таежной зоны Евразии. Комаров (1929, II : 194); флора СССР (1939, УIII : 260); Hulten (1945, У : 882 как *Ermania parryoides* Cham.). 3 б.

146. *Phoenicaulis cheiranthoides* Nutt. - Феникаулис лак-фиолевый. Розеточный гемикриптофит. Каменистые места таежной и широколиственнолесной зон, в горах в горнолесном поясе запада США (от Вашингтона до З.Невады и Айдахо); Abrams (1944, II : 290); Parrey's Blümengärtnerei (1957, 1 : 700); Rydberg (1954 : 363). 4 б.

147. *Pringlea antiscorbutica* R. Br. - Принглея противоязвотная. Розеточный гемикриптофит. Травянистые и каменистые (часто засоленные) места тундровой зоны о-ва Кергелен. Эндем. Витаминное (С). Chastain (1958 : 67). 2 б.

Crassulaceae DC. - Толстянковые

148. *Rhodiola borealis* A. Bor. - Родиола северная. Эпикотильный гемикриптофит. Берега морей, каменистые и глинистые места тундровой зоны Сибири. Караваев (1958 : 117); флора СССР (1939, IX : 32). 4 б.

149. *Rhodiola stephani* Trautv. et Mey. - Родиола Стефана. Эпикотильный гемикриптофит. Леса, опушки, берега рек, морские побережья таежной зоны Дальнего Востока. флора СССР (1939, IX : 36). 12 б.

150. *Sedum anglicum* Huds. - Очиток английский. Хамефит. Травянистые и каменистые места от широколиственнолесной до средиземноморской зоны, в горах в среднегорном поясе З.Европы и С.-З. Африки. Декоративное. В культуре с XVI-XVII вв. Полетико, Мишенкова (1967 : 160); Clapham, Tutin, Warburg (1957 : 563). 9 б.

151. *Sedum cyaneum* Rud. - Очиток васильковый. Корневищный геофит. Каменистые склоны, осыпи, галечники от тундровой до широколиственнолесной зоны В.Сибири и Дальнего Востока. Комаров, Клобукова-Алисова (1931, 1 : 596); флора СССР (1939, IX : 65). 3 б.

152. *Sedum magellense* Ten. - Очиток магелленский. Эпикотильный гемикриптофит. Каменистые места среднегорного пояса гор Болгарии. Стоянов, Стефанов (1948 : 544). 10 б.

153. *Sempervivum caucasicum* Rupr. - Молодило кавказское. Хамефит. Каменистые (нередко известковые) склоны, скалы в субальпийском и альпийском поясах Кавказа. Пищевое (салат). Гроссгейм (1940, II : 232); Ильин (1957, II : 40); флора СССР (1939, IX : 18). 4 б.

154. *Sempervivum erythraeum* Vel. - Молодило ярко-красное. Хамефит. Каменистые места широколиственнолесной зоны, в горах до альпийского пояса Болгарии. Стоянов, Стефанов (1948 : 547 как *S. schlehanii* Schott var.). 2 б.

155. *Sempervivum hirtum* L. - Молодило волосистое. Хамефит. Каменистые открытые склоны от среднегорного до альпийского пояса гор Ср.Европы. Полетико, Мишенкова (1967 : 163); Hegi (1921, IV/2 : 557). 2 б.

156. *Sempervivum pumilum* M.B. - Молодило малорослое. Хамефит. Скалы, осыпи, каменистые и травянистые склоны, окраины снежников от среднегорного до альпийского пояса Кавказа. Гроссгейм (1940, II : 233); Флора СССР (1939, IX : 16). 2 б.

157. *Sempervivum sosnowskyi* Ter-Chatsch. - Молодило Сосновского. Хамефит. Каменистые места среднегорного пояса Кавказа. Гроссгейм (1949 : 64). 2 б.

158. *Sempervivum tomentosum* Schnittsp. et Lehm. - Молодило войлочное. Хамефит. Каменистые места альпийского пояса гор Ю.Европы. Hegi (1921, IV/2 : 55 как *S. arachnoideum* L.); Rikli (1943, II : 176). 9 б.

Saxifragaceae Juss. - Камнеломковые

159. *Bergenia delavayi* Engl. - Бадан Делава. Корневишный геофит. Леса, травянистые и каменистые склоны от горнолесного до альпийского пояса гор З.Китая. Декоративное. В культуре с 1885 г. Полетико, Мишенкова (1967 : 41); Limpricht (1922 : 394 как *B. purpurascens* Engl.). 2 б.

160. *Saxifraga aquatica* Lapeyr. - Камнеломка водная. Розеточный гемикриптофит. Берега рек и ручьев в субальпийском и альпийском поясах Пиренеев. Декоративное. Полетико, Мишенкова (1967, 155); Parrey's Blümgärtneri (1957, I : 760); Willkomm, Lange (1893, III : 117 как *S. adscendens* L.). 3 б.

161. *Saxifraga bronchialis* L. Камнеломка гребенчато-реснитчатая. Корневишный геофит. Каменистые места, скалы, песчаные берега рек от тундровой до широколиственнолесной зоны арктической и В.Сибири и Дальнего Востока. Лекарственное (тибетская медицина). Комаров, Клобукова-Алисова (1931, I : 608); Оголевец (1951 : 145); Флора СССР (1939, IX : 183). 2 б.

162. *Saxifraga canaliculata* Boiss. et Reut. - Камнеломка желобчатая. Розеточный гемикриптофит. Известковые скалы в субальпийском и альпийском поясах Пиренеев. Декоративное. Engler, Irmischer (1916 : 333); Hegi (1921, IV/2 : 575); Parrey's Blümgärtneri (1957, I : 760). 1 б.

163. *Saxifraga conifera* Coss. et Reut. - Камнеломка шишконосная. Розеточный гемикриптофит. Трещины скал в субальпийском поясе Пиренеев. Декоративное. Полетико, Мишенкова (1967 : 156); Willkomm, Lange (1893, III : 114). 3 б.

164. *Saxifraga corbariensis* Timb. - Камнеломка корбарийская. Хамефит. Известковые скалы среднегорного пояса Пиренеев. Engler, Irmischer (1916 : 328 как *S. geranioides* L. ssp.). 1 б.

165. *Saxifraga crustata* Vest. - Камнеломка корковая. Розеточный гемикриптофит. Каменистые (нередко известковые) места, скалы от среднегорного до альпийского пояса Альп и гор Ц.Югославии. Декоративное. Полетико, Мишенкова (1967 : 156); Hegi (1921, IV/2 : 588). 5 б.

166. *Saxifraga eschscholtzii* Sternb. - Камнеломка Эшольца. Хамефит. Скалы тундровой зоны северо-востока азиатской части СССР, Аляски и С.-З.Канады. Комаров (1929, II : 303); Флора СССР (1939, IX : 185). 2 б.

167. *Saxifraga exilis* Steph. - Камнеломка корневая. Розеточный гемикриптофит. Берега рек и ручьев тундровой зоны Сибири, Аляски и С.-З.Канады. Караваев (1958 : 119); Комаров (1929, II : 207); Флора СССР (1939, IX : 173); Hulten (1945, Y : 933 как *S. radiata* Small). 12 б.

168. *Saxifraga firma* Litw. - Камнеломка крепкая. Розеточный гемикриптофит. Каменистые места, галечники рек, скалы в тундровой и таежной зонах северо-востока СССР от Чукотки до Сахалина. Комаров (1929, II : 217 как *S. bronchialis* Kom.); Флора СССР (1939, IX, 184). 2 б.

169. *Saxifraga hirculus* L. Камнеломка болотная. Розеточный гемикриптофит. Сырые травянистые и каменистые места, берега рек и ручьев, болота от тундровой до степной зоны, в горах до альпийского пояса Евразии. Лекарственное (мочегонное, кожное). Гроссгейм (1950, IV : 275); Комаров (1929, II : 207); Крылов (1931, VI : 1425); Оголевец (1951 : 144); Флора СССР (1939, IX : 160). 1 б.

170. *Saxifraga pedemontana* All. - Камнеломка пьемонтская. Хамефит. Трещины скал в субальпийском и альпийском поясах З.Альп. Декоративное. Hegi (1921, IV/2 : 611). 11 б.

171. *Saxifraga perdurans* Kit. - Камнеломка покоящаяся. Хамефит. Затененные скалы в субальпийском и альпийском поясах З.Карпат. Engler, Irmischer (1916 : 315). 6 б.

172. *Saxifraga redovskiana* Sternb. - Камнеломка охотская. Корневишный геофит. Каменистые места, скалы, осыпи тундровой зоны и альпийского пояса гор азиатской Арктики, В.Сибири и Дальнего Востока. Комаров (1929, II : 214 как *S. dahurica* Pall.); Комаров, Клобукова-Алисова (1931, I : 607 как *S. dahurica* Pall.); Флора СССР (1939, IX : 150). 3 б.

Rosaceae Juss. - Розовые

173. *Acaena glabra* F.Buch. - Ацена голая. Хамефит. Каменистые места средиземноморской зоны Новой Зеландии. Philipson, Hearn (1962 : 30). 1 б.

174. *Acaena laevigata* Ait. - Ацена гладкая. Хамефит. Травянистые места тундровой зоны Ю.Патагонии. Spegazzini (1897 : 517). 2 б.

175. *Acaena magellanica* Vahl. - Ацена магелланская. Хамефит. Травянистые и каменистые места тундровой зоны Ю.Патагонии, Огненной Земли и Фолклендских о-вов. Bitter (1911 : 167). 4 б.

176. *Acaena trifida* Steud. et Hoch. - Ацена трехраздельная. Хамефит. Сухие каменистые места тундровой зоны Ю.Патагонии, Spegazzini (1897 : 513). 2 б.

177. *Acomastylis rossii* Greene - Акомастилис Росса. Розеточный гемикриптофит. Сухие каменистые тундры тундровой зоны северо-востока азиатской части СССР и Аляски. Полетико, Мищенко (1967 : 21); флора СССР (1941, X : 249); Hulten (1946, У1 : 1041). 11 б.

178. *Alchimilla sericea* Willd. - Манжетка шелковая. Розеточный гемикриптофит. Каменистые и травянистые места, осыпи субальпийского и альпийского поясов гор М.Азии, Кавказа и Ирана. Гроссгейм (1952, У : 92); флора СССР (1941, X : 309); Boissier (1871, П : 730). 9 б.

179. *Dryas octopetala* L. - Дриада восьмилепестная. Хамефит. Каменистые леса, тундры тундровой зоны и альпийского пояса гор Евразии и С.Америки. Пищевое (суррогат чая), лекарственное (народное - закрепляющее), декоративное. Ильин (1957, II : 118); Караев (1958 : 127); Ларин (1951, II : 500); флора Мурманской области (1959, IV : 90); флора СССР (1941, X : 269); Hulten (1946, У1 : 1046). 2 б.

180. *Fragaria virginiana* Duch. - Земляника виргинская. Розеточный гемикриптофит. Сухие открытые места от таежной до средиземноморской зоны Канады и США. Пищевое. флора СССР (1941, X : 64); Macoun (1883-1902; 135). 12 б.

181. *Geum borisii* Kell. et Sunderm. - Гравилат Бориса. Розеточный гемикриптофит. Травянистые места среднегорного пояса горного массива Рила (Болгария). Является гибридом *Geum bulgaricum* Panc. x *G. reptans* L. Стоянов, Стефанов (1948 : 590). 11 б.

182. *Geum rhodopaeum* Stoj. et Steph. - Гравилат родопский. Розеточный гемикриптофит. Травянистые места среднегорного и субальпийского поясов Родоп (Болгария). Стоянов, Стефанов (1948 : 589). 11 б.

183. *Geum vernal* T. et G. - Гравилат весенний. Розеточный гемикриптофит. Леса широколиственнолесной зоны ср. Канады, Macoun (1883-1902 : 133). 11 б.

184. *Geum virginianum* L. - Гравилат виргинский. Розеточный гемикриптофит. Сухие открытые места широколиственнолесной зоны Канады. Macoun (1883-1902 : 133). 8 б.

185. *Potentilla apennina* Ten. - Лапчатка апеннинская. Розеточный гемикриптофит. Травянистые и каменистые места альпийского пояса Ц.Апеннин. Эндем. Стоянов, Стефанов (1948 : 578); Fiori, Paolletti (1896, I : 568). 6 б.

186. *Potentilla aurea* L. - Лапчатка золотистая. Розеточный гемикриптофит. Травянистые и каменистые (часто известковые) склоны, луга от среднегорного до альпийского пояса гор Европы (к востоку до Балкан и Карпат) и М.Азии. Декоративное. Полетико, Мищенко (1967 : 143); Hegi (1921, У1/2 : 872). 12 б.

187. *Potentilla convallaria* Rydb. - Лапчатка ландышевая. Розеточный гемикриптофит. Травянистые места широколиственнолесной зоны и горнолесного пояса запада Канады и США от Британской Колумбии до Колорадо. Abrams (1944, II : 439); Rydberg (1954 : 426 как *Drymocallis convallaria* Rydb.). 11 б.

188. *Potentilla nitida* L. - Лапчатка блестящая. Розеточный гемикриптофит. Каменистые места от горнолесного до альпийского пояса гор Европы. Декоративное. В культуре около 1798 г. Полетико, Мищенко (1967 : 143); Hegi (1921, У1/2 : 817). 10 б.

Leguminosae Juss. - Бобовые

189. *Astragalus americanus* M.E. Jones. - Астрагал американский. Розеточный гемикриптофит. Леса таежной и широколиственнолесной зон, в горах в горнолесном поясе Аляски, Канады и запада США. Hulten (1947, VII : 1085). 2 б.

190. *Lathyrus maritimus* Bigel. - Чина приморская. Корневищный геофит. Песчаные морские побережья Северного Ледовитого, Атлантического и Тихого океанов Евразии и востока С.Америки от тундровой до средиземноморской зоны, а также берега озер в таежной зоне европейской части СССР. Пищевое, кормовое. Комаров, Клобукова-Алисова (1931, I : 204); Ларин (1951, II : 848); флора СССР (1948, XIII : 507); Hegi (1923, IV/3 : 1585). 1 б.

191. *Vicia dumetorum* L. - Горошек зарослевый. Корневищный геофит. Леса, кустарники от широколиственнолесной до средиземноморской зоны, в горах в горнолесном поясе Европы. Кормовое. Ильин (1957, II : 285); Ларин (1951, II : 817); флора СССР (1948, XIII : 422); Hegi (1923, IV/3 : 1521). 1 б.

Geraniaceae Juss. - Гераниевые

192. *Geranium macrorrhizum* L. - Герань крупнокорневищная. Розеточный гемикриптофит. Травянистые и каменистые места субальпийского и альпийского поясов гор Ю. и Ср.Европы. Декоративное, лекарственное, медонос. В культуре с 1658 г. Полетико, Мишенкова (1967 : 81); Стоянов, Стефанов (1948 : 719); Флора СССР (1949, XIV : 34); Boissier (1867, 1 : 871); Hegi (1923, IV/3 : 1703). 2 б.

193. *Geranium transbaicalicum* Serg. - Герань забайкальская. Розеточный гемикриптофит. Луга, степи, светлые леса степной зоны В.Сибири и МНР. Грубов (1955 : 198); Караваев (1958 : 135); Флора СССР (1949, XIV : 32). 11 б.

194. *Geranium yunnanense* Franch. - Герань юньнаньская. Розеточный гемикриптофит. Травянистые места альпийского пояса гор Юньнани (Ю.-З.Китай). Knuth (1928 : 178). 1 б.

Linaceae S.F.Gray - Льновые

195. *Linum komarovii* Juz. - Лен Комарова. Хамефит. Луга, берега рек, кустарники, опушки, пески таежной зоны В.Сибири. Караваев (1958 : 135); Флора СССР (1949, XIV : 112). 10 б.

Malvaceae Juss. - Мальвовые

196. *Malva neglecta* Wallr. - Просвирник пренебреженный. Розеточный гемикриптофит. Травянистые, обычно сорные места от таежной до средиземноморской зоны, в горах до субальпийского пояса Европы, Кавказа, М., Ср. и Ц.Азии и С.-З.Китая. Кормовое, лекарственное (отхаркивающее). Гроссгейм (1962, У1 : 152); Ларин (1960, III : 55); Оголевец (1951 : 221); Флора СССР (1949, XV : 56). 3 б.

Cistaceae Juss. - Ладанниковые

197. *Helianthemum grandiflorum* Lam. et DC. - Солнццвет крупноцветковый. Хамефит. Луга, каменистые места, скалы горнолесного и субальпийского поясов гор Ср. и Ю.Европы, Крыма и Кавказа. Флора СССР (1949, XV : 334). 6 б.

Violaceae Batsch - Фиалковые

198. *Viola canina* L. - Фиалка собачья. Розеточный гемикриптофит. Песчаные и травянистые места, кустарники от таежной до степной зоны, в горах до субальпийского пояса Европы, Кавказа и в горах

Ср.Сибири. Гроссгейм (1962, У1 : 205); Попов (1957, II : 446); Флора СССР (1949, XV, 398); Hegi (1924, У/1 : 619). 12 б.

199. *Viola repens* Turcz. - Фиалка ползучая. Корневищный геофит. Луга, болота, берега рек, ручьев и озер, каменистые и травянистые места от тундровой до широколиственнолесной зоны В.Сибири, Дальнего Востока, С.-В.Китая и Аляски. Флора СССР (1949, XV : 405); Hulten (1947, VII : 1133 как *V. epipsila* Ledeb. ssp.). 8 б.

200. *Viola somchetica* C.Koch - Фиалка сомхетская. Розеточный гемикриптофит. Луга, травянистые и каменистые склоны, скалы, опушки в горнолесном и субальпийском поясах Кавказа. Эндем. Гроссгейм (1948 : 409 как *V. purpurea* Stev.); Флора СССР (1949, XV : 418). 4 б.

Onagraceae Juss. - Онагровые

201. *Circaea cordata* Royle - Двулепестник сердцелистный. Корневищный геофит. Опушки, кустарники широколиственнолесной зоны и горнолесного пояса Дальнего Востока, Китая, Японии, Гималаев. Комаров, Клобукова-Алисова (1932, II : 779); Флора СССР (1949, XV : 637). 2 б.

Umbelliferae Moris - Зонтичные

202. *Angelica jaluana* Nakai - Дудник ялуйский. Розеточный гемикриптофит. Глинистые и галечниковые берега рек таежной и широколиственнолесной зон Дальнего Востока, С.-В.Китая, п-ова Кореи и Японии. Флора СССР (1951, XVII : 20). 6 б.

203. *Azorella trifurcata* Pers. - Азорелла трехвильчатая. Хамефит. Приморские дюны в широколиственнолесной и степной зонах Патагонии. Parrey's Blümen-gärtherei (1957, II : 222); Spengazzini (1897 : 522). 1 б.

204. *Cnidium ajanense* Drude - Жгун-корень аянский. Розеточный гемикриптофит. Влажные луга, болота, кустарники, тундры тундровой зоны, в горах в альпийском поясе северо-востока азиатской Арктики, В.Сибири и Дальнего Востока. Комаров (1929, II : 341); Комаров, Клобукова-Алисова (1932, II : 807); Флора СССР (1950, XVI : 554). 3 б.

205. *Ferula foliosa* Lipsky - Ферула олиственная. Розеточный гемикриптофит. Леса горнолесного пояса Тянь-Шаня. Эндем. Смолоносное. Ильин (1950, 1 : 170); Флора СССР (1951, XVII : 94). 2 б.

206. *Heracleum granatense* Boiss. - Борщевик гренадский. Розеточный гемикриптофит. Каменистые места среднегогорного пояса гор Испании. Hegi (1925, У/2 : 1446); Rikli (1943, III : 309). 10 б.

207. *Heracleum lanatum* Michx. - Борщевик шерстистый. Розеточный гемикриптофит. Влажные луга таежной и широколиственно-лесной зон З.Канады и США. De Candolle (1839, IV : 192); Hegi (1925, У/2 : 1421). 9 б.

208. *Heracleum leskovii* Grossh. - Борщевик Лескова. Каменистые склоны, осыпи от горнолесного до альпийского пояса Кавказа. Эндем. Гроссгейм (1945, III : 186 как *H. strelkovii* Grossh.); Колаковский (1948, III : 245); Флора СССР (1951, XVII : 249). 9 б.

209. *Heracleum nepalense* D. Don - Борщевик непальский. Леса, травянистые места от горнолесного до альпийского пояса Гималаев. Hooker (1878, II : 714). 6 б.

210. *Ligusticum lucidum* Mill. - Лигустикум блестящий. Розеточный гемикриптофит. Травянистые и каменистые места субальпийского пояса гор Ср. и Ю.-З.Европы. Hegi (1925, У/2 : 1316). 1 б.

211. *Ligusticum purpureopetalum* Kom. - Лигустикум пурпуроволепестный. Розеточный гемикриптофит. Леса горнолесного пояса гор Дальнего Востока. Эндем. Флора СССР (1950, XVI : 569). 2 б.

212. *Ligusticum pyrenaicum* Gouan - Лигустикум пиренейский. Розеточный гемикриптофит. Берега рек, тенистые леса от горнолесного до альпийского пояса Пиренеев. Willkomm, Lange (1893, III : 56). 4 б.

213. *Pachypleurum simplex* Rchb. - Толстореберник простой. Розеточный гемикриптофит. Травянистые и каменистые места субальпийского и альпийского поясов гор Ср. и Ю.-З.Европы. Флора СССР (1950, XVI : 580); Hegi (1925, У/2 : 1323). 12 б.

214. *Peucedanum altissimum* Thell. - Горичник высочайший. Розеточный гемикриптофит. Леса, открытые сухие места, опушки, кустарники горнолесного и субальпийского поясов гор Ср. и Ю.-З.Европы. Hegi (1925, У/2 : 1401). 2 б.

215. *Peucedanum austriacum* Koch - Горичник австрийский. Розеточный гемикриптофит. Каменистые места, кустарники от широколиственной до средиземноморской зоны, в горах до субальпийского пояса Ср.Европы и Италии. Hegi (1925, У/2 : 1383). 4 б.

216. *Peucedanum salinum* Pall. - Горичник солончаковый. Розеточный гемикриптофит. Болота, сырые луга, солончаки тундровой зоны, в горах до субальпийского пояса Сибири и МНР. Лекарственное (тибетская медицина). Караваев (1958 : 143); Крылов (1935, VIII : 2051); Оголевец (1951 : 92); Флора СССР (1952, XVIII : 183). 11 б.

217. *Phlojodicarpus villosus* Turcz. - Вздутплодник мохнатый. Розеточный гемикриптофит. Каменистые и мохово-лишайниковые тундры, сухие русла рек тундровой зоны и альпийского пояса гор Сибири и МНР. Грубов (1955 : 214); Караваев (1958 : 142); Флора СССР (1951, XVII : 53). 2 б.

Diapensiaceae Lindl. - Диапенсиевые

218. *Diapensia obovata* Nakai - Диапенсия обратнойцевидная. Хамефит. Каменистые и песчаные склоны, тундры тундровой зоны, в горах в альпийском поясе В.Сибири, Чукотки, Камчатки и Дальнего Востока. Комаров (1930, III : 18 как *D. lapponica* L.); Комаров, Клобукова-Алисова (1932, II : 846 как *D. lapponica* L.); Флора СССР (1952, XVIII : 106). 2 б.

Primulaceae Vent. - Первоцветные

219. *Androsace capitata* Willd. - Проломник головчатый. Розеточный гемикриптофит. Моховые и шебнистые тундры в тундровой зоне северо-востока СССР. Комаров (1930, III : 26 как *A. chamaejasme* Mert.); Флора СССР (1952, XVIII : 229). 1 б.

220. *Androsace taurica* Ovcz. - Проломник таврический. Розеточный гемикриптофит. Леса, открытые сухие склоны и скалы в горнолесном поясе и на яйлах Крыма. Флора СССР (1952, XVIII : 226). 4 б.

221. *Cortusa matthioli* L. - Кортуса Маттиоля. Розеточный гемикриптофит. Леса, каменистые (часто известковые) и травянистые места, берега ручьев от таежной до широколиственнолесной зоны, в горах в горнолесном поясе Европы. Декоративное. В культуре с 1584 г. Полетико, Мищенко (1967 : 57); Перфильев (1936, II-III : 262); Флора СССР (1952, XVIII : 248). 11 б.

222. *Dodecatheon macrocarpum* Knuth - Додекатеон крупноплодный. Розеточный гемикриптофит. Скалы от тундровой до широколиственнолесной зоны запада и Канады (от Аляски до Вашингтона). Hulten (1947, VII : 1285; Pax, Knuth (1905 : 241). 9 б.

223. *Primula abchasica* D. Sosn. - Первоцвет абхазский. Розеточный гемикриптофит. Леса горнолесного пояса З.Кавказа. Эндем. Колаковский (1948, III : 267); Флора СССР (1952, XVIII : 141). 1 б.

224. *Primula alpicola* Stapf - Первоцвет альпийский. Розеточный гемикриптофит. Травянистые места альпийского пояса Ю.-В. Тибета. Декоративное. В культуре с 1926 г. Полетико, Мищенко (1967 : 144); Parrey's Blumengärtnerei (1857, II : 316). 11 б.

225. *Primula aurantiaca* W.W.Smith - Первоцвет оранжевый. Розеточный гемикриптофит. Травянистые места альпийского пояса гор Юньнани (Ю.-З.Китай). Parrey's Blümengärtneri (1957, II : 305). 1 б.

226. *Primula beesiana* G.Forrest - Первоцвет Биса. Розеточный гемикриптофит. Травянистые и каменистые места альпийского пояса гор Юньнани (Ю.-З.Китай). Декоративное. В культуре с 1908 г. Полетико, Мишенкова (1967 : 144); Hegi (1926, У/3 : 1739); Parrey's Blümengärtneri (1957, II : 305). 2 б.

227. *Primula borealis* Duby - Первоцвет северный. Розеточный гемикриптофит. Каменистые, заболоченные места тундровой зоны Сибири, Дальнего Востока, Аляски. Флора СССР (1952, ХУІІІ : 171); Hulten (1948, УІІІ : 1268). 4 б.

228. *Primula darialica* Rupr. - Первоцвет дарьяльский. Розеточный гемикриптофит. Влажные скалы горнолесного и субальпийского пояса П.Кавказа. Эндем. Декоративное. Гроссгейм (1945, ІІІ : 208); Полетико, Мишенкова (1967 : 145); Флора СССР (1952, ХУІІІ : 157). 1 б.

229. *Primula macrocalyx* Bunge - Первоцвет крупночашечный. Розеточный гемикриптофит. Леса, опушки, кустарники, луга, травянистые склоны таежной зоны, в горах до субальпийского пояса востока европейской части СССР, Крыма, Кавказа, З. и Ср.Сибири и С.Ирана. Пищевое (листья), витаминное (С,Е). Гроссгейм (1945, ІІІ : 205); Ильин (1957, ІІ : 47 и др.); Крылов (1937, ІХ : 2129); Ларин (1956, ІІІ : 219); Флора СССР (1952, ХУІІІ : 146). 11 б.

230. *Primula paxiana* Gilg - Первоцвет Пакса. Розеточный гемикриптофит. Сухие травянистые и каменистые места субтропической зоны и нижнего горного пояса Ю.-В.Китая. Pax, Knuth (1905, 30). 11 б.

231. *Primula poloninensis* Fed. - Первоцвет полонинский. Розеточный гемикриптофит. Высокогорные луга Карпат. Эндем. Флора СССР (1952, ХУІІІ : 150). 12 б.

232. *Primula polyneura* Franch. - Первоцвет многожилчатый. Розеточный гемикриптофит. Травянистые места альпийского пояса гор Ц. и Ю.-З.Китая. Декоративное. В культуре с 1905 г. Полетико, Мишенкова (1967 : 146); Parrey's Blümengärtneri (1957, ІІ : 307). 2 б.

233. *Primula ruprechtii* Kusn. - Первоцвет Рупрехта. Розеточный гемикриптофит. Альпийские луга, окраины снежников в альпийском поясе Кавказа. Эндем. Витаминное (С). Гроссгейм (1945, ІІІ : 206); Ильин (1957, ІІ : 356); Флора СССР (1952, ХУІІІ : 148). 11 б.

234. *Primula sinuata* Franch. - Первоцвет выемчатый. Розеточный гемикриптофит. Леса горнолесного пояса провинции Сычуань (Ц.Китай). Pax, Knuth (1905 : 66). 1 б.

235. *Soldanella montana* Mikan - Сольданелла горная. Розеточный гемикриптофит. Леса, кустарники, луга горнолесного и субальпийского поясов гор Ю. и Ср.Европы. Декоративное. Полетико, Мишенкова (1967 : 166); Попов (1949 : 222); Флора СССР (1952, ХУІІІ : 250); Hegi (1926, У/3 : 1829); Szafer, Kulczynski, Pawlowski (1953 : 468). 11 б.

Plumbaginaceae Juss. - Свинчатковые

236. *Armeria cantabrica* Boiss. - Армерия кантабрийская. Хамефит. Травянистые места горнолесного пояса Испании. Willkomm, Lange (1893, ІІ : 366). 5 б.

237. *Armeria majelensis* Boiss. - Армерия майеленская. Розеточный гемикриптофит. Травянистые места субальпийского и альпийского поясов Апеннин. Fiori, Paoletti (1898, ІІ : 334 как *A. vulgaris* L.var.). 11 б.

238. *Armeria splendens* Boiss. - Армерия блестящая. Розеточный гемикриптофит. Травянистые и каменистые места альпийского пояса гор Испании. Rikli (1944, У : 520). 10 б.

Gentianaceae Juss. - Горечавковые

239. *Gentiana caschmeriana* Decne - Горечавка кашмирская. Розеточный гемикриптофит. Каменистые склоны альпийского пояса З. Гималаев. Parrey's Blümengärtneri (1957, ІІ : 374). 6 б.

240. *Gentiana clusii* Perr. et Song. - Горечавка Делаклюза. Корневишный геофит. Каменистые (обычно известковые) склоны в субальпийском и альпийском поясах гор Ср.Европы. Декоративное. Полетико, Мишенкова (1967 : 80); Флора СССР (1952, ХУІІІ : 583); Hegi (1926, У/3 : 2007). 2 б.

241. *Gentiana gelida* M.B. - Горечавка холодостойкая. Эпикотильный гемикриптофит. Сухие луга, кустарники, опушки от среднегорного до субальпийского пояса гор В. и Ю.Закавказья, Турции и Ирана. Гроссгейм (1945, ІІІ : 228); Флора СССР (1952, ХУІІІ : 555). 2 б.

242. *Gentiana glauca* Pall. - Горечавка сизая. Розеточный гемикриптофит. Луга, тундры, травянистые места тундровой зоны северо-востока СССР. Комаров (1930, ІІІ : 32); Флора СССР (1952, ХУІІІ : 561). 8 б.

243. *Gentiana pannonica* Scop. - Горечавка венгерская. Розеточный гемикриптофит. Травянистые места от горнолесного до альпийского пояса В.Альп и Карпат. Декоративное. Полетико, Мишенкова (1967 : 80); Hegi (1926, У/3 : 1997). 2 б.

244. *Gentiana pontica* Soltok. - Горечавка понтийская. Розеточный гемикриптофит. Луга, каменистые склоны альпийского пояса гор Закавказья и Турции. Гроссгейм (1945, III : 227); Флора СССР (1952, XVIII : 587). 2 б.

Аросунасеае Juss. - Кутровые

245. *Vinca herbacea* W. et K. - Барвинок травянистый. Хамефит. Степи, травянистые и каменистые (нередко меловые) склоны, кустарники, опушки широколиственнолесной и степной зон Европы, Кавказа и М.Азии. Заносно в Ср.Азии. Декоративное. Гроссгейм (1945, III : 233); Ларин (1956, III : 245); Флора СССР (1952, XVIII : 649); Hegi (1926, U/3 : 2052). 1 б.

246. *Vinca major* L. - Барвинок большой. Хамефит. Леса, тенистые травянистые места средиземноморской зоны Испании, З. и Ю. Франции и С.Африки. Лекарственное (ранозаживляющее, вяжущее, гомеопатическое), ядовитое, декоративное. Оголевец (1951 : 34); Полетико, Мишенкова (1967 : 181); Стоянов, Стефанов (1948 : 905); Флора СССР (1952, XVIII : 649); Coutinho (1913 : 485); Parey's Blümengärtnererei (1957, II : 382). 2 б.

247. *Vinca minor* L. - Барвинок малый. Хамефит. Тенистые леса, травянистые места от широколиственнолесной до средиземноморской зоны, в горах в горнолесном поясе З. и Ю.Европы, европейской части СССР, Закавказья и М.Азии. Заносное в Ср.Азии. Лекарственное (вяжущее, ранозаживляющее, гомеопатическое), ядовитое, декоративное. В культуре с 1306 г. Гроссгейм (1940, II : 233); Оголевец (1951 : 33); Полетико, Мишенкова (1967 : 181); Флора СССР (1952, XVIII : 647); Hegi (1926, U/3 : 2053). 6 б.

Polemoniaceae Juss. - Синюховые

248. *Phlox subulata* L. - Флокс шиловидный. Хамефит. Леса, каменистые открытые места от широколиственной до субтропической зоны, в горах в среднегорном поясе восточной части США и С.Мексики. Декоративное. В культуре с 1745 г. Гаганов (1955 : 20); Полетико, Мишенкова (1967 : 140); Britton, Brown (1936, III : 57); Macoun (1883-1902 : 328, 566). 9 б.

249. *Polemonium liniflorum* V.Vassil. - Синюха льноцветковая. Розеточный гемикриптофит. Леса, луга, берега рек от таежной до степной зоны Сибири, Дальнего Востока, МНР, Китая и Японии. Караваев (1958 : 152); Комаров, Клобукова-Алисова (1932, II : 880 как *P.coeruleum* L. v.villosum Kom.); Попов (1957, II : 606); Флора СССР (1953, XIX : 84). 11 б.

Hydrophyllaceae R.Br. - Водолистниковые

250. *Phacelia circinnata* Jacq.f. - Фация кольцеобразная. Розеточный гемикриптофит. Каменистые открытые места таежной и широколиственнолесной зон запада Канады и США. Macoun (1883-1902 : 333, 567); Rydberg (1954 : 704 как *Ph.heterophylla* Pursh.). 1 б.

Boraginaceae Juss. - Бурачниковые

251. *Anchusa granatensis* Boiss. - Анхуза гренадская. Морские побережья, каменистые и травянистые места, оливковые рощи, виноградники средиземноморской зоны Испании и Португалии. Coutinho (1913 : 436 как *A.undulata* L. var.). 1 б.

252. *Eritrichium jacuticum* M.Pop. - Незабудочник якутский. Розеточный гемикриптофит. Скалы, каменистые склоны, опушки, леса, берега рек тундровой и таежной зон С.-В.Сибири. Эндем. Караваев (1958 : 153); Флора СССР (1953, XIX : 511). 1 б.

253. *Eritrichium rupestre* Bunge - Незабудочник скальный. Розеточный гемикриптофит. Травянистые и каменистые склоны среднегорного пояса гор З. и Ср.Сибири, МНР и С.-В.Китая. Крылов (1937, IX : 2254); Попов (1957, II : 617); Флора СССР (1953, XIX : 501). 1 б.

254. *Macrotomia echioides* Boiss. - Макротомия синяковидная. Эпикотильный гемикриптофит. Каменистые и травянистые склоны альпийского пояса Кавказа, М.Азии и С.Ирана. Декоративное. В культуре с 1828 г. Гроссгейм (1945, III : 276); Полетико, Мишенкова (1967 : 119); Флора СССР (1953, XIX : 172). 9 б.

255. *Mertensia virginica* Link - Мертензия виргинская. Эпикотильный гемикриптофит. Сухие открытые места, леса, берега рек от широколиственнолесной до средиземноморской зоны востока Канады и США. Декоративное. В культуре с 1799 г. Полетико, Мишенкова (1967 : 122); Abrams (1951, III : 544); Britton, Brown (1936, III : 83); Macoun (1883-1902 : 338). 6 б.

256. *Paracaryum caelestinum* Benth. et Hook. - Паракариум небесно-голубой. Розеточный гемикриптофит. Травянистые места тропической зоны З.Индии. Декоративное. Полетико, Мишенкова (1967, 136); Hooker (1889, IV : 160). 3 б.

Labiatae Juss. - Губоцветные

257. *Ajuga reptans* L. - Живучка ползучая. Розеточный гемикриптофит. Влажные луга, кустарники, опушки, леса от таежной до средиземноморской зоны, в горах до альпийского пояса Европы, Кав-

каза, М.Азии и С.Ирана. Заносно в С.Америке. Медоносное, пищевое (листья—салат), декоративное. Гроссгейм (1949 : 325); Крылов (1937, IX : 2992); Флора СССР (1954, XX : 30); Ларин (1956, III : 288); Полетико, Мишенкова (1967 : 23); Hegi (1927, У/4 : 2541). 11 б.

258. *Dracosephalum palmatum* Steph. — Змееголовник дланевидный. Хаефит. Песчаные и каменистые склоны, тундры тундровой зоны северо-востока СССР. Эндем. Флора СССР (1954, XX : 445). 1 б.

259. *Marrubium candidissimum* L. — Шандра белейшая. Хаефит. Каменистые места и сорно в средиземноморской зоне Ю.-В. Европы и М.Азии. Декоративное. В культуре с 1789 г. Полетико, Мишенкова (1967 : 120); Hayek (1929, II : 254); Parrey's Blümgärtneri (1957, II : 457). 2 б.

260. *Phlomis purpurea* L. — Зопник пурпурный. Розеточный гемикриптофит. Леса горнолесного пояса гор Испании и Португалии. Hegi (1927, У/4 : 2435); Rikli (1944, У : 532, 540). 6 б.

261. *Scutellaria sosnowskyi* Takht. — Шлемник Сосновского. Хаефит. Степи, травянистые и каменистые склоны, луга, скалы от среднегорного до субальпийского пояса В. и Ю.Закавказья и С.-В. Турции. Гроссгейм (1949 : 328); Флора СССР (1954, XX : 165). 2 б.

262. *Stachys silvatica* L. — Чистец лесной. Корневишный геифит. Леса, кустарники, луга от таежной до степной зоны, в горах в горнолесном поясе Ср. и В.Европы, Кавказа, З.Сибири, М., Ср. и Ц. Азии. Красильное (листья — зеленые), лекарственное (гинекологическое). Гроссгейм (1949 : 339); Ильин (1951, I : 380); Крылов (1937, IX : 2366); Оголевц (1951 : 429); Флора СССР (1954, XX1 : 215); Hegi (1927, У/4 : 2420). 10 б.

263. *Thymus serpyllum* L. — Тимьян ползучий. Хаефит. Пески, каменистые и травянистые (иногда засоленные) места от таежной до степной зоны, в горах до альпийского пояса Европы, З. и Ср. Сибири. Пищевое (ароматическое), лекарственное (отхаркивающее), медонос, декоративное. В культуре ранее ХУ1 в. Ильин (1957, II : 147, 496); Ларин (1956, III : 320); Полетико, Мишенкова (1967 : 171); Флора СССР (1954, XX1 : 537); Hegi (1927, У/4 : 2308). 9 б.

Solanaceae Juss. — Пасленовые

264. *Mandragora officinarum* L. — Мандагора лекарственная. Корневишный геифит. Каменистые места и сорно в средиземноморской зоне Греции, островов Эгейского моря и Передней Азии. Лекарственное (болеутоляющее). Оголевц (1951 : 223); Boissier (1881, IV : 291); Hegi (1927, У/4 : 2558); Mouterde (1953 : 176); Rikli (1943, I : 115). 1 б.

265. *Petunia violacea* Lindl. — Петунья фиолетовая. Травянистые места и сорно в субтропической и тропической зонах Бразилии,

Уругвая, и С.-В.Аргентины. Декоративное. В культуре с 1831 г. Полетико, Мишенкова (1967 : 138); Parrey's Blümgärtneri (1957, II : 497). 3 б.

266. *Physalis alkekengi* L. — Физалис обыкновенный. Корневишный геифит. Леса, опушки, кустарники, травянистые места и сорно от широколиственнолесной до средиземноморской зоны Европы, Кавказа и М.Азии. Заносно в Ср.Азии и С.Америке. Красильное (плоды красн., трава желт.), пищевое (плоды), лекарственное (народное — мочегонное), декоративное. В культуре с XII в. Гроссгейм (1945, III : 354); Ильин (1950, I : 381, 1957, II : 48); Ларин (1956, III : 338); Оголевц (1951 : 404); Полетико, Мишенкова (1967 : 140); Флора СССР (1955, XXII : 64); Hegi (1927, У/4 : 2580). 2 б.

267. *Solanum aviculare* Forst. — Паслен птичий. Хаефит. Травянистые места субтропической и тропической зон Австралии и Новой Зеландии. Cheeseman (1925 : 768); Hegi (1927, У/4 : 2585); Parrey's Blümgärtneri (1957, II : 488). 1 б.

Scrophulariaceae Juss. — Норичниковые

268. *Castilleja pallida* Kunth s.l. — Кастиллея бледная. Эпикотильный гемикриптофит. Леса, опушки, кустарники, луга (нередко засоленные), гари, каменистые склоны и сорно в тундровой и таежной зонах, в горах в горнолесном поясе севера европейской части СССР, Сибири, Дальнего Востока и С.Америки. Караваев (1958 : 156); Комаров, Клобукова-Алисова (1932, II : 924); Крылов (1939, X : 2466); Флора СССР (1955, XXII : 531); Hulten (1949, IX : 1389). 1 б.

269. *Digitalis amandiana* Sampaio — Наперстянка амандийская. Розеточный гемикриптофит. Каменистые открытые места средиземноморской зоны Португалии. Coutinho (1913 : 562). 4 б.

270. *Digitalis laevigata* W.et K. — Наперстянка сглаженная. Розеточный гемикриптофит. Каменистые места, опушки, кустарники в горнолесном поясе В.Альп и гор Балканского п-ва. Стоянов, Стефанов (1948 : 1039); Hegi (1913, У1/1 : 69). 9 б.

271. *Digitalis micrantha* Schrad. — Наперстянка мелкоцветная. Розеточный гемикриптофит. Леса, опушки, кустарники средиземноморской зоны и среднегорного пояса гор Ю.Европы. Fiori, Paoletti (1898, II : 445). 3 б.

272. *Digitalis thapsi* L. — Наперстянка Тапси. Розеточный гемикриптофит. Сухие открытые места, песчаные берега рек и сорно в средиземноморской зоне Португалии. Coutinho (1913 : 562). 1 б.

273. *Lagotis minor* Standl. — Ларотис малый. Розеточный гемикриптофит. Травянистые и каменистые места, тундры тундровой и севера таежной зоны северо-востока европейской части СССР, Сибири и Дальнего Востока. Кормовое. Ильин (1957, II : 302); Крылов

(1939, X : 2464); Ларин (1956, III : 366); Флора СССР (1955, XXII : 505). 2 б.

274. *Linaria polygalaefolia* Hoffm. et Link - Льянка истодolistная. Каменистые и травянистые, иногда засоленные открытые места средиземноморской зоны Португалии. Coutinho (1913 : 547 как *L. caesia* DC. f. *polygalaefolia* Cout.). 1 б.

275. *Pentstemon azureus* Benth. - Пятитычиночник небесно-голубой. Хамефит. Леса, кустарники, открытые засушливые местообитания от широколиственнолесной до средиземноморской зоны запада США. Abrams (1951, III : 761). 9 б.

276. *Pentstemon bridgesii* A. Gr. - Пятитычиночник Бриджеса. Хамефит. Открытые засушливые местообитания от широколиственнолесной до субтропической зоны запада США и С.-В. Мексики. Abrams (1951, III : 764). 11 б.

277. *Pentstemon euglaucus* English - Пятитычиночник си-
зый. Эпикотильный гемикриптофит. Каменистые места, кустарники широколиственнолесной и степной зон, в горах в среднегорном поясе запада США.

278. *Pentstemon menziesii* Hook. - Пятитычиночник Мендоса. Хамефит. Каменистые места субальпийского и альпийского поясов гор запада Канады и США (от Британской Колумбии до Вашингтона). Декоративное. В культуре с 1902 г. Полетико, Мишенкова (1967 : 137); Abrams (1951, III : 768); Rydberg (1954 : 768). 2 б.

279. *Pentstemon fruticosus* Greene - Пятитычиночник кустарниковый. Хамефит. Леса, каменистые места широколиственнолесной и степной зон, в горах до среднегорного пояса запада США от Вашингтона до Орегона. Abrams (1951, III : 765). 1 б.

280. *Pentstemon serrulatus* Mens. - Пятитычиночник пильчатый. Хамефит. Леса таежной и широколиственнолесной зон и горнолесного пояса запада США и Канады (от Ю. Аляски до Орегона). Abrams (1951, III : 763); Macoun (1883-1902 : 357 как *P. dif-fusus* Dougl.). 1 б.

281. *Pentstemon tolmiei* Hook. - Пятитычиночник Толми. Эпикотильный гемикриптофит. Травянистые места, кустарники, опушки в тундровой и таежной зонах запада Канады и США. Abrams (1951, III : 738); Macoun (1883-1902 : 356 как *P. confertus* Dougl. v. *coeruleo-purpureus* Gr.). 11 б.

282. *Pentstemon utahensis* Eastw. - Пятитычиночник ютинский. Эпикотильный гемикриптофит. Каменистые открытые места в средиземноморской зоне запада США от Ю. Невады и Юты до Калифорнии и С. Аризоны. Abrams (1951, III : 756). 1 б.

283. *Pentstemon wilcoxii* Rydb. - Пятитычиночник Вилькокса. Эпикотильный гемикриптофит. Леса широколиственнолесной зоны и горнолесного пояса запада США (от Вашингтона до Монтаны). Abrams (1951, III : 746). 6 б.

284. *Veronica orchidea* Crantz - Вероника орхидная. Эпикотильный гемикриптофит. Сухие склоны, степи, опушки, светлые леса широколиственнолесной и степной зоны, в горах до субальпийского пояса Ср. и В. Европы и Кавказа. Гроссгейм (1949 : 315); Флора СССР (1955, XXII : 384). 6 б.

Bignoniaceae Juss. - Бигнониевые

285. *Incarvillea variabilis* Batalin - Инкарвиллея изменчивая. Хамефит. Травянистые места субальпийского и альпийского поясов 3. Китая. Wilson (1925 : 189). 1 б.

Valerianaceae Batsch. - Валериановые

286. *Valeriana allariaefolia* Adams - Валериана чесночнелистная. Розеточный гемикриптофит. Луга, опушки, светлые леса, кустарники, берега рек и ручьев в горнолесном и субальпийском поясах гор Греции, Кавказа и Турции. Декоративное. Гроссгейм (1950, IV : 45); Полетико, Мишенкова (1967 : 178); Флора СССР (1958, XXIII : 602). 12 б.

287. *Valeriana colchica* Utk. - Валериана колхидская. Розеточный гемикриптофит. Луга, опушки, поляны, редкие леса, кустарники в субальпийском и альпийском поясах Предкавказья и 3. Закавказья. Эндем. Лекарственное (успокаивающее). Гроссгейм (1950, IV : 46); Колаковский (1949, IV : 151); Оголевцев (1951 : 53); Флора СССР (1958, XXIII : 632). 11 б.

Dipsacaceae Juss. - Ворсянковые

288. *Scabiosa hladnikiana* Host. - Скабиоза Хладни. Розеточный гемикриптофит. Травянистые места и кустарники средиземноморской зоны и среднегорного пояса гор Югославии. Hayek (1929, II : 516 как *S. lucida* Vill.); Hegi (1913, VI/1 : 307). 9 б.

Campanulaceae Juss. - Колокольчиковые

289. *Campanula alata* Desf. - Колокольчик крылатый. Розеточный гемикриптофит. Влажные луга средиземноморской зоны Алжира и Туниса. Crook (1951 : 34). 1 б.

290. *Campanula parnassica* B. et Spr. - Колокольчик парнасский. Розеточный гемикриптофит. Луга альпийского пояса гор Греции. Boissier (1873, III : 916). 6 б.

291. *Campanula patula* L. - Колокольчик раскидистый. Розеточный гемикриптофит. Луга, опушки, кустарники от таежной до средиземноморской зоны, в горах в горнолесном поясе Европы, 3. Сибири и М.Азии. Гроссгейм (1950, IV : 75); Крылов (1949, XI : 2643); Флора СССР (1967, XXIV : 308); Hegi (1913, VI/1 : 361); Szafer, Kulczynski, Pawlowski (1953 : 643). 11 б.

292. *Campanula primulaefolia* Brot. - Колокольчик примулолистный. Розеточный гемикриптофит. Травянистые места средиземноморской зоны Испании и Португалии. Crook (1951 : 154). 6 б.

293. *Codonopsis bulleyana* Diels - Колокольчик Буллея. Розеточный гемикриптофит. Движущиеся осыпи альпийского пояса гор северо-запада провинции Юньнань (Ю.-З.Китай). Diels (1912-1913 : 153). 1 б.

294. *Phyteuma humile* Schleich. - Булавница низкая. Розеточный гемикриптофит. Каменистые места альпийского пояса Альп. Hegi (1913, VI/1 : 381); Schinz, Keller (1923, II : 652). 9 б.

Lobeliaceae R.Br. - Лобелиевые

295. *Isotoma petraea* F.Muell. - Изотома каменистая. Розеточный гемикриптофит. Каменистые места в средиземноморской зоне Австралии. Parrey's Blümgärtnererei (1957, II : 682). 1 б.

296. *Lobelia triquetra* L. - Лобелия трехугольная. Хаефит. Песчаные места субтропической зоны Ю.Африки. Wimmer (1953 : 549 как *L.comosa* L.). 1 б.

Compositae P.F.Gmelin - Сложноцветные

297. *Achillea ageratum* L. Тысячелистник агератовидный. Эпикотильный гемикриптофит. Залежи, пастбища, влажные луга, сорно на полях в средиземноморской зоне Португалии. Coutinho (1913 : 629). 1 б.

298. *Achillea clavennae* L. - Тысячелистник Клавенны. Хаефит. Каменистые места от среднегорного до альпийского пояса Ю. и Ю.-В.Альп. Декоративное. В культуре с 1574 г. Полетико, Мишенкова (1967 : 19); Hegi (1913, VI/2 : 559); Parrey's Blümgärtnererei (1957, II : 769). 6 б.

299. *Achillea ptarmicifolia* Rupr. - Тысячелистник чихотнищелостный. Корневищный геифит. Каменистые места, скалы, осыпи субальпийского и альпийского поясов Предкавказья, 3. и В.Закавказья. Эндем. Декоративное. Гроссгейм (1950, IV : 122); Полетико, Мишенкова (1967 : 20); Флора СССР (1961, XXVI : 109). 9 б.

300. *Achillea tomentosa* L. - Тысячелистник войлочный. Хаефит. Сухие открытые каменистые места равнин средиземноморской зоны и среднегорного пояса Испании, Ю.Франции, Италии и Балканского п-ова. Декоративное. В культуре с 1561 г. Полетико, Мишенкова (1967 : 20); Hegi (1928, VI/2 : 576). 4 б.

301. *Achyrophorus uniflorus* Bluff, et Fingerh. - Ахирофорус одноцветковый. Розеточный гемикриптофит. Светлые леса, открытые травянистые склоны в субальпийском и альпийском поясах гор Ср.Европы. Декоративное. Полетико, Мишенкова (1967 : 20); Hegi (1928, VI/2 : 1011 как *Hypochoeris uniflora* Vill.). 8 б.

302. *Antennaria alpina* Gaerth. - Кошачья лапка альпийская. Розеточный гемикриптофит. Каменистые и песчаные места тундровой зоны и альпийского пояса гор Скандинавии. Декоративное. В культуре с 1775 г. Перфильев (1936, II-III : 347); Полетико, Мишенкова (1967 : 31); Флора Мурманской области (1966, V : 204); Флора СССР (1959, XXV : 204); Lindman (1926 : 530). 8 б.

303. *Antennaria carpatica* R.Br. - Кошачья лапка карпатская. Розеточный гемикриптофит. Каменистые склоны, скалы в альпийском поясе В.Альп и Карпат. Попов (1949 : 224); Флора СССР (1959, XXV : 338); Hegi (1913, VI/1 : 457). 8 б.

304. *Antennaria caucasica* Boriss. - Кошачья лапка кавказская. Розеточный гемикриптофит. Каменистые склоны, ледниковые морены, луга, леса от верхней части горнолесного до альпийского пояса Кавказа и М.Азии. Флора СССР (1959, XXV : 330). 9 б.

305. *Antennaria dioica* Gaertn. - Кошачья лапка двудомная. Розеточный гемикриптофит. Открытые песчаные и каменистые сухие места, леса, опушки, луга, тундры от тундровой до средиземноморской зоны, в горах до альпийского пояса Евразии. Лекарственное (кровоостанавливающее), декоративное. В культуре ранее XVI в. Гроссгейм (1950, IV : 101); Комаров, Клобукова-Алисова (1932, II : 101); Крылов (1949, XI : 2693); Ларин (1956, III : 439); Оголевец (1951 : 41); Полетико, Мишенкова (1967 : 31); Флора СССР (1959, XXV : 329); Hegi (1913, VI/1 : 464). 10 б.

306. *Antennaria fallax* Greene - Кошачья лапка обманчивая. Розеточный гемикриптофит. Кустарники широколиственнолесной зоны Ц.Канады (окрестности оз.Онтарио). Marie-Victorin (1935 : 574). 5 б.

307. *Antennaria howellii* Greene - Кошачья лапка Ховелла. Розеточный гемикриптофит. Леса, травянистые места от средиземноморской до таежной зоны, в горах в горнолесном поясе запада США и Канады (от Калифорнии до Британской Колумбии). Abrams (1960, IV : 482); Rydberg (1954 : 919). 12 б.

308. *Antennaria leucippii* Pors. - Кошачья лапка Леухиппа. Розеточный гемикриптофит. Каменистые места тундровой зоны Канады (Юкон) и Ю.Аляски. Anderson (1961 : 482); Hulten (1950, X : 1531). 11 б.

309. *Antennaria neglecta* Greene - Кошачья лапка незаметная. Розеточный гемикриптофит. Травянистые места широколиственно-лесной зоны востока США. Britton, Brown (1936, III : 452). 9 б.

310. *Antennaria neodioica* Greene - Кошачья лапка новодвудомная. Розеточный гемикриптофит. Сухие песчаные места таежной и широколиственнолесной зон востока Канады и США (на запад до Ю. Дакоты и Мичигана). Britton, Brown (1936, III : 451). 11 б.

311. *Antennaria pulcherrima* Greene - Кошачья лапка прекраснейшая. Розеточный гемикриптофит. Сухие песчаные места широколиственнолесной и таежной зон, в горах до субальпийского пояса запада США и Канады. Rydberg (1954 : 920). 10 б.

312. *Antennaria rhodantha* Suksd. - Кошачья лапка розовая. Розеточный гемикриптофит. Сухие песчаные и травянистые склоны, леса степной и широколиственнолесной зон, а в горах до субальпийского пояса запада США. Abrams (1960, IV : 482 как *A. parvifolia* Nutt.); Rydberg (1954 : 919 как *A. bracteosa* Rydb.). 11 б.

313. *Arnica alpina* Olin et Laden. - Арника альпийская. Эпикотильный гемикриптофит. Открытые травянистые места тундровой и таежной зон В.Канады. Britton, Brown (1936, III : 534); Macoun (1883-1902 : 261, 554). 12 б.

314. *Arnica frigida* C.A.M. - Арника холодная. Розеточный гемикриптофит. Моховые, травянистые и каменистые тундры, галечники, склоны, берега рек и морей тундровой зоны арктической Сибири и С.-В.Сибири и Аляски. Караваев (1958 : 173); Флора СССР (1961, XXV1 : 660); Hulten (1950, X : 1596). 12 б.

315. *Artemisia arctica* Less. - Полынь арктическая. Розеточный гемикриптофит. Луга, травянистые места тундровой зоны, в горах, в субальпийском и альпийском поясах Сибири, Дальнего Востока и С.Америки. Комаров (1930, III : 150); Флора СССР (1961, XXV1 : 479). 12 б.

316. *Artemisia atrata* Lam. - Полынь темная. Розеточный гемикриптофит. Известковые скалы в альпийском поясе Альп. Hegi (1928, Y1/2 : 642). 9 б.

317. *Artemisia borealis* Pall. - Полынь северная. Розеточный гемикриптофит. Песчаные берега рек, каменистые склоны тундровой зоны Северного полушария и альпийского и субальпийского поясов гор Сибири и Дальнего Востока. Комаров, Клобукова-Алисова (1932, II : 1035); Крылов (1949, X1 : 2777); Флора СССР (1961, XXV1 : 557). 11 б.

318. *Artemisia frigida* Willd. - Полынь холодная. Хамефит. Каменистые и песчаные склоны, опушки, луга от таежной до степной (?) зоны востока европейской части СССР, Сибири и С.Америки. Кормовое, витаминное (каротин). Ильин (1957, II : 308); Крылов (1949, X1 : 2797); Ларин (1956, III : 509); Флора СССР (1961, XXV1 : 494); Britton, Brown (1936, III : 525). 1 б.

319. *Artemisia furcata* M.B. - Полынь вильчатая. Хамефит. Берега рек, морей, песчаные склоны тундровой зоны и альпийского пояса гор Сибири, Дальнего Востока, Аляски и З.Канады. Комаров (1930, III : 149 как *A. trifurcata* M.B.); Флора СССР (1961, XXV1 : 483); Hulten (1950, X : 1576). 3 б.

320. *Artemisia glomerata* Ledeb. - Полынь скученная. Хамефит. Тундры, морские побережья тундровой зоны и альпийского пояса гор арктической Сибири, Дальнего Востока, Аляски. Комаров (1930, III : 147); Флора СССР (1961, XXV1 : 482); Hulten (1950, X : 1568). 7 б.

321. *Artemisia tilesii* Ledeb. - Полынь Тилезиуса. Розеточный гемикриптофит. Тундры, сухие песчаные склоны тундровой зоны Северного полушария. Кормовое. Комаров (1930, III : 155); Крылов (1949, X1 : 2815); Ларин (1956, III : 573); Флора СССР (1961, XXV1 : 443); Hulten (1950, X : 1571). 11 б.

322. *Aster lichiangensis* Franch. - Астера личийская. Розеточный гемикриптофит. Травянистые и каменистые места альпийского пояса гор Юньнани. Diels (1912-1913 : 174); Parrey's Blümen-gärtnerei (1957, II : 716). 9 б.

323. *Aster tolmateschevii* Tamamsch. - Астера Толмачева. Розеточный гемикриптофит. Каменистые (иногда известковые) склоны субальпийского пояса гор Сибири и Ср.Азии. Попов (1957, II : 710 как *A. chrysocomoides* Turcz.); Флора СССР (1959, XXV : 107). 2 б.

324. *Aster tongolensis* Franch. - Астера тонгольская. Розеточный гемикриптофит. Травянистые места субальпийского пояса гор В.Тибета. Декоративное. В культуре с 1901 г. Полетико, Мишенкова (1967 : 39); Limpricht (1922 : 504 как *A. subcaeruleus* Moore). 11 б.

325. *Bellis coerulescens* Coss. et Bol. - Маргаритка голубоватая. Розеточный гемикриптофит. Пески, каменистые места субальпийского пояса гор С.-З. Африки. 11 б.

326. *Centaurea behen* L. Василек бехен. Розеточный гемикриптофит. Каменистые склоны, луга и сорно в степной и средиземноморской зонах, в горах до среднегорного пояса В.и Ю.Закавказья, Ю.Туркмении, Передней Азии и Ирана. Красильное (цветы желтые, оранжевые), кормовое. Гроссгейм (1949 : 494); Ларин (1956, III : 682 как *Microlophus behen* Takht.); Флора СССР (1963, XXVШ : 561); Флора Туркмении (1960, VII : 256). 2 б.

327. *Centaurea chilensis* Bert. - Василек чилийский. Хамефит. Горные леса С.Чили. De Candolle (1832, Y1 : 575). 1 б.

328. *Centaurea colchica* Sosn. - Василек колхидский. Розеточный гемикриптофит. Каменистые (преимущественно известковые)

склоны альпийского пояса З. Закавказья. Гроссгейм (1949 : 493 как *Psephellus colchicus* D. Sosn.); флора СССР (1963, XXVIII : 438). 7 б.

329. *Centaurea huetii* Boiss. - Василек Гюэ. Корневишный геофит. Луга, опушки субальпийского пояса В. и Ю. Закавказья и С.-В. Турции. Гроссгейм (1950, IV : 214 как *C. fischeri* ssp. *cyanea* Sosn.); флора СССР (1963, XXVIII : 410). 11 б.

330. *Centaurea karabaghensis* Sosn. - Василек карабахский. Розеточный гемикриптофит. Сухие каменистые склоны среднегорного пояса Ю. Закавказья. Эндем. Гроссгейм (1949 : 192 как *Psephellus karabaghensis* Sosn.); флора СССР (1963, XXVIII : 437). 4 б.

331. *Centaurea mollis* W. et K. - Василек мягкий. Корневишный геофит. Луга, каменистые места субальпийского пояса Карпат. Попов (1949 : 253); Станков, Талиев (1949 : 415); флора СССР (1963, XXVIII : 393). 11 б.

332. *Centaurea squarrosa* Willd. - Василек оттопыренный. Каменистые склоны, сорные места в средиземноморской зоне, в горах до альпийского пояса В. Кавказа, М. и Ср. Азии, Ирана и Афганистана. Витаминносное (С). Гроссгейм (1950, IV : 220); Ларин (1956, III : 637); флора СССР (1963, XXVIII : 535); флора Туркмении (1960, VII : 273). 2 б.

333. *Chrysanthemum nivellei* Braun-Blanquet - Хризантема Нивеля. Розеточный гемикриптофит. Открытые травянистые и песчаные сухие места средиземноморской зоны Марокко. Декоративное. Полетико, Мишенкова (1967 : 53); Sauvage (1961 : 190). 5 б.

334. *Cirsium vlasovianum* Fisch. - Бодяк Власова. Розеточный гемикриптофит. Луга, опушки, преимущественно на легких почвах в таежной и широколиственнолесной зонах В. Сибири, Дальнего Востока, МНР, С. Китая и п-ова Кореи. Пищевое. Комаров, Клобукова-Алисова (1932, II : 1085); Ларин (1956, III : 618); Попов (1957, II : 754); флора СССР (1963, XXVIII : 173). 3 б.

335. *Craspedia uniflora* Forst. - Краспедия одноцветковая. Травянистые места субтропической зоны и среднего горного пояса Новой Зеландии. Cheeseman (1925 : 989). 1 б.

336. *Dendranthema integrifolia* Tzvel. - Дендрантема цельнолистная. Розеточный гемикриптофит. Каменистые склоны, сухие тундры, морские побережья тундровой зоны северо-востока СССР и С. Америки. флора СССР (1961, XXVI : 388); Hulten (1950, X : 1552 как *Chrysanthemum integrifolium* Rich.). 2 б.

337. *Dimorphotheca dentata* Harv. - Диморфотека зубчатая. Хамефит. Травянистые и песчаные места в средиземноморской зоне и среднегорном поясе Ю. Африки. Adamson, Salter. (1950 : 827). 5 б.

338. *Dollingeria umbellata* Nees. - Доллингерия зонтичная. Розеточный гемикриптофит. Сырые травянистые места таежной и широколиственнолесной зон востока Канады и США. Декоративное. Полетико, Мишенкова (1967 : 66); Britton, Brown (1936, III : 443); Hegi (1913, VI/1 : 420). 3 б.

339. *Doronicum corsicum* Poir. - Козульник корсиканский. Розеточный гемикриптофит. Альпийские луга гор Корсики. Rikli (1944, V : 555). 11 б.

340. *Doronicum macrophyllum* Fisch. - Козульник крупнолистный. Розеточный гемикриптофит. Леса, кустарники, луга альпийского и субальпийского поясов Кавказа, С.-В. Турции и С. Ирана. Декоративное. В культуре ранее 1879 г. Гроссгейм (1950, IV : 145); Полетико, Мишенкова (1967 : 67); флора СССР (1961, XXVI : 678). 11 б.

341. *Erigeron borealis* Simm. - Мелколепестник северный. Розеточный гемикриптофит. Травянистые и каменистые склоны, пески тундровой зоны и альпийского пояса гор С. Европы и З. Сибири. Крылов (1949, XI : 2690 как *E. alpinus* L.); флора Мурманской области (1966, V : 200); флора СССР (1959, XXV : 253). 12 б.

342. *Erigeron lonchophyllus* Hook. - Мелколепестник ланцетлистный. Розеточный гемикриптофит. Луга, берега рек и озер, болота таежной и степной зон, в горах в горнолесном поясе Сибири, Ср. и Ц. Азии и запада С. Америки. Крылов (1949, XI : 2683 как *E. armeriifolius* Turcz.); флора СССР (1959, XXV : 234); Macoun (1883-1902 : 235 как *E. armeriifolius* Turcz.); Rydberg (1954 : 901). 8 б.

343. *Erigeron ochroleucus* Nutt. - Мелколепестник сернисто-желтый. Розеточный гемикриптофит. Песчаные открытые места степной зоны США (от Орегона до Айдахо). Rydberg (1954 : 911). 9 б.

344. *Erigeron orientalis* Boiss. - Мелколепестник восточный. Розеточный гемикриптофит. Травянистые и каменистые склоны, лесные поляны, луга от верхней части горнолесного пояса Крыма, Кавказа, Копетдага и гор С.-В. Турции и Ирана. Гроссгейм (1950, IV : 97); флора СССР (1959, XXV : 261). 11 б.

345. *Eriophyllum lanatum* Forbes - Эриофиллум войлочный. Хамефит. Опушки, кустарники широколиственнолесной и степной зон запада Канады и США (от Британской Колумбии до Ю. Орегона). Декоративное. В культуре около 1826 г. Полетико, Мишенкова (1967 : 73); Abrams (1960, IV : 225); Rydberg (1954 : 948). 9 б.

346. *Eupatorium cannabinum* L. - Посконник коноплевидный. Эпикотильный гемикриптофит. Тенистые влажные места, луга, берега рек и ручьев от таежной до средиземноморской зоны, в горах до горнолесного пояса Европы, Кавказа, М. Азии, Ирана и гор Туркмении. Волокнистое. Ядовитое, лекарственное (мочегонное, потогонное).

ное, рвотное, тонизирующее, слабительное, гомеопатическое), красильное (все растение желтое, цветы синие), декоративное. В культуре с 1561 г. Гроссгейм (1950, IV : 90); Ильин (1951, I : 444); Лариц (1956, III : 428); Оголев (1951 : 302); Полетико, Мишенкова (1967 : 75); Флора СССР (1959, XXV : 19). 2 б.

347. *Helianthella parryi* A.Gr. - Гелиантелла Парри. Розеточный гемикриптофит. Песчаные места среднегорного пояса Скалистых гор. Rydberg (1954 : 934). 8 б.

348. *Hieracium anglicum* Fries - Ястребинка английская. Розеточный гемикриптофит. Песчаные места таежной и широколиственной зон и горнолесного пояса Англии и Ирландии. Эндем. Clapham, Tutin, Warburg (1957 : 1158). 12 б.

349. *Homogyne alpina* Cass. - Гомогине альпийская. Корневишный геофит. Луга, леса, кустарники, болотные места от горнолесного до альпийского пояса гор З., Ю. и Ср.Европы. Декоративное. В культуре с 1584 г. Полетико, Мишенкова (1967 : 94); Флора СССР (1961, XXVI : 655); Hegi (1913, VI/1 : 698). 11 б.

350. *Hypochaeris radicata* L. - Пазник стержнекорневой. Розеточный гемикриптофит. Луга, лесные поляны, леса от таежной до средиземноморской зоны, в горах в горнолесном поясе Европы, Кавказа, М.Азии и С.Африки. Гроссгейм (1949 : 504); Флора СССР (1964, XXIX : 200); Hegi (1928, VI/2 : 1013). 1 б.

351. *Jurinea arachnoidea* Bunge - Юринея паутинистая. Розеточный гемикриптофит. Степи, каменистые (часто известковые) склоны, леса и сорно в степной зоне европейской части СССР и Кавказа. Эндем. Гроссгейм (1950, IV : 173 как *J.mollis* pr.); Флора СССР (1962, XXVI : 659). 3 б.

352. *Leontopodium leontopodioides* Beauv. - Эдельвейс эдельвейсовидный. Розеточный гемикриптофит. Степи, сухие луга, каменистые и песчаные склоны, осыпи, скалы, кустарники, опушки, леса от таежной до степной зоны В.Сибири, Дальнего Востока, МНР, С.Китая и п-ова Кореи. Декоративное. В культуре с 1833 г. Комаров, Клобукова-Алисова (1932, II : 1018); Полетико, Мишенкова (1967 : 107); Попов (1957, II : 720); Флора СССР (1959, XXV : 349). 9 б.

353. *Leontopodium stracheyi* Clarke - Эдельвейс Стречи. Розеточный гемикриптофит. Травянистые и каменистые места субальпийского и альпийского поясов гор Ю.-З.Китая. Декоративное. В культуре с 1881 г. Полетико, Мишенкова (1967 : 107); Strachey, Duthe (1906 : 88). 6 б.

354. *Nardosmia glacialis* Ledeb. - Нардосмия ледяная. Корневишный геофит. Тундры, сухие каменистые склоны тундровой зоны арктической Сибири и Чукотки. Эндем. Караваев (1958 : 172); Флора СССР (1961, XXVI : 654). 2 б.

355. *Pyrethrum sevanense* Sosn. - Пиретрум севанский. Розеточный гемикриптофит. Каменистые склоны среднегорного и субальпийского поясов В.Кавказа, гор Туркмении, С.-В.Турции и С.-З. Ирана. Гроссгейм (1950, IV : 317); Флора СССР (1961, XXVI : 207). 4 б.

356. *Rhaponticum acaule* DC. - Рапонтikum бесстебельный. Розеточный гемикриптофит. Пески средиземноморской зоны Алжира и Туниса. Battandier, Trabut (1902 : 200). 1 б.

357. *Rhaponticum scariosum* Lam. - Рапонтikum пленчатый. Розеточный гемикриптофит. Травянистые места, кустарники от горнолесного до альпийского пояса Альп. Hegi (1928, VI/2 : 932), 6 б.

358. *Saussurea amara* DC. - Горькуша горькая. Розеточный гемикриптофит. Луга, солончаки, солонцы степной и средиземноморской зон, в горах в среднегорном поясе европейской части СССР, Сибири Ср.Азии, МНР и С.Китая. Крылов (1949, XI : 2910); Попов (1957, II : 755); Флора СССР (1962, XXVII : 520). 2 б.

359. *Saussurea amurensis* Turcz. - Горькуша амурская. Корневишный геофит. Луга, опушки, леса, окраины болот таежной и широколиственнолесной зон, в горах в горнолесном поясе В.Сибири, Дальнего Востока и С.-В.Китая. Комаров, Клобукова-Алисова (1932, II : 1063); Попов (1957, II : 759); Флора СССР (1962, XXVII : 456). 4 б.

360. *Saussurea angustifolia* DC. - Горькуша узколистная. Розеточный гемикриптофит. Тундры, травянистые места тундровой зоны Чукотки и западной части арктического побережья С.Америки. Флора СССР (1962, XXVII : 498); Hulten (1950, X : 1625). 7 б.

361. *Saussurea baicalensis* Robinson - Горькуша байкальская. Розеточный гемикриптофит. Тундры, луга, каменистые склоны, лиственничные редколесья в субальпийском и альпийском поясах гор Сибири и МНР. Грубов (1955 : 275); Крылов (1949, XI : 290 как *S.pusnocephala* Ledeb.); Попов (1957, II : 764); Флора СССР (1961, XXVI : 293). 2 б.

362. *Saussurea maximowiczii* Herd. - Горькуша Максимовича. Корневишный геофит. Луга (иногда болотистые), травянистые склоны, кустарники, леса широколиственнолесной зоны и горнолесного пояса Дальнего Востока, С.Китая, п-ова Кореи и Японии. Комаров, Клобукова-Алисова (1932, II : 1071); Флора СССР (1962, XXVII : 448). 6 б.

363. *Saussurea stubendorffii* Herd. - Горькуша Штубендорфа. Розеточный гемикриптофит. Леса, кустарники, луга, болота таежной зоны, в горах до альпийского пояса Сибири. Эндем. Крылов (1949, XI : 2918 как *S.alpina* DC.v.*lancifolia* Serg.); Попов (1957, II : 760); Флора СССР (1962, XXVII : 495). 7 б.

364. *Saussurea tilesii* Ledeb. - Горькуша Тилезиуса. Розеточный гемикриптофит. Тундры, кустарники, луга, каменистые места тундровой зоны и альпийского пояса гор азиатской Арктики. Караваев (1958 : 176); Комаров (1930, III : 180); Флора СССР (1962, XXVII : 484). 5 б.

365. *Saussurea umbrosa* Kom. - Горькуша теневая. Корневищный геофит. Тенистые леса таежной и широколиственнолесной зон В. Сибири, Дальнего Востока и п-ова Кореи. Комаров, Клобукова-Алисова (1932, II : 1064); Попов (1957, II : 758); Флора СССР (1962, XXVII : 462). 2 б.

366. *Scorzonera rosea* W. et K. - Козелец розовый. Розеточный гемикриптофит. Луга, кустарники, каменистые (часто известковые) склоны субальпийского и альпийского поясов гор Ср. и В. Европы (до В. Карпат). Флора СССР (1964, XXI : 58); Hegi (1928, U1/2 : 1055). 10 б.

367. *Senecio ambraceus* Turcz. - Крестовник амбровый. Розеточный гемикриптофит. Влажные луга, леса, речные галечники от таежной до широколиственнолесной зоны, в горах в горнолесном поясе Сибири, МНР и С.-В. Китая. Крылов (1949, XI : 2847 как *S. krylovii* Schischk.); Попов (1957, II : 744 как *S. krylovii* Schischk.); Флора СССР (1961, XXV : 715). 10 б.

368. *Senecio arguenensis* Turcz. - Крестовник аргунский. Корневищный геофит. Кустарники, опушки, луга таежной и широколиственнолесной зон В. Сибири, Дальнего Востока, МНР и С.-В. Китая. Комаров, Клобукова-Алисова (1932, II : 1054); Флора СССР (1961, XXV : 716). 6 б.

369. *Senecio atripurpureus* Fedtsch. - Крестовник темно-пурпуровый. Розеточный гемикриптофит. Тундры, кустарники тундровой зоны и альпийского пояса гор Евразии (включая Камчатку) и С. Америки. Караваев (1958 : 173); Крылов (1949, XI : 2842 как *S. uralensis* Gorodk.); Флора СССР (1961, XXV : 771). 1 б.

370. *Senecio campester* DC. - Крестовник равнинный. Розеточный гемикриптофит. Тундры, кустарники, леса, луга, каменистые и песчаные склоны, берега рек от тундровой до широколиственнолесной зоны, в горах до субальпийского пояса С. и Ср. Европы и З. и Ср. Сибири. Крылов (1949, XI : 2853); Попов (1957, II : 746); Флора СССР (1961, XXV : 753); Hegi (1928, U1/2 : 743). 9 б.

371. *Senecio jacobaea* L. - Крестовник Якова. Леса, опушки, кустарники, луга (нередко на известняках) и сорно от таежной до средиземноморской зоны, в горах в горнолесном поясе Европы, З. и Ср. Сибири, Ср. Азии и МНР. Заносное в С. Америке. Ядовитое, лекарственное (гинекологическое). Крылов (1949, XI : 2845); Ларин (1956, III : 586); Оголевец (1951 : 182); Попов (1957, II : 743); Флора СССР (1961, XXV : 715); Hegi (1928, U1/2 : 773). 10 б.

372. *Senecio resedifolius* Less. - Крестовник резедолистный. Розеточный гемикриптофит. Тундры, каменистые места, ручьи тундровой зоны Евразии и С. Америки и альпийского пояса гор Сибири, Дальнего Востока и МНР. Крылов (1949, XI : 2840); Попов (1957, II : 748); Флора СССР (1961, XXV : 750); Hulten (1950, X : 1620). 7 б.

373. *Senecio sichotensis* Kom. - Крестовник сихотэалинский. Розеточный гемикриптофит. Травянистые склоны горнолесного пояса гор Дальнего Востока. Комаров, Клобукова-Алисова (1932, II : 1054); Флора СССР (1961, XXV : 764). 7 б.

374. *Senecio subalpinus* Koch - Крестовник субальпийский. Розеточный гемикриптофит. Кустарники, опушки, луга горнолесного пояса Карпат. Эндем. Попов (1949 : 46); Флора СССР (1961, XXV : 726). 12 б.

375. *Solidago canadensis* L. - Золотарник канадский. Розеточный гемикриптофит. Травянистые места, кустарники таежной и широколиственнолесной зон восточной половины Канады и США. Декоративное. В культуре с 1648 г. Полетико, Мишенкова (1967 : 166); Флора СССР (1959, XXV : 48); Britton, Brown (1936, III : 393). 4 б.

376. *Solidago compacta* Turcz. - Золотарник сжатый. Розеточный гемикриптофит. Тундры тундровой зоны Чукотки и Аляски. Флора СССР (1959, XXV : 47); Hulten (1950, X : 1486 как *S. lepida* DC.). 12 б.

377. *Solidago multiradiata* Ait. - Золотарник многолучевой. Розеточный гемикриптофит. Открытые травянистые места тундровой и таежной зон, в горах в горнолесном поясе запада Канады и США. Декоративное. Полетико, Мишенкова (1967 : 166); Hulten (1950, X : 1487); Rydberg (1954 : 869 как *S. scopulorum* Nels.). 12 б.

378. *Synurus deltoides* Nakai - Сроснохвостник дельтовидный. Розеточный гемикриптофит. Леса, опушки, кустарники, луга таежной и широколиственнолесной зон В. Сибири, Дальнего Востока, МНР, Китая, п-ова Кореи и Японии. Грубов (1955, 279); Комаров, Клобукова-Алисова (1932, II : 1086 как *Serratula atriplicifolia* Benth.); Попов (1957, II : 766 как *S. atriplicifolia* Pjin); Флора СССР (1963, XXVIII : 302). 6 б.

379. *Tanacetum bipinnatum* Sch. Bip. - Пижма дваждыперистая. Корневищный геофит. Каменистые и песчаные склоны, берега рек тундровой и таежной зон Евразии, Аляски и С.-З. Канады. Крылов (1949, XI : 2751 как *Pyrethrum bipinnatum* Willd.); Флора СССР (1961, XXV : 324); Hulten (1950, X : 1650 как *Chrysanthemum bipinnatum* L.). 1 б.

380. *Tripleurospermum phaeocephalum* Pobed. - Трехреберник темноголовый. Морские побережья и сорно в тундровой и таежной зонах Северного полушария. Караваев (1958 : 169 как *Matri-*

caria grandiflora Tolm.); Флора СССР (1961, XXV1 : 171);
Hulten (1960, X : 1544 как *M.ambigua* Kryl.).11 б.

381. *Venidium decurrens* Less. - Венидиум низбегающий.
Травянистые места средиземноморской зоны Капской области. De
Candolle (1838, VI : 492); Parrey's Blümen-gärtnerei (1957,
II : 802). 3 б.

Л и т е р а т у р а

- Аврорин Н.А. 1941. Чем озеленять города и поселки Мурманской области и северных районов Карело-Финской ССР. Кировск.
- Аврорин Н.А. 1956. Переселение растений на Полярный Север. Эколого-географический анализ. М.-Л.
- Аврорин Н.А. 1958. Многолетники для озеленения Крайнего Севера. В кн.: Декоративные растения для Крайнего Севера. М.-Л.
- Аврорин Н.А. 1960. Интродукция растений в Канадской Субарктике. Бот. ж., т.45, № 7.
- Аврорин Н.А., Андреев Г.Н., Головкин Б.Н., Кальнин А.А. 1964. Переселение растений на Полярный Север. Ч.1. Результаты интродукции травянистых растений в 1932-1956 гг. М.-Л.
- Аврорин Н.А., Горюнова Л.Н., Качурина Л.И., Тамберг Т.Г. 1956. Основной ассортимент озеленительных растений для Мурманской области. Кировск.
- Агранат Г.А., Пузанова В.Ф. 1962. Энергетика, сельское хозяйство и промышленное хозяйство американского Севера. М.
- Адамовић Л. 1911. (сербск.). Флора југоисточне Србије. Загреб.
- Александров Л.П., Некрасова В.Л. 1923. Нескучный сад и его растительность. М.
- Александрова В.Д. 1959. Летние снегопады и растительность Арктики. Природа, № 8.
- Алехин В.В. 1944. География растений. М.
- Андреев Г.Н. 1963. Особенности роста и развития среднеазиатских однолетников в условиях Субарктики. Изв. АН ТуркмССР, Сер.биол.наук, № 4.
- Андреев Г.Н. 1964. Опыт культуры растений Азиатской Арктики в Хибинах. В кн.: Проблемы Севера. Вып.8. М.-Л.
- Андреев Г.Н. 1965. К вопросу о роли происхождения семенного материала при интродукции растений. В кн.: Проблемы современной ботаники, т.2. М.-Л.
- Андреев Г.Н. 1967. О продолжительности жизни цветов травянистых растений в срезке. В кн.: Интродукция растений на Полярный Север. Л.

- Андреев Г.Н. 1969. Растения природной флоры СССР в условиях культуры на Кольском полуострове. В кн.: Ботанические исследования за Полярным кругом. Вып.1. Апатиты.
- Андреев Г.Н., Головкин Б.Н. 1967. Зимняя выгонка многолетников и ее последствие. В кн.: Интродукция растений на Полярный Север. Л.
- Артюшенко З.Т. 1960. К методике прогнозирования феноспектров. Тр. фенологич. совещания. Л.
- Артюшенко З.Т. 1961. Развитие луковичных и клубнелуковичных растений в связи с их интродукцией (на примере ранневесенних декоративных растений). В кн.: Морфогенез растений, т.2, М.
- Артюшенко З.Т. 1963. Луковичные и клубнелуковичные растения для открытого грунта. М.-Л.
- Ахвердов А.А. 1956. Биология некоторых декоративных геофитов флоры Армении. Бюлл. Бот. сада АН АрмССР, № 15.
- Ахвердов А.А., Мирзоева Н.В. 1964. Поведение альпийских растений, перенесенных в зону каменистой полупустыни. Тр. БИН АН АрмССР, т.XIV.
- Базилевская Н.А. 1964. Теория и методы интродукции растений. М.
- Баканова В.В. 1966. Интродукция некоторых дикорастущих декоративных растений (геофитов) в Молдавии. Автореф. канд. дисс. Кишинев.
- Баранов П.А. 1940. Проблема крайних условий среды в разрешении вопросов освоения новых территорий. В кн.: Растение и среда, 1. М.-Л.
- Барановский П.М. 1955. Биологическое значение покоя у растений. Изв. АН КазССР, сер.биол., 10.
- Басягина В.Я. 1962. Почвопокровные растения Забайкалья. Научн. тр. Акад.коммун. хоз-ва им.Памфилова, т.XIX.
- Батманов В.А. 1949. Биоклиматический календарь г.Свердловска. В кн.: Календарь природы СССР, II. М.
- Болховских З.В. 1955. Анатомо-физиологические исследования некоторых декоративных растений в связи с их зимостойкостью. Тр. БИН АН СССР, сер.4, в.10.
- Бонштедт Э.М. 1923. Ледяные стебельки. Тр. Сев. научно-промысл. экспед., вып.16.
- Борисова И.В. 1960. Основные жизненные формы двудольных многолетних травянистых растений степных фитоценозов Северного Казахстана. Автореф. канд. дисс. Л.
- Борисова И.В. 1965. Влияние поздневесенних заморозков на развитие некоторых растений пустынных степей Центрального Казахстана. Бот. ж., т.50, № 5.
- Бородин Е.С. 1965. Сдвиги в онтогенезе у растений высокогорий Памира в условиях Ташкента. В кн.: Проблемы ботаники, т.7. М.-Л.

- Бочанцева З.П. 1954. Тюльпаны и их культура в Ташкенте. Ташкент.
- Бочанцева З.П. 1956. Онтогенез тюльпанов. Тр. бот. сада АН УзССР, вып.5, Ташкент.
- Бурова Е.И. 1965. Наблюдения над развитием некоторых субальпийских растений Юго-Осетии в условиях Кировской области. В кн.: Проблемы ботаники, т.7, М.-Л.
- Бурыйгин В.А., Запрометова Н.С. 1959. О сроках весеннего окончания вегетации у некоторых эфемеров и эфемероидов южных Кызыл-Кумов. Узб. биол., ж., № 4.
- Быков Б.А. 1960-1965. Доминанты растительного покрова Советского Союза, 1-III. Алма-Ата.
- Быков Б.А. 1967. Геоботаническая терминология. Алма-Ата.
- Вавилов Н.И. 1932. Проблема северного земледелия. Тр. Ноябрьской сессии АН СССР 25-30 XI 1931. Л.
- Вавилов Н.И. 1935. Ботанико-географические основы селекции. М.-Л.
- Вайнагий И.В. 1962. Анализ генеративного размножения шафрана Гейфеля (*Crocus heuffelianus* Herb.) в различных высотных поясах Украинских Карпат. В кн.: Проблемы внутривидовых отношений организмов. Томск.
- Вартазарова Л.С. 1961. Зимостойкость растений Японо-Китайской флористической области в Москве. Бюлл. ГЭС, вып.43.
- Василевская В.К. 1939. Систематические признаки в строении луковицы у видов рода *Allium* L. В кн.: Президенту АН СССР акад. В.Л.Комарову к 70-летию со дня рождения и 45-летию научной деятельности. М.-Л.
- Васильев В.Н. 1944. О взаимоотношениях маньчжурской и охотской растительности и флоры. Бот. ж., т.29, № 25.
- Васильев В.Н. 1958. Происхождение флоры и растительности Дальнего Востока и Восточной Сибири. В кн.: Материалы по истории флоры и растительности СССР, т.III. М.-Л.
- Васильев И.М. 1939. Рост различных по зимостойкости пшениц в период закаливания. ДАН СССР, т.24, вып.2.
- Васильев И.М. 1946. Морозостойкость озимых культур в зависимости от роста в период закаливания. Докл. совещаний по физиол. раст., вып.1.
- Васильев И.М. 1956. Зимовка растений. М.
- Васильева М.Ю. 1967. Формирование почек возобновления у некоторых видов аквилегий. Сб. трудов аспирантов и молодых ученых. сотр. (ВИР), 8(12), Л.
- Вениаминов И. 1840. Записки об островах Уналашкинского отдела, ч.II, СПб.
- Верещагина И.В. 1959. Перезимовка цветочных многолетников в условиях Алтайского края. Бюлл. ГЭС, вып.34.
- Винниченко Е.Ф. 1959. К вопросу о причинах плохой перезимовки клеверов в условиях Карелии. Изв. Кольск. и Карельск. филиалов АН СССР, 1.

- Виткевич В.И. 1966. Сельскохозяйственная метеорология. М.
- Ворошилов В.Н. 1945. Фенологические наблюдения в связи с работами по интродукции и систематике растений. Бюлл. МОИП, отд. биол., т.50, 1-2.
- Ворошилов В.Н. 1960. Ритм развития у растений. М.
- Ворошилов В.Н. 1971. Роль косвенных приспособлений растений в природе и при интродукции. Бюлл. ГБС, вып.81.
- Восканян В.Е. 1966. О некоторых биологических особенностях растений верхней части альпийского пояса горы Арагац. Бот.ж., т.51, № 2.
- Вульф Е.В. 1944. Историческая география растений. История флор земного шара. М.-Л.
- Высоцкий Г.И. 1915. Ергеня. Культурно-фитологический очерк. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., т.УІІІ, № 10-11.
- Габерландт Ф. 1880. Общее сельскохозяйственное растениеводство. СПб.
- Гаганов П.Г. 1955. флоксы многолетние. М.
- Гайдамакин В.И. 1936. Сорные растения влажных субтропиков СССР и меры борьбы с ними. Сухуми.
- Галахов Н.Н. 1937. Вторичное цветение растений. Природа, № 1.
- Галахов Н.П. 1961. Необычное лето 1959 г. и вторичное цветение растений в Тувинской автономной области, Бот. ж., т.46, № 3.
- Гамаюнова А.П. 1944. К биологии кермеков. Изв. Каз.фил. АН СССР, сер. бот., № 1.
- Гафнер Ф. 1959. Культура декоративных растений в Шведской полярной области. Бот. ж., т.44, № 11.
- Генкель П.А., Ситникова О.А. 1953. Состояние покоя у растений и морозоустойчивость. Тр. Ин-та физиологии раст. им. Тимирязева, т.8, № 1.
- Гладкий Н.П., Тавлинова Г.К. 1951. Многолетние цветы в садах и парках. Л.
- Голицинский Д.А. 1948. Минеральное питание как фактор устойчивости растений против вымокания. Тр. Белорусск. с.-х. ин-та, т.13, № 2.
- Головкин Б.Н. 1961. Самосев интродуцированных растений в Полярно-альпийском ботаническом саду. Бюлл. ГБС, вып.41.
- Головкин Б.Н. 1964. Способы заглубления лукович у птицемлечника Шмальгаузена. Бюлл. ГБС, вып.55.
- Головкин Б.Н. 1965. О продолжительности жизни луковичных растений. Бот.ж., т.50, № 11.
- Головкин Б.Н. 1966. Опыт интродукции на Север различных жизненных форм травянистых растений. Бюлл. ГБС, вып.62.
- Головкин Б.Н. 1967. Интродукция луковичных растений в условиях Субарктики. В кн.: Переселение растений на Полярный Север, ч.2, М.-Л.
- Головкин Б.Н. 1969. О типах развития дициклических побегов травянистых растений, интродуцированных в Полярно-альпийском

- ботаническом саду. В кн.: Ботанические исследования за Полярным кругом, 1. Апатиты.
- Головкин Б.Н., Андреев Г.Н. 1963. Повторное цветение интродуцированных растений. Бот.ж., т.48, № 1.
- Головкина Г.В. 1967. О выпадении фазы розетки у *Centaurea montana* L. Бюлл. ГБС, вып.64.
- Голубев В.Н. 1956. К биоморфологии природных растений Подмосковья с запасными органами побегового происхождения. Уч. зап. МОПИ, тр. каф. бот., т.Х, № 1.
- Голубев В.Н. 1965. Эколого-биологические особенности травянистых растений и растительных сообществ лесостепи. М.
- Голубев В.Н. 1959. О некоторых особенностях морфогенеза жизненных форм травянистых растений лесостепной зоны в связи с их эволюцией. Бот. ж., т.44, № 12.
- Гольд Т.М. 1961. Вторичное цветение растений. Природа, № 12.
- Гончаров Н.Ф., Овчинников П.Н. 1936. Основные черты послетретичной истории растительности западного Памиро-Алая. II. Сов. бот., № 1.
- Горышина Т.К. 1968. Ранневесенние эфемероиды лесостепных дубрав (исследования по экологии, физиологии и фитоценологии). Автореф. докт. дисс. Л.
- Григорьев А.А., Будыко М.И. 1956. О периодическом законе географической зональности. Докл. АН СССР, т.110, № 1.
- Гроссгейм А.А. 1936. Анализ флоры Кавказа. Тр. Аз.фил. АН СССР, т.І.
- Гроссгейм А.А. 1939. О распространении по Кавказу субтропических однодольных прищельцев-сорняков. Баку.
- Гроссгейм А.А. 1939-1961. флора Кавказа, т.1-III, Баку, т.ІV-УІІІ, М.-Л.
- Гроссгейм А.А. 1949. Определитель растений Кавказа. М.
- Грубов В.И. 1955. Конспект флоры Монгольской Народной Республики. М.-Л.
- Гурский А.В., Каневская И.Б., Остапович Л.Ф. 1953. Основные итоги интродукции растений в Памирском ботаническом саду. Сталинабад.
- Гурский А.В., Остапович Л.Ф., Соколов Ю.Л. 1965. Влияние горных условий памирского типа на высшие растения. В кн.: Проблемы ботаники, т.7, М.-Л.
- Давитая Ф.Ф. 1938. Климатические зоны винограда в СССР. Л.-М.
- Давитая Ф.Ф. 1948. Направление и методы советской агрометеорологии. Агроботаника, № 3.
- Давыдова Р.А. 1965. Опыт интродукции некоторых декоративных суккулентов в открытый грунт Ашхабада. Автореф. канд.дисс. Ашхабад.
- Дадькин В.П. 1953. Как живет растение на Крайнем Севере. М.
- Даева О.В. 1958. Среднеазиатские виды лука и опыт их культуры в Москве. Бюлл. ГБС, вып.31.

- Декоративные растения для Крайнего Севера СССР. 1958. М.-Л.
- Декоративные растения и озеленение Крайнего Севера СССР. 1962. М.-Л.
- Демидова Л.С. 1952. О влиянии осеннего охлаждения на ритм развития некоторых травянистых растений. Бюлл. МОИП, отд. биол., т.57, № 3.
- Дмитриев А.В. 1948. Луговое хозяйство с основами луговедения. М.
- Дорогостайская Е.В. 1968. Антропофильная флора Крайнего Севера СССР. Бот.ж., т.53, № 11.
- Дорошенко А.В. 1925. Влияние горного климата на растения. Тр. по прикл. ботанике и селекции, т.ХУ, вып.5.
- Дубровицкая Н.И. 1957. Продолжительность жизни растений и их органов. Успехи современной биологии, т.ХIII, вып.1.
- Душечкин В.И. 1952. О биологических причинах, определяющих зимостойкость многолетних злаковых трав. ДАН СССР, т.85, № 1.
- Дьяконов П.Н. 1967. Календарь природы окрестностей пос.Ключи (нижнее течение р.Камчатки). В кн.: Ритмы природы Сибири и Дальнего Востока, т.1. Иркутск.
- Елагин И.Н. 1957. Фенологические наблюдения 1952-1953 гг. в Теллермановском опытном лесничестве. Тр. Ин-та леса АН СССР, т. 33.
- Ефейкин А.К. 1955. О природе монокарпичности некоторых монокарпических растений. Бот.ж., т.40, № 2.
- Жукова П.Г. 1962. Эмбриологическое развитие ветреницы длинноволосяной *Anemone crinita* Juz. В кн.: Вопросы ботаники и почвоведения в Мурманской области. М.-Л.
- Заленский О.В. 1947. К вопросу об экспериментальном изучении вида у высших растений. Бот.ж., т.32, № 5.
- Заливский И.Л. 1952. Лилии. М.-Л.
- Звиргзд А.В. 1970. Фенологические параметры при прогнозировании интродукции древесных пород. В кн.: Проблема фенологического прогнозирования. Л.
- Зозулин Г.М. 1949. Характер зимнего покоя некоторых многолетних западносибирской флоры. Научно-метод. зап. Гл.упр. по заповедн., XII, М.
- Зозулин Г.М. 1959. Подземные части основных видов травянистых растений и ассоциаций плакоров Среднерусской лесостепи в связи с вопросами формирования растительного покрова. Тр. Центр.-черноземного гос. заповедн. им. Алехина, вып.5.
- Иванова Е.Н., Копосов Н.А. 1937. Почвы Хибинских тундр. II. Тр. СОПС, Сер. Кольская, вып.13.
- Ивановский А.И. 1958. Биологические особенности развития культурных растений на Крайнем Севере. В кн.: Достижения по растениеводству. М.

- Игнатенко И.В., Норин Б.Н. 1969. Динамика пятнистых тундр восточноевропейского севера. В кн.: Проблемы ботаники, т.11. М.-Л.
- Игнатьева И.П. 1958. Некоторые особенности развития люпина многолетнего. Изв. ТСХА, № 2.
- Игнатьева И.П. 1960. Некоторые особенности развития дельфиниума. Изв. ТСХА, № 4.
- Игнатьева И.П. 1961а. Морфогенез незабудки альпийской. Бот.ж., т.46, № 8.
- Игнатьева И.П. 1961б. Жизненный цикл *Pyrethrum roseum* М.В. Бюлл. ГЭС, вып. 44.
- Игнатьева И.П. 1964. Морфогенез водосбора обыкновенного. Бот.ж., т.49, № 3.
- Игнатьева И.П. 1965а. Образование побегов и вторичное цветение у стержнекорневых и кистекарпических травянистых поликарпиков. Бот.ж., т.50, № 1.
- Игнатьева И.П. 1965б. О жизненном цикле стержнекорневых и кистекарпических травянистых поликарпиков. Бот.ж., т.50, № 7.
- Игнатьева И.П. 1967. О геофилии у стержнекорневых и кистекарпических травянистых поликарпиков. Бот.ж., т.52, № 7.
- Илличевский С.О. 1925. Второе цветение, его механизм и причины в связи с условиями цветения вообще. Журн. Русск. бот. о-ва, т.10, № 1-2.
- Илличевский С.О. 1937. О вторичном цветении растений. Сов.бот., № 4.
- Ильин М.М. (ред.) 1950-1957. Растительное сырье СССР, т.1-III.
- Ищенко Л.Е. 1967. Введение в культуру некоторых декоративных растений флоры Туркмении. Изв. АН ТуркмССР, сар.биол.наук., № 4.
- Казакевич Л.И. 1922. Материалы к биологии растений юго-востока России. Изв. Саратовск. обл. с.-х. опытн. ст., вып.3-4.
- Казарян В.О. 1952. Стадийность развития и старение однолетних растений. Ереван.
- Казарян В.О. 1959. Физиологические основы онтогенеза растений. Ереван.
- Камышев Н.С. 1964. Фенология дубрав окрестностей г.Воронежа. Научн. зап. Воронежск. отд. ВБО. Воронеж.
- Капинос Г.Е. 1962. Биологические основы культуры луковичных и клубнелуковичных растений на Апшероне. Автореф. докт. дисс. Л.
- Капинос Г.Е. 1965. Биологические закономерности развития луковичных и клубнелуковичных растений на Апшероне. Баку.
- Караваев М.Н. 1958. Конспект флоры Якутии. М.-Л.
- Карандина С.Н. 1949. Распределение подземных частей растений в некоторых ассоциациях хибинской тундры. Бот.ж., т.39, № 9.
- Картус А.Р. 1962. Мелколуковичные растения, перспективные для Эстонии. Цветоводство, № 10.

- Качурин М.Х. 1935. Поездка на Алтай на живыми растениями весной 1934 года. Отчет в фондах Кольск. фил. АН СССР.
- Кернер фон Марилаун А. 1903. Жизнь растений. 1-II. СПб.
- Кириллова Е.Г. 1958. Корнеплодные культуры в условиях высокогорий Памира. Автореф. канд. дисс. Сталинабад.
- Клунный Г.М. 1935. О выпирании растений. Химизация соц. земледелия, № 2.
- Ковалевский Г.В. 1934. Использование высокогорных растительных ресурсов для развития земледелия в северных широтах. В кн.: Проблемы северного растениеводства.
- Кожевников А.В. 1960. Весна и осень в жизни растений. М.
- Козо-Полянский Б.М. 1945. Случай превращения биоморф культурных растений и их значение. Тр. Воронежского гос. ун-та, т. XIII, вып. 1.
- Колаковский А.А. 1938-1949. Флора Абхазии, т. 1-IV. Сухуми.
- Коломынцев Г.Г. 1936. О зимостойкости и скороспелости пшениц. ДАН СССР, т. 3 (12), № 7.
- Комаров В.Л. 1901. Флора Маньчжурии, т. 1, СПб.
- Комаров В.Л. 1927-1930. Флора полуострова Камчатки, т. 1-III. Л.
- Комаров В.Л. и Клобукова-Алисова Е.Н. 1931-1932. Определитель растений Дальневосточного края, 1-II, М.-Л.
- Константинов П.Н. 1952. Основы сельскохозяйственного опытного дела. М.
- Коровин А.И. 1958. О периодичности суточного роста растений на Севере. Изв. Карельск. и Кольск. филиалов АН СССР, У. Петрозаводск.
- Коровин Е.П., Туйчиев М. 1948. О весеннем возобновлении и вторичном цветении грецкого ореха в Средней Азии. Бот. ж., т. 33, № 3.
- Корчагина Н.И. 1963. Опыт выращивания эфемеров Средней Азии в Хибинах. Бот. ж., т. 48, № 4.
- Красавцев О.А. 1960. Закаливание древесных растений к морозу. Физиология устойчивости растений. Тр. конф. 3-7 III 1959, М.
- Крокер В. 1950. Рост растений. М.
- Крокер В., Бартон Л. 1955. Физиология семян. М.
- Крючков В.В. 1957. О факторах, определяющих верхний предел березы и ели в Хибинских горах. Вестник МГУ, № 3.
- Крючков В.В. 1960. О микроклимате растений. Бот. ж., т. 45, № 3.
- Крючков В.В. 1967. Климатические условия 1930-1957 гг. в Полярно-альпийском ботаническом саду. В кн.: Переселение растений на Полярный Север, ч. 2, Л.
- Крылов П.Н. 1927-1949. Флора Западной Сибири, 1-XI. Томск.
- Кудряшев С. 1930. К вопросу фено-экологии некоторых видов флоры Средней Азии. Тр. САГУ, сер. VIII, вып. 11.
- Кудряшев С. 1934. Материалы по фенологии растений флоры Средней Азии в условиях культуры. Тр. Бот. сада Ср.-Аз. гос. ун-та, вып. 9.

- Кузнецова Е.С. 1928-1929. Географическая изменчивость вегетационного периода культурных растений. Тр. по прикл. бот., генет. и селекции, т. XXI, вып. 1.
- Кузнецова Е.С. 1952. Некоторые закономерности географической изменчивости вегетационного периода культурных растений. Тр. по прикл. бот., генет. и селекции, т. XXI, вып. 3.
- Культиасов М.В. 1953. Эколого-исторический метод в интродукции растений. Бюлл. ГБС АН СССР, № 15.
- Куперман Ф.М. 1963. Морфофизиологическая изменчивость растений в онтогенезе. М.
- Куперман Ф.М., Ржанова Е.И. 1963. Биология развития растений. М.
- Купцов А.И. 1952. Превращение диких многолетних растений в культурные малолетники. ДАН СССР, т. 86, № 5.
- Лагун Л.П. 1960. *Thymus serpyllum* L. для создания красиво-цветущих газонов. Сб. научн. работ Центр. бот. сада АН БССР, вып. 1. Минск.
- Лапшина Е.И. 1928. О перезимовывании высших растений по наблюдениям в окрестностях Петергофа. Тр. Петергофск. ест.-научн. ин-та, № 5.
- Ларин И.В. (ред.). 1950-1956. Кормовые растения сенокосов и пастбищ СССР, 1-III. М.-Л.
- Левитин А.Н. 1953. Дикорастущие луковичные растения Средней Азии и их использование в культуре. Бюлл. ГБС, вып. 17.
- Леонов И.М. 1946. Определение морозостойкости плодовых растений по срокам прохождения фаз вегетации. Тр. Новосибирск. с.-х. ин-та, вып. У1.
- Леопольд А. 1968. Рост и развитие растений. М.
- Литвинов Д.И. 1926. О южных заносных растениях на северных станциях Мурманской железной дороги. Изв. АН СССР, сер. 7, № 1-2.
- Лозина-Лозинская А.С. 1936. Систематический обзор дикорастущих видов рода *Rheum* L. Тр. БИН АН СССР, сер. 1, флора и сист. высш. раст., 3. М.-Л.
- Лозина-Лозинская А.С. 1955. Первоцветы в декоративном садоводстве. III. Зимостойкость видов *Primula* L. Тр. БИН АН СССР, сер. У1, вып. 4.
- Лучник З.И. 1951. Декоративные растения горного Алтая. М.
- Любарский Е.Л. 1963. Роль длиннокорневищных видов в сложении травостоя в связи с влажностью почвы. Бот. ж., т. 48, № 3.
- Любименко В.Н. 1924. Биология растений, 1. Л.
- Максимов Н.А. 1929. Физиологические факторы, определяющие длину вегетационного периода растений. Тр. по прикл. бот., генет. и селекции, т. 30.
- Малеев В.П. 1933. Теоретические основы акклиматизации. Л.
- Малеев В.П. 1941. Третичные реликты во флоре Западного Кавказа и основные этапы четвертичной истории его флоры и растительности. В кн.: Материалы по истории флоры и растительности СССР, 1. М.-Л.

- Малышев А.А. 1957. Процессы развития и роста культурных растений в высокогорных зонах северного склона западного Кавказа. ДАН СССР, т.112, № 1.
- Малышев А.А. 1960. Культурные растения на верхнем пределе выращивания во влажных высокогорьях Кавказа и Алтая. Тр.Тебердинск. гос. заповедн., вып.3.
- Малышев А.А. 1965. Особенности ритма развития и ростовых процессов растений в разных горных поясах северо-западного Кавказа. В кн.: Проблемы ботаники, т.7, М.-Л.
- Малышев Л.И. 1967. Ритмы цветения растений в высокогорьях Восточного Саяна. В кн.: Ритмы природы Сибири и Дальнего Востока, т.1. Иркутск.
- Маньков Ф.И., Гусев П.П., Калинин П.К., Витковский В.Л. 1957. Пути и методы продвижения сельскохозяйственных культур на Крайний Север. Мурманск.
- Маркова Л.Е. 1966. Сравнительно-экологические исследования однолетних растений-эфемеров в природе и культуре. Автореф. канд. дисс. Ташкент.
- Мауриня Х.А., Лиена И.Я. 1970. Определение физиологического нуля и его значение для прогнозирования урожая. В кн.: Проблема фенологического прогнозирования. Л.
- Медведев П.М. 1961. О вынужденном покое у растений Хибин. Бот.ж., т.46, № 1.
- Медведев П.М. 1964. Роль тепла и влаги для жизни растений в трудных климатических условиях (на примере Хибинских гор). М.-Л.
- Меркурьева Е.К. 1963. Основы биометрии. М.
- Миддендорф А.Ф. 1860-1867. Путешествие на север и восток Сибири. СПб.
- Мизунов Г.П. 1958. Вторичное цветение многолетних луков. Бот.ж., т.43, № 4.
- Мирзоева Н.В., Ахвердов А.А. 1967. Материалы по биологии дикорастущих видов флоры Армении. Сообщение II. Тр. БИН АН АрмССР, т.XV1.
- Мировой агро-климатический справочник. 1937. М.
- Моисейчик В.А. 1970. Значение для перезимовки озимых зерновых культур степени развития растений в осенний период. В кн.: Проблема фенологического прогнозирования. Л.
- Молозов А.И. 1929. О влиянии температуры и света на сроки зацветания растений. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., т.22, вып.1.
- Мурысева Н.М. 1959. Коллекции растений закрытого грунта. В кн.: Ботанический сад Башкирского филиала АН СССР. Уфа.
- Невесенко З.И. 1968. Итоги интродукции деревянистых лиан в Днепропетровском ботаническом саду. В кн.: Интродукция и акклиматизация в ДГУ. Днепропетровск.
- Непорожный Г.Д. 1950. Гладиолус. М.

- Никитин В.В. 1967. Сорная растительность Туркмении. Ашхабад.
- Николаева Л.П. 1958. О некоторых дикорастущих почвопокровных растениях Молдавской флоры. Изв. Молд. фил. АН СССР, № 1.
- Овчинников П.Н. 1940. К истории растительности юга Средней Азии. Сов. бот., № 3.
- Оголев Г.С. (ред.). 1951. Энциклопедический словарь лекарственных, эфиромасличных и ядовитых растений. М.
- Остроумов С.А. 1957. Влияние температуры воздуха, суммы осадков и числа пасмурных дней на продолжительность фаз у основных растений полевой культуры. Уч. зап. Иркутск. финансово-эконом. ин-та, вып. 4.
- Павлов Н.В. 1965. Ботаническая география зарубежных стран. I-II, М.
- Пальчикова Е.Д. 1939. Изменчивость ячменей в Хибинах. Яровизация, № 4 (25).
- Пачоский И. Основы фитосоциологии. Херсон.
- Перлова Р.А. 1953. Видо- и формообразование дикого и культурного картофеля на западном Памире. Изв. АН СССР, сер. биол., № 4.
- Перфильев И.А. 1934-1936. Флора Северного края, I-III. Архангельск.
- Плохинский Н.А. 1961. Биометрия. Новосибирск.
- Победимова Е.Г. 1932. Произвольное изменение длительности циклов развития при электрическом свете. Изв. Бот. сада АН СССР, т.XXX, вып.1-2.
- Поггенполь В.А. 1896. Результаты фитофенологических наблюдений над фазами развития дикорастущих и культурных растений в Царицынском саду и на полях Земледельческого училища в городе Умани Киевской губернии. Одесса.
- Полетико О.М. 1959. Декоративные красивоцветущие растения дикой флоры СССР, пути их изучения и использования. Тр. БИН АН СССР, сер.6, вып.7.
- Полетико О.М., Мишенкова А.П. 1967. Декоративные травянистые растения открытого грунта. Справочник по номенклатуре родов и видов. Л.
- Полковниченко А.Я. 1963. Влияние дополнительного увлажнения почвы на продолжительность вегетации некоторых видов эфемероидов. Тр.Туркм. с.-х. ин-та вып.12.
- Полунина Н.Н. 1957. К биологии цветения и эмбриологии *Calistemon*. ДАН СССР, 116, 2.
- Поляков А.П. 1968. Озеленение Норильска и Дудинки. В кн.: Вопросы сельского и промышленного хозяйства Крайнего Севера. Тр. НИИ с. х. Крайнего Севера, т.15, Красноярск.
- Поляков А.П., Вершинина П.Д. 1960. Памятка по уличному цветоводству в городе Норильске. Норильск.

- Поляков А.П., Вершинина П.Д. 1968. Из опыта озеленения города Норильска. Тр. НИИ с.х. Крайнего Севера, т.Х1, Норильск.
- Поплавская Г.И. 1948. Экология растений. М.
- Попов М.Г. 1927. Основные черты истории развития флоры Средней Азии. Бюлл. Ср.-Аз. гос. унив., № 15.
- Попов М.Г. 1949. Очерк растительности и флоры Карпат. М.
- Попов М.Г. 1957. Флора Средней Сибири. 1-II, М.-Л.
- Пояркова А.И. 1924. О соотношении между глубиной зимнего покоя, превращением запасных веществ и холодостойкостью у древесных растений. Тр. Ленингр. общ. естествоиспыт., т.54, вып.3.
- Прозина М.Н. 1949. Зимний рост у птицемлечника *Ornithogalum umbellatum* L. ДАН СССР, т.Х1У, вып.6.
- Прокофьев А.А., Кудряшева О.И., Глазунова Е.М. 1954. Биологическое значение сократительной деятельности корней. Физиология раст., т.1, № 2.
- Работнов Т.А. 1946. Опыт определения возраста у травянистых растений. Бот.ж., т.31, № 5.
- Работнов Т.А. 1947. Определение возраста и длительности жизни у многолетних травянистых растений. Усп. соврем. биологии, т.ХХ1У (4).
- Райкова И.А. 1965. Морфологические особенности растений Памира при их культуре в Ташкенте. В кн.: Проблемы современной ботаники, т.2, М.-Л.
- Растения природной флоры СССР. Краткие итоги интродукции. 1961.
- Регель Р.Э. 1909. О метеорологических данных, необходимых для целей сельского хозяйства. Тр. Бюро по прикл. ботанике, т.2, № 1. Юрьев.
- Регель Э. 1882. Содержание и воспитание растений в комнатах. СПб.
- Реймерс Н.Ф. 1960. Фенологические наблюдения, произведенные в Аларском аймаке Усть-Ордынского национального округа (Головинская метеостанция) П.В.Поповым в 1933-1939 гг. В кн.: Вопросы региональной фенологии и биогеографии. Вып.1.Иркутск.
- Родионенко Г.И. 1953. Своеобразный тип углубления луковиц у проростков ириса замещающего. ДАН СССР, т.92, № 6.
- Родионенко Г.И. 1955. Фритиллярия Эдуарда в природе и в культуре. Тр. БИН АН СССР, сер. У1, вып.4.
- Родионенко Г.И. 1961. Род Ирис - *Iris* L. М.-Л.
- Ротов Р.А. 1969. Биолого-морфологические особенности многолетних пустынных растений (в природе и опыте интродукции). М.
- Русанов Ф.Н. 1950. Новые методы интродукции растений. Бюлл. ГЕС, вып.7.
- Русанов Ф.Н. 1954. Основные понятия об интродукции растений и ее некоторых методах. Тр. Бот. сада УзССР, вып.4.

- Рябова Т.И. 1959. Введение в культуру дикорастущих декоративных растений флоры Таджикистана. Тр. БИН АН СССР, сер.6, вып.7.
- Ряднова И.М. 1960. Влияние температурных условий на развитие цветочных почек и плодов. Физиол. растений, т.7, вып.1.
- Самыгин Г.А. 1946. Фотопериодизм растений. Тр. ИФР, т.3, вып.2, М.-Л.
- Сапожникова С.А. 1938. Агроклиматическое районирование Кольского полуострова. Тр. по с.-х. метеорол., т.25.
- Сезонная жизнь природы Русской равнины. 1969. Л.
- Селянинов Г.П. 1928. О сельскохозяйственной оценке климата. Тр. по с.-х. метеорол., т.20.
- Селянинов Г.Т. 1937. Методика сельскохозяйственной характеристики климата. Мировой агроклиматический справочник. М.-Л.
- Сергиевская Л.П. 1927. Фито-фенологические наблюдения, произведенные в г.Томске и его окрестностях в 1919-1921, 1923-1925 гг. Томск.
- Сердюков Б.В. 1950. К вопросу акклиматизации и введения в культуру цветочных растений дикой флоры Грузии. Вестн. Тбилисс. бот. сада., № 59.
- Серебряков И.Г. 1948. Структура и ритм в жизни цветковых растений. Бюлл. МОИП, отд. биол., т.53, № 2.
- Серебряков И.Г. 1949. Структура и ритм в жизни цветковых растений. Бюлл. МОИП, отд. биол., т.54, № 1.
- Серебряков И.Г. 1950. Некоторые данные о симподиальном ветвлении наших деревьев и кустарников. Бюлл. МОИП, отд. биол., т.55, № 4.
- Серебряков И.Г. 1952. Морфология вегетативных органов высших растений. М.
- Серебряков И.Г. 1959. Период покоя у некоторых травянистых и древесных растений Подмосковья. Уч. зап. Моск. гор. пед. ин-та им. В.П.Потемкина, т.100, вып.5.
- Серебряков И.Г. 1962. Ритм сезонного развития растений Приполярного Урала. Бюлл. МОИП, отд. биол., т. 47, № 3.
- Серебряков И.Г. 1964. Сравнительный анализ некоторых признаков ритма сезонного развития растений различных ботанико-географических зон СССР. Бюлл. Моск. общ. испыт. природы, отд. биол., т.69, № 5.
- Серебряков И.Г., Серебрякова Т.И. 1965. О двух типах формирования корневищ у травянистых многолетников. Бюлл. МОИП, отд. биол., т.70, № 2.
- Сиккура И.И. 1965. Эколого-биологические особенности геофитов горной флоры Средней Азии в связи с их интродукцией на Украине. В кн.: 3-е Совещание по вопросам изучения и освоения флоры и растительности высокогорий. М.-Л.
- Синская Е.Н. 1963. Проблема популяций у высших растений. Вып.2. Л.

- Скрипка М.А. 1959. Декоративные дикорастущие травянистые растения Приморского края и перспективы введения их в культуру. Тр. БИН АН СССР, сер.6, вып.7.
- Снедекор Дж.У. 1961. Статистические методы в применении к исследованиям в сельском хозяйстве и биологии. М.
- Соболевская К.А. 1963. Флорогенетический метод в интродукции растений. Изв. Сиб. отд. АН СССР, № 8, сер. биолого-медиц. наук, вып.2.
- Соколов С.Я. 1957. Современное состояние теории акклиматизации и интродукции растений. Тр. БИН АН СССР, сер. 6, вып.5.
- Сорокина В.А. 1960. Опыт создания степных ценозов на Ленинских горах. Бот. ж., т.45, № 4.
- Станков С.С. и Талиев В.И. 1949. Определитель высших растений европейской части СССР. М.
- Стещенко А.П. 1965. Основные морфолого-биологические особенности растений высокогорий Памира. В кн.: Проблемы ботаники, т.7, М.-Л.
- Стоянов Н. и Б.Стефанов. 1948. (болгар.). Флора на България. 3-е изд., София.
- Сушков К.П. 1959. Опыт введения в культуру в Алма-Ате декоративных цветочных растений из дикой флоры Казахстана. Тр. БИН АН СССР, сер.6, вып.7.
- Тамберг Т.Г. 1958. Однолетние и двулетние декоративные растения в условиях Кольского полуострова. В кн.: Декоративные растения для Крайнего Севера СССР. М.-Л.
- Тамберг Т.Г. 1959. Некоторые данные по морфогенезу цветочного побега в почках возобновления травянистых многолетников. В кн.: Совещание по морфогенезу растений, т.2, М.
- Тамберг Т.Г. 1961. Некоторые данные по морфогенезу травянистых многолетников. В кн.: Морфогенез растений, II. М.
- Тамберг Т.Г. 1965. Ритм развития двух видов купальницы *Trochilus asiaticus* L. и *T.chinensis* Bunge. Бот.ж., т.50, № 12.
- Танфильев Г.И. 1923. Очерк географии и истории главных культурных растений. Одесса.
- Тахтаджян А.Л. 1943. Соотношение онтогенеза и филогенеза у высших растений (этюды по эволюционной морфологии). Тр.Ереванск. ун-та, т.22.
- Тахтаджян А.Л. 1964. Основы эволюционной морфологии покрытосеменных. М.-Л.
- Тахтаджян А.Л. 1966. Система и филогения цветковых растений. М.-Л.
- Тихомиров Б.А. 1947. Растения-геофиты в Арктике как показатели минувших физико-географических условий. Природа, № 11.
- Тихомиров Б.А. 1956. У ботаников Дании. Вестн. АН СССР, № 4.
- Тихомиров Б.А. 1963. Очерки по биологии растений Арктики. М.-Л.

- Толмачев А.И. 1954. К истории возникновения и развития темнохвойной тайги. М.-Л.
- Толмачев А.И. 1962. Основы учения об ареалах. Л.
- Толмачев А.И. 1963. Арктическая флора СССР, IV. М.-Л.
- Топорков С. 1899. К биологии озимой пшеницы. Сельск. хозяйство и лесоводство, № 1-3.
- Трофимов Т.Г. 1949. Влияние засушливого лета 1938 и 1939 г. и суровой зимы 1939-40 г. на некоторые виды растений. Научно-методич. записки, вып. XII.
- Трофимов Т.Т. 1952. Вегетативное размножение хохлатки Галлера (плотной) *Corydalis halleri* Willd. Бюлл. МОИП, отд. биол., т.57, вып.3.
- Трулевич В.В. 1954. О стрелковании редиса в арктической зоне. Агробиология, № 3.
- Трулевич Н.В. 1962. Морфологические особенности полукустарничков в связи с их интродукцией. Бюлл. ГБС, вып.46.
- Туманов И.И. 1955. Вегетирующее и зимостойкое состояние растений. Физиол. раст., т.2, № 3.
- Туманов И.И. 1960. Современное состояние и очередные задачи физиологии зимостойкости растений. Физиология устойчивости растений. Тр. конф., 3-7 III 1959, М.
- Туманов И.И., Гареев Э.З. 1951. Влияние органов плодоншения на материнское растение. Тр. Ин-та физиол. раст., т.7, вып.2.
- Уланова Е.С. 1964. Применение математической статистики в агрометеорологии для нахождения уравнений связи. М.
- Устинова Е.И. 1949. Ритм развития конуса нарастания в луковицах пролески *Scilla sibirica*. ДАН СССР, т.IV, № 6.
- Уханов В.В. 1936. Парк Ботанического института Академии наук СССР. М.
- Филимонова З.Н. 1959. Морфология луковицы некоторых видов рода *Allium*. Уэб. биол. ж., № 4.
- Филиппова Л.Н., Скиткина А.А. 1969. Вторичное цветение местных растений на Севере. В кн.: Ботанические исследования за Полярным кругом, 1 Апатиты.
- Флора Азербайджана 1950-1961, I-УШ. Баку.
- Флора Казахстана. 1957-1961. I-IV. Алма-Ата.
- Флора Киргизской ССР. 1950-1965. I-XI. Фрунзе.
- Флора Мурманской Области. 1953-1965. I-V. М.-Л.
- Флора Сибири и Дальнего Востока. 1913-1930. Вып. I-V, СПб., Л.
- Флора СССР. 1934-1964. I-XXX. М.-Л.
- Флора Туркмении. 1932 - 1960. I-VII. М.-Л., Ашхабад.
- Фридолин В.Ю. 1936. Дифференциальная фенология и исключительный 1934 год в Хибинской горной стране. Изв. ВГО, т.68, вып.1.

- Харкевич С.С. 1961. Досвід вирощування в Києві весняних цибулястих рослин кавказької флори. В кн.: Обмін досвідом по зеленому будівництву. Київ.
- Харкевич С.С. 1966. Полезные растения природной флоры Кавказа и их интродукция на Украине. Киев.
- Хохряков А.П. 1969. О взаимосвязи биохимической и биоморфологической эволюции растений. Бюлл. МОИП, отд. биол., т.74, вып.4.
- Хромов С.П., Л.И.Мамонтова. 1965. Метеорологический словарь. Л.
- Цинзерлинг Ю.Д. 1925. Северные границы земледелия. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., т.XV, № 3.
- Цицина С.И. 1955. Казахстанские виды лука и перспективы введения их в культуру. Бюлл. ГБС, вып.21.
- Цицина С.И. 1956. Изучение диких луков Казахстана в культуре. Автореф. канд. дисс. М.
- Чарочкин М.М. 1959. Перспективные многолетние цветы для озеленительных работ в Коми АССР. Изв. Коми фил. Всесоюз. геогр. о-ва, вып.5.
- Чарочкин М.М. 1960. Цветущие многолетники в Коми АССР. Бюлл. ГБС, вып.37.
- Чечотт А.Г. 1925. Леса западных склонов Хибинских гор и окрестностей Мурманска. Изв. Геогр. ин-та, 5.
- Чубарян Т.Г. 1957. Тр. БИН АН СССР, сер.6, вып.5.
- Чугунова З.Е. 1960. Озеленение населенных мест в районах вечной мерзлоты. М.
- Чугунова З.Е., Шелудякова В.А. 1956. Озеленение г.Якутска и его окрестностей. В кн.: Интродукция растений в Центральной Якутии. М.-Л.
- Шавров Л.А. 1958. Некоторые общие морфолого-анатомические черты изменчивости растений при переселении в Полярно-альпийский ботанический сад. ДАН СССР, т.122, № 2.
- Шавров Л.А. 1961. О причине низкой зимостойкости некоторых древесных растений в условиях Полярно-альпийского ботанического сада. ДАН СССР, т.140, № 2.
- Шавров Л.А. 1962а. Индивидуальная изменчивость растений под влиянием интродукции. В кн.: Вопросы ботаники и почвоведения в Мурманской области. М.-Л.
- Шавров Л.А. 1962б. Тератологические изменения у переселенных в Хибинские горы растений. В кн.: Вопросы ботаники и почвоведения в Мурманской области. М.-Л.
- Шавров Л.А. 1967. Морфологическая изменчивость растений, переселенных в Полярно-альпийский ботанический сад. В кн.: Переселение растений на Полярный Север, ч.2. Л.
- Шамурин В.Ф. 1960. Сезонный ритм и экология цветения растений в районе бухты Тикси. Тр. фенологич. совещания. Л.
- Шашко Д.И. 1967. Агроклиматическое районирование СССР. М.
- Шинголев А.В. 1957. Исследование темпов развития растений. Геогр. сб., т.9.
- Шлыков Г.Н. 1963. Интродукция и акклиматизация растений. Введение в культуру и освоение в новых районах. М.
- Шлякова Е.В. 1958. Видовой состав полевых сорняков Мурманской области. Изв. Кольского и Карельск. филиалов АН СССР, IV.
- Шнелле Ф. 1961. Фенология растений. Л.
- Штейнберг Е.И. 1936. О тератологических изменениях цветка *Phyllodoce coerulea* Vab. Бот.ж., т.21, № 4.
- Шулькина Т.В. 1965. Жизненные формы и ритм развития некоторых многолетних травянистых растений (в связи с их интродукцией в Ленинград). Бот. ж., т.50, № 5.
- Шулькина Т.В. 1971. Прогнозирование успешности интродукции по данным фенологии. Бюлл. ГБС, вып.79.
- Шульц Г.Э. 1949. Роль длинного дня в снижении зимостойкости красного клевера. ДАН СССР, т.66, № 4.
- Щеглова О.А., Бельденкова А.Ф. 1951. Влияние светового и температурного фактора на распределение и изменчивость растений в свете стадийного развития. III. Границы поширотного распространения растений в связи с прохождением световой стадии развития. Тр. БИН АН СССР, сер. IV, вып.8.
- Эйхфельд И.Г. 1932. Сельскохозяйственные опытные работы на Кольском полуострове. Отчет за 1923-1924, 1924-1925, 1925-1926, 1926-1927, 1929 гг. Проблемы сов. растениеводства, вып.2-3.
- Эйхфельд И.Г. 1933. Борьба за Крайний Север. Краткие итоги работы Полярного отделения Всесоюзного института растениеводства. Л.
- Яковлев Б.А. 1959. Избыток и дефицит осадков на Кольском полуострове в естественных синоптических периодах теплого полугодия. Сб. работ по синоптике. М.
- Яковлев Б.А. 1961. Климат Мурманской области. Мурманск.
- Янишевский Д.Е. 1934. Из жизни тюльпанов на нижней Волге. Сов. бот., № 3.
- Ярошенко П.Д. 1945. Трагакантовый тип сокращения корней растений. Бот.ж., т.30, № 3.
- Abrams L. 1940-1960. Illustrated flora of the Pacific states Washington, Oregon and California. 1-IV. London-Stanford.
- Adamson R.S. and Salter T.M. 1950. Flora of the Cape Peninsula. Cape-Town-Johannesburg, Juta.
- Adojaan A. 1959. Varakevadisi sibullili. Tallinn.
- Albright W.D. 1933. Gardens of the Mackenzie. Geographical review, v.23, N 1.

- Anderson J.P. 1961. Flora of Alaska and adjacent parts of Canada. Iowa State University Press, Ames.
- Bailey L.H. and Bailey E.Z. 1949. Hortus second. A concise dictionary of gardening, general horticulture and cultivated plants. New York.
- Battandier J.A. and Trabut. 1902. Flore analytique et synoptique de l'Algérie et de la Tunisie. Alger.
- Beetle D.E. 1944. A monograph of North American species of *Fritillaria*. Madroño, v.7, N 5.
- Bieble R. 1968. Über Wärmehaushalt und Temperaturresistenz arktischer Pflanzen in Westgrönland. Flora, Bd.157, N3.
- Billings W.D. and Mooney H.A. 1968. The ecology of arctic and alpine plants. Biol. Rev. of the Cambridge Phil. Soc., v.43, N 4.
- Bitter G. 1911. Die Gattung *Acaena*. Bibliotheca Botanica, v.74.
- Bjerge P. 1959. Forsøgplantheng i Grønland. Grønland, N 3.
- Black J.M. 1924-1929. Flora of South Australia. I-IV. Adelaide.
- Blatter E. 1928-1929. Beautiful flowers of Kashmir. I-II. London.
- Bliss L.C. 1962. Adaptations of arctic and alpine plants to environmental conditions. Arctic, v.15, N 2.
- Blodgett F.H. 1900. Vegetative reproduction and multiplication in *Erythronium*. Bull. Torr. Bot. Club, v.XXVII.
- Boissier E. 1867-1884. Flora Orientalis sive enumeratio plantarum in Oriente a Graecia et Aegypto ad ad India fines. I-V. Geneva.
- Bonnier G. 1890. Cultures expérimentales dans les Alpes et les Pyrénées. Rev. Gen. Bot., N 2.
- Bonnier G. 1895. Recherches expérimentales sur l'adaptation des plantes au climat alpin. Ann. Sci. Nat., v.20.
- Bonnier G. 1920. Nouvelles observations sur les cultures expérimentales à diverses altitudes. Rev. Gen. Bot., v.32.
- Bouget J. 1924. De l'influence sur les végétaux du séjour prolongé à haute altitude. Compt. rend., t.178, N 21.
- Braun-Blanquet J. 1913. Die Vegetationsverhältnisse der Schneestufe in den Rhatisch-Lepontinischen Alpen. Denkschr. Schweiz. Naturfors. Ges. Bd. 48.

- Britton N. and A. Brown. 1936. An illustrated flora of the Northern United States, Canada and the British possessions... I - III. 2 ed. New York.
- Cabrera A.L. 1953. Manual de la Flora de los alrededores de Buenos Aires. Buenos Aires.
- Cadevall y Diars. 1915-1935. Flora de Catalunya. I-V. Barcelona.
- Chastain A. 1958. La flora et la végétation des îles de Kerguelen. Paris.
- Cheeseman T.F. 1925. Manual of the New Zealand flora. Wellington.
- Church M. 1919. Root contraction. The Plant World., v.22, N 11.
- Clapham A.R., Tutin T.G., Warburg E.F. 1957. Flora of the British Isles. Cambridge.
- Clausen J., Keck D.D., Hiesey W.M. 1940. Experimental studies on the nature of species. I. Effect of varied environments on western North American plants. Carnegie Inst. of Washington, Publ. 520. Washington.
- Clements F.E. 1907. The causes of dwarfing in alpine plants. Science, v.25, N 634.
- Clements F.E., Martin E.V., F.L. Long. 1950. Adaptation and origin in the plant world. The role of environment in evolution. Waltham.
- Clements F.E., J.E. Weaver. 1924. Experimental vegetation. Carnegie Inst. Wash., Publ., N 355.
- Correvon H. 1930. Rock garden and alpine plants. London.
- Coutinho A.X.P. 1913. A flora de Portugal (plantas vasculares). Lisboa.
- Coventry B.O. 1923-1930. Wild flowers of Kashmir. I-III. London.
- Crook H.C. 1951. Campanulas. London - New York.
- Daniel L. 1891. Sur les racines napiformes transitoires des Monocotylédones. Rev. Gen. Bot.
- Davidsson I., Oskarsson I. 1950. Gardagróður. Reykjavík.
- De Candolle A.P. 1824-1873. Prodrômus systematicus naturalis regni végétabilis. I-XVII. Paris.
- De Candolle A. 1855. Géographie botanique raisonnée, t.1. Paris-Genève.
- Delectus sporarum, seminum, fructuum quem Hortus Botanicus Bergianus pro mutua commutatione offert. 1969. Stockholm.
- De Vries H. 1880. Ueber die Kontraktion der Wurzeln. Landw. Jahrb., IX, 1.

- Diels L. 1912-1913. *Plantae Chinensis Forrestianae*. Not. Bot. Gard. Edinb., VII.
- Diels L. 1918. Das Verhältnis von Rhythmik und Verbreitung bei den Perennen des europäischen Sommer-Wäldes. Ber. Deutsch. Bot. Ges., Bd. XXXVI, 6.
- Du Rietz G.E. 1931. Life-form of terrestrial flowering plants. Uppsala.
- Engler A., E. Irmscher. 1916. Saxifragaceae. Das Pflanzenreich, IV, 117/1.
- Ewart A.J. 1930. Flora of Victoria. Melbourne.
- Fellman I. 1831. Index plantarum phanerogamarum in territorio Kolaense lectarum. Bull. Soc. Imp. Natur. Moscou, III.
- Fiori A., G. Paoletti. 1896-1908. Flora analitica d'Italia. I-IV. Padova.
- Galil J. 1958. Physiological studies on the development of contractile roots in geophytes. Bull. Res. Council Israel, D 6, 4.
- Good R. 1947. The geography of the flowering plants. London.
- Györfy I. 1932. Dreimaliges Blühen der Robinien in Szeged. Acta Phaenologica, N 1.
- Hagerup O. 1930. Etudes des types biologiques de Raunkiaer dans la flore autour Timbuctou. Kgl. Dansk. Vidensk. Selsk. Bid. Medd., Bd. 9, N 4.
- Hall D. 1932. The genus Tulipa. London.
- Harris R.E. 1967. General outlines of horticulture in the Canadian subarctic and arctic region. Proc. of XVII Intern. Horticult. Congress, IV. East Lansing.
- Harshberger J.W. 1924. The gardens of the Faeroes, Iceland and Greenland. Geogr. rev., v. 14, N 7.
- Hayek H. 1927-1932. Prodrum florae peninsulae Balcanicae. I-III. Repert. specierum nov. regni veget. Bd. XXX₁, XXX₂, XXX₃. Dahlem.
- Hegi G. 1906-1931. Illustrierte Flora von Mitteleuropa. I-VII. München.
- Heimans E., Heinsins H.W., J.P. Thijssse. 1956. Geïllustreerde Flora van Nederland. Amsterdam-Djakarta.
- Hellwig Z. 1957. Byliny w parku i ogrodzie. Warszawa.
- Hooker J. 1875-1897. The flora of British India. I-VII. London.
- Hooker J.D. 1904. The flora of British India. Journ. of Bot., v. 42.
- Hulten E. 1941-1950. Flora of Alaska and Yukon. I-X. Lund.

- Hummel K. 1967. Die jahresperiodische Entwicklung der Blütenanlagen in der Flora von Mitteleuropa. Bot. Jahrb. System. Pflanzenges. und Pflanzengeogr. Bd. 87, N 4.
- Index sporarum - seminum - fructuum - bulborum - plantarum Instituto e Orto botanico Università di Roma. 1969. Roma.
- Irmisch Th. 1850. Zur Morphologie der Monocoty-lischen Knollen und Zwiebelgewächse. Berlin.
- Irmisch Th. 1851. Ueber die Dauer einiger Gewächse der deutschen Flora. Bot. Zeit., Jg. 9.
- Joungner V.B. 1961. Low temperature induced male sterility in malefertile Pennisetum clandestinum. Science, v. 133, N 3452.
- Kanngisser F. 1907. Über Lebensdauer der Sträucher. Flora, Bd. 97-98.
- Kearney Zh. H., R.H. Peebles. (1951). Arizona flora. Berkeley and Los Angeles.
- Kessler W. 1935. Über die inneren Ursachen der Kälteresistenz der Pflanzen. Planta, Bd. 24.
- Khalil M.C. 1956. The interrelation between growth and development of wheat as influenced by temperature, light and nitrogen. Medd. Landb., v. 56, N 7, Wageningen.
- Kihlman A. 1890. Pflanzenbiologische Studien aus Russisch Lappland. Acta Soc. Fauna et Flora Fennica, 6.
- Klages K. 1926. Metrical attributes and the physiology of hardy varieties of winter wheat. J. Amer. Soc. Agron., N 18.
- Knuth R. 1928. Initia Florae venezuelensis. Repert. spec. nov. regni veget., Bd. XLIII. Berlin.
- Köngsvik R. 1960. Prøvebruket Dalstad i Homstadalen. Ny jord, årg. 47, 7.
- Limpricht W. 1922. Botanische Reisen in den Hochgebirgen Chinas und Ost-Tibets. Repert. spec. nov. regni veget., Bd. XII. Dahlem.
- Lindman C.A.M. 1926. Svensk fanerogamflora. Stockholm.
- Lukasiewicz A. 1967. Rytmyka rozwojowa bylin (Ze szczególnym uwzględnieniem fenologii organów nadziemnych.). Poznań.
- Mac Dougal D.T. 1921. The reactions of plants to new habitats. Ecology, N 2.
- Macoun J. 1883-1902. Catalogue of Canadian plants. I-VII. Montreal.
- Marie-Victirin Frere. 1935. Flore Laurentienne. Montreal.

- Marquarand C.V. 1929. The botanical collection made by Captain F. Kingdon Ward in Eastern Himalaya and Tibet in 1924-1925. Journ. Linn. Soc., XLVIII, London.
- Massart J. 1903. Comment les plantes vivaces maintiennent leur niveau souterrain. Bull. Jard. bot. de l'Etat Bruxelles, v.I.
- Mayr H. 1925. Waldbau auf Naturgeschichtlicher Grundlage. 2 Aufl. Berlin.
- Middendorf A. 1864. Sibirische Reise. Bd. IV, Th. 1.
- Mohr N. 1786. Førsøg til en islansk Naturhistorie. Copenhagen.
- Molisch H. 1929. Die Lebensdauer der Pflanze. Jena.
- Moser W. 1967. Einblicke in das Leben von Nivalpflanzen. Jahrb. Vereins Schutze Alpenpflanz. und Tiere, Jg. 32. München.
- Mouterde P. 1953. La Flore du Djebel Druze. Paris.
- Neubauer H.F. 1953. Abnormal development of plant organs as conditioned by „lute frost“ and attempt of an experimental analysis this phenomenon. Madjalahilmualam nutuk Indonesia, v.109, N 4.
- Osterwalder R. 1919. Beiträge zur Kenntnis pharmaceutisch wichtiger Gentiana Wurzeln. Basel.
- Parrey's Blümgärtnererei. 1957. Beschreibung, Kultur und Verwendung der gesamten gärtnerischen Schmuckpflanzen. 2 Aufl. I-II. Berlin und Hamburg.
- Parvela A.A. 1930. Oulun läänin viljelyskasvit, niiden historia ja nykyinen levinneisyys. Ann. Soc. zool.-bot. fenn. Vanamo, t.13, Helsinki.
- Parvela A.A. 1931. Petsamon alueen viljelyskasviston historia ja levinneisyys. Acta agraria fennica, N 23.
- Pax E.R., Knuth. 1905. Primulaceae. In: Engler A. Das Pflanzenreich, IV; 237, H.22. Leipzig.
- Pedersen A. 1965. Adventivfloraen i Ivigtut og Grønneidal. Bot. tidskr., Bd. 61, N 1-2.
- Philpson W.R., D. Hearn. 1962. Rock garden plants of the Southern Alps. Christchurch.
- Pillsbury H.W. 1960. A key to... flower use in Alaska. Univ. of Alaska, Cooper. Ext. Serv., Bull. 400.
- Pillsbury H.W. 1962. Alaska's incredible gardens. Horticulture, v.40, N 9.
- Prairie D. 1906. A review of the genera Meconopsis and Cathartea. Ann. Bot., v.XX, London.
- Raunkiaer C. 1904. Om biologiska Typer, med Hensyn til Planternes Tilpasning til at overleve ugunstige Aarstider. Bot. Tidsskr., Bd. XXVI.
- Raunkiaer C. 1907. Planterigets Livsformer og deres Betydning for Geografien. København.
- Raunkiaer C. 1908. Livsformernes Statistik som Grundlag for Biologisk Plantegeografi. Bot. Tidsskr., Bd., XXIX.
- Raunkiaer C. 1934. The life-forms of plants and statistical geography. Oxford.
- Reemann J. 1965. Taimede Külmakergitusest ja selle vähendamise võimalusi. Tead. tööde kogumik. Eesti Maaviljel ja Maaparand. Tead. Uurimise Inst., N 6.
- Resende F. 1964. Senescence induced by flowering. Port. acta biol., Ser. A, v.8, N 3-4.
- Retvedt K. 1960. Forsøkene på Elvestad i Langesnes. Ny Jord, årg. 47, 1.
- Rikli M. 1943-1944. Das Pflanzenkleid der Mittelmeerländer. I-V. Bern.
- Rimbach A. 1897. Biologische Beobachtungen an Colchicum autumnale. Ber. deutsch. Bot. Ges., Bd.XV, N 298.
- Robertson A. 1906. The „droppers“ of Tulipa and Erythronium. Ann. Bot., v.XX.
- Rydborg R.A. 1954. Flora of the Rocky Mountains and adjacent plains. New York.
- Rytz W. 1934. Das Oreopythenproblem in den Apuanischen Alpen. Veröffentl. Geobot. Inst. Rübel in Zürich, N 12.
- Sauvage Ch. 1961. Flore des subéraies Marocaines. Rabat.
- Schaumann K. 1926. Ueber die Keimungsbedingungen von Alisma plantago und anderen Wasserpflanzen. Jahrb. Wiss. Bot., N 65.
- Schinz H., R.Keller. 1914-1923. Flora der Schweiz. I-II. Zürich.
- Schröter C., Kirchner O., Loew E. 1926. Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas. I, 28-29. Stuttgart.
- Schübel F.C. 1862. Die Kulturpflanzen Norwegens. Christiania.
- Schübel F.C. 1873-1875. Die Pflanzenwelt Norwegens. Christiania.
- Schübel F.C. 1879. Vaxtlivet Norge med særligt Hensyn till Plante geografien. Christiania.
- Small J.K. 1933. Manual of the Southeastern Flora. New York.

- Soo R., S.Javorka. 1957. A magyar növényvilág
kezikönyve Akadémiai kiadó. I-II. Budapest.
- Sørensen Th. 1941. Temperature relation and phe-
nology of the northeast Greenland flowering plants.
Medd. om Grønland, Bd. 125, N 9. København.
- Spegazzini C. 1897. Planta Patagoniae Australis.
Revista de la facultad de Agronom. y Veterinar. La
Plata, XXX, XXXI.
- Strachey R., J.F.Duthie. 1906. Catalogue of the
plants of Kumaon and adjacent portion of Garhwal
and Tibet. London.
- Strasburger E., Noll F., Schenk H.,
Schimper A. 1939. Lehrbuch der Botanik
für Hochschule. Jena.
- Sundborg G. 1946. Opportunity in Alaska. New
York.
- Szafer W., Kulczynski S., Pawlowski
B. 1953. Rosliny polskie. Warszawa.
- Tamm O. 1930-1931. Studien über die Bodentypen
und ihre Beziehungen zu den hydrologischen Verhält-
nissen in nordischen Waldterrains. Medd. från Statens
Skagsförsöksansta. H. 26.
- Thoday D. 1931. Mechanism of root contraction
in *Brodiaea lactea*. Plant Physiology, N 6.
- Walter H. 1927. Einführung in die allgemeine Pflan-
zengeographie Deutschlands. Jena.
- Wang J.Y. 1966. Crop prediction without weather fo-
recasting. Proc. of the XVII Intern. Horticult. Congress,
v. IV. East Lansing.
- Wille N. 1905. Über die Schübelerschen Auschaun-
gen in Betreff der Veränderung der Pflanzen in nor-
dlichen Breiten. Biol. Centralbl., Bd. XXV, N 17.
- Willkomm M., J.Lange. 1861-1893. Prodrum
Florae Hispanicae. I-III. Stuttgart.
- Wilson E.H. 1925. China - mather of the gardens.
Boston.
- Wimmer F.E. 1953. Campanulaceae - Lobeliaceae.
In Engler A. Das Pflanzenreich, IV, 276b, H. 107.

B.N. Golovkin

TRANSPLANTATION OF HERBACEOUS PERENNIALS TO THE POLAR NORTH

Summary

The plant transplantation to the North is a complex problem which is solved by methods of plant geography, plant ecology, morphology, systematics and adjacent fields of science.

In present work the principal regularities of morphogenesis of introduced plants are discussed, in particular the growth and development of aerial and subterraneous shoots, the longevity of plants and their separate organs, the resistance to the different unfavourable conditions of environment. Using of methods of mathematical statistic we have discovered that some species of introducents have the critical periods of shoot development when the plants are the most sensible to the tension variation of the meteorological factors. These periods may be timed both to the year of blooming and the preceeding year.

In the course of the natural selection under the influence of the northern conditions the following groups are singled out among the populations of introduced plants.

1. Plants with di- or polycyclic type of shoot development, the lengthiness of a shoot formation period typical of such plants compensates to a certain degree the thermal deficit experienced by many introduced plants in the North.

2. Plants with the accelerated monocyclic type of shoot development; such acceleration often results from the abbreviation - the fall out of one of the development phases.

3. Plants with a reduced apical dominance; this phenomenon stipulated the increase of wintering buds quantity.

4. Plants which are able to survive and propagate for a long time without visible degradation.

The stability of the flowering onset by introducents in the North is smaller than in their homeland. This fact indicates the loosening of rhythmicity established during the phylogeny.

The wild-growing plants spreading up to the tundra zone as well as those met in the region from submontanes to the glaciers or only in alpine belt showed the highest degree of acclimatization in the North. The oreophytes of the northern mountain regions and the regions of middle latitudes have the highest introduction possibilities for successful transplantation to the North.

The typical mesophytes and facultative skiophytes are the ecological groups being the ideal introducents for the North as well as morphological groups of rosetted hemi-cryptophytes and rhizome geophytes. The dominants (edificators) of vegetations have also a very high index of introduction.

Transplantation of living plants to the North is more advantageous than of seedlings.

СОДЕРЖАНИЕ

	Стр.
Предисловие	3
Глава I	
Краткий очерк истории и современного состояния интродукционных экспериментов на Крайнем Севере	5
Глава II	
Морфогенез надземных побегов травянистых мно- голетников	15
Формирование зимующих почек	16
Апикальное доминирование	23
Динамика роста надземных побегов интродуцирован- ных растений	26
Цикличность развития надземных побегов	34
Побеги с неполным циклом развития	39
Изменение цикличности развития побегов	42
Развитие надземных побегов у некоторых предста- вителей рода <i>Dianthus</i> L., интродуцированных в Субарктику	44
Растения с плагитропными надземными побегами	52
Глава III	
Особенности фенологии интродуцированных растений	58
Степень стабильности сроков прохождения фенофаз	58
Зависимость сроков фенофаз от метеорологических условий вегетационного периода	68
Повторное цветение интродуцированных растений	84
Самосев интродуцированных травянистых растений	90
Периоды вынужденного и органического покоя растений	94
Период покоя семян	99
Глава IV	
Морфогенез подземных органов возобновления раз- личных жизненных форм интродуцированных растений	104
Морфогенез корневишных геофитов	104
Образование гипогеечных корневищ	105
Растения с эпигеогенными корневищами	109
Морфогенез клубневых геофитов	112
Морфогенез луковичных геофитов	114
Морфогенез корнеотпрысковых растений	119

	Стр.
Глава V	
Продолжительность жизни интродуцированных травянистых многолетников и их органов	121
Продолжительность жизни листьев	128
Продолжительность жизни отдельных цветков и соцветий	129
Продолжительность жизни подземных побегов	131
Корневища и подземные столоны	133
Корни	134
Старение интродуцированных растений	135
Глава VI	
Влияние особенностей полярного лета на биологию интродуцированных растений	137
Сравнение влияния природных условий Субарктики и высокогорий более южных широт на интродуцируемые растения	149
Глава VII	
Морфолого-анатомические изменения	154
Опыт анализа приживаемости интродуцированных растений	158
Вопросы методики	158
Значение жизненной формы растений при их интродукции в Субарктику	160
Эколого-географический анализ интродуцентов	170
Экологические особенности интродуцируемых растений и их значение для интродукции	178
Значение величины ареала при интродукции травянистых растений на Север	180
Оценка значимости отдельных факторов для успешности интродукции многолетних растений	186
Заключение	187
Приложение I	
Средние декадные суммы активных температур (1950-1968 гг.)	194
Приложение II	
Аннотированный список растений, испытанных в культуре в Полярно-альпийском ботаническом саду в 1957-1966 гг.	194
Литература	239
Summary	263

БОРИС НИКОЛАЕВИЧ ГОЛОВКИН

ПЕРЕСЕЛЕНИЕ ТРАВЯНИСТЫХ МНОГОЛЕТНИКОВ
НА ПОЛЯРНЫЙ СЕВЕР

Эколого-морфологический анализ

Утверждено к печати Полярно-альпийским ботаническим садом-институтом Ордена Ленина Кольского филиала им. С. М. Кирова Академии наук СССР

Редактор издательства Л. А. Смирнов
Художник Д. С. Данилов
Технический редактор Е. Н. Мурашкина

Сдано в производство и подписано к печати 29/III 1973 г. Формат бумаги 60×90¹/₁₆. Бумага № 1. Печ. л. 16³/₄ = 16,75 усл. печ. л. Уч.-изд. л. 19,56. Изд. № 5176. Тип. зак. № 235. М-05288. Тираж 750. Цена 2 р. 04 к.

Ленинградское отделение издательства «Наука»
199164, Ленинград, Менделеевская линия, д. 1

1-я тип. издательства «Наука»
199034, Ленинград, 9 линия, д. 12

ИЗДАТЕЛЬСТВО „НАУКА“

В магазинах конторы „Академкнига“
имеются в наличии книги:

Вопросы ботаники и почвоведения в Мурманской области. 1962. 212 стр.
Цена 50 к.

Декоративные растения и озеленение Крайнего Севера СССР. 1962. 204 стр.
Цена 1 р. 35 к.

Домбровская А. В. Конспект флоры лишайников Мурманской области и северо-восточной Финляндии. 1970. 119 стр. Цена 72 к.

Домбровская А. В. Лишайники Хибин. 1970. 184 стр. 11 вкл.
Цена 2 р. 48 к.

Кротова З. В. Декоративные однолетние растения в условиях вечной мерзлоты. 1970. 151 стр. Цена 93 к.

Переселение растений на Полярный Север. Ч. 1. Результаты интродукции
травянистых растений в 1932-1956 гг. 1964. 500 стр. Цена 3 р. 50 к.

Переселение растений на Полярный Север. Ч. 2. Результаты интродукционных работ в 1932-1956 гг. 1967. 278 стр. Цена 2 р. 33 к.

Растительность лесотундры и пути ее освоения. (Растительность Крайнего Севера СССР и ее освоение. Вып. 7). 1967. 321 стр. Цена 2 р. 02 к.

Приспособление растений Арктики к условиям среды. (Растительность Крайнего Севера СССР и ее освоение. Вып. 8). 1966. 272 стр. Цена 1 р. 79 к.

Флора Мурманской области. Вып. 1. 1953. 294 стр. Цена 1 р. 98 к.
Вып. 2. 1954. 289 стр. Цена 1 р. 83 к.
Вып. 4. 1959. 394 стр. Цена 60 к.
Вып. 5. (завершающий) 1966. 549 стр. Цена 3 р. 54 к.

Шенкова М. С. Дикорастущие многолетние кормовые травы Коми АССР в естественных условиях и в культуре. 1961. 179 стр. Цена 76 к.

Юрцев Б. А. Флора Сунтар-Хаята. Проблемы истории высокогорных ландшафтов северо-востока Сибири. (Растительность Крайнего Севера СССР и ее освоение. Вып. 9). 1968. 235 стр. 2 р. 04 к.

Заказы просим присылать по адресу:

117463, Москва, Мичуринский пр., 12. Магазин „Книга-почтой“,
Центральной конторы „Академкнига“

197110, Ленинград, Петрозаводская ул., 7. Магазин „Книга-почтой“
Северо-Западной конторы „Академкнига“

2p. 01K.

2-04