

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
НАУЧНЫЙ СОВЕТ ПО ПРОБЛЕМЕ «РАСТИТЕЛЬНЫЙ МИР;
ИЗУЧЕНИЕ, ОХРАНА И РАЦИОНАЛЬНОЕ ИСПОЛЬЗОВАНИЕ»
ИНСТИТУТ БОТАНИКИ им. Н. Г. ХОЛОДНОГО АН УССР
(ЛЬВОВСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ)

БРИОЛОГИЯ В СССР, ЕЕ ДОСТИЖЕНИЯ И ПЕРСПЕКТИВЫ

Конференция, посвященная 90-летию
со дня рождения А. С. Лазаренко
(10—12 сентября 1991 г.)



УДК 582.32

ОРГКОМИТЕТ КОНФЕРЕНЦИИ

Академик АН УССР К.М. Сытник (председатель); к.б.н. О.М. Афонина, О.Л. Баик (секретарь), к.б.н. И.С. Данилкив, д.б.н. О.Т. Демкив (зам. председателя), д.б.н. К.А. Мадлиновский, д.б.н. У.К. Мамяткулов, к.б.н. Р.Т. Рипецкий.

Научный редактор

д.б.н. О.Т. Демкив

СОДЕРЖАНИЕ

- **Андрій Созонтович Лазаренко** (с. 3-11)
- *Аболинь А.А.* **Мохообразные как строительный материал птичьих гнёзд Латвии** (с. 12-17)
- *Баик О.Л.* **Внутривидовые морфофизиологические различия между хромосомными расами мхов** (с. 18-22)
- *Бардунов Л.В., Маматкулов У.К.* **Географо-генетические элементы бриофлоры СССР** (с. 23-26)
- *Бобораджабов Б.* **Мохообразные Памира** (с. 27-30)
- *Бойко М.Ф.* **Некоторые аспекты анализа таксономической структуры бриофлоры степной зоны** (с. 31-34)
- *Боч М.С., Кузьмина Е.О.* **О сфагновых мхах полуострова Камчатка** (с. 35-38)
- *Васильев А.Н.* **Биологический анализ бриофлоры центральной части Южной Сибири** (с. 39-41)
- *Вирченко В.М.* **Бриофлора лесопарковой зоны г. Киева и её изменение за последние 100 лет** (с. 42-46)
- *Вьюнова Г.В.* **Материалы к бриофлоре Камчатки (зелёные мхи)** (с. 47-51)
- *Гамбарян С.К.* **Материалы к флоре печёночных мхов советского Дальнего Востока** (с. 52-55)
- *Грабовик С.И.* **Прирост сфагновых мхов в зависимости от эколого-ценотических условий на болотах Южной Карелии** (с. 56-59)
- *Данилкив И.С.* **Полиплоидия в таксономических группах мохообразных** (с. 60-65)
- *Демкив Л.О.* **Ответные реакции мхов на загрязнение внешней среды** (с. 66-69)
- *Демкив О.Т.* **Вклад А.С. Лазаренко в развитие экспериментальной бриологии** (с. 70-74)
- *Дружинина О.А.* **Состояние и перспективы охраны редких видов бриофлоры СССР** (с. 75-83)
- *Дьяченко А.П.* **История изучения и некоторые особенности флоры листостебельных мхов Приполярного Урала** (с. 84-86)
- *Железнова Г.В.* **Географический анализ видового состава листостебельных мхов Коми ССР** (с. 87-90)
- *Игнатов М.С.* **К бриогеографии Алтая** (с. 91-93)

- **Казановский С.Г. К бриофлоре Байкальского заповедника (с. 94-98)**
- **Кардаш А.Р. Рост и биоэлектрическая поляризация клеток протонемы мхов (с. 99-102)**
- **Кит Н.А., Рипецкий Р.Т. Наблюдение над развитием первичной и регенеративной протонемы мха *Pottia intermedia* (Turn.) Fürnr. (с. 103-106)**
- **Константинова Н.А., Белкина О.А., Лихачёв А.Ю. Редкие мохообразные и их охрана в Мурманской области (северо-запад СССР) (с. 107-111)**
- **Кордюм Е.Л., Недуха Е.М., Чабан Х.И. Мхи – модельные объекты космической биологии (с. 112-116)**
- **Кошкарёва Л.Г. Мохообразные в ельниках Северного и Центрального Тянь-Шаня (с. 117-120)**
- **Лобачевская О.В. Цитохимическое исследование гетерохроматина *Tortula muralis* Hedw. (с. 121-124)**
- **Малиновский К.А. Идеи А.С. Лазаренко в ботанической географии цветковых растений (с. 125-131)**
- **Мальшева Т.В. Некоторые вопросы лесной лишено-бриологии (с. 132-136)**
- **Маматкулов У.К. Ботанико-географическая концепция в трудах А.С. Лазаренко (с. 137-142)**
- **Мамчур З.И., Демкив О.Т. Анализ эпифитных моховых обрастаний парков города Львова (с. 143-146)**
- **Масловский О.М. Анализ структуры бриофлористических комплексов бриофлоры Белорусского Поозёрья (с. 147-150)**
- **Матасов В.И. Образование эмбриотеки и гаметофито-спорофитные отношения у листовенных мхов (с. 151-154)**
- **Мордвинов А.Н. К бриофлоре центральной части Приволжской возвышенности (с. 155-159)**
- **Партыка Л.Я. Кавказские связи бриофлоры Крыма (с. 160-163)**
- **Попова Н.Н., Вышегородских Е.В. Анализ бриофлоры правобережья верхней Оки (с. 164-168)**
- **Потёмкин А.Д. О состоянии изученности и задачах по изучению семейства *Aneuraceae* в СССР (с. 169-174)**
- **Рипецкий Р.Т. Экспериментальные исследования А.С. Лазаренко и вопросы генезиса чередования поколений у моховидных (с. 175-181)**
- **Рыковский Г.Ф. Полесье как хронологический рубеж для мохообразных (с. 182-185)**
- **Смоляницкий Л.Я. К методике экофизиологических исследований и трансплантации мохообразных (метод монолитов) (с. 186-188)**

- **Улычна К.О. О происхождении ножки гаметангия мхов (*Bryopsida*) (с. 189-191)**
- **Хоркавцив Я.Д. Методические подходы к изучению взаимодействий клеток в процессе их регенерации (с. 192-195)**
- **Черданцева В.Я. Вклад А.С. Лазаренко в изучении бриофлоры юга советского Дальнего Востока (с. 196-200)**
- **Юконене И.П. Состояние изученности бриофлоры Литвы (с. 201-204)**

«... Апостол правди і науки»

Т.Г. Шевченко

АНДРІЙ СОЗОНТОВИЧ ЛАЗАРЕНКО

У когорті знаменитих українських ботаніків одне з найпочесніших місць по праву належить доктору біологічних наук, професору, члену-кореспонденту Академії наук України Андрію Созонтовичу Лазаренку. Всім, хто знав Андрія Созонтовича, кому випало щастя спілкуватися з ним, слухати наукові доповіді чи спогади про пережиті події, назавжди залишиться в пам'яті здатність вченого створювати враження у слухачів в їх особистій причетності до минулих подій чи явищ.

Природа щедро наділила вченого гострим критичним розумом, допитливістю, терпінням і наполегливістю, гордим незалежним характером. Людина нелегкої долі в смутні часи нашої історії дивом залишилася живою і пронесла через все життя почуття глибокої відповідальності за колег, інститут, біологію, долю свого народу, долю України, тобто за все те, що визначає совість українського інтелігента. А.С. Лазаренко належить до вчених-енциклопедистів з глибоким знанням проблем різних областей природознавства: наукова і життєва мудрість, принциповість і мужність забезпечили йому видатні здобутки в морфології, систематиці, еволюції і географії рослин, в біології розвитку і в інших галузях ботаніки і загальної біології.

А.С. Лазаренко народився у Києві 27 листопада 1901 року в робітничій родині. З дитинства любив і захоплювався природою. Потяг до природознавства визначив його подальший життєвий шлях. У 1920 році поступив на біологічний відділ Київського Інституту народної освіти і з перших же днів розпочав працювати в Ботанічному кабінеті і Гербарії Академії наук, де і залишився після закінчення інституту в 1924 році.

Студентські роки співпали з відродженням України, що було великим стимулом до наполегливої праці, до надолуження втраченого часу, до збагачення новими різноманітними знаннями не тільки в області загального природознавства, але й мов, літератури, історії, мистецтва й культури. У невичерпному потягу до знань немовби передбачались прийдешні катаклізми. Важливу роль у цьому відіграла чутливо сприйнята Андрієм Созонтовичем ситуація в науці 20-30 років ХХ століття, одного з найромантичніших періодів пізнання природних явищ. Це були роки перших походів на Північний і Південний полюси, перших аеропланів і кінофільмів, роки створення квантової теорії, теорії відносності, період, коли навіть хімічні елементи перестали здаватися незмінними, а материки непорушними. Андрій Созонтович захопився ідеями загальної динамізації і торжества еволюційного принципу. Його захопила атмосфера світового наукового прогресу. Що ж до біології, вона в ці роки потрапила в полосу кризи, але разом з тим полосу і плідну: вичленувалася генетика, яка поки що повільно і навмання, але твердо опиралася на вдруге відкриті закони Г. Менделя і поняття генотипу, фенотипу, мутацій; стрімкий прогрес екології, геоботаніки, палеонтології і багатьох інших галузей знань; еволюційна теорія шукає виходу з кризи на основі нових досягнень генетики і екології, або йде назад до ламаркізму, який в ці роки перетворився в СРСР у зловісний лисенковізм, підсилений тоталітаризмом, класовою ідеологією, загальною підозрілістю і страхом.

Вирішальне значення у посиленні наукового інтересу А.С. Лазаренка до ботаніки мала його праця в Ботанічному кабінеті і Гербарії, а пізніше в Інституті ботаніки (з 1931 року) Академії наук УРСР під керівництвом всесвітньо відомого ботаніка О.В. Фоміна, який визначив не тільки напрям наукового пошуку, але й відношення майбутнього вченого до науки. Вже перші роки праці Андрія Созонтовича були досить результативними. В 1925 р. вийшла перша наукова стаття, присвячена бріофлорі України. За нею з'явилися нові наукові праці не лише українською, але й німецькою мовою (1927). Досліджуючи регіональну бріофлору, наукові інтереси Андрія Созонтовича виходили далеко за межі України, і вже в 1928 р з'явилася стаття про новий вид моху для Центральної Азії, яка започаткувала всебічні дослідження бріофлори Радянського Союзу і покликала

Андрія Созонтовича в далекі експедиції: в Середню Азію, Далекий Схід, Кавказ, Крим і Білорусію. Експедиції стали для Андрія Созонтовича місцем добровільного заслання в роки поголовних репресій проти української інтелігенції. В експедиціях був зібраний величезний матеріал, колосальна, майже не досліджена країна відкрила перед вченим різноманіття бріофлори: нові види, нові роди. Напружена праця не припинялася ні під час навчання і роботи в інституті, ні під час довготривалих експедицій на Далекий Схід чи в Середню Азію. В результаті цих мандрівок максимально розширився флористичний і філогенетичний кругозір вченого. Він став одним з найкомпетентніших фахівців-бріологів свого часу. Для опрацювання величезного зібраного матеріалу необхідні були визначники, посібники та узагальнення. В 1936 році Андрій Созонтович опублікував відразу два визначники листяних мохів України і Далекого Сходу, а в 1951 році – «Визначник листяних мохів Білорусії». Робота над визначниками продовжувалася безперервно.

Ще раніше, під час тривалих експедицій на Далекому Сході і в інших регіонах СРСР, Андрій Созонтович задумувався над питаннями історії формування флори. У 1941 році в докторській дисертації «История развития бриофлоры Советского Дальнего Востока» вперше для листяних мохів була запропонована зонально класифікація географічних елементів флори, яка давала змогу судити про історичний розвиток видів. У праці «основні засади класифікації ареалів листяних мохів Радянського Далекого Сходу» Андрій Созонтович писав: «... елемент має не тільки просторове виявлення, але й свою історію, свій генезис» (1956, с. 35). Крім того, для кожного географічного елементу були виявлені типи ареалів – «як географічний варіант, який може зустрічатися в кожному елементі» (там же, с. 56). Цими розробками Андрій Созонтович накреслив новий шлях в ботанічній географії. Великий його внесок і в дослідження флори і систематики мохів: вперше описав не тільки нові для науки види, але й роди.

В 1945 році Президія Академії наук УРСР скерувала Андрія Созонтовича до Львова для розвитку ботаніки в Західних областях України. Львів до другої світової війни був відомим у світі науковим центром. Однак, спочатку сталінські, а згодом гітлерівські й повторні сталінські репресії спустошили його наукові кадри. Було ліквідовано одне з найбільших у Європі Наукове товариство ім. Т.Г. Шевченка. В

особі Андрія Созонтовича Західна Україна придбала не тільки визначного вченого, але й самовідданого патріота Української науки. У Львові Андрій Созонтович розгорнув широку наукову діяльність. Він очолив відділ спорових рослин Інституту ботаніки АН УРСР і кафедру систематики нижчих рослин Львівського держуніверситету ім. І. Франка. Розгорнув планомірні дослідження бріофлори Західних регіонів України, зосередивши основну увагу на Карпатах. Навколо Андрія Созонтовича формувалися і росли нові наукові кадри, тягнулася до нього і студентська молодь.

Серпневі репресії 1948 року поминули Андрія Созонтовича, але трагічно відбилися на багатьох його друзях, генетиці, молекулярній біології в ім'я торжества «лисенківщини». Хрущовське потепління створило ілюзорну надію, що силою фактів вдасться довести безпідставність посягань «лисенківщини» на керівну роль в біології, показати невігластво і шарлатанство багатьох її представників, відтворити сплюндровані центри генетичних і молекулярних досліджень, увійти в русло світового наукового пошуку.

В Андрія Созонтовича довго зберігалася скульптура Дон Кіхота, яка, за задумом учнів, які подарували її, повинна була нагадувати про нелегку боротьбу. Як гордий фламандець, Андрій Созонтович ринувся в бій: на лекціях, Вчених радах і семінарах розповідав про нові наукові досягнення світової науки. І «найгірше», що він робив – показував студентам хромосоми в клітинах рослин. Цього вже було забагато, і «справжні мічуринці» пішли в контрнаступ. Почалися безперервні «разбирательства», засідання, «Вчені ради», де таврували і ганьбили менделізм-морганізм, його реакційну суть, низькопоклонство проф. А.С. Лазаренка перед буржуазною наукою. Завершився цей шабаш постановою Вченою ради біологічного факультету Львівського держуніверситету ім. І. Франка «Про порочну діяльність на факультеті колишнього зав. кафедрою морфології і систематики рослин проф. А.С. Лазаренка». Вважаючи на те, що вона відображає багато тогочасних подій приводимо її без скорочень мовою оригіналу:

«Ложные позиции «Ботанического журнала» нашли своих последователей и защитников среди некоторых научных работников биологического факультета. К числу их, в первую очередь, относится бывший зав. кафедрой морфологии и

систематики растений, член-корреспондент АН УССР А.С. Лазаренко, который под видом критики работ академика Т.Д. Лысенко чернил и порочил материалистическую агробιологическую науку. А.С. Лазаренко с 1954 г. начал вести открытую борьбу с мичуринским направлением в биологии. В 1954 г., выступая на дискуссии по видообразованию с необоснованными выпадами против основных положений мичуринской биологии, А.С. Лазаренко утверждал, что среди студентов идёт борьба за стипендию, которую он рассматривает как проявление внутривидовой борьбы за существование, т.е. протаскивал реакционные идеи социал-дарвинизма.

В 1956 г., выступая на открытом партийном собрании университета, А.С. Лазаренко пытался дискредитировать достижения мичуринской биологии и заявил, что академик Т.Д. Лысенко нанёс большой вред биологической науке и сельскому хозяйству нашей страны.

В 1956-57 гг. А.С. Лазаренко в своих выступлениях перед студентами факультета на расширенных заседаниях научного кружка кафедры и в пединституте пропагандировал клеветнические статьи «Ботанического журнала» и основные принципы вейсманизма-морганизма в генетике. Проф. А.С. Лазаренко не организовал научно-учебную работу кафедры на основе принципов мичуринско-материалистического учения, на основе марксистско-ленинской идеологии, в духе непримиримой борьбы к буржуазной идеологии.

Комиссия Министерства Высшего образования УССР по проверке работы Львовского университета в феврале 1958 г. установила, что в программе спецкурса «Филогения растений», составленной А.С. Лазаренко и по которой он читал этот предмет студентам в 1957-58 учебном году, эклектически соединены материалистические и реакционные идеалистические трактовки эволюционного процесса и наследственности. В своей программе и на лекциях А.С. Лазаренко на первый план выдвигал идеалистические, реакционные концепции Коржинского, Де-Фриза, Менделя, Моргана, Вейсмана и замалчивал и игнорировал работы И.В. Мичурина, Т.Д. Лысенко и их последователей. В программе «Филогении растений» отождествляется морганизм с дарвинизмом.

Комиссия МВО УССР совершенно правильно отметила, что лекции по спецкурсу «Филогения растений» А.С. Лазаренко затуманивал головы молодёжи различными метафизическими теориями, которые подавались аудитории как последнее слово науки, что внесло дезорганизацию и анархию в подготовку молодых специалистов.

В программе и лекциях А.С. Лазаренко превозносил зарубежных биологов-идеалистов и метафизиков и принижал достижения отечественной науки. Выступая под видом защиты марксистско-ленинской философии и борца с культом личности в биологии, А.С. Лазаренко фактически отвергал мичуринскую науку, проводил в своих выступлениях идеализм и метафизику в области биологии и тем самым наносил большой вред делу подготовки молодых специалистов.

СОВЕТ ФАКУЛЬТЕТА РЕШИТЕЛЬНО ОСУЖДАЕТ РЕВИЗИОНИСТСКИЕ ВЗГЛЯДЫ И ВЫСТУПЛЕНИЯ А.С. Лазаренко, НАПРАВЛЕННЫЕ НА ДИСКРЕДИТАЦИЮ МИЧУРИНСКОЙ БИОЛОГИИ И ЕГО ПОПЫТКИ ПРОПАГАНДИРОВАТЬ РЕАКЦИОННЫЕ ВЗГЛЯДЫ ВЕЙСМАНИЗМА-МОРГАНИЗМА, НАНОСИВШИЕ ВРЕД ВОСПИТАНИЮ МОЛОДЫХ СПЕЦИАЛИСТОВ И СЧИТАЕТ НЕВОЗМОЖНОЙ ПЕДАГОГИЧЕСКУЮ РАБОТУ А.С. Лазаренко на факультете».

Професора, члена-кореспондента Академії наук УРСР Андрія Созонтовича Лазаренка «ганебно» спровадили з Університету, і ця подія відбулася не в далекі серпневі дні 1948, а 11 років пізніше, в 1959 році у Львові, як писали, у тодішньому визначному науковому і культурному центрі Західної України. Важкий удар вчений переніс мужньо, не каявся, не просив помилювання, тихо перебрався у тісну лабораторію, щоби продовжити численні незакінчені праці, надзвичайно важливі для розкриття концепції виду і видоутворення, внутрішньовидової мінливості, поліплоїдії, апогамії і експериментальної морфології мохів.

Як еволюціоніст дарвінівського типу, Андрій Созонтович в своїй практичній діяльності розглядав вид з позиції морфологічної концепції. Незважаючи на це, його завжди хвилювали нерозкриті механізми рушійних сил еволюції, адаптаційні потенції і межі мінливості виду. З появою перших теоретичних праць з питань синтетичної теорії еволюції (СТЕ) став палким її прихильником і популяризатором.

Однак добре розумів складність різних підходів до концепції виду (морфологічного і біологічного) і труднощі, які виникали у зв'язку з цим в систематиці. Він неодноразово підкреслював, що поява СТЕ не є підставою для повної ревізії старої класифікації рослин. В роботі «Актуальні питання структури виду у мохів» в 1973 році писав: «Морфологічна концепція виду є єдиною, яка застосовується для гербарних колекцій, і вона ще довго буде головним музейним методом поновлення біологічного матеріалу, в тому числі й біологічного» (с. 171.).

Кардинальні дослідження генетики популяцій створили надійну основу для того, щоби підійти до конкретного вивчення виду як системи популяцій, у яких відбувається активна чи пасивна панміксія і які ізольовані від інших подібних систем. «При відсутності статевої репродукції – писав Андрій Созонтович – і заміні її вегетативним розмноженням, відсутні біологічні популяції з характерним потоком генів як в локальних клонах, так і у видовій популяції» (с. 172). На відміну від більшості досліджених видів тварин і квіткових рослин, панміксія у мохів обмежена частково або повністю. У зв'язку з цим, незважаючи на широку модифікаційну мінливість, бріосистематики, як правило, не виявляють географічної мінливості, яка б носила спадковий характер. Андрій Созонтович приходить до висновку, що моховий покрив бореальних лісів Голарктики формується величезними видовими клонами. Клональністю видового ареалу пояснює вчений олігоморфізм видів і їх сповільнену еволюцію. Крім того, доведено, що види мохів, які утворюють велику кількість спор, не відрізняються внутрішньовидовою мінливістю від стерильних. Приймаючи до уваги клональну природу багатьох видів мохів і стереотипне дублювання материнського генотипу усіх його нащадків, вчений робить висновок, що кожна мутаційна зміна повинна зберігатися в популяції, створюючи біологічно відмінні клони. Саме ці передумови лягли в основу дослідження хромосомної структури видів, в яких було встановлено поширення поліплоїдних і анеуплоїдних рас. Дослідження каріологічної структури обіцяло дати багато нового і дійсно зайняло одне з найважливіших напрямків дослідження інфраструктури і еволюції мохів.

Першою спробою хромосомного аналізу в систематиці мохів Союзу була спроба перевірки хромосомних чисел у *Desmatodon ucrainicus* Lazar. та *D. cernuus* (Hüb.) V.S.G. Порівняльними дослідженнями цих видів, які були вирошені методом односпорової лабораторної культури, було встановлено, що вони є видами-двійниками, які відрізняються не тільки кратним числом хромосом, але й деякими біологічними і еколого-фізіологічними особливостями.

Наявність у межах морфологічного виду поліплоїдних рас, у яких відбулося розширення, а в деяких випадках і диз'юнкція ареалів, свідчить про значення поліплоїдії в еволюції мохів. Наявність екологічних ніш, не зайнятих вихідними формами, на думку Андрія Созонтовича, дозволяє преадаптованим поліплоїдам формувати власні ареали. Широкомасштабні дослідження мінливості хромосомних чисел у мохів вивели цей напрямок, започаткований в Україні, на одне із чільних місць у світі як за кількістю досліджених видів, так і за наявністю унікальної інформації в цій області. На основі одержаних результатів були зроблені важливі узагальнення про політопне і поліхронне виникнення поліплоїдів, про безперервну їх генерацію, про ефемерність багатьох високоплоїдних рас і ряд інших. Вони також започаткували нові напрямки більш глибокого дослідження функціонально-структурного стану ядерної ДНК і спричинилися до відкриття міксоплоїдії у мохів. Міксоплоїди, як тепер вважають, є еволюційно найбільш перспективними: їм властива достатня стабільність генетичної системи за рахунок резерву поліплоїдних клітин, в той же час вони більш пластичні, тому що базуються на гаплоїдному генотипі. Зібраний матеріал і намічені Андрієм Созонтовичем шляхи його узагальнення містять величезну інформацію як структурного, так і оперативного типу.

Опираючись на закон гомологічних рядів спадкової мінливості М.І. Вавілова, Андрій Созонтович детально проаналізував мінливість роду *Tortula* і виявив різючу зовнішню подібність (мімікрію) похідних форм. Мімікрії мохів властива специфічна особливість: «... в роді *Tortula* добір форм мохів, для яких не існує специфічних ворогів, не носить вимушеного пристосовного характеру. Незважаючи на наявність паралельних змін у близьких видів, які зустрічаються в тих же районах, вона виключно залежить від відбіркової ролі середовища, так як і

при доборі змін неспоріднених видів, які населяють різноманітні ареали (Лазаренко, 1960, с. 145).

Висновки вченого про однотипний вираз подібної, але не тотожної спадкової основи двох генетично пов'язаних родів *Tortula* і *Syntrichia*, сприяють об'єднанню видів в цілісну систему для взаємопідтримки і взаємодії у боротьбі за виживання і поширення. Таке розуміння закону гомологічних рядів віддзеркалює ще одну грань конкретного ходу еволюції – синтезує два протилежних типи взаємовідношень між видами, які мають місце в еволюційному процесі: конкуренцію і взаємодію.

Праця «Про паралельну мінливість у мохів» важлива методологічною спрямованістю еволюційно-біологічних побудов на сучасному етапі, коли спеціалізація, аналіз і увага до одних лише деталей нерідко загрожує затьмарити більш інтегральні і синтетичні аспекти біології.

Логіка наукового пошуку привела Андрія Созонтовича, який так багато зробив в області систематики, еволюції і структури виду, до експериментальної біології. До цього його спонукало всезростаюче прагнення проникнути в тонкі механізми утворення форми з метою вичленувати ті особливості функціонування клітин, тканин чи органів, які визначають дискретність і неповторність виду з одного боку, і його мінливість і еволюційні потенції з другого, застосовуючи методичні можливості вивчення мікро- і макросистем. Саме його віра в актуальність теоретичного аналізу й експерименту в біології, змушували проводити дослідження, які виходять далеко за межі загальноприйнятих наукових уявлень, а прагнення проникнути по той бік горизонту примушувало постійно «загравати» з еретичними ідеями і безперервно просуватися вперед, незважаючи ні на організаційні труднощі, ні на завади рутинних догм.

Філософські погляди Андрія Созонтовича досліджені слабо. В цей період люди, як правило, намагалися їх не афішувати. Роботи вченого актуальні своєю еволюційно-історичною і біологічно-системною спрямованістю. Однак найбільш вагомим є його загальнолюдська позиція, як кредо справжнього патріота й гуманіста – природодослідника, який своїми власними силами шукав виходу з реального ідеологічного пекла.

Незважаючи на погіршення здоров'я, вчений не розлучався з науковою працею. Ділився невичерпними ідеями, підказував напрямки, планував нові експерименти і експедиції, обговорював одержані результати, підготував нові рукописи. По можливості своїх сил, весь час намагався забезпечити нормальні умови праці і, що найважливіше, служив добрим прикладом відданості науці. 13 жовтня 1979 року Андрія Созонтовича не стало. Похований вчений у Львові, на Личаківському кладовищі. Тут, в галицькій землі під покровом Хреста вчений зі світовим ім'ям – Андрій Созонтович Лазаренко – знайшов вічний спокій. Назавжди залишається скорботність, почуття жалю і глибокої вдячності за все зроблене ним. Продовжуючи започатковані напрямки досліджень, віддаємо данину шани і вдячності великому працелюбу, принципіальному і безстрашному вченому, вимогливому і уважному вчителю.

МОХООБРАЗНЫЕ КАК СТРОИТЕЛЬНЫЙ МАТЕРИАЛ ПТИЧЬИХ ГНЁЗД ЛАТВИИ

А.А. Аболинь

В орнитологической литературе Латвии мхи как строительный материал птичьих гнёзд упоминается довольно часто [7, 8, 10]. Отмечаются отдельные виды птиц, в гнёздах которых мхи являются основным строительным материалом. Отсутствуют данные о том, какие именно виды мхов используются для этой цели.

Основным материалом в исследованиях была коллекция птичьих гнёзд Музея природы Латвии, а также гнёзда, собранные другими коллекторами¹. Всего нами было просмотрено 132 птичьих гнёзда.

Так как специальные сборы гнёзд не были проведены, а просматривался уже собранный, иногда старый (20-30-х годов) и не всегда тщательно этикетированный материал, наша работа на исчерпывающую полноту претендовать не может. Основной целью было возбудить интерес к поставленной задаче. Всестороннее решение её остаётся на будущее.

Исследования птичьих гнёзд нельзя отложить на долгое время в связи с всё нарастающими темпами урбанизации и усилением антропогенного фактора, так как необходимо уловить естественный ход строения птичьих гнёзд. В результате активной деятельности человека изменяется бриофлора некоторых экотопов. Отдельные виды бриофит расширяют своё распространение, что несомненно влияет и на строительство птичьих гнёзд, так как оно отражает растительность вокруг его. Кроме того, на территории населённых пунктов и в их окрестностях птицы охотно собирают искусственный материал: вату, хлопчатые и шерстяные нитки, тряпки, бумагу, изоляционные ленты, кусочки лейкопластыря. Собираются также синтетические волокна, техническая вата, алюминиевые и медные проволоки, капроновые лески и другой материал.

¹ Глубокая благодарность за отзывчивость и оказанную помощь выражается Б.К. Вилкс и М.К. Вилкс, М.К. Бирзгалису и работникам Музея природы Латвии.

Мхи птицами употребляются в строительстве всего гнезда, выстилании лотка или в облицовке гнезда для его маскировки. Употребляемое количество мха в зависимости от цели разное. Мхи используются пучками, отдельными целыми растениями или фрагментами. При строении гнезда чаще всего используются разные виды мхов, один из них может быть в преобладающем количестве. В отдельных случаях гнездо целиком построено из одного вида мха (у камышовки-барсучка гнездо построено из дрепанокладуса крючковидного, у крапивника – из неккеры перистой или из склероподиума чистого). Некоторые виды птиц (зяблик, лесная завирушка) для выстилания лотка используют ножки спорогонов с коробочками, иногда встречаются только ножки спорогонов. Вместе с моховыми растениями других видов ножками спорогонов лесная завирушка иногда укрепляет верхнюю часть гнезда. В литературе имеются данные об употреблении зябликом для выстилания лотка гнезда ножек спорогонов политрихума [1, 3]. В наших исследованиях это не подтвердилось. В гнёздах зяблика и лесной завирушки были найдены спорогоны других видов мхов, в основном мхов-колонизаторов, активно заселяющих незадернованную почву и обильно спороносящих. Это спорогоны полии поникшей, цератодона пурпурного, фунарии гигрометрической и представителей рода бриум. Гаметофиты этих видов в гнёздах птиц не были найдены. С бриологической точки зрения факт сбора птицами спорогонов в строении гнёзд нам показался особенно интересным.

В просмотренных нами гнёздах мхи как строительный материал употреблён в 89 случаях (67% от общего числа), а в 43 гнёздах (33%) использован другой материал. Видовое разнообразие бриофит небольшое – всего лишь 45 видов мхов, которые в основном бриевые плеврокарпные мхи (табл. 1).

Таблица 1

Встречаемость отдельных видов (родов) мхов в гнёздах птиц, которые используют мхи в качестве строительного материала

№ п/п	НАЗВАНИЯ МХОВ	Встречаемость, %
1	2	3
1.	<i>Pleurozium schreberi</i> (Brid.) Mitt.	43
2.	<i>Rhytidiadelphus squarrosus</i> (Hedw.) Warnst.	40
3.	<i>Brachythecium curtum</i> (Lindb.) J. Lange et C. Jens.	27
4.	<i>Hylocomium splendens</i> (Hedw.) B., S. et G.	21

5.	<i>Brachythecium sp.</i>	15
6.	<i>Dicranum polysetum</i> Sw.	11
7.	<i>Hypnum cupressiforme</i> Hedw.	9
8.	<i>Cirriphyllum piliferum</i> (Hedw.) Grout	8
9.	<i>Plagiomnium affine</i> (Bland.) T. Kop.	8
10.	<i>Ptilium crista-castrensis</i> (Hedw.) De Not.	6
11.	<i>Rhytidiadelphus triquetrus</i> (Hedw.) Warnst.	6
12.	<i>Drepanocladus uncinatus</i> (Hedw.) Warnst.	5
13.	<i>Eurhynchium angustirete</i> (Broth.) T. Kop.	5
14.	<i>Brachythecium albicans</i> (Hedw.) B., S. et G.	3
15.	<i>Brachythecium rutabulum</i> (Hedw.) B., S. et G.	3
16.	<i>Brachythecium velutinum</i> (Hedw.) B., S. et G.	3
17.	<i>Calliergonella cuspidata</i> (Hedw.) Loeske	3
18.	<i>Dicranum scoparium</i> Hedw.	3
19.	<i>Eurhynchium hians</i> (Hedw.) Sande Lac.	3
20.	<i>Plagiomnium cuspidatum</i> (Hedw.) T. Kop.	3
21.	<i>Pohlia nutans</i> (Hedw.) Lindb.	3
22.	<i>Amblystegium serpens</i> (Hedw.) B., S. et G.	2
23.	<i>Climacium dendroides</i> (Hedw.) Web. et Mohr	2
24.	<i>Plagiomnium sp.</i>	2
25.	<i>Polytrichum juniperinum</i> Hedw.	2
26.	<i>Radula complanata</i> (L.) Dum.	2
27.	<i>Thuidium sp.</i>	2
28.	<i>Thuidium philibertii</i> Limpr.	2
29.	<i>Aulacomnium palustre</i> (Hedw.) Schwaegr.	1
30.	<i>Bryum sp.</i>	1
31.	<i>Calliergon stramineum</i> (Brid.) Kindb.	1
32.	<i>Ceratodon purpureus</i> (Hedw.) Brid.	1
33.	<i>Cratoneuron filicinum</i> (Hedw.) Spruce	1
34.	<i>Dicranum montanum</i> Hedw.	1
35.	<i>Drepanocladus aduncus</i> (Hedw.) Warnst.	1
36.	<i>Drepanocladus exannulatus</i> (B., S. et G.) Warnst.	1
37.	<i>Funaria hygrometrica</i> Hedw.	1
38.	<i>Homalia trichomanoides</i> (Hedw.) Brid.	1
39.	<i>Lophocolea heterophylla</i> (Schrad.) Dum.	1
40.	<i>Nekkeria pennata</i> Hedw.	1
41.	<i>Plagiothecium succulentum</i> (Wils.) Lindb.	1
42.	<i>Polytrichum commune</i> Hedw.	1
43.	<i>Scleropodium purum</i> (Hedw.) Limpr.	1
44.	<i>Sphagnum fallax</i> (Klinggr.) Klinggr.	1
45.	<i>Thuidium erectum</i> Duby	1

Печёночники (*Lophocolea heterophylla*, *Radula complanata*) найдены три раза. Их присутствие кажется особенно случайным, поскольку они собраны вместе с кусочками древесины. Сфагны (*Sphagnum fallax*) обнаружены лишь однажды – в облицовке гнезда певчего дрозда. В литературе [5, 6] сфагны отмечаются в гнёздах зяблика и крапивника, причём указывается, что гнёзда последнего целиком могут

быть свиты из сфагнома. Интересно отметить, что часто распространённые виды мхов одинаково часто в строительстве гнёзд не используются или многие даже отсутствуют. Редкие виды мхов в гнёздах не были обнаружены. Мхи, выявленные в гнёздах разных видов птиц, приведены в таблице 2.

Таблица 2

Размещение отдельных видов мхов в гнёздах разных видов птиц с указанием их местоположения (г – вплетены в стенках гнезда, л – выстлан лоток, о – использованы в облицовке гнезда)

НАЗВАНИЯ ПТИЦ	ВИДЫ МХОВ (за номерами табл. 1)	Местоположение мхов в гнезде
1	2	3
<i>Acrocephalus schoenobaenus</i> L. камышовка-барсучок	35	г
<i>Anthus trivialis</i> L. лесной конёк	1-4	о
<i>Carduelis chloris</i> L. зеленушка	2, 3, 7-9, 15, 22	о
<i>Carpodacus erythrinus</i> Pall. чечевица	2	о
<i>Crex crex</i> L. коростель	1, 2, 5, 23, 24	о
<i>Emberiza schoeniculus</i> L. камышовая овсянка	36	о
<i>Erithacus rubecula</i> L. зарянка	1, 4, 31	о
<i>Pringilla coelebs</i> L. зяблик	1-3, 5, 7, 11, 12, 14, 17, 19, 21, 26-28, 45	л, о
<i>Hippolais icterina</i> Vieill. пересмешка	1, 2, 20	о
<i>Lanius collurio</i> L. жулан	2, 5, 20, 39	о
<i>Muscicapa striata</i> Pall. серая мухоловка	2-6, 11, 15, 19	г, л, о
<i>Parus cristatus</i> L. хохлатая синица	1, 3, 4, 6	о
<i>Parus major</i> L. большая синица	2-6, 8-10, 12, 13, 15-18, 20, 21, 23, 25, 25, 33, 34, 38, 41	г, л, о
<i>Passer domesticus</i> L. домовой воробей	2, 14	л, о
<i>Phylloscopus sibilatrix</i> Bechst. трещотка	1, 4, 10	о
<i>Picedula hypoleuca</i> Pall. мухоловка-пеструшка	1, 2, 4	л, о

<i>Prunella modularis</i> L. лесная завирушка	1-3, 5, 7, 8, 11, 16, 22, 30, 32, 37	Г, Л, О
<i>Sylvia atricapilla</i> L. черноголовая славка	2	О
<i>Sylvia borin</i> Bodd. садовая славка	1, 2, 14, 27	О
<i>Troglodytes troglodytes</i> L. крапивник	1, 3, 4, 7, 12, 16, 17, 40, 43	Г, Л, О
<i>Turdus merula</i> L. чёрный дрозд	2, 8, 28	О
<i>Turdus iliacus</i> L. белобровик	1, 3, 4, 6, 8, 9, 11, 13, 18, 26	Л, О
<i>Turdus pilaris</i> L. рябинник	9, 11, 13	О
<i>Turdus philomelos</i> Brehm певчий дрозд	1-4, 6, 9-11, 29, 42, 44	О

Необходимо отметить, что мхи не являются облигатным компонентом в гнёздах отдельных видов птиц, за исключением некоторых из них (большая синица, крапивник, лесная завирушка). В строительстве гнезда, кроме мхов, может быть использован другой растительный или вышеупомянутый искусственный материал. Поэтому гнёзда одного вида птиц (и даже одного подвида, как отмечается в литературе) могут быть разными по своему строению. В просмотренном нами материале мхи отсутствовали в гнёздах следующих видов птиц: *Acrocephalus arundinaceus* L., *A. schoenobaenus* L.*, *A. scirpaceus* Herm., *Carduelis carduelis* L., *Carpodacus erythrinus* Pall., *Emberiza citrinella* L., *E. schoeniculus* L., *Hippolais icterina* Vieill.*, *Hirundo rustica* L., *Larus marinus* L., *Motacilla alba* L., *M. flava* L., *Phylloscopus collybita* Vieill., *Pyrrhula pyrrhula* L., *Remez pendulinus* L., *Sylvia atricapilla* L., *S. borin* Bodd.*, *S. curruca* L., *Turdus iliacus* L.*, *T. philomelos* Brehm*, *T. pilaris* L.*. Звёздочкой отмечены виды птиц, в некоторых гнёздах которых были обнаружены мхи.

1. Михеев А.В. Определитель птичьих гнёзд. – М.: Учпедгиз. – 1955. – 104 с.
2. Названия птиц Латвии. – Рига: Зинатне, 1991. – 45 с.
3. Никифоров М.Е., Яминский Б.В., Шляров Л.П. Птицы Белоруссии. Справочник-определитель гнёзд и яиц. – Минск: Выш. шк., 1989. – 479 с.

4. Определитель видов орнитофауны по гнёздам и кладкам. – Л.: Ленинградская лесотехническая академия, 1968. – 118 с.
5. Симкин Г.Н. Певчие птицы. – М.: Лесная промышленность, 1990. – 399 с.
6. Федюшин А.В., Долбик М.С. Птицы Белоруссии. – Минск: Наука и техника, 1967. – 520 с.
7. Baumanis J., Blūms P. Latvijas putni. – Rīgā: Liesma, 1969. – 179 lpp.
8. Grigulis K. Putnu grāmata. LVI. – Rīgā, 1964. – 245 lpp.
9. Tan B.C., Gruezo W.S., Cuy L.S. Nesting plant materials of Philippine swiftlets (*Collocalia esculenta*) / Kalikasan, Philipp. J. Biol. – 1982. – 11, 2-3. – P. 404-414.
10. Transehe N., Sināts R. Latvijas panti. – Rīgā: Mešu departamenta izdevums, 1936. – 341 lpp.

ВНУТРИВИДОВЫЕ МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ РАЗЛИЧИЯ МЕЖДУ ХРОМОСОМНЫМИ РАСАМИ МХОВ

О.Л. Баик

Львовское отделение Института ботаники им. Н.Г. Холодного АН УССР

Мхи, как и другие высшие растения, характеризуются широким внутривидовым полиморфизмом [6, 11, 17], в том числе наличием хромосомных рас, как автополиплоидного, так и анеуплоидного генезиса. Сравнительно с другими высшими растениями, данные о внутривидовой изменчивости у мхов малочисленны и несистематизированы. Сделаны лишь первые попытки обоснования константности морфологических признаков и модификационной изменчивости [8, 12], выявления межпопуляционной генэкологической дифференциации некоторых видов мхов [13, 14, 19].

Эффективным методом, позволяющим оценить уровень внутривидовой генетической изменчивости, является электрофоретический анализ фракционного состава белков и ферментов. Несмотря на некоторые недостатки этого метода, результаты, полученные с его помощью, позволяют утверждать, что внутривидовая генетическая изменчивость бриофит значительно выше, чем традиционно считалось [9, 10, 22]. Причём уровень полиморфизма и число аллелей у этих растений достигает такого же порядка, как и у семенных растений.

С целью оценки генетических различий между сходными хромосомными расами *Tortula subulata* Hedw. ($n = 12, 24, 48$), *Amblystegium serpens* (Hedw.) V.S.G. ($n = 10, 20, 40$) и *Funaria hygrometrica* Hedw. ($n = 14, 28$) в условиях унифицированной лабораторной культуры исследовали некоторые морфологические параметры, рост и параллельно электрофоретический состав растворимых кислых белков, пероксидазы и эстеразы. При этом, хромосомные расы сравнивали не только между собой, но и с экспериментальными диплоидами такого же уровня пloidности, как у анализируемых рас из природы.

Известно, что полиплоидизация влияет на увеличение размеров клеток, причём тем интенсивнее, чем мельче клетки исходной формы [18]. Однако

наблюдения над апоспорическими диплоидами трёх хромосомных рас *A. serpens* с приблизительно одинаковыми размерами клеток листа показали, что эффект гигантизма уменьшается с увеличением уровня пloidности исходной формы [1, 2]. Со временем гигантизм искусственных диплоидов постепенно нивелируется [20]. Наши наблюдения над хромосомными расами *A. serpens* различной пloidности свидетельствуют, что гигантизм клеток листа сохраняется, по крайней мере, на протяжении 12 вегетативных поколений.

В природе полиплоиды, которые отличаются большими размерами клеток и наличием мейотических нарушений, находятся, как правило, вместе с исходными формами в смешанных дерновинках [4, 5, 7]. Полиплоидные формы исследованных хромосомных рас *A. serpens*, *T. subulata* и *F. hygrometrica* максимально приближённые к исходной форме по морфологическим параметрам, что является результатом действия стабилизирующего отбора. Причём такая стабилизация при формировании отдельных хромосомных рас различных видов мхов имеет свои особенности. Так, например, размеры клеток 10-, 20- и 40-хромосомных рас *A. serpens* оказались одинаковыми; 24-хромосомная раса *T. subulata* выделяется большими размерами клеток по сравнению с 12- и 48-хромосомными расами этого вида, а 28-хромосомная раса *F. hygrometrica* из Челябинской области, сравнительно с 14-хромосомной и 28-хромосомной расой с других местообитаний, отличается большими коробочками.

Анализ хромосомных рас различного уровня пloidности в унифицированных условиях лабораторной культуры обнаружил более интенсивный рост 30-хромосомной расы *A. serpens*, 24-хромосомной расы *T. subulata* и 26-хромосомной расы *F. hygrometrica*. Таким образом, в условиях эксперимента диплоидный уровень способствовал ускоренному росту гаметофита. Согласно литературным данным, именно этот уровень пloidности гаметофита наиболее распространён среди хромосомных рас исследованных видов [11]. Хромосомные расы с числами хромосом $n = 20, 24, 28$, которые в наших экспериментах отличались ускоренным ростом, относятся по современной классификации [15] к первичным полиплоидам, наиболее часто встречающимся среди исследованных видов мхов. Формирование хромосомных рас тесно связано с изменениями в механизмах регуляции генной

активности, о чём свидетельствует факт, что различия между хромосомными расами исследованных видов по электрофоретическим спектрам растворимых кислых белков и молекулярных форм пероксидазы и эстеразы часто имеют количественный характер, то есть касаются интенсивности выражения общих для сравниваемых рас белковых фракций и полос активности соответствующих ферментов. Хромосомные расы *T. subulata* ($n = 12, 24, 48$), выращенные в лаборатории из спор, лишь слабо отличаются количественно по электрофоретическому спектру пероксидазы. Наряду с этим, зимограммы пероксидаз растений 18-хромосомной расы, отобранных в природе и культивируемых в унифицированных условиях лабораторной культуры, отличаются эффектом дозы гена [3]. По-видимому, гаметофоры дерновинок из природы, в отличие от гаметофоров, образовавшихся на протонеме из спор, сохранили ферментный спектр, свойственный исследованным расам в естественных микроусловиях среды. К выводу о возможности такого длительного сохранения отдельных белковых фракций в условиях лабораторной культуры приходит также Р. Зелинский [21] на основании анализа пероксидазных и эстеразных ферментных фенотипов печёночника *Pellia endiviifolia*. Таким образом, для электрофоретического анализа мхов следует использовать растения, выращенные в унифицированных условиях из спор.

Изменения электрофоретического спектра белков и ферментов могут быть обусловлены как дифференциальной активацией генов в онтогенезе [16], так и достаточно высокой внутривидовой генетической изменчивостью, проявляющейся при сравнении растений одной и той же стадии развития в одинаковых условиях среды. Относительно влияния самой полиплоидизации на активность генома, заслуживают внимания результаты электрофоретического анализа исходных хромосомных рас и их апоспорических диплоидов *A. serpens* [1, 2]. Отличия между электрофореграммами хромосомных рас *A. serpens* могут быть обусловлены как полиплоидизацией, так и генетической гетерогенностью исходных форм. Электрофоретическая же разница между исходными цитотипами *A. serpens* и их апоспорическими диплоидами практически полностью зависит от полиплоидизации.

Заметные изменения вызывает апоспория в спектре молекулярных форм пероксидазы и эстеразы. Картины зимограммы свидетельствуют об отсутствии дозы гена у апоспорических диплоидов и выявляют послабление интенсивности и даже полное исчезновение полос. Особенно чётко проявляются различия между зимограммами в случае высокоплоидного апоспорического диплоида 40-хромосомной расы *A. serpens*. Очевидно, полиплоидизация вызывает определённые нарушения в регуляции активности отдельных ферментов гаметофита, функционирующего в несвойственной ему диплофазе. Можно предполагать, что наряду с фенотипической стабилизацией и уподоблением к исходной форме при формировании хромосомных рас происходило отрегулирование механизмов синтеза отдельных белков и ферментов. Действие естественного отбора на уровне ферментных синтезов могло проявляться не только в связи с полиплоидизацией, а иметь место на одном и том же уровне плоидности, о чём свидетельствуют отличия в интенсивности выражения общих электрофоретических полос для сравниваемых хромосомных рас *F. hygrometrica* одной плоидности из различных регионов.

1. Байк О.Л., Ринецький Р.Т., Данилків І.С. Морфофізіологічний аналіз хромосомних рас та апоспоричних поліплоїдів моху *Amblystegium serpens* (Hedw.) B.S.G. // Укр. ботан. журн. – 1990. – 47, 1. – С. 52-57.
2. Байк О.Л. Морфофізіологічна та біохімічна характеристика поліплоїдного ряду *Amblystegium serpens* (Hedw.) B.S.G. // Укр. ботан. журн. – 1990. – 47, 6. – С. 46-49.
3. Байк О.Л., Данилків І.С., Ринецький Р.Т. Морфологічна і біохімічна оцінка генетичної диференціації хромосомних рас *Tortula subulata* Hedw. // Укр. ботан. журн. – 1989. – 46, 1. – С. 59-65.
4. Висоцька О.І. Результати каріологічного аналізу листяних мохів (Musci) Півдня України // Укр. ботан. журн. – 1981. – 38, 3. – С. 40-43.
5. Лазаренко А.С., Лесняк Е.Н. Сравнительное исследование видов-двойников мхов *Desmatodon cernuus* – *D. ucrainicus* // Журн. общ. биологии. – 1972. – 33, 6. – С. 657-667.

6. Лазаренко А.С., Высоцкая Е.И., Лесняк Е.Н. Атлас хромосом листовенных мхов СССР. – К.: Наук. думка, 1971. – 142 с.
7. Лазаренко А.С. Полиплоидия в эволюции листовенных мхов // Цитология и генетика. – 1967. – 1, 2. – С. 15-26.
8. Briggs D. Experimental taxonomy of some British species of the genus *Dicranum* // New. Phytol. – 1965. – 64. – P. 366-386.
9. Cummins H., Wyatt R. Genetic variability in natural populations of the moss *Atrichum angustatum* // The Bryologist. – 1981. – 84, 1. – P. 30-38.
10. Daniels R.E. Isozyme variation in British populations of *Sphagnum pulchrum* (Braithw.) Warnst. // J. Bryol. – 1982. – 12, 1. – P. 65-76.
11. Fritch R. Index to plant chromosome numbers – Bryophyta // Regnum veg. – 1982. – 103. – P. 268.
12. Lewis K., Smith A.J.E. Studies on some bulbiferous species of *Pohlia* section *Pohliella*, I. Experimental investigations // J. Bryol. – 1977. – 9. – P. 539-556.
13. Longton R.E. Inter-population variation in morphology and phytology in the cosmopolitan moss *Bryum argenteum* Hedw. // J. Bryol. – 1981. – 11. – P. 501-520.
14. Longton R.E. Genecological differentiation in bryophytes // J. Hattori Bot. Lab. – 1974. – 38. – P. 49-65.
15. Ramsay H.P. Cytology of mosses // New manual of Bryology / Ed. R.M. Schuster. – Nichinan: Miyazaki, 1983. – 1. – P. 149-221.
16. Rothe G. Unterschiede in Enzymmuster von Protonema, Moospflanzchen, Sporogon und Kallus der Laubmooskreuzung *Funaria hygrometrica* + *Physcomitrium pyriforme* // Beitr. Biol. Pflanz. – 1972. – 48, 3. – S. 433-444.
17. Smith A.J.E. Cytogenetics, biosystematics and evolution in the Bryophyta // Adv. Bot. Res. – 1978. – 6. – P. 196-277.
18. Tobler M. Zur Variabilität des Zellvolumens einer Sippenkreuzung von *Funaria hygrometrica* und deren bivalenten Rassen // Experimentelle Analyse der Genom- und Plasmonwirkung bei Moosen. – Göttingen, 1931. – S. 39-62.
19. Weitz S., Heyn C.C. Intra-specific differentiation within the cosmopolitan moss species *Funaria hygrometrica* Hedw. // The Bryologist. – 1981. – 84, 3. – P. 315-334.

20. *Wettstein F., Straub H.* Experimentelle Untersuchungen zum Artbildungsproblem. III. Weitere Untersuchungen an polyploiden *Bryum* Sippen // *Z. induct. Abstammungs- und Vererbungslehre.* – 1942. – 80. – S. 271-280.
21. *Zielinski R.* Interpretation of electrophoretic patterns in population genetics of bryophytes. VI. Genetic variation and evolution of the liverwort genus *Pellia* with special reference to Central European territory // *Lindbergia.* – 1987. – 12, 2. – P. 87-96.
22. *Zielinski R.* Electrophoretic and cytological study of the *Pellia epiphylla* and *P. borealis* complex // *J. Hattori Bot. Lab.* – 1984. – 56. – P. 263-269.

ГЕОГРАФО-ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ЭЛЕМЕНТЫ БРИОФЛОРЫ СССР

Л.В. Бардунов, У.К. Маматкулов

Сибирский ин-т физиологии и биохимии растений СО АН СССР, Иркутск,
Институт ботаники АН Таджикской ССР, Душанбе

Научная деятельность Андрея Сазонтовича Лазаренко была многогранной и многоплановой. Он активно работал в области региональной флористики, бриогеографии, систематики мохообразных; большое место в его исследованиях занимали вопросы эволюции. Во всех направлениях он оставил яркий след. Что касается бриогеографии, то здесь наиболее значительным его достижением – и одновременно наиболее значительным достижением всей советской бриогеографии – явилась разработанная А.С. Лазаренко система элементов флоры мхов [1, 2]. Заложенное в ней – и осуществлённое при её проведении – сочетание зонального подхода с генетическим оказалось очень продуктивным и по существу сделала эту систему нестареющей. Как инструмент ботанико-географического анализа, система А.С. Лазаренко гораздо эффективнее появившихся в более позднее время систем элементов флор криптогамов, основанных на механическом учёте всего современного ареала вида, практически без попыток выяснить его генезис и зональную принадлежность. В результате появляются такие совершенно незональные элементы как, например, мультizonальный или плюрирегиональный. Как инструмент ботанико-географического анализа, такие системы, на наш взгляд, мало пригодны.

Каждый инструмент надлежит использовать в соответствии с его назначением. Система элементов А.С. Лазаренко задумывалась и осуществлялась как инструмент сравнительной флористики, для решения вопросов региональной бриогеографии. Использование его, и к тому же, в довольно широких пределах, при узколокальных бриофлористических исследованиях, – а таковыми являются большинство исследований, в результате которых защищаются кандидатские диссертации, – далеко не всегда правомерно и не всегда даёт хорошие результаты. Это, однако, не может бросить тень на саму систему элементов.

Вместе с тем было бы странным и даже, наверное, противоестественным, если бы система, разработанная около 40 лет назад, сегодня не нуждалась бы ни в какой корректировке. Если бы это было так, это означало бы, что советские бриологи последние 40 лет ничего не делали. К счастью, это не так. Успехи советских бриологов в изучении бриофлоры страны заметны.

Данная работа является попыткой краткого изложения наших представлений о такой корректировке.

В этой попытке мы исходили из осуществлённого А.С. Лазаренко сочетания зонального и генетического подхода при выделении элементов. Это сочетание составляет краеугольный камень системы.

Мы полагаем, вслед за А.С. Лазаренко, что каждому крупному выделу (зоне) должен соответствовать элемент флоры. Он может быть назван также флористическим элементом или географическим, или географо-генетическим. Камнем преткновения при таком подходе часто является наличие одного и того же вида сразу в двух или даже трёх зонах. Очень часто один и тот же вид мхов или печёночников распространён, например, в тайге и в Арктике или в тайге и в полосе распространения широколиственных лесов одновременно. Да при этом и фитоценотическая роль его нередко бывает в обеих зонах примерно равной. Возникает трудность в отнесении таких видов к тому или иному элементу. Каким считать, например, вид, встречающийся в Арктике и в тайге? Арктическим? Или бореальным? Проще всего, конечно, назвать его аркто-бореальным и выделить соответствующий элемент. Что, кстати, довольно часто и делается. На наш взгляд, это уход от ответа. Выделение аркто-бореального (или другого аналогичного «промежуточного») элемента не приблизит нас к пониманию генезиса таких видов, не поможет оценить ботанико-географическую структуру составляемой ими флоры. Для решения этих вопросов должен быть привлечён весь арсенал знаний о географии, экологии вида, его родственных связях. Сегодня подобные сведения далеко не всегда достаточно полны. Поэтому не только возможны, но и практически неизбежны ошибки на пути выяснения зональной принадлежности вида, отнесения его к тому или иному элементу. Но это дело совершенно нормальное, и оно не должно пугать. Пытаясь решить эти вопросы, мы

одновременно пытаемся понять и ботанико-географическую структуру бриофлоры региона. Невозможно себе представить, что какой-либо вид, встречающийся сегодня в двух зонах, например, в тайге и в Арктике, возник сразу на всей обширной территории своего современного произрастания и с самого начала своего возникновения заселял и тайгу, и Арктику. Вряд ли нужно доказывать, что первоначально распространение вида было узким и вначале он был или только арктическим, или только таёжным, т.е. зонально чётко очерченным. «Аркто-бореальным» он стал позднее, благодаря тем особенностям биологии и экологии мохообразных, которые обеспечивают столь значительную обширность видовых ареалов в этой группе растений.

Основываясь на положениях, сформулированных и разработанных А.С. Лазаренко и учитывая достижения бриогеографии последних десятилетий, мы внесли изменения в систему элементов А.С. Лазаренко. Наша система элементов представлена на таблице 1.

Географо-генетические элементы бриофлоры СССР

Субтропические элементы	субтропический лесной элемент
	древнесредиземноморский элемент (субтропический аридный)
Умеренные элементы	неморальный элемент
	бореальный (таёжный) элемент
	степной элемент (умеренный аридный)
Арктический элемент	арктический элемент
	аркто-альпийский элемент

Основное распространение большинства видов каждого из элементов приходится на области (зоны), по которым назван элемент. Однако этими областями большинство видов не ограничено, и они встречаются и севернее, и южнее соответствующих областей. Изолированные местонахождения ряда видов далеко удалены от основных участков ареалов. Так, отдельные субтропические и древнесредиземноморские виды встречаются на юге Сибири.

Мы полагаем, что приведённые в таблицы элементы охватывают всё разнообразие встречающихся в СССР видов – от наиболее северных до самых южных. Вряд ли среди выявленных на сегодня в пределах Советского Союза

наиболее южных по распространению видов есть такие, которые вполне обоснованно могли бы трактоваться в качестве тропических.

В нашей системе отсутствует принимавшийся А.С. Лазаренко и принимаемый рядом других исследователей монтанный элемент. Мы полагаем, что при его выделении не был достаточно последовательно проведён зональный принцип и относящиеся к нему виды представляют собою экологическую группу в основном из видов бореального и неморального элементов.

Исключаем мы также субарктический (гипоарктический) элемент отчасти из-за несопоставимости его объёма с объёмами остальных элементов, отчасти из-за трудности отчленения субарктических видов от бореальных и арктических.

Аридный элемент в системе А.С. Лазаренко и других авторов очень широк и потому разделён нами на два: на аридный субтропический (древнесредиземноморский) и аридный умеренный (степной).

Элементы очень различны в систематическом отношении. Установлена большая роль семейства *Thuidiaceae* в субтропическом лесном элементе и преобладание семейств *Pottiaceae* и *Trichostomaceae* в обоих аридных элементах.

Наиболее обильно, как и следовало ожидать, в бриофлоре СССР представлены бореальный и неморальный элементы. Первый включает, вероятно, 500 видов листостебельных мхов и примерно 80-150 видов печёночников. Второй 300-350 и 70-100 видов соответственно. Бореальные и неморальные виды резко преобладают в бриофлоре тайги и широколиственных и смешанных лесов. Значительна роль бореальных видов в бриофлоре Арктики и высокогорий средних и высоких широт.

Далее идёт аркто-альпийский элемент, насчитывающий, вероятно, 150-200 видов мхов и 40-80 видов печёночников. Представители этого элемента составляют основу бриофлоры Арктики и высокогорий.

Древнесредиземноморский элемент включает 100-150 видов мхов и, вероятно, 10-15 видов печёночников. Древнесредиземноморские виды преобладают в бриофлоре Средней Азии и аридных районах Кавказа.

Степной и субтропический лесной элементы в количественном отношении близки между собой и насчитывают каждый по 80-90 видов мхов и по 15-30 видов печёночников. Представители степного элемента преобладают в составе

бриофлоры степных территорий Европы и Сибири. Виды субтропического лесного элемента составляют примесь в бриофлоре крайнего юга Европейской части, Кавказа, гор Средней Азии и юга Дальнего Востока.

Арктический элемент – самый немногочисленный. Он включает около 50 видов мхов и, вероятно, не более 10-15 видов печёночников. Эти виды составляют незначительную примесь в бриофлоре Арктики.

1. *Лазаренко А.С.* Неморальный элемент бриофлоры советского Дальнего Востока // Сов. ботаника, 1944. – 6. – С. 43-55.
2. *Лазаренко А.С.* Основні засади класифікації ареалів листяних мохів Радянського Далекого Сходу // Укр. ботан. журн. – 1956. – 13, 1. – С. 31-40.

МОХООБРАЗНЫЕ ПАМИРА

Б. Бобораджабов

Душанбинский госпединститут им. Т.Г. Шевченко

Наши исследования по изучению флоры мохообразных Памира проводились с 1970 по 1986 годы. Исследованиями были охвачены следующие районы: Западный Памир: Рушанский – южный склон Язгулемского и северный район Рушанского хребтов, бассейн реки Бартанг; Шугнанский – южный склон Рушанского и северный склон Шугнанского хребтов, бассейн реки Гунт; южный склон Шугнанского и северный склон Ваханского хребтов, бассейн реки Шах-Дара; Ишкашинский район – южный склон Ваханского хребта, бассейн реки Пяндж. Восточный Памир: окрестности перевалов Акбаитал, Койтезак, Найзаташ, Кызыларт, Харгуш, хребет Пшарт, Акджар, окрестности озера Каракуль, Яшилкуль, Зоркуль; бассейн реки Маркансу, Аличур; окрестности Мургаб и стационар Чичекты.

В результате обработки материала (более 15 тыс. гербарных образцов) и с учётом литературных данных в составе бриофлоры Памира выявлено 202 вида мохообразных, относящихся к 86 родам 39 семействам. Выявленные виды являются представителями двух классов отдела мохообразных (*Bryophyta*): класс печёночники (*Hepaticopsida*), листовных мхов (*Bryopsida*). Класс *Hepaticopsida* включает два подкласса: *Marchantiidae* и *Jungermanniiidae*. Подкласс *Marchantiidae* содержит 10 видов, относящихся к 6 родам, 4 семействам. Семейство *Marchantiaceae* представлено 5 видами, *Grimaldiaceae* – 3, а семейства *Ricciaceae*, *Cleveaceae* содержат по одному виду. Подкласс *Jungermanniiidae* содержит 6 видов, 5 родов и 5 семейств. Семейство *Pelliaceae* включает 2 вида, а *Aneuraceae*, *Lophoziaceae*, *Ptilidiaceae*, *Scapaniaceae* – по одному виду.

Класс *Bryopsida* представлен двумя подклассами: сфагновых (*Sphagnidae*) и настоящих мхов (*Bryidae*). Подкласс сфагновых мхов включает 2 вида рода *Sphagnum* семейства *Sphagnaceae*. Подкласс настоящих мхов содержит 186 видов, 74 рода, 29 семейств и 6 форм. Во флоре настоящих мхов Памира по видовому

составу доминируют семейства *Pottiaceae* – 37 видов, *Bryaceae* – 25, *Amblystegiaceae* – 23, *Trichostomaceae* – 22, *Grimmiaceae* – 14, *Brachytheciaceae* – 7. Остальные 17 семейств представлены менее 5 видов каждое, в 16 из них по одному виду. Крупных родов мохообразных Памира 6: *Tortula* – 18 видов, *Bryum* – 17, *Drepanocladus* – 7, *Brachythecium* – 7, *Barbula* – 5, *Mnium* – 5. Остальные роды включают не более 4 видов. Более половины родов (50 из 86) мохообразных представлены одним видом, что характерно для бриофлоры всей Голарктики. Мохообразные Памира по флористическим районам распределяются следующим образом: Бартангский – 77 видов, Шугнанский – 150, Ваханский – 90 и Восточно-Памирский – 76. В результате наших исследований список мохообразных Памира пополнился 105 видами: из них печёночники – 16 и листовенные мхи – 89 видов. Впервые для Таджикистана выявлено 21 вид мохообразных, из них 18 – новые для бриофлоры Средней Азии. Наибольшее количество родов содержат семейства *Trichostomaceae* – 12 родов, *Pottiaceae* – 8, *Mniaceae* – 8, *Amblystegiaceae* – 9 (табл. 1).

Таблица 1

Число родов и видов в семействах мохообразных

Таксоны	Число			
	родов	%	видов	%
1	2	3	4	5
<i>HEPATICOPSIDA</i>				
<i>Marchantiidae</i>				
<i>Ricciaceae</i>	1	1,2	1	0,5
<i>Grimaldiaceae</i>	2	2,3	3	1,5
<i>Cleveaceae</i>	1	1,2	1	0,5
<i>Marchantiaceae</i>	2	2,3	5	2,5
<i>Jungermanniiidae</i>				
<i>Aneuraceae</i>	1	1,2	1	0,5
<i>Pelliaceae</i>	1	1,2	2	1,0
<i>Lophoziaceae</i>	1	1,2	1	0,5
<i>Ptilidiaceae</i>	1	1,2	1	0,5
<i>Scapaniaceae</i>	1	1,2	1	0,5
<i>BRYOPSIDA</i>				
<i>Sphagnidae</i>				
<i>Sphagnaceae</i>	1	1,2	2	1,0
<i>Bryidae</i>				
<i>Tetraphidaceae</i>	1	1,2	1	0,5
<i>Polytrichaceae</i>	1	1,2	3	1,5
<i>Ditrichaceae</i>	2	2,3	3	1,5

<i>Dicranaceae</i>	3	4,0	5	2,5
<i>Fissidentaceae</i>	1	1,2	4	2,0
<i>Encalyptaceae</i>	1	1,2	4	2,0
<i>Pottiaceae</i>	8	9,3	37	18,3
<i>Trichostomaceae</i>	12	14,0	22	10,8
<i>Cinclidotaceae</i>	1	1,2	1	0,5
<i>Grimmiaceae</i>	3	4,0	14	6,9
<i>Funariaceae</i>	2	2,3	4	2,0
<i>Splachnaceae</i>	2	2,3	3	1,5
<i>Bryaceae</i>	8	9,3	25	12,3
<i>Mniaceae</i>	1	1,2	5	2,5
<i>Aulacomniaceae</i>	1	1,2	1	0,5
<i>Meesiaceae</i>	1	1,2	1	0,5
<i>Bartramiaceae</i>	1	1,2	4	2,0
<i>Timmiaceae</i>	1	1,2	1	0,5
<i>Orthotrichaceae</i>	2	2,3	2	1,0
<i>Climaciaceae</i>	1	1,2	1	0,5
<i>Theliaceae</i>	1	1,2	2	1,0
<i>Leskeaceae</i>	1	1,2	1	0,5
<i>Thuidiaceae</i>	1	1,2	1	0,5
<i>Cratoneuraceae</i>	1	1,2	4	2,0
<i>Amblystegiaceae</i>	9	11,0	23	11,3
<i>Brachytheciaceae</i>	2	2,3	7	3,4
<i>Entodontaceae</i>	1	1,2	1	0,5
<i>Plagiotheciaceae</i>	1	1,2	1	0,5
<i>Hypnaceae</i>	2	2,3	3	1,5
	86	100,0	202	100,0

Во флоре мохообразных Памира наиболее обычны *Mannia rupestris*, *Pellia endiviifolia*, *Scapania cuspiduligera*, *Aneura pinguis*, *Leiocolea mamatkulovii*, *Distichium capillaceum*, *D. inclinatum*, *Oncophorus virens*, *Encalypta alpina*, *Pottia helmii*, *Desmatodon cernuus*, *D. laureri*, *Hymenostilium recurvirostre*, *Cratoneurum filicinum*, *Amblystegium varium*, *Drepanocladus exannulatus* и др. На Памире встречаются ряд редких видов, имеющих здесь свою южную границу ареала. Это *Sphagnum teres*, *S. fuscum*, *Polytrichum strictum*, *Aulacomnium palustre*, *Helodium blandowii*, *Calliergon cordifolium*. Из них особое место в ботанико-географическом отношении представляют сфагновые мхи, которые отмечены в дерновинке *Pleurozium schreberi* и среди болотных мхов. Этой находкой впервые подтверждается произрастание сфагновых мхов в горной Средней Азии [1].

Широко распространёнными видами для Памира являются *Marchantia alpestris*, *Preissia quadrata*, *Pottia heimii*, *Encalypta rhabdocarpa*, *Stegonia latifolia*, *Desmatodon cernuus*, *Tortula thianschanica*, *Bryum cernuum*, *Philonotis fontana*,

Cratoneurum commutatum, *Brachythecium mildeanum* и др. В долине р. Пяндж, в районе летовок Миёнаду ущ. Абхарв обнаружены лесные и болотные виды *Tetraphis pellucida*, *Polytrichum commune*, *Dicranum bonjeanii*, *D. polysetum*, *Climacium dendroides*, *Pleurozium schreberi*, *Ptilium crista-castrensis*, не встречающиеся в других районах Памиро-Алая [1].

В отличие от других высокогорных республик Средней Азии, на Памире встречается большое число среднеазиатских эндемиков. Это *Leiocolea mamatkulovii*, *Desmatodon altipes*, *Tortula submontana*, *Bryum cremocarpum*, *B. leptoglyphodon* var. *hygrophyllum*, *B. pamiricomucronatum*, *Indusiella thianschanica*, *Fissidens karataviensis*, *Tortula revolutifolia*, *T. thianschanica*, *T. raddei*, *T. transcaspica*, *T. grandiretis*, *Weissia papillosissima*, *Hydrogonium mamatkulovii*, *Semibarbula trachyphylla*, *Bryum pamirense* и др., которые являются типичными представителями высокогорного элемента. Эндемичный вид *Indusiella thianschanica*, кроме Средней Азии, найден в Дагестане, на Восточных Саянах и в Монголии, что свидетельствует о связи мохообразных высокогорий Средней Азии с мохообразными Сибири и Кавказа. Виды *Leiocolea mamatkulovii*, *Bryum cremocarpum*, *B. leptoglyphodon*, *B. pamirense* являются узколокализованными эндемиками Памира. Преобладающее большинство мохообразных, обнаруженных на Памире, являются представителями широко распространённых голарктических видов. Они встречаются в Евразии и Северной Америке. В составе мохообразных Памира широко встречаются монтанные, арктомонтанные и бореальные виды. В географическом отношении заметное место во флоре мохообразных Памира занимают эндемичные виды аридного элемента.

1. *Абрамова А.Л., Абрамов И.И.* Сфагновые мхи в горах Средней Азии // *Новости систематики низших растений*. – Л.: Наука, 1970. – 7. – С. 333-342.

НЕКОТОРЫЕ АСПЕКТЫ АНАЛИЗА ТАКСОНОМИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ БРИОФЛОРЫ СТЕПНОЙ ЗОНЫ

М.Ф. Бойко

Херсонский педагогический институт им. Н.К. Крупской

В составе бриофлоры степной зоны европейской части СССР выявлено 310 видов 114 родов 44 семейств 19 порядков 3 классов отдела *Bryophyta*. Набор таксонов (таксономический спектр) является одним из основных признаков флоры (бриофлоры). Такие количественные показатели, как число видов, родов, семейств во флоре [5, 6], а также число этих таксонов в составе более крупных таксонов, отражают флористическое богатство территории. Среди них общая численность видов является основным критерием богатства флоры. По этому показателю бриофлора степной зоны входит в ряд самых бедных бриофлор Палеарктики и сравнима только с южными бриофлорами, главным образом с бриофлорами аридных территорий: Крыма – 305, Малой Азии – 312 видов, Памиро-Алая – 320 видов и др. [2, 3]. Незначительное богатство видового состава можно считать одним из характерных признаков южнопалеарктических бриофлор (речь идёт о бриофлорах территорий, имеющих естественных физико-географические границы). В степной зоне выделяют долготные провинции: Причерноморскую (ПЧП), Нижнедонскую (НДП), Заволжскую (ЗП), Западно-среднекавказскую (ЗСП), а также широтные подзоны: разнотравно-типчаково-ковыльных степей (РТКс), типчаково-ковыльных степей (ТКс) и пустынных полынно-типчаково-ковыльных степей (Пс). Чтобы выразить специфичность бриофлоры, использовали показатели соотношения видов различных классов, подклассов и групп в данной бриофлоре.

1. Между числом видов класса *Hepaticopsida* и класса *Bryopsida*.

$$ПС_{П/М} = \frac{n_{Hep}}{n_{Bry}}, \text{ где: } П/М \text{ – печёночники/мхи; } n_{Hep} \text{ – число видов печёночников;}$$

n_{Bry} – число видов мхов.

В бриофлорах провинций прослеживается тенденция уменьшения относительной роли видов *Hepaticopsida* в направлении с запада на восток – от ПЧП к ЗП. Это связано с усилением континентальности климата, что не благоприятствует произрастанию печёночников. Значение $ПС_{П/М}$ в целом для степной зоны имеет примерно среднюю величину (1:8,7) среди аналогичных показателей для бриофлор составных частей степной зоны – провинций и подзон (от 1:7,5 до 1:10,8). На примере бриофлоры степной зоны и её составных частей можно убедиться в том, что $ПС_{П/М}$ бриофлоры большей территории имеет усреднённое, нивелирующее значение по сравнению с показателями провинциальных и подзональных бриофлор, входящих в данную бриофлору. Величина показателя $ПС_{П/М}$ изменяется в связи с ухудшением общеклиматических условий. В пределах степной зоны в направлении с запада на восток она уменьшается с 1:7,5 в ПЧП до 1:10,3 в НДП и до 1:10,8 в ЗП. В направлении же с севера на юг наблюдаются иные закономерности. В подзоне РТКс показатель равен 1:7,7, затем он уменьшается до 1:9,4 в подзоне ТКс, но далее – в подзоне Пс – он снова вырастает до 1:8,0. Это связано с тем, что в подзоне Пс доля печёночников возрастает за счёт аридных видов, доля же мхов уменьшается при общем уменьшении числа видов мохообразных.

2. Не менее важен показатель соотношения между числом видов подклассов сфагновых и бриевых мхов – *Sphagnidae* и *Bryidae*.

$$ПС_{с/бр} = \frac{n_{Sph}}{n_{Bry}}, \text{ где: } с/бр - \text{ сфагновые/бриевые мхи; } n_{Sph} - \text{ число видов}$$

сфагновых мхов; n_{Bry} – число видов бриевых мхов. Однако в степной зоне этот показатель не характеризует общие закономерности, а лишь только отражает локальные особенности распространения мохообразных.

3. Большое значение имеет показатель соотношения между числом видов верхоплодных и бокоплодных бриевых мхов.

$$ПС_{в/б} = \frac{n_{Ma}}{n_{Mp}}, \text{ где: } в/б - \text{ верхоплодные/бокоплодные мхи; } n_{Ma} - \text{ число видов}$$

верхоплодных мхов; n_{Mp} – число видов бокоплодных мхов. Для степной зоны $ПС_{в/б}$ равен величине 2,0:1. В провинциях его величина уменьшается по направлению с запада на восток. В ПЧП – 1,9:1, НДП – 1,6:1, ЗП – 1,3:1. Совершенно по-другому

изменяется этот показатель в подзонах степной зоны. Явно проступает тенденция усиления роли верхоплодных мхов в направлении север – юг: величина $ПС_{в/б}$ резко увеличивается с 1,6:1 в РТКс до 9,6:1 в Пс. То есть, с возрастанием аридности количество верхоплодных мхов резко увеличивается по сравнению с бокоплодными. Превышение количества верхоплодных мхов над бокоплодными – специфическая черта аридных (субаридных) бриофлор. Это одна из зональных особенностей бриофлоры степной зоны.

Для более полной характеристики бриофлоры в её структуре выделено и подвергнуто анализу 6 групп видов подкласса *Bryidae*, отличающихся строением перистома или коробочки в целом. За этими морфологическими группами, несомненно, стоят эколого-биологические, географические и, в конечном счёте, флорогенетические особенности мхов, так как строение спорофита более стабильно, консервативно [1], и поэтому отражает общие закономерности взаимодействия мхов с окружающей средой за более длительный период времени.

А). Показатель соотношения между количеством видов бескрышечковых (клеистокарпных, клейстоспорогонных) мхов (*Musci inoperculati*) и видов, коробочки которых открываются крышечками, оперкулятных мхов (*Musci operculati*) также может использоваться для характеристики бриофлоры.

$ПС_{бк/кр} = \frac{n_{Min}}{n_{Mor}}$, где: бк/кр – бескрышечковые/крышечковые; n_{Min} – число видов бескрышечковых, иноперкулятных мхов; n_{Mor} – число видов крышечковых, оперкулятных мхов. Для степной зоны $ПС_{бк/кр} = 1:20,6$. Группа бескрышечковых мхов более многочисленна в районах с кратким периодом вегетации в связи с тем, что вся энергия у мха уходит на продуцирование спор и её не хватает на образование высокоразвитого перистома или даже крышечки, у многих видов она только намечается. К этой группе относятся 12 видов (4,6%). Это преимущественно одно- или малолетние мхи степных ценозов из родов *Pleuridium*, *Pterygoneurum*, *Pottia*, *Acaulon*, *Weissia*, *Aphanoregma* – представители аридных семейств. Они являют собой «слепые» эволюционные линии в этих родах и семействах, возникли независимо и развивались параллельно на протяжении длительного времени в одинаковых условиях. Приход к одному и тому же результату в различных

систематических линиях свидетельствует о том, что эти процессы под воздействием сходных факторов (краткий вегетационный период с минимумом влаги) проходили одинаково. Видимо, данные виды мхов возникли в древних пустынных областях и в третичном периоде проникли в степную зону, где успешно существуют и ныне, преимущественно в коренных степных ценозах с преобладанием рыхлодерновинных злаков.

Б). Также много дополнительного материала даёт использование показателя соотношения между количеством видов бесперистомных (голоустьевых, гимностомных) мхов (*Musci gymnostomi*) и перистомных мхов (*Musci peristomi*).

$ПС_{бп/пр} = \frac{n_{Mgy}}{n_{Mpe}}$, где: бп/пр – бесперистомные/перистомные; n_{Mgy} – число видов бесперистомных мхов; n_{Mpe} – число видов перистомных мхов. Считается, что отсутствие перистома, как и отсутствие крышечки (в предыдущей группе мхов), связано с обитанием их в районах с неблагоприятными условиями – коротким вегетационным периодом и частыми перерывами благоприятных условий для роста. По этой причине в высокогорных и арктических условиях имеется много видов без перистома или бескрышечковых [4]. В степной зоне бесперистомных – 17 видов (6,5%). $ПС_{бп/пр} = 1:13,5$. Это – *Schistostega pennata*, виды *Encalypta*, *Pterygoneurum*, *Pottia*, *Weissia*, *Physcomitrium* и др. Преобладают одно- и многолетние мхи, у которых нет времени и достаточного количества питательных веществ для образования развитого перистома. Они в большинстве обитатели открытых засушливых пространств. Предположительно, проникновение их в степную зону (за исключением некоторых видов) можно датировать миоцен-плиоценом.

В). При анализе бриофлор можно использовать показатель соотношения между числом видов членистозубых (*Musci nematodontei*) и нечленистозубых мхов (*Musci arthrodontei*).

$ПС_{ч/нч} = \frac{n_{Mne}}{n_{Mar}}$, где: ч/нч – членистозубые/нечленистозубые; n_{Mne} – число видов членистозубых мхов; n_{Mar} – число видов нечленистозубых мхов. Наличие наиболее примитивных и самых древних мхов – членистозубых, особняком стоящих в системе мхов и являющихся завершёнными тупиковыми эволюционными

линиями, в бриофлоре придаёт ей определённую специфику. В степной зоне это представители порядков *Tetraphidales* и *Polytrichales*, которых насчитывается 11 видов (4,2%).

1. *Лазаренко А.С.* Матеріали до питання видоутворення у листяних мохів // Наукові записки Наук.-природознавчого музею АН УРСР. – 1957. – 6. – С. 3-17.
2. *Маматкулов У.К.* Лиственные мхи Памиро-Алая. Автореферат ... дисс. докт. биол. наук – К., 1982. – 50 с.
3. *Партика Л.Я.* Флористико-систематичний аналіз бриофлори Криму // Укр. ботан. журн. – 1990. – 47, 1. – С. 30-32.
4. *Савич-Любицкая Л.И.* Общая часть // Флора споровых растений СССР. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1954. – 3. – С. 15-134.
5. *Толмачёв А.И.* Введение в географию растений. – Л.: Изд-во Ленинград. ун-та, 1974. – 244 с.
6. *Шмидт В.М.* Математические методы в ботанике. – Л.: Изд-во Ленинград. ун-та, 1984. – 288 с.

О СФАГНОВЫХ МХАХ ПОЛУОСТРОВА КАМЧАТКА

М.С. Боч, Е.О. Кузьмина

Ботанический институт им. В.Л. Комарова АН СССР, Ленинград

Бриофлора полуострова Камчатка изучена пока недостаточно, и её общий список не составлен. Сфагновым мхам региона посвящён обстоятельный очерк Л.И. Савич [5], определивший сборы Камчатской экспедиции В.Л. Комарова в 1908-1909 гг. и небольшие сборы Красюков в 1928 г. В списке Л.И. Савич включены и сборы Е. Хультена – участника шведской экспедиции 1920-1922 г., работавшей на Камчатке. Определил эти сборы шведский бриолог Е. Мелин, установив 13 видов сфагновых мхов. Вместе с данными Е. Мелина, Л.И. Савич определила для полуострова 27 видов сфагновых мхов. Имевшийся в её распоряжении материал охватил в основном южную часть полуострова. Со времени экспедиции В.Л. Комарова прошёл большой срок, и поэтому, когда одному из авторов представилась возможность дважды посетить полуостров и собрать там гербарий сосудистых растений и мхов, большое внимание было уделено сфагновым мхам.

Камчатка относится к Охотско-Камчатской геоботанической провинции, растительность которой носит бореальный, таёжный характер. Формирование растительности регулярно нарушается вулканической деятельностью. С.С. Харкевич [6] на основе районов Е. Хультена выделяет на полуострове 5 флористических районов: Западный, Срединный, Центральный, Восточный и Южный. Мы считаем нужным выделить ещё и 6-й район – Северный, расположенный на перешейке, соединяющем Камчатку с материком. Западный район, примыкающий к Охотскому морю – террасированная, сильно заболоченная равнина. Леса из каменной берёзы приурочены в основном к долинам рек. Климат здесь наиболее суров по сравнению с другими районами полуострова. Срединный – гористый район с преобладанием кедрового стланика (*Pinus pumila*), ольховника (*Alnus kamtschatika*) и горных тундр. Центральный – таёжный остров, занимающий Камчатскую депрессию среди гор. Здесь много лугов и травяных болот. Восточный

район – вулканическое плато, здесь господствуют леса из камчатской лиственницы и каменной берёзы. Северный район представлен горными тундрами, зарослями кедрового стланика, лесами из каменной берёзы и сфагновыми болотами. По характеру растительности это лесотундра. Южный район отличается обилием знаменитого камчатского крупнотравья и лесами из каменной берёзы.

В основу данной статьи положены гербарий сфагновых мхов М.С. Боч, собранный во время геоботанических описаний в Северном районе (окрестности пос. Оссора) в 1981 и 1990 гг., в Южном – вокруг Авачинской бухты (окрестности пос. Елизово, Паратунка), в Западном – в междуречье рек Колпакова и Крутогорова, в Срединном – у пос. Коряки и Начики. Кроме того, были использованы сборы последних лет камчатского геоботаника О.А. Чернягиной, в основном из Западного и Восточного районов (Кроноцкий заповедник), а также из центра Срединного района (Эссо). Все определения мхов были выполнены Е.О. Кузьминой. Всего было просмотрено 235 образцов практически из всех флористических районов Камчатки. Помимо статьи Л.И. Савич, сведения о сфагновых мхах содержатся в очерках растительности болот Камчатки [2-4]. В наших сборах было обнаружено 24 вида мхов. Не найдены были редкие в коллекции Л.И. Савич *Sph. annulatum*, *Sph. platyphyllum* и *Sph. centrale*. Таким образом, через 80 лет после экспедиции В.Л. Комарова на Камчатке сохранился довольно стабильный состав мхов, и даже новые районы в северной части полуострова не дали дополнительных находок к старому списку, а лишь новые точки местообитания редких видов.

Флора сфагновых мхов беднее видами. Для сравнения укажем, что в Мшинском лесоболотном заказнике (Ленинградская область) площадью 60 тыс. га столько же видов сфагнов, как и на всей Камчатке. На Чукотском полуострове видовой состав сфагнов ещё более беден и включает 21 вид [1]. Интересна довольно частая встречаемость на севере и западе полуострова гипоарктического *Sph. lindbergii*. Экспедицией Комарова в Южном районе были встречены субарктические северный редкий вид *Sph. pulchrum* и таёжный *Sph. tenellum*. В наших находках они тоже имеются, но Северного и Западного районов соответственно. В составе сфагновой флоры нет северного *Sph. aongstroemii*,

сибирского вида *Sph. lenense*, что удивительно, т.к. он широко распространён на севере Сибири, в том числе на Чукотке. Отсутствуют здесь южный *Sph. palustre* и ряд субокеанических видов: *Sph. cuspidatum*, *Sph. imbricatum*, *Sph. subnitens*, *Sph. subfulvum*, которые встречаются в Прибалтике. Флора мхов по районам различна, что зависит не только от климатических условий, но и от степени заболоченности и характера болот, т.к. сфагновые мхи приурочены в основном к переходным и верховым болотам западного побережья и севера полуострова. На юге болот довольно много, но они преимущественно травяно-кустарниковые, и мхи на них нечасты. Пятна *Sph. girgensohnii* и *Sph. russowii* характерны для зарослей кедрового стланика в горах. В Западном районе отмечено 19 видов сфагновых мхов, из них редкими здесь являются *Sph. pulchrum*, *Sph. obtusum*, *Sph. fimbriatum*, *Sph. tenellum*, *Sph. contortum*, *Sph. magellanicum*. Северный район почти так же богат (17 видов). Здесь отмечен типичный субарктический спектр видов: *Sph. teres*, *Sph. squarrosom*, *Sph. warnstorffii*, *Sph. lindbergii*. Редкие виды – *Sph. majus*, *Sph. obtusum*. В Южном районе найдено всего 9 видов, а в Срединном – 6. Для Восточного района у нас было мало данных, но по материалам Л.И. Савич для него обнаружено 14 видов. Состав, обилие и встречаемость сфагновых мхов на Камчатке показаны в таблице. Интересно отметить, что со времени экспедиции В.Л. Комарова основная часть мхов сохранила свои позиции, а некоторые изменили. Так, *Sph. lindbergii* стал одним из активных видов во всех районах, где есть болота. Значительно увеличилась и встречаемость *Sph. balticum*.

Таблица

Состав флоры сфагновых мхов Камчатки

№№ пп	Районы Виды	Западный		Северный		Южный		Срединный		Восточный	
		I	II	I	II	I	II	I	II	I	II
1	<i>S. angustifolium</i> (Russ.) C.Jens.	P	Расс.	СП	Об	–	–	–	–	+	–
2	<i>S. balticum</i> (Russ.) C.Jens.	P	Расс.	Ч	Об	–	–	P	Расс.	+	–
3	<i>S. compactum</i> DC.	Ч	Об	P	Расс.	–	–	P	Расс.	+	–
4	<i>S. contortum</i> Schultz	УН	Расс.	–	–	–	–	–	–	–	–
5	<i>S. fallax</i> (Klinggr.) emend Isov.	СП	Расс.	–	–	–	–	–	–	–	–
6	<i>S. fimbriatum</i> Wils.	УН	Об	P	Расс.	P	Об	–	–	–	–

7	<i>S. flexuosum</i> Dozy et Molk.	–	–	УН	Расс.	–	–	–	–	–	–
8	<i>S. fuscum</i> (Schimp.) Klinggr.	Ч	Об	СП	Расс.	Р	Расс.	–	–	+	–
9	<i>S. girgensohnii</i> Russ.	УН	Расс.	Р	Расс.	–	–	Ч	Об	+	–
10	<i>S. lindbergii</i> Schpr.	Ч	Расс.	Ч	Об	Р	Расс.	–	–	+	–
11	<i>S. magellanicum</i> Brid.	УН	Расс.	–	–	УН	Расс.	–	–	–	–
12	<i>S. majus</i> (Russ.) C.Jens.	–	–	УН	Расс.	–	–	–	–	–	–
13	<i>S. nemoreum</i> Scop.	Р	Расс.	УН	Расс.	–	–	–	–	–	–
14	<i>S. obtusum</i> Warnst.	УН	Расс.	УН	Об	–	–	–	–	–	–
15	<i>S. papillosum</i> Lindb.	СП	Об	–	–	Ч	Об	–	–	+	–
16	<i>S. pulchrum</i> (Lindb.) Warnst.	УН	Расс.	–	–	–	–	–	–	–	–
17	<i>S. riparium</i> Aongstr.	Р	Об	Ч	Об	–	–	–	–	+	–
18	<i>S. rubellum</i> Wils.	СП	Расс.	Ч	Расс.	–	–	–	–	+	–
19	<i>S. russowii</i> Warnst.	СП	Расс.	Ч	Расс.	–	–	СП	Расс.	–	–
20	<i>S. squarrosum</i> Crome	–	–	Ч	Расс.	Р	Расс.	–	–	+	–
21	<i>S. subsecundum</i> Nees	–	–	–	–	Ч	Об	–	–	+	–
22	<i>S. tenellum</i> (Brid.) Pers.	УН	Расс.	–	–	–	–	–	–	–	–
23	<i>S. teres</i> (Schimp.) Aongstr.	–	–	Ч	Расс.	Р	Расс.	Р	Расс.	Ч	–
24	<i>S. warnstorffii</i> Russ.	Р	Об	Ч	Об	Ч	Об	Р	Расс.	Ч	–
25	<i>S. annulatum</i> Lindb.	–	–	–	–	–	–	–	–	УН	–
26	<i>S. centrale</i> C.Jens.	–	–	–	–	УН	–	–	–	–	–
27	<i>S. platyphyllum</i> (Lindb.) Warnst.	УН	–	–	–	УН	–	–	–	–	–

Примечание к таблице (таблица составлена по данным авторов и О.А. Чернягиной; Восточный район – по данным Л.И. Савич): I – Встречаемость: УН – уникальная (1-2 раза), Р – редкая, СП – спорадическая, Ч – частая; II – Численность: Е – единичная, Расс. – рассеянная, Об – обильная. Виды № 25-27 имеются в списке Л.И. Савич, нами не обнаружены.

1. *Афони́на О.М.* Список листостебельных мхов Чукотского полуострова // Проблемы бриологии в СССР. – Л.: Наука, 1989. – С. 5-29.
2. *Любимова Е.Л.* Некоторые данные о болотах западного побережья Камчатки // Камчатский сборник. – М.–Л., 1940. – 1. – С. 157-225.
3. *Нейштадт М.И.* Торфяные болота западной Камчатки // Тр. Центр. торф. опыт. ст. НКЗ РСФСР. – 1936. – 1. – С. 31-46.
4. *Нейштадт М.И., Короткина М.Я.* Торфяные болота юго-восточной Камчатки Тр. Центр. торф. опыт. ст. НКЗ РСФСР. – 1936. – 1. – С. 7-30.
5. *Савич Л.И.* Флора торфяных мхов Камчатки. – Л.: Наука. – 1932. – С. 415-484.

6. Харкевич С.С. Введение // Определитель сосудистых растений Камчатской области. – М.: Наука, 1981. – С. 3-18.
7. Melin E. Some information to the *Sphagnum*-Flora of Kamchatka: Researches of the Swedish Kamchatka-Expedition 1920-1921 // The Bryologist. – 1924. – 17. – P. 88-90.

БИОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ БРИОФЛОРЫ ЦЕНТРАЛЬНОЙ ЧАСТИ ЮЖНОЙ СИБИРИ

А.Н. Васильев

Государственный педагогический институт, г. Красноярск

Во флористическом списке изучаемого региона, составленном по нашим исследованиям и литературным источникам [1-10], отмечено наличие у мхов спорогонов и разнообразных специализированных органов вегетативного размножения. На основе этого списка проделан биологический анализ бриофлоры центральной части Южной Сибири для выявления соотношения генеративного и вегетативного размножения мхов и способов размножения отдельных видов.

Бриофлора исследуемого района состоит из двух классов: печёночные мхи и листостебельные. Класс антоцеротовые отсутствует.

Печёночных мхов насчитывается 140 видов, из них 19 или 13,5% имеют слоевищные формы гаметофита. Листостебельных мхов выявлено 483 вида, из них верхплодных отмечено 304 или 63%, бокоплодных – 179. Видов с многолетней протонемой выявлено два: собранный дважды *Vuxbaumia aphylla* Hedw. и – однажды *B. minakatae* Oka.

Среди печёночников спороносными оказались 7 видов надпорядка *Jungermanniana* и один – надпорядка *Marchantiana* или 5,7% от числа выявленных печёночных мхов. У листостебельных мхов со спорогонами отмечено 230 видов или 48% от всего их числа. Среди верхплодных мхов спорогоны выявлены у 172 видов или почти 75% от числа спороносящих мхов, среди бокоплодных – у 58 видов.

Обильным спороношением у печёночных мхов обладают лишь 2 вида – *Ptilidium pulcherrimum* (Web.) Hampe, обитающий, в основном, на гниющем колоднике, и *Marchantia polymorpha* L., растущий, преимущественно, на обнажённой почве. Довольно часто периантии встречаются у *Porella platyphylla* (L.) Pfeiff., произрастающего на скально-каменистых субстратах. У остальных спороносящих видов – *Barbilophozia barbata* (Schreb.) Loeske, *Blepharostoma*

trichophyllum (L.) Dum., *Cephalozia bicuspidata* (L.) Dum., *Chiloscyphus pallescens* (Hoffm.) Dum., *Massularia incisa* (Schrad.) Schljak. периантии отмечались 1-2 раза. Все эти печёночники являются широко распространёнными на территории региона.

У листостебельных мхов самым представительным спороносящим семейством является *Dicranaceae*, насчитывающее 32 вида. Это семейство и по количеству входящих в него видов занимает первое место в спектре семейств региона. Другие крупные спороносящие семейства: *Bryaceae* (23 вида), *Grimmiaceae* (17), *Brachytheciaceae*, *Polytrichaceae* и *Trichostomaceae* (по 12 видов), *Splachnaceae* (10), *Orthotrichaceae* и *Seligeriaceae* (по 8), *Mniaceae* (7).

Из часто встречающихся видов с постоянным спороношением на территории области отмечены следующие виды: *Ceratodon purpureus* (Hedw.) Brid., *Funaria hygrometrica* Hedw., *Leptobryum pyriforme* (Hedw.) Wils., *Plagiothecium denticulatum* (Hedw.) B.S.G., *P. laetum* B.S.G., произрастающие на обнажённых субстратах; *Distichium capillaceum* (Hedw.) B.S.G., *Orthotrichum anomalum* Hedw. и *O. rupestre* Schleich. ex Schwaegr. – на мелкозёмистой поверхности скал и в их расщелинах; *Tetraphis pellucida* Hedw. на гниющем колоднике; *Orthotrichum speciosum* Nees и *Pylaisiella polyantha* (Hedw.) Grout – на стволах деревьев. Многие редкие виды также растут со спорогонами, но обитают в основном на скально-каменистых субстратах – *Arctoa fulvella* (Dicks.) B.S.G., *Indusiella thianschanica* Broth. et C. Muell., *Seligeria brevifolia* (Lindb.) Lindb.

Определённый интерес представляет специализированное вегетативное размножение у мхов. Среди печёночников наличие специализированных органов отмечено у 36 видов или 26,2% от всего числа печёночных мхов. У листостебельных мхов они обнаружены у 18 видов или 3,7%. Таким образом, в исследуемом регионе у печёночных мхов специализированное вегетативное размножение выше, чем у листостебельных, в 7 раз.

Разнообразные специализированные органы вегетативного размножения отмечены у следующих видов: выводковые тела у слоевищных мхов: *Blasia pusilla* L. и *Marchantia polymorpha*, листостебельных – *Brothera leana* (Sull.) C. Muell., *Coscinodon cribrosus* (Hedw.) Spruce., *Gyroweisia tenuis* var. *badia* Limpr.,

Leptodontium styriacum (Jur.) Limpr., *Nycholmiella obtusifolia* (Brid.) Holmen et Warncke, *Tetraphis pellucida*, *Zygodon conoideus* (Dicks.) Hook. et Tayl., выводковые нити у *Encalypta streptocarpa* Hedw., выводковые почки у 32 видов печёночных мхов, в том числе у многих видов родов *Lophozia*, *Scapania*, *Tritomaria* и у листовенного *Bryum argenteum* Hedw. Флагеллы выявлены у печёночника *Sphenolobus saxicola* (Schrad.) Steph., а также у *Leucodon sciuroides* (Hedw.) Schwaegr. (однажды), *Orthodicranum flagellare* (Hedw.) Loeske и *Tetraplodon urceolatus* Br. et Sch. У *Forsstroemia trichomitria* (Hedw.) Lindb. наблюдаются длинные флагелловидно утончённые стебли. К другим, менее специализированным органам вегетативного размножения относятся ломкие стебли у *Ditrichum flexicaule* (Schwaegr.) Hampe и *Plagiothecium cavifolium* (Brid.) Iwats., ломкие листья у *Dicranum fragilifolium* Lindb., *Oxystegus cylindricus* (Bruch.) Hilp. и *Tortella fragilis* (Hook. et Wils.) Limpr., выводковые и промежуточные – легко опадающие – у печёночника *Frullania bolanderi* Aust. и *Aulacomnium palustre* (Hedw.) Schwaegr., *Cephalocladium enerve* (Broth.) A. Abr. et J. Abr.

Выводы: 1. Для печёночных мхов характерно вегетативное размножение с преобладанием специализированных образований в виде выводковых почек. 2. У листостебельных мхов половое и вегетативное размножение развито в одинаковой степени. 3. Специализированное вегетативное размножение разнообразнее у листостебельных мхов, чем у печёночных.

1. Бардунов Л.В. Листостебельные мхи Восточного Саяна. – М.-Л.: Наука, 1965. – 160 с.
2. Бардунов Л.В. Определитель листостебельных мхов Центральной Сибири. – М.-Л.: Наука, 1969. – 329 с.
3. Бардунов Л.В. Листостебельные мхи Алтая и Саян. – Новосибирск: Наука, 1974. – 167 с.
4. Бачуріна Г.Ф. До бріофлори басейну р. Єнісею (Красноярський край) // Журн. Ін-ту ботан. АН УРСР. – 1939. – 21 (31). – С. 81-116.
5. Бротерус В.Ф. Мхи Азиатской России // Тр. Бот. сада АН СССР. – 1931. – 13, 2. – С. 273-277.

6. *Бротерус В.Ф., Савич Л.И.* Список мхов, собранных А.А. Еленкиным в 1902 г. в Саянских горах и в Монголии // Изв. Бот. сада АН СССР. – 1932, 30, 1-2. – С. 81-96.
7. *Федченко Б.А.* Флора Азиатской России. Вып. 4. Мхи. Ч. 1 – Петроград: Тип. А.Э. Коллинс, 1914. – 78 с.
8. *Федченко Б.А.* Флора Азиатской России. Вып. 13. Мхи (*Bryales*). Ч. 2 – Петроград: Тип. М.П. Фроловой, 1918. – С. 81-182.
9. *Kaalaas B.* Einige Bryophyten aus dem südlichsten Sibirien und dem Urjankailande // Det. Kongel. Norske Vidensk. Selsk. Skrift. – 1918. – 2. – S. 1-13.
10. *Lindberg S.O., Arnell H.W.* Musci Asiae borealis // Kongliga Svenska vetenskaps-akademiens handlingar. – 1890. – 23, 10. – S. 1-163.

БРИОФЛОРА ЛЕСОПАРКОВОЙ ЗОНЫ Г. КИЕВА И ЕЁ ИЗМЕНЕНИЕ ЗА ПОСЛЕДНИЕ 100 ЛЕТ

В.М. Вирченко

Институт ботаники им. Н.Г. Холодного АН УССР, Киев

В состав лесопарковой зоны Киева входят Дарницкое, Святошинское, Конча-Засповское лесопарковые хозяйства, городские парки, другие зелёные насаждения общей площадью свыше 40 тыс. га. Её территория расположена на стыке Полесья и Лесостепи, что обуславливает разнообразие форм рельефа, почв и растительности в данном районе. Для полесской части зоны (Дарницкий, Святошинский, частично Конча-Засповский лесопарки) характерны сосновые и дубово-сосновые леса. Ранее здесь были распространены эвтрофные и мезотрофные болота, которые сейчас почти все трансформированы. Для лесостепной части зоны (Голосеевский лес, урочища Феофания, Лысая гора и др.) свойственны грабовые и грабово-дубовые леса.

Первые опубликованные сведения о бриофлоре лесопарковой зоны Киева находим в работе В. Монтрезора [9], где указывается всего 7 обычных видов. Крупной сводкой по бриофлоре г. Киева, не утратившей своё значение и в наше время, явилась статья А. Покровского [10]. В ней для лесопарковой зоны приводятся 108 видов мохообразных, из них 2 вида – антоцеротовые, 20 – печёночники и 86 видов – листовенные мхи. После А. Покровского изучением мхов данного района некоторое время почти никто не занимался. Только вместе с созданием Академии наук Украины в 1919 г. в окрестностях Киева, как и в республике в целом, начинают проводиться бриологические исследования. Сначала они осуществлялись А.В. Фоминым, Д.К. Зеровым, А.С. Лазаренко. Так, Д.К. Зеровым [4] был детально изучен видовой состав сфагновых мхов окрестностей Киева. Ряд новых и редких для лесопарковой зоны мхов указываются в публикациях А.С. Лазаренко [7, 8]. В послевоенное время бриофлору окрестностей Рыбного озера изучала Н.А. Щёкина. К сожалению, основные результаты её работы не были опубликованы. Начиная с 70-х годов появляются

статьи М.Ф. Бойко, Л.Я. Партыки, а также А.Ф. Бачуриной и других исследователей о бриофлоре лесопарковой зоны г. Киева. Ими были изучены мохообразные Дарницкого лесопарка, Лысой горы, широколиственных лесов г. Киева и некоторых других объектов. Со второй половины 80-х годов эти исследования были продолжены нами. В целом, до наших исследований бриофлора лесопарковой зоны Киева включала немногим более 200 видов. В систематическом отношении наиболее хорошо изученными оказались печёночники и сфагновые мхи, а в территориальном – Дарницкий лесопарк.

В результате обобщения литературных сведений, а также гербарных и оригинальных данных, установлен видовой состав мохообразных исследованного района. За всю историю изучения бриофлоры лесопарковой зоны г. Киева здесь отмечали 241 вид, из них 2 вида – антоцеротовые, 44 – печёночники и 194 вида – листовенные мхи. В наших сборах 1986-90 гг. определены 159 видов, из которых 23 являются новыми для обследованного района. Среди последних 12 видов – новые для Украинского Полесья: *Riccia rhenana* Lorb., *Dicranum tauricum* Sap.¹, *Cynodontium polycarpon* (Hedw.) Schimp., *Acaulon triquetrum* (Spruce) C. Müll., *Pohlia wahlenbergii* (Web. et Mohr) Andr., *Bryum ruderale* Grundw. et Nyh., *B. violaceum* Grundw. et Nyh., *B. klinggraeffii* Schimp., *B. subapiculatum* Hampe, *B. rubens* Mitt., *Orthotrichum diaphanum* Brid., *Hypnum pratense* (Rabenh.) W. Koch ex Hartm. При этом *H. pratense* является также первой находкой для равнинной части УССР.

Под общим понятием «изменение бриофлоры» здесь мы понимаем следующее: изменение видового состава мохообразных в сторону сокращения или увеличения; изменение количества местонахождений того или иного вида; изменение массовости произрастания определённого вида в пределах одного местонахождения; изменение экологии и жизненности видов. Вполне естественно, что во многих случаях эти вычлененные «направления» изменения бриофлоры сопряжены между собой. При исследовании лесопарковой зоны г. Киева нами не обнаружены повторно 82 вида. Часть из них ещё могут быть найдены тут, но часть

¹ Указание этого вида для окрестностей Киева во «Флоре мхов УССР» (1987) базируется на неправильном определении *Dicranum viride* (Sull. et Lesq.) Lindb.

– уже исчезнувшие с этой территории. Среди последних преобладают виды гело- и гигрофильного ряда, что связано с мелиорацией болот в окрестностях Киева. Так, исчезнувшими мы считаем более 20 видов: *Paludella squarrosa* (Hedw.) Brid., *Meesia longiseta* Hedw., *M. triquetra* (Richter) Ångstr., *Campylium stellatum* (Hedw.) J. Lange et C. Jens., *Homalothecium nitens* (Hedw.) Robins., ряд видов *Calliergon* (Sull.) Kindb., *Drepanocladus* (C. Müll.) G.Roth, *Sphagnum* L., *Splachnum ampullaceum* Hedw., *Fontinalis antipyretica* Hedw. и др. Следует отметить, что в последние десятилетия в окрестностях Киева не отмечались повторно также многие цветковые растения – обитатели болот. Это росянки, шейхцерия болотная, ивы лапландская и черничная, ряд осок и орхидей [1].

Наряду с обеднением бриофлоры лесопарковой зоны г. Киева имеет место и её обогащение за счёт заносных видов. Заносными, в первую очередь, следует считать те мхи, которые встречаются в районе исследований только на субстратах антропогенного происхождения. В окрестностях Киева отсутствуют естественные обнажения каменистых пород, поэтому произрастающие на дзотах времён второй мировой войны облигатные эпилиты *Schistidium apocarpum* (Hedw.) B. et S., *Grimmia pulvinata* (Hedw.) Sm. и *Orthotrichum anomalum* Hedw. являются здесь заносными. О заносе мхов можно говорить и в том случае, когда вид известен из 1-2 пунктов, но растёт в таких местах, которые представлены в исследуемом регионе значительно шире, чем сами эти виды [5]. Особенно это убедительно, когда ближайшие находки таких видов удалены на значительное расстояние. На территории Дарницкого лесопарка нами обнаружены два вида, которые, вероятно, занесены сюда недавно – *Cynodontium polycarpon* и *Riccia rhenana*. Первый вид, являясь в общем эпилитом, собран на основаниях стволов берёз в сосновом лесу. Ближайшее местонахождение этого вида – в Винницкой обл., а основное распространение в СССР он имеет в Карпатах. Второй вид произрастал на влажном иле в ольшанике вместе с *Riccia fluitans* L. emend Lorb. Ближайшая его находка в республике известна из Черкасской обл. [3].

Количество сокративших своё распространение видов мхов в лесопарковой зоне г. Киева почти в два раза больше, чем исчезнувших. Во-первых, это 14 видов сфагнов, бриевые мхи *Dicranum bonjeanii* De Not., *Helodium blandowii* (Web. et

Mohr) Warnst., *Drepanocladus fluitans* (Hedw.) Warnst. Особенно следует обратить внимание на массовое исчезновение сфагновых мхов из окрестностей Киева. В 20-е годы в Дарницком лесопарке, в районе Святошино сплошные покровы на болотах образовывали *Sphagnum recurvum* P.Beauv., *S. subsecundum* Nees, *S. teres* (Schimp.) Ångstr., частично *S. magellanicum* Brid. В настоящее время эти виды исчезли с территории Дарницкого лесопарка, а в Святошинском лесопарке потеряли свою доминирующую роль и сохраняются лишь в наиболее отдалённых от Киева участках. У ряда мхов, наряду с сокращением распространения, понизилась жизнеспособность. Так, *Helodium blandowii* раньше произрастал в трёх местах лесопарковой зоны, достигал 10 см. в высоту и встречался с коробочками. Теперь же он растёт только на Романовском болоте, достигает 4-5 см. в высоту и встречается в стерильном состоянии. Во-вторых, также сократили распространение многие лесные мохообразные. Это компоненты хвойных (*Leucobryum glaucum* (Hedw.) Ångstr., *Ptilium crista-castrensis* (Hedw.) De Not., *Rhytidiadelphus triquetrus* (Hedw.) Warnst.) и широколиственных лесов – *Plagiochila porelloides* (Torrey ex Nees) Lindenb., *Frullania dilatata* (L.) Dum., *Porella platyphylla* (L.) Pfeiff., *Leucodon sciuroides* (Hedw.) Schwaegr., *Anomodon viticulosus* (Hedw.) Hook. et Tayl., *Mnium stellare* Hedw. и др. Если в первом случае причиной сокращения распространения видов является обезвоживание и преобразование экотопов, то во втором – комплекс причин (рубки, рекреация, загрязнение воздуха).

Несколько десятков видов мхов, напротив, расширяют своё распространение в исследованном районе. Среди болотных видов это *Marchantia polymorpha* L., *Climacium dendroides* (Hedw.) Web. et Mohr, в меньшей степени *Aulacomnium palustre* (Hedw.) Schwaegr. В сосновых лесах на нарушенной почве массово встречаются *Ceratodon purpureus* (Hedw.) Brid., *Polytrichum piliferum* Hedw., *P. juniperinum* Hedw. В лиственных лесах обычны *Pohlia nutans* (Hedw.) Lindb., *Plagiomnium cuspidatum* (Hedw.) T. Kop., *Bryum flaccidum* Brid., *Platygyrium repens* (Brid.) V.S.G., *Pylaisia polyantha* (Hedw.) Schimp. и др.

Таким образом, за последние 100 лет бриофлора лесопарковой зоны г. Киева претерпела значительные изменения. Более 20 видов бриофитов (8,6%) уже исчезли с исследованной территории, а 37 видов (15,5%) – сократили своё

распространение. Генеральным направлением динамики бриофлоры является её мезофитизация в результате уничтожения и трансформации переувлажнённых экотопов. Процесс обогащения бриофлоры заносными видами во многом случаен и идёт гораздо медленнее, чем процесс её обеднения.

1. *Андриенко Т.М.* Изменение флоры болот УССР под влиянием мелиорации // Изменение растительности и флоры болот УССР под влиянием мелиорации. – К.: Наук. думка, 1982. – С. 49-97.
2. *Бачурина Г.Ф., Мельничук В.М.* Флора мохів Української РСР. Т. 1. – К.: Наук. думка, 1987. – 180 с.
3. *Вірченко В.М., Болюх В.О.* Рідкісні для рівнинної частини УРСР мохоподібні // Укр. ботан. журн. – 1989. – С. 71-76.
4. *Зеров Д.К.* Торфові мохи околиць м. Києва // Наук. зап. Київ. наук.-дослід. кафедри. – 1924. – 2. – С. 106-120.
5. *Игнатов М.С., Игнатова Е.А.* Материалы к познанию бриофлоры Московской области // Флористические исследования в Московской области. – М.: Наука, 1990. – С. 121-187.
6. *Покровский А.* Материалы для флоры мхов окрестностей Киева // Универ. изв. – 1892. – 7. – С. 45-60.
7. *Лазаренко А.С.* Матеріали до флори листяних мохів України // Вісн. Київ. ботан. саду. – 1925. – 3. – С. 22-27.
8. *Лазаренко А.С.* Нові мохи для флори України // Укр. ботан. журн. – 1926. – 3. – С. 11-15.
9. *Монтрезор В.* Обзорение растений, входящих в состав флоры губерний Киевского учебного округа: Киевской, Волынской, Черниговской и Полтавской // Зап. Киев. об-ва естествоиспыт. – 1886. – 7, 1. – С. 1-145.

МАТЕРИАЛЫ К БРИОФЛОРЕ КАМЧАТКИ (ЗЕЛЁНЫЕ МХИ)

Г.В. Вьюнова

Ботанический институт им. В.Л. Комарова АН СССР, Ленинград

История изучения флоры мхов п-ова Камчатки насчитывает более 150 лет. Первая публикация 1811 г. принадлежит шведскому ботанику Г. Валенбергу (G. Wahlenberg). Затем, уже в нашем веке появилась работа Е. Мелина [4], посвящённая сфагновым мхам, работа Х.В. Арнелля [3], посвящённая печёночным мхам и работа Х. Меллера [5] – зелёным мхам. Две работы опубликованы Л.И. Савич: о сфагновых и некоторых семействах зелёных мхов [1, 2]. Все накопленные материалы по печёночным и зелёным мхам Камчатки проанализированы и дополнены в работе Персона [6]. Всего известно около 180 видов.

Обработка коллекции мхов с Камчатки, собранных в последнее время М.С. Боч и О.А. Чернягиной, показала неполноту имеющихся сведений. Более 30 видов впервые отмечены для территории Камчатки.

Сборами были охвачены следующие пункты: I – Северная Камчатка, окр. пос. Оссора. Горные тундры, заросли кедрового стланика и каменной берёзы, сфагновые болота. Сборы М.С. Боч, 1981, 1990 гг. II – Западная Камчатка, Соболевский р-он, ЮВ пос. Крутогоровский, междуречье рек Колпакова и Крутогорова. Открытые пространства, кочкарнокустарниковые тундры и болота. Сборы О.А. Чернягиной, 1989 г. и М.С. Боч 1990 г. III – Срединный хр., в центре полуострова, 15 км ВЮВ горы Алней, высота около 500 м. над уровнем моря, Верхнекиреунские горячие источники. Склоны плато и глинистые площадки около выхода термальных вод. Сборы О.А. Чернягиной, 1989 г. IV – Срединный район, окр. пос. Начики. Заросли кедрового стланика и ольховника, горные тундры. Сборы М.С. Боч, 1990 г. V – Южная Камчатка, вокруг Аначинской бухты, окр. пос. Елизово и Паратунка. Обилие камчатского крупнотравья, леса из каменной берёзы. Сборы М.С. Боч, 1990 г.

Приводим полный список определённых видов. Новые для территории Камчатки помечены звёздочками.

Список видов мхов, определённых автором из указанных пунктов

Виды	Пункты сбора				
	I	II	III	IV	V
<i>Polytrichum alpinum</i> Hedw.	–	+	+	–	–
<i>P. commune</i> Hedw.	+	+	–	–	–
<i>P. jensenii</i> Hag.	–	+	+	–	–
<i>P. juniperinum</i> Hedw.	+	+	+	–	–
<i>P. strictum</i> Brid	+	+	–	–	–
<i>Pogonatum capillare</i> (Richs.) Brid.	–	+	–	–	–
<i>Oligotrichum parallelum</i> (Mitt.) Kindb.	–	–	+	–	–
<i>Ditrichum flexicaule</i> (Schwaegr.) Hampe	+	–	–	–	–
<i>D. heteromallum</i> (Hedw.) Britt.	–	+	–	–	–
* <i>Saelania glaucescens</i> (Hedw.) Broth.	–	–	+	–	–
<i>Ceratodon purpureus</i> (Hedw.) Brid.	–	–	+	–	–
<i>Distichium capillaceum</i> (Hedw.) B.S.G.	–	–	+	–	–
<i>Dicranella cerviculata</i> (Hedw.) Schimp.	–	+	–	–	–
* <i>D. heteromalla</i> (Hedw.) Schimp.	–	+	+	–	–
* <i>D. subulata</i> (Hedw.) Schimp.	–	–	–	–	–
<i>Oncophorus wahlenbergii</i> Brid.	+	–	–	–	–
* <i>Dicranoweisia crispula</i> (Hedw.) Milde	–	–	+	–	–
* <i>Dicranum angustum</i> Lindb.	+	–	–	–	–
<i>D. bergeri</i> Bland.	–	+	–	–	–
* <i>D. bonjeanii</i> De Not.	–	–	+	–	–
<i>D. congestum</i> (Brid.) Husn.	+	–	–	–	–
<i>D. elongatum</i> Schleich. ex Schwaegr.	+	+	–	–	–
* <i>D. leioneuron</i> Kindb.	–	–	+	–	–
<i>D. majus</i> Turn.	+	–	+	–	–
<i>D. muehlenbeckii</i> B.S.G.	–	–	+	–	–
<i>D. polysetum</i> Sw.	–	–	+	–	–
<i>D. spadiceum</i> Zett.	+	+	–	–	–
<i>Orthodicranum montanum</i> (Hedw.) Loeske	–	–	+	–	–
<i>Paraleucobryum longifolium</i> (Hedw.) Loeske	–	–	+	–	–
<i>Kiaeria</i> sp.	–	–	–	–	–
* <i>Encalypta brevicollis</i> (B.S.G.) Aongstr.	–	–	+	–	–
* <i>Tortula ruralis</i> (Hedw.) Gaertn.	–	–	+	–	–
* <i>Tortella tortuosa</i> (Hedw.) Limpr.	–	–	+	–	–
<i>Barbula</i> sp.	–	–	+	–	–
* <i>Grimmia ovalis</i> (Hedw.) Lindb.	–	–	+	–	–
* <i>Schistidium apocarpum</i> (Hedw.) B.S.G.	–	–	+	–	–
<i>Racomitrium canescens</i> (Hedw.) Brid.	–	–	+	–	–
* <i>R. fasciculare</i> (Hedw.) Brid.	–	–	+	–	–
* <i>R. heterostichum</i> (Hedw.) Brid.	–	–	+	–	–
* <i>R. microcarpum</i> (Hedw.) Brid.	–	–	–	–	–
<i>Tetraplodon mnioides</i> (Hedw.) B.S.G.	–	+	–	–	–
<i>Pohlia cruda</i> (Hedw.) Lindb.	–	–	+	–	–
<i>P. nutans</i> (Hedw.) Lindb.	–	+	+	–	–
<i>P. sp.</i>	–	+	+	–	–
<i>Mniobryum wahlenbergii</i> (Web. et Mohr) Jenn.	–	–	–	–	–
<i>Bryum argenteum</i> Hedw.	–	–	+	–	–

<i>B. pseudotriquetrum</i> (Hedw.) Gaertn. et al.	-	-	+	-	-
* <i>B. veronense</i> De Not.	-	-	+	-	-
<i>B. sp.</i>	-	-	+	-	-
<i>Rhodobryum roseum</i> (Hedw.) Limpr.	-	-	+	-	-
<i>Mnium medium</i> B.S.G.	-	-	+	-	-
<i>Mnium nudum</i> Britt. et Williams	-	-	+	-	-
<i>Mnium rugicum</i> Brid.	-	-	+	-	-
<i>Mnium spinosum</i> (Voit.) Schwaegr.	-	-	+	-	-
<i>Mnium trichomanes</i> Mitt.	-	-	+	-	-
* <i>Aulacomnium acuminatum</i> (Lindb. et Arn.) Par.	+	-	-	-	+
<i>A. palustre</i> (Hedw.) Schwaegr.	+	+	+	-	-
<i>Paludella squarrosa</i> (Hedw.) Brid.	+	-	+	+	-
<i>Meesia triquetra</i> (Richter) Aongstr.	-	-	-	+	-
* <i>Bartramia ithyphylla</i> Brid.	-	-	+	-	-
* <i>B. pomiformis</i> Hedw.	-	-	+	-	-
<i>Philonotis fontana</i> (Hedw.) Brid.	-	-	+	+	-
<i>Ph. sp.</i>	-	-	-	-	-
<i>Timmia sp.</i>	-	-	+	-	-
* <i>Orthotrichum speciosum</i> Nees.	-	-	+	-	-
* <i>Fontinalis antipyretica</i> var. <i>gracilis</i> (Lindb.) Schimp.	-	+	-	-	-
<i>Climacium dendroides</i> (Hedw.) Web. et Mohr	-	-	+	-	-
* <i>Myurella julacea</i> (Schwaegr.) B.S.G.	-	-	+	-	-
* <i>Leskeella nervosa</i> (Brid.) Loeske	-	-	+	-	-
* <i>Lescuraea atrovirens</i> Mönk.	-	-	+	-	-
* <i>L. mutabilis</i> (Brid.) Lindb.	-	-	+	-	-
* <i>Heterocladium dimorphum</i> (Brid.) B.S.G.	-	-	+	-	-
* <i>Anomodon rostratus</i> (Hedw.) Schimp.	-	-	+	-	-
* <i>Thuidium philibertii</i> Limpr.	-	-	+	-	-
* <i>Abietinella abietina</i> (Hedw.) Fleisch.	-	-	+	-	-
<i>Helodium blandowii</i> (Web. et Mohr) Warnst.	+	+	+	-	+
<i>Cratoneurum decipiens</i> (De Not.) Loeske	-	-	+	-	-
<i>Campylium chrysophyllum</i> (Brid.) J. Lange	-	-	+	-	-
<i>C. stellatum</i> (Hedw.) C. Jens.	-	-	-	+	+
<i>Leptodictyum riparium</i> (Hedw.) Warnst.	+	-	-	-	-
<i>Amblystegium serpens</i> (Hedw.) B.S.G.	-	-	+	-	-
* <i>A. varium</i> (Hedw.) Lindb.	-	-	+	-	-
* <i>Drepanocladus badius</i> (Hartm.) Roth.	-	-	-	-	+
<i>D. aduncus</i> (Hedw.) Mönk.	-	-	+	-	-
* <i>D. exannulatus</i> (B.S.G.) Warnst.	+	-	-	-	+
<i>D. fluitans</i> (Hedw.) Warnst.	+	-	-	-	-
<i>D. intermedius</i> (Lindb.) Warnst.	+	-	-	-	+
* <i>D. lycopodioides</i> (Schwaegr.) Warnst.	+	-	-	-	-
* <i>D. revolvens</i> (Sw.) Warnst.	-	-	-	+	+
<i>D. uncinatus</i> (Hedw.) Warnst.	+	-	+	-	-
<i>Scorpidium scorpioides</i> (Hedw.) Limpr.	+	-	-	-	+
* <i>Hygrohypnum luridum</i> (Hedw.) Jenn.	-	-	-	-	-
<i>Calliergon cordifolium</i> (Hedw.) Kindb.	+	-	-	-	-
<i>C. giganteum</i> (Schimp.) Kindb.	-	-	-	-	+
<i>C. sarmentosum</i> (Wahlenb.) Kindb.	+	-	-	-	-
<i>C. stramineum</i> (Brid.) Kindb.	+	-	+	-	-
<i>Tomenthypnum nitens</i> (Hedw.) Loeske	-	-	-	+	+

<i>Brachythecium reflexum</i> (Starke) B.S.G.	–	–	+	–	–
<i>B. rivulare</i> B.S.G.	–	–	+	–	–
<i>B. salebrosum</i> (Web. et Mohr) B.S.G.	–	–	+	–	–
<i>B. starkei</i> (Brid.) B.S.G.	–	–	+	–	–
* <i>Rhynchostegium confertum</i> (Dicks.) B.S.G.	–	–	+	–	–
<i>Pleurozium schreberi</i> (Brid.) Mitt.	–	+	+	–	–
<i>Entodon</i> sp.	–	–	+	–	–
<i>Plagiothecium denticulatum</i> (Hedw.) B.S.G.	–	–	+	–	–
<i>P. platyphyllum</i> Mönk	–	–	+	–	–
<i>Pylaisia polyantha</i> (Hedw.) Schimp.	–	–	+	–	–
<i>Hypnum</i> sp.	–	–	+	–	–
<i>Rhytidium rugosum</i> (Hedw.) Kindb.	–	–	+	–	–
<i>Rhytidiadelphus squarrosus</i> (Hedw.) Warnst.	–	+	+	–	–
<i>Rh. triquetrus</i> (Hedw.) Warnst.	–	+	–	–	–
<i>Hylocomium splendens</i> (Hedw.) B.S.G.	–	–	+	–	–
<i>H. umbratum</i> (Hedw.) B.S.G.	–	–	+	–	–

1. Савич Л.И. Флора торфяных мхов Камчатки. – Л., 1932. – 480 с.
2. Савич Л.И. К флоре мхов Камчатки (Семейства *Funariaceae*, *Aulacomniaceae*, *Climaciaceae*, *Rhytidiaceae*, *Polytrichaceae*) // Тр. Бот. инст. АН СССР. Сер. 11. Споровые растения – 1934. – 2. – С. 257-296.
3. Arnell H.W. Lebermoose aus Kamtschatka // Hedwigia. – 1927. – 67, 1/2. – S. 110-112.
4. Melin E. Some information to the *Sphagnum*-Flora of Kamchatka: Researches of the Swedish Kamchatka-Expedition 1920-1921 // The Bryologist. – 1924. – 17. – P. 88-90.
5. Möller Hj. Die Laubmoose Kamtschatkas // Hedwigia. – 1927. – 67. – S. 86-90.
6. Persson H. Contribution to the bryoflora of Kamtschatka // Rev. Bryol. Lichénol. – 1970. – 37, 2. – P. 209-221.

МАТЕРИАЛЫ К ФЛОРЕ ПЕЧЁНОЧНЫХ МХОВ СОВЕТСКОГО ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА

С.К. Гамбарян

Биолого-почвенный институт ДВО АН СССР, г. Владивосток

В тридцатых годах, приступая к изучению бриофлоры южных районов Дальнего Востока (бывшего Южно-Уссурийского края), А.С. Лазаренко [7] отмечал трудности, стоящие перед бриологом из-за отсутствия сколько-нибудь обширных бриологических коллекций, позволяющих углубить познания об этом регионе. Теперь, спустя много лет, мы можем сказать, что наши познания расширились благодаря проведённым А.С. Лазаренко сборам печёночных мхов и их определениям другим выдающимся украинским бриологом Д.К. Зеровым, в целом обогативших бриофлору СССР. Кроме широко известных печёночников, А.С. Лазаренко были найдены новые и редкие виды для Союза. Так, в работе [7] (всего 8 печёночников) приводятся интересные находки: *Porella grandiflora* Lindb., восточноазиатский вид, известный ранее для Союза с о. Сахалин; *P. urogea* (Mass.) Chen in Chen et Wu (= *Madotheca urogea* Mass. = *P. gracillima* Mitt. subsp. *urogea* (Mass.) Hatt. et Zhang), восточноазиатский вид с ограниченным ареалом; бывший японский эндемик *Hattorianthus erimonus* (Steph.) Schust. et Inoue (= *Pallavicinius erimonus* Steph.); *Jubula japonica* Steph., редчайший для СССР восточноазиатский вид. Из коллекций, собранных А.С. Лазаренко на юге Дальнего Востока, Д.К. Зеровым [2-6] были обнаружены новые роды: *Jubula* Dum., *Metacalypogeia* (Hatt.) Inoue, *Brachiolejeunea* (Spruce) Schiffn., а также новые и редкие виды печёночников для флоры СССР: *Herbertus aduncus* (Dicks.) S. Gray (= *Herberta hutchinsiae* (Gott. et Rabenh.) Evans), *Trichocoleopsis sacculata* (Mitt.) Okam., *Porella (Madotheca) ulophylla* (Steph.) Hatt., *Metacalypogeia cordifolia* (Steph.) Inoue, *Trocholejeunea sandvicenuis* (Gott.) Mizut., *Bazzania bidentula* (Steph.) Steph., *B. japonica* (Sande Lac.) Lindb.

Оценивая бриофлору южной части Дальнего Востока в целом как неморальную и самую богатую в СССР, А.С. Лазаренко отмечает её третичный

реликтовый характер, а также отсутствие в ней политипных родов. По мнению А.С. Лазаренко [8; с. 47], эта третичная флора, однако, испытала «здесь некоторое влияние со стороны бореальной флоры; таким образом, паннеморальные виды являются на юге Дальнего Востока автохтонными, так же, как и иные неморальные дальневосточные виды». Подобная картина наблюдается и в неморальной флоре печёночных мхов крайнего юга Дальнего Востока, в которой широко представлены восточноазиатские виды. Во флоре печёночных мхов Южного Приморья представители неморального (43% от общего числа видов) и субтропического (8%) элементов широко распространены в широколиственных и кедрово-широколиственных лесах, нередко они, вместе с представителями бореального элемента (около 34%), встречаются в таёжных лесах на значительных высотах Южного Сихотэ-Алиня. Такая «триединность» элементов характерна и для флоры высших растений [9] и особенно флоры листостебельных мхов [1]. Причём в процентном соотношении во флорах печёночных и листостебельных мхов [1] обнаруживается значительное сходство в доле участия основных географических элементов: неморального – 52,7; бореального – 30; субтропического – 6,3. Среди неморального и субтропических элементов печёночников преобладают представители восточноазиатского типа ареала (32% от числа всей флоры), неморальные виды с циркумполярным распространением составляют 13,6%. Такой перевес на стороне восточноазиатского неморального типа ареала обусловлен современным фрагментированным состоянием неморальной бриофлоры, при котором исключается возможность широкой миграции неморальных форм ... древностью разрыва неморального кольца, ... особенно тем, что в современной неморальной бриофлоре Восточной Азии мы видим отражение особой, ещё третичной, бриологической области [8; с. 45].

В неморальной флоре печёночников Дальнего Востока также сохранились древние лесные роды (*Porella*, *Frullania*, *Lejeunea*, *Plagiochila*, *Jubula*, *Radula*), отличающиеся в тропических странах высоким полиморфизмом и богатством видового состава. Наибольшего видового разнообразия достигают они в неморальной флоре Южного Приморья и, как многие другие неморальные и субтропические виды, не являясь эндемиками, тяготеют к океаническому побережью

северо-востока Азии или к отрогам Южного Сихотэ-Алиня. И не случайно здесь произрастают новые и редкие для СССР печёночники (*Plagiochila hakkodensis* Steph., *Lejeunea japonica* Steph., *Frullania diversitexta* Steph., *Radula obtusifolia* Steph. и др.), находящиеся на Южном Приморье на северной границе своего распространения.

В неморальных кедрово-широколиственных и широколиственных лесах крайнего юга Дальнего Востока, а особенно Южного Приморья, широко распространены представители родов *Porella* и *Frullania*, составляющих головной спектр флоры. Почти все виды этих родов являются новыми или редкими во флоре СССР.

Род *Porella* на Дальнем Востоке включает следующие виды: *P. caespitans* (Steph.) Hatt. (с двумя разновидностями var. *caespitans* (Steph.) Hatt. и var. *cordifolia* (Steph.) Hatt.), *P. chinensis* (Steph.) Hatt., *P. densifolia* (Steph.) Hatt., *P. fauriei* (Steph.) Hatt., *P. gracillima* Hatt., *P. grandiloba* Lindb., *P. oblongifolia* Hatt., *P. platyphylla* (L.) Pfeiff., *P. urogea* (Mass.) Chen, *P. vernicosa* Lindb. На Дальнем Востоке отсутствуют только 4 вида, распространённых в пределах СССР (*P. cordaeana* (Hüb.) Moore, *P. baueri* (Schiffn.) C. Jens., *P. laevigata* (Schrad.) Lindb., *P. platyphylloides* (Schwein.) Lindb.).

Род *Frullania* в пределах Дальнего Востока состоит из 3 подродов и 14-15 видов (Subg. *Trachycolea*: *F. bolanderi* Aust., *F. dilatata* (L.) Dum., *F. davurica* Hampe, *F. inflata* Gott., *F. koponenii* Hatt., *F. muscicola* Steph., *F. nisqualensis* Sull., *F. oakesiana* Aust., *F. parvistipula* Steph., *F. taradakensis* Steph.; Subg. *Diversitextae*: *F. diversitexta* Steph., *F. crispiplicata* Yuzawa et Hatt.; Subg. *Frullania*: *F. tamarisci* (L.) Dum., *F. tamarisci* subsp. *obscura* (Verd.) Hatt. = *F. moniliata* (Rein. et al) Mont.). Из других регионов СССР на Дальнем Востоке отсутствуют только *F. fragilifolia* Tayl. и *F. jackii* Gott. (последняя замещается другим реликтовым видом *F. davurica* Hampe).

Большинство представленных восточноазиатских видов родов *Porella* и *Frullania* ограничены в своём распространении пределами юга Приморья [1] или южной частью советского Дальнего Востока [2], а некоторые виды

дальневосточной флоры имеют изолированные местонахождения в Восточной Сибири и западнее не встречаются [3].

К первой группе относятся неморальные восточноазиатские виды: *Frullania diversitexta*, известный только из Японии и Кореи и распространённый в крае на скалистых обнажениях вдоль побережья Японского моря в Тернейском, Лазовском и Ольгинском районах; *F. crispiplicata*, описанный впервые из Японии (Фукусима, Иваки) и встречающийся в крае на п-ове Муравьёва-Амурского; *Porella densifolia*, широко распространённый в горных районах Китая (включая о. Тайвань), Кореи, Японии и растущий в краевых отрогах Южного Сихотэ-Алиня; *P. urogea*, встречающийся в Китае, на о. Тайвань. Виды этой группы отсутствуют в Европе и Сев. Америке.

Ко второй группе относятся виды, известные в тропических и субтропических областях: *Porella caespitans* var. *cordifolia*, *P. chinensis* (в Европе компенсируется, по-видимому, *P. platyphylla*), *Frullania moniliata* (в Европе замещается *F. tamarisci*) и наиболее активные неморальные восточноазиатские виды *F. koponenii* и *F. muscicola* (в Сев. Америке вид замещается, возможно, *F. brittoniae* Evans), *F. grandiloba*, *F. oblongifolia*.

Третью группу составляют неморальные восточноазиатские виды – *Porella gracillima*, *P. vernicosa*, *Frullania taradakensis*, *F. davurica*.

Таким образом, представления, развитые ведущими ботаниками, о своеобразии систематического состава дальневосточной флоры, оправдываются в отношении флоры печёночных мхов. Большое участие в неморальной флоре Дальнего Востока южных видов объясняется не только спецификой его истории в геологическом прошлом, а также вторичной миграцией и непрекращающимися связями с тропическими зонами [3].

1. Бардунов Л.В., Черданцева В.Я. Листостебельные мхи Южного Приморья – Новосибирск: Наука, 1982. – 207 с.
2. Зеров Д.К. Рід *Jubula* Dum. у флорі СРСР // Ботан. журн. АН УРСР. – 1953. – 10, 3. – С. 85-89.

3. *Зеров Д.К.* Три нові для флори СРСР види печіночників з Приморського краю // Ботан. журн. АН УРСР. – 1953. – 10, 1. – С. 101-105.
4. *Зеров Д.К.* *Porella ulophylla* (Steph.) D. Zerov comb. nova у флорі СРСР // Ботан. журн. АН УРСР. – 1954. – 11, 4. – С. 70-72.
5. *Зеров Д.К.* Два нові для флори СРСР роди печіночників *Metacalypogeia* (Hatt.) Inoue і *Brachiolejeunea* Spruce для Радянського Далекого Сходу // Укр. ботан. журн. – 1965. – 22, 1. – С. 78-82.
6. *Зеров Д.К.* Родина лепідозієві (*Lepidoziaceae*) у флорі Радянського Далекого Сходу // Укр. ботан. журн. – 1966. – 23, 3. – С. 86-95.
7. *Лазаренко А.С.* Очерк бриофлоры заповедника Горнотаёжной станции Академии наук СССР // Тр. Горнотаёжной станции ДВФ АН СССР. – Владивосток, 1936. – 1. – С. 93-107.
8. *Лазаренко А.С.* Неморальный элемент бриофлоры Советского Дальнего Востока // Сов. ботаника, 1944. – 6. – С. 43-55.
9. *Попов М.Г.* Особенности флоры Дальнего Востока сравнительно с европейской. – Ташкент, Изд-во ФАН УзССР, 1977. – 67 с.

ПРИРОСТ СФАГНОВЫХ МХОВ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ЭКОЛОГО-ЦЕНОТИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ НА БОЛОТАХ ЮЖНОЙ КАРЕЛИИ

С.И. Грабовик

Институт биологии Карельского научного центра АН СССР, г. Петрозаводск

Сфагновые мхи – важное звено в круговороте органического вещества. Смена одних болотных биогеоценозов другими и длительность их существования на том или ином участке болотного массива тесно связаны с экологической амплитудой растений. Изменение в видовом составе сфагновых мхов наиболее полно отражает состояние водно-минерального режима болота, т.к. мхи являются чутким индикатором современного состояния болотной поверхности. Поэтому важным моментом в изучении биологии сфагновых мхов является выяснение динамики их роста и биологической продуктивности в течение вегетационного периода в зависимости от эколого-ценотических и климатических условий.

Для сфагновых мхов характерен неограниченный верхушечный рост стеблей и постоянное отмирание снизу. Из литературных источников как зарубежных, так и советских авторов известно, что мхи начинают расти после таяния снега и их линейный прирост зависит от вида мха, уровня грунтовых вод (УГВ), климатических условий и трофности среды [3, 5-7]. Следует отметить, однако, что работ, в которых имеются сведения по приросту мхов, недостаточно.

Исследования выполнялись на территории Киндасовского лесо-болотного стационара (южная Карелия) с 1970 года по программе экологического мониторинга за растительностью, структурной и функциональной организацией основных биогеоценозов и их современном состоянии. Результаты многолетних исследований обобщены в отчётах и частично опубликованы [1, 2]. В числе задач исследований была и такая, как выяснение связи годовичного прироста сфагновых мхов с экологическими и климатическими условиями.

В данной работе приводятся результаты годовичного линейного прироста сфагновых мхов за 1980, 1983 и 1987 годы. В таблице 1 приведена характеристика

метеорологических условий, которые отличались за это время значительной изменчивостью и часто отклонялись от средних многолетних данных.

Таблица 1

Характеристика погодных условий (при норме – 316 мм осадков за вегетационный период)

Годы	Количество осадков, в мм			Общее кол-во осадков	Начало	Конец	Продолжительность вегетационного периода
	весна	лето	осень		вегетационного периода		
1980	34,0	78,0	58,0	170,0	24.IV	24.IX	154
1983	85,0	102,5	132,3	320,0	29.IV	10.X	165
1986	208,0	226,5	133,5	568,0	28.IV	19.X	175

По многолетним наблюдениям длительность вегетационного периода на территории стационара составляет в среднем 152 дня. Согласно многолетним фенологическим наблюдениям, весна с устойчивой температурой воздуха выше 5°C начинается в конце апреля – начале мая; лето наступает в среднем 15 июня с устойчивым переходом среднесуточной температуры выше 15°C. На болотах примерно в эти сроки начинает цвести клюква болотная. Устойчивый переход температуры воздуха через 15° в сторону понижения происходит примерно 15 августа и означает наступление осени. Вегетация большинства растений на территории стационара завершается в среднем в начале октября.

Годичный линейный прирост *Sphagnum papillosum* Lindb., *Sph. majus* (Russ.) С. Jens. нами определялся методом перевязок. Весной перевязывали мхи (50-100 шт.) на 1 см ниже головки. Через год мхи срезались, и измерялся их линейный прирост.

Исследования проводились в мезоолиготрофной кочковато-равнинной фации *Sphagneta majoris*. Режим увлажнения постоянный, обильно-проточный, фация расположена рядом с протекающим ручьём, в который происходит сброс поверхностных и внутриболотных вод, хорошо дренирована. Прирост *Sphagnum papillosum* измеряли в растительных сообществах ассоциации *Andromeda polifolia* – *Menyanthes trifoliata* – *Sphagnum papillosum*. Прирост *S. majus* регистрировался в микроценозах ассоциации *Carex lasiocarpa* + *Menianthes trifoliata* – *Sphagnum majus*. Исследования проводили также в мезотрофной кочковато-топяной фации

Sphagneta papillosi + *Herbeta*. Растительный покров этой фации имеет комплексный характер. Годичный прирост *S. papillosum* измерялся в микроценозах ассоциации *Andromeda polifolia* – *Carex limosa* – *Sphagnum papillosum*.

Результаты измерений показали большие колебания линейного прироста как в пределах одного сообщества в разные годы, так и между сообществами в течение одного и в разные годы исследования.

По данным В.Д. Лопатина [4] *S. papillosum* принадлежит к ковровой субпсихрофильной, а *S. majus* к гипергигрофильной экогруппам. *S. papillosum* обладает более широкой экологической амплитудой по сравнению с *S. majus*. Значительный прирост *S. papillosum* отмечен во все годы исследования на мезоолиготрофной кочковато-равнинной фации (табл. 2), что связано с хорошей проточностью и стабильностью гидрологического режима по сравнению с мезотрофной кочковато-топяной фацией, где уровни грунтовых вод подвержены большим колебаниям. Значительное снижение роста *Sphagnum papillosum* отмечается в 1980 г. Вероятно, это объясняется, с одной стороны, незначительным количеством осадков весной, а также за весь вегетационный период, а с другой – более коротким вегетационным периодом по сравнению с другими годами. При достаточном количестве осадков (1983 г.) наблюдается увеличение прироста *S. papillosum*, что, вероятно, связано с более стабильным гидрологическим режимом и длительным периодом весеннего роста, по сравнению с другими годами исследования (табл. 1). Более значительный рост *S. papillosum* зарегистрирован в 1987 г., когда осадков выпало значительно больше нормы, а также более длительным периодом весеннего роста. Следовательно, можно предположить, что на рост *S. papillosum* влияет не только стабильность гидрологического режима, но и длительность вегетационного периода. Аналогичные изменения годичного прироста *S. papillosum* отмечаются и на мезотрофной кочковато-топяной фации, но значения годичного прироста значительно меньше. Вероятно, это можно объяснить не только большими колебаниями УГВ, но и неблагоприятными условиями произрастания, микроклиматическими особенностями кочек, ковров и мочажин. Для коврового субпсихрофильного *S. papillosum* более благоприятные условия произрастания на мезоолиготрофной кочковато-равнинной фации, т.к. этот вид мха

не переносит длительного периода пересыхания, что наблюдается на высоких кочках в мезотрофной кочковато-топяной фации.

Таблица 2

Средний линейный прирост, мм/год

Виды	Микрорельеф	1980 г.	1983 г.	1987 г.
<i>S. papillosum</i> (мезоолиготрофная фация)	ковёр	9,0	20,0	19,0
<i>S. majus</i> (мезоолиготрофная фация)	мочажина	38,0	35,0	59,0
<i>S. papillosum</i> (мезотрофная фация)	кочка	2,0	7,0	10,0

Аналогичные изменения годового прироста получены нами на мезоолиготрофной кочковато-равнинной фации и по гипергигрофильному виду *S. majus* (табл. 2), в местообитаниях которого в сухой 1980 год колебания УГВ за вегетационный период достигали 4-7 см ниже поверхности сфагнового покрова. В дождливом 1987 г. вода стояла на 2-3 см ниже поверхности головок мха.

Таким образом, величина прироста сфагновых мхов главным образом зависит от условий увлажнения, продолжительности вегетационного периода, а также от биологических особенностей вида.

1. *Грабовик С.И., Антипин В.К.* Линейный рост и величина живой части некоторых видов сфагновых мхов и их связь с гидрометеорологическими показателями // Экологи-биологические особенности и продуктивность растений болот. – Петрозаводск: Кар. фил. АН СССР, 1982. – С 196-205.
2. *Елина Г.А., Кузнецов О.Л.* Биологическая продуктивность болот Южной Карелии // Стационарное изучение болот и заболоченных лесов в связи с мелиорацией. – Петрозаводск: Кар. фил. АН СССР, 1977. – С. 105-123.
3. *Илометс М.А.* Прирост и продуктивность сфагнового покрова в юго-западной Эстонии // Бот. журн. – 1981. – 66, 2. – С. 279-290.
4. *Лопатин В.Д.* О принципах классификации торфа болот Северо-Запада на экологической основе // Вопросы комплексного изучения болот. – Петрозаводск: Кар. фил. АН СССР, 1973. – С. 51-62.

5. Максимов А.И. К вопросу о приросте сфагновых мхов // Комплексные исследования растительности болот Карелии. – Петрозаводск: Кар. фил. АН СССР, 1982. – С. 170-179.
6. Clymo R.S. The growth of *Sphagnum*: method of measurement // J. Ecol. – 1970. – 58, 1. – P. 13-49.
7. Lindholm T. Growth dynamics of the peat moss *Sphagnum fuscum* on hummocks on a raised bog in southern Finland // Ann. Bot. Fenn. – 1990. – 27, 1. – P. 67-78.

ПОЛИПЛОИДИЯ В ТАКСОНОМИЧЕСКИХ ГРУППАХ МОХООБРАЗНЫХ

И.С. Данилкив

Львовское отделение Института ботаники им. Н.Г. Холодного АН УССР

Отдельные классы мохообразных (*Anthocerotopsida*, *Hepaticopsida*, *Sphagnopsida*, *Bryopsida*) отличаются не только диапазоном хромосомной изменчивости, но и значительным распространением полиплоидов у листостебельных мхов.

По подсчётам Ньютон [12] 87% хромосомных чисел печёночников – $n = 8, 9$, или 10, причём 63,8% имеют $n = 9$. Полиплоидия представлена производными от этих чисел, преимущественно диплоидного уровня (от $n = 16$ до $n = 20$). Высшие уровни пloidности очень редки. У антоцеротовых 97% чисел хромосом гаплоидного уровня ($n = 4, 5, 6$). Диплоиды ($n = 9, 10$) найдены у незначительного количества видов.

В семействе *Sphagnaceae*, включающем в мировом ареале 300 видов, числа хромосом установлены для 46 видов [8, 10, 15]. Кариотипы исследованных видов однообразны по количеству автосом, но очень изменчивы по микрохромосомам, число которых меняется как на межвидовом, так и внутривидовом уровнях ($n = 19 + 0-11m$). Внутривидовые полиплоидные ряды представлены двумя цитотипами с 19 и 38 автосомами и различным количеством микрохромосом: *Sphagnum fimbriatum* Wils., $n = 19, 19 + 4m, 19 + 6-7m, 38 + m$; *S. magellanicum* Brid., $n = 19, 38 + 3-4m$; *S. papillosum* Lindb., $n = 19, 38 + 4m$; *S. squarrosum* Crome, $n = 19 + 2m, 19 + 4m, 38 + 2-4m$ и *S. warnstorffianum* Du Ritz, $n = 19+2-4m, 38+2m$. Анеуплоиды по числу автосом неизвестны. Число хромосом $n = 19$ образовалось путём полиплоидии, возможно, 10-хромосомного набора, как полагает Смит [14], а его однообразие в пределах рода свидетельствует о стабилизации генома ещё у предковых форм современных видов.

В порядках *Andreaeales*, *Buxbaumiales* и *Tetraphidales* полиплоидные формы неизвестны.

Семейство *Polytrichaceae* – одно из наиболее цитологически изученных, особенно представители таких родов, как *Polytrichum* Hedw., *Pogonatum* P. Beauv. и *Atrichum* P. Beauv. Основное число всех родов $x = 7$. Внутривидовые полиплоидные ряды состоят в основном из двух цитотипов: *Pogonatum urnigerum* (Hedw.) P. Beauv., $n = 7, 14$; *Polytrichum formosum* Hedw., $n = 7, 14$ и др. Трёхкратное увеличение основного числа установлено у *Atrichum undulatum* (Hedw.) P. Beauv., $n = 7, 14, 21$; *A. haussknechtii* Jur. et Milde, $n = 7, 14, 21$ и *Polytrichum piliferum* Hedw., $n = 7, 14, 21$. У полиплоидов семейства *Polytrichaceae* не обнаружена редукция размеров хромосом, отмеченная у большинства полиплоидов листостебельных мхов.

Семейство *Fissidentaceae* объединяет четыре рода, но числа хромосом известны только для видов рода *Fissidens* Hedw., в котором обнаружена значительная изменчивость хромосомных чисел ($n = 5, 6, 7, 8, 10, 12, 13 + m, 14, 16, 24$). Эволюция рода *Fissidens* в значительной мере происходила за счёт полиплоидии. Исходные числа хромосом ($x = 5, 6$) обнаружены у половины исследованных видов, но их удельный вес составляет всего 2%, основную же часть представляют диплоиды, среди которых наиболее распространёнными являются $n = 12$ и $n = 16$. *F. adianthoides* Hedw., очевидно, полиплоидного генезиса; в СССР и других местах произрастания [2, 5, 9, 15] имеет $n = 24$. Нахождение у *F. cristatus* Wils. ex Mitt. хромосомных наборов с $n = 8, 12$ и 16 указывает на вероятность двойной полиплоидизации.

Основное число хромосом $x = 13$ характерно для большинства родов семейства *Ditrichaceae*. Исключение составляет род *Ditrichum* B. S. & G. с основным числом $x = 14$. Основные числа родов вторичны и произошли путём анеуплоидно-полиплоидных преобразований семихромосомного кариотипа, найденного [4] у *Pleuridium palustre* (B. & S.) B. S. & G. Полиплоидные формы найдены у *P. acuminatum* Lindb., $n = 26$; *P. bolanderi* C. Muell ex Jaeg., $n = 26$; *Ditrichum pallidum* (Hedw.) Hampe, $n = 26$; *Trematodon longicollis* Michx., $n = 28$.

Видовой состав семейства *Dicranaceae* представлен в основном формами диплоидного уровня. Основное число $x = 7$ сохранилось у небольшого количества видов (*Anisothecium schreberianum* (Hedw.) Dix., *Dicranella heteromalla* (Hedw.)

Schimp., *Dichodontium pellucidum* (Hedw.) Schimp., *Dicranum muehlenbeckii* B. S. & G., *Kiaeria falcata* (Hedw.) I. Hag., *K. starkei* (Web. et Mohr) I. Hag., *Orthodicranum montanum* Hedw.). Виды семейства распространены в основном формами диплоидного уровня. Тетраплоиды найдены у нескольких видов и большого распространения не имеют. Анеуплоидия часто встречается на диплоидном уровне, особенно в родах *Dicranella* (C. Muell.) Schimp., $n = 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16$; *Campylopus* Brid., $n = 10, 11, 11 + m, 12, 13, 15$ и *Dicranum* Hedw., $n = 8, 10, 11, 12, 13, 14$. У нескольких видов найдены внутривидовые полиплоидные ряды: *Dicranum montanum* Hedw., $n = 7, 14$; *Kiaeria blyttii* (B., S. & G.) Broth., $n = 7, 14$ и *K. starkei* (Web. et Mohr) I. Hag., $n = 7, 14$.

Роды *Encalypta* Hedw. и *Bryobrittonia* Williams, принадлежащие к семейству *Encalyptaceae*, имеют модальное число $x = 13$. Полиплоидный ряд *E. vulgaris* Hedw. состоит из гаплоида ($n = 13$), диплоида ($n = 26$) и триплоида ($n = 39$). Внутривидовой полиплоидный ряд *B. longipes* (Mitt.) Norton включает гаплоид ($n = 13$), диплоид ($n = 26$) и тетраплоид ($n = 52$). Таким образом, генетическая пластичность видов семейства *Encalyptaceae* включает образование серий полиплоидных цитотипов на базе вторичного основного числа.

В эволюции семейства *Pottiaceae* значительная роль принадлежит полиплоидии. Диапазон значений чисел хромосом в семействе от $n = 6 + m$ у *Tortula papillosa* Wils. [13] до $n = 66$ у *T. muralis* Hedw. [16]. Самый высокий уровень ploидности, обнаруженный у мохообразных, принадлежит виду семейства *Pottiaceae* и составляет одиннадцатикратное увеличение модального числа. Гаплоидные числа *T. robusta* Hook. et Grev., $n = 7$ [11] и *T. papillosa*, $n = 6$ [13] дают возможность предположить образование 13-хромосомного набора путём полиплоидии с последующей анеуплоидией. Род *Tortula* имеет два диплоидных числа ($n = 12$ и $n = 13$), возможно, возникших из разных анцестральных чисел: $6 \rightarrow 12 \rightarrow 24 \rightarrow 48$ и $7 \rightarrow 14 \rightarrow 13 \rightarrow 26 \rightarrow 52$. Ряд видов (*Hymenostomum microstomum* (Hedw.) B., S. & G., $n = 13, 26$; *Tortula muralis*, $n = 13 + m, 24, 38, 52, 55, 60, 66$ и др.) образуют внутривидовые полиплоидные ряды.

Морфологическое строение видов семейства *Trichostomaceae* близко к семейству *Pottiaceae*, в связи с чем, иногда, ему придают ранг подсемейства в

объёме *Pottiaceae* s.l. Основное число хромосом всех родов – $x = 13$. Высшие уровни плоидности, в отличие от семейства *Pottiaceae*, не имеют широкого распространения. Внутривидовые полиплоидные ряды найдены у нескольких видов: *Tortella humilis* (Hedw.) Jenn., $n = 15, 26$; *T. calycina* (Schwaegr.) Dix., $n = 13, 30, 52$; *Astomum ludovicianum* (Sull.) Sull., $n = 13, 26$; *A. muhlenbergianum* (Sw.) Grout, $n = 13, 26$ [8].

В семействе *Grimmiaceae* наиболее широко исследованы роды *Grimmia* Hedw. ($n = 13, 26, 26 + m$), *Schistidium* Brid. ($n = 12, 13, 26$) и *Racomitrium* Brid. ($n = 7, 12, 13, 14$). Гаплоидные числа соответствуют основному $x = 13$. Довольно широко распространена внутривидовая полиплоидия: *Grimmia anodon* B. & G., $n = 13, 26$; *G. pulvinata* (B. & G.) Sm., $n = 13, 26$; *Schistidium apocarpum* (Hedw.) B., S. & G., $n = 13, 26$ и др. Основные числа родов вторичны, что подтверждается нахождением у *Racomitrium microcarpon* (Hedw.) Brid. цитотипа с семью хромосомами [1].

По хромосомным числам в семействе *Funariaceae* выделяют [6] две группы родов: *Funaria* Hedw. с основным числом $x = 14$, *Physcomitrium* (Brid.) Brid. с $x = 9$ и кратным ему $x = 27$ у *Entosthodon* Schwaegr. У *Funaria hygrometrica* Hedw. установлен внутривидовой полиплоидный ряд ($n = 14, 21, 28, 56$) с числами, кратными семи, предполагаемому основному числу рода, возникшими, вероятно, последовательной полиплоидией. У *Physcomitrium pyriforme* (Hedw.) Hampe, принадлежащего к группе с $x = 9$, обнаружен полиплоидный ряд ($n = 9, 26, 27, 36, 45, 54, 54$), включающий один из самых высоких уровней плоидности у мхов. Брайен [6] впервые указала на различия в числах хромосом между родами *Funaria* ($x = 14$) и *Entosthodon* ($x = 27$). Смит [14] всё же не выделяет его из рода *Funaria*, так как морфологические и цитологические отличия недостаточны для признания родовой самостоятельности. Другие же бриологи [4, 7] рассматривают его отдельным родом.

Полиплоидия в семействе *Bryaceae* распространена довольно широко, особенно в родах *Bryum* Hedw. и *Pohlia* Hedw., и достигает пятикратного увеличения основного числа. Два основных числа ($x = 10$ и $x = 11$) часто встречаются в одних и тех же родах. Полиплоидные ряды большинства видов – кратное увеличение основных чисел: *Bryum caespiticium* Hedw., $n = 10, 20, 30$;

Leptobryum pyriforme (Hedw.) Wils., $n = 10, 20, 22$; *Pohlia nutans* (Hedw.) Lindb., $n = 11, 22, 33$ и др.

В семействе *Mniaceae* широко распространена межвидовая полиплоидия на базе модальных чисел $x = 6$ и $x = 7$. Основное число $x = 5$ имеет только род *Leucolepis* Lindb., что послужило дополнительным доказательством его родового статуса.

Формирование кариотипов у видов рода *Bartramia* Hedw. (семейство *Bartramiaceae*) происходило на основании двух модальных чисел – $x = 6$ (*B. ithyphylla* Brid., $n = 12, 36$; *B. halleriana* Hedw., $n = 12$) и $x = 8$ (*B. patens* Brid., $n = 16$).

Разнообразие хромосомных чисел в пределах родов семейства *Orthotrichaceae* утрудняет выделение основных чисел: *Orthotrichum* Hedw., $x = 6, 11$; *Macromitrium* Mitt., $x = 8, 9, 10, 11$; *Ulota* Mohr, $x = 8, 9 + m, 10, 11$; *Amphidium* Schimp., $x = 13, 16$; *Zygodon* Hook. et Tayl., $x = 10 + m, 12$.

Изменчивость чисел хромосом в семействе *Amblystegiaceae* – следствие полиплоидно-анеуплоидных преобразований двух основных чисел родов – $x = 10$ и $x = 11$. *Amblystegiaceae* является одним из немногих семейств бокоплодных мхов с широким распространением внутривидовой полиплоидии, особенно в родах *Amblystegium* B., S. & G. ($n = 10, 10 + m, 11, 12, 12 + m, 19 + m, 20, 21, 40$); *Calliergon* (Sull.) Kindb. ($n = 9 + m, 10, 11, 14, 18 + 2m, 20 + m$); *Drepanocladus* (C. Muell.) G. Roth ($n = 9 + m, 10, 10 + m, 11, 12, 22, 24, 33$).

Следует отметить, что широкое распространение таких видов, как *Amblystegium serpens* (Hedw.) B., S. & G., *A. juratzkanum* Schimp., *Calliergon cordifolium* (Hedw.) Kindb. осуществляется за счёт диплоидных форм.

Brachytheciaceae – семейство, характеризующееся особым разнообразием чисел хромосом: *Brachythecium rivulare* B., S. & G., $n = 6, 11, 12, 13$; *B. rutabulum* B., S. & G., $n = 5, 10, 11, 12, 13, 20, 22, 24$; *B. salebrosum* (Web. et Mohr) B., S. & G., $n = 10, 10 + m, 12 + m, 13, 13 + m$. Исходными числами современных кариотипов были $x = 5$ и $x = 6$, сохранившиеся у незначительного числа видов.

В семействах *Leskeaceae*, *Thuidiaceae*, *Entodontaceae*, *Plagiotheciaceae*, *Sematophyllaceae*, *Rhytidiaceae* и *Hylocomiaceae* полиплоидные формы редки.

1. *Высоцкая Е.И., Лесняк Е.Н.* Цитотаксономическое изучение листовенных мхов Хибин (Кольский полуостров) // Ботан. журн. – 1984. – 69, 10. – С. 1399-1402.
2. *Данилків І.С.* Хромосомні числа листяних мохів Литви // Укр. ботан. журн. – 1975. – 32, 2. – С. 246-250.
3. *Лазаренко А.С.* Определитель листовенных мхов Украины. – К.: Изд-во АН УССР, 1955. – 466 с.
4. *Лазаренко А.С., Высоцкая Е.И., Лесняк Е.Н.* Атлас хромосом листовенных мхов СССР. – К.: Наук. думка, 1971. – 144 с.
5. *Anderson D.E., Bryan V.S.* A cytotaxonomic investigation of *Fissidens cristatus* Wils. and *F. adianthoides* Hedw. in North America // Rev. Bryol. Lich. – 1956. – 25, 3-4. – P. 254-267.
6. *Bryan V.S.* Cytotaxonomic studies in the *Ephemeraceae* and *Funariaceae* // The Bryologist. – 1957. – 60, 2. – P. 103-126.
7. *Corley F.V., Crundwell A.C., Düll R, Hill M.O., Smith A.J.E.* Mosses of Europa and Azores; an annotated list of species, with synonyms from the recent literature // J. Bryol. – 1981. – 11, 4. – P. 609-689.
8. *Fritsch. R.* Index to plant chromosome numbers – Bryophyta. – Bohn: Scheltema & Holkema. – 1982. – 268 p.
9. *Ireland R.R.* Chromosome studies on mosses from the state of Washington II // The Bryologist. – 1967. – 70, 3. – P. 335-338.
10. *Maass W.S.G., Harvey M.J.* Studies of the taxonomy and distribution of *Sphagnum* VII. Chromosome numbers in *Sphagnum* // Nova Hedwigia. – 1974. 24. – P. 193-205.
11. *Newton M.E.* Chromosome studies in some South Georgian bryophytes // British Antarctic Survey Bull. – 1972. – 30. – P. 41-49.
12. *Newton M.E.* Cytology of the *Hepaticae* and *Anthocerotae* // New manual of Bryology / Ed. by *R.M. Schuster*. Vol. 1 – Nichinan, Miyazaki, 1983. – P. 117-149.
13. *Ramsay H.P.* Cytological studies of Australian mosses // Austral. J. Bot. – 1974. – 22, 2. – P. 293-348.

14. *Smith A.J.E.* The moss flora of Britain and Ireland. – Cambridge Univ. Press, 1978.
– 706 p.
15. *Smith A.J.E., Newton M.E.* Chromosome studies of some British and Irish mosses.
III // Trans. Brit. Bryol. Soc. – 1968. – 5, 3. – P. 463-522.
16. *Vaarama A.* Some chromosome numbers of Californian and Finnish moss species //
The Bryologist. – 1953. – 56, 3. – P. 169-177.

ОТВЕТНЫЕ РЕАКЦИИ МХОВ НА ЗАГРЯЗНЕНИЕ ВНЕШНЕЙ СРЕДЫ

Л.О. Демкив

Ботанический сад Львовского государственного университета, г. Львов

Среди многих опасностей, грозящих нормальному функционированию живых систем, в последние десятилетия прибавилась новая – промышленное загрязнение. Загрязнители воздействуют на растительные организмы как биохимические агенты, нарушающие ультрамикроскопические структуры клеток, физиологические процессы и метаболизм растений, а через них – ростовые и морфогенетические проявления, продолжительность жизни, размножение и возобновление.

Мхи, несмотря на небольшие размеры, являются мощными сорбентами, в том числе и тяжёлых металлов, которые они способны поглощать непосредственно из окружающей среды. Изучение реакции мхов на токсическое действие тяжёлых металлов преследует цель не только поиска адекватных индикаторов загрязнения, но и разработки методов прогнозирования реакций на уровень и характер загрязнения, а также видового и внутривидового опустошения мхов.

Многие виды мхов являются металлоустойчивыми и способны расти на минерализованных субстратах, выдерживая токсическое влияние меди, цинка, никеля, свинца, кадмия и других тяжёлых металлов. В одних случаях происходит чёткая дифференциация популяций, в других же, несмотря на её отсутствие, мхи обладают высокой резистентностью независимо от места произрастания и уровня загрязнения субстрата. Так, *Bryum argenteum* обладает высокой толерантностью к тяжёлым металлам без вычленения металлостойких популяций [7]. Другие же виды, такие, как *Funaria hygrometrica* Hedw. и *Marchantia polymorpha* L., представлены в природе как металлотолерантными (выросшими на загрязнённых экотопах) так и нерезистентными популяциями.

У многих видов мхов, в том числе и у *B. argenteum*, установлена высокая вариабельность в прорастании спор и росте протонемы. Такая изменчивость наблюдается как между различными локалитетами, так и в отдельных дерновинках

мхов. Как это не парадоксально, оказалось, что с увеличением уровня загрязнения экотопов внутривидовая изменчивость не возрастает, а, наоборот, редуцируется, хотя по содержанию свинца и толерантности к его действию существенных отличий установить не удалось [7]. Полученные результаты могут свидетельствовать о том, что тяжёлые металлы действуют в русле стабилизирующего отбора, сужая внутривидовую изменчивость и экологические потенции вида. Толерантность мхов к загрязнению окружающей среды зависит не только от видового состава, но и от жизненной формы, способа размножения и стадии развития гаметофита. Наиболее чувствительной оказалась ювенильная стадия. Загрязнение окислами серы блокирует рост и развитие протонемы, хотя практически не влияет на рост и морфогенез листостебельных побегов [4]. Наиболее общим действием тяжёлых металлов на индивидуальное развитие мхов является угнетение генеративного размножения [6]. Избирательно могут действовать тяжёлые металлы не только на развитие спорогонов, но и на дифференциацию спорангиев. Сульфат меди подавляет образование антеридиев у *Bryum argenteum* Hedw. при концентрации порядка 0,2 мг/л и архегониев при концентрации меди, превышающей 0,5 мг/л. Кроме того, загрязнение стимулирует переключение генеративного размножения на вегетативное у видов, обладающих такой способностью. Так, у *Tetraphis pellucida* Hedw. низкие концентрации свинца способствуют образованию выводковых телец и на протонеме, и на листостебельных побегах. Аналогичные изменения наблюдаются также и в природных условиях. В норме у гипоаркто-полярного вида с биполярным распространением *Orthocaulis floerkei* (Web. et Mohr) Buch выводковые тельца встречаются редко, однако в загрязнённых экотопах обнаружены образцы этого печёночника с многочисленными одноклеточными выводковыми почками. По-видимому, тяжёлые металлы, блокируя генеративное размножение, тем самым стимулируют вегетативное размножение мхов [2, 3].

Одним из наиболее опасных отравителей является свинец в связи с использованием этого металла в двигателях внутреннего сгорания. Поглощаясь клетками, свинец связывается с нитро-сульфидными центрами ферментов, подавляя их активность. Электронно-микроскопическими исследованиями

растений, собранных на обочине дорог с интенсивным автомобильным движением, установлено как наличие слабо связанного, так и инкорпорированного в цитоплазме свинца [5]. Кроме того, в экспериментальных исследованиях цитоплазмы клеток листьев обнаруживаются электронно-непрозрачные пузырьки, которые могут свидетельствовать о работе детоксикационной системы и переведении токсинов в вакуоли. *Grimmia donniana* Sm. произрастает на богатых свинцом отходах старых шахт [6]. Как и у «медных мхов», *G. donniana* в процессе освоения этой экониши выработала более надёжный детоксикационный механизм для выживания на таком высокотоксичном субстрате. В процессе эволюции мхи «выработали» оригинальный метод детоксикации металлов – путём их экскреции на внешнюю поверхность клеточной стенки. Очень наглядно это свойство у *Dicranella varia* (Hedw.) Schimp., у которой свинец и цинк в виде порошковидного налёта покрывает листья, что особенно контрастно выступает в периоды летней засухи. Анализом смыва растений *D. varia* установлено очень высокое содержание свинца – до 42-60 г/л. После смыва экскреция свинца начинается с верхушек листьев и постепенно распространяется на всю поверхность гаметофита [6]. Способность колонизировать субстраты с повышенным содержанием тяжёлых металлов обусловлено эволюционным отбором толерантных генотипов, чему способствовало снижение конкуренции со стороны других видов.

Наряду со «специализированными» мхами большинство видов характеризуются повышенной толерантностью к тяжёлым металлам. Мы в лабораторной культуре изучали резистентность двух широко распространённых видов *Funaria hygrometrica* Hedw. и *Tortula muralis* Hedw. на различных этапах развития гаметофита и в зависимости от пloidности цитотипов. *F. hygrometrica* представлена в природе двумя хромосомными расами с $n = 14$ и $n = 28$. Кроме того, мы испытывали полиплоидную мутантную форму. Среди множества полиплоидных форм *T. muralis* были проанализированы природные расы $n = 24$ и $n = 48$, а также экспериментальная полиплоидная форма $n = 96$. Наиболее чувствительной оказалась ювенильная стадия развития. Так, концентрация свинца, превышающая 10^{-4} М, является летальной для прорастающих спор и роста молодой протонемы мхов. Меньшие концентрации свинца (10^{-6} - 10^{-5} М) соответственно

снижают скорость прорастания спор и рост протонемы. Снижение скорости роста обусловлено, в основном, снижением темпа клеточных делений; длина клеток при этом изменяется несущественно. Закладку почек гаметофоров низкие концентрации свинца (10^{-6} М) даже немного стимулируют, однако полностью ингибируют формирование половых органов, в том числе и закладку гаметангиев.

В противоположность росту протонемы, свинец стимулирует регенерацию изолированных листьев. Стимулирующее действие свинца более чётко проявляется у полиплоидов, обладающих в норме пониженной регенерационной способностью. Такое влияние свинца может быть обусловлено тем, что регенерацию активирует не только физическая, но и функциональная изоляция клеток гаметофита [1]. Действие свинца мы имитировали опрыскиванием дерновинки (один раз в неделю в течение 3 месяцев) раствором с различной концентрацией металла. Природные расы *T. muralis* и 14-хромосомная раса *F. hygrometrica* оказались высокорезистентными к повышенной концентрации свинца (10^{-3} - 10^{-5} М). Наименее резистентными оказались мутантные формы и полиплоидные расы. Изучалось также влияние свинца на активность одного из ключевых ферментов растений – карбоксилгидразы, повышенная активность которого свойственна многим видам мхов. Она оказалась также высокотолерантной у изучаемых видов. Расовая дифференциация у этих видов проявляется снова только у экспериментальных автополиплоидов и мутантных форм. По-видимому, токсическое действие тяжёлых металлов наиболее контрастно проявляется у слабо адаптированных форм, как на видовом, так и на внутривидовом уровнях.

1. Демкив О.Т., Сытник К.М. Морфогенез архегоният. – К.: Наук. думка, 1985. – 204 с.
2. Шляков Р.Н. Печёночные мхи севера СССР. Вып. 2. – Л.: Наука, 1979. – 189 с.
3. Шляков Р.Н., Константинова Н.А. Конспект флоры мохообразных Мурманской области. – Апатиты: Кольск. фил. АН СССР, 1982. – 227 с.
4. Nash E.H., Nash T.H. III. Sensitivity of mosses to sulfur dioxide // Oecologia. – 1974. – 17, 3. – P. 257-263.

5. *Richardson D.H.S.* The biology of mosses. – Oxford: Blackwell scientific publication, 1981. – 220 p.
6. *Rao D.N.* Responses of bryophytes to air pollution // *Bryophyte ecology* / Ed. by *A.J.E. Smith.* – London – New York: Springer, 1982. – P. 445-471.
7. *Shaw J., Beer S.C., Lutz J.* Potential of the evolution of heavy metal tolerance in *Bryum argenteum*, a moss. I. Variation within and among populations // *The Bryologist.* – 1989. – 92, 1. – P. 73-80.

ВКЛАД А.С. ЛАЗАРЕНКО В РАЗВИТИЕ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЙ БРИОЛОГИИ

О.Т. Демкив

Львовское отделение Института ботаники им. Н.Г. Холодного АН УССР

Экспериментальная морфология растений, в том числе и экспериментальная бриология – молодой раздел бриологии, возникший на стыке описательной морфологии и экспериментальной эмбриологии, заимствовал многие методы физиологии, генетики и молекулярной биологии. В 1963 г. во Львове А.С. Лазаренко организовал лабораторию, а позже – отдел экспериментальной морфологии растений, которому и суждено было положить начало новому направлению бриологических исследований на Украине. Работая эмпирически в области бриосистематики, Андрей Сазонтович во многих направлениях перешагнул её рамки, но заодно интегрировал все эти направления вокруг единой темы: проблемы вида и видообразования у мхов.

Впервые А.С. Лазаренко применил лабораторную культуру мхов при поиске экспериментального подтверждения политопного возникновения видов, таких как *Tortula desertorum* Broth. с двухслойной пластинкой листа под влиянием аридного климата [3]. Однако проведённые исследования убедили А.С. Лазаренко в том, что без глубокого анализа биологии развития мхов их сравнительное изучение мало продуктивно, и в связи с этим и первая, и все последующие работы были направлены на изучение организации роста и органогенеза в индивидуальном развитии и роли морфогенетических факторов в становлении формы. Скромное название статьи «Наблюдение над морфологией и экологией регенеративной протонемы у тортул...» не полностью отображает её содержание, ибо она не только и не столько о закономерностях регенерации, а о формировании протонематической дерновинки, о закладке почек гаметофоров, дезинтеграции дендроидов, как способе образования одноклеточных органов вегетативного размножения, о спиральности роста и других процессах становления растения мха. Работа задала стиль всем дальнейшим исследованиям в области

экспериментальной бриологии. Совершенствуя технику исследований, в первую очередь, регенерации, А.С. Лазаренко со своими учениками добился замечательных успехов в изучении апоспорической автополиплоидии и тесно связанной с ней апогамии [7]. Впервые экспериментальные данные были использованы для обоснования гомологической теории образования спорофита у мхов и построения вполне конкретной схемы генезиса чередования поколений [4] у этих растений.

Усиленное внимание к структуре вида и экспериментирование на уровне развивающегося организма требовало более углублённого математического анализа результатов, что и было осуществлено при исследовании индивидуальной variability изменчивых видов [5, 11] и видов-двойников [10].

Для разграничения видов мхов используют, в первую очередь, анатомо-морфологические признаки, а priori мало зависимые от условий существования. Однако некоторые виды выделяются на основании количественных показателей: величины растений, их листьев и клеток. Одним из таких видов является *Desmatodon heimii* (Hedw.) Lazar., для которого описаны различные формы (возводимые некоторыми авторами в ранг видов). На основании статистического анализа размеров спор на фоне их широкой изменчивости А.С. Лазаренко выделил три разновидности по величине спор: *microspora*, *mesospora* и *macrospora*, статистически существенно отличающиеся между собой, что позволило говорить «... о существовании в пределах одного местопроизрастания различных генетически обусловленных совокупностей» [11, стр. 78].

Факторы внешней среды проявляют своё действие на специфическом генетическом фоне, обуславливающим характер нормы реакции вида, что выражается в образовании фенотипа, преддетерминированного взаимодействием их влияний. Несмотря на общепризнанность такого положения, сравнительный анализ спорофита *Desmatodon randii* (Kenn.) Lazar. выявил также наличие автономной генетической регуляции развития отдельных органов спорофита [5]. Впервые показана взаимосвязь уровня фертильности спор с формой коробочки, что свидетельствует о полиморфности регуляторных систем в различных частях целостного растения. «Модификация» методических подходов позволила в

некоторых случаях увидеть в совсем новом свете внутреннюю организацию жизненных явлений и найти эффективные подходы к таким капитальным и «вечным» проблемам биологии, какой является проблема дискретности вида. Кариологический анализ во многих случаях разделил морфологически однотипные популяции на полиплоидные расы, а близкие – на виды-двойники [10]. Два близких вида: *Desmatodon cernuus* (Hübner) B.S.G. (n = 26) и *D. ucrainicus* Lazar. (n = 52) образуют полиплоидный ряд. В природных условиях они обладают биологическими статистически различными признаками. В унифицированных условиях лабораторной культуры, несмотря на фенотипическую близость, их количественные морфологические различия стойко сохраняются, что позволило А.С. Лазаренко рассматривать их как виды-двойники [10].

Таким образом, «симбиоз» статистического анализа и эксперимента оказался эффективным инструментом в решении проблемы инфраструктуры вида мохообразных. Использование мхов в качестве модели при изучении морфогенеза высших растений обещали дать много нового и уникального ввиду необычного характера развития мхов и наличия в их онтогенезе специфической ювенильной фазы – протонемы. Протонема первой апробирует место произрастания растения, специфически, в границах нормы реакций, реагирует на различные условия, «выбирает» наиболее адекватный морфогенетический путь развития организма. В работе о спиральных структурах протонемы мхов [12] приведены многочисленные примеры нутационных, винтовых и торсионных ростовых движений, и хотя их экологическая и адаптационная роль для протонемы проблематична, в цветковых растениях гомологические преобразования приобрели существенную роль в жизнедеятельности растений.

В поисках механизмов морфологических проявлений ряд работ А.С. Лазаренко посвятил морфофункциональной организации роста и ветвления протонемы [8]. Анализируя результат проведённых опытов, А.С. Лазаренко предложил идею апикального доминирования, осуществляющегося апикальной клеткой протонемы. Разрушение апикальной клетки снимает апикальное доминирование, однако оно легко модифицируется экзогенными фитогормонами, на основании чего было сделано предположение о наличии в цепочке клеток

протонемы коррелятивного торможения ветвления, которое осуществляется апикальной клеткой путём аттракции в ростовую зону ассимилятов, а также синтеза и базипетального транспорта ауксинов. Проведённые опыты свидетельствуют о наличии разнообразных проявлений полярности (потока ассимилятов, фитогормонов, роста, тропизмов и морфогенеза). Проявление полярности исследовалось экспериментально с использованием поляризованного света [9]. В результате проведённых работ было установлено, что полярность роста и морфогенеза протонемы обусловлены различным пространственным упорядочением фоторецепторов (фитохрома) в апикальных клетках, что создаёт градиент освещённости с максимумом в пределах растущего, наименее упорядоченного участка апикальной клетки. Высокие концентрации ИУК, а также другие вещества легко подавляют поляротропические реакции протонемы [6], на основании чего было предложено, что создаваемая организацией фоторецепторов поляризация растущей клетки сопряжена с внутриклеточными градиентами роста, метаболитов и фитогормонов, а высокие концентрации экзогенной ИУК, действуя через обратные связи, не только разрушают внутриклеточные градиенты, но и организацию симпорта веществ и упорядочение фоторецепторов. Таким образом, были найдены экспериментальные подходы не только к изменению формообразовательного процесса, но и к функциональной организации, сопутствующей ему. Так, красный свет посредством активации фитохрома способен не только разрушать свойственную клеткам упорядоченность, но и индуцировать новый ростовой центр со свойственной ему внутриклеточной организацией [1]. Роли межклеточных взаимовлияний и биохимическим механизмам реализации фитоморфогенетического действия красного света были посвящены следующие работы А.С. Лазаренко [2, 13], в которых показано, что в верхушке апикальной клетки, наряду с горизонтальной, метаболической и биоэлектрической полярностью, чётко проявляются отличия ориентации дихроических фоторецепторов. Все эти проявления, взаимно дополняясь и усиливаясь, образуют центр притяжения веществ, который контролирует не только ветвление интеркалярных клеток, но и характер роста других столонов, а в конечном итоге и формирование протонематической дерновинки. Предполагается,

что общий контроль за формированием дерновинки мха осуществляется конкуренцией между отдельными центрами притяжения веществ.

В заключение необходимо отметить, что проблема экспериментальной бриологии находилась не на главном пути научных интересов профессора А.С. Лазаренко, хотя и в эту область ему удалось внести существенный вклад.

1. Демків О.Т., Лазаренко А.С. Природа и особенности индуцированного светом полярного роста протонемы мхов // Мат-лы I конф. по споровым растениям Украины (сентябрь 1969 г.). – К.: Наук. думка, 1971. – С. 278-280.
2. Демків О.Т., Лесняк Є.М., Лазаренко А.С. Экспериментальный контроль ростових кореляцій молоді протонемі мохів // Шляхи експериментального дослідження морфогенезу вищих рослин. – К.: Наук. думка, 1972. – С. 124-127.
3. Лазаренко А.С. Спостереження над морфологією і екологією регенеративної протонемі у тортул – сільської (*Tortula ruralis* Hedw.) і пустельної (*T. desertorum* Broth.) // Укр. ботан. журн. – 1959. – 16, 5. – С. 55-64.
4. Лазаренко А.С. Вопросы генезиса чередования поколений у моховидных // Журн. общ. биол. – 1961. – 22, 5. – С. 372-382.
5. Лазаренко А.С. Динамика количественной изменчивости спорофита *Desmatodon randii* (Kenn.) Lazar. в естественной популяции и в односпоровых культурах // Бюлл. МОИП, отдел биологии. – 1963. – 68, 6. – С. 133-148.
6. Лазаренко А.С. Экспериментальные исследования по морфогенезу мхов // Мат-лы. I конф. по споровым растениям Украины (сентябрь 1969 г.). – К.: Наук. думка, 1971. – С. 9-13.
7. Лазаренко А.С. Експериментальна апогамія у листяних мохів у зв'язку з еволюцією цієї групи // Шляхи експериментального дослідження морфогенезу вищих рослин. – К.: Наук. думка, 1972. – С. 6-16.
8. Лазаренко А.С., Демків О.Т. Корелятивне гальмування росту протонемі *Funaria hygrometrica* Hedw. // Доп. АН УРСР, сер. Б. – 1968. – 8. – С. 763-765.
9. Лазаренко А.С., Демків О.Т. Ростові рухи протонемі мохів у поляризованому світлі // Доп. АН УРСР, сер. Б. – 1969. – 9. – С. 837-840.

10. Лазаренко А.С., Лесняк Е.М. Сравнительное исследование видов-двойников *Desmatodon cernuus* – *D. ucrainicus* // Журн. общ. биол. – 1972. – 33, 6. – С. 657-667.
11. Лазаренко А.С., Пашук Х.Т. Спроба статистичної оцінки мінливості спор *Desmatodon heimii* (Hedw.) Lazar. // Укр. ботан. журн. – 1961. – 18, 1. – С. 68-81.
12. Лазаренко А.С., Коваленко А.П., Пашук Х.Т. Деякі спіральні структури протонеми листяних мохів // Укр. ботан. журн. – 1961. – 18, 6. – С. 89-98.
13. Лазаренко А.С., Демкив О.Т., Рипецкий Р.Т. Итоги работ отдела экспериментальной морфологии растений Института ботаники им. Н.Г. Холодного Академии наук Украинской ССР // Ботан. журн. – 1975. – 60, 3. – С. 445-455.

СОСТОЯНИЕ И ПЕРСПЕКТИВЫ ОХРАНЫ РЕДКИХ ВИДОВ БРИОФЛОРЫ СССР

О.А. Дружинина

Всесоюзный научно-исследовательский институт охраны природы и заповедного дела,
г. Москва

Проблемы охраны мхов многообразны; одна из наиболее актуальных в настоящее время – выявление, учёт, организация охраны редких видов мохообразных. Несколько лет назад на совещании секции бриологии Научного совета АН ССР по проблеме «Биологические основы рационального природопользования, преобразования и охраны растительного мира» (октябрь 1986 г., Ленинград) был очерчен круг задач, связанных с охраной редких видов мохообразных, которые предстояло решить за ближайшие годы [30]. Эти задачи подразделяются на две группы: 1) работа с видами, уже включёнными в «Красную книгу СССР» [48]; 2) выявление всего объёма редких и нуждающихся в охране видов бриофлоры СССР. Сейчас можно подвести некоторые итоги работы по этим двум направлениям.

1. Составлены точечные кадастрово-справочные карты ареалов всех 32 видов мохообразных, занесённых в «Красную книгу СССР», в масштабе 1:2500000 с приложением кадастров (перечней местонахождений для каждого вида). Карты составлены на основе инвентаризации материалов гербариев-хранилищ Ленинграда, Иркутска, Киева, Владивостока и литературных данных.

Проведённый анализ состояния изученности видов мхов [48] позволил выделить те из них, характеристика которых в следующем её издании должна быть существенно дополнена в части распространения в стране и за её пределами, статуса, эколого-ценотической приуроченности, принятых и необходимых мер охраны. Так, для более чем половины мхов (17 видов) можно существенно дополнить характеристику распространения новыми местонахождениями. Статус ряда видов должен быть изменён на основании критериев МСОП,

модифицированных с учётом специфики мохообразных [68], уточнённых данных по их распространению и датировки сборов в известных местонахождениях.

На основании анализа карт ареалов видов выявлены и предложены для скорейшего введения на них режима охраны 20 участков, где сосредоточены места произрастания одновременно двух и более видов мхов, занесённых в «Красную книгу СССР» и предлагаемых для занесения в неё, на Чукотке, на юге Приморья и Курильских о-вах, в Забайкалье, Закавказье и Средней Азии.

2. Охрана редких видов мохообразных не ограничивается заботой только о тех из них, что попали в «Красную книгу СССР». Необходимо принимать во внимание все известные редкие виды бриофлоры СССР, нуждающиеся в охране на разных условиях – общесоюзном, республиканском, региональном и местном, локальном. Изучение редких, находящихся под угрозой исчезновения и уязвимых видов в нашей стране находится на стадии выявления и учёта. Процесс выявления редких видов мохообразных находится в зависимости от хода инвентаризации всей бриофлоры страны. В настоящее время инвентаризация далека от завершения. Однако флористическое направление в советской бриологии сейчас, пожалуй, самое плодотворное, и в деле инвентаризации флоры мхов имеются определённые успехи. Появились многочисленные публикации по бриофлоре различных регионов страны. Сделан значительный вклад в инвентаризацию бриофлоры европейской части СССР, о чём свидетельствуют публикации по Архангельской, Мурманской, Ленинградской, Псковской, Московской, Липецкой, Брянской, Воронежской обл., Карельской и Коми АСР, Украине и Белоруссии [2, 6-8, 16, 18, 21, 31-36, 45, 53, 62, 68]. Было продолжено изучение бриофлоры Закавказья – Грузии и Армении [50, 58]; бриофлоры Сибири и Дальнего Востока – п-овов Ямал, Таймыр и Чукотка, Якутии, Вост. и Зап. Саян, Кузнецкого Ала-тау, Алтая, Муйской котловины, Магаданской обл., юга Приморья [3-5, 10, 11, 19, 20, 23, 27-29, 39-41, 49, 51, 57, 63].

В ходе инвентаризации бриофлоры выявлены виды, редкие в региональном, общесоюзном и мировом масштабах. Редким видам, обнаруженным в разных регионах страны, посвящён целый блок публикаций, в которых приводятся места

находок и сведения об эколого-ценотической приуроченности [2, 4, 5, 33, 37, 44, 52, 54, 59, 65, 66].

Редкие виды выявлялись в процессе инвентаризации бриофлоры особо охраняемых территорий – заповедников, заказников и некоторых других. В последнее время изучалась бриофлора ряда заповедников европейской части СССР – Карадагского, Центрально-лесного, Тебердинского, «Слитере», «Кодры», Каневского, Полесского, Кандалакшского [13-15, 26, 43, 52, 55, 56]; бриофлора заповедников Сибири и Дальнего Востока – Висимского, Витимского, Усть-Ленского, Саяно-Шушенского, «Столбы», «Кедровая падь», Дальневосточного морского, Уссурийского, Лазовского, Большехехцирского, Комсомольского, «Остров Врангеля» [1, 17, 24, 25, 38]. Данные о бриофлоре заповедников ещё никем не обобщались и не систематизировались, и неизвестно, какая часть бриофлоры страны произрастает на территориях заповедников, заказников и других охраняемых территорий и тем самым в какой-то мере охраняется. Изучалась бриофлора некоторых заказников, национальных парков, памятников природы, а также территорий некоторых ботанических садов – Главного ботанического АН СССР, Полярно-альпийского и некоторых других [8, 42, 47].

Итоги работы по выявлению редких видов бриофлоры СССР путём составления серии сводных списков для всей территории страны. Потребовался не один список, т.к., во-первых, необходимо учитывать всё новые и новые редкие виды, обнаруживаемые в разных регионах, а также дополнительные сведения о распространении уже учтённых видов; во-вторых, менялся и сам принцип обора видов для такого списка.

Первый сводный список редких видов мохообразных СССР был составлен в 1985 г. и насчитывал 136 видов и включал, в основном, таксоны, предложенные во 2-е издание «Красной книги СССР», но не попавшие в него. За счёт новых кандидатов в «Красную книгу СССР» список затем был расширен до 150 видов. И, наконец, последний вариант списка насчитывает более 340 видов. Этот список объединяет в себе предыдущие два, а также включает много новых видов. В его составе – виды, нуждающиеся в охране на разных уровнях: общегосударственном, общесоюзном (виды, включённые в «Красную книгу СССР» и кандидаты на

включение в неё), республиканском и региональном (виды, включённые в Красные книги Украины, Таджикистана, Эстонии, книги редких и находящихся под угрозой исчезновения видов отдельных регионов и административно-территориальных подразделений). Этот список также не является окончательным и в дальнейшем будет корректироваться, изменяться как за счёт включения в него обнаруженных новых редких для страны видов, видов, для которых установлено сокращение ареала, неустойчивость к антропогенному воздействию, так и за счёт исключения тех видов, которые, возможно, сейчас попадают в категорию редких из-за недостаточной изученности их распространения, что в условиях незаконченной инвентаризации бриофлоры страны неизбежно.

Проведённое сравнение нашего списка редких видов бриофлоры СССР и предварительных списков видов находящихся в опасности бриофитов, составленных для некоторых стран Европы – всей совокупности стран ЕЭС, включая Макаронезию; Швеции, Финляндии и Великобритании – показало, что имеется более 100 редких видов, нуждающихся в охране как в нашей стране, так и в вышеупомянутых странах Европы [67-70].

В заключение необходимо подчеркнуть, что задачи охраны мохообразных не должны ограничиваться только заботой о выявлении, учёте и сохранении редких видов. Необходимо заботиться также о сохранении естественного мохового покрова во всём его многообразии, вопреки процессам его деградации и обеднения, с каждым годом всё усиливающимся в связи с возрастанием антропогенного пресса.

1. *Аболинъ А.А.* Некоторые итоги изучения бриофлоры ботанического заказника Чужупурвс // Охрана флоры речных долин в Прибалтийских республиках. – Рига, 1983. – С. 37-42.
2. *Абрамов И.И., Волкова Л.А.* Обзор бриофлоры среднетаёжной Карелии // Нов. сист. низш. раст. – 1985. – 22. – С. 197-201.
3. *Абрамова А.Л., Абрамов И.И.* Род *Leptopterigynandrum* C. Muell. новый для бриофлоры СССР // Нов. сист. низш. раст. – 1983. – 20. – С. 161-168.

4. *Абрамова А.Л., Афонина О.М., Дуда Ж.* Печёночные мхи Чукотского полуострова // Препр. – Магадан: ИБПС, 1985. – 40 с.
5. *Афонина О.М.* Листостебельные мхи Чукотского полуострова // Препр. – Магадан: ИБПС, 1986. – 1. – 42 с. – 1988. – 2. – 47. с.
6. *Бачурина А.Ф., Партыка Л.Я.* Бриофлора украинского Полесья и её особенности // Тез. докл. 7 Делегат. съезда Всес. ботан. о-ва, Донецк, 11-14 мая 1983. – Л., 1983. – С. 65.
7. *Бачурина А.Ф., Партыка Л.Я.* Бриофлора Украинского Полесья // Бриолихенологические исследования в СССР. – Апатиты, 1986. – С. 14-18.
8. *Белкина О.А.* Лиственные мхи заказника «Сейдозеро» (Мурманская область) // Тез. докл. XI Всес. симпоз. «Биологические проблемы Севера». Вып. 2. Ботаника, физиология и биохимия растений, кормопроизводство. – Якутск, 1986. – С. 38-39.
9. *Благодатских Л.С.* Листостебельные мхи южных отрогов хребта Большой Анначаг // Биология и экология растений бассейна Колымы. – Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1981. – С. 72-80.
10. *Благодатских Л.С.* Листостебельные мхи Охотского побережья // Биология растений и флора Севера Дальнего Востока. – Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1981. – С. 32-43.
11. *Благодатских Л.С., Дуда Й.* К флоре печёночных мхов юга Магаданской области // Нов. сист. низш. раст. – 1982. – 19. – С. 195-199.
12. *Благодатских Л.С., Дуда Й.* Дополнения к флоре печёночных мхов Таймыра // Нов. сист. низш. раст. – 1982. – 19. – С. 199-200.
13. *Богданова Н.Е.* Мохообразные острова Великого (Белое море) // Флористические исследования в заповедниках РСФСР. – М.: ЦНИЛ Главохоты РСФСР, 1984. – С. 103-112.
14. *Бойко М.Ф.* Бриофлора степных участков Каневского заповедника и его окрестностей // Охрана, изучение и обогащение растительного мира. – К. Изд-во при Киев. гос. ун-те, 1983. – 110. – С. 32-38.
15. *Бойко М.Ф.* Бриофлора степових заповідників європейської частини СРСР // Укр. ботан. журн. – 1984. – 41, 2. – С. 36-41.

16. *Бойко М.Ф.* Знахідка сфагнових мохів на Херсонщині // Укр. ботан. журн. – 1986. – 43, 2. – С. 68.
17. *Васильев А.Н.* Редкие виды во флоре мхов заповедников «Столбы» и Саяно-Шушенского // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. – 1988. – 6/1. – С. 93-95.
18. *Вирченко В.М.* Мохообразные лесостепной части Приднепровской возвышенности (конспект флоры) // Ред. Укр. ботан. журн. – Киев, 1989. – 60 с. – Деп. в ВИНТИ 03.01.89, №84-В89.
19. *Волкова Л.А., Ребристая О.В.* К бриофлоре полуострова Ямал // Нов. сист. низш. раст. – 1986. – 23. – С. 230-234.
20. *Волкова Л.А., Ребристая О.В.* Дополнения к бриофлоре Ямала (о-в Белый, Карское море) // Нов. сист. низш. раст. – 1987. – 24. – С. 199-203.
21. *Воробьёв Ю.М.* К флоре мохообразных Эстонской ССР // Горький: Горьковский ун-т, 1984. – 22 с. – Деп. в ВИНТИ 19.03.1985, №1959-85 Деп.
22. *Воробьёв Ю.М.* Сравнение региональных бриофлор средней полосы европейской части СССР // Наземн. и водн. экосистемы. – 1985. – 8. – С. 136-143.
23. *Гамбарян С.К.* О флоре печёночных мхов высокогорий и отрогов Южного Сихотэ-Алиня // Систематико-флористические исследования споровых растений Дальнего Востока. – Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1984. – С. 54-68.
24. *Гамбарян С.К.* О флоре печёночных мхов Уссурийского заповедника // Бриолихенологические исследования в СССР. – Апатиты, 1986. – С. 29-34.
25. *Гамбарян С.К.* К флоре печёночных мхов заповедников «Кедровая падь» и Дальневосточного морского (юг Приморского края) // Ботан. журн. – 1988. – 73, 8. – С. 1152-1159.
26. *Гордеева М.М., Игнатова Е.А., Уланова Н.Г.* Особенности флоры мхов вырубок охранной зоны Центрально-лесного государственного биосферного заповедника // Проблемы современной биологии: Тр. 18 Науч. конф. мол. учёных биол. фак. МГУ, Москва, 20-24 апр. 1987. – 3. – М.: МГУ, 1987. С. 140-144. – Деп. в ВИНТИ 14.09.87, №6654-В87.

27. Грибов С.А., Потёмкин А.Д. К флоре печёночных мхов междуречья рек Томбол-яха и Сё-яха (Центральный Ямал) // Ботан. журн. – 1988. – 75, 5. – С. 685-690.
28. Гудошников С.В. Неморальный элемент во флоре листостебельных мхов высокогорий Алтая и Западного Саяна // Новые данные о фитогеографии Сибири. – Новосибирск: Наука, 1981. – С. 52-60.
29. Гудошников С.В. Флора листостебельных мхов черневого подпояса южных гор Сибири и проблема происхождения черневой тайги. – Томск: изд-во Томск. ун-та, 1986. – 189 с.
30. Дружинина О.А. Особенности ведения Красной книги СССР по разделу «Мохообразные» // Проблемы бриологии в СССР. – Л.: Наука, 1989. – С. 99-105.
31. Дьяченко А.П. История и перспективы изучения флоры листостебельных мхов Среднего Урала // Флора и внутривидовая изменчивость растений Урала. – Свердловск, 1985. – С. 103-113.
32. Дьяченко А.П. Материалы к флоре листостебельных мхов Среднего Урала. – Свердловск: Свердл. гос. пед. ин-т., 1987. – 13 с. – Деп. в ВИНТИ 24.04.1987, №2908-В87.
33. Железнова Г.В. Бриофлора известняковых обнажений Среднего Тимана // Тр. Коми фил. АН СССР. – Сыктывкар, 1982. – 56. – С. 48-56.
34. Железнова Г.В. Редкие виды мохообразных в Коми АССР и их охрана // Общие проблемы охраны растительности: Мат-лы Всес. совещ. «Охрана растит. мира сев. регионов». – Сыктывкар, 1984. – С. 123-125.
35. Железнова Г.В. Флора мохообразных Среднего Тимана. – Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – Л., 1985. – 16 с.
36. Железнова Г.В. К флоре печёночных мхов Среднего Тимана // Нов. сист. низш. раст. – 1985. – 22. – С. 223-229.
37. Жукова А.Л. *Aprotreubia nana* в Советском Союзе // Ботан. журн. – 1986. – 71, 1. – С. 94-97.

38. Жукова А.Л., Бардунов Л.В. Материалы к флоре печёночных мхов Витимского государственного заповедника (Центральная Сибирь) // Ботан. журн. – 1987. – 72, 8. – С. 1065-1068.
39. Жукова А.Л., Ребристая О.Е. К флоре печёночных мхов района р. Матюй-яха (п-ов Ямал) // Ботан. журн. – 1986. – 71, 5. – С. 642-649.
40. Жукова А.Л., Ребристая О.В. Печёночные мхи острова Шокальского (Карское море) // Нов. сист. низш. раст. – 1987. – 24. – 203-208.
41. Жукова А.Л., Ребристая О.В. К флоре печёночных мхов острова Белого (Карское море) Нов. сист. низш. раст. – 1987. – 24. – С. 208-213.
42. Игнатов М.С., Игнатова Е.А. Анализ бриофлоры территории Главного ботанического сада АН СССР // Бюлл. Гл. ботан. сада АН СССР. – 1986. – 147. – С. 44-47.
43. Игнатова Е.А., Ваня Й., Воробьёва Ф.М., Игнатов М.С., Онапченко В.Г. Бриофлора Тебердинского заповедника. – М.: Гл. бот. сад АН СССР, 1988. – 44 с. – Деп. в ВИНТИ 19.07.88, №5790-В88.
44. Константинова Н.А. Интересные находки печёночных мхов в Довозерских горах (Мурманская обл.) // Нов. сист. низш. раст. – 1985. – 22. – С. 229-231.
45. Константинова Н.А. Печёночники Ловозерских гор (Мурманская обл.) // Нов. сист. низш. раст. – 1987. – 24. – С. 218-225.
46. Константинова Н.А., Белкина О.А. Мохообразные древесных субстратов в Ловозерских горах (Мурманская обл.) // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 1988. – 93, 9. – С. 80-89.
47. Константинова Н.А., Лихачёв А.Ю. Мохообразные территории полярно-альпийского ботанического сада // Брио-лихенологические исследования в СССР. – Апатиты, 1986. – С. 8-13.
48. Красная книга СССР. Редкие и нуждающиеся в охране животные и растения. – М.: Лесная промышленность, 1984. – 2. – 458 с.
49. Красноборов И.М., Васильев А.Н. К бриофлоре Восточного Саяна (Кутурчинское Белогорье) // Новости о флоре Сибири. – Новосибирск, 1986. – С. 222-228.

50. Манакян В.А. Листостебельные мхи Юго-Восточной Армении. – Ереван: Изд-во АН Армянской ССР. – 1989. – 313 с.
51. Отнюкова Т.Н. Флора мхов подгорной части Муйской котловины // Брио-лихенологические исследования в СССР. – Апатиты, 1986. – С. 49-54.
52. Партика Л.Я. Бриофлора Карадагського заповідника // Укр. ботан. журн. – 1986. – 43, 3. – С. 26-30.
53. Попова Н.Н. Анализ бриофлоры Усманского бора // Тез. докл. 7 Делегат. съезда Всес. ботан. о-ва, Донецк, 11-14 мая 1983. – Л., 1983. – С. 69.
54. Рыковский Г.Ф. Эколого-географические особенности *Andreaea rupestris* Hedw. редкого вида во флоре Белоруссии // Брио-лихенологические исследования в СССР. – Апатиты, 1986. – С. 54-60.
55. Симонов Г.П. Краткий систематический и эколого-ценотический анализ мохообразных // Природа заповедника «Кодры». – Кишинёв: Штиинца, 1984. – С. 32-34.
56. Скуя Д.С. Редкие виды в государственном заповеднике «Слитере» // Изуч., рац. использ. и охрана природ. ресурсов. 7 конф. мол. учёных-биол. – Рига, 1987. – С. 18-19.
57. Степанова Н.А. Конспект флоры мхов тундр Якутии. – Якутск: Якутск. фил. СО АН СССР, 1986. – 120 с.
58. Флора споровых растений Грузии. Конспект / Канчавели К.Г., Кухалешвили Л.К., Рухадзе Т.А. и др. – Тбилиси: Мецниереба, 1986. – 885.
59. Хмелев К.Ф., Попова Н.Н. Редкие виды мохообразных Воронежской области // Ботан. журн. – 1985. – 70, 9. – С. 1208-1214.
60. Хмелев К.Ф., Попова Н.Н. Бриофлора лесных и болотных экосистем бассейна Среднего Дона // Брио-лихенологические исследования в СССР. – Апатиты, 1986. – С. 66-70.
61. Хмелев К.Ф., Попова Н.Н. Кальцефильная бриофлора верхнего и среднего Дона // Изучение и охрана природы малых заповедных территорий. – Воронеж, 1986. – С. 105-114.
62. Хмелев К.Ф., Попова Н.Н. Флора мохообразных бассейна Среднего Дона. – Воронеж: Изд-во Воронеж. ун-та, 1988. – 168 с.

63. *Черданцева В.Я.* К бриофлоре северных островов Курильского архипелага // Флора и систематика споровых растений Дальнего Востока. – Владивосток, 1986. – С. 156-162.
64. *Черданцева В.Я.* Редкие и интересные виды мхов Дальнего Востока СССР // Нов. сист. низш. раст. – 1989. – 26. – С. 157-159.
65. *Чернядьева И.В.* Новые и редкие виды мхов для плато Путорана // Ботан. журн. – 1985. – 70, 1. – С. 120-125.
66. *Шляков Р.Н., Константинова Н.А.* Конспект флоры мохообразных Мурманской обл. – Апатиты: Кольск. фил. АН СССР, 1982. – 227 с.
67. Bryophytes or mosses // Threatened animals and plants in Finland / Ed. by *P. Rassi, R. Välsänen*. – Helsinki, 1987. – P. 69-71.
68. *Schumacker R., Düll R.* Preliminary list of threatened (Ex, E, V, R sensu IUCN) bryophytes in EEC-countries including Macaronesia // Annex 1B of the EEC Habitat Directive, 1988.
69. Preliminar lista over hotade mossor i Sverige // *Swensk. Bot. Tidskr.* – 1988. – 82. – P. 423-445.
70. Provisional list of threatened bryophytes in Britain (unpublished).

ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ И НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ ФЛОРЫ ЛИСТОСТЕБЕЛЬНЫХ МХОВ ПРИПОЛЯРНОГО УРАЛА

А.П. Дьяченко

Свердловский государственный педагогический институт

Начало изучения флоры мохообразных Приполярного Урала было положено в 1847 году комплексной экспедицией Э. Гофмана. В гербарии, собранном её участниками, удалось идентифицировать 32 вида листостебельных мхов [13]. В начале следующего века, поднявшись по рекам Большому Патоку и Седью на хребет Саблю, ботаник Р.Р. Поле [12] собрал 30 видов мхов, в том числе 21 вид впервые. Свыше 20 лет посвятил изучению флоры северных регионов страны Б.Н. Городков. За это время им было найдено более 70 новых для Приполярного Урала видов листостебельных мхов [2, 3, 5]. В двадцатые и тридцатые годы существенный вклад в изучение бриофлоры указанного региона внесли также Ю.Д. Цинзерлинг [17,18], С.Н. Наумова [9], В.В. Сочава [16], О.Ф. Газе [1] и Ф.В. Самбук [14, 15].

В 1948-51 годах большая коллекция мохообразных была собрана И.Д. Кильдюшевским во время геоботанического исследования Приполярного Урала. Результаты обработки этих материалов изложены в статье [6], включающей перечень 181 вида мхов, из которых 84 указаны для Приполярного Урала впервые. Разностороннее изучение флоры хребта Сабли было предпринято в 50-х годах П.Л. Горчаковским. В собранном им гербарии оказалось 6 видов мхов новых для Приполярного Урала [4].

Обширные списки мохообразных приводит в своих работах В.Б. Куваев [7, 8]. Им указано для Приполярного Урала 15 новых видов листостебельных мхов. Н.И. Непомилуева, А.Н. Лашенкова и А.И. Малафеев, изучая луга Приполярного Урала, нашли 4 новых для этого региона вида [10, 11].

Таким образом, усилиями сравнительно немногих специалистов на Приполярном Урале к настоящему времени выявлено 265 видов и 8 разновидностей листостебельных мхов. Из них 27 видов и 1 разновидность относятся к подклассу *Sphagnidae*, 1 вид – к подклассу *Andreaeidae*, остальные – к

подклассу *Bryidae*. Большая часть видов обычны для циркумбореальной флористической области голарктического царства. Из редких и довольно редких растений найдены *Sphagnum aongstroemii* C. Hartm., *S. jensenii* H. Lindb., *S. majus* (Russ.) C. Jens., *Anoetangium tenuinerve* (Limpr.) Par., *Arctoa fulvella* (Dicks.) B.S.G., *Atrichum tenellum* (Röhl.) B.S.G., *Brachythecium erythrorrhizon* B.S.G. var. *uralense* (Gorodk.) Podp., *Calliergon richardsonii* (Mitt.) Kindb. ex Warnst., *Cnestrum schistii* (Wahlenb.) Hag., *Cynodontium fallax* Limpr., *Cyrtomnium hymenophylloides* (Hüb.) Kop., *C. hymenophyllum* (B.S.G.) Kop., *Dicranum muehlenbeckii* B.S.G., *Ditrichum pusillum* (Hedw.) Hampe var. *tortile* (Schrad.) Hag., *Kiaeria starkei* (Web. et Mohr.) Hag., *Mnium lycopodioides* (Hook.) B.S.G., *M. riparium* Mitt., *M. spinosum* (Voit.) Schwaegr., *Philonotis arnellii* Husn., *P. seriata* (Mitt.) Lindb. emend Loeske, *Plagiomnium elatum* (B.S.G.) Kop., *Pohlia longicollis* (Hedw.) Lindb., *P. minor* Schleich. ex Schwaegr., *P. sphagnicola* (B.S.G.) Lindb. et H. Arnell, *Rhabdoweisia fugax* (Hedw.) B.S.G., *Racomitrium microcarpum* (Hedw.) Brid.

Подавляющее большинство видов, найденных на Приполярном Урале, являются представителями бореального географического элемента (в основу выделения географических элементов мохообразных положены принципы, разработанные в известных трудах А.С. Лазаренко).

Экологический анализ показал, что по требовательности к содержанию в субстратах минеральных веществ преобладают эвтрофные и мезотрофные виды, по отношению к увлажнённости среды обитания – мезофиты и ксеромезофиты. На болотах, в заболоченных лесах и тундрах существенное участие в сложении фитоценозов принимают также гигрофиты.

1. Газе О.Ф. Список сфагновых мхов, собранных Б.Н. Городковым в Западной Сибири и Б.Н. Городковым и В.Б. Сочава на Полярном Урале // Тр. Бот. музея АН СССР. – 1930. – 22. – С. 207-213.
2. Городков Б.Н. Лиственные мхи восточного склона Полярного Урала // Тр. Бот. музея АН СССР. – 1932. – 24. – С. 43-62.
3. Городков Б.Н. Растительность Полярного и Северного Урала // Природа Урала. – Свердловск, 1936. – С. 101-118.

4. *Горчаковский П.Л.* Растительность хребта Сабля на Приполярном Урале // Растительность Крайнего Севера СССР и её освоение. – 1958. – 3. – С. 95-127.
5. *Ивановский В.* Список мхов, собранных Б.Н. Городковым в бассейне реки Северной Сосьвы Березовского уезда Тобольской губернии // Ежегодник Тобольск. губ. музея, год 26. – 1917. – 28, 2. – С. 1-12.
6. *Кильдюшевский И.Д.* К флоре мхов Приполярного Урала // Тр. бот. ин-та АН СССР. Сер. 2. Спор. растения. – 1956. – 11. – С. 313-332.
7. *Куваев В.Б.* Лишайники и мхи Приполярного Урала и прилегающих равнин // Тр. Ин-та экол. раст. и животных Уральск. филиала АН СССР. – 1970. – 70. – С. 61-92.
8. *Куваев В.Б.* Закономерности высотного распределения растений на Приполярном Урале // Продуктивность и рациональное использование растительности Урала. – Свердловск, 1980. – С. 35-73.
9. *Наумова С.Н.* Ботанико-географические исследования 1926 года в предгорьях Северного Урала (реки Большая Сыня и Большой Оранец) // Тр. об-ва изучения Урала, Сибири и Дальнего Востока. – 1929. – 1. – С. 107-172.
10. *Непомилуева Н.И.* Редкие фитоценозы Приполярного Урала // Ботан. журн. – 1978. – 65, 5. – С. 744-751.
11. *Непомилуева Н.И., Лащенко А.Н., Малафеев А.И.* Естественные луга приполярного Урала // Вопросы северн. луговодства. Тр. Коми фил. АН СССР. – 1976. – 30. – С. 33-46.
12. *Поле Р.Р.* Материалы для познания растительности северной России. I. К флоре мхов северной России // Тр. Импер. Бот. сада. – 1915. – 33, 1. – С. I-VIII, 1-148.
13. *Рупрехт Ф.И.* Флора Северного Урала. О распространении растений на Северном Урале. По результатам географической экспедиции 1947 и 1948 годов. // *Гофман Э.* Северный Урал и береговой хребет Пай-Хой. Т. 2. – СПб.: Тип. Импер. Акад. наук, 1856. – С. 1-51.
14. *Самбук Ф.В.* Ботанико-географический очерк долины р. Печоры // Тр. Бот. музея АН СССР. – 1930. – 22. – С. 49-145.

15. *Самбук Ф.В.* Печорские леса – Тр. Бот. музея АН СССР. – 1932. – 24. – С. 63-250.
16. *Сочава В.Б.* Пределы лесов в горах Ляпинского Урала // Тр. Бот. музея АН СССР. – 1930. – 22. – С. 1-48.
17. *Цинзерлинг Ю.Д.* Очерк растительности болот по среднему течению р. Печоры // Изв. Гл. бот. сада. – 1929. – 28, 1-2. – С. 95-128.
18. *Цинзерлинг Ю.Д.* Очерк растительности массива Сабля // Труды ледниковых экспедиций. Вып. 4. Урал. Приполярные районы. – Л.-М.: Ред.-изд. отд. ЦУЕГМС, 1935. – С. 75-86.

ГЕОГРАФИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ВИДОВОГО СОСТАВА ЛИСТОСТЕБЕЛЬНЫХ МХОВ КОМИ ССР

Г.В. Железнова

Институт биологии КНЦ УрО АН СССР, ш. Сыктывкар

Видовой состав листостебельных мхов Коми ССР определяется геологической историей региона, различиями в климатических, почвенных и орографических условиях. Республика Коми с площадью 416 тыс. км² расположена на крайнем северо-востоке европейской части СССР. С юга на север территория простирается на 1300 км от южной тайги до тундры. По характеру рельефа в Коми ССР выделено четыре крупных геоморфологических области [1]: 1. Уральская складчатая с горной полосой западных склонов и увалистых предгорий. 2 Тиманское нагорье со Средним и Южным Тиманом. 3. Печорская депрессия с Большеземельской тундрой и Южно-Печорской равниной. 4. Область Сысоло-Вычегодской и Вычегодско-Мезенской равнины, ограниченная на юге Северными Увалами. Климат в Коми ССР умеренно континентальный, среднегодовая температура колеблется от +1° на юго-западе до -6° на северо-востоке. Количество осадков убывает от 600 мм на юге до 400 мм на севере. Наиболее увлажнёнными оказываются западные склоны повышений – на Урале до 1500 мм. При малой испаряемости рек и речек, озёр мало. Лесопокрываемые площади в Коми ССР составляют 69% [2]. Основные лесообразующие породы – ель, сосна, берёза. На территории Коми прослеживается северная граница распространения липы и пихты, западная граница – кедра. Болотами занято 7,5% площади. Луга располагаются по поймам крупных рек.

В настоящее время по сборам автора, гербарным и литературным данным в Коми ССР известно 411 видов листостебельных мхов, которые относятся к 116 родам из 37 семейств и трёх подклассов *Sphagnidae*, *Andreaeidae*, *Bryidae* по номенклатуре, принятой в Европе [7] с некоторыми изменениями по списку мхов Канады [8]. Ведущие семейства *Dicranaceae* (58), *Amblystegiaceae* (40), *Bryaceae* (36), *Sphagnaceae* (33), *Brachytheciaceae* (29), характерные для циркумполярной области Голарктического флористического царства, преобладают как в таёжной,

так и в тундровой зонах Коми ССР, при несколько иной последовательности. Большое участие в составе флоры принимают виды семейства *Pottiaceae* (23), *Grimmiaceae* (14), связанные с наличием на исследованной территории выходов горных пород, к тому же часто карбонатосодержащих. Десять ведущих семейств включают 284 вида листостебельных мхов, что составляет 70% от общего состава. Значительную роль в сложении бриофлоры Коми ССР играют ведущие роды *Sphagnum* (33), *Dicranum* (21), *Bryum* (18), *Brachythecium* (17), *Pohlia* (16).

Бриофлористическая изученность территории Коми ССР неравномерна, однако анализ существующего распределения видового состава листостебельных мхов по геоботаническим округам [6] показывает разный уровень видового богатства. Горные системы Урала и Тимана из-за большего разнообразия экологических условий по сравнению с равнинными территориями способствуют сохранению большего числа листостебельных мхов, в том числе и редких.

На Полярном Урале отмечено 203 вида, на Приполярном – 161 вид, на Северном – 208 видов, из которых редких до 20%. На Среднем и Южном Тимане число видов листостебельных мхов достигает 276 и 240, из них редких до 18%. На Припечорской и Вычегодско-Сысольской равнинах собрано листостебельных мхов значительно меньше, чем в горных районах, – 128 и 101. Редкие виды на равнинной территории составляют всего 8% от общего числа.

По преимущественному распространению в той или иной природной зоне каждый вид относится к определённой широтной и долготной группе географических элементов [3-5]. Большая часть листостебельных мхов, отмеченных в Коми ССР (89%), произрастает во всех секторах Голарктики, т.е. относится к циркумполярным, почти циркумполярным или европейско-американским (исключая Дальний Восток или Восточную Сибирь) видам. Европейско-американская группа представлена 6 видами, из которых *Paraleucobryum enerve*, *Kiaeria blyttii* собраны на Урале, другие распространены более широко – *Myrinia pulvinata*, *Pohlia delicatula*. Евразийские виды (10 или 2,4%) встречаются довольно часто в таёжной зоне и лесотундре (*Rhodobryum roseum*) и только *Rhytidiadelphus subpinnatus* заходит в тундру. Европейские виды *Timmia comata*, *Rhynchostegium murale*, *Cynodontium suecicum* достигают Урала, но

нахождение их связано исключительно со скальными обнажениями Тимана и Урала. Близость к Сибири и уменьшение абсолютных высот горных вершин Северного Урала способствует проникновению с юго-востока до Среднего Тимана сибирских видов *Plagiomnium confertidens*, *Cynodontium asperifolium*. Хотя территория Коми ССР – место столкновения европейской и сибирской флоры, среди листостебельных мхов преобладают виды с широким циркумполярным типом ареала.

Анализ широтных географических групп даёт представление о зональных особенностях флоры листостебельных мхов Коми ССР. В группу бореального элемента входят 133 вида, что составляет 32% от общего состава. Бореальные виды широко распространены в лесных, болотных, луговых и других сообществах, к их числу относятся *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, виды рода *Sphagnum*, *Climacium dendroides*. В южной подзоне тундры абсолютное количество бореальных видов снижается, однако процентное соотношение в сложении флоры увеличивается по сравнению с таёжной зоной с 34% до 42%. Горный элемент, включающий горные виды умеренной части северного полушария, содержит 72 вида или 17,6%. Горные виды широко представлены на Тиманском кряже и Урале (*Andreaea rupestris*, *Campylium chrysophyllum*), связаны с водными местообитаниями (*Fontinalis antipyretica*).

Виды северных широтных групп – арктической, гипоарктической (по 7 видов), арктоальпийской (86), гипоарктоальпийской (39), распространение которых связано с Арктикой и Субарктикой, проникали в таёжную зону в разные климатические периоды. Виды арктоальпийского элемента приурочены к тундровой зоне, к скальным обнажениям в тайге (*Aulacomnium turgidum*, *Ditrichum flexicaule*, *Tortula norvegica*). Представителей гипоарктоальпийского элемента чаще можно встретить в переувлажнённых местообитаниях по всей территории Коми ССР (*Paludella squarrosa*). Границей распространения гипоарктических (*Meesia triquetra*) и некоторых арктических видов (*Polytrichum hyperboreum*) служит Тиманский кряж. В общей сложности к северным широтным группам относятся 34% листостебельных мхов Коми ССР. В пределах тундровой зоны они составляют 38%, а в тайге показатели снижаются до 30%.

К южной широтной группе относятся виды неморального и аридного элементов, которые мигрировали вместе с широколиственными лесами и лесостепными комплексами в послеледниковый и межледниковый периоды потепления. В таёжной зоне отмечено 40 или 10% видов неморального элемента, из которых в тундровой зоне остаётся 4 вида или 3% от общего состава. Многие неморальные виды являются эпифитами древесных пород (*Neckera pennata*, *Leskea polycarpa*). У многих видов распространение на север далее Тиманского кряжа не прослеживается (*Plagiothecium succulentum*), а некоторые собраны только в подзоне южной тайги (*Thuidium erectum*). С аридным климатом связывают только один вид *Tortula ruralis*, который в наших условиях встречается на высоких луговых гривах и скальных обнажениях.

Группа космополитных видов содержит 6 видов или 1,4%. Распространению космополитов *Leptobryum pyriforme*, *Ceratodon purpureus*, *Funaria hygrometrica* по всей территории Коми ССР способствует усиливающееся влияние хозяйственной деятельности человека на флору и растительность.

1. Атлас Коми АССР. – М.: Наука, 1964. – 112 с.
2. Ковалев Б.А., Ларин В.Б., Тюрин Е.Г., Тимошенко В.Н. Леса и лесное хозяйство Коми АССР. – Сыктывкар, 1981. – 160 с.
3. Лазаренко А.С. Основні засади класифікації ареалів листяних мохів Радянського Далекого Сходу // Укр. ботан. журн. – 1956. – 13, 1. – С. 31-40.
4. Шляков Р.Н. Флора листостебельных мхов Хибинских гор. – Мурманск: Мурманское кн. изд-во, 1961. – 252 с.
5. Шляков Р.Н. Печёночные мхи Севера СССР. Антоцеротовые; Печёночники: Гапломитриевоы – Метцгериевые. – Л.: Наука, 1976. – 92 с.
6. Юдин Ю.П. Геоботаническое районирование // Производительные силы Коми АССР. Растительный мир. Т. 3, ч.1. – М.-Л.: Наука, 1954. – С. 323-369.
7. Corley F.V., Crundwell A.C., Düll R, Hill M.O., Smith A.J.E. Mosses of Europa and Azores; an annotated list of species, with synonyms from the recent literature // J. Bryol. – 1981. – 11, 4. – P. 609-689.

8. *Ireland R.R., Brassard G.R., Schofield W.B., Vitt D.H.* Checklist of the mosses of Canada. II // *Lindbergia*. – 1987. – 13. – P. 1-62.

К БРИОГЕОГРАФИИ АЛТАЯ

М.С. Игнатов

Главный ботанический сад АН СССР, г. Москва

Анализируя флору мхов Алтае-Саянской области, Л.В. Бардунов [1] выявил в её составе 20 видов, имеющих здесь западный предел распространения, и 15 – восточный. Некоторые новые находки на Алтае, а также успехи в изучении бриофлор Монголии, Китая, Центральной Сибири и Якутии позволяют несколько уточнить и дополнить представления о связях бриофлоры Алтая.

Восточные связи оказываются при этом более сильными и представлены они 2 группами видов: 1) северо-тихоокеанской (с юга Сибири и Дальнего Востока виды проникают на север Охотии и Чукотку, часто переходя Берингов пролив, и встречаются на западе Северной Америки): *Claopodium pellucinerve* (Mitt.) Best., *Myuroclada maximowiczii* (Borszcz.) Steere et Schof., *Podperaea krylovii* (Podp.) Iwats. et Glime, *Trachycystis ussuriensis* (Maack et Regel) Kop., *Iwatsukiella leucotricha* (Mitt.) Buck et Crum, *Thamnobryum neckeroides* (Hook.) Lawt., *Leptopterigynandrum austro-alpinum* C. Müll. (из видов, встречающихся на Саянах, эту группу могла бы дополнить *Gollania turgens* (C. Müll.) Ando); 2) восточноазиатской собственно неморальной (не проходящей существенно севернее зоны широколиственных лесов или их аналогов; многие виды имеют дизъюнкцию Восточная Азия – восток Северной Америки: *Brothera leana* (Sull.) C.Müll., *Buxbaumia minakatae* Okam., *Grimmia pilifera* P. Beauv., *Anacamptodon latidens* (Besch.) Broth., *Entodon challengerii* (Par.) Card., *Eurohypnum leptothallum* (C.Müll.) Ando, *Brachythecium buchananii* (Hook.) Jaeg., *B. wichurae* (Broth.) Par., *Ptychomitrium sinense* (Mitt.) Jaeg., *Weissia exserta* (Broth.) Chen, *Jaffueliobryum latifolium* Thér. (из саянских видов эту группу пополняют ещё 4 вида: *Anomodon minor* (Hedw.) Fuernr. subsp. *integerrimum* (Mitt.) Iwats., *Neckera borealis* Nog., *Pylaisiadelphina tenuirostris* (Bruch et Schimp. ex Sull.) Buck (= *Brotherella yokohamae*), *Forsstroemia noguchii* Stark).

Западных видов на Алтае существенно меньше – это 4 вида неморального комплекса (*Anomodon attenuatus* (Hrdw.) Hüb., *Homalia besseri* Lob., *Taxiphyllum*

wissgrillii (Garov.) Wijk et Marg., *Cirriphyllum tenuinerve* (Lindb.) Wijk et Marg.) и 2 – аридного (*Crossidium squamiferum* (Viv.) Jur., *Grimmia plagiopodia* Hedw.). Таким образом, восточные связи Алтая оказываются существенно более сильными, чем западные, что можно объяснить наличием непрерывного горного пояса, соединяющего Алтай с очень богатыми в бриологическом отношении приокеаническими районами Дальнего Востока. К западу от Алтая расположены равнинные территории, весьма бедные своим видовым разнообразием, в том числе и в лесном поясе Приобья [2].

Южную границу на Алтае имеют, по-видимому, многие виды арктоальпийского комплекса (*Pohlia crudoides* (Sull. et Lesq.) Broth., *P. andrewsii* J. Shaw, *Conostomum tetragonum* (With.) Lindb. и др.), но точное их число может быть установлено только после более детальных исследований в западном Китае.

Северным пределом распространения Алтай оказывается лишь для нескольких видов, но зато исключительно интересных в фитогеографическом отношении:

Barbula inaequalifolia Tayl. (*Bryoerythrophyllum inaequalifolium* (Tayl.) Zander) – Алтай, Юннань, Ява, Колумбия, Эквадор, Мексика, Северная Каролина (США), Макаронезия, Пиренеи;

Struckia argentata (Mitt.) Jaeg., представлена двумя подвидами: типовой встречается в Гималаях, проникая на восток до Юннаня и Сычуаня; второй подвид широко распространён на Алтае, в Саянах и на севере Монголии – отсюда (с Алтая) он был описан как *Cephalocladium zerovii* Lazar. (Tan & al., in press).

Orthodontium spec.nova; данный род включает 8-12 видов, распространённых преимущественно в Южном полушарии; в Азии встречается 1 вид, *O. infractum* Dozy et Molk. (Индонезия, Филиппины, Сикким, Цейлон, а также Китай, откуда вид указан без точного указания местонахождения).

Среди печёночников подобное распространение имеют два вида, недавно выявленных в наших сборах Й. Ваней (Váňa, in press): *Iwatsukia jishibae* (Steph.) N. Kitag.: Япония, Гималаи, Сейшелы, Реюньон, Маврикий, Папуа Новая Гвинея, Коста-Рика; *Gymnomitrium laceratum* (Steph.) Horikawa: Япония, Индонезия, юго-восток США, Мексика, Перу, горы Восточной и Южной Африки.

В заключение следует отметить, что только восточные виды, по крайней мере большинство из них, находятся на Алтае на пределе своего непрерывного распространения. Прочие же виды имеют на Алтае изолированные популяции. При этом виды с более южным распространением представляют собой реликты наиболее древние, так как у них мы находим известные морфологические отличия, позволяющие описать их в качестве самостоятельных видов и подвидов.

1. *Бардунов Л.В.* Листостебельные мхи Алтая и Саян. – Новосибирск: Наука, 1974. – 168 с.
2. *Косачева Л.А.* Эколого-ценотическая характеристика бриофлоры среднего Приобья // Проблемы бриологии в СССР. – Л.: Наука. – 1989. – С. 142-148.

К БРИОФЛОРЕ БАЙКАЛЬСКОГО ЗАПОВЕДНИКА

С.Г. Казановский

Байкальский экологический музей СО АН СССР

Байкальский государственный биосферный заповедник расположен в Южном Прибайкалье, примерно посредине хребта Хамар-Дабан. Это один из самых интересных районов Прибайкалья по климатическим условиям и разнообразию природных ландшафтов.

Прежде специальных бриологических исследований в заповеднике не проводилось. Настоящая работа выполнена в основном по материалам, собранным автором в 1989, 1990 гг. в северной части заповедника. Флора листостебельных мхов данного района, как и вообще в горах Южной Сибири, довольно богата и разнообразна. Л.В. Бардунов [3] богатство горных бриофлор связывает с разнообразием природных условий. Список мхов насчитывает 182 вида класса *Musci*, относящихся к 3 подклассам, 33 семействам, 74 родам. Самые крупные семейства *Dicranaceae* (23 вида), *Grimmiaceae*, *Bryaceae*, *Mniaceae* (18), *Polytrichaceae* (13). Самые многочисленны роды: *Dicranum* (13 видов), *Pohlia* (9), *Bryum* и *Brachythecium* по 8, *Mnium* (7), *Polytrichum* и *Plagiomnium* по 6, *Racomitrium* (5), *Rhizomnium*, *Campylium*, *Plagiothecium* по 4 вида. Следует заметить, что данный список носит предварительный характер и, по-видимому, не исчерпывает всей флоры листостебельных мхов заповедника. Семейства, роды и виды в списке расположены по системе, принятой [1, 5] с дополнением [2], с учётом списков листостебельных мхов Финляндии [18], Европы и Азорских островов [6], Канады [7]. Сфагновые мхи приводятся по Л.И. Савич-Любицкой, З.Н. Смирновой [4].

Класс *Musci*.

Подкласс *Sphagnidae*.

Семейство *Sphagnaceae*: *Sphagnum magellanicum* Brid., *S. squarrosum* Grome, *S. wulfianum* Girg., *S. fallax* (Klinggr.) Klinggr. emend Isov., *S. contortum* K.F. Schultz., *S. nemoreum* Scop., *S. fuscum* (Schimp.) Klinggr.

Подкласс *Andreaeidae*.

Семейство *Andreaeaceae*: *Andreaea rupestris* Hedw.

Подкласс *Bryidae*.

Семейство *Tetraphidaceae*: *Tetraphis pellucida* Hedw.

Семейство *Polytrichaceae*: *Atrichum haussknechtii* Jur. et Milde, *A. tenellum* (Roehl.) B.S.G., *Psilopilum laevigatum* (Wahlenb.) Lindb., *Pogonatum dentatum* (Brid.) Brid., *P. urnigerum* (Hedw.) P. Beauv., *Polytrichastrum alpinum* (Hedw.) G.L. Sm., *P. longisetum* (Brid.) G.L. Sm., *Polytrichum ohioense* Ren. et Card., *P. commune* Hedw., *P. jensenii* I. Hag., *P. juniperinum* Hedw., *P. strictum* Brid., *P. piliferum* Hedw.

Семейство *Schistostegaceae*: *Schistostega pennata* (Hedw.) Web. et Mohr.

Семейство *Ditrichaceae*: *Ditrichum pusillum* (Hedw.) Hampe, *D. heteromallum* (Hedw.) Brid., *D. cylindricum* (Hedw.) Grout., *Saelania glaucescens* (Hedw.) Broth., *Ceratodon purpureus* (Hedw.) Brid.

Семейство *Seligeriaceae*: *Blindia acuta* (Hedw.) B.S.G.

Семейство *Dicranaceae*: *Anisothecium schreberianum* (Hedw.) Dix., *Dicranella cerviculata* (Hedw.) Schimp., *D. subulata* (Hedw.) Schimp., *Rhabdoweisia kusenevae* Broth., *Cynodontium tenellum* (B.S.G.) Limpr., *Dicranoweisia crispula* (Hedw.) Lindb. et Milde, *Oncophorus wahlenbergii* Brid., *O. virens* (Hedw.) Brid. var. *serratus* (B.S.G.) Brainthw., *Orthodicranum montanum* (Hedw.) Loeske, *O. flagellare* (Hedw.) Loeske, *Dicranum fragilifolium* Lindb., *D. elongatum* Schleich. et Schwaegr., *D. muehlenbeckii* B.S.G., *D. fuscescens* Sm., *D. congestum* Brid., *D. spadiceum* Zett., *D. majus* Turn., *D. scoparium* Hedw., *D. bonjeanii* De Not., *D. polysetum* Sw., *D. affine* Funck, *D. acutifolium* (Lindb. et H. Arn.) C. Jens. ex Weinm., *D. drummondii* C. Muell., *Paraleucobryum longifolium* (Hedw.) Loeske.

Семейство *Fissidentaceae*: *Fissidens osmundoides* Hedw.

Семейство *Pottiaceae*: *Tortella fragilis* (Drumm.) Limpr., *Didymodon rigidulus* Hedw.

Семейство *Grimmiaceae*: *Schistidium strictum* (Turn.) Mart., *S. alpicola* (Hedw.) Limpr., *S. rivulare* (Brid.) Podp., *Grimmia unicolor* Hook., *G. ovalis* (Hedw.) Lindb., *G. affinis* Hornsch., *G. donniana* Sm., *G. montana* B.S.G., *G. sessitana* De Not. f. *subsulcata* (Limpr.) Loeske, *G. caespiticia* (Brid.) Jur., *G. pilifera* P. Beauv., *G. cf. funalis* (Schwaegr.) B.S.G., *G. elatior* Bruch ex Bals et De Not., *Racomitrium aciculare* (Hedw.)

Brid., *R. heterostichum* (Hedw.) Brid., *R. sudeticum* (Funck) B.S.G., *R. microcarpon* (Hedw.) Brid., *R. canescens* (Hedw.) Brid.

Семейство *Funariaceae*: *Funaria hygrometrica* Hedw.

Семейство *Splachnaceae*: *Tetraplodon angustatus* (Hedw.) B.S.G., *T. mnioides* (Hedw.) B.S.G.

Семейство *Bryaceae*: *Pohlia elongata* Hedw., *P. crudoides* (Sull. et Lesq.) Broth., *P. cruda* (Hedw.) Lindb., *P. nutans* (Hedw.) Lindb., *P. filum* (Schimp.) Mart., *P. annotina* (Hedw.) Lindb., *P. bulbifera* (Warnst.) Warnst., *P. prolifera* (Kindb. ex Limpr.) Lindb. ex H. Arn., *P. filiformis* (Dicks.) Andr., *Bryum algovicum* Sendtn. ex C. Muell., *B. inclinatum* (Brid.) Bland., *B. pseudotriquetrum* (Hedw.) Gaertn., Meyer et Scherb., *B. caespiticium* Hedw., *B. creberrimum* Tayl., *B. cf. pallescens* Schleich. et Schwaegr., *B. argenteum* Hedw., *B. capillare* Hedw., *Rhodobryum roseum* (Hedw.) Limpr.

Семейство *Mniaceae*: *Trachycystis ussuriensis* (Regel et Maack) T. Kop., *Mnium spinosum* (Voit) Schwaegr., *M. spinulosum* B.S.G., *M. stellare* Hedw., *M. cf. heterophyllum* (Hook.) Schwaegr., *M. laevinerve* Card., *M. marginatum* (With.) Brid. ex P. Beauv., *M. ambiguum* H. Muell., *Plagiomnium cuspidatum* (Hedw.) T. Kop., *P. drummondii* (Bruch et Schimp.) T. Kop., *P. medium* (B.S.G.) T. Kop., *P. ellipticum* (Brid.) T. Kop., *P. rostratum* (Schrad.) T. Kop., *P. confertidens* (Lindb. et Arn.) T. Kop., *Rhizomnium punctatum* (Hedw.) T. Kop., *R. magnifolium* (Horik.) T. Kop., *R. nudum* (Britt. et Williams) T. Kop., *R. pseudopunctatum* (Bruch et Schimp.) T. Kop.

Семейство *Aulacomniaceae*: *Aulacomnium turgidum* (Wahlenb.) Schwaegr., *A. palustre* (Hedw.) Schwaegr., *A. p. var. imbricatum* B.S.G.

Семейство *Bartramiaceae*: *Bartramia pomiformis* Hedw., *B. ithyphylla* Brid., *Philonotis fontana* (Hedw.) Brid., *P. seriata* Mitt.

Семейство *Orthotrichaceae*: *Zygodon conoideus* (Dicks.) Hook. et Tayl., *Ulota curvifolia* (Wahlenb.) Lilj., *Orthotrichum speciosum* Nees, *O. obtusifolium* Brid.

Семейство *Fontinalaceae*: *Dichelyma falcatum* (Hedw.) Myr., *Fontinalis antipyretica* Hedw., *F. hypnoides* Hartm.

Семейство *Climaciaceae*: *Climacium dendroides* (Hedw.) Web. et Mohr.

Семейство *Hedwigiaceae*: *Hedwigia ciliata* (Hedw.) P. Beauv.

Семейство *Neckeraceae*: *Neckera pennata* Hedw., *N. borealis* Noguchi, *Homalia trichomanoides* (Hedw.) Brid.

Семейство *Fabroniaceae*: *Anacamptodon latidens* (Besch.) Broth.

Семейство *Leskeaceae*: *Leskeella nervosa* (Brid.) Loeske, *Pseudoleskeella catenulata* (Schrad.) Kindb., *P. papillosa* (Lindb.) Kindb., *Lescuraea radicata* (Mitt.) Moenk. var. *denudata* (Kindb.) Lawt.

Семейство *Thuidiaceae*: *Thuidium philibertii* Limpr., *Abietinella abietina* (Hedw.) Fleisch., *Helodium blandowii* (Web. et Mohr) Warnst.

Семейство *Cratoneuraceae*: *Cratoneuron decipiens* (De Not.) Loeske, *C. commutatum* (Hedw.) G. Roth.

Семейство *Amblystegiaceae*: *Campylium hispidulum* (Brid.) Mitt., *C. protensum* (Brid.) Kindb., *C. polygamum* (B.S.G.) J. Lange et C. Jens., *C. chrysophyllum* (Brid.) J. Lange, *Amblystegium serpens* (Hedw.) B.S.G. var. *juratzkanum* (Schimp.) Rau et Herv., *Drepanocladus exannulatus* (B.S.G.) Warnst., *D. e.f. submersus* (Roth et Bock) Moenk., *D. uncinatus* (Hedw.) Warnst., *D. u.f. plumosus* (B.S.G.) Moenk., *D. aduncus* (Hedw.) Warnst., *Hygrohypnum ochraceum* (Turn. ex Wills.) Loeske, *H. polare* (Lindb.) Loeske, *H. duriusculum* (De Not.) Jamieson, *Calliergon giganteum* (Schimp.) Kindb., *C. cordifolium* (Hedw.) Kindb.

Семейство *Brachytheciaceae*: *Brachythecium salebrosum* (Web. et Mohr) B.S.G., *B. mildeanum* (Schimp.) Schimp. ex Milde, *B. glareosum* (Spruce) B.S.G., *B. velutinum* (Hedw.) B.S.G., *B. populeum* (Hedw.) B.S.G., *B. reflexum* (Starke) B.S.G., *B. starkei* (Brid.) B.S.G., *Scleropodium ornellatum* (Mol.) Mol., *Eurhynchium praelongum* (Hedw.) B.S.G., *E. schleicheri* (Hedw. f.) Jur.

Семейство *Entodontaceae*: *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt.

Семейство *Plagiotheciaceae*: *Plagiothecium denticulatum* (Hedw.) B.S.G., *P. laetum* B.S.G., *P. succulentum* (Wils.) Lindb., *P. cavifolium* (Brid.) Iwats.

Семейство *Sematophyllaceae*: *Heterophyllum haldanianum* (Grev.) Kindb., *H. nemorosum* (Brid.) Kindb.

Семейство *Hypnaceae*: *Pylaisia polyantha* (Hedw.) Schimp., *P. selwynii* Kindb., *Hypnum bambergeri* Schimp., *H. cupressiforme* Hedw., *H. lindbergii* Mitt., *Ptilium crista-castrensis* (Hedw.) De Not.

Семейство *Rhytidiaceae*: *Rhytidium rugosum* (Hedw.) Kindb., *R. subpinnatus* (Lindb.) T. Кор.

Семейство *Hylocomiaceae*: *Hylocomium splendens* (Hedw.) B.S.G., *H. pyrenaicum* (Spruce) Lindb.

1. *Абрамова А.Л., Савич-Любицкая Л.И., Смирнова З.Н.* Определитель листостебельных мхов Арктики СССР. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1961. – 714 с.
2. *Бардунов Л.В.* Определитель листостебельных мхов Центральной Сибири. – Л.: Наука, 1969. – 329 с.
3. *Бардунов Л.В.* Листостебельные мхи Алтая и Саян. – Новосибирск: Наука, 1974. – 167 с.
4. *Савич-Любицкая Л.И., Смирнова З.Н.* Определитель сфагновых мхов СССР. – Л.: Наука, 1968. – 112 с.
5. *Савич-Любицкая Л.И., Смирнова З.Н.* Определитель листостебельных мхов СССР. Верхоплодные мхи. – Л.: Наука, 1970. – 822 с.
6. *Corley M.F.E., Crundwell A.C., Düll R., Hill M.O., Smith A.J.E.* Mosses of Europe and the Azores; an annotated list of species with synonyms from the recent literature // *J. Bryol.* – 1981. – 11, 4. – P. 609-689.
7. *Ireland R.R., Brassard G.R., Schofield W.B., Vitt D.H.* Checklist of the mosses of Canada. II // *Lindbergia.* – 1987. – Vol. 13, 1-2. – P. 1-62.

РОСТ И БИОЭЛЕКТРИЧЕСКАЯ ПОЛЯРИЗАЦИЯ КЛЕТОК ПРОТОНЕМЫ МХОВ

А.Р. Кардаш

Львовское отделение Института ботаники им. Н.Г. Холодного АН УССР

Полярность, свойственная растениям, – специфическая ориентация процессов и структур в пространстве, приводящая к возникновению морфофизиологических градиентов и выражающаяся в различии свойств на противоположных полюсах или сторонах клеток, тканей, органов и всего организма [4]. Свойство полярности хорошо известно у растений. Оно, в частности, выражается в градуальном увеличении или уменьшении вдоль оси растения осмотического давления, величины рН, концентрации различных веществ, активности ферментов, интенсивности дыхания и т.д. У высших растений полярность тесно сопряжена с градиентами фитогормонов [3].

Специфически происходит инициация полярности в раннем развитии архегония. Прорастанию спор мхов и папоротников предшествует поляризация в направлении образования будущего ризоидального проростка. Специфичность же заключается в том, что ось поляризации ориентируется перпендикулярно направлению действия асимметричных факторов среды: освещения и силы тяжести. Однако проявление полярности у прорастающих спор мхов и папоротников легко детерминируется направлением светового пучка и плоскостью поляризации света, гравитацией, фитогормонами и иными физическими и химическими факторами.

В растущих хлоронематических и ризоидальных клетках интактной протонемы *Funaria hygrometrica* Hedw. установлена полярность клеточной проницаемости, заключающаяся в том, что витальные катионные красители – акридиновый оранжевый (АО) и нейтральный красный проникают через растущую зону апикальных клеток. Анионный краситель уранин (У), наоборот, поглощается базальной частью апикальных и всем протопластом интеркалярных клеток нити. Таким образом, наряду с морфологической и физиологической, в интактных

клетках протонемы проявляется биоэлектрическая полярность, выражающаяся в избирательности клеточной проницаемости. Как показали наши исследования, биоэлектрическая полярность присуща большинству апикальных и ветвящихся клеток, в интеркалярных малоактивных клетках она не проявляется. Полярность мембранного транспорта легко модифицируется различными факторами: установлена связь с условиями выращивания, концентрацией экзогенной ИУК, локализацией биосинтетических процессов в клетках; состоянием фитохрома [2].

Так как полярность мембранного транспорта связана с локальными отличиями в структуре плазмалеммы, мы исследовали влияние веществ, действующих тем или иным образом на состояние этой органеллы. Изучалось кратковременное действие фитогормонов как стимулирующего (ИУК, 2,4 Д), так и ингибирующего действия (АБК и антиауксин) с целью вычленения быстрых эффектов этих веществ, осуществляющегося путём непосредственного влияния на энзиматические белки, свойства мембран и ионный транспорт [6]. Как было показано [1], мембранный транспорт люминесцентных красителей является активным, энергозависимым процессом. Для проверки такого утверждения исследовалось влияние 2,4 ДНФ – разобщителя окислительного фосфорилирования и дыхания, который блокирует переход АДФ в АТФ.

Ранее было показано [1], что ИУК в концентрации 5×10^{-5} г/мл ингибирует полярный транспорт люминесцентных красителей в апикальных клетках протонемы *F. hygrometrica*. Кинетин, применённый в высоких концентрациях, также подавляет полярное проникновение красителя, вызывая деполяризацию мембранного транспорта. Деполяризация проявляется как сплошное окрашивание клеток АО и отсутствие окрашивания уранином. Однако кинетин, внесённый совместно с ИУК, снимает депрессивное действие последнего и восстанавливает способность клеток полярно поглощать ионизированные люминесцентные красители. В связи с тем, что эффект ИУК зависит от концентрации (высокие угнетают рост и развитие протонемы, низкие, наоборот, способствуют росту и развитию), необходимо было проверить характер действия различных её концентраций на полярность мембранного транспорта.

Выборочное действие ИУК не проявилось: все применённые нами концентрации фитогормона (10^{-7} - 10^{-4} г/мл) подавляют полярный транспорт ионизированных люминесцентных красителей; эффект ИУК возрастает пропорционально применяемой концентрации. При окрашивании АО количество полярно окрашенных клеток равно $50,8 \pm 2,2\%$ при концентрации ИУК 10^{-7} г/мл и $29,7 \pm 2,0\%$ при концентрации ИУК 10^{-4} г/мл. При окрашивании уранином цифры соответственно равны $34,8 \pm 2,4\%$ и $27,1 \pm 1,8\%$. Непредвиденными оказались результаты опытов с низкими концентрациями ИУК: стимулируя скорость роста столонов, она, однако, подавляет полярность мембранного транспорта.

Наряду с изучением влияния природного ауксина, исследовалось действие на полярность мембранного транспорта люминесцентных красителей и его синтетического аналога – 2,4-дихлорфеноксиуксусной кислоты (2,4 Д). Как и ИУК, 2,4 Д подавляет полярный транспорт люминесцентных красителей и тем сильнее, чем выше её концентрация в субстрате ($30,2 \pm 1,9\%$ до $22,8 \pm 1,6\%$ полярно окрашенных клеток АО и от $35,9 \pm 1,8\%$ до $25,7 \pm 2,1\%$ полярно окрашенных клеток У, при концентрациях 2,4 Д соответственно 10^{-7} и 10^{-4} г/мл).

Полярность мембранного транспорта апикальных клеток протонемы, по-видимому, контролируется градиентом эндогенных фитогормонов. Однако даже при высоких концентрациях ауксина процент полярно окрашенных клеток остаётся достаточно высоким. Этот факт может свидетельствовать или о наличии в клетках механизмов, снижающих ингибиторное влияние ауксинов, или же о том, что распределение фитогормонов не является решающим фактором для проявления биоэлектрической полярности в метаболически активных клетках.

В связи с ингибирующим эффектом ИУК и 2,4 Д на полярный транспорт люминесцентных красителей, нами изучалось влияние фитогормонов с противоположным действием, т.е. АБК и антиауксина (парахлорфеноксиизомасляной кислоты). Обработка протонемы АБК в широких границах концентраций (10^{-7} - 5×10^{-5} г/мл) вызывает деструкцию полярного транспорта и тем сильнее, чем выше содержание фитогормона. Так, при концентрации АБК 10^{-7} г/мл, количество полярно окрашенных клеток АО составляет $61,4 \pm 2,4\%$, для У оно равно $74,5 \pm 2,5\%$. Увеличение же концентрации

АБК до 5×10^{-5} г/мл снижает соответственно до $4,3 \pm 1,1\%$ для АО и $12,4 \pm 1,8\%$ для У.

Перхлорфеноксиизомасляная кислота в протонеме мхов вызывает эффект, противоположный действию ИУК и аналогичный действию АБК. Она тормозит скорость роста столонов, способствует дедифференциации каулономы в хлоронему и блокирует закладку почек гаметофоров, т.е. проявляет явное антиауксинное действие [5]. Кратковременная обработка протонематических дерновинок антиауксином вызывает деструкцию биоэлектрической полярности мембранного транспорта апикальных клеток. Действие антиауксина усиливается пропорционально его концентрации в растворе (от $61,4 \pm 4,7\%$ до $11,0 \pm 2,2\%$ полярно окрашенных клеток АО и от $57,4 \pm 3,4\%$ до $20,2 \pm 2,5\%$ полярно окрашенных клеток У, при концентрации антиауксина соответственно 10^{-6} и 10^{-4} г/мл).

Деполаризация мембранного транспорта проявляется также и под влиянием разобщителя окислительного фосфорилирования и дыхания – 2,4-динитрофенола (2,4 ДНФ). При низких концентрациях 2,4 ДНФ (10^{-6} - 5×10^{-6} г/мл) деструкция полярности поглощения анионного красителя (У) значительно ниже ($70,0 \pm 2,3\%$), чем катионного ($49,7 \pm 2,1\%$). Эти результаты, очевидно, могут свидетельствовать о том, что полярный транспорт люминесцентных красителей в клетках протонемы является активным энергозависимым процессом. Для транспорта анионных красителей, по-видимому, необходимо меньшее количество энергии, чем для катионных. Эти данные подтверждают результаты опытов, проводимых с фтористым натрием, ингибирующим дыхание [1]. При увеличении концентрации разобщителя пропорционально понижается процент полярно окрашенных клеток.

Полученные результаты могут свидетельствовать о том, что полярность мембранного транспорта в клетках протонемы мхов является активным энергозависимым процессом. Природный ауксин, а также разобщители окислительного фосфорилирования и дыхания, оказывая различное действие на клетку и её мембрану, вызывают единственный эффект – деполаризацию клеток.

1. Демків О.Т., Федик Я.Д. Дослідження мембранного транспорту в клітинах протонеми *Funaria hygrometrica* Hedw. // Укр. ботан. журн. – 1976. – 33, 4. – С. 368-370.
2. Демків О.Т., Федик Я.Д. Полярність кліткової проникності і її контроль фітохромом // Біофізика. – 1977. – 22, 5. – С. 824-828.
3. Полевой В.В. Физиология растений. — М.: Высш. шк., 1989. – 464 с.
4. Чайлахян М.Х., Бутенко Р.Г., Кулаева О.Н. и др. Терминология роста и развития высших растений. – М.: Наука, 1983. – 96 с.
5. Bopp M. The hormonal regulation of morphogenesis in mosses – In: Plant growth substances, 1979. Proceed. of the 10th Intern. conf. of plant growth substances, Madison, Wisconsin, July 22-26, 1979. Berlin e.g., 1980. – P. 351-361.
6. Bopp M. Development physiology of bryophytes. // New manual of Bryology / Ed. by R.M. Schuster. Vol. 1 – Nichinan, Miyazaki, 1983. – P. 276-324.

НАБЛЮДЕНИЕ НАД РАЗВИТИЕМ ПЕРВИЧНОЙ И РЕГЕНЕРАТИВНОЙ ПРОТОНЕМЫ МХА *POTTIA INTERMEDIA* (TURN.) FÜRNRR.

Н.А. Кит, Р.Т. Рипецкий

Львовское отделение Института ботаники им. Н.Г. Холодного АН УССР

В зависимости от локализации почкообразования различают два основных типа протонемы: *Funaria*- и *Polytrichum*-тип. На протонеме первого типа почки гаметофоров закладываются на определённом расстоянии от споры (в случае односпоровых протонематических дерновинок в регионе так называемого «ведьминого кольца»), причём лишь на нитях каулонемы на расстоянии 8-9 клеток от их растущих апикальных клеток. Именно на этом типе протонемы вплоть до последнего времени сосредотачивается внимание большинства исследователей, а протонема мха *Funaria hygrometrica* Hedw. стала признанной моделью для изучения клеточных и молекулярных механизмов почкообразования [1, 4, 5].

У *Pottia intermedia* протонема другого, гораздо менее изученного, *Polytrichum*-типа, характеризующегося закладкой почек на хлоронематических нитях в центре односпоровых дерновинок. Согласно нашим наблюдениям, в условиях 12-часового светового дня и интенсивности освещения 2500 лк почки гаметофоров появляются на протонеме *P. intermedia*, произрастающей на Кноп-агаре, на 9-11 день после прорастания спор. На протонеме *P. intermedia* первые почки закладываются стохастически, недетерминировано (у самой споры, чаще, однако, на расстоянии 3-12 клеток от споры). Образование почки начинается с приобретения верхушечной клеткой двухклеточного бокового ответвления округлённой формы и вычленения трёхгранной клетки, организующей дальнейшее развитие почки и превращение её в гаметофор. Почки образуются при наличии в споровой дерновинке не менее 30-40 клеток.

В развитии первичной (споровой) протонемы отмечена двухэтапность. На первом этапе, заканчивающемся образованием почек, протонема преимущественно хлоронематического типа (первичный ризоид рано прекращает рост, а хлоронема в оптимальных условиях культивирования в ризоиды не превращается). На втором

этапе, начинающемся с превращения почек в гаметофоры, протонема приобретает чётко выраженный гетеротрихальный габитус. От основания гаметофоров радиально отходят ризоиды гаметофоров, среди которых можно обнаружить и мощные нити каулонемы с закладывающимися на них почками. Обладающие косыми клеточными перегородками, ризоиды гаметофоров имеют каулонематическое строение. Показано, что клетки ризоидов у основания гаметофоров (в сравнении с апикальными клетками) имеют гораздо более крупные ядра, отличающиеся соответственно и большим содержанием ДНК [3]. В благоприятных условиях культивирования у *P. intermedia* нередко можно наблюдать превращение утончённых ризоидов в хлоронему. Этому процессу предшествует округление дистальной части апикальных клеток.

В связи с отмеченной у *P. intermedia* двухэтапностью развития протонемы заслуживает внимание обнаруженное в опытах морфогенетическое действие колхицина. Низкие (0,01-0,025%) концентрации алкалоида не оказывали существенного влияния на прорастание спор и рост протонемы, однако ингибировали превращение почек в гаметофоры и образование у их основания ризоидов и каулонемы. Чувствительность клеток к алкалоиду, обладающему сродством к тубулину микротрубочек, повышается, следовательно, при изменении формы роста. Действие колхицина обратимо: aberrantные гаметофоры регенерировали нормальной протонемой, дающей начало гаплоидным по фенотипу дерновинкам.

У поттии, как и у фунарии, специфически стимулирующее действие на образование почек оказывает кинетин. При наличии в среде кинетина почкообразование хотя и происходит более интенсивно, чем на среде без этого фитогормона, начинается оно примерно в то же время, как и в контроле. Началу почкообразования предшествуют многочисленные клеточные деления.

При добавлении в среду сахарозы (3%) рост протонемы на свету сильно задерживается. В этих условиях стимулированное кинетином образование почек начинается, как и на среде без сахара, на 10-11 день после прорастания спор, однако при значительно меньшем количестве клеток в дерновинке (от 3 до 7). При этом в почки иногда превращаются апикальные клетки хлоронематических нитей. С

таким явлением у мхов встречаемся впервые. Несмотря на задержку роста, отсчёт времени развития, очевидно, продолжается, и способность к почкообразованию возникает в определённое время, однако при минимальном количестве клеток протонемы. Можно, по-видимому, говорить о позиционном и временном факторах возникновения состояния готовности к почкообразованию. У *Funaria hygrometrica* позиционный эффект наступает очень наглядно – почки возникают лишь на каулонеме, на определённом расстоянии от апикальной клетки нити. У *P. intermedia* закладка почек происходит на хлоронеме, но лишь на определённом этапе её развития.

Характерной особенностью листовенных мхов является повышенная склонность практически любого органа гаметофита и спорофита к регенерации вторичной (регенеративной) протонемой. Образование последней лежит в основе вегетативного размножения мхов, играющего важную, а иногда решающую роль в распространении многих видов. С другой стороны, повышенная регенеративная способность позволяет легко получать клоны из отдельных клеток, что делает мхи удобной моделью для исследования морфогенетических потенций клеток и тканей различных органов. Показано, например, что отдельные клетки апоспорической, регенерированной из спорогонов, протонемы *P. intermedia* и их изолированные протопласты [2], в отличие от клеток регенеративной протонемы из органов гаметофита, дают начало клонам, стойко сохраняющим способность к апогамии.

У *P. intermedia* регенерация может происходить как хлоронемой, так и нитями каулонематического типа. Хлоронема, например, образуется при регенерации протонематических клеток и небольших клеточных комплексов, вычлененных из листа, в то время как целые изолированные листья дают начало каулонеме, возникающей у их «жилок». Образование регенеративной протонемы происходит в результате ветвления клеток регенеранта или же усиленного роста одной из стенок его клеток.

Оригинальный (описание которого мы не встречали в литературе) способ регенерации констатирован у клеток адвентивной (воздушной) протонемы *P. intermedia*. У этого вида, как и у других мхов, такая протонема каулонематического типа и образуется в «междоузлиях» побегов, постепенно спускаясь к субстрату.

Сохраняя контакт с материнским организмом, протонема интенсивно растёт в темноте и в этих условиях чётко проявляет отрицательный геотропизм. При высеве фрагментов старых нитей такой протонемы на Кноп-агар оказалось, что некоторые клетки фрагментов имели неповреждённые протопласты, способные воссоздавать новые клеточные стенки. Клетки, возникающие внутри «старых футляров» клеток каулонематического типа, начинали делиться, давая начало хлоронематическим нитям.

Избирательно стимулирующее действие на образование почек на протонеме мхов оказывает кинетин [4]. На первичной протонеме *P. intermedia* индуцирующее действие кинетина проявляется на 10-12 день после прорастания спор, т.е. примерно тогда, когда начинается образование почек на протонеме на среде без фитогормона. В обоих случаях образованию почек предшествует ряд клеточных делений. Обнаружено, однако, что под влиянием кинетина клетки фрагментов структур гаметофита, на которых почки в норме не закладываются, таких как воздушная протонема, ризоиды гаметофоров, листовидные пластинки, на Кноп-агаре могут давать начало почкам непосредственно, без предшествующих делений протонематических клеток. По-видимому, возникновение компетенции к кинетину связано с наступлением эпигенетических изменений, которые, возникнув однажды в клетках первичной протонемы, в дальнейшем могут сохраняться как в клетках гаметофоров, так и отходящих от них воздушной протонемы и ризоидов гаметофоров.

1. Демків О.Т., Сытник К.М. Морфогенез архегоніат. – К.: Наук. думка, 1985. – 204 с.
2. Ріпецький Р.Т. Апогамія у *Pottia intermedia* із ізолюваних протопластів // Цитологія і генетика. – 1979. – 13, 5. – С. 347-350.
3. Ріпецький Р.Т., Демків О.Т., Лаврух Т.В. Цитофлуориметрія клітинних ядер в процесі диференціації протонемі мохів // Укр. ботан. журн. – 1972. – 29, 3. – С. 315-320.

4. Bopp M., Markmann-Mulisch U., Kessler U. Distribution of target cells for cytokinins in the protonema of *Polytrichum formosum* and *Funaria hygrometrica* // Beitr. Biol. Pflanz. – 1988. – 63, 1-2. – P. 41-53.

РЕДКИЕ МОХООБРАЗНЫЕ И ИХ ОХРАНА В МУРМАНСКОЙ ОБЛАСТИ (СЕВЕРО-ЗАПАД СССР)

Н.А. Константинова, О.А. Белкина, А.Ю. Лихачёв

Полярно-альпийский Ботанический сад-институт АН СССР, г. Апатиты

Флора мохообразных Мурманской области представлена 175 видами печёночников и 445 видами мхов. Около трети из них найдены не более чем в 4 точках, т.е. являются редкими в области. Причины редкой встречаемости такого большого числа мохообразных обсуждались ранее [11]. Одна из них – слабая изученность бриофлоры области, поскольку до сих пор более половины рассматриваемой территории остаётся необследованной. В ходе бриофлористического изучения за последние годы изменились представления о распространении многих видов, выявлено 22 новых для области вида. Все они редки в нашем регионе и поэтому включены в список редких мохообразных. Увеличение общего числа видов бриофлоры не привело к изменению количества редких в области видов, которых насчитывается 119 или 32% всей бриофлоры. Дело в том, что из списка редких мохообразных были исключены 22 вида, оказавшихся распространёнными гораздо шире, чем предполагалось ранее. Прежде всего это ряд горных и арктико-горных видов, большинство из которых обнаружены практически во всех обследованных горных массивах: *Hygrobrella laxifolia* (Hook.) Spruce, *Cephaloziella subdentata* Warnst., *Nardia breidleri* (Limpr.) Lindb., *Marsupella sprucei* (Limpr.) H. Bern., *M. boeckii* (Aust.) Kaal., *M. condensata* (Ångstr.) Schiffn., *M. brevissima* (Dum.) Grolle, *Oxystegus tenuirostris* (Hook. et Tayl.) A.J.E. Sm., *Pogonatum dentatum* (Brid.) Brid. Значительно чаще, чем считалось, встречаются некоторые неморальные и бореально-неморальные виды, находящиеся в области на северном пределе своего распространения: *Riccardia chamaedryfolia* (With.) Grolle, *Geocalyx graveolens* (Schrad.) Nees, *Solenostoma caespiticium* (Lindenb.) Steph., *Liochlaena lanceolata* Nees, *Lophocolea heterophylla* (Schrad.) Dum., *Plagiomnium elatum* (B.S.G.) T. Kop., *Brachythecium velutinum* (Hedw.) B.S.G. В целом нередки и отдельные кальцефилы: *Moerckia hibernica*

(Hook.) Gott., *Pellia epiphylla* (L.) Corda, *Conocephalum conicum* (L.) Dum., *Dicranum spurium* Hedw., а также отдельные гипоарктические и арктические виды: *Cladopodiella francisci* (Hook.) Jørg., *Polytrichum jensenii* I. Hag.

Самую многочисленную группу (64 вида) среди редких мохообразных составляют виды, находящиеся в Мурманской области на северном пределе своего распространения. Большим числом представлены редкие (46 видов) и умеренно редкие (39 видов) в мире мохообразные. Довольно много единично найденных в области кальцефилов (33 вида) и крайне незначительны группы видов, находящихся на южном (11 видов), восточном (5 видов) и западном (1 вид) пределах своего распространения.

Необходимость постоянной и, порой, значительной корректировки кадастров редких видов – особенность всех малоизученных регионов. Тем не менее, именно такие, несовершенные списки являются основой при создании «Красных книг». К сожалению, применение иных критериев (сокращение ареалов видов, изменение численности популяций, жизненного состояния особей и т.д.), используемых при составлении списков для «Красных книг» в Европе, у нас (как и на большей части территории СССР) практически невозможно, поскольку сведения о мохообразных вплоть до середины нашего столетия носят, в основном, общий характер. Скуден доступный материал, этикетки в старых коллекциях чаще всего не дают точных сведений о местонахождении видов. Поэтому при подготовке как первого, так и второго изданий «Красной книги Мурманской области» (ККМ) [9, 10] приходилось ориентироваться почти исключительно на современное распространение, обилие и жизненное состояние вида в области. При этом, естественно, учитывалось распространение видов в мире и, в особенности, в Фенноскандии и Европе. Уже после сдачи в печать рукописи второго издания ККМ мы смогли ознакомиться с «Красными книгами» Финляндии и Швеции [15, 17]. Сведения, опубликованные в них, несколько меняют наши представления о необходимости включения некоторых видов в ККМ. Так, очевидно, что все мохообразные, отнесённые в Финляндии и Швеции к категориям исчезнувших и подверженных угрозе исчезновения, при относительно редкой встречаемости в нашей области должны быть внесены в ККМ.

Первое издание ККМ включало только 21 вид мохообразных, в основном из числа наиболее редких. Во втором издании ККМ список насчитывает уже 108 видов, представленных в основном редкими в мире мохообразными, видами, находящимися на северном пределе своего распространения, а также некоторыми кальцефилами и видами, местонахождения которых расположены в непосредственной близости к горным выработкам и в других подверженных угрозе уничтожения местах.

Существенным недостатком ККМ является отсутствие среди предложенных к охране мохообразных 2 печёночников и 37 мхов, указывающихся для области в работах начала и середины века [12, 13, 14, 18] и не найденных более ни разу в нашем регионе. Без сомнения, все они должны войти в следующее издание ККМ. По-видимому, следует внести в ККМ и некоторые мохообразные, нередкие в области, но не встречающиеся нигде более в СССР, такие, например, как *Hygrobrella laxifolia*. К сожалению, у нас в стране до сих пор не выработаны чёткие критерии и подходы к составлению региональных списков нуждающихся в охране мохообразных. ККМ – одна из первых попыток создания такого рода списков. Этим обусловлены как её недостатки, так и достоинства.

Работа над списками подлежащих охране видов и публикация «Красных книг» – это лишь первое звено в цепи природоохранных мероприятий. Второй этап – выделение наиболее подходящих мест для заповедывания, тщательное изучение бриофлор и, по возможности, картирование местонахождений видов на уже существующих заповедных территориях. Реально охраняемыми территориями в Мурманской области являются Кандалакшский и Лапландский заповедники и территория Полярно-альпийского ботанического сада. Инвентаризация бриофлоры ПАБС была проведена несколько лет назад [6]. На территории Сада тогда было выявлено 15 мохообразных, внесённых в ККМ. Однако в 1989 году территория Сада была увеличена на 894 га, и сейчас стоит вопрос об инвентаризации бриофлоры новой территории. В последние 2 года начато планомерное бриофлористическое изучение Кандалакшского заповедника, в котором довольно полно изучена пока лишь бриофлора о-ва Олений [16]. Кроме того, опубликованы 2 очень неполных списка мохообразных для архипелага Кемь-Лудский [4] и о-ва

Великий [5]. Из включённых в ККМ мохообразных только 12 обнаружено в Кандалакшском заповеднике. Единственный опубликованный список мохообразных Лапландского заповедника [8] явно неполон и требует критического пересмотра, что частично было сделано Р.Н. Шляковым [11]. 3 печёночника и один мох из числа охраняемых в области найдены на территории этого заповедника.

Таким образом, в настоящее время на территориях существующих заповедников зарегистрировано только 27% видов из числа включённых в последнее издание ККМ. Дальнейшее исследование бриофлор заповедников Мурманской области несомненно приведёт к выявлению новых мест нахождения редких видов. Однако очевидна и необходимость специальных бриологических заказников и заповедников. Первая попытка создания сети таких заказников была сделана в конце 70-х годов, когда на Хибинах были заповедованы 4 «Памятника природы» [7]. Позже, в ходе изучения Ловозерских гор было предложено организовать ещё 3 бриологических заказника [3], однако решение о заповедовании представленных участков пока не принято.

К сожалению, до сих пор не охраняемой остаётся территория бывшего финского национального парка Кутса. Это, несомненно, наиболее интересный с бриологической точки зрения район [1, 7, 11]. Здесь на очень небольшой территории зарегистрировано около 62% мохообразных всей Мурманской области (116 печёночников и 268 мхов, среди которых 21 вид нигде более не встречается). Многие из них – редкие в мире, реликтовые виды.

В последние годы был выявлен ещё один интересный район – западные склоны г. Лавна-тундра, где было найдено множество редких мохообразных, в том числе очень редкий восточно-азиатский печёночник *Nardia japonica* Steph. В настоящее время подготавливается описание этой территории с целью представления материалов в Облисполком для решения вопроса об организации заповедника.

Мурманская область – один из наиболее промышленно освоенных регионов Севера СССР. Интенсивные вырубки лесов, пожары, сильное загрязнение воздуха и почв приводят к нарушению и уничтожению столь ранимых экосистем Севера. В свете изложенного, на наш взгляд, необходимо: 1) интенсифицировать

бриофлористическое изучение области; 2) усилить предлагаемые в ККМ меры охраны: изменить категории ряда видов, перенести часть видов из группы подлежащих мониторингу в группу полностью охраняемых; 3) принять меры к действенной охране существующих заказников и увеличить число охраняемых территорий.

1. *Белкина О.А.* К вопросу о создании бриологического заказника в бассейне реки Кутсайоки (Мурманская область) // Тез. докл. Всесоюз. конф.: Проблемы комплексного использования природных ресурсов Кольского полуострова. – Апатиты: Изд-во КНЦ АН СССР, 1989. – С. 84-85.
2. *Белкина О.А., Константинова Н.А.* Мохообразные Хибино-Ловозерского флористического района (Мурманская область). – Апатиты: Изд-во КНЦ АН СССР, 1989. – 46 с.
3. *Белкина О.А., Константинова Н.А., Костина В.А.* Флора высших растений Ловозерских гор. – Л.: Наука, 1991.
4. *Богданова Л.Е.* О бриофлоре Кемь-Лудского архипелага // Вестн. МГУ. Сер. VI Биология, почвоведение. – 1969. – 1. – С. 111-114.
5. *Богданова Н.Е.* Мохообразные острова Великий // Флористические исследования в заповедниках РСФСР. – М., 1981. – С. 103-112.
6. *Константинова Н.А., Лихачёв А.Ю.* Каталог мохообразных территории Полярно-альпийского ботанического сада (Мурманская область). – Апатиты: Изд-во КНЦ АН СССР, 1987. – 25 с.
7. *Крючков В.В., Кондратович И.И., Андреев Г.Н.* Красная книга экосистем Кольского Севера. – Апатиты, 1988. – 100 с.
8. *Пушкина Н.М.* Лишайники и мхи Лапландского заповедника // Тр. Лапландского гос. заповедника. – 1960. – 4. – С. 207-231.
9. Редкие и нуждающиеся в охране животные и растения Мурманской области. – Мурманск: Кн. изд-во, 1979. – 156 с.
10. Редкие и нуждающиеся в охране животные и растения Мурманской области. – Мурманск: Кн. изд-во, 1990. – 190 с.

11. Шляков Р.Н., Константинова Н.А. Конспект флоры мохообразных Мурманской области. – Апатиты: Изд-во КНЦ АН СССР, 1982. – 226 с.
12. Arnell S. Hepaticae // Illustrated moss flora of Fennoscandia. I. – Lund, CWK Gleerup, 1956. – 308 p.
13. Brotherus V.F. Die Laubmoose of Fennoscandias. Flora Fennica. I. – Helsingfors, Akademische Buchhandlung, 1923. – 635 S.
14. Häyren E. Mossor fran Lapponia petsamoensis // Mem. Soc. Fauna Fl. Fenn. – 1955. – 31. – P. 56-62.
15. Databanken för hotage arter och Naturvordsverket 1991: Hotade växter i Sverige. – Lund, 1990. – 48.
16. Konstantinova N.A., Likhachev A.Yu. Bryophytes of the Olenii Island (Kandalaksha Bay of the White Sea) // 7th Meeting of the CEBVG. Abstracts. – Kirovsk-Apatity, 1990. – P. 36.
17. Rassi P., Väisänen R. Threatened animals and plants in Finland. – Helsinki, 1987. – 82 p.
18. Tuomikoski R. Materialien zu einer Laubmoosflora des Kuusamo-Gebietes // Ann. Bot. Soc. «Vanamo». – 1939. – 12, 4. – S. 1-124.

МХИ – МОДЕЛЬНЫЕ ОБЪЕКТЫ КОСМИЧЕСКОЙ БИОЛОГИИ

Е.Л. Кордюм, Е.М. Недуха, Х.И. Чабан

Институт ботаники им. Н.Г. Холодного АН УССР, г. Киев

Эра космонавтики обусловила появление новой области биологической науки – космической биологии, в рамках которой в последние десятилетия успешно развивается космическая ботаника. В этот период осуществлён широкий диапазон экспериментов – как космических, на борту искусственных спутников Земли, космических кораблей и орбитальных станций, так и лабораторных, моделирующих действие отдельных факторов космического полёта. В качестве объектов исследования были использованы растительные организмы, находящиеся на различных уровнях эволюционного развития – водоросли, мхи, папоротники, голо- и покрытосеменные [1, 4, 5]. Благодаря созданию специальных культиваторов, в которых низшие и высшие растения росли и развивались на орбите, и применению разнообразных методов исследования растительного материала, установлен ряд закономерностей биологических эффектов факторов космического полёта и убедительно показана возможность выращивания растительных организмов в космических экспериментах различной длительности – от 3 суток до 12 месяцев. В течение 96 суток на борту орбитальной станции «Салют-6» в приборе ИФС-1 росла протонема листостебельного мха *Funaria hygrometrica* Hedw. Конструкция прибора ИФС-1 (инокуляционно-фиксирующая система) позволяет осуществлять высев спор на питательную среду и фиксацию материала непосредственно в условиях космического полёта. В эксперименте было установлено ингибирующее влияние орбитального полёта на скорость роста протонемы, состоявшей из фотосинтезирующих нитей хлоронемы и каулонемы. Нити протонемы, растущей на орбите, были короче таковых в синхронном контроле. Размеры клеток также уменьшались и составляли в среднем 65 мкм по длинной оси и 8 мкм по короткой, по сравнению с 80 мкм и 10 мкм соответственно в контроле. Часть клеток приобретала округлую, грушевидную или гантелевидную форму в отличие от типичной цилиндрической. Ультраструктура клеток

хлоронемы в полётном варианте обнаруживала признаки старения. Отмечены, по сравнению с контролем, утоньшение клеточной оболочки (в три раза), повышение электронной плотности и утолщение (до 9 нм) мембран оболочек хлоропластов и митохондрий, разбухание тилакоидов, уменьшение объёма крахмальных зёрен, плотности гиалоплазмы и площади поверхности эндоплазматического ретикулула и аппарата Гольджи (в два раза) [4, 5].

В экспериментах на клиностагах, частично воспроизводящих биологические эффекты микрогравитации, также наблюдали округление ряда клеток в нитях и уменьшение их размеров, образование 4-7-ми лучистой хлоронемы при прорастании спор.

Изменения ультраструктуры органелл в 60% исследованных клеток отражали ускорение процесса старения в этих условиях. С помощью пироантимонатной реакции выявлено увеличение при клиностатировании содержания кальция в периплазматическом пространстве, матриксе митохондрий и строме хлоропластов и появление продукта реакции, в отличие от контроля, в гиалоплазме. В то же время содержание кальция в клеточных оболочках уменьшалось по сравнению с контролем.

Электронноцитохимическое изучение локализации в клетках АТФаз, активируемых ионами Ca^{2+} и Mg^{2+} , показало, в отличие от контроля, отсутствие активности Ca^{2+} -АТФазы на плазмалемме клеток хлоронемы в условиях клиностатирования и возрастание её активности на мембранах эндоплазматического ретикулула; обнаружено увеличение активности Mg^{2+} -АТФазы на тонопласте, плазмалемме и мембранах диктиосом и везикул аппарата Гольджи [4].

В условиях клиностатирования выявлено снижение общего содержания целлюлозы в 1,5 раза, а её кристаллической формы – в 2,5 раза при одновременном увеличении содержания гемицеллюлоз в 3 раза по сравнению с контролем. Одновременно с применением электронноцитохимических и биохимических методов установлено возрастание активности эндо- и экзоглюканаз, полигалактуроназы и пектинэстеразы.

Полученные данные об изменении активности транспортных АТФаз, содержания кальция в симпласте, усиление гидролиза и синтеза полисахаридов клеточной оболочки предполагают нарушение кальциевого баланса и изменение углеводного обмена в растительных клетках в условиях микрогравитации и редукция вектора гравитации, что находит своё отражение в перестройках ультраструктуры клеточных органелл. С нарушением кальциевого гомеостаза может быть связано и приобретение клетками округлой, грушевидной или гантелевидной формы, так как ионы кальция влияют на процесс полимеризации тубулинов микротрубочек, участвующих, как известно, в определении формы клетки. Установленные эффекты микрогравитации на клеточном и субклеточном уровнях, как показали результаты экспериментов с водорослями и покрытосеменными, являются общими для растительных организмов, что подтвердило информативность и корректность использования листостебельного мха *F. hygrometrica* в космических и модельных экспериментах [4, 5].

Фундаментальные и прикладные задачи, стоящие перед современной космической биологией в плане познания глубинных механизмов влияния гравитации и невесомости на живые системы и создания теоретических представлений о состоянии, росте и развитии автотрофных организмов в условиях микрогравитации, делают необходимым привлечение новых объектов исследований, адекватных задачам усложнённого космического биологического эксперимента [1, 5]. В число предлагаемых кандидатов должны быть включены и виды мохообразных, необходимым условием использования которых является наличие отработанных режимов культивирования, обеспечивающих оптимальные условия для их роста и развития. Несомненное преимущество протонемы листостебельных мхов, как модельного объекта, заключается в большей обнажённости структурного проявления динамических процессов, протекающих в клетках, вследствие её более простой организации, что значительно облегчает наблюдения, манипуляции и интерпретацию результатов.

Новые возможности использования протонемы для изучения гравитропизма и структурно-функциональной организации гравичувствительных клеток в условиях микрогравитации открыты благодаря недавно установленному факту

гравичувствительности апикальной клетки. Преимуществом этой модели является локализация восприятия гравитационного сигнала и последующего ответа в одной клетке, что повышает эффективность исследований роли элементов цитоскелета и ионов кальция в гравитропической реакции и их реактивности в условиях микрогравитации.

Прорастающая спора, апикальная клетка протонемы и нити протонемы, обладающие способностью у некоторых видов листостебельных мхов образовывать пластинки, состоящие из одного слоя клеток, представляют удачные объекты и для изучения механизмов возникновения полярности и направленности клеточных делений, в частности, участия в них изменений электрических свойств клетки и градиента ионов кальция под действием внешних факторов, в том числе, качества и направления светового потока и вектора гравитации. Космические биологические эксперименты дают уникальную возможность разграничить действие этих факторов и, таким образом, с одной стороны, выяснить роль гравитации в явлениях полярности, с другой, углубить представления о значении различных длин светового потока в фотоморфогенезе.

Незаменимой моделью для исследований структуры и функционирования фотосинтетического аппарата в условиях космического полёта являются виды рода *Anthoceros*, для клеток которого характерно наличие только двух крупных хлоропластов, содержащих, как и клетки водорослей, пиреноиды. Некоторые виды этого рода могут быть использованы для выяснения поведения естественных симбиотических систем, фиксирующих азот атмосферы, при воздействии факторов космического полёта. Как известно, *A. punctatus* вступает в симбиоз с синезелёной водорослью *Nostoc sphaericum*, колонии водорослей находятся в слизистых вместилищах на вентральной стороне таллома, куда они проникают через поры. У *Blasia pusilla* нити *N. calcicola*, окружённые слоем слизи, размещаются в специальных углублениях на вентральной стороне таллома. Особое значение такие эксперименты приобретают в сфере проблемы биологического азота в связи с последними данными о возрастании на орбите инфицированности хлореллы бактериями, что свидетельствует об усилении патогенности бактерий и/или снижении иммунитета растений, облегчающих проникновение бактерий в клетки

водорослей. Последнее обстоятельство позволяет использовать космический полёт в поиске путей создания искусственных симбиотических азотфиксирующих ассоциаций из высших растений и синезелёных водорослей.

И, наконец, мхи представляют перспективную модель для космических биологических экспериментов по экспериментальному морфогенезу, в частности, апомиксису, возможность проведения, научная значимость и информативность которых базируется на открытиях А.С. Лазаренко у видов рода *Desmatodon* спонтанной апогамии. Апогамные спорогонии чаще всего образуются как метаморфозы листьев в виде многоклеточных образований с двухгранной верхушечной клеткой [2, 3]. Экспериментально показано, что морфогенетические изменения, связанные с апогамией, чрезвычайно стойкие, и при вегетативном размножении компетенция к апогамному развитию сохраняется длительное время. Два последующих этапа – детерминация и экспрессия генов могут активироваться внешними факторами, что делает её перспективной моделью для изучения влияния космических факторов на сложные формообразовательные процессы.

1. Газенко О.Г., Ильин Е.А., Парфёнов Г.П. Космическая биология (некоторые итоги и перспективы) // Изв. АН СССР. Сер. биол. – 1974. – 4. – С. 461-475.
2. Лазаренко А.С. Апогамные спорогонии двух видов мхов из рода *Desmatodon* на полиплоидной протонеме // Докл. АН СССР. – 1960. – 134, 5. – С. 1240-1243.
3. Лазаренко А.С., Пащук Х.Т., Лесняк С.М. Апогамия в гаплофазе у *Desmatodon randii* (Kenn.) Lazar. // Допов. АН УРСР, Сер. Б. – 1961. – 10. – С. 1381-1384.
4. Сытник К.М., Кордюм Е.Л., Недуха Е.М. Структурно-функциональная организация клеток протонемы фунарии влагомерной, растущей 96 суток в условиях космического полёта // Допов. АН УРСР, Сер. Б. – 1980. – 10. – С. 93-95.
5. Сытник К.М., Кордюм Е.Л., Недуха Е.М. Растительная клетка при изменении геофизических факторов. – К.: Наук. думка, 1984. – 135 с.

МОХООБРАЗНЫЕ В ЕЛЬНИКАХ СЕВЕРНОГО И ЦЕНТРАЛЬНОГО ТЯНЬ-ШАНЯ

Л.Г. Кошкарёва

Тянь-Шанская высокогорная физико-географическая станция, с. Покровка

Площадь еловых лесов, образованных *Picea schrenkiana* Fisch. et Mey, составляет от площади ельников Советского Союза ничтожную долю – 0,2%. Большая часть этих лесов располагается на территории Казахстана (62%), меньшая – Киргизии (38%) [1]. В Киргизии основные массивы ельников сосредоточены в Северном Тянь-Шане, лесорастительные условия которого являются для ели Шренка оптимальными (годовое количество осадков от 600 до 1000 мм, среднегодовая температура воздуха от +4 до -1°C). Небольшие островки еловых лесов имеются в Центральном Тянь-Шане, природно-климатическая обстановка которого наиболее резко отлична от Северного. Это отличие заключается в низкой обеспеченности теплом (среднегодовая температура воздуха -2°C) и влагой атмосферных осадков (300 мм/год), а также в произрастании ельников на почвах с сезонной и многолетней мерзлотой [4].

Среди множества выделяемых типов ельников хребтов Кунгей и Терской Ала-Тоо в Северном, Иныльчек и Койлю-Тоо – в Центральном Тянь-Шане простирается от 1900 до 3000 м. над ур. моря, изучение видового состава, проективного покрытия мхов, запаса их фитомассы и годичного прироста проходило в нижней (2100), средней (2500) и верхней (2900 м над ур. моря) частях пояса. В Центральном Тянь-Шане еловый пояс сужен вдвое и ниже 2600 м не опускается. По этой причине, а также из-за труднодоступности участков на верхней границе леса (3000 м), исследованиями была охвачена только средняя часть (2800 м).

К настоящему времени идентифицировано 140 видов, из них 8 представителей печёночных; сфагновых и андреевых не обнаружено. Две трети видов приходится на ельники Северного Тянь-Шаня, треть – Центрального. Таксономический, географический и экологический анализ бриофлоры показал, что каждому типу ельника, занимающему определённое региональное и высотное положение,

присущ специфический набор видов, который отражает его современную и прошлую экологическую обстановку. На фоне преобладающего бореального элемента в бриофлоре как Северного, так и Центрального Тянь-Шаня, в ельниках Северного сохраняются неморальные элементы флоры, Центрального – средиземноморские и аридные. Своеобразие бриологического облика ельников наиболее отчётливо проявляется в зонах контактов поясов растительности: у верхней границы – с альпийскими лугами, у нижней – с лугостепью; внутри лесного пояса оно выражено слабее. В верхних частях пояса, где наблюдается повышенная влаго- и пониженная теплообеспеченность, появляются гигро- и гидрофитные виды, увеличивается доля арктоальпийских элементов. В нижних, где соотношение указанных климатических факторов обратное, в основном присутствуют виды мезо- и мезоксерофитной экологии, чаще встречаются представители неморальной флоры. Мохообразные ельников средней части представлены преимущественно бореальными видами, однако преобладающее большинство их являются общими с видами либо выше, либо ниже расположенных ельников.

Из числа выявленных видов около 10% составляют фитоценотически активными, к которым мы причисляем мхи, покрывающие в фитоценозе не менее 1% площади. Как правило, они имеют мощно развитый гаметофит и являются наиболее постоянными спутниками еловых фитоценозов: *Abietinella abietina*, *Hylocomium splendens*, *Entodon concinnus*, *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Rhytidium rugosum*, *Pseudostereodon procerrimus*, *Dicranum scoparium* и др. Ценотическая роль этих видов в ельниках разных высотных уровней и разных физико-географических областей также различна.

Ни один из числа фитоценотически активных видов не находит свой оптимум (если его оценивать по площади покрытия и запасам фитомассы) на нижней границе елового пояса. Для видов родов *Mnium* и *Brachythecium*, а также *Drepanocladus uncinatus*, *E. concinnus*, *Rh. triquetrus*, *Rh. rugosum* наиболее благоприятными оказались условия ельников, приуроченных к высотам 2500-2600, для *H. splendens*, *P. procerrimus*, *D. scoparium*, *Tortula ruralis* – 2800-2900 м над ур. моря. При этом площадь покрытия за пределами указанных высот никогда не

достигает 1%. В противоположность этому имеется только один вид – *Abietinella abietina*, который остаётся фитоценотически активным в ельниках любого высотного уровня, хотя оптимальными для его развития остаются всё же высоты 2500-2900 м над ур. моря.

В целом самые низкие значения проективного покрытия (14-19%) и запаса фитомассы (0,3-0,6 т/га) мхов отмечены в нижних частях елового пояса. В средней и верхней – проективное покрытие увеличивается в 1,5-2,5 раза, запас фитомассы возрастает в значительно большей степени: 2-3,5 раза, достигая 2-3 т/га в Северном и 1,7-4,4 т/га в Центральном Тянь-Шане. Наблюдающееся несоответствие между изменением проективного покрытия и запаса фитомассы объясняется тем, что величина фитомассы мохообразных, вследствие их специфической формы роста, определяется не только площадью, занимаемой видом, но и плотностью его стеблей в куртине, длиной сохранившейся части стебля и степенью развития отдельных стеблей. В зависимости от экологических условий, варьирование этих показателей может достигать значительных величин как у одного вида, так и между видами. Например, по имеющимся данным, плотность стеблей в куртинах *A. abietina* варьирует от 80 до 400, *E. concinnus* от 100 до 800, *D. scoparium* от 400 до 1200 экз./дм². Длина сохранившейся части стебля у одних видов колеблется в пределах 3, у других – 7 см. Мощность стебельков может изменяться в 1,5-2 раза. При этом максимальные значения показателей регистрируются, как правило, в ельниках на верхней границе распространения. Таким образом, главным условием, обеспечивающим наибольшее накопление органической массы мхов, являются низкие температуры воздуха, действующие на фоне как избыточного (Северный Тянь-Шань), так и недостаточного (Центральный Тянь-Шань) атмосферного увлажнения.

Анализ фактического материала по динамике линейного прироста мхов позволяет сделать вывод о том, что существует погодичная флюктуация, причина которой кроется в различных климатических условиях. В связи с этим видовые особенности прироста в иные года не проявляются. Интенсивность роста в большей мере зависит от теплообеспеченности: в средней и нижней частях елового пояса она максимальна. Сравнение прироста мхов в ельниках, расположенных на одной

высоте, но на склонах разной экспозиции, также показало, что наибольшие величины свойственны мхам ельников более теплообеспеченного южного склона. Очевидно, что условия, сопровождающие накопление органической массы мхов, не совпадают с условиями их интенсивного линейного прироста. Поэтому ротация биогенных элементов, аккумулированных в моховой компоненте еловых фитоценозов нижней части пояса происходит в 3-10 раз быстрее, чем в ельниках верхней части.

1. Леса СССР. Т. 5. – М.: Наука, 1970. – 384 с.
2. *Рахматуллина Э.К.* Мхи ельников северного склона хребта Терской Ала-Тоо // Флора Киргизской ССР. Доп. вып. 2. – Фрунзе, 1970. – С. 95-98.
3. *Ролдугин И.И.* Еловые леса Северного Тянь-Шаня. – Алма-Ата: Наука Каз. ССР, 1989. – 303 с.
4. *Сыпалова Н.Д., Кожевникова Н.Д.* Сравнительная характеристика лесорастительных условий Прииссыккуля и бассейна р. Сары-Джаз // Экосистемные исследования в лесах Тянь-Шаня. – Фрунзе: Илим, 1978. – С. 86-99.

**ЦИТОХИМИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ ГЕТЕРОХРОМАТИНА
TORTULA MURALIS HEDW.**

О.В. Лобачевская

Львовское отделение Института ботаники им Н.Г. Холодного АН УССР

Доминирование гаплофазы в индивидуальном развитии и преобладание вегетативного размножения мхов делает очевидным адаптационное преимущество полиплоидов. Аналитически было показано, что в некоторых полиплоидных рядах естественного генезиса отсутствует кратность в содержании ДНК [7], хотя у молодых экспериментальных автополиплоидов, культивируемых в контролируемых условиях, наблюдается строгое соответствие содержания ДНК числу хромосом [3, 4]. Во многих спонтанных полиплоидных рядах, наряду с удвоением числа хромосом, наблюдается уменьшение их размеров [2]. Аналогично экспериментальные полиплоиды с выраженным увеличением габитуса постепенно нормализуются в ряде последовательных вегетативных репродукций, сохраняя полиплоидный статус генома [16].

Эти факты послужили основанием для детального анализа функционального состояния ДНК в клетках, контрастно отличающихся массой генома. Для этого проводили анализ характера связывания ДНК с фуксином и серебром в различных по уровню пloidности клетках спонтанных и экспериментальных полиплоидов *Tortula muralis* Hedw. ($n = 24, 48, 96$).

При микроскопировании окрашенных по Фельгену высокоплоидных ядер спорового мешка и парафиз ($n = 46$) были выявлены точечные скопления хроматина, количество глыбок и их величина возрастали пропорционально уровню пloidности клеток. Наблюдаемые различия состояния хроматина в дифференцированных клетках тканей полиплоидного комплекса *T. muralis* попробовали оценить аналитически. В связи с этим исследовали влияние продолжительного кислотного гидролиза при проведении реакции Фельгена в ядрах клеток различной пloidности.

Для многих объектов удалось установить зависимость формы кривой гидролиза ДНК от нуклеотидного состава, компактности и его активности [1, 5]. Как свидетельствуют результаты анализа [1], скорость депуринизации зависит от состояния хроматина, с увеличением плотности снижается скорость депуринизации хроматина и увеличивается скорость экстракции ДНК. Для клеток молодых формирующихся листьев *T. muralis* получены одновершинные кривые гидролиза, свидетельствующие о том, что максимальный уровень депуринизации ДНК у них наступает при 30 мин гидролиза. Кривые кислотного гидролиза ДНК клеток спорового мешка и парафиз оказались двухвершинными. Можно предположить, что второй пик кислотного гидролиза (при 90 мин), по-видимому, обусловлен наличием конденсированного хроматина в полиплоидных ядрах. В высокоплоидных клетках парафиз ($n = 96$) эта зависимость выступает наиболее рельефно. Не исключена возможность, что форма кривой отображает изменение процентного соотношения дисперсного и конденсированного хроматина в клетках различной плоидности.

Природа и функции гетерохроматизации до сих пор остаются невыясненными. Несмотря на это, наличие в интерфазе гетерохроматиновых тел в клетках мхов рассматривается как удобный способ определения уровней плоидности [8, 17], а также учитывается в филогенетических обзорах, особенно в отношении половых хромосом [11, 12, 13].

Ранее, используя метод Гимза С-окраски хромосом, Э. Ньютон [11] выяснила наличие двух чётких С-хроматиновых тел в интерфазных ядрах *Dicranum tauricum* Sapehin. Дополнительные гетерохроматиновые тела, обнаруженные при помощи других красителей, оказались факультативными, и лишь только большой блок С-гетерохроматина ассоциировался с ядрышком [11]. В связи с этим было высказано предположение, что наряду с константным гетерохроматином существует факультативная гетерохроматизация отдельных генов или хромосом как один из путей возврата мейотической регуляторности полиплоидов генной инактивацией. Одним из подходов, позволяющих проверить данное предположение, является изучение ядрышкообразующих районов (ЯОР) ядрышек при окрашивании азотнокислым серебром ядер. В некоторых исследованиях

установлено, что появление серебра в ядрышке связано не столько с самим процессом транскрипции, сколько со структурой «активированного» (потенциально активного) хроматина рибосомальных генов [6].

Интересным объектом при исследовании роли гетерохроматиновых участков хроматина у мхов является вид *T. muralis*, у которого нормальный ход мейоза следует сразу после наступления автополиплоидии [10]. В опытах серебрение интерфазных ядер *T. muralis* производили в азотнокислом серебре [9, 15] с некоторыми модификациями. Оптимальное время окрашивания составляло 3 часа при 65°C в 50% AgNO₃, затем отмывка дистиллированной водой. Препараты исследовали и фотографировали с помощью светового микроскопа типа Jenaval. При использовании этого метода окрашивания ядрышковые организаторы выявляются в виде чёрных точек (гранул) на жёлтом фоне ядер, причём сами ядрышки окрашиваются в коричневый цвет.

При окрашивании интерфазных ядер хромосомных рас *T. muralis* наибольшее число ядрышковых организаторов выявили у 24-хромосомной расы. Количество активных, окрашенных серебром, ядрышковых организаторов снижалось с увеличением уровня плоидности расы. По-видимому, потери аргентофильных свойств ядрышек приводит к дополнительной компактизации ДНК.

Можно предположить, что более плотная упаковка (конденсация) части хроматина в высокоплоидных клетках цитотипов *T. muralis* является цитологической адаптационной реакцией новообразовавшейся расы к неизменным условиям анцестрального цитотипа.

1. Котельников В.М., Литинская Л.Л. Факторы, влияющие на ход кислотного гидролиза ДНК при проведении реакции Фельгена // Цитология. – 1979. – 21, 5. – С. 491-507.
2. Лазаренко А.С., Высоцкая Е.И., Лесняк Е.Н. Атлас хромосом листовенных мхов СССР. – К.: Наук. думка, 1971. – 142 с.
3. Лобачевська О.В., Демків О.Т., Ріпецький Р.Т. Цитофотометричне визначення ядерної ДНК у поліплоїдному комплексі *Tortula muralis* Hedw. // Укр. ботан. журн. – 1986. – 43, 6. – С. 23-26.

4. Лобачевская О.В., Рупецкий Р.Т. Определение содержания ДНК в клетках гаметофита мхов методом микрофлуориметрии // Материалы VI Закавказ. конф. по споровым растениям (г. Тбилиси, сент. 1983 г.). – Тбилиси, 1983. – С. 139-140.
5. Маршак Т.Л., Бродский В.Я., Урываева И.В. Влияние свойств ДНП в условиях проведения гидролиза на интенсивность окрашивания при реакции Фельгена // Онтогенез. – 1970. – 1, 4. – С. 421-428.
6. Сабанеева Е.В. Специфичность окрашивания ядрышковых организаторов азотнокислым серебром // Цитология. – 1989. – 31, 1. – С. 5-13.
7. Abderrahman S., Smith A.J.E. Studies on the cytotypes of *Atrichum undulatum* (Hedw.) P. Beauv. II. Chromosome length and relative DNA content // J. Bryol. – 1983. – 12, 3. – P. 479-485.
8. Anderson L.E. Biosystematic evaluations in the Musci // Phytomorphology. – 1964. – 14. – P. 27-51.
9. Goodpasture C., Bloom S.E. Visualization of nucleolar organizer regions in mammalian chromosomes using silver staining // Chromosoma. – 1975. – 53. – P. 37-50.
10. Newton M.E. Cyto-taxonomy of *Tortula muralis* Hedw. in Britain // Trans. Brit. Bryol. Soc. – 1968. – 5 (3). – P. 523-535.
11. Newton M.E. Chromosomal relationships of heterochromatin bodies in a moss, *Dicranum tauricum* Sapehin // J. Bryol. – 1977. – 9, 4. – P. 557-564.
12. Ono K. Karyological studies on *Mniaceae* and *Polytrichaceae*, with special reference to the structural sex-chromosomes I. // J. Sc. Hiroshima Univ. ser. B. – 1970. – 2, 13. – P. 91-105.
13. Ono K. Karyological studies on *Mniaceae* and *Polytrichaceae*, with special reference to the structural sex-chromosomes II. // Ibid. – P. 107-166.
14. Ono K. Karyological studies on *Mniaceae* and *Polytrichaceae*, with special reference to the structural sex-chromosomes III. // Ibid. – P. 167-221.
15. Schubert I., Anastasova-Kristeva M., Rieger R. Specificity of NOR staining in *Vicia faba* // Exp. Cell. Res. – 1979. – 120. – P. 433-435.

16. *Wettstein F., Straub J.* Experimentelle Untersuchungen zum Artbildungsproblem. III. Weitere Beobachtungen an polyploiden *Bryum*-Sippen // *Z. für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre.* – 1942. – 80. – S. 271-280.
17. *Wigh K.* Scandinavian species of the genus *Brachythecium* (Bryophyta) II. Morphology, taxonomy and cytology in the *B. rutabulum* – *B. rivulare* complex // *Bot. Notiser.* 1975. – 128. – P. 476-496.

**ИДЕИ А.С. ЛАЗАРЕНКО В БОТАНИЧЕСКОЙ ГЕОГРАФИИ
ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ**

К.А. Малиновский

Львовское отделение Института ботаники им. Н.Г. Холодного

Идеи А.С. Лазаренко – ведущего бриолога нашей страны, имеющего в этой области ботаники мировую известность, приобрели общебиологическое значение и широко использовались в других областях ботаники. В его научном наследии получили освещение взгляды на происхождение первичных форм организмов, эмбриологии растений и онтогенеза, роста и физиологических процессов, механизма образования географического элемента, программных вопросов флористики и экологии.

Особое влияние на развитие ботанической географии цветковых растений имели его идеи о формировании ареалов растений, географическом элементе флоры и зональной классификации элементов, которые использовались многими ботаниками для решения вопросов истории формирования флор и истории растительности.

Идея о зональности геоэлементов возникла у А.С. Лазаренко в период исследования бриофлоры Советского Дальнего Востока (СДВ), особенно зоны его широколиственных лесов. К сожалению, до сих пор они так и остаются в его неопубликованной докторской диссертации «История развития бриофлоры Советского Дальнего Востока», которая известна только его близким ученикам. Большое влияние на развитие ботанической географии имела появившаяся в печати его статья о неморальном элементе бриофлоры СДВ [10], в которой он дал определение этого элемента. «Неморальный элемент складывается видами растений, которые как в своём распространении, так и генетически связаны с широколиственными лесами северного полушария. Неморальные лесные виды противопоставляются лесным же бореальным, как типы более древние, достигшие максимального развития в миоцене, образовав голарктическое кольцо так называемой аркто-третичной (Энглер) или тургайской (Криштофович) флоры»

(стр. 43). Он впервые противопоставил понятие «неморальный элемент» господствующему в то время понятию «бореальный элемент», как элемент северный, в котором объединялись виды северной лесной зоны и субарктики. А.Н. Окснер [16] писал, что «понятие неморального элемента флоры, совсем ещё недавно предложенное А.С. Лазаренко, прочно укрепилось в литературе» и далее «... он рассматривается как географический элемент, таксономически вполне равноценный и аналогичный давно ассимилированным понятиям бореального, субарктического и других элементов» (стр. 475).

Принимаемый в то время объём бореального элемента флоры достаточно полно показан в работе А.А. Гроссгейма [4], касающейся анализа флоры Кавказа. Автор разделил его на четыре класса (голарктический, палеарктический, европейский и атлантический), включая в него, по существу, флору трёх разных растительно-климатических зон: тундры, хвойных и широколиственных лесов. Таким образом, понятие «неморальный элемент флоры» вносило существенное дополнение к ареалогии и стало методом нового подхода к объяснению истории происхождения флор.

Наиболее полно и глубоко этот метод использовал В.Б. Сочава в своей работе, посвящённой флорогенезу и филоценогенезу маньчжурского смешанного леса [17], в которой он, подтверждая древность дальневосточного комплекса, лишь в очень слабой степени базировался на палеонтологических находках. Он писал, что в нашем распоряжении, по существу, один метод для выяснения последних этапов истории неморального комплекса на Дальнем Востоке. Этот метод заключается в анализе географического распространения компонентов маньчжурской флоры (стр. 283). На основании этого анализа и выводов А.С. Лазаренко о распространении мхов, В.Б. Сочава дал полную картину фитогеографии и палеогеографии маньчжурской флористической области, характеристику неморальных формаций смешанного леса, в частности, синузий неморальных видов, сделал вывод о том, что флора травянистых растений маньчжурской тайги представлена типичным неморальным комплексом, но разными ареалогическими группами (маньчжуро-корейской, японо-маньчжуро-корейской и японо-

маньчжуро-корейско-североамериканской), и на этом основании попытался воссоздать пути филогенеза формаций и истории маньчжурского леса.

Ещё более полно в ботанической географии растений использовались идеи А.С. Лазаренко о зональности геоэлементов и принципах их классификации [11]. Первые упоминания о зональности элементов находим у А.А. Гроссгейма, который, анализируя флору Кавказа, выделил в ней степной, ксеротермный и пустынный типы ареалов, без сомнения являющиеся прообразом аридного географического элемента, выделенного А.С. Лазаренко значительно позже. Однако превалирование признаков региональной классификации не даёт основания считать эту классификацию геоэлементов зональной.

В поисках истоков зональной классификации элементов флоры мы обратились также к работе Ю.Д. Клеопова [7], посвящённой классификации географических элементов для анализа флоры УССР. В инструкции к составителям классификации Ю.Д. Клеопов обращает внимание на то, что классификации географических элементов должны разрабатываться на широкой зональной системе, с учётом не только горизонтальных (зональных), но и вертикальных (поясных) ступеней. Однако в рекомендованных типах геоэлементов этот важный принцип не отражён. Бореальный элемент в ней рассматривается более узко, чем у Гроссгейма, и охватывает только зону хвойных лесов Северной Америки и Евразии. Неморальный элемент флоры у него отсутствует. Вместе с тем выделяется горный и высокогорный (альпийский) типы геоэлементов, в чём усматривается признание зонального принципа в условиях горных стран. Более поздние попытки построения зональной классификации элементов просматривается у Хагеррупа, Мойзеля и других, однако наиболее полное обоснование принципов и сама зональная классификация элементов принадлежит А.С. Лазаренко. Наиболее полно она представлена в уже упомянутой его докторской диссертации более поздней его работе, посвящённой принципам классификации ареалов листовенных мхов СДВ [11]. М.Ф. Макаревич [12], которая использовала его классификацию при анализе лишенофлоры Украинских Карпат, писала, что, несмотря на многие попытки составления зональной классификации ареалов, наиболее обоснованная и полная классификация принадлежит А.С. Лазаренко.

В упомянутой статье А.С. Лазаренко дана не только классификация геоэлементов, но и уточнено само понятие «элемента флоры». Оно было введено в ботаническую географию Г. Христом в 1867 г. и предполагало разные подходы, дававшие возможность классифицировать это понятие с точки зрения генезиса (генетический элемент), истории (исторический элемент), происхождения (миграционный элемент) и т.д. А.С. Лазаренко утверждал, что основой флористического анализа являются ареалы растений, именно они лежат в основании ботанической географии, генезиса флоры, её истории и путей миграции. Поэтому географический анализ должен быть вычленен из анализа флоры в самостоятельный раздел ботанической географии. При этом как главное условие ставится требование рассматривать ареал вида на всём его протяжении, а не только в границах отдельных регионов, что даёт возможность получить выводы более широкого масштаба, на зональной основе, и определять ареалы как зональное явление природы, что согласуется с учением Докучаева, Берга, Воейкова. Поэтому из бореального элемента флоры А.С. Лазаренко выделяет как зональный арктический элемент флоры, в который включает мхи тундровой зоны Голарктики, суббореальный элемент, как промежуточный между арктическим и бореальным, объединяя в него виды, распространённые, главным образом, в северной части бореальной зоны с широким внедрением в Арктику, аркто-монтанный, виды которого имеют дизъюнктивные ареалы в Арктике и высоких горах северного полушария, бореальный или тайговый элемент, виды которого распространены в зоне тайги Голарктики, неморальный элемент – в зоне широколиственных лесов и аридный элемент – в аридном климате Голарктики. Как проявление зональности в горах выделен монтанный элемент, объединяющий виды, не заходящие в Арктику.

Зональная классификация А.С. Лазаренко, разработанная для бриофлоры, имеет общебиологическое значение, поэтому часто применяется теперь для других групп растений. Упомянем лишь наиболее значительные работы, в которых использован зональный метод классификации ареалов высших растений. Среди них отметим работу по анализу высокогорной флоры Украинских Карпат [14, 15], Угольского заповедника [18], флоры Волыно-Подолии [6], Гологоро-Кременецкого кряжа [2], а также работы геоботанического плана, в которых проведён анализ

флоры отдельных растительных формаций с целью выяснения их истории [2, 5, 9, 13, 14].

Принимая концепцию зонального географического элемента, авторы в той или иной мере вынуждены были модифицировать количество и номенклатуру зональных элементов, исходя из отличий анализируемого материала и естественно-географических особенностей региона. Нами, например, при анализе флоры высокогорья Карпат было выявлено девять зональных геоэлементов: альпийский, аркто-альпийский, монтанный, бореальный, бореально-монтанный, неморальный, неморально-монтанный, аридный и азональный. Примерно такая же схема геоэлементов принята Л.А. Тасенкевич для анализа флоры Угольского заповедника. Более дифференцировано подошёл к анализу флоры Волыно-Подолии Е.В. Заверуха. Принимая идею зональной классификации, он ввёл ещё категорию промежуточных типов ареалов, занимающих пространство между основными растительно-климатическими зонами. Таким образом, кроме зональных типов ареала, у него появились тундрово-лесной, соответствующий подзоне лесотундры, лесостепной, соответствующий подзоне лесостепи, лесостепно-степной, степно-полупустынный, южноумеренноширотный средиземноморский, полизонально-умеренноширотный. Чрезмерная детализация ареалов в какой-то мере оправдывается здесь большим количеством взятых для анализа видов (1893), однако выделения такого множества переходных элементов (он называет их типами ареалов) вряд ли целесообразно в связи с частым меридиональным проникновением и возникающими в связи с этим неточностями, вызванными трудностью фиксирования границ ареалов.

Географический анализ флоры высших растений на зональной основе дал возможность сделать выводы об истории флоры высокогорья Карпат, Угольского заповедника, Волыно-Подолии, а также о тенденциях сукцессий растительности, которые реализуются под влиянием антропогенных факторов. Анализом высокогорной флоры Карпат установлено, что её большинство составляют виды бореального, неморального и аридного элементов, не свойственных высокогорьям, что является результатом вторичных смен высокогорной флоры. Автохтонных горных, альпийских и аркто-альпийских видов, свойственных высокогорьям, менее

половины. Установлен исторический возраст автохтонных видов, эндемизм, пути проникновения аркто-альпийской флоры, пути формирования высокогорных ценозов.

Получены интересные выводы, касающиеся истории формирования флоры Угольского заповедника, обнаружения здесь рефугиума монтанных и альпийских видов на известняковых скалах, сформировавшихся ещё в ледниковый период, чем подтвердилась догадка учёных о возможности сохранения в лесном поясе рефугиумов сообществ и видов, отступивших из высокогорья в результате оледенения.

Не менее интересны выводы Б.В. Заверухи о конфигурации зональных типов ареалов, прерывистости и типах дизъюнкций Вольно-Подольской флоры, характера эндемизма и этапов генезиса флоры. На основании анализа сделан вывод о значительной степени автохтонности флоры Вольно-Подольи и вместе с тем о её гетерогенности и гетерохронности благодаря представителям других флористических комплексов, обогативших флору в разное время.

Таким образом, использование зональной классификации элементов флоры А.С. Лазаренко даёт богатый материал, с помощью которого можно решать вопросы генезиса флоры цветковых растений и истории растительности.

Оценивая влияние идей А.С. Лазаренко, нельзя не вспомнить его вклад в подготовку кадров ботаников разных специальностей. Среди его учеников был и автор этой статьи, аспиранты и соискатели, занимавшиеся изучением флоры высших растений и растительности разных регионов [1, 2, 5, 8, 13-15, 19], новых сельскохозяйственных культур, в том числе плодовых деревьев [17]. А.С. Лазаренко владел огромными знаниями в области систематики высших растений, физиологии, агрономии и охотно передавал их своим ученикам.

1. *Бережной И.В.* Черничники Украинских Карпат: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – Львов, 1964. – 24 с.
2. *Бухало М.А.* Флора и растительность Гологор: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – К., 1964. – 22 с.

3. *Вайнагий И.В.* Биология генеративного размножения травянистых растений Украинских Карпат: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – К., 1962. – 15 с.
4. *Гроссгейм А.А.* Анализ флоры Кавказа. – Баку: Азерб. фил. АН СССР, 1936. – 257 с.
5. *Демкив О.Т.* Накопление радиоактивных изотопов горными растениями: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – К., 1967. – 20 с.
6. *Заверуха Б.В.* Флора Волыно-Подоллии и её генезис. – К.: Наук. думка, 1985. – 192 с.
7. *Клеопов Ю.Д.* Проект класифікації географічних елементів для аналізу флори України // Журн. Ін-ту ботан. АН УРСР. – 1938. – 21, 17. – С. 209-219.
8. *Колищук В.Г.* Верхняя граница леса в Украинских Карпатах, её современное состояние и динамика: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – К., 1960. – 16 с.
9. *Комендар В.И.* Систематический, экологический, географический анализ жерепняков и млечников Украинских Карпат. – Новосибирск: Наука, 1979. – 14, 1. – С. 70-76.
10. *Лазаренко А.С.* Неморальный элемент бриофлоры Советского Дальнего Востока // Сов. ботаника. – 1944. – 6. – С. 43-55.
11. *Лазаренко А.С.* Основні засади класифікації ареалів листяних мохів Радянського Далекого Сходу // Укр. ботан. журн. – 1956. – 13, 1. – С. 31-40.
12. *Макаревич К.А.* Аналіз ліхенофлори Українських Карпат. – К.: АН УРСР, 1963. – 360 с.
13. *Малиновский К.А.* Белоусники субальпийского пояса Советских Карпат, их сезонная динамика, пути улучшения и использования: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – К., 1953. – 16 с.
14. *Малиновский К.А.* Растительность высокогорья Украинских Карпат: Автореф. дисс. ... докт. биол. наук. – К., 1969. – 64 с.
15. *Малиновський К.А.* Рослинність високогір'я Українських Карпат. – К.: Наук. думка, 1980. – 278.
16. *Окснер А.Н.* Неморальный элемент в лишенофлоре Советской Арктики // Материалы по истории флоры и растительности СССР, II. – М.-Л.: АН СССР, 1946. – С. 476-490.

17. *Сочава Б.В.* Вопросы флорогенеза и филоценогенеза маньчжурского смешанного леса // Материалы по истории флоры и растительности СССР, II. – М.-Л.: АН СССР, 1946. – С. 283-320.
18. *Тасенкевич Л.А.* Высокогорный элемент во флоре Угольского заповедного массива в Закарпатье и его анализ // Флора и растительность высокогорий. – Новосибирск: Наука, 1979. – 14, 1. – С. 76-81.
19. *Трубицкий Г.Ф.* Накопление питательных веществ в травах восточнокарпатских горных пастбищ: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – Львов, 1960. – 16 с.

НЕКОТОРЫЕ ВОПРОСЫ ЛЕСНОЙ ЛИХЕНО-БРИОЛОГИИ

Т.В. Малышева

Лаборатория лесоведения АН СССР, Московская обл.

Мы рассматриваем два вопроса, относящиеся к теории лесной лихено-бриологии [4].

Экологические ниши лесных мохообразных и лишайников

В лихенологии и бриологии издавна различаются эпигейные (напочвенные), эпифитные (на стволах и ветвях деревьев) и эпиксильные (на перегнивающей древесине) растения. Они занимают соответствующие экологические ниши. Были попытки более дробного деления экологических ниш лесных мохообразных и лишайников. Так, Л.В. Бардунов [2] различает экологические ниши на почве с подстилкой и на обнажённой почве (без подстилки), А.А. Аболин [1] группу ниш на гниющей древесине подразделяет по степени её разложения.

Мы выделяем ещё подгруппу эпиризных мохообразных и лишайников (факультативных эпифитов), которые произрастают на основаниях стволов деревьев до высоты около 1 м (условная величина, может варьировать в разных местах) и их скелетных корнях. Известен переходной характер этой подгруппы экологических ниш. Произрастающие здесь виды могут быть также отмечены на почве и гниющей древесине (табл. 1). Каждая из ниш на почве может быть приурочена к определённым элементам нанорельефа. В разных типах леса один и тот же вид мохообразного (лишайника) или группировка этих растений могут занимать различные экологические микрониши. Внутри лесного фитоценоза виды мохообразных и лишайников могут встречаться в нескольких экологических нишах, в одной или практически во всех возможных группах экологических ниш.

Целесообразно различать «узконишные» виды, встречающиеся в одной нише, «многонишные», встречающиеся в ряде экологических ниш, и «широконишные», встречающиеся во всех группах возможных экологических ниш внутри фитоценоза. В изучавшихся нами подмосковных лесах пример узконишного вида – *Marchantia polymorpha* (встречается только на кострищах), многонишного –

Pleurozium schreberi (в некоторых типах леса этот вид встречается на почве, гниющей древесине, стволах деревьев). Широколистный вид в подмосковных хвойно-широколиственных лесах – *Eurhynchium hians*. Произрастает везде.

Таблица 1

Классификация экологических ниш мохообразных и лишайников в подмосковных лесах

Группа экониш	Экологические ниши		
I. На почве (эпигейные)	ненарушенная почва	нарушенная почва	
		взрыхлённая	обнажённая
	с уплотнением		без уплотнения
	повышения нанорельефа*	понижения	ровные участки
II. На гниющей древесине (эпиксильные)	степень разложения древесины		
	высокая	средняя	низкая
III. На живых деревьях (эпифитные)	скелетные корни и основания стволов (до 1 м) (факультативные эпифиты)	стволы и ветви деревьев (на высоте более 1 м) (облигатные эпифиты)	
* нанорельеф – перепад высот порядка см-дм			

Вследствие разнообразных нарушений (демутаций) фитоценозов происходит передвижение мхов и лишайников по экологическим нишам. Пути миграции мхов в ненарушенных фитоценозах были показаны Л.В. Бардуновым [2]. Первый ряд: стволы и ветви живых деревьев → основания стволов → гнилая древесина → лесная почва. Второй ряд: обнажённый субстрат → лесная почва с подстилкой. Хозяйственное вмешательство человека в жизнь леса ускоряет эту динамику. Помимо описанного Л.В. Бардуновым пути миграции видов по экологическим нишам, может быть и другое движение, в обратном направлении (например, при демутации живого напочвенного покрова леса в результате ослабления или прекращения рекреационного воздействия). Так, в подмосковных хвойно-широколиственных лесах при восстановлении травяного яруса к эпиксильному, эпиризному (реже – типично эпифитному образу жизни) могут перейти эпигейные виды (*Atrichum undulatum*). Наоборот, при высвобождении экологических ниш вследствие вытаптывания неморального разнотравья на почву с комлей деревьев,

перегнивающей древесины переходят, в частности, *Amblystegiella subtilis*, *Plagiomnium cuspidatum*, *Callicladium haldanianum*, *Plagiothecium denticulatum* и др.

Структурные и динамические типы растений мохового (мохово-лишайникового) яруса леса

В геоботанике издавна различаются растения, играющие в сообществах разную роль – фитоценоотипы. Это доминанты, создающие фитоценоотическую среду, виды, выносящие воздействие доминантов, конкурентно слабые виды и др. Напочвенные мохообразные в лесу рассматриваются обычно как эксплеренты, пациенты, ассектаторы, при значительном развитии мохового яруса как субэдификаторы и даже эдификаторы.

Анализ фитоценозов позволяет оценить роль того или иного растения в структуре и динамике фитоценоза в целом, однако внутри самого мохово-лишайникового яруса роль отдельных видов в динамических процессах не одинакова. Поэтому бывает полезным выделение отдельных внутриярусных структурных и динамических типов (групп) растений и прослеживание их состояния при различных формах динамики фитоценозов. Рассмотрим этот вопрос на примере сосняка с липой разнотравно-чернично-волосистоосокового.

Таблица 2

Соотношение структурных и динамических типов растений (СДТР) и фитоценоотипов в лесах Подмосковья

СДТР	Фоновые	Сопутствующ ие	Примешивающи еся	Замещающ ие	Сорные и пионерные *
Соответствую щие фитоценоотипы	Виоленты				
	эдификаторы	пациенты			
	субэдификато ры		Эксплеренты		
	Ассектаторы				рудеральн ые
* факультативные пионеры. Их надо отличать от облигатных, заселяющих неосвоенные ранее растительностью территории.					

Московская область. Томилинский лесопарк. Сосняк с липой разнотравно-чернично-волосистоосоковый. Почва довольно богатая, супесчаная дерново-слабоподзолистая с глубоким (более 2 м) залеганием грунтовых вод. Состав

древостоя: 10С+Лп+Д+Е. Возраст сосны – около 80 лет, высота 25-26 м, сомкнутость крон 0,6-0,7. Класс бонитета I. Подлесок редкий (сомкнутость 0,1-0,3) с преобладанием *Sorbus aucuparia*, *Euonymus verrucosa*, *Viburnum opulus* и др. Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса – 75-80%. Преобладают *Convallaria majalis*, *Vaccinium myrtillus*, *Carex pilosa* и др. Проективное покрытие мохового яруса – 20-25%. Доминируют *Pleurozium schreberi*, 10-12%, *Dicranum polysetum*, 4-5%, *Brachythecium starkei*, 2-3%. Хороший подрост липы.

Рассматривая видовой состав мохового яруса, прежде всего обращаем внимание на доминирующие виды (по отношению к фитоценозу в целом это – ассектаторы), табл. 2. По отношению к моховому ярусу назовём их фоновые. Их присутствие часто даёт наименование типу леса. В рассматриваемом фитоценозе это – *Pleurozium schreberi*. Далее в моховом ярусе можно выделить растения, имеющие меньшее проективное покрытие, чем фоновые виды, но присутствие которых внутри яруса обеспечивается условиями среды. По отношению к фитоценозу в целом это – ассектаторы, пациенты, так как они выносят среду не только фитоценоза, но и фоновых видов яруса. Это – сопутствующий виды (*Dicranum polysetum*). В моховом ярусе леса могут присутствовать виды, ему свойственные, но имеющие обычно невысокое проективное покрытие и не разрастающиеся при нарушении яруса – примешивающиеся (*Hylocomium splendens*, *Drepanocladus uncinatus* и др.). Растения, встречающиеся в виде примеси, но способные хорошо разрастаться при нарушении покрова из фоновых и сопутствующих видов – замещающие. По отношению к ценозу в целом это – эксплеренты (*Brachythecium starkei*, *Dicranum scoparium*, *Rhodobryum roseum*). Очень сильные нарушения почвы в лесу приводят к поселению рудеральных видов – факультативных пионеров (*Pohlia nutans*, *Pleuridium subulatum*). В рассматриваемом сосняке с липой имеется хороший подрост липы, который, постепенно разрастаясь и оказывая своим опадом благоприятное воздействие на почву леса, приводит к изменению условий развития мохового яруса. В покров проникает *Eurhynchium hians* (внедряющийся вид), растение, свойственное богатым хвойно-широколиственным лесам [3]. От предыдущих стадий возрастного развития леса пока ещё сохраняется *Polytrichum piliferum*, на повышениях

нанорельефа, открытых местах (оставшийся вид, реликт). Со временем он исчезнет из мохового яруса.

Изучение структурных и динамических типов растений внутри мохового яруса леса, экологических ниш и движения по ним растений, наряду с другими показателями, позволяет выявить стадию возрастного развития леса, степень естественности и нарушенности сообщества, сукцессионные и демутиационные пути, установить место того или иного вида растений (в том числе редкого или исчезающего) в структуре и динамике мохового покрова фитоценоза в целом и т.д., дать практические рекомендации.

1. *Аболинь А.А.* Листостебельные мхи Латвийской ССР. – Рига: Зинатне, 1968. – 329 с.
2. *Бардунов Л.В.* Листостебельные мхи побережий и гор Северного Байкала. – М.: Изд. АН СССР, 1961. – 119 с.
3. *Мальшиева Т.В.* Некоторые методические подходы к изучению мохового покрова в лесу // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 1987. – 92, 3. – С. 104-110.
4. *Malysheva T.V.* On forest bryology, lichen-bryology // 7th Meeting of the CEBWG. Abstracts. – Kirovsk-Apatity, 1990. – P. 42.

БОТАНИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ КОНЦЕПЦИЯ В ТРУДАХ

А.С. ЛАЗАРЕНКО

У.К. Маматкулов

Институт ботаники АН Таджикской ССР, Душанбе

Имя Андрея Сазонтовича Лазаренко (1901-1979) как учёного широко известно ботаникам Советского Союза и зарубежных стран. В течение своей долгой научной жизни он обогатил отечественную науку открытиями, значение которых вышло далеко за пределы его узкой специальности – бриология. Он создатель украинской школы бриологов, которая носит имя А.С. Лазаренко.

Среди советских бриологов, работавших в различных регионах нашей страны, А.С. Лазаренко представлял одну из наиболее ярких фигур по разносторонней одарённости и энциклопедической образованности: он прекрасно знал не только ботанику, но в равной степени географию, химию и генетику. Диапазон его научных работ исключительно широк, ему принадлежат труды в области флористики, систематики, ботанической географии, геоботаники, экспериментальной морфологии, цитологии растений и микроэволюции.

Изучая богатейшие результаты научного творчества А.С. Лазаренко, следует особенно подчеркнуть значение его трудов для разработки ботанико-географической концепции в бриологии. В историю отечественной бриологии он вошёл как крупный ботаник-географ и систематик, активный исследователь флоры мхов СССР, оказавший большое влияние на развитие бриологии в нашей стране не только своими личными исследованиями, но и организацией многих научных экспедиций в разных регионах страны. В многогранной, плодотворной научной деятельности А.С. Лазаренко большое место занимают бриогеографические изыскания в универсализации географических закономерностей у мхов. Это направление, начатое им ещё в самом начале своей научной деятельности, проходит красной нитью через все дальнейшие работы А.С. Лазаренко. Он в своём богатом личном опыте убедился в географической неоднородности бриофлоры северного полушария. Его флористические исследования, начатые на Украине и

продолженные в Средней Азии, на Кавказе и Дальнем Востоке, дополнялись обширным гербарным материалом, собранным советскими и зарубежными ботаниками в нашей стране.

Приобретённые многочисленные сведения были обобщены А.С. Лазаренко в известных сводках, опубликованных в форме определителей, статей и многочисленных списков мхов, без учёта которых невозможно было получить представление о флоре мхов страны. Флористические изыскания не являлись самоцелью для А.С. Лазаренко, а лишь послужили фундаментом для его ботанико-географической концепции, в основу которой положено известное положение Т. Герцога [14], что в распространении мхов наблюдаются те же закономерности, что и в распространении высших растений, но только эти закономерности имеют более общий характер.

В 1933 г., почти 60 лет тому назад, была опубликована первая ботанико-географическая работа [2], в которой А.С. Лазаренко впервые излагал свои представления об истории развития флоры Восточной Азии. Эта работа представляет интерес как яркая характеристика А.С. Лазаренко в самом начале его научной деятельности, когда он работал ещё под руководством проф. А.В. Фомина в г. Киеве. В ней он проявляет уже в полной мере присущий ему интерес к географии мхов, вопросам происхождения и развития флоры.

Следующая работа [3] была ботанико-географического и флористического характера. Этот труд является первым опытом критического анализа накопившегося большого количества материала по флоре мхов заповедника, и в нём смело ломается традиция, установленная ранее в бриогеографических исследованиях.

Далее идут ряд крупных исследований А.С. Лазаренко, посвящённых проблеме географии мхов [4-10]. В этих работах А.С. Лазаренко показал себя одним из лучших знатоков флоры мхов Дальнего Востока, он подробно изучил и дал детальный анализ элементов бриофлоры, входящих в состав каждой ботанико-географической области Дальнего Востока. Широкие бриогеографические обобщения, сделанные в этих работах, равно как и замечательные выводы

относительно элементов бриофлоры, привлекли внимание многих ботаников-географов.

Особенно ценной для бриолога является работа А.С. Лазаренко «Основні засади класифікації ареалів листяних мохів Радянського Далекого Сходу» [11], в которой он излагает основные положения по классификации ареалов и номенклатуре географических элементов бриофлоры советского Дальнего Востока. В основу этой классификации были положены принципы выделения географических элементов, исходящие из учения В.В. Докучаева [1] о зональности природы. А.С. Лазаренко писал, что «реальным отображением истории и генезиса вида является его современный ареал, по возможности дополненный палеонтологическими данными. Вид, – по мнению А.С. Лазаренко – распространяется в основном в пределах природной зоны, в которой он возник, и выход за пределы зоны обуславливается пластичностью вида и облегчается наличием соответствующих условий среды, часто связанных с определёнными элементами рельефа. Климатические сдвиги в истории Земли, по мнению А.С. Лазаренко, являются в такой же степени причиной изменений в первоначальном зональном распределении вида, и изучение ареала вида является основой для применения генетического и исторического методов аналитического исследования».

В этой исторической работе А.С. Лазаренко впервые установил в бриофлоре советского Дальнего Востока 4 зональных элемента (арктический, бореальный (таёжный), неморальный (дубравный), аридный), 2 промежуточных (субарктический, аркто-монтанный) и один элемент высотной зональности (монтанный (горный)). В пределах элемента он различал географические варианты, называемые им «типами ареалов». Каждый элемент и типы ареалов иллюстрированы многочисленными примерами из бриофлоры Дальнего Востока.

Начиная с этой классической работы, А.С. Лазаренко неоднократно обращается к проблеме географии мхов, интерес к которой он сохраняет до конца жизни, что нашло отражение в последующих его работах [12, 13]. В этой группе работ ставятся и решаются важнейшие вопросы бриогеографии как не просто раздела географии сосудистых растений, хотя их объединяют общие

биогеографические закономерности. В выяснении и обосновании этих общих закономерностей в расселении мхов А.С. Лазаренко широко использовал элементы ботанической географии: экологические особенности мхов и их единство в фитоценозах, расселение бриофитов и возможности их дальнего заноса, строение ареала и типы ареалов у мхов в связи с их биологическими особенностями, значение антропогенных факторов в расселении мхов, а также придавал большое значение результатам флористической географии и вопросам эндемизма. Причём, как всегда, А.С. Лазаренко идёт своим самостоятельным путём, поднимая исследование вопросов на высшую ступень, ломая традиции и исправляя ошибки «антигеографических» рецидивов в отношении мохообразных.

Замечательная работа А.С. Лазаренко «Реликты в бриофлоре советского Дальнего Востока» [4], основные положения которой приняты в настоящее время почти всеми советскими бриологами, начинается следующими высказываниями: «В распространении мхов наблюдаются те же закономерности, что и в распространении сосудистых растений, но только эти закономерности имеют более общий характер». Рассматривая распространение отдельных особо интересных по строению своего ареала видов листовенных мхов – писал А.С. Лазаренко – «Мы находим их всегда строго приуроченными к определённой эколого-ценотической обстановке. Такую приуроченность и способность к произрастанию в определённых условиях, определяемых фитоценозом, мы не можем считать продуктом лишь последнего времени. Нет никаких сомнений, что, во всяком случае, со времени поздне третичных отложений, известных нам по ископаемым остаткам, мхи обнаруживают такую же строгую приуроченность к определённым фитоценозам, как и в настоящее время, приуроченность, очевидно, существовавшую вообще в течение всей истории мхов» [4, с. 518].

Трудно поверить, что эта цитата взята из работы учёного, опубликованной больше полувека тому назад, а не принадлежит современному автору, знакомому с развитием бриогеографии в нашей стране. Что эти мысли не были случайными, а являлись результатом творческой работы учёного, нас убеждает возвращение А.С. Лазаренко к тому же вопросу через почти 20 лет, сначала в статье [9] и затем в [12]

он уже прямо развивает представление о ботанико-географической концепции в бриологии, придавая ей обобщающий классификационный характер.

Достаточно отметить, что он на примере листовных мхов советского Дальнего Востока впервые в отечественной литературе разработал принципиально новую систему ареалов, в принципе общую для всех растений. Важным и ценным элементом научного творчества А.С. Лазаренко является разработанный им метод географического анализа мхов, широко используемый в настоящее время многими бриологами, осуществляемые по классификационным канонам А.С. Лазаренко. Значение, которое он сам придавал этой системе ареалов и элементов бриофлоры, лучше всего характеризуется его собственными словами: «Основные принципы зональной классификации географических ареалов были использованы и для других растений – лишайников и покрытосеменных, причём было выявлено большое сходство в этом отношении представителей растительного мира» [12, с. 75].

Андрею Сазонтовичу Лазаренко принадлежит одно из наиболее ярких обоснований ботанико-географической концепции в бриологии. На основании своей более чем пятидесятилетней работы на Украине, в Средней Азии и на Дальнем Востоке, он пришёл к глубокому убеждению, что флора мхов этих стран географически неоднородна. Прекрасной иллюстрацией этого являются выделенные им 7 геоэлементов бриофлоры, которые являются одновременно и генетическими.

Интересная постановка вопроса с широким привлечением разносторонних данных, свойственная исследованиям А.С. Лазаренко, сразу же привлекла к себе внимание многих ботаников и завоевала большое число сторонников среди советских и зарубежных бриологов.

Советские бриологи, многие из которых являются учениками и последователями А.С. Лазаренко, руководимые основными положениями зональной классификации и схемой географических элементов и типов ареалов, без особого труда проводят анализ бриофлоры различных регионов нашей страны по классификационным канонам, установленным А.С. Лазаренко. К сожалению, многие труды А.С. Лазаренко, посвящённые географии мхов, недоступны для

широких кругов учёных и аспирантов. Его докторская диссертация «Основні моменти розвитку бріофлори Радянського Далекого Сходу», захищена в 1941 г., к сожалению, до сих пор остаётся неопубликованной в полном объёме.

В заключение необходимо отметить, что многие работы А.С. Лазаренко давно стали классическими, и назрела необходимость переиздания его трудов для ознакомления более широких групп ботаников. Воспроизведение оригинальных трудов, многие из которых давно стали библиографической редкостью, не только будет иметь значение для подготовки бриологов, но, бесспорно, окажется полезным и для ботаников других специальностей.

Ботанико-географические работы А.С. Лазаренко являются большим вкладом в разработку общих и частных вопросов географии и истории формирования флоры мохообразных, которые дальше развиваются и углубляются в работах его учеников и последователей.

1. *Докучаев В.В.* К учению о зонах природы. – СПб., 1899. – 28 с.
2. *Лазаренко А.С.* До бріогеографії Східної Азії // Журн. біо-ботан. циклу ВУАН. – 1933. – 7-8. – С. 177-184.
3. *Лазаренко А.С.* Очерк бриофлоры заповедника Горнотаёжной станции Академии наук СССР // Тр. Дальневосточ. фил. АН СССР. – 1935. – 1. – С. 93-107.
4. *Лазаренко А.С.* Реликты в бриофлоре Советского Дальнего Востока // Президенту АН СССР, академику В.Л. Комарову к 70-летию со дня рождения и сорокапятилетию научной деятельности. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1939. – С. 516-541.
5. *Лазаренко А.С.* Листяні мохи Радянського Далекого Сходу. I. Верхоплідні мохи (Andreaeales – Schistostegiales) // Ботан. журн. АН УРСР. – 1940. – 1, 3-4. – С. 59-100.
6. *Лазаренко А.С.* Листяні мохи Радянського Далекого Сходу. II. Acrocarpae: Orthotrichales – Eubryales; Pleurocarpae: Isobryales – Hypnobryales (Theliaceae – Leskeaceae) // Ботан. журн. АН УРСР. – 1941. – 2, 1. – С. 51-95.

7. Лазаренко А.С. Листяні мохи Радянського Далекого Сходу. III. Thuidiaceae – Brachytheciaceae // Ботан. журн. АН УРСР. – 1941. – 2, 2. – С. 271-308.
8. Лазаренко А.С., Голоскоков В.П. К механизму образования географического элемента (*Aulacomnium palustre* (L.) Schwaegr.) в Северном Тянь-Шане // Ботан. журн. – 1944. – 29, 4. – С. 126-130.
9. Лазаренко А.С. Неморальный элемент бриофлоры Советского Дальнего Востока // Сов. ботаника. – 1944. – 6. – С. 43-55.
10. Лазаренко А.С. Листяні мохи Радянського Далекого Сходу. IV // Ботан. журн. АН УРСР. – 1945. – 2, 3-4. – С. 185-216.
11. Лазаренко А.С. Основні засади класифікації ареалів листяних мохів Радянського Далекого Сходу // Укр. ботан. журн. – 1956. – 13, 1. – С. 31-40.
12. Лазаренко А.С. Далеке занесення спор і його значення в утворенні ареалів мохів // Укр. ботан. журн. – 1958. – 15, 1. – С. 71-77.
13. Лазаренко А.С. Новый род *Lydiaea* семейства *Pottiaceae* среднеазиатской бриофлоры // Ботанич. материалы. Отдел споровых растений Ботанического института АН СССР. – 1959. – 12. – С. 279-282.
14. Herzog Th. Geographie der Moose. – Jena, 1926. – 439 S.
15. Irmscher E. Pflanzenverbreitung und Entwicklung der Kontinente // Mitteil. Instit. allgem. Botanik, Hamburg. – 1922. – 5. S. 15-235.

АНАЛИЗ ЭПИФИТНЫХ МОХОВЫХ ОБРАСТАНИЙ ПАРКОВ ГОРОДА ЛЬВОВА

З.И. Мамчур, О.Т. Демкив

Львовское отделение Института ботаники им. Н.Г. Холодного АН УССР

В настоящее время имеется достаточное количество работ, характеризующих изменения бриофлоры под влиянием промышленного загрязнения [1, 5, 8]. В атмосферном воздухе промышленных городов встречаются десятки различных загрязнителей, концентрации и соотношения которых изменяются не только в различных районах, но и со временем. Выбросы вредных веществ в атмосферу от стационарных источников и транспорта г. Львова составляют 119,6 тыс. тонн/год, в том числе 7,2 тыс. тонн/год – твёрдых веществ, 3,7 – сернистого газа, 79,8 – окиси углерода, 7,1 – окиси азота. Группа авторов [4] осуществила лишеноиндикацию г. Львова, в результате которой в пределах города было выделено 4 зоны, отличающиеся по уровню загрязнения: очень-, сильно-, средне и практически незагрязнённые.

Для выяснения влияния атмосферного загрязнения на эпифитные обрастания мхов, исследования проводились в пределах очень загрязнённой зоны в центральной части города. Оценивали не только видовую принадлежность собранных мхов, но и частоту встречаемости, проективное покрытие и состояние дерновинки по ранее разработанной методике [6].

Повреждения растений от воздействия атмосферного загрязнения подразделяют на «скрытые», хронические и острые. Под влиянием низких концентраций поллютантов, обычно непродолжительных, возникают визуально невидимые «скрытые» повреждения; они затрагивают физиолого-биохимические процессы, включая дифференциацию и гаметогенез. Наряду со сравнительно нечастым спороношением у многих видов мхов, сравнительно невысокие концентрации поллютантов усугубляют этот процесс, увеличивая соотношение вегетативных форм [8]; у многих видов, размножающихся вегетативным путём, загрязнение, как правило, стимулирует образование органов вегетативного

размножения. Хронические эффекты нарушений возникают при достаточно длительных периодах загрязнения и при повышенных концентрациях поллютантов. Такие воздействия приводят к постепенному разрушению хлорофилла. У мхов под воздействием высоких концентраций свинца (10^{-4} М) происходит постепенное отмирание листьев, осуществляющееся в акропетальном направлении [2]. Хронические эффекты нередко переходят в летальные, и не только в зависимости от концентрации, но и от взаимодействия других факторов [8]. Наиболее уязвимыми от внешних поллютантов представителями мхов являются эпифитные обрастания, которые всё чаще используют не только для оценки состояния экосистем, но и воздушного бассейна тех или иных участков, особенно больших промышленных городов [7].

Мы обследовали отдельные форофиты уличных насаждений, небольшие скверы на пл. И. Франко и на пл. Св. Юра, а также парки им. И. Франко и им. Б. Хмельницкого. На форофитах в сквере на площади И. Франко отсутствуют как лишайники, так и мохообразные. Немного лучшая ситуация наблюдается в небольшом сквере на пл. Св. Юра. Здесь встречается *Pylaisia polyantha*, отдельные дерновинки *Brachythecium populeum*, *Bryum capillare*, *Tortula virescens*.

Эпифитным обрастаниям свойственна приуроченность к конкретным видам форофитов: большинство видов по видовому составу и площади покрытия приходится на берёзу, клён, явор, тополь и ясень. На других деревьях они встречаются реже или вовсе отсутствуют. Более богатым по видовому составу является парк им. И. Франко, расположенный в центре города и окружённый магистралями с интенсивным автомобильным движением. Положение парка обуславливает характер изменения произрастания – возрастание частоты встречаемости эпифитов с удалением от трассы. Наряду с толерантными к загрязнению видами *Leskea polycarpa*, *Pylaisia polyantha*, в парке встречаются *Dicranum montanum*, *Amblystegium serpens*, *Hypnum cupressiforme*. Наиболее часто на деревьях встречаются *Pylaisia polyantha* и *Platygyrium repens*. Наряду с облигатными, факультативные эпифиты, такие как *Bryum capillare* и *Homomallium incurvatum* также часто произрастают на деревьях, что может свидетельствовать о снижении конкурентного влияния на них со стороны других видов. Отсутствием

конкуренции, по-видимому, можно объяснить также увеличение проективного покрытия и частоты встречаемости толерантных к загрязнению видов в загрязнённых местообитаниях. Единичными дерновинками встречаются *Hypnum cupressiforme*, *Tortula virescens*, *Dicranum montanum*.

Наличие мхов-эпифитов в различных парках, скверах и на отдельных деревьях уличных насаждений города Львова показаны в таблице.

Эпифитная бриофлора парка культуры им. Б. Хмельницкого более разнообразна. Кроме указанных выше видов, здесь найдены *Plagiomnium rostratum*, *Brachythecium velutinum*, *Hypnum cupressiforme*. Наиболее часто встречаются здесь *Leskea polycarpa*, *Pylaisia polyantha* и *Brachythecium salebrosum*.

Таблица

Наличие эпифитных мхов в зелёных насаждениях города Львова

Вид	1	2	3	4
<i>Dicranum montanum</i> Hedw.	+	-	-	-
<i>Tortula virescens</i> (De Not.) De Not.	+	-	+	-
<i>Bryum capillare</i> Hedw.	+	+	+	+
<i>Plagiomnium rostratum</i> (Schrad.) T. Kop.	-	+	-	-
<i>Orthotrichum affine</i> Brid. ¹	-	+	-	+
<i>O. diaphanum</i> Brid.	-	-	-	+
<i>Leskea polycarpa</i> Hedw.	+	+	+	+
<i>Amblystegium serpens</i> (Hedw.) B., S. & G.	+	+	-	-
<i>Brachythecium salebrosum</i> (Web. et Mohr) B., S. & G.	-	+	-	+
<i>B. velutinum</i> (Hedw.) B., S. & G.	-	+	-	-
<i>B. populeum</i> (Hedw.) B., S. & G.	-	-	+	-
<i>Pylaisia polyantha</i> (Hedw.) Schimp.	+	+	+	+
<i>Platygyrium repens</i> (Brid.) B., S. & G.	+	+	-	+
<i>Homomallium incurvatum</i> (Brid.) Loeske ²	+	+	-	+
<i>Hypnum cupressiforme</i> Hedw.	+	+	-	-
1 – парк им. И. Франко, 2 – парк им. Б. Хмельницкого, 3 – сквер на площади Св. Юра, 4 – зелёные насаждения на улице Кутузова.				

На улице Кутузова, которая характеризуется ограниченным движением автотранспорта, обследовано 15 деревьев одной породы (*Acer pseudoplatanus* L.). Эпифитное обрастание имеется на десяти деревьях, причём на шести моховое обрастание есть не только на прикорневом участке, но и хорошо развито на

¹ Ошибочное указание. Речь об *O. pumilum* Sw.

² Впоследствии нахождение данного вида не подтверждено.

стволовом, и достигает иногда до 2,5-3,0 метром. Собрано восемь видов, среди них новым для наших сборов является эпифит *Orthotrichum diaphanum*. Для этого насаждения вдоль дороги рассчитано частоту встречаемости (ЧВ). Так, ЧВ *Leskea polycarpa* составляет 46,6%, а ЧВ всех остальных видов – только 6,6%. Отсюда можно сделать выводы об устойчивости облигатного эпифита *L. polycarpa* к загрязнению воздушной среды. Кроме того, этот вид часто произрастает не только на прикорневом участке, но и на стволовом.

Сравнивая данные таблицы, мы видим, что виды *Pylaisia polyantha*, *Leskea polycarpa*, *Bryum capillare* распространены во всех исследованных зонах на различных деревьях лиственных пород; часто встречаются *Platygyrium repens* и *Homomallium incurvatum*.

Чувствительными к загрязнению воздуха можно считать виды: *Dicranum montanum*, *Brachythecium velutinum*, *Orthotrichum diaphanum*, которые найдены всего только по одному разу.

Несмотря на комплексность токсического действия многих поллютантов на мхи в загрязнённых районах г. Львова, чётко просматривается градиент уменьшения видов с удалением от трасс, что может свидетельствовать о целесообразности использования мхов для индикации степени загрязнения атмосферного воздуха в конкретных районах промышленных городов, каким является Львов.

1. Андреева Е.Н. Влияние атмосферного загрязнения на моховой покров северотаёжных лесов // Лесные экосистемы и атмосферное загрязнение. – Л.: Наука, 1990. – С. 159-172.
2. Демкив Л.О., Кардаш А.Р., Лобачевская О.В. Мхи как индикаторы загрязнения экосистем тяжёлыми металлами // Растения и промышленная среда. – Днепропетровск, 1990. – С. 15-16.
3. Каннукене Л.Р., Тамм К.Э. Обзор бриофлоры парков Кохтла-Ярвского промышленного района // Человек, растительность и почва. – Таллин, 1983. – С. 81-97.

4. *Кондратюк С.Я., Кучерявий В.О., Крамарець В.О., Зінько Ю.В., Сіренко І.М.* Ліхеноіндикація забруднення повітря у Львові // Укр. ботан. журн. – 1991. – 48, 2. – С. 72-76.
5. *Тамм К.Э.* Эпифитные бриофиты как индикаторы загрязнения воздуха в Таллине // Флора и группировки низших растений в природных и антропогенных условиях среды. – Таллин, 1984. – С. 203-220.
6. *Улычна К.О., Гапон С.В., Кулик Т.Г.* К методике изучения эпифитных моховых обрастаний // Проблемы бриологии в СССР. – Л.: Наука, 1989. – С. 201-206.
7. *De Sloover J., Le Blanc F.* Mapping of atmospheric pollution on the basis of lichen sensitivity // Proceed. Sympos. recent advances in tropical ecology. – Varacasi, 1968. – P. 42-56.
8. *Rao D.N.* Responses of bryophytes to air pollution // Bryophyte ecology / Ed. by *A.J.E. Smith.* – London – New York: Springer, 1982. – P. 445-471.

АНАЛИЗ СТРУКТУРЫ БРИОФЛОРИСТИЧЕСКИХ КОМПЛЕКСОВ БРИОФЛОРЫ БЕЛОРУССКОГО ПООЗЁРЬЯ

О.М. Масловский

Институт экспериментальной ботаники АН БССР, Минск

Ставя перед собой задачу изучения флористических объектов как систем, мы в предыдущих своих работах попытались определить основные понятия и направления таких исследований [1, 4, 5], а также применить системный подход при изучении ландшафтной структуры бриофлоры Белорусского Поозёрья [6]. Настоящая публикация посвящена проблемам анализа бриофлоротопологических комплексов на примере бриофлоры Белорусского Поозёрья.

Системный подход предполагает многоуровневое послойное изучение флористических объектов, начиная от конкретных типологических объединений популяций растений на уровне экотопа и кончая флористическими объектами (системы флор) крупных единиц физико-географического и флористического районирования. Среди этих уровней особое значение имеют флоры ландшафтов, как наименьшие флоры в строгом понимании этого термина, и флоротопологические комплексы экотопов, где конкретные взаимодействия между популяциями растений во многом определяют состав, структуру и свойства этих комплексов.

Термин «флоротопологический комплекс» (ФТК) был предложен в работе [3], в которой понимали под ним флористическое образование внутриландшафтного (топологического) уровня как совокупность локальных популяций растений, занимающих определённые экотопы и экотоны, а также их парагенетические ряды. ФТК рассматриваются [2] как эколого-топологическая структурная единица естественной флоры.

Классификация. Классифицирование ФТК – довольно трудный вопрос, требующий накопления большого количества фактического материала и его глубокого теоретического осмысления.

В формировании и функционировании ФТК первостепенную роль играет совокупность факторов среды экотопа. Определённый набор этих факторов мог бы и послужить первоначальной основой для классификации. Затем некоторые коррективы в эту классификацию должны быть внесены средообразующими свойствами сообществ растений, трансформирующих исходный набор значений факторов среды. И наконец, анализ структуры ФТК, характера взаимодействий между растениями, интегративных свойств ФТК позволит придать классификации стройность и полноту. На следующем этапе исследований ФТК бриофлоры Белорусского Поозёрья для апробации анализа был выбран ряд лесных бриоФТК, рассмотрение которых позволит составить представление о методологических основах и возможностях такого анализа.

Состав. Наблюдается достаточно чёткая тенденция увеличения видового богатства бриоФТК при рассмотрении их ряда от сухих и обеднённых элементами питания до обводнённых и эвтрофных экотопов. Этот показатель варьирует в 2-3 раза и достигает 50-60 видов (ельник кисличный). Причём, если состав первых достаточно узок, стабилен и обычно тривиален, то последние часто не имеют ярко выраженного доминирующего ядра, состав которого может варьировать при небольших изменениях условий среды или структуры ФТК.

Кроме того, исходя из биологии мохообразных, для них более значимо наличие определённого набора микроэкониш с незначительным конкурентным давлением, чем общая характеристика экотопа. Этот набор может сильно повлиять как на состав, так и на структуру бриоФТК, что безусловно требует внесения определённых корректив при оценке результатов исследований. Так, состав бриоФТК сосняков и ельников мшистых может расширяться в 1,5-2 раза при нарушениях растительного покрова.

Структура. Прежде всего, необходимо отметить, что общая структура ФТК во многом обусловлена средообразующими и ценоформирующими свойствами доминантов. В случае древесных доминантов образуется достаточно жёсткая иерархическая структура, и остальным растения уже приходится приспособливаться к тем «правилам игры», которые для них уже установлены. Когда такие доминанты отсутствуют, формирование структуры ФТК происходит

более стохастически и больше зависит от определённого сочетания видов растений и истории их взаимодействия. Кстати, этим во многом объясняются разногласия между доминантным и флористическим направлением в фитоценологии (первое достаточно успешно применяется для анализа лесных ценозов, второе – для луговых и сообществ открытых местообитаний).

При анализе структуры бриоФТК важным моментом является субстратное распределение мохообразных по 4 основным группам: почва и грунт, гниющая древесина, кора деревьев, каменистый субстрат, поскольку часто мохообразные из этих групп существуют достаточно автономно, взаимодействуя лишь на пограничных участках. Выделяя и анализируя последовательно ту или иную субстратную группу, можно выявить структурные особенности тех или иных ФТК. так, сильно различаются эпифиты и эпигейды в жёстких иерархических структурах (сосняки и ельники мшистые, сосняк сфагновый и др.), причём географический анализ эпигейдов подчёркивает их бореальный характер. Напротив, где структура более сложна и лабильна, там резко возрастает количество пограничных взаимодействий между мохообразными разных субстратных групп и таксономические, географические различия между ними часто нивелируются.

Свойства. Свойства бриоФТК (такие как раздражимость, устойчивость, сложность и др.) практически не изучены, хотя они чрезвычайно важны для понимания особенностей функционирования данных комплексов и флоры в целом. Безусловно, целое по-иному реагирует на внешнее воздействие, чем сумма частей. Однако это легче принять теоретически, чем изучать практически. Ниже предложены некоторые предварительные методические подходы по данному вопросу.

БриоФТК сосняков и ельников мшистых, которые имеют в своём составе «ядро» из широкораспространённых и широкоамплитудных видов, достаточно консервативны и стабильны и не меняют своей относительно простой структуры при сильных воздействиях на эти системы. Новые элементы имеют небольшие возможности войти в эти ФТК, поскольку общее число микроэкотопов невелико и конкурентное противодействие достаточно сильно.

Напротив, стабильность бриоФТК более-менее эвтрофных и сырых местообитаний (например, ельники кисличные) обеспечивается за счёт избыточности состава, лабильности структуры. Эти ФТК при возмущениях внешней среды легко перестраиваются и восстанавливают своё устойчивое положение, позволяя многим видам мохообразных легко находить свои микрониши, хотя конкуренция здесь достаточно велика.

Ещё большей лабильностью отличаются бриоФТК переувлажнённых ольховых сообществ. Динамика гидрологического режима заставляет их быстро приспосабливаться к изменяющейся обстановке и резко обновлять популяции. При определении стохастичности этого процесса здесь возможны резкие изменения состава и структуры.

Выше рассмотрена лишь небольшая часть структурных особенностей бриоФТК. На наш взгляд, такие исследования перспективны для понимания флористических процессов, однако требуют накопления практических результатов такого анализа и теоретического и методологического развития.

1. Антонов Г.Н., Масловский О.М. Вопросы изучения и охраны флористических объектов методами системного подхода // Тез. докл. Всесоюзн. школы молод. учёных и специалистов по соврем. проблемам защитного лесоразведения и охраны природы. – Волгоград, 1987. – С. 89-90.
2. Вынаев Г.В. О понятии «флора» и задачах науки о флоре // Теоретические и методологические проблемы сравнительной флористики: Мат. II рабоч. совещания по сравнит. флористике, Неринга, 1983. – Л.: Наука, 1987. – С. 28-30.
3. Вынаев Г.В., Кожаринов А.В. Экотопологический и флорогенетический аспект изучения и охраны реликтовых видов растений и флоротопологических комплексов. – Минск, 1981. – 10 с. – Деп. в ВИНТИ 28.05.1981, 2527-81.
4. Масловский О.М. Принципы сравнительного анализа бриофлор // Ботаника (исследования). 30 – Минск, 1990. – С. 156-160.
5. Масловский О.М., Антонов Г.Н. К вопросу о системе основных понятий современной флористики. – В печати.

6. *Maslovsky O.M.* Principles of analysis of landscape structure of bryoflora // 7th Meeting of the CEBWG. Abstracts. – Kirovsk-Apatity, 1990. – P. 46-47.

ОБРАЗОВАНИЕ ЭМБРИОТЕКИ И ГАМЕТОФИТО-СПОРОФИТНЫЕ ОТНОШЕНИЯ У ЛИСТВЕННЫХ МХОВ

В.И. Матасов

Львовское отделение Института ботаники им. Н.Г. Холодного АН УССР

Наиболее характерные морфологические проявления гаметофито-спорофитных отношений присутствуют в начальной стадии их становления. Это – инициальный период, проходящий вслед за оплодотворением в процессе формирования зародыша спорофита. Этому вопросу посвящено незначительное число работ [2, 4] и, за редким исключением, содержащиеся в них данные крайне отрывочны и несистематичны.

Эмбриотеккой именуется морфологическая структура, возникающая в результате преобразований тела архегония после оплодотворения расположенной в нём яйцеклетки [7]. Наличие архегония, как известно, свойственно и другим архегониальным растениям, в частности, папоротникообразным, в связи с чем проблема развития оплодотворённого архегония-эмбриотекки приобретает эволюционный аспект.

Наиболее последовательно развитие эмбриотекки было изучено у *Funaria hygrometrica* [5] и прослежено нами у *Pottia davalliana* [2]. Инициальная клетка архегония у *F. hygrometrica* появляется таким образом, что начальная клетка, из которой он формируется на верхушке гаметофора – гаметангиуме или ложе (месте образования) гаметангиев (Gametangiumplatz) сначала делится поперечной стенкой на базальную и терминальную. Эта последняя становится родоначальницей того, что в дальнейшем составляет архегоний. В терминальной клетке появляются три косые перегородки. В результате деления возникает первичная покровная клетка и центральная клетка, которая формирует первичную шейковую каналцевую клетку и яйцеклетку. Первичная покровная клетка, сохраняя свойства апикальной клетки, продолжает делиться. Она образует четыре плоскости деления, отсекая сегменты, параллельные трём боковым плоскостям, а также одной базальной [4].

Зрелый архегоний состоит из массивной ножки, расширения, формирующего брюшко, и длинной цилиндрической шейки, завершающейся укрупнёнными слизистыми клетками. Стенка брюшка архегония двуслойная, а шейки – однослойная. Сверху вниз через срединную часть проходит ряд клеток, состоящий в брюшке из яйцеклетки и расположенной над ней канальцевой клетки брюшка, а в шейке архегония – из шести или более канальцевых клеток шейки [4]. За исключением находящейся в самом низу вертикального ряда яйцеклетки и запирающей вход в полость брюшка находящейся над ней брюшной канальцевой клетки, все клетки срединного ряда лизируются, создавая проход антерозоиду. Лизис клеток сопровождается появлением в проходе сахарозы. Можно предположить, что одним из компонентов является доступная форма АТФ, увеличивающая подвижность антерозоида [6]. Имеются сообщения, что в исключительных случаях брюшная канальцевая клетка оказывается способной к оплодотворению, подобно яйцеклетке [1]. Зигота-спорофит воздействует подобно спусковому механизму, по-видимому, гормонально, на окружающие ткани гаметофита.

Судя по различному ответному изменению тканей архегония и гаметангиума, их морфологическая реакция на гормональное воздействие предопределена; развитие же неоплодотворённых архегониев не происходит, так как они не получают стимула своему развитию.

Развитие эмбриотекы удаётся разделить на отдельные фазы. К первой фазе её развития относим весь период формирования архегония вплоть до его оплодотворения. Вторая стадия берёт начало от оплодотворения. Вскоре зигота делится поперечной перегородкой на две клетки: верхнюю и нижнюю. Каждая из них формирует свою точку роста с верхушечной клеткой, и начинается рост эмбриона в противоположных направлениях. Третья стадия развития эмбриона берёт начало с момента, когда несколько позднее рост эмбриона начинает обеспечиваться за счёт деления находящейся несколько ниже верхушечной апикальной меристемы, так называемой сетамеристемы. В то время как нижняя апикальная клетка постепенно уменьшает интенсивность делений до прекращения их, и деятельность верхней апикальной клетки ослабевает, активность

сетамеристемы возрастает и, благодаря этому, обеспечивается рост эмбриона, быстро превращающегося в спорогон – ранний спорофит. С ростом эмбриона скоррелировано разрастание эмбриотки. Первоначально увеличение происходит за счёт пролиферации срединных клеток, расположенных ниже эмбриона, и дальнейшего растяжения этих клеток.

Наиболее распространённый тип формирования эмбриотки – так называемый *Phascum*-тип, при котором меристематическая зона возникает на границе между брюшком и основанием архегония. В результате активной пролиферации первоначальный уровень брюшка архегония оказывается приподнятым. Эмбрион, тем самым, несколько удаляется от ложа гаметангиума. Верхней своей частью спорогон, продолжая рост, упирается в свод свободного пространства в верхней части брюшка архегония, и в то же время продолжается рост спорофита своей нижней апикальной клеткой в направлении основания архегония. Деление верхней апикальной клетки интенсивнее, чем таковое нижней апикальной и, тем самым, происходит слабое механическое внедрение стопы спорофита в разрастающуюся ткань ножки архегония. Шейка же архегония, в отличие от других частей архегония, не изменяется и вскоре после оплодотворения яйцеклетки некротизируется.

Следующая, четвёртая фаза развития эмбриотки характеризуется замедлением роста эмбриотки и продолжающимся активным вследствие лизиса удлинением спорофита, внедряющегося в разросшуюся ткань основания архегония и верхушки гаметофора. Клеточные стенки внутри эмбриотки, по-видимому, частично растворяются ферментами, активизированными гормональным фактором, исходящим от спорофита [3], и воздействующими, вероятно, на гемицеллюлозы оболочек клеток. При погружении спорогона, частично на основе механического давления, в толщу разросшейся пролиферованной ткани архегония, клетки её чрезвычайно тонкостенные, легко растворяются при лизисе, производимом стопой спорогона.

С помощью люминесцентно-микроскопической методики с использованием флуорохрома акридинового оранжевого в весьма крупной апикальной клетке стопы спорофита *Pottia davalliana* мы наблюдаем сильно увеличенное ядро и

значительное содержание цитоплазматических РНК, что свидетельствует о повышенной метаболической активности, связанной, по-видимому, с лизирующей функцией этой клетки.

Согласно нашим наблюдениям над *F. hygrometrica* и *P. davalliana*, на четвёртой фазе развития эмбриотеки в месте наибольшего пузыревидного расширения клетки формируются мелкие и толстостенные, а клетки внутреннего слоя крупные и тонкостенные, сильно вакуолизированные. Можно полагать, что подверженность тонкостенных клеток лизису и выделение стопой активно воздействующих на клетки верхушки гаметофора веществ эволюционно скоррелированы.

У некоторых видов, в частности у *P. davalliana* в четвёртой фазе эмбриотеки отчётливо видна суженная зона весьма мелких клеток, над которой располагается верхняя часть эмбриотеки из вакуолизированных крупных внутренних клеток и жёсткостенных более мелких внешних клеток, а нижняя часть – из крупных изодиаметрических тонкостенных клеток, среди которых укрепляется нижняя часть спорогона – стопа.

Приведённые особенности морфологии эмбриотеки позволяют утверждать, что кроме необходимости защиты эмбриотека выполняет и другие функции. К примеру, верхняя узкая часть эмбриотеки используется для упора и устойчивости эмбриона, нижняя служит для получения им питательных веществ и запасания воды, а также использования веществ, освобождаемых при лизисе тонкостенных вакуолизированных клеток. Вода от лизированных клеток особенно необходима в первоначальном периоде роста эмбриона, когда ещё он не проник в верхушку гаметофора, и стопа как гаусториальный орган ещё не вросла в гидроидный тяж гаметофора.

Все описанные взаимодействия позволяют утверждать, что эмбриотека – эволюционно возникшее многофункциональное образование, находящееся в своего рода фокусе гаметофито-спорофитных отношений у листовенных мхов.

1. Лазаренко А.С. Определитель листовенных мхов Украины. – К.: Изд-во АН УССР, 1965. – 466 с.

2. *Матасов В.И.* Морфологические особенности ранних этапов развития спорофита мхов // Гаметогенез, оплодотворение и эмбриогенез семенных растений, папоротников и мхов. Тез. докл. IX Всесоюзн. совещ. по эмбриологии растений (Кишинёв, 1-2 декабря 1986). – Кишинёв: Штиинца, 1986. – С. 62.
3. *Browning A.J., Gunning B.E.S.* Structure and function of transfer cells in the sporophyte haustorium of *Funaria hygrometrica* Hedw. I. The development and ultrastructure of the haustorium // J. Exp. Bot. – 1979. – 30, 119. – P. 1233-1246.
4. *Glime J.M.* Appendaged calyptra development in *Fontinalis* // J. Bryol. – 1963. – 12, 4. – P. 567-570.
5. *Kienitz-Gerloff F.* Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Laubmooskapsel und die Embryoentwicklung einiger Polypodiaceen / Bot. Ztg. – S. 33-63.
6. *Parihar M.S.* An introduction to Embryophyta. Vol. I. Bryophyta. – Allahabad: Centr. Book Distrib., 1961. – 338 p.
7. *Roth D.* Embryo und Embryotheca bei den Laubmoosen. Eine histogenetische und morphologische Untersuchung // Bibliotheca Botanica. – 1969. – 129. – S. 1-49.

К БРИОФЛОРЕ ЦЕНТРАЛЬНОЙ ЧАСТИ ПРИВОЛЖСКОЙ ВОЗВЫШЕННОСТИ

А.Н. Мордвинов

Сибирский институт физиологии и биохимии растений СО АН СССР, г. Иркутск

Центральная часть Приволжской возвышенности расположена в пределах лесостепной провинции Приволжской возвышенности [10]. Климат региона умеренно-континентальный. Естественным господствующим типом растительности являются леса, занимающие 28% площади. Небольшое распространение имеет луговая, степная и болотная растительность.

Бриофлора региона изучена слабо и значительно уступает изученности флоры сосудистых растений. Имеющиеся сведения о мохообразных большей частью основаны на материалах геоботанических исследований. Первой работой, посвящённой бриофлоре региона, является статья А.П. Пономарёва [8]. Исследованиями была охвачена его юго-западная часть. Все определения были проверены В.Ф. Бротерусом. В статье приводится 98 видов листостебельных мхов, относящихся к 21 семейству, 42 родам. В ботанико-географическом разделе статьи приводится эколого-ценотический анализ групп мхов, большое внимание уделяется рассмотрению бриофлоры скальных выходов, которые широко распространены в этой части региона. Первые сведения о сфагновых мхах исследуемой территории мы находим в работе [4]. В них авторы приводят *Sphagnum centrale* C. Jens., *S. squarrosum* Crome. А.М. Семёнова-Тянь-Шанская [9] приводит ещё три вида сфагнов. Наиболее полные данные об этой группе мхов содержатся в работе [3]. В ней приводится 23 вида сфагновых мхов, сообщаются данные о встречаемости каждого вида. В рукописи «Список мохообразных Жигулёвского заповедника» Е.А. Мальгиной и др. по материалам 1945 г. (определения З.Н. Смирновой) приводится 38 видов мохообразных и, в частности, редкие для региона – *Tortella fragilis* (Hook. et Wils.) Limpr., *Hylocomium pyrenaicum* (Spruce) Lindb., сборы которых нам пока повторить не удалось. Обобщая данные о мхах, отметим, что для территории ранее было известно 127 видов мохообразных.

Приводимые материалы представляют собой результат обработки личных сборов 1988, 1989 и 1990 г.г., а также сборов Н.И. Костылёвой, произведённых ею на территории Жигулёвского заповедника. Приняты во внимание все литературные указания. Определения осуществлялись под руководством Л.В. Бардунова. На основании наших сборов и литературных данных для региона выявлено 213 видов (Hepaticopsida – 15 видов; Bryopsida – 186 видов). В таблице 1 приведены данные о систематическом составе флоры мохообразных региона. Печёночные мхи расположены по системе Р.Н. Шлякова [11-15]. Номенклатура листостебельных мхов дана по [16]. По видовому богатству в число 10 ведущих семейств входят *Sphagnaceae*, *Dicranaceae*, *Pottiaceae*, *Amblystegiaceae*, *Brachytheciaceae*, *Bryaceae*, *Hypnaceae*, *Polytrichaceae*, *Mniaceae*, *Thuidiaceae*. Эти семейства содержат 155 видов, что составляет 73% бриофлоры. Десять семейств имеет уровень видового богатства выше среднего (5,5), для 48 видов (21,7%) известны немногочисленные или единичные местонахождения. Большой интерес представляют собой находки редких для территории СССР видов – *Dichodontium pellucidum* (Hedw.) Schimp., *Didymodon acutus* (Brid.) K. Saito, *Seligeria campylopoda* Kindb.

В распространении мхов в районе прослеживаются следующие закономерности. Бореальные виды в большей степени сосредоточены на севере территории; откуда, вместе с лесными массивами, произрастающими на палеогеновом плато, продвигаются в юго-западные районы. Некоторые из этих видов находятся на южной границе ареала в пределах Приволжской возвышенности – *Tetraphis pellucida* Hedw., *Vuxbaumia aphylla* Hedw., *Helodium blandowii* (Web. et Mohr) Warnst., *Brachythecium curtum* (Lindb.) V.S.G., *Hylocomium pyrenaicum* (Spruce) Lindb. Степные виды наиболее распространены в южных и юго-восточных районах. Здесь (Жигулёвский заповедник) находится северная граница распространения *Tortula caninervis* (Mitt.) Broth. на территории Русской равнины.

Для классификации географических элементов использована система элементов флоры, разработанная А.С. Лазаренко [6], с некоторыми изменениями Л.В. Бардунова [1, 2], Д.К. Зерова [5] и У.К. Маматкулова [7]. В бриофлоре региона отмечены представители 5 географических элементов флоры и группа

космополитов. Преобладают виды бореального (54,5%) и неморального (26,5%) элементов. Значительно меньшее количество составляют виды степного элемента (9,5%). Наибольшее участие в сложении флоры региона принимает арктоальпийский элемент (5,5%) и группа космополитов (3,5%). *Tortula caninervis* является единственным представителем древнесредиземноморского элемента. Большинство видов характеризуется широким циркумполярным распространением (90,9%). Исходя из соотношения географических элементов, бриофлору региона можно охарактеризовать как неморально-бореальную с заметным участием степных видов. Преобладание видов бореального, неморального и степного элементов соответствует географическому положению региона.

Таблица 1

Систематический состав мохообразных центральной части
Приволжской возвышенности

Семейства	Число		Род и число видов в нём
	видов	родов	
1	2	3	4
HEPATICOPSIDA			
<i>Blasiaceae</i>	1	1	<i>Blasia</i> (1)
<i>Pelliaceae</i>	3	1	<i>Pellia</i> (3)
<i>Ptilidiaceae</i>	1	1	<i>Ptilidium</i> (1)
<i>Lophoziaceae</i>	1	1	<i>Barbilophozia</i> (1)
<i>Lophocoleaceae</i>	4	2	<i>Lophocolea</i> (2), <i>Chiloscyphus</i> (2)
<i>Radulaceae</i>	1	1	<i>Radula</i> (1)
<i>Avtoniaceae</i>	1	1	<i>Mannia</i> (1)
<i>Conocephalaceae</i>	1	1	<i>Conocephalum</i> (1)
<i>Marchantiaceae</i>	1	1	<i>Marchantia</i> (1)
<i>Ricciaceae</i>	1	1	<i>Riccia</i> (1)
BRYOPSIDA			
<i>Sphagnaceae</i>	23	1	<i>Sphagnum</i> (23)
<i>Tetraphidaceae</i>	1	1	<i>Tetraphis</i> (1)
<i>Polytrichaceae</i>	10	3	<i>Pogonatum</i> (1), <i>Polytrichum</i> (6), <i>Atrichum</i> (3)
<i>Buxbaumiaceae</i>	1	1	<i>Buxbaumia</i> (1)
<i>Fissidentaceae</i>	4	1	<i>Fissidens</i> (1)
<i>Dicranaceae</i>	23	9	<i>Paraleucobryum</i> (1), <i>Dicranum</i> (10), <i>Dicranella</i> (5), <i>Dichodontium</i> (1), <i>Cynodontium</i> (2), <i>Ceratodon</i> (1), <i>Saelania</i> (1), <i>Ditrichum</i> (1), <i>Distichium</i> (1)
<i>Encalyptaceae</i>	3	1	<i>Encalypta</i> (3)
<i>Pottiaceae</i>	20	9	<i>Tortula</i> (5), <i>Pterygoneurum</i> (2), <i>Pottia</i> (2), <i>Phascum</i> (1), <i>Barbula</i> (1), <i>Didymodon</i> (4), <i>Bryoerythrophyllum</i> (1), <i>Hymenostylium</i> (1), <i>Tortella</i> (3)

<i>Grimmiaceae</i>	4	2	<i>Schistidium</i> (1), <i>Grimmia</i> (3)
<i>Seligeriaceae</i>	2	1	<i>Seligeria</i> (2)
<i>Funariaceae</i>	2	2	<i>Funaria</i> (1), <i>Physcomitrium</i> (1)
<i>Bryaceae</i>	15	4	<i>Leptobryum</i> (1), <i>Pohlia</i> (4), <i>Bryum</i> (9), <i>Rhodobryum</i> (1)
<i>Mniaceae</i>	9	3	<i>Mnium</i> (3), <i>Rhizomnium</i> (2), <i>Plagiomnium</i> (4)
<i>Aulacomniaceae</i>	1	1	<i>Aulacomnium</i> (1)
<i>Timmiaceae</i>	2	1	<i>Timmia</i> (2)
<i>Orthotrichaceae</i>	4	1	<i>Orthotrichum</i> (4)
<i>Hedwigiaceae</i>	1	1	<i>Hedwigia</i> (1)
<i>Fontinalaceae</i>	1	1	<i>Fontinalis</i> (1)
<i>Climaciaceae</i>	1	1	<i>Climacium</i> (1)
<i>Leucodontaceae</i>	1	1	<i>Leucodon</i> (1)
<i>Neckeraceae</i>	2	2	<i>Neckera</i> (1), <i>Homalia</i> (1)
<i>Theliaceae</i>	1	1	<i>Myurella</i> (1)
<i>Leskeaceae</i>	5	3	<i>Leskea</i> (1), <i>Pseudoleskeella</i> (3), <i>Pterigynandrum</i> (1)
<i>Thuidiaceae</i>	7	3	<i>Anomodon</i> (3), <i>Thuidium</i> (3), <i>Helodium</i> (1)
<i>Amblystegiaceae</i>	19	7	<i>Cratoneuron</i> (2), <i>Campylium</i> (4), <i>Amblystegium</i> (5), <i>Drepanocladus</i> (5), <i>Calliergon</i> (2), <i>Calliergonella</i> (1), <i>Hygrohypnum</i> (1)
<i>Brachytheciaceae</i>	18	4	<i>Homalothecium</i> (2), <i>Brachythecium</i> (12), <i>Cirriphyllum</i> (1), <i>Eurhynchium</i> (3)
<i>Plagiotheciaceae</i>	4	1	<i>Plagiothecium</i> (4)
<i>Sematophyllaceae</i>	1	1	<i>Callicladium</i> (1)
<i>Hypnaceae</i>	12	8	<i>Pylaisia</i> (1), <i>Platygyrium</i> (1), <i>Homomallium</i> (1), <i>Ptilium</i> (1), <i>Rhytidiadelphus</i> (1), <i>Pleurozium</i> (1), <i>Hylocomium</i> (2)

1. Бардунов Л.В. Листостебельные мхи Алтая и Саян. – Новосибирск: Наука, 1974. – 167 с.
2. Бардунов Л.В. Аридные виды во флоре мхов Южной Сибири // Проблемы бриологии в СССР. – Л.: Наука, 1989. – С. 30-36.
3. Благовещенский И.В., Благовещенская И.В. Некоторые данные о распространении сфагновых мхов Ульяновского Предволжья // Бот. журн. – 1982. – 67, 7. – С. 993-996.
4. Диксон Б.И., Келлер Б.А. Белое озеро и его окрестности. Лимнологические и ботанические исследования // Работы Волжской биологической станции. – 1921. – 5. – С. 4-5.
5. Зеров Д.К., Партика Л.Я. Мохоподібні Українських Карпат. – К.: Наук. думка, 1975. – 229 с.
6. Лазаренко А.С. Основні засади класифікації листяних мохів Радянського Далекого Сходу // Укр. ботан. журн. – 1956. – 13, 1. – С. 31-40.

7. *Маматкулов У.К.* Лиственные мхи Памиро-Алтая: Автореф. дисс. ... д-ра биол. наук. – К., 1982. – 50 с.
8. *Пономарёв А.П.* К бриофлоре Сызранского у. Симбирской г. – Казань: Типо-литогр. Имп. ун-та, 1913. – 33 с.
9. *Семёнова-Тянь-Шанская А.М.* Материалы к распространению сосновых лесов Приволжья // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. – 1957. – 11. – С. 309-338.
10. Физико-географическое районирование Среднего Поволжья / Под ред. *А.В. Ступишина*. – Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1964. – 196 с.
11. *Шляков Р.Н.* Печёночные мхи севера СССР. Антоцеротовые; Печёночники: Гапломитриевые – Мецгериевые. – Л.: Наука, 1976. – 92 с.
12. *Шляков Р.Н.* Печёночные мхи севера СССР. Вып. 2. – Л.: Наука, 1979. – 189 с.
13. *Шляков Р.Н.* Печёночные мхи севера СССР. Вып. 3. – Л.: Наука. 1980 с. – 188 с.
14. *Шляков Р.Н.* Печёночные мхи севера СССР. Вып. 4. – Л.: Наука, 1981. – 221 с.
15. *Шляков Р.Н.* Печёночные мхи севера СССР. Вып. 5. – Л.: Наука, 1982. – 196 с.
16. *Corley M.F.V., Grundwell A.C., Düll R., Hill M.O., Smith A.J.E.* Mosses of Europa and Azores; an annotated list of species, with synonyms from the recent literature // J. Bryol. – 1981. – 11, 4. – P. 609-689.

КАВКАЗСКИЕ СВЯЗИ БРИОФЛОРЫ КРЫМА

Л.Я. Партыка

Институт ботаники им. Н.Г. Холодного АН УССР, г. Киев

Вопрос о родственных связях флор Крыма и Кавказа уже давно обсуждается в ботанико-географической литературе. Особо пристальное внимание привлекает этот факт в связи с обсуждением проблемы происхождения флоры Крыма. Существовала даже гипотеза кавказского пути заселения Крыма растениями, так называемая «*via caucasica*».

До сих пор сопоставлялись флоры сосудистых растений Крыма и Кавказа, обнаруживающие большое сходство, свидетельствующие о теснейших связях флор этих двух регионов.

Мы попытались провести сравнение бриофлор Крыма и Кавказа, которое в настоящее время представляется возможным в случае достаточной бриофлористической изученности регионов. Бриофлора Крыма насчитывает 305 видов, представителей двух классов: *Hepaticopsida* – 37 видов и *Bryopsida* – 268 видов. При сравнении мохообразных Крыма и Кавказа наблюдается их большая общность, число общих видов достигает 294, что составляет 96,4% от числа мохообразных Крыма. На Кавказе произрастают 36 видов крымских печёночников и 258 видов мхов. Не обнаружен там пока один вид печёночника – *Targionia hypophylla* и 10 видов мхов. Мы остановимся только на некоторых редких видах, которые в пределах Советского Союза встречаются только в Крыму и на Кавказе (несколько из них ещё и в Средней Азии) и имеют, главным образом, средиземноморскую приуроченность. Особый интерес представляют виды, отсутствующие в Европе. К ним относятся *Leskeella incrassata* (Lindb.) Brid. и *Palamocladium euchloron* (C. Müll.) Wijk et Marg.

Leskeella incrassata описана С.О. Линдбергом с Кавказа и считалась эндемичным кавказским мхом. Впоследствии вид был обнаружен в северо-западных Гималаях (Кашмир) и в Турции. А.Л. Абрамова и И.И. Абрамов [3] сообщают, что *L. incrassata* по сборам и определению Л.И. Савич-Любицкой

произрастает в Крыму. В ботаническом гербарии Ботанического института им. В.Л. Комарова АН СССР хранится один образец *L. incrassata* без этикетки. Внутри пакета находится записка с характеристикой вида и его основными отличиями от *L. nervosa* (Brid.) Muhl. и с примечанием «впервые приводится для Крыма». Не указаны место и дата сбора образца, кто собрал его и определил. В работах Л.И. Савич-Любицкой нет упоминания о нахождении в Крыму *L. incrassata*. Однако в цитированной выше работе А.Л. и И.И. Абрамовых выражается благодарность Л.И. Савич-Любицкой за просмотр рукописи статьи, из чего следует, что Л.И. Савич-Любицкая видела статью ещё до её опубликования и не возражала против сообщения о находке в Крыму по её сборам и определению *L. incrassata*. Позже И.И. Абрамов [1] повторил сообщение о произрастании в Крыму *L. incrassata*. Нами вид не был обнаружен в Крыму. Распространение вида: в СССР – Крым, Кавказ, общее – Гималаи и Турция.

Palatocladium euchloron также считался эндемом Кавказа, но позже он был найден в Передней и Центральной Азии вплоть до Китая. В Крыму вид обнаружен недавно [8]. Нами вид выявлен во многих местах Крыма. Произрастает он в дубовых, буковых и смешанных лиственных лесах, на скалах и камнях. На Кавказе местами встречается довольно часто. В пределах СССР, кроме Крыма и Кавказа, недавно обнаружен в Туркмении [2].

Общее распространение: Турция, Иран, Пакистан, Зап. Гималаи и Китай. В Европе вид неизвестен. В тех случаях, когда при характеристике распространения вида упоминается Европа, очевидно имеется в виду Кавказ [9].

Scapania aspera M. Vern. et Vern. – Южный берег Крыма, г. Аюдаг, 11.IX.1985, Л.Я. Партыка; водопад Учан-Су, 30.VI.1956, Д.К. Зеров; заповедно-охотничье хозяйство, верховье р. Альма, 24.VIII.1955, Д.К. Зеров. На Кавказе известен из Грузии.

Общее распространение: Европа, Передн. Азия (Турция).

Fissidens rivularis (Spruce) B.S.G. – Заповедно-охотничье хозяйство, водопад Головкинского, 6.VI.1984, Л.Я. Партыка. Встречается также в Грузии.

Общее распространение: Европа, о-ва Азорские, Канарские, Мадейра, Восточная Азия, Сев. и Тропич. Африка.

Tortula inermis (Brid.) Mont. – Южный берег Крыма, окр. Массандры, 2.VI.1963, Л.Я. Партыка; пгт Массандра, 14.VII.1954, В.М. Мельничук. В СССР известен из Армении, Грузии и Средней Азии.

Общее распространение: Центр. и Южн. Европа, о-ва Канарские, Сев., Вост. и Центр. Африка, Сев. Америка.

Didymodon sinuosus (Mitt.) Delonge. – Окр. Севастополя, Инкерман, 27.IX.1969, М.П. Слободян; Тарханкутский п-ов, урочище Джангуль, 28.V.1984, Л.Я. Партыка; Карадаг, г. Сюрю-Кая, 30.V.1983, Л.Я. Партыка. Недавно вид обнаружен в заповеднике Аскания-Нова [4].

Общее распространение: Европа, Кавказ, Турция, Сев. Африка, Сев. Америка.

Cinclidotus aquaticus (Hedw.) V. et S. – Южный берег Крыма, Массандровский водопад [7]; Ливадийское лесничество, урочище Караголь, 7.X.1965, Е.И. Высоцкая; Симферопольский р-н, истоки р. Салгир [7]. Недавно обнаружен на Кавказе в Абхазии [5].

Общее распространение: Центр. и Южн. Европа, Центр. Азия, Сев. Африка.

Bryum torquescens V.S.G. – В Крыму вид широко распространён, особенно на Южном берегу и в степной части Крыма.

Общее распространение: Европа, Кавказ, Передн. Азия (Турция, Кипр), Центр. Азия, о-ва Азорские, Канарские и Мадейра, Африка, Сев., Центр. и Южн. Америка, Австралия.

Pterogonium gracile (Hedw.) Sm. – Южный берег Крыма, окр. Алушки, 27.II.1955, И. Паламарчук; г. Аюдаг, 7.VI.1964, Л.Я. Партыка; Карадаг, г. Карагач, 20.IX.1947, М.И. Котов и Е.Д. Карнаух; хребет Хоба-Тепе, ущелье Кая-Кошла, 1.VI.1983, Л.Я. Партыка. На Кавказе встречается в Армении и Азербайджане.

Общее распространение: Европа, Передн. Азия, о-ва Азорские, Канарские и Мадейра, Африка, Сев. Америка.

Leptodon smithii (Hedw.) Web. et Mohr. – Встречается во многих местах на Южном берегу Крыма и на Карадаге. На Кавказе известен из Грузии.

Общее распространение: Европа, Азия (Турция, Кипр), Сев. и Тропич. Африка, Сев. и Южн. Америка.

Metaneckera menziesii (Hook.) Steere. – Караби-яйла, пещера Бузудук-Хоба [7]; заповедно-охотничье хозяйство, 19.VIII.1955, Д.К. Зеров; г. Аюдаг, 27.I.1983, А. Сазонов. Известен из Абхазии, окр. озера Рица.

Общее распространение: Европа, Передн. Азия (Турция, Кипр), Сев. Африка, Сев. Америка.

Большинство из приведённых видов объединяет средиземноморская приуроченность. Но они не являются «строгими» средиземноморцами, это так называемые субсредиземноморцы – растения с широкими экологическими амплитудами, способствующими расселению видов далеко за пределы своего первоначального ареала. По мнению А.А. Гроссгейма [6] среди средиземноморских видов наблюдаются «обширные и очень далёкие иррадиации за пределы Средиземноморской области». По побережью Атлантического океана средиземноморские виды проникают на север Франции, в Англию и даже в Скандинавию. На восток они расселяются по Черноморскому побережью и по берегам Каспийского моря, проникая в Центральную Азию.

Наличие этих видов в Крыму и на Кавказе свидетельствует о тесных генетических связях бриофлор этих регионов со средиземноморской бриофлорой.

1. *Абрамов И.И.* Проблема эндемизма у листостебельных мхов // Комаровские чтения. – 1969. – 22. – С. 1-55.
2. *Абрамов И.И., Абрамова А.Л., Сиротина И.В.* Крымско-кавказские связи флоры мхов Туркмении // Нов. сист. низш. раст. – 1987. – 24. – С. 179-184.
3. *Абрамова А.Л., Абрамов И.И.* Что такое *Camptothecium caucasicum* (Lindb.) Limpr. // Бот. мат. отдела споровых растений Ботан. ин-та им. В.Л. Комарова. – 1952. – 8. – С. 201-210.
4. *Бачурина Г.Ф., Бойко М.Ф., Партика Л.Я.* Мохоподібні заповідника «Асканія-Нова» // Укр. ботан. журн. – 1977. – 34, 3. – С. 276-280
5. *Воробьёв Ю.М.* Новый вид для бриофлоры Кавказа // Нов. сист. низш. раст. – 1978. – 15. – С. 218-219.
6. *Гроссгейм А.А.* Анализ флоры Кавказа. – Баку: Изд-во Азерб. филиала АН СССР, 1936. – 256 с.

7. *Санегин А.А.* Мхи горного Крыма // Зап. Новоросс. о-ва естествоисп. – 1910. – 36. – С. 15-271.
8. *Слободян М.П.* Бріофлористичні нотатки з околиць Старого Криму // Укр. ботан. журн. – 1969. – 26, 3. – С. 86-87.
9. *Duell R.* Distribution of the European and Macaronesian mosses (*Bryophytina*). Pt. II // Bryol. Beitr. – 1985. – 5. – S. 108-234.

АНАЛИЗ БРИОФЛОРЫ ПРАВОБЕРЕЖЬЯ ВЕРХНЕЙ ОКИ

Н.Н. Попова, Е.В. Вышегородских

Воронежский гос. университет, г. Воронеж, заповедник «Галичья гора»

Орловская область в её современных границах является одним из наименее изученных в бриологическом отношении регионов средней полосы России. Немногочисленные сведения о мхах Орловского края, содержащиеся в работах начала столетия [4, 7], относятся либо к Брянской, либо к Липецкой областям. В наиболее поздних публикациях приводятся единичные виды мхов – доминантов лесных [2] или болотных [5] ценозов, причём, преимущественно для западных районов. Для восточной правобережной части из литературы известно около пяти широко распространённых видов [1, 4], из которых *Riccia glauca* L. отмечается как самый обычный вид на обрабатываемой почве полей. Нами он пока не обнаружен, во всяком случае, явное сокращение его популяции несомненно. Таким образом, необходимость бриофлористических исследований Орловской области очевидна, и с 1988 года начато изучение её восточных районов.

Орловская область естественным образом делится на восточную правобережную и западную левобережную части, граница между которыми проходит по р. Оке. Территория правобережья Оки (около 15,5 тыс. кв. км) почти целиком входит в состав Соснинского известнякового ландшафтного района типичной лесостепи, подробное описание которого можно найти в работе [3].

В прошлом лесной тип растительности был здесь значительно более распространён. В настоящее время – это один из самых агрохозяйственно эксплуатируемых районов. Лесистость его колеблется от 1% на юго-востоке до 9% на северо-западе. Небольшие массивы липово- и ясенево-снытевых дубрав крайне деградированы и представлены порослевыми насаждениями с большим участием берёзы и осины. От степного типа растительности практически ничего не осталось. Отдельные участки разнотравно-луговых степей северного варианта и флористически обеднённые «сниженно-альпийские» группировки сохранились на крутых склонах балок и речных долин.

В результате обработки собственных сборов и гербария В.И. Радыгиной (Орловский пединститут) в бриофлоре правобережья верхней Оки установлено 139 видов мохообразных: печёночников – 12 видов из 10 родов и 9 семейств, листостебельных мхов – 127 видов из 60 родов и 23 семейств. Названия и объём таксонов приводятся в соответствии с работой [6]. Спектр ведущих семейств составляют: *Brachytheciaceae* (16), *Pottiaceae* (15), *Dicranaceae* и *Bryaceae* (по 4), *Amblystegiaceae* (13), *Mniaceae*, *Hypnaceae*, (по 9), *Plagiotheciaceae* (6), *Thuidiaceae* (5), *Polytrichaceae*, *Fissidentaceae* (по 4); они объединяют 75% видового состава. Одновидовых семейств – 8, родов – 36. Семейственный и родовой спектры характерны для бриофлор лесостепных ландшафтов центра Среднерусской возвышенности и в большей степени отражает утраченные черты былой природной обстановки.

Эколого-ценотический анализ, проводимый на материалах первичной инвентаризации региональных бриофлор, даёт лишь самые общие представления о распределении мхов по типам местообитаний. Вряд ли он может служить источником для более серьёзных выводов об эколого-ценотической амплитуде видов, тем более, что примеров жёсткой связи тех или иных мхов с определёнными экосистемами не так много. Более перспективен, на наш взгляд, количественный анализ экотопологической структуры бриофлоры, детальное сравнение поведения видов в разных частях ареала. В связи с этим мы ограничимся несколькими общими цифрами.

Наибольшее число видов зарегистрировано на почве – 68, из них 28 можно считать облигатными эпигеидами (роды *Fissidens*, *Atrichum*, *Ditrichum* и др.), причём, к обнажённой почве тяготеют 19 видов. С древесными субстратами связано 35 видов, из них на основаниях деревьев – 28, на гнилой древесине – 22, соответственно, облигатных эпифитов – 5, эпиксиллов – 6. Немногочисленность эпифитов, их слабое развитие, редкость нахождения базифильных видов из родов *Radula*, *Homalia*, *Anomodon*, *Pseudoleskeella* кажутся на первый взгляд удивительными, поскольку на севере изучаемой территории заходят островные дубово-липовые засечные леса. Это объясняется крайней дигрессией коренных лесных насаждений и практически полным отсутствием в Орловской области

заповедных объектов. Часто перечисленные классические эпифиты в экстремальных условиях переходят на каменистые субстраты, в частности, на девонские известняки, как в соседнем Придонском известняково-карстовом районе. Однако в бассейне верхней Оки известняковые обнажения зачастую совсем лишены леса и, кроме того, их структура (лебедянские и данковские толщи) более мягкая, рыхлая, в них меньше кальция и больше глинистых включений. Видимо, с этим связано и отсутствие на них таких характерных кальцефилов как *Distichium capillaceum* (Hedw.) B.S.G., *Encalypta streptocarpa* Hedw., *Hypnum vaucheri* Lesq., *Bryum intermedium* (Brid.) Bland. Всего на известняковых обнажениях найдено 45 видов, 19 из них строго приурочены к этому типу субстрата – *Didymodon tophaceus* (Brid.) Lisa, *Seligeria pusilla* (Hedw.) B.S.G., *Gyroweisia tenuis* (Hedw.) Schimp., *Pterygoneurum ovatum* (Hedw.) Dix., *P. subsessile* (Brid.) Jur., *Tortula virescens* (De Not.) De Not., *Aloina ambigua* (B.S.G.) Limpr., *Fissidens minutulus* Sull., *Weissia longifolia* Mitt., *Encalypta vulgaris* Hedw. (правобережье р. Зуши в окр. г. Мценска, с. Жилино, с. Раковка, выходы известняков по р. Оке у с. Сторожевое).

На кварцитовых песчаниках, представляющих уникальный в лесостепи останцово-водораздельный тип местности (окр. с. Высокое, с. Чулково, Думчинский холм Мценского района), собрано 32 вида, здесь отмечены такие редкие виды как *Riccia sorocarpa* Bisch., *Hedwigia ciliata* (Hedw.) P. Beauv., *Dichodontium pellucidum* (Hedw.) Schimp., *Paraleucobryum longifolium* (Hedw.) Loeske, *Grimmia muehlenbeckii* Schimp., *G. pulvinata* (Hedw.) Sm., *Brachythecium populeum* (Hedw.) B.S.G., *Mnium marginatum* (With.) P. Beauv.

Соотношение между эколого-ценотическими группами выглядят следующим образом: лесных мхов – 63 вида, опушечно-лесных – 3, степных – 10, петрофитов – 17, петрофитно-лесных – 6, петрофитно-лесных – 5, прибрежно-лугово-болотных – 16, убиквистов – 4, неясной приуроченности – 9. Изученная бриофлора характеризуется довольно высоким процентом спороносящих видов – 45%; 14% – образуют специализированные органы вегетативного размножения. Более половины видового состава – виды очень редкие (19,5%) и редкие (34,6%), видов спорадического распространения – 26,6%, частых и повсеместно встречаемых – всего 28,8%. Такая закономерность – низкие показатели встречаемости и

жизненности популяций при сравнительно высоком флористическом богатстве – выявлена для большинства лесостепных и степных регионов.

Недостаточный уровень изученности ареалов мхов, а также ценоэкологическое, а не собственно географическое содержание понятия «геоэлемент», делают традиционный фитогеографический анализ весьма субъективным и мало пригодным для заключений флорогенетического порядка. Учитывая это, нам кажется, что в сравнительно-флористических целях надёжнее использовать только те группы видов, эколого-географическое лицо которых не вызывает сомнений. Возможно, более целесообразно вычленить довольно большую группу видов широкого распространения – эвриголарктических и космополитных, ввести группу неморально-бореальных видов, так как при выделении бореалов и неморалов больше всего разночтений. Таким образом, в верхнеокской бриофлоре «чистых» бореалов – 34,6%, неморалов – 29,8%, бореально-неморальных видов – 14,6%, аридных – 9,6%, широкого распространения – 14,5%, видов, проявляющих горную природу – 23,5%.

Наибольшей концентрацией редких и интересных видов мохообразных, помимо упомянутых в тексте, отличаются следующие урочища: Мценский район – Думчинский массив липовых дубрав с выходами песчаников (*Fissidens exilis* Hedw., *Dicranum flagellare* Hedw., *D. viride* (Sull. et Lesq.) Lindb., *Homomallium incurvatum* (Brid.) Loeske, *Hylocomium splendens* (Hedw.) B.S.G., *Rhizomnium punctatum* (Hedw.) T. Kop., *Plagiothecium cavifolium* (Brid.) Iwats., *Taxiphyllum wissgrillii* (Garov.) Wijk et Marg.); урочище «Заказ» в среднем течении р. Алешни (*Cratoneuron filicinum* (Hedw.) Spruce, *Anomodon attenuatus* (Hedw.) Hüb., *Plagiomnium undulatum* (Hedw.) T. Kop., *Pohlia wahlenbergii* (Web. et Mohr) Andr., *Homomallium incurvatum* (Brid.) Loeske, *Mnium marginatum* (With.) P. Beauv.); Орловский район – дубрава у с. Ольшанские выселки (*Ptilium crista-castrensis* (Hedw.) De Not., *Plagiothecium curvifolium* Schleich. ex Limpr., *Aulacomnium palustre* (Hedw.) Schwaegr., *Chiloscyphus polyanthos* (L.) Corda); Новодеревеньковский район – старовозрастный искусственный смешанный Шатиловский лес у с. Моховое (*Dicranum tauricum* Sap., *Homalia trichomanoides* (Hedw.) Brid., *Brachythecium reflexum* (Starke) B.S.G.,

Cirriphyllum piliferum (Hedw.) Hedw., *Eurhynchium striatum* (Hedw.) Schimp.,
Herzogiella seligeri (Brid.) Iwats., *Blasia pusilla* L.).

1. *Вернандер Т.Б.* Анализ растительности степей бывшего Орловского уезда // Изв. Северо-Чернозёмн. обл. опытн. станции. – 3, 2. – С. 173-207.
2. *Орлов П.А.* Некоторые данные о лесах Знаменского района Орловской области // Вестн. МГУ, сер. геогр. – 1956. – 10, 3. – С. 191-205.
3. Физико-географическое районирование центрально-чернозёмных областей / Под ред. *Н.Ф. Милькова*. – Воронеж: Изд-во Воронежск. ун-та, 1961. – 263 с.
4. *Хитрово В.Н.* Растительность // Природа Орловского края. – Орёл, 1925. – С. 93-138.
5. *Хмелев К.Ф.* Ботанико-географическое районирование болот Центрального Черноземья // Биол. науки. – 1975. – 6. – С. 65-70.
6. *Corley F.V., Crundwell A.C., Düll R, Hill M.O., Smith A.J.E.* Mosses of Europa and Azores; an annotated list of species, with synonyms from the recent literature // *J. Bryol.* – 1981. – 11, 4. – P. 609-689.
7. *Zickendrath E.* Beiträge zur Kenntnis der Moosflora Russlands. 2 // *Bull. Soc. Natur. Moscou, N.S.* – 1900. – 14, 3. – S. 241-366.

О СОСТОЯНИИ ИЗУЧЕННОСТИ И ЗАДАЧАХ ПО ИЗУЧЕНИЮ СЕМЕЙСТВА *ANEURACEAE* В СССР

А.Д. Потёмкин

Ботанический институт им. В.Л. Комарова АН СССР, Ленинград

Семейство *Aneuraceae* – крупнейшее в порядке *Metzgeriales*, включает порядка 200 видов из 3-х родов – монотипного *Cryptothallus* Malmb., олиготипного *Aneura* Dum. и политипического *Riccardia* S. Gray. Наиболее широко семейство представлено в тропических районах Земного шара. Для СССР на настоящий момент известно 7 видов из всех 3-х родов: *Aneura pinguis* (L.) Dum., *Cryptothallus mirabilis* Malmb., *Riccardia chamaedryfolia* (With.) Grolle, *R. incurvata* Lindb., *R. latifrons* (Lindb.) Lindb., *R. multifida* (L.) S. Gray, *R. palmata* (Hedw.) Carruth. Несмотря на такое сравнительно бедное представительство во флоре, оно сохраняет ведущее положение в спектре семейств порядка *Metzgeriales*.

Виды семейства *Aneuraceae* (за исключением уникального *Cryptothallus mirabilis*) трудны для распознавания, особенно когда образцы сухие и стерильные. Признаки видов варьируют очень сильно, характер разделения полов трудно установить, спорогонии большей частью отсутствуют, масляные тела разрушаются вскоре после гибели растения. В связи с этим обязательным условием для точного определения является интенсивное изучение большого количества свежего фертильного материала опытным исследователем [8]. Старый же гербарный материал, как подчёркивают Меенс [7] и Шустер [10], становится практически бесполезным для критического изучения, особенно в отношении анатомических характеристик.

Тем не менее, имеющиеся сведения о семействе *Aneuraceae* в СССР базируются главным образом на определениях большей частью стерильных гербарных материалов без масляных тел. Основной причиной недостаточной изученности группы является её слабая разработка в отечественных определителях [1-3]: сведения о масляных телах приводятся лишь Р.Н. Шляковым, причём по

литературным данным [6, 9]; ключи основаны, как правило, на признаках стерильных растений без масляных тел.

Иллюстрацией проблем, возникающих при определении старого стерильного гербарного материала, могут служить следующие примеры. Слабо развитые формы *Aneuria pinguis* с желобчатым слоевищем могут быть спутаны на основании сходной формы поперечного среза слоевища с одной стороны с *Riccardia incurvata*, а с другой – со слабо ветвящимися формами *R. latifrons* subsp. *arctica* Schust. et Damsh. В свою очередь, последний часто неотличим от арктических форм *R. chamaedryfolia*, диапазон изменчивости которой перекрывается с таковым *R. multifida* [8, 10]. С другой стороны, типовой подвид *R. latifrons* может путаться с *R. palmata*. Кроме того, некоторые из перечисленных видов могут быть спутаны с видами, известных из сопредельных районов Японии и Китая, в частности, *R. latifrons* с *R. japonica* Hatt. и *R. chinensis* Gao, а *R. incurvata* с *R. planifolia* (Steph.) Hatt. [8].

Данные примеры показывают необходимость определения представителей *Aneuraceae* по живому фертильному материалу с использованием возможно большего числа ключевых признаков. Из важных характеристик группы надо отметить следующие: характер ветвления, форма ветвей, форма, толщина и характер края слоевища на срезе, наличие масляных тел, их размер, форма, структура и количество в эпи- и гиподермальных клетках, доля клеток с масляными телами, относительные и абсолютные размеры эпи- и гиподермальных клеток, наличие утолщений клеточных стенок, характер разделения полов, строение мужских и женских ветвей, плодового мешка, ножки и стенки коробочки и некоторые другие.

Ниже приводится ключ для определения известных из СССР видов семейства *Aneuraceae* по материалу с масляными телами, составленный по литературным данным [6, 8-10]. Число масляных тел, а также их размеры нередко существенно различаются у растений из разных регионов, поэтому во всех случаях даются крайние границы изменчивости признаков. К сожалению, в ключ не включены таксоны из сопредельных районов из-за неполноты информации о многих из них.

1. Растения белёдые или желтоватые, лишены хлорофилла, мясистые, ломкие, от нескольких мм до 4 см дл. и (1,5)-2-5 мм шир., на срезе не менее 20 клеток толщиной, почти не ветвящиеся или неправильно перистоветвистые, большей частью с очень короткими и лишь единичными длинными ветвями, произрастают, как правило, под моховой дерниной, наружу выставляется лишь спорогон. Споры с сетчатой поверхностью, в зрелом состоянии объединены в тетрады.

***Cryptothallus mirabilis*¹**

- Растения от светло- до тёмно-зелёных и коричневатых, фотосинтезирующие, произрастают на поверхности минерального и органического субстратов, на срезе не более 15 клеток толщиной. Зрелые споры с гладкой, папиллозной или бородавчатой поверхностью, не объединены в тетрады

2

2. Масляные тела отсутствуют

Riccardia latifrons

- Масляные тела присутствуют

3

3. Масляные тела по 5-10 и более в клетке, мелкие (2)-3-8 мкм в диам., редко единичные до 12×8 мкм, тонкозернистого строения. Растения крупные (0,8)-1,5-10 мм шир., на срезе (7)-9-12-(15) клеток толщиной. Двудомное. Архегонии (и, следовательно, основания плодовых мешков) расположены в небольших углублениях края слоевища. Плодовый мешок с чешуевидными выростами и ресничками, ножка коробочки на срезе не менее 6 клеток в диам.

Aneura pinguis

- Масляные тела, как правило, более крупные и малочисленные. Слоевище 0,2-2-(2,5) мм шир., на срезе (4)-5-8-(10) клеток толщиной. Одно- и двудомные. Архегонии на ясно выраженных боковых веточках. Плодовый мешок без

¹ Сведения о *Cryptothallus* в СССР крайне скудны [12, 13] из-за отсутствия специальных исследований отечественных бриологов. Вид характеризуется приатлантическим распространением и может быть найден, по меньшей мере, на западе Европейской части СССР. Произрастает он обычно в мезотрофных заболоченных сообществах с *Betula pubescens*, с рН от 3,8 до 6,9, под дернинами *Sphagnum* и *Mnium*, реже под другими мхами и печёночниками [14].

ресничек, обычно папиллозный или бородавчатый. Ножка коробочки 4 клетки в диам.

4

4. Масляные тела присутствуют по меньшей мере в 70% эпидермальных и гиподермальных клеток

5

– Масляные тела присутствуют менее чем в 20% эпидермальных клеток и почти во всех гиподермальных

6

5. Двудомное. Слоевище желобчатое, 5-6 клеток толщиной и 0,5-1 мм шир. в середине главной оси. Растения слабо перистоветвистые или неправильно разветвлённые, светло-зелёной окраски. Масляные тела по 1-2-(4) почти во всех клетках, изменчивые по форме и структуре, 9×9-20 мкм.

Riccardia incurvata

– Однодомное (автеция). Слоевище плоское или едва вогнутое на дорсальной стороне, (4)-5-10 клеток толщиной и 0,5-2-(2,5) мм шир., правильно или неправильно 1-3-(4) перистоветвистое. Масляные тела по 1-5-(10) в клетке, 9-20-(35)×8-15 мкм, с едва различимой при большом увеличении зернистой структурой, обычно хотя бы с одним острым концом.

R. chamaedryfolia

6. Слоевище довольно правильно (1)-2-3-перистоветвистое, на дорсальной стороне плоское или выпуклое, довольно узкое, (0,3)-0,5-1 мм, на срезе (3)-5-6-(7) клеток толщиной, с прозрачным однослойным краем в (1)-2-4-(5) клеток шир². Масляные тела присутствуют не более чем в 5% эпидермальных клеток, а также иногда в краевых и всегда в гиподермальных, по 1-3 в клетке, 10-25×8-12 мкм, округлые, овальные или веретеновидные, с отчётливо различимой при большом увеличении зернистой структурой.

R. multifida

– Растения пальчато-, реже неправильно перистоветвистые.

² Отделение *R. multifida* от сходного по облику *R. chamaedryfolia* на основании этого признака не может проводиться, так как диапазоны изменчивости видов по нему сильно перекрываются [6, 8, 10].

7. Однодомное (автеция). Эпидермальные клетки крупные, тонкостенные, 30-50-(55)×60-90-(125) мкм. Ветви слоевища (0,2)-0,25-1-(1,5) мм шир. Масляные тела в клетках эпидермиса и верхушек побегов отсутствуют, в остальных клетках по 1-3, овальные, 7-10 мкм³.

R. latifrons

– Двудомное. Эпидермальные клетки мелкие, часто с утолщёнными стенками, 17-30×30-75 мкм. Слоевища с ветвями лишь 0,2-0,3-(0,4) мм шир. Масляные тела по 1-3 в гиподермальных и менее чем в 20% эпидермальных клеток, 9-15×7-10 мкм, округлые и овальные, с едва различимой при большом увеличении зернистой структурой.

R. palmata

Характеристика видов из сопредельных регионов по [5, 8, 10, 11].

В Японии довольно широко распространён от Кюсю до Хоккайдо *R. planifolia*, несколько сходный с *R. incurvata* желобчатостью молодых участков главной оси слоевища и размерами, но отличающийся от этого вида однодомностью, отчётливыми (до узловатых) угловыми утолщениями клеточных стенок слоевища, более интенсивными 1-2-перистым ветвлением, тёмно-зелёной окраской, округлыми масляными телами очень тонкозернистого строения, 5-7 мкм в диам., отсутствующими или располагающимися по 1-2 в эпидермальных клетках и по 3-5-(15) в гиподермальных. Кроме того, старые участки главной оси слоевища, а также боковые ветви у *R. planifolia* плоские или даже выпуклые на дорсальной стороне.

Другой японский вид – *R. japonica* по размерам, облику и характеру разделения полов похож на *R. latifrons*, от которого отличаются мелкими, как у *R.*

³ Данные о масляных телах *R. latifrons* сильно различаются у разных авторов: по Шустеру [10] и Литтлу [6] у растений из Северной Америки, Гренландии и Англии они отсутствуют. Лишь однажды Шустер [11] отмечал у *R. latifrons* subsp. *arctica* из Западной Гренландии в 5% гиподермальных клеток по 1 масляному телу. Согласно же Мюллеру [9] масляные тела отсутствуют в клетках эпидермиса и верхушек побегов, а в остальных клетках по 1-3, овальные, 7-10 мкм. Такие же размеры и число масляных тел приводят [3-5]. Р.Н. Шляков [3], ссылаясь на [9], приводит размеры 7×20 мкм, что очевидно является опечаткой. Таким образом, этот признак у данного вида, по-видимому, подвержен существенной региональной изменчивости. В связи с этим особый интерес представляют сведения о нём с территории СССР.

palmata, клетками с утолщёнными стенками и уникальными среди наших видов, очень мелкими, 1-3 мкм в диам., каплевидными масляными телами, располагающимися по 1-8 в клетке.

Сходную клеточную сеть имеет и *R. flagelifrons* Gao, известный из Северо-восточного Китая (провинция Хейлунцзян), напоминающий по характеру ветвления и размерам *R. palmata*, но отличающийся от него однодомностью и более узкими и длинными флаголловидными ветвями.

С неправильно перистоветвистыми формами *R. latifrons* с закруглёнными краями слоевища сходен *R. chinensis*, известный из провинции Цзилин. От *R. latifrons* он отличается мелкими эпидермальными клетками, 24-29×29-47 мкм, с 1-3 овальными или веретеновидными масляными телами, 5×9,4 мкм.

Также из провинции Цзилин известен *R. changbaishanensis* Gao, стоящий обособленно от всех охарактеризованных видов. Он характеризуется очень мелкими размерами, 0,5-1,5 мм дл. и 0,08-0,1 мм шир., интенсивным пальчатым ветвлением и чрезвычайно мелкими, 5-7 мкм, эпидермальными клетками, выступающими в виде мамилл так, что на срезе край слоевища выглядит городчатым.

На Севере СССР может быть встречен *R. latifrons* subsp. *arctica*, известный из Гренландии и Северной Америки. От типового подвида он отличается мелкожелобчатой главной осью в (5)-6-8-(9) клеток толщиной и (1,4)-1,5-1,8 мм шир.; 1-(2)-перистым ветвлением с постоянным доминированием главной оси и диморфными ветвями – короткими (часто 350-550 мкм дл. и 220-425 мкм шир.) боковыми, лишь единичные из которых могут удлиняться и давать начало новым осям, и узкими обесцвеченными столоноподобными ветвями с многочисленными ризоидами, характеризующимся положительным геотропизмом (у типичной *R. latifrons* такие ветви отсутствуют или очень редки). Масляные тела у известных популяций подвида, как правило, отсутствуют. Произрастает среди сфагнома. Мёртвые растения *R. latifrons* subsp. *arctica* часто идентичны по морфологии и экологии арктическим формам *R. chamaedryfolia*, отличающимся лишь в свежем состоянии по наличию масляных тел в эпи- и гиподермальных клетках.

Таким образом, на настоящий момент семейство *Aneuraceae* является одним из наиболее слабо изученных во флоре печёночных мхов Советского Союза. Специфика группы требует её изучения по живому и фертильному материалу.

1. *Зеров Д.К.* Флора печіночних і сфагнових мохів України. – К.: Наук. думка, 1964. – 356 с.
2. *Савич Л.И., Ладыженская К.И.* Определитель печёночных мхов Севера Европейской части СССР. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1936. – 290 с.
3. *Шляков Р.Н.* Печёночные мхи севера СССР. Антоцеротовые; Печёночники: Гапломитриевые – Мецгериевые. – Л.: Наука, 1976. – 92 с.
4. *Arnell S.* Illustrated moss flora of Fennoscandia. I: Hepaticae. – Lund, 1956. – 314 p.
5. *Gao C., Zhang G.-C.* Flora hepaticarum Chinae boreali-orientalis. – Peking, 1981. – 220 p.
6. *Little E.R.B.* The oil bodies of the genus *Riccardia* Gray // Trans. Br. bryol. Soc. – 1968. – 5, 3. – P. 536-540.
7. *Meenks J.L.D.* Studies on Colombian cryptogams. XXVIII. A guide to the tropical Andean species of *Riccardia* (Hepaticae) // J. Hattori Bot. Lab. – 1987. – 62. – P. 161-182.
8. *Mizutani M., Hattori S.* An etude on the systematics of Japanese *Riccardias* // J. Hattori Bot. Lab. – 1957. – 18. P. 27-64.
9. *Müller K.* Die Lebermoose Europas (Musci hepatici). Lf. 4 // Dr. L. Rabenhorsts Kryptogamen-Flora von Deutschland, Österreich und der Schweiz. Bd. VI. – Leipzig: Geest & Portig K.-G., 1954. – S. 481-640.
10. *Schuster R.M.* The Hepaticae of South Greenland // Nova Hedwigia. – 1988. – 92. – P. 1-225.
11. *Sjörs. H.* Några växter funna huvudsakligen år 1948 // Bot. Not. – 1948. – 1. – S. 95-103.
12. *Wiehle W.* *Cryptothallus* on the Kola Peninsula // 7th Meeting of the CEBWG. Abstracts. – Kirovsk-Apatity, 1990. – P. 72-73.

13. *Wielle W., Berg Ch., Grolle R. Cryptothallus mirabilis* Malmborg neu in Mitteleuropa // *Herzogia*. 1989. – 8. – S. 107-124.

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ А.С. ЛАЗАРЕНКО И ВОПРОСЫ ГЕНЕЗИСА ЧЕРЕДОВАНИЯ ПОКОЛЕНИЙ У МОХОВИДНЫХ

Р.Т. Рипецкий

Львовское отделение Института ботаники им. Н.Г. Холодного АН УССР

В настоящее время можно считать общепризнанным, что моховидные и сосудистые растения произошли от каких-то древних групп зелёных водорослей [10]. До сих пор однако остаётся спорным вопрос о непосредственных предках моховидных и о взаимоотношениях между этой группой растительного мира и папоротниковидными [1].

Согласно палеоботаническим данным [1, 12], моховидные появились на нашей планете, по крайней мере, до первой половины палеозоя, свыше 300 млн. лет тому назад, причём внезапно, так сказать, «в готовом виде». Останки растений, очень напоминающие фрагменты гаметофита моховидных, находят уже в верхнесилурийских отложениях возрастом свыше 400 млн. лет, т.е. примерно тогда, когда появились первые сосудистые растения. Это даёт основания предполагать, что обе группы растений эволюционировали на суше одновременно [23]. Считают, что уже в силуре, а может быть и раньше, наметились основные классы моховидных [12].

Несмотря на глубокую морфологическую брешь между водорослями и моховидными, многие бриологи [1, 14, 20, 21] продолжают искать предковые формы бриофит среди представителей современных или близких им по строению водорослей. Другие исследователи [2, 13, 24-27] в поисках непосредственных предков бриофит исходят из того, что эта обособленная группа архегониальных растений по целому ряду признаков всё же значительно ближе к сосудистым растениям, чем к водорослям.

По составу ряда соединений, в частности, тритерпеноидов, наиболее близки к папоротниковидным настоящие мхи. Отличаясь по химическому составу ряда соединений от водорослей, основные классы моховидных в то же время существенно отличаются и между собой [14]. В целом же, признаков

морфологического и биохимического сходства между моховидными и другими высшими растениями вполне достаточно для утверждения, что оно не случайно, а является выражением родства. У.К. Стер [26], например, предполагает, что моховидные и папоротниковидные происходят от общих, более примитивных, давно вымерших форм, которые, в свою очередь, были полифилетическими. Допуская такую общность происхождения и исходя из теломной теории [29], следует думать, что предкам моховидных, по крайней мере, на определённых этапах развития были свойственны черты древнейших ископаемых растений типа риниофит, обладающих самостоятельным спорофитом в виде надземного безлистного осевого теломы и, судя по последним палеоботаническим находкам [27], изоморфным чередованием поколений.

Бриологи, пытающиеся вывести моховидные из зелёных водорослей, принимают в качестве главного эволюционного пути постепенное морфологическое усложнение спорофита от погружённой в слоевище коробочки типа *Riccia* и *Sphaerocarpos* к усложнённому морфологически фотосинтезирующему спорофиту настоящих мхов. Принимая общность происхождения моховидных и сосудистых растений, приходится допускать в принципе обратный ход эволюционных событий [28].

Имеются основания утверждать, что в эволюции моховидных упрощение организации действительно превалировало над его усложнением. Большинство мхов имеют проводящую ткань, и их вполне можно рассматривать как редуцированные сосудистые растения. При этом лигниноподобные соединения моховидных выступают как реликтовые вещества, а трахеоподобные элементы и спиральные утолщения в колонке антоцеротовых – как реликтовые структуры. У некоторых моховидных устьица редуцированы или не функционируют, что является, очевидно, производным состоянием. Интересно, что представители рода *Dawsonia*, отличающиеся крупными размерами, развитой проводящей системой и наличием лигниноподобных соединений, произрастают в Австралии, характеризующейся многими первобытными видами растений и животных [25].

Происхождение моховидных как эмбриофитных растений – это, прежде всего, проблема чередования поколений. Бриологи, пытающиеся её решать, часто и

сегодня стоят на позициях так называемой антитетической (интеркалярной) концепции [17], рассматривающей спорофит мхов как совершенно новый компонент жизненного цикла, следствие «прогрессирующей специализации потенциально спорогенной ткани» в процессе интеркалирования, вставки увеличивающегося количества митотических делений между оплодотворённой яйцеклеткой и мейозом. В современной интерпретации [20], зелёная водоросль, у которой мог начаться такой процесс, принадлежала к *Coleochaete*, поскольку лишь у представителей этого рода зигота, вплоть до образования спор, задерживается на материнском растении. Интересно, что в девонских отложениях возрастом около 38 млн. лет обнаружена ископаемая водоросль рода *Parka*, очень напоминающая ныне существующих представителей *Coleochaete*.

Антитетическая концепция не только снискала многих сторонников, но и широко вошла в учебники. Рассматривая, однако, спорофит как новое в структурном и функциональном отношении поколение в диплофазе, и противопоставление его гаметофиту, эта концепция вступает в противоречие с современными представлениями о морфогенетической сущности чередования поколений. Талломы некоторых водорослей, как в гапло- так и диплофазе при одних условиях образуют споры, а при других – гаметы, по существу являясь гаметоспорофитами [9]. Об omnipotentности клеточных ядер в гапло- и диплофазе, их физиологической способности реализовать закодированную в них наследственную информацию, в зависимости от сигналов внешней и внутренней среды, или в гаметофит, или в спорофит, убедительно свидетельствует явление апомиксиса, основные формы которого – апоспория, апогамия и партеногенез – встречаются у представителей различных групп растений, начиная от водорослей [16, 22] и кончая покрытосеменными [8].

А.С. Лазаренко [3], опираясь на данные экспериментального апомиксиса, в частности, на обнаруженное им у мха *Desmatodon randii* явление апоморфизма, заключающееся в одновременном образовании на одном и том же растении в гаплофазе нормальных и апогамных спорогонов, впервые обосновывает взгляд на чередование поколений у мхов как на смену доминирования в реализации гаметофитных или спорофитных морфогенетических потенций. Принимая

морфогенетическую концепцию для папоротниковидных, П.Р. Белл [15] рассматривает чередование поколений как баланс между спорофитным и гаметофитным типами морфогенеза, в инициации каждого из которых решающая роль принадлежит не изменению числа хромосом, а процессам клеточной реорганизации, соответственно, в период оогенеза и образования мейоспор.

В связи с вышеизложенным взглядом на чередование поколений возрастает интерес к гипотезам о происхождении моховидных от растений, совмещающих функции спорофитов и гаметофитов. М. Шадефо [18], основываясь на предположении, что предки архегониат характеризовались изоморфным чередованием поколений, допускает происхождение моховидных и папоротниковидных от растений почти гомоморфного типа со спорангиями и гаметангиями на облиственном стебле. Концепция генезиса чередования поколений у моховидных, предложенная А.С. Лазаренко, отвечает взглядам М. Шадефо, однако, в отличие от последних, исходит из конкретных фактов, полученных в экспериментальном исследовании апомиксиса у мхов. Реальным прототипом предковой формы мхов, у которых на листоносном стебле (или слоевище) возникают как половые органы, так и споры, выступают полученные в опыте [3, 6] апоморфные растения апогамной гаплофазной линии *D. randii*. При споровом размножении этих растений ядерная фаза не менялась, при половом – оплодотворение вначале происходило вне женского гаметангия, причём зигота могла претерпевать мейоз с образованием гаплоидных спор или же без редукции давать начало диплоидному растению с гаметангиями и спорангиями. О путях эволюционного превращения такого гипотетического гаметоспорофита в спорофит мхов можно судить на основании наблюдений над экспериментально получаемыми апоспорическими диплоидами.

В природе у мхов не обнаружено ни одного случая облиственного спорофита, в его клеточных ядрах, однако, информация на образование листьев сохраняется, и при регенерации спорогонов на протонеме возникают нормальные облиственные побеги. У ряда видов листья таких побегов спонтанно превращаются в апогамные коробочки. Характерно, что в данном случае проявляется антагонизм между образованием на растении коробочек и образованием листьев и гаметангиев,

причём понижение влажности субстрата способствует появлению спорофитных, а её повышение – гаметофитных морфогенетических потенций. В опытах с *Amblystegium riparium* [5], например, при сильном увлажнении образование апогамных структур в апоспорическом гаметофите прекращалось, и начинали завязываться нормальные спорогонии. В наблюдениях над *Desmatodon ucrainicus* и *D. randii* [2] на апоспорической протонеме констатирован факт перехода от гаметофитного фенотипа к спорофитному с такими промежуточными фенотипами, как сочетание гаметофита со спорофитом на одном побеге, разветвлённый полителомный спорофит и, наконец, безлистный однотеломный спорофит непосредственно на протонеме. Отметим, что у сфагновых и андреевых мхов редукция листьев под влиянием развивающегося спорофита имеет место в природных условиях при формировании псевдоподиев. Согласно А.С. Лазаренко [5], именно антагонизм между спорообразованием и листообразованием сыграл решающую роль в эволюции спорофита мхов. На этом пути мыслится [2] и связь предков мхов с древнейшими теломными растениями типа ринии. Серьёзным препятствием в поисках такой связи вначале исследований было то, что апогамные коробочки у подопытных верхоплодных мхов закладываются по латеральному типу. Позднее, однако, у трёх бокоплодных мхов – *Amblystegium juratzkanum*, *A. riparium* и *Brachythecium campestre* была доказана [4] возможность формирования апогамных коробочек как осевых структур, возникающих из трёхгранных апикальных клеток на верхушках стеблей. Таким образом, как отмечает А.С. Лазаренко [5], экспериментально удалось синтезировать независимый спорофит, потребность в котором для эволюционных построений ощущал ещё К. Гёбель [19], подчёркивая, что вопрос «представлял ли когда-нибудь спорофит (у антоцерос) самостоятельно живущее поколение ... остаётся чисто академическим до тех пор, пока кто-нибудь такой спорофит не найдёт или искусственно не создаст». Отметим, что не так давно [27] в природе, в очень благоприятных условиях, действительно зарегистрирован случай почти полного обособленного спорофита антоцероса. Что касается терминальных спорогониев при апогамии у бокоплодных мхов, то они, по-видимому, отражают более примитивные структуры предков. Можно утверждать [7], что современные бокоплодные мхи значительно ближе, чем верхоплодные, к

гипотетическому предку моховидных с его облиственными телами, неограниченным нарастанием главной оси и терминальным заложением спорангиев.

Базирующаяся на результатах экспериментального исследования схема генезиса чередования поколений включает ряд других важных событий, предполагаемых её автором на основании всестороннего знания объекта исследования. Так, фенотипические изменения, последовательно ведущие к образованию спорофита мхов, неизбежно должны были закрепляться соответствующими мутациями. На основании современных данных о детерминации спорофитного развития [[11], они должны были, прежде всего, затрагивать процесс оогенеза. Параллельно отбор благоприятствовал, очевидно, накоплению в генотипе предковой формы изменений, приведших к тому, что зигота начала развиваться на материнском организме. Возникающих внутри архегония спорофит прорастал в ткань материнского растения ризоидами, а со временем образовал специфический орган контакта с гаметофитом – стопу. Примечательно, что ризоидальные выросты стопы, проникающей в ткань гаметофита, можно обнаружить и у некоторых современных моховидных [5]. С тех пор, как яйцеклетка у предковых форм моховидных становится стационарной, развитие их несомненно должно было идти в сторону упрочения интимных взаимосвязей спорофита и гаметофита. Произрастание на гаметофите уменьшило зависимость спорофита от порою неблагоприятных условий обитания, а колпачок начал оберегать молодой спорогон вплоть до полного образования спор. Вместе с тем, развитие спорофита внутри архегония и под контролем колпачка резко ограничило возможность спорофита эволюционировать. Воссоединение в двуединый индивид с преобладанием гаметофита оказалось, по выражению А.С. Лазаренко [2] «эволюционной ловушкой для моховидных», причиной того, что сегодня мы можем говорить о них, как об обособленной эволюционной ветви.

Рассматривая явления, обнаруженные у мхов в опытах по апоспории и апогамии и лишь частично встречаемые в природе, в качестве примеров морфогенетических рекапитуляций, А.С. Лазаренко впервые экспериментально обосновал конкретную схему генезиса чередования поколений у моховидных,

существенно важную для воссоздания эволюционной картины их возникновения как теломных растений.

1. *Зеров Д.К.* Очерк филогении бессосудистых растений. – К.: Наук. думка, 1972. – 315 с.
2. *Лазаренко А.С.* Вопросы генезиса чередования поколений у моховидных // Журн. общ. биол. – 1961. – 22, 5. – С. 372-282.
3. *Лазаренко А.С.* Явление апоморфизма у мхов // Докл. АН СССР. – 1965. – 162, 4. – С. 962-964.
4. *Лазаренко А.С.* Апогамные структуры у некоторых плеврокарпных мхов // Цитология и генетика. – К.: Наук. думка, 1965. –С. 158-173.
5. *Лазаренко А.С.* Експериментальна апогамія у листяних мохів у зв'язку з еволюцією групи // Шляхи експериментального дослідження морфогенезу вищих рослин. – К.: Наук. думка, 1972. – С. 3-16.
6. *Лазаренко А.С., Пащук Х.Т., Лесняк Є.М.* Апогамія в гаплофазі у *Desmatodon randii* (Kenn.) Lazar. // Доп. АН УРСР. – 1961. – 10. – С. 1381-1384.
7. *Лазаренко А.С., Демкив О.Т., Рипецкий Р.Т.* Итоги работ отдела экспериментальной морфологии растений Ин-та ботаники им. Н.Г. Холодного АН УССР // Ботан. журн. – 1975. – 60, 3. – С. 445-455.
8. *Мюнтцинг А.* Генетика общая и прикладная. – М.: Мир, 1967. – 610 с.
9. *Петров Ю.Е.* Эволюция циклов развития у водорослей. – Л.: Наука, 1986. – 60 с.
10. *Рейвн П., Эверт Р., Айкхорн С.* Современная ботаника. Т. I. – М.: Мир, 1990. – 347 с.
11. *Рипецкий Р.Т.* Экспериментальный апомиксис у мхов и проблема устойчивости детерминированного и дифференцированного состояний // Онтогенез. – 1985. – 16, 3. – С. 225-241.
12. *Савич-Любицкая Л.И., Абрамов И.И.* Геологическая летопись мохообразных // Ботан. журн. – 1958. – 43, 10. – С. 1409-1417.
13. *Тахтаджян А.Л.* Высшие растения. Т. I. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1956. – 488 с.

14. *Aakawa Y.* Chemical relationship between algae, bryophytes and pteridophytes // *J. Bryol.* – 1986. – 14, 1. – P. 59-70.
15. *Bell P.R.* The archegoniate revolution // *Sci. Progr. Oxf.* – 1970. – 27. – P. 27-45.
16. *Bell P.R.* The alternation of generations // *Adv. botan. res.* – 1989. – 16. – P. 55-93.
17. *Bower F.O.* An antithetic as distinct from homologous alternation of generations in plants // *Ann. Bot.* – 1890. – 4, 15. – P. 347-370.
18. *Chadefaud M.* La psilotinees et l'evolution des archegoniates // *Bull. Soc. Bot. de France.* – 1950. – 97. – P. 99-100.
19. *Goebel K.* *Organographie der Pflanzen*, 2 Teil, 3 Aufl. – Jena: Verlag von Gustav Fischer, 1920. – 1378 S.
20. *Graham L.E.* Origin of the life cycle of land plants // *Am. Sci.* – 1985. – 83, 2. – P. 178-186.
21. *Mishler B.D., Churchill S.P.* A cladistic approach to the phylogeny of the «bryophytes» // *Brittonia.* – 1984. – 36, 4. – P. 406–424.
22. *Nakahara H., Nakamura Y.* Parthenogenesis, apogamy and apospory in *Alaria crassifolia* (*Laminariales*) // *Marine Biol.* – 1973. 18, 4. – P. 327-332.
23. *Richardson D.H.S.* *The biology of mosses.* – Oxford etc.: Blackwell sci. publ., 1981. – 220 p.
24. *Robinson H.* Comments to the cladistic approach to the phylogeny of the «Bryophytes» by Mishler and Churchill // *Brittonia.* – 1985. – 37, 3. – P. 279-281.
25. *Smith A.J.E.* Cytogenetics, biosystematics and evolution in the Bryophyta // *Adv. botan. res.* – 1978. – 6. – P. 195-276.
26. *Steere W.C.* New look at evolution and phylogeny in Bryophytes // *Current topics in plant science.* – N.Y.: Acad. Press., 1969. P. 134-143.
27. *Szweykowska A., Szweykowski J.* *Botanika.* – Warszawa: Państwowe wydawnictwo naukowe, 1975. – 731 s.
28. *Watson E.V.* *The structure and life of Bryophytes.* – London: Hutchinson Univ. Lib., 1964. – 192 p.
29. *Zimmermann W.* *Die Telomtheorie.* – Stuttgart, Gustav Fischer Verlag, 1965. – 235 S.

ПОЛЕСЬЕ КАК ХОРОЛОГИЧЕСКИЙ РУБЕЖ ДЛЯ МОХООБРАЗНЫХ

Г.Ф. Рыковский

Институт экспериментальной ботаники АН БССР, г. Минск

Полесье – обширное понижение на западе Восточно-Европейской равнины. Границы его указаны Т.Л. Андриенко, Ю.Р. Шеляг-Сосонко [1]. Свойственные ему особенности рельефа, покровных пород и гидрографической сети накладывают специфический отпечаток на весь облик этого региона. Полесье, находясь на юге смешанных лесов, испытывает, с одной стороны, влияние южнотаёжных условий, а с другой, – степных через посредство лесостепи. Его флора сложилась в обстановке взаимодействия восточноевропейской и западноевропейской флор и носит вторичный после событий плейстоцена миграционно-резваквационный характер. Современная флора Полесья складывалась главным образом уже в голоцене под влиянием природно-экологических, а затем и антропогенных факторов.

Значительная протяжённость Полесья в широтном и меридиональном направлениях при особом его географическом положении привели к неоднородности природных условий на данной территории, что, в свою очередь, наряду с историческими факторами явилось причиной неоднородности флоры в разных районах Полесья. Однако низменность и зональность территории, доминирование песчаных почв, лесной и болотной растительности определяют и проявление в известной мере целостности растительности и флоры Полесья, что установлено для сосудистых растений [5], а также для бриофлоры Украинского Полесья [4].

Достигнутый уровень познания позволяет проанализировать бриофлору Полесья в целом для выявления некоторых особенностей современной структуры и истории её формирования.

По сравнению с флорой сосудистых растений Полесья, около 15% видов которой специфичны для данной флоры, произрастая в отдельных частях региона [5], доля подобных видов среди бриофит Полесья вдвое больше. Соответственно

бриофлора данного региона должна быть более богата плейстоценовыми и голоценовыми реликтами, чем флора сосудистых растений, согласно Бардунову [2, 3].

Хотя бриофлора Полесья является составной частью бриофлоры зоны смешанных лесов Голарктики в условиях равнинного рельефа, но специфической особенностью её следует считать наличие в составе данной флоры субарктических, различных монтанных, арктоальпийских и аридных видов. Именно эти бриофиты вместе с рядом бореальных и неморальных находятся здесь на рубеже или вблизи рубежа географического распространения, что связано с историческими, климатическими, эдафогеоморфологическими и фитоценологическими факторами.

Прежде всего, среди таких бриофит можно выделить по характеру распространения две группы видов – «северную», ограниченную Белорусским Полесьем и некоторыми прилегающими районами, и «южную», ограниченную Украинским Полесьем. В составе первой (Белорусское и Брянское Полесье и самая северная часть Украинского Полесья, главным образом западного) насчитывается 70 видов, или 17% бриофит Полесья. Здесь доля холодостойких и умеренно-холодостойких видов (субарктических, бореальных, бореально-монтанных, субарктомонтанных, аркто-альпийских) более чем вдвое (69,4%) превышает таковую умеренно-теплолюбивых и довольно теплолюбивых (неморальных, неморально-монтанных, неморально-средиземноморских, аридных) – 30,6%. К монтанным относятся 23 вида.

«Южная» группа представлена 64 видами, или 14,5% бриофит флоры Полесья. Здесь заметно преобладают умеренно-теплолюбивые и теплолюбивые виды (неморальные, неморально-монтанные, средиземноморско-неморальные, средиземноморско-неморально-монтанные, аридные) – 63,5%, тогда как доля участия холодостойких и умеренно-холодостойких – 36,5%. К монтанным здесь относится 24 вида.

В целом «северная» и «южная» группы бриофит в известной мере противоположны по отношению к условиям среды и даже по числу видов как бы уравнивают друг друга. Контрастность данных групп проявляется в отмеченном выше существенном преобладании «холодостойких» или

«теплолюбивых» видов, причём в «северной» группе характерны субокеанические виды, а в «южной» – ксеро-континентальные. В «южной» группе по числу видов резко преобладают бриевые мхи, тогда как в «северной» суммарное участие печёночников и сфагнов даже превосходит таковое бриевых мхов. По представленности семейств «южная» группа (33) превосходит «северную» (28) за счёт семейств бриевых мхов (22 и 17), а число семейств печёночников в них одинаково.

Наряду с неравномерным географическим распространением видов мохообразных в пределах Полесья, важнейшей особенностью бриофлоры данного региона, имеющей существенное значение для выяснения некоторых сторон флорогенеза на западе Русской равнины, является наличие полесской и южнополесской хорологических дизъюнкций в ареалах значительной группы бриофит. Ранее В.И. Парфёновым [5] обосновано выделение региональной полесской хорологической дизъюнкции в ареалах многих умеренно теплолюбивых и влаголюбивых видов сосудистых растений между бореальной и горной областями их распространения.

Наиболее широкая полесская дизъюнкция свойственна примерно 15 видам бриофит, находящимся на северных рубежах этого региона или непосредственно за его северными пределами. Эти виды затем встречаются южнее Украинского Полесья (Волыно-Подольская возвышенность, Восточные Карпаты и др.). Многие представители «северной» группы характеризуются менее широкой хорологической дизъюнкцией. Из них вновь появляются уже южнее Полесья – на Волыно-Подольской и Приднепровской возвышенностях 22 вида. Только в горных условиях (в основном Восточные Карпаты) обнаруживаются юго-западнее Полесья 24 представителя «северной» группы. Это преимущественно монтанные – бореально-монтанные, субаркто-монтанные, аркто-альпийские, бореальные виды.

В целом свыше 90 видов (более 30 – печёночники и около 60 – мхи) проявляют полесскую или южнополесскую дизъюнкции. Они относятся преимущественно к бореальному, неморальному, субарктическому, бореально-монтанному, субаркто-монтанному, аркто-альпийскому элементам. Вообще данные виды составляют

большинство среди монтанных, отмеченных в Полесье. Здесь довольно широко представлены виды субокеанические и северной ориентации.

Территория Полесья неоднородна по времени формирования современной бриофлоры. Вероятно, повышенные участки, приподнятые над остальной прежде затопленной низменной территорией, обуславливали возможность более раннего формирования бриофлоры.

Анализ современного распространения видов бриофит, находящихся в Полесье на географическом рубеже, позволяет выдвинуть некоторые предположения о путях проникновения в этот регион определённых бриофлористических комплексов.

Судя по современному распространению реликтового характера, до 20 видов (в основном монтанных и средиземноморско-неморальных бриевых мхов) мигрировали в южные районы Полесья из области Восточных Карпат через Волыно-Подольскую возвышенность. Также из предгорий Восточных Карпат через Волыно-Подольскую и Словечанско-Овручскую возвышенности на север Украинского Полесья и в прилегающие районы Белоруссии проникли ещё 12 видов бриевых мхов, преимущественно бореально-монтанных. Ряд видов, характеризующихся южнополесской дизъюнкцией и относящихся к бореально- и неморально-монтанным и аркто-альпийским, возможно, мигрировал на территорию Полесья из альпийско-судетско-западнокарпатского центра через Северо-Германскую и Польскую низменности, т.е. западным путём [5], в основном в голоцене. Субокеанические виды, по-видимому, наиболее далеко проникли к югу Полесья в атлантический период. Субарктические виды, скорее всего, в основном распространились в Полесье уже в голоцене – в пребореальный период и позднее – в атлантический, когда происходило интенсивное образование болот. Вообще основную роль в процессах миграции бриофит в Полесье, видимо, сыграл голоцен с присущими ему неоднократными изменениями климата.

В соответствии с зональным положением Полесья, его бриофлора гораздо более сходна с бриофлорой примыкающих к нему с севера территорий, чем с бриофлорой находящейся южнее его полосы.

1. *Андриенко Т.Л., Шеляг-Сосонко Ю.Р.* Растительный мир Украинского Полесья в аспекте его охраны. – К.: Наук. думка, 1983. – 216 с.
2. *Бардунов Л.В.* Флора листостебельных мхов Алтая и Саян: Автореф. дисс. ... д-ра биол. наук. – К., 1973. – 52 с.
3. *Бардунов Л.В.* Листостебельные мхи Алтая и Саян. – Новосибирск: Наука, 1974. – 168 с.
4. *Бачурина А.Ф., Партыка Л.В.* Бриофлора Украинского Полесья // Бриолихенологические исследования в СССР. – Апатиты, 1986. – С. 14-18.
5. *Парфёнов В.И.* Флора Белорусского Полесья: современное состояние и тенденции развития. – Минск: Наука и техника, 1983. – 295 с.

К МЕТОДИКЕ ЭКОФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ И ТРАНСПЛАНТАЦИИ МОХООБРАЗНЫХ (МЕТОД МОНОЛИТОВ)

Л.Я. Смоляницкий

Ленинградский научно-исследовательский институт лесного хозяйства

При пойкиломорфной организации многих представителей мохообразных, в частности, *Sphagnaceae*, неизбежно противоречие между необходимостью и, одновременно, невозможностью синхронизации скорости роста всех особей в популяции. «Дефекты» организации регуляции водного режима ставят в критическое положение водообмен и жизненность особей с высокой скоростью роста, в результате которой растение с господством эктогидридной формы транспорта воды оказывается вне защитного полога соседних особей.

Относительное выравнивание скорости роста особей достигается сочетанием эндогенной (гормональной стимуляции и ретардации) и экзогенной регуляции факторами внешней среды. Так, увеличение интенсивности транспирации у особей с повышенной скоростью роста нарушает водный обмен верхушек и замедляет их рост. Снижение ночной температуры, наиболее сильно влияющее на особи, обогнавшие по высоте соседние, приводит к усилению синтеза сфагнорубина (дериватов флавоноидов – циклических фенилфенантропиранов – красных пигментов оболочек клеток сфагновых мхов) [2] и ингибирует рост. Интенсивное удлинение инноваций, формирующихся в узлах прикрепления фасцикул к стеблю и на их отстоящих ветвях также может быть связано с противотранспирационным защитным действием материнского полога, а также затемнением капитул инноваций, препятствующим синтезу сфагнорубина. В целом, относительная выравненность дневной поверхности мохового ковра, по-видимому, связана с непрерывным стратиграфическим дрейфом скорости роста растений, капитулы которых находятся в разных высотных положениях.

Сильная зависимость характера и направления миграции капитул в зависимости от интенсивности факторов, влияющих на рост, подчёркивает роль взаимного расположения растений – плотности особей, высотой капитул над

уровнем воды, габитусом растения, величиной «междоузлий», длиной и степенью контакта ветвей с соседними растениями и т.п.

Моделирование всех этих переменных в контролируемых условиях едва ли достижимо, и искусственные популяции в фитотроне реагируют, в сущности, лишь на заданные дискретные режимы культивирования. Это определяет целесообразность разработки методов экспериментальной экологии в естественных местообитаниях мохообразных.

Общепринятым способом определения численности растений на определённой площади, их фитомассы и т.д. является метод отбора образцов с помощью металлического цилиндра. Метод имеет существенные недостатки: 1. растения с малой механической прочностью с равной степенью вероятности попадают внутрь и снаружи режущей кромки цилиндра, что резко уменьшает точность измерения параметров, 2. нарушается одна из важнейших характеристик сфагновых синузий – взаимное расположение особей, что затрудняет их трансплантацию в иные экологические условия. Для сохранения нативной структуры фрагментов сфагновых популяций может быть рекомендован метод отбора монолитов, использованный, но не опубликованный ранее [1] при изучении закономерностей формирования дернины сфагновых мхов в условиях различного водного и минерального питания.

Сохраняя принцип общеизвестного метода, рекомендуемый способ осуществляется в период ранней весны или поздней осени, когда, при отсутствии снежного покрова, особи смерзаются между собой. Отобранные монолиты при этом полностью сохраняет естественную структуру синузий. При разработке методики, для определения численности (количество особей на 100 см²) и фитомассы сфагновых мхов (*S. magellanicum*, *S. fuscum*) исследовали все моновидовые дернины, расположенные на трансектах, протяжённых от окраин до центра выпуклых олиготрофных грядово-мочажинных болот. При этом установлено, что, в зависимости от уровня стояния воды, растения образуют популяции с различной численностью особей: разрежённые популяции формируются в пониженных местообитаниях (мочажинах), загущённые – в повышенных (кочки, гряды). В летнее время полый цилиндрический стакан-бур с

режущей нижней кромкой погружали в моховой покров на полную высоту (10 см) и затем подрезали ножом выступающую нижнюю часть образца. Далее в образце производили подсчёт количества особей, определяли фитомассу, исследовали анатомо-морфологические характеристики растений. Для получения сравнительных данных в этих же образцах при смерзании растений в апреле-мае и сентябре-ноябре производили отбор монолитов и последующий их анализ. Установлено, что точность определения значительно возрастает при использовании метода отбора монолитов из смёрзшихся растений, по сравнению с летним отбором образцов (табл.).

Таблица

Фитомасса растений в различных популяциях сфагновых мхов при отборе образцов в летнее время и монолитов (среднее из 550 образцов)

Исследуемый вид, микротопография	Амплитуда фитомассы		Усреднённая фитомасса, г/100 см ²	Ошибка определения	
	в летних образцах, г/100 см ²	в смёрзшихся монолитах, г/100 см ²		в летних образцах, %	в зимних образцах, %
<i>S. magellanicum</i>					
мочажина	1,61-4,13	2,70-3,04	2,87	±44	±6
кочка	4,07-5,70	4,76-5,04	4,90	±17	±3
<i>S. fuscum</i>					
мочажина	5,76-7,92	6,58-7,10	6,84	±16	±4
кочка	6,40-7,79	6,92-7,28	7,10	±10	±2

Спектр применения метода монолитов весьма широк. Он, в частности, использован для определения «готовности» переходного осоково-сфагнового болота к эволюции в олиготрофную фазу. При совершенно различном флористическом составе сравниваемых болот поверхностные слои залежи обоих болот имели практически идентичный ионный состав. Тем не менее, при проведении встречной трансплантации монолиты с переходного болота, перенесённые на олиготрофную залежь, обнаруживали признаки угнетения, тогда как монолиты с олиготрофного болота через 3 года после трансплантации на переходное болото расширили на 20-25 см² свою площадь, образовали фертильные побеги и спорофиты. Этот эксперимент подчёркивает возможность

бриоиндикационного определения направления эволюции болотообразовательного процесса.

Сохранение естественной структуры размещения растений (межцентровые расстояния капитул) особенно важно при встречной трансплантации в экологических градиентах болот. В экспериментальной экофизиологии метод монолитов пригоден для оценки парциального влияния водного и трофического режимов на динамику и реактивность структуры синузий растений, а также роли различных факторов в индукции спорофитогенеза. Возможно также выявление преимуществ гаметофитной стадии (быстрое накопление вегетативной массы, способность к образованию инноваций) и достоинств спорофита у различных представителей мохообразных.

1. *Смоляницкий Л.Я.* Некоторые закономерности формирования дернины сфагновых мхов // Ботан. журн. – 1977. – 62, 9. – С. 1262-1272.
2. *Rudolph H., Vowinkel E.* Sphagnorubin, ein kristallines Membranochrom aus *Sphagnum magellanicum* // Z. Naturforsch. B. – 1969. – 24, 9. – S. 1211-1212.

О ПРОИСХОЖДЕНИИ НОЖКИ ГАМЕТАНГИЯ МХОВ (*BRYOPSIDA*)

К.О. Улычна

Львовское отделение Института ботаники им. Н.Г. Холодного АН УССР

Понимание путей эволюции мхов при их филогенетической обособленности и неполноте палеонтологической летописи невозможно без пристального внимания к морфологии и закономерностям развития современных представителей этой древнейшей группы растений. Экспериментальные исследования апогамии и гаметофитно-спорофитных отношений, которые предпринял в шестидесятые годы А.С. Лазаренко, послужили основой плодотворной серии публикаций о генезисе чередования поколений у бриофитов [1]. Менее затронутым остался вопрос эволюции гаметофора. Определённый интерес в этом отношении представляют аномалии локализации и дифференциации гаметангиев мхов.

В норме архегонии и антеридии мхов, собранные в согаметангии, реже разрозненные, локализуются в верхней части осевого или бокового побега гаметофора. Каждый из них имеет ножку, которой прикрепляется к стеблю. Впервые об отклонении от этой закономерности в размещении архегониев в культуре *Bryum capillare* Hedw. (*Bryaceae*) сообщила Гофман [4]. Следом за этой появилась вторая её публикация [5] о такой же аномалии в размещении антеридиев в культуре *Barbula unguiculata* Hedw. (*Trichostomaceae*). Сходное отклонение в локализации антеридиев мы обнаружили при культивировании диплоидного клона вида *Pottia truncata* V. et S. (*Pottiaceae*) [2]. При просмотре собственных сборов бриологического гербария ГПМ АН УССР, нами были также обнаружены аномалии в размещении архегониев у фертильных особей из образца вида *Atrichum angustatum* (Brid.) V. et S. (*Polytrichaceae*), собранного в Украинских Карпатах в окрестностях Путилы Черновицкой области 16 августа 1953 г. [3]. Из неопубликованных материалов следует упомянуть о находке образца с такими же отклонениями вида *Bryoerythrophyllum recurvirostrum* (Hedw.) Chen (*Trichostomaceae*), собранного нами 15 августа 1975 года на г. Лыса Гологорского кряжа возле с. Романив Львовской области.

Таким образом, явление отклонений в локализации гаметангиев известно в настоящее время у пяти видов из четырёх семейств мхов. У трёх видов они получены в культурах полиплоидных клонов, у двух – найдены в природных условиях у растений с неизвестной плоидностью. Этот материал указывает на определённую, хотя и очень редкую, повторяемость явления и требует более детального рассмотрения.

Во всех исследованных случаях аномалия проявляется в том, что архегонии и антеридии или их элементы локализуются на дистальных кончиках жилок листьев как внутренних, так и внешних перихециальных и перигониальных и даже верхних стеблевых. Гаметангии сидят поодиночке, и ножка у них не развивается. Её функцию выполняет жилка листа, которая, разрастаясь, выбегает даже у тех видов, у которых обычно оканчивается перед верхушкой листа. Ни разу не наблюдалось развитие гаметангия или его элементов из клеток пластинки листа. При аномальном размещении проявляется разная степень дифференциации гаметангиев. Так, у архегониев обычно лучше всего бывает развита шейка с хорошо выраженными канальцевыми и замыкающими клетками крышечки. Они выполняют свою функцию даже при отсутствии брюшка архегония: канальцевые клетки ослизняются, и клетки крышечки, расходясь, открывают вход в каналец. Брюшко архегония редко бывает соответственно дифференцировано. Только в отдельных случаях выделяется камера с клеткой, которую можно отождествить с яйцеклеткой. Внутренние клетки брюшка скоро буреют, отмирая. Антеридии, развивающиеся на кончиках листьев, также не имеют ножки. У них обычно хорошо выражены клетки крышечки с утолщёнными стенками, хотя они никогда не открываются. Поверхностный слой антеридия состоит из крупных прозрачных клеток, а внутренняя плотная непрозрачная масса сперматогенной ткани, полностью не развившись, отмирает. Эти наблюдения показывают, что при аномальной локализации развитие и архегониев, и антеридиев не завершается образованием жизнеспособных гамет.

У листьев, несущих гаметангии и их элементы, верхушка, расширяясь и округляясь, приобретает сердцевидную форму или же, наоборот, сильно вытягивается, заостряясь, т.е. происходят изменения, обычные для

перигониальных и перихециальных листьев, связанные с гормональным влиянием. Очень часто пластинка листа становится асимметричной от неравномерности нарастания её половин. Но наиболее чётко у листьев, несущих гаметангии, прослеживается тенденция к редукции пластинки почти до полного исчезновения и превращения жилки в ножку гаметангия. Это даёт основание говорить о гомологии листа и ножки гаметангия у мхов, что подтверждается их генезисом. Давно известно, что двусторонние клетки, возникающие в ходе последовательных делений сегментов, отчленяемых апикальной клеткой, дают начало как листьям, так и гаметангиям. Но сперва формируется ножка, а сам гаметангий развивается уже из её конечной клетки [6]. Можно предположить, что смещение закладки гаметангия на более ранние стадии и отток пластических веществ для его развития препятствовали осуществлению полной программы формирования пластинки несущего листа, превращая его в рудимент. Такое предположение позволяет утверждать, что ножка гаметангия у мхов возникла в процессе эволюции вследствие редукции пластинки листа, несущего гаметангий, и утраты им фотосинтезирующей функции. При возвращении к прежнему пути, когда гаметангии закладываются на кончиках уже сформированных листьев, наоборот, программа их развития не полностью завершается. То, что у таких гаметангиев лучше проявляются элементы верхней части, свидетельствует о том, что дифференциация гаметангия начинается с дистального конца.

Анализируя факты аномальной локализации гаметангиев у мхов, мы уже высказывали предположение, что это явление следует отнести к атавизмам [2], т.е., что размещение гаметангиев на кончиках листьев было первичным. Как свидетельствуют экспериментальные данные, такие возвраты возможны, в частности, при полиплоидизации, вероятно, по причине несбалансированности генома растения. Редукция несущего листа имела значение и для других изменений гаметофора, а именно – для процессов преобразования верхушки побега, ведущих к объединению гаметангиев и возникновению укороченных побегов в виде перихециев и перигониев.

1. *Лазаренко А.С.* Вопросы генезиса чередования поколений у моховидных // Журн. общ. биол. – 1961. – 22, 5. – С. 372-382.
2. *Улична К.О.* Аномалії при утворенні гаметангіїв у бівалента поттії стовбурової // Укр. ботан. журн. – 1968. – 25, 3. – С. 97-99.
3. *Улична К.О.* Аномальное размещение гаметангиев и проблема происхождения мхов // Флора, систематика и филогения растений. – К.: Наук. думка, 1975. – С. 192-194.
4. *Hoffmann A.* Untersuchungen über die Geschlechtsdifferenzierung bei haploiden und diploiden Gametophyten von *Bryum capillare* L. // Z. für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre. – 1956. – 87, 5. – S. 753-768.
5. *Hoffmann A.* Untersuchungen über die Geschlechtsdifferenzierung bei haploiden und diploiden Gametophyten von *Barbula unguiculata* (Hudson) Hedwig // Z. für Induktive Abstammungs- und Vererbungslehre. – 1957. – 88, 3. – S. 374-387.
6. *Lorch W.* Anatomie der Laubmoose. – Berlin: Gebrüder Borntraeger, 1931. – 358 S.

МЕТОДИЧЕСКИЕ ПОДХОДЫ К ИЗУЧЕНИЮ ВЗАИМОДЕЙСТВИЙ КЛЕТОК В ПРОЦЕССЕ ИХ РЕГЕНЕРАЦИИ

Я.Д. Хоркавцив

Львовское отделение Института ботаники им. Н.Г. Холодного АН УССР

С целью оценки роли клеточных взаимодействий в процессе формирования организма, использовали различные модельные системы – интактные и изолированные клетки и клеточные комплексы. Разнообразие структур и механизмов, принимающих участие в клеточных взаимодействиях, многочисленны и служат основой поливариантности реализации генетической информации. Однако, несмотря на теоретические постулаты, касающиеся функционирования и природы клеточных взаимодействий, контролируемое развитие осуществляется с трудом и не во всех случаях. Поэтому оправдан поиск возможностей для экспериментального изучения природы межклеточных взаимодействий и принципов их контроля. В пределах данной работы мы ограничимся обсуждением особенностей клеточных взаимодействий, которые включаются в процессы ранней дифференцировки изолированных клеток. Принципиально важным в таком подходе является подбор модельного объекта, позволяющего анализировать взаимодействие клеток на самых начальных этапах – с образованием двухклеточной системы. Система изолированных клеток даёт возможность вмешательства в конкретные функции, напр., пролиферацию или ростовые процессы, и успешно используется для решения многих общебиологических проблем [1, 5, 7, 8]. В процессе интеграции клеток межклеточные взаимодействия осуществляются разными путями: транспортом метаболитов, фитогормонов, ионов, в том числе Ca^{2+} , обеспечиваемым работой АТФаз и изменениями рН как протонно-движущей силы [3], взаимодействием клеток, апикальным доминированием [2] и др.

Получение изолированных клеток. Клетки и комплексы клеток вычленили из лабораторных пластинок мха *Tetraphis pellucida* Hedw., которые выращивали в лабораторной культуре после посева выводковых телец на 0,75% агаризованную

среду Кнопа II. Мхи культивировали в люминостате при 16-часовом световом периоде, температуре 20-22°C и интенсивности освещения 2000-2500 лк. Под бинокуляром МБС-1 на сформированных листовидных пластинках вольфрамовой иглой механически отчленили путём умерщвления окружающих клеток единичные клетки и 2-3-клеточные системы. Пластинки с клеточными системами переносили в чашки Петри на фильтровальную бумагу, увлажнённую раствором Кнопа II, и выдерживали в описанных выше условиях.

Цитофлуорометрические определения Ca^{2+} . Изучалось влияние ингибиторов Ca^{2+} на регенерацию (рост и деление) изолированных клеток. Для этого пластинки выдерживали 24 часа в растворах верапамила и ЭГТА в концентрациях 10^{-4} , 5×10^{-5} и 10^{-5} М, приготовленные на смеси Кнопа, в которой макросоль $Ca(NO_3)_2$ заменяли на NH_4NO_3 . Пластинки, обработанные верапамилем и ЭГТА, ставили на увлажнённую фильтровальную бумагу в чашки Петри и помещали в люминостат. Через три дня под микроскопом «Jenaval» считали клетки, которые образовали ростки и/или поделились, и повторно ещё через трое суток подсчитывали их прирост. В клетках, обработанных верапамилем и ЭГТА, определяли содержание Ca^{2+} . Контролем служили препараты, не обработанные верапамилем и ЭГТА.

Анализ внутриклеточного рН. Для оценки внутриклеточного рН использовали 5(6)-карбоксифлуоресцеин (КФ), приготовленный на диметилсульфоксиде конечной концентрации $\leq 0,5\%$. Рабочий раствор КФ готовили из расчёта 10 мкМ на 2 мл буфера MES×KOH рН 5,5-7,0 [6]. Перед окрашиванием пластинки выдерживали 2 часа в 10-кратно разведённом MES×KOH рН 5,5, 6,0 и 7,0. Препараты помещали в рабочий раствор КФ на 30 мин при 18°C. Отмывали разведённым MES×KOH, просматривали в люминесцентном микроскопе и фотографировали. Основное внимание обращали на характер окрашивания клеток: число окрашенных клеток, цитозольное распределение флуоресцентного индикатора и интенсивность флуоресценции.

Определение АТФазной активности. АТФазную активность определяли по количеству осаждённого неорганического фосфата, отщепляемого от АТФ в ходе реакции Гомори, в среде, содержащей 0,3 мМ АТФ, 0,5 мМ $MgSO_4$, 1 мМ $Pb(NO_3)_2$ и 8 мМ трис-малеатного буфера рН 7,2. Инкубацию проводили от 30 мин до 2 часов

при 37°C. Препараты промывали проточной водой и погружали в разбавленный раствор сульфида аммония на несколько минут [8]. Активность фермента определяли цитоспектрофотометрически в различных пунктах клеток [2] и выражали в относительных единицах.

В интактном организме соматические клетки находятся в заблокированном состоянии. Изоляция снимает депрессию, активируя мембранный транспорт и экспрессию генов. Среди трудностей в создании чётких представлений об участии внутриклеточных факторов в запуске пролиферации, можно считать отсутствие достоверных сведений о том, что является сигналом включения тех или иных факторов в регуляцию. Мы попытаемся обсудить временную последовательность событий в изолированных клетках мхов. Через 15-20 мин после изоляции в клетках резко возрастает интенсивность флуоресценции комплекса $\text{Ca}^{2+} \times \text{ХТЦ}$, повышается внутриклеточное рН; через 4-6 часов включается синтез белков и активация ферментов. К этому времени содержание Ca^{2+} снижается до уровня интактных клеток. Следующий всплеск наступает во время видимого роста или деления изолированных клеток, на 5-6 сутки. Если же клетки изолировали в растворе верапамила или ЭГТА, то увеличение интенсивности флуоресценции Ca^{2+} не наблюдалось. Выдерживание клеток в растворе блокаторов Ca^{2+} на сутки отодвигает регенерацию клеток, по сравнению с контролем. Таким образом, всплеск Ca^{2+} является временным маркёром запуска регенерации. Задержка регенерации, по-видимому, свидетельствует о причастности Ca^{2+} к запуску метаболических процессов и определению их временной последовательности. Аналогично как с Ca^{2+} , так же быстро клетки накапливают флуоресцеин. Установлена зависимость распределения красителя от рН субстрата: в кислой среде (рН≈5,5) краситель накапливается в хлоропластах и ядре; вакуоль обычно выглядит в виде тёмного поля и не содержит индикатора. Увеличение рН до 7,0 усиливает интенсивность флуоресценции всего протопласта. Это может быть в равной мере обусловлено как выравниванием рН, так и способностью органелл накапливать разное количество индикатора [6].

В последнее время интенсивно изучаются функции АТФаз в связи с работой потенциалзависимых Ca^{2+} -каналов, переносом Ca^{2+} , осуществлением $\text{Ca}^{2+}/\text{H}^{+}$ -

антипорта на плазмалемме [4]. Однако окончательной ясности в вопросе транспортных функций АТФаз пока не достигнуто. Сравнительным цитофотометрическим анализом АТФазы в изолированных клетках нами обнаружено высшую фосфатазную активность на стенках соседних клеток, чем на поверхности всей клетки. Таким образом, активация фосфатазы на клеточных стенках может указывать на транспортную функцию АТФазы и приуроченность её к мембранному переносу ассимилятов и ионов Ca^{2+} .

Представляют интерес данные, полученные в процессе анализа регенерации (роста и делений) клеток. Изолированные клетки регенерируют на 5-6 сутки, причём в двух- и трёхклеточных комплексах регенерирует только одна клетка, соседние остаются заблокированными. Блокатор кальциевых каналов верапамил, а также хелатирование ионов кальция ЭГТА подавляют межклеточные влияния во всех клетках комплекса. Можно думать, что связывание Ca^{2+} или блокирование его проницаемости влияют на межклеточный транспорт, обуславливая функциональную изоляцию клеток, в результате чего рост и/или деление синхронно активируются во всех клетках. Прямую зависимость скорости регенерации от количества клеток в изолированном комплексе (групповой эффект) также можно объяснить межклеточным обменом веществ. Способность двух-трёхклеточных комплексов существенно модифицировать не только темп, но и характер регенерации подтверждает возможность клеточных взаимодействий в процессе роста и цитодифференцировки. Экспериментально показано, что взаимодействия между клетками носят как кооперативный, так и антагонистический характер. Участвуя в межклеточных взаимоотношениях, Ca^{2+} может выполнять роль триггера для запуска клеточного цикла и вторичного мессенджера при экспрессии генов.

1. Берстон М. Гистохимия ферментов. – М.: Мир, 1965. – 464 с.
2. Демкив О.Т., Сытник К.М. Морфогенез архегоният. – К.: Наук. думка, 1985. – 204 с.

3. Каримова Ф.Г., Тарчевская О.И. Регуляция концентрации Ca^{2+} в цитозоле растительных клеток // Физиол. и биохимия культ. растений. – 1990. – 22, 2. – С. 107-117.
4. Медведев С.С., Маркова И.В., Батов А.Ю., Максимов Г.Б. Полярные потоки ионов кальция и рост растительных тканей // Физиология растений. – 1989. – 36, 5. – С. 990-997.
5. Сахаров В.Н., Блохин А.В. Взаимозависимость клеточных циклов сестринских клеток млекопитающих в монослойной культуре, выявляемая при их десинхронизации УФ-микрооблучением // Цитология. – 1986. – 28, 11. – С. 1234-1239.
6. Трофимова М.С., Молотковский Ю.Г. рН цитозоля изолированных протопластов и его искусственное изменение // Физиология растений. – 1988. – 35, 4. – С. 629-640.
7. Хоркавцив Я.Д., Кардаш А.Р., Демкив О.Т. Ростовые процессы и взаимовлияния клеток в изолированных клеточных системах мха *Tetraphis pellucida* Hedw. // Физиология растений. – 1989. – 36, 1. – С. 24-30.
8. Saunders M.J., Hepler P.K. Localization of membrane-associated Ca^{2+} in *Funaria* using CTC // Planta. – 1981. – 152, 2. – P. 272-276.

**ВКЛАД А.С. ЛАЗАРЕНКО В ИЗУЧЕНИИ БРИОФЛОРЫ ЮГА
СОВЕТСКОГО ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА**

В.Я. Черданцева

Биолого-почвенный институт ДВО АН СССР, г. Владивосток

Богатая и неповторимая природа советского Дальнего Востока (СДВ) давно привлекала и привлекает интерес ботаников самых разных профилей. Не остались без внимания и мхи. В этом регионе в начале 30-х годов проводил бриологические исследования один из крупнейших советских бриологов А.С. Лазаренко.

В своей первой работе по мхам Южно-Уссурийского края он писал: «С первых лет бриологической деятельности меня привлекал этот далёкий, бриологически почти не исследованный край, его первобытная, чрезвычайно интересная бриофлора» [1, с. 177]. Летом 1930 г. А.С. Лазаренко исследовал весь полуостров Муравьёва-Амурского, на южной оконечности которого расположен г. Владивосток, острова Русский и Попова в заливе Петра Великого, а также верховья р. Майхэ (ныне р. Артёмовка). В последующие годы (1933, 1934, 1935) он работал в Шкотовском, Черниговском, Хасанском, Пожарском районах, в заповеднике «Кедровая падь» и в только что организованном заповеднике Горнотаёжной станции АН СССР (ныне Уссурийский). Таким образом, исследованиями А.С. Лазаренко был охвачен Приморский край, т.е. самый юг СДВ. За полевые сезоны был собран большой гербарный материал, послуживший в дальнейшем основой для конспекта листостебельных мхов СДВ и теоретических обобщений.

По материалам, собранным в 1930 г., появилась статья [1], в которой он поделился своими первыми впечатлениями о бриофлоре юга Приморского края. На полуострове Муравьёва-Амурского его поразили совершенно ненарушенные кедрово-чернопихтово-широколиственные леса, а на южных склонах – дубняки с подлеском из *Lespedeza bicolor* Turcz. В этой работе А.С. Лазаренко охарактеризовал эпифитную, эпиксильную, напочвенную бриофлору этих лесов, а также мхи скальных и болотных местообитаний. Уже в первый год исследований он обратил внимание на то, что местная бриофлора отличается своей

специфичностью, в ней наряду с видами широко распространёнными по всей Голарктике имеются виды и даже роды, ареалы которых не выходят за пределы Восточной Азии. В этой бриофлоре А.С. Лазаренко выделил группы восточноазиатских, панбореальных и дизъюнктивных видов и пришёл к выводу, что её нельзя включать в Евразийское лесное растительное царство, как это сделал Герцог. Он считает, что её надо «относить к особому южно-уссурийскому подрайону маньчжурского района умеренной провинции японо-китайской области (в смысле Гайека) или к восточноазиатскому растительному царству (в смысле Герцога)».

В статье «Очерк бриофлоры заповедника Горнотаёжной станции АН СССР» [2] дан первый не только для Приморья, но и всего СДВ очерк эколого-ценотического распределения мхов. А.С. Лазаренко отметил, что в широколиственных и кедрово-широколиственных лесах, т.е. в лесах маньчжурского типа, накапливающих мощный слой опада, напочвенного покрова нет, мхи здесь встречаются небольшими пятнами на участках, свободных от опада, в хвойных же лесах моховой покров, хотя и не сплошной, но достаточно развитый. В лесах маньчжурского типа обильно развиты эпифиты. «Насколько бедна флора наземных мхов маньчжурской тайги, настолько богата и полна эпифитная флора. стволы деревьев бывают сплошь и рядом одеты сплошной шубой мхов почти до самой верхушки». В лесах же охотского типа (пихтово-еловых) число эпифитов меньше, т.к. в них отсутствуют многие виды, характерные для широколиственных лесов. Однако к этим лесам приурочены свисающие эпифитные мхи – *Leucodon pendulus* Lindb. и *Haplohymenium flagellifolium* L. Savicz.

Не остались без внимания А.С. Лазаренко вопросы становления и истории формирования бриофлоры заповедника. Во флоре мхов заповедника им выделены восточноазиатский, бореальный, тропический и дизъюнктивный элементы, отражающие определённые моменты геологического и климатического прошлого страны.

Вопросы формирования и истории южнодальневосточной бриофлоры, затронутые в ранних публикациях, нашли своё развитие в более поздних работах [5, 10]. Для решения их А.С. Лазаренко широко использовал метод анализа ареалов,

т.к. считал, «что реальным отображением истории и генезиса вида, является его современный ареал, по возможности дополненный палеонтологическими данными». Бриофлору южной части СДВ, сохранившую третичную флору в мало изменённом виде, А.С. Лазаренко также считал третичной, но, как правильно отметил он, «нужно внимательное отношение к оценке отдельных слагаемых её элементов и дифференцированный к ним подход для того, чтобы из-под подземных наслоений иммигрантов четвертичного времени вычленил основной скелет автохтонной бриофлоры». Третичную бриофлору СДВ А.С. Лазаренко рассматривает как неморальную флору широколиственных лесов с самого начала третичного времени. Неморальные виды как в своём распространении, так и генетически связаны с широколиственными лесами северного полушария, они являются древними, достигшими максимума распространения в миоцене, образовав голарктическое кольцо так называемой аркто-третичной (по Энглеру) или тургайской (по Криштофовичу) флоры. Неморальная бриофлора юга СДВ характеризуется преобладанием видов, имеющих сплошной ареал в умеренной зоне Восточной Азии и принадлежащих к родам *Anomodon*, *Boulaya*, *Thuidium*, *Entodon* и др. Эта флора имеет не только восточноазиатские виды, но и ряд эндемичных для Восточной Азии родов, например, *Miyabea*, *Fauriella*.

В неморальной бриофлоре есть и виды, имеющие дизъюнктивные ареалы. Причиной образования дизъюнкции, как считает А.С. Лазаренко, были и «позднетретичное наступление бореальной флоры и четвертичное оледенение, окончательно закрепившее господство бореальной флоры в умеренных широтах северного полушария, и нарушение связи между отдельными фрагментами неморального кольца». Разорванные ареалы А.С. Лазаренко рассматривает как остатки некогда сплошных, более обширных и считает, что изучение реликтового ареала даёт представление об истории распространения данного вида по поверхности земли в различные моменты истории растительности. Современные дизъюнктивные ареалы неморальных мхов почти полностью совпадают с границами миоценовой тургайской области, установленной Криштофовичем. В неморальной бриофлоре СДВ имеется три основных типа дизъюнкций, выражающих определённые закономерности, сложившиеся ещё в третичное время.

В дальнейшем на дальневосточном материале А.С. Лазаренко [11] разработал классификацию географических элементов и типов ареалов, новые положения которой были опубликованы ранее. Основной категорией классификации он считает зональный географический элемент. Под элементом флоры А.С. Лазаренко понимает группы видов общего происхождения и распространения. В пределах географических элементов им выделены географические варианты, называемые типами ареалов. Эта классификация нашла применение у советских бриологов и широко используется ими при географическом анализе бриофлоры.

А.С. Лазаренко внёс большой вклад не только в ботаническую географию, велики его заслуги в изучении флоры и систематики дальневосточных мхов. Им на СДВ было выявлено много новых и впервые указываемых для СССР видов и родов мхов, а также описаны новые для науки виды (*Anomodon solovjovii*, *Thamnum vorobjovii* и др.) и два рода (*Mamillariella* и *Neckeradelphus*). Всего А.С. Лазаренко с СДВ описал 14 видов, из которых 7 в дальнейшем стали синонимами ранее известных, ушёл в синонимы и род *Neckeradelphus* с видом *N. varians* (*Neckera yezoana* Besch.). Им сделан ряд номенклатурных комбинаций, например, из рода *Trachycystis* выделен род *Flagellomnium*, а роду *Trachycystis* дана новая трактовка. Первым бриологом, посетившим СДВ в 1920 г. был чешский бриолог Й. Подпера. Он обследовал бриофлору расположенного возле г. Владивостока о. Русский, для которого привёл 72 вида листостебельных мхов [12], 20 из них описаны как новые для науки. А.С. Лазаренко критически высказался о многих новых видах и на основании изучения и анализа диагнозов и рисунков сделал правильные выводы об их таксономической принадлежности.

В 1936 г. А.С. Лазаренко [4] опубликовал в качестве пособий по мхам для геоботаников, лесоведов и луговедов «Краткий определитель листостебельных мхов Дальнего Востока». Это первое и по настоящее время единственное пособие для определения мхов этого огромного региона. Материалы, накопившиеся в результате изучения личных сборов, многочисленных коллекций, поступивших для определения от других ботаников, и литературные данные А.С. Лазаренко обобщил в сводке «Лиственные мхи советского Дальнего Востока» [6-9], в которой приведено 570 видов с указанием местонахождений. Для целого ряда видов даются

критические примечания. К сожалению, в последние годы А.С. Лазаренко полностью отошёл от дальневосточной тематики и лишь спустя много лет [11] он по своим сборам и сборам О.Т. Демкива с юга Приморского края опубликовал заметку о новом виде для СССР – *Atrichum rhytosthyllum* (C. Muell.) Par.

Трудно переоценить вклад, который внёс А.С. Лазаренко в ботаническую географию, флористику и систематику мхов СДВ. Им заложен хороший фундамент, без которого работа последующих исследователей бриофлоры СДВ была бы более трудоёмкой, а возможно, и менее результативной.

1. *Лазаренко А.С.* До бріогеографії Східної Азії // Журн. Біо-ботан. циклу ВУАН. – 1933. – 7-8. – С. 177-184.
2. *Лазаренко А.С.* Очерк бриофлоры заповедника Горнотаёжной станции Академии наук СССР // Тр. Горнотаёжной станции ДВФ АН СССР. – 1935. – 1. – С. 93-107.
3. *Лазаренко А.С.* Критические заметки о литературе по бриофлоре Дальнего Востока // Тр. ДВФ АН СССР. Сер. ботан. – 1935. – 1. – С. 425-431.
4. *Лазаренко А.С.* Краткий определитель листовенных мхов Дальнего Востока. – Владивосток, 1936. – 160 с.
5. *Лазаренко А.С.* Реликты в бриофлоре советского Дальнего Востока // Юб. сб. Президенту Академии Наук СССР академику Владимиру Леонтьевичу Комарову к семидесятилетию со дня рождения и сорокалетию научной деятельности. – Л., 1939. – С. 516-541.
6. *Лазаренко А.С.* Листяні мохи Радянського Далекого Сходу. I // Ботан. журн. АН УРСР. – 1940. – 1, 3-4. – С. 59-100.
7. *Лазаренко А.С.* Листяні мохи Радянського Далекого Сходу. II // Ботан. журн. АН УРСР. – 1941. – 2, 1. – С. 51-95.
8. *Лазаренко А.С.* Листяні мохи Радянського Далекого Сходу. III // Ботан. журн. АН УРСР. – 1941. – 2, 2. – С. 271-308.
9. *Лазаренко А.С.* Листяні мохи Радянського Далекого Сходу. IV // Ботан. журн. АН УРСР. – 1945. – 2, 3-4. – С. 185-216.

10. Лазаренко А.С. Неморальный элемент бриофлоры Советского Дальнего Востока // Сов. ботаника, 1944. – 6. – С. 43-55.
11. Лазаренко А.С. Основні засади класифікації ареалів листяних мохів Радянського Далекого Сходу // Укр. ботан. журн. – 1956. – 13, 1. – С. 31-40.
12. Лазаренко А.С. *Atrichum rhystophyllum* (С. Muell.) Par. – новий співчлен бриофлори СРСР // Доп. АН УРСР. Сер. Б. – 1977. – 3. – С. 272-273.
13. *Podpera J.* Musci insulae Rossicae prope Vladivostok // Publ. Fac. Sci. Univ. Brno. – 1929. – 116. P. 3-40.

СОСТОЯНИЕ ИЗУЧЕННОСТИ БРИОФЛОРЫ ЛИТВЫ

И.П. Юконене

Институт ботаники АН Литвы, г. Вильнюс

Сведения о мхах содержались в трудах первых ботаников Литвы [8-10, 18]. В бриологической сводке Шафнагеля [20] имеется список мхов восточной части Литвы с указанием точных местонахождений.

Исследования мхов в Каунасском университете были начаты А. Минкявичусом. Он собрал обширный гербарный материал, на основании которого появилось 2 статьи [14, 15], содержащие конспект 282 видов мхов: 59 печёночников и 223 листостебельных мха, расположенных по системе Бротеруса [6].

В то время появились и другие сведения о мхах Литвы [11, 17, 21].

В 1955 г. А. Минкявичус составил определитель мхов лугов, лесов и болот Литвы [16]. Дальнейшие бриологические исследования велись его учениками. И. Пипинис для лугов и болот восточной Литвы выявил 82 вида листостебельных мхов, установил их связь с некоторыми экологическими факторами [4]. А. Кузас исследовал печёночники. Число видов антоцеротовых и печёночных мхов пополнилось 30 новыми видами [3].

Материал по мхам был собран и во время исследований охраняемых территорий, проведённых Институтом ботаники АН Литвы [5, 12, 13, 22]. Впервые были установлены редкие виды *Sphagnum molle* Sull., *S. subfulvum* Sjörs, *Ctenidium molluscum* (Hedw.) Mitt.

Во время собственных исследований автора статьи бриофлора Литвы пополнилась видами: *Dicranella subulata* (Hedw.) Schimp., *Dicranum majus* Sm., *D. spurium* Hedw., *Mnium marginatum* (With.) P. Beauv., *Brachythecium glareosum* (Spruce) B. S. et G., *Hygrohypnum luridum* (Hedw.) Jenn., *Leskea polycarpa* Hedw., *Plagiothecium curvifolium* Schlieph. ex Limpr., *P. succulentum* (Wils.) Lindb., *Campylium polygamum* (B., S. et G.) Lange et C. Jens.

В 1985 г. Г.Ф. Рыковским впервые были найдены *Fissidens cristatus* Wils. ex Mitt., *Distichium capillaceum* (Hedw.) B., S. et G.

С учётом всех литературных данных и собственных уже обработанных материалов в Литве насчитывается 331 вид мхов: 100 видов антоцеротовых и печёночных, 31 сфагновый и 200 бриевых. Дальше остановимся лишь на анализе листостебельных мхов.

Листостебельные мхи представлены 30 семействами и 83 родами. Ниже приводится таблица, где для оценки изученности отдельных семейств бриофлоры Литвы указано и количество родов и видов в семействах бриофлоры соседней Латвии [1, 2], похожей по площади и природным условиям и имеющей более глубокие традиции изучения мхов. Виды отнесены к семействам и родам согласно списку листостебельных мхов Европы и Азорских островов [7]. В таблице семейства расположены по количеству видов в бриофлоре Литвы.

Сравнение количественных показателей таксономических структур листостебельных мхов Литвы и Латвии

Семейство	количество родов		количество видов	
	в Литве	в Латвии	в Литве	в Латвии
<i>Sphagnaceae</i>	1	1	31	34
<i>Amblystegiaceae</i>	8	8	27	35
<i>Brachytheciaceae</i>	7	7	22	27
<i>Dicranaceae</i>	7	14	19	36
<i>Bryaceae</i>	4	4	16	35
<i>Hypnaceae</i>	9	9	14	19
<i>Pottiaceae</i>	7	16	13	36
<i>Polytrichaceae</i>	3	3	10	13
<i>Thuidiaceae</i>	3	3	10	9
<i>Plagiotheciaceae</i>	2	4	8	11
<i>Orthotrichaceae</i>	2	3	6	16
<i>Grimmiaceae</i>	3	4	5	11
<i>Fissidentaceae</i>	1	2	5	9
<i>Bartramiaceae</i>	1	3	4	9
<i>Meesiaceae</i>	2	3	3	6
<i>Fontinalaceae</i>	1	1	3	3
<i>Neckeraceae</i>	2	2	3	4
<i>Leucodontaceae</i>	2	2	2	2
<i>Encalyptaceae</i>	1	1	2	3
<i>Funariaceae</i>	2	4	2	4
<i>Aulacomniaceae</i>	1	1	2	2
<i>Leskeaceae</i>	2	3	2	3
<i>Splachnaceae</i>	1	2	1	3

Примечание: 1 родом и 1 видом в обеих бриофлорах представлены семейства: *Tetraphidaceae*, *Vuxbaumiaceae*, *Ephemeraceae*, *Hedwigiaceae*, *Climaciaceae*,

Sematophyllaceae; в Литве не представлены одновидовые семейства бриофлоры Латвии: *Seligeriaceae*, *Schistostegaceae*, *Thamniaceae*, *Catoscopiaceae*.

При большой численности видов в семействах Латвии состав ведущих 10 семейств остаётся похожим, что свидетельствует о региональной общности исследуемых бриофлор. Наименьшие количественные различия наблюдаются в семействах, виды которых являются доминантами или постоянными компонентами растительных сообществ: *Sphagnaceae*, *Polytrichaceae*, *Mniaceae*, *Thuidiaceae*, *Amblystegiaceae*, *Brachytheciaceae*, *Hypnaceae*. Вне внимания литовских исследователей долгое время оставались мхи специфичных местообитаний: песчаников, коры деревьев, камней, известняковых обнажений, галотрофных биотопов, мест с разрушенным растительным покровом. Этим, учитывая обилие кальциетрофных биотопов в Латвии, частично можно объяснить большие количественные различия в семействах *Bryaceae*, *Pottiaceae*, *Grimmiaceae*, *Dicranaceae*, *Fissidentaceae*. Необходимо отметить, что разницу между бриофлорами Литвы и Латвии (около 120 видов) в основном составляют редкие виды песчаниковых и известняковых обнажений.

Состояние изученности бриофлоры Литвы подтверждает необходимость её полной инвентаризации, проверки всех гербарных материалов и литературных данных. Только на такой основе возможен более глубокий анализ её закономерностей.

1. *Аболинъ А.А.* Листостебельные мхи Латвийской ССР. – Рига: Зинатне, 1968. – 329 с.
2. *Аболинъ А.А.* Мхи Латвии. – Рига, 1984. – 36 с.
3. *Кузас А.П.* Антоцеротовые и печёночные мхи Литовской ССР и некоторые данные их экологии: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – Вильнюс, 1977.
4. *Пипинис И.* Мхи лугов и низинных болот восточной части Литвы и их значение для типологии лугов: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – Вильнюс, 1956. – 20 с.

5. *Юконене И.П.* Мохообразные // Растительный покров Национального парка Литовской ССР. – Вильнюс: Мокслас, 1988. – С. 100-111.
6. *Brotherus V.P.* Die Laubmoose Fennoskandias. – Helsingfors: Akademische Buchhandlung, 1923. – 582 p.
7. *Corley F.V., Crundwell A.C., Düll R, Hill M.O., Smith A.J.E.* Mosses of Europa and Azores; an annotated list of species, with synonyms from the recent literature // *J. Bryol.* – 1981. – 11, 4. – P. 609-689.
8. *Gilbert J.E.* Flora Lituanica inchoata. – Grodnae, 1781. – 164 p.
9. *Jundzill J.* Opisanie roślin w Litwie, na Wołyniu, Podolu i Ukrainie dziko rosnących, jako i oswojonych. – Wilno, 1830. – 384 s.
10. *Jundzill J.* Opisanie roślin litewskich. – Wilno, 1811. – 350 s.
11. Kamanos: geologiškai botaniška studija – Kaunas: Spindulio, 1937. – 268 p.
12. *Kuzas A.* Punios šilo samanų // Punius šilas. – Vilnius: Mokslas, 1976. – P. 82-91.
13. *Kuzas A.* Baranavos draustinio samanų flora // Baranavos draustinis. – Vilnius: Mokslas. – 1977. – P. 45-46.
14. *Minkevičius A.* Pradmenys Lietuvos samanų florai tirti. I dalis // V.D.U. Botanikos sodo raštai. – 1931. – 5, 2. – P. 296-325.
15. *Minkevičius A.* Pradmenys Lietuvos samanų florai tirti. II dalis // V.D.U. Botanikos sodo raštai. – 1935. – 9. – P. 163-179.
16. *Minkevičius A.* Vadonas Lietuvos TSR miškų, pievų ir pelkių samanoms pažinty. – Vilnius. – 1955. – 302 p.
17. *Moszewicz J.* Flora i zespoły roślinne «Gór Ponarskich» i ich najbliższych okolic. – Wilno. – 1938. – 402 s.
18. *Pabreža J.A.* Botanika arba Taislius auguminis. – Shenandoah, PA, 1900. – 166 p.
19. *Reimers H., Hueck K.* Vegetationsstudien auf litauischen und ostpreußischen Hochmooren // *Abh. math.-naturwiss. Abt. Bayer. Akad. Wiss.* – 1929. – Suppl. 10. – S. 400-494.
20. *Szafnagel K.* Zapiski bryologiczne. – Wilno. – 1908. – 64 s.
21. Šepeta. – Kaunas, 1940. – 203 p.
22. Žagarės miskas. – Vilnius: Mokslas, 1980. – P. 54-55.