

*Об авторах:*

КУДЯШЕВА Алевтина Григорьевна – доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник отдела радиоэкологии, Институт биологии Федеральный исследовательский центр Коми научного центра УрО РАН, 167982, Сыктывкар, 28, ул. Коммунистическая, д. 28, e-mail: kud@ib.komisc.ru.

ЕРМАКОВА Анастасия Владимировна – аспирант, старший лаборант-исследователь отдела радиоэкологии, Институт биологии Федеральный исследовательский центр Коми научного центра УрО РАН, 167982, Сыктывкар, 28, ул. Коммунистическая, д. 28, e-mail: ermakova\_a.v@ib.komisc.ru

РАСКОША Оксана Вениаминовна – кандидат биологических наук, старший научный сотрудник отдела радиоэкологии, Институт биологии Федеральный исследовательский центр Коми научного центра УрО РАН, 167982, Сыктывкар, 28, ул. Коммунистическая, д. 28, e-mail: raskosha@ib.komisc.ru.

Кудяшева А.Г. Влияние кратковременного холодового воздействия на гематологические показатели полевки-экономки (*Microtus oeconomus* Pallas) / А.Г. Кудяшева, А.В. Ермакова, О.В. Раскоша // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2020. № 2(58). С. 55-63.

## БОТАНИКА

УДК 581.4+581.5 (470.1)

### **ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ МОРФОЛОГИЯ *SAXIFRAGA HIRCULUS* L.**

## НА СЕВЕРО-ВОСТОКЕ ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ\*

Ю.А. Бобров<sup>1</sup>, Д.А. Филиппов<sup>2</sup>, И.С. Булышева<sup>1</sup>, Л.М. Поздеева<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Сыктывкарский государственный университет им. Питирима Сорокина,  
Сыктывкар

<sup>2</sup>Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, пос. Борок  
(Ярославская область)

Изучено географическое и экологическое своеобразие распределения представителей двух подвидов *Saxifraga hirculus* в пределах северо-востока Европейской России. Показано, что в условиях холодного климата на переменном влажных субстратах разных типов тундр произрастают растения subsp. *compacta*, при постоянном сильном увлажнении и в более тёплых условиях – subsp. *hirculus*. Произрастание в разных условиях привели к значительным различиям в жизненных формах: основная биоморфа северного подвида – это дерновый рыхлокустовый поликарпик, типового – поликарпик дерновый корневищный.

**Ключевые слова:** камнеломка болотная, *Saxifraga hirculus*, подвиды, северо-восток Европейской России, экология, фитоценология, экологическая морфология, жизненные формы.

DOI: 10.26456/vtbio149

**Введение.** Одной из важных и интересных задач современной ботаники является изучение особенностей поведения видов в экологически разнообразных естественных регионах. Одним из них является северо-восток Европейской России, который мы понимаем в объёме Печорской низменности и Мезенско-Вычегодской равнины с овами Колгуев и Вайгач и арх. Новая Земля. Здесь сочетаются равнинные и горные, приморские и континентальные территории, а также представлены таёжная и тундровая природные зоны. Такое высокое экологическое разнообразие неизбежно приводит и к различиям в структуре и поведении произрастающих в регионе видов.

Одним из достаточно широко распространённых и пластичных видов Европейского Севера является *Saxifraga hirculus* L. (камнеломка болотная), встречающаяся в пределах рассматриваемой территории в виде двух подвидов. Высокая вариабельность этого вида в регионе указывалась в литературе ранее (Толмачёв, Мартыненко, 1976; Ребристая, 1984), но никогда не была самостоятельной целью

---

\* Работа Д.А. Филиппова по данной теме проведена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования РФ для ИБВВ РАН (тема АААА-А18-118012690099-2).

исследования. Задачей представляемой работы является выявление географического и экологического своеобразия и связанных с этим эколого-морфологических особенностей *S. hirculus* на северо-востоке Европейской России.

**Материал и методика.** Номенклатура вида описана с использованием ботанических баз данных “The Plant List” (<http://theplantlist.org>), “Tropicos” (<http://www.tropicos.org>) и “Global Biodiversity Information Facility” (<https://www.gbif.org>), специализированного ресурса “The Saxifrage Society” (<http://www.saxifraga.org>), а также данных флористических сводок, охватывающих территорию исследования.

Морфологическая характеристика сделана авторами на основе собственных сборов и наблюдений в природе с привлечением материалов гербариев Института биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН (SYKO, Сыктывкар), Сыктывкарского государственного университета имени Питирима Сорокина (SYKT, Сыктывкар), Санкт-Петербургского государственного университета (ЛЕСВ, Санкт-Петербург), Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова (MW, Москва; режим доступа: <https://plant.depo.msu.ru/>) и Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (LE, Санкт-Петербург), гербарной коллекции Вологодского государственного университета (Вологда), а также фотографий на сайте проекта «Плантариум». На этой же основе с дополнением опубликованных научных данных важнейших центральных и региональных флористических сводок выполнено описание ареала и фитоценотической приуроченности вида. Отнесение образцов *Saxifraga hirculus* к тому или иному проведено по описанию О. Hedberg’a (1992).

Характеристика условий мест произрастания сделана с использованием экологических шкал Е. Landolt’a (1977) и Д.Н. Цыганова (1983; Жукова и др., 2010). Расчёт толерантности и валентности вида выполнен по методике Л.А. Жуковой (2004; Жукова и др., 2010). Жизненная форма охарактеризована в соответствии с системой и методологией работ И.Г. Серебрякова (1952, 1962, 1964) с некоторыми авторскими дополнениями; основные методы биоморфологического исследования – сравнительно-морфологический и онтогенетический.

**Результаты и обсуждение.** Номенклатура вида: *Saxifraga hirculus* L. 1753, Sp. Pl., 1: 402. Ldb. 1844, Fl. Ros., II: 210–211. Бекетов 1884, Тр. СПб. об-ва естеств., 564. Перфильев 1936, Фл. Сев. кр., 2: 161. Лозина-Лозинская 1939, Фл. СССР, 9: 160–161. Опред. высш. раст. Коми АССР, 213. Толмачёв и Мартыненко 1976, Флора сев.-вост. евр. ч. СССР, 3: 95. Ребристая 1984, Аркт. фл. СССР, 9 (1): 41–44. Кудряшова 2001, Фл. Вост. Евр., X: 290. Мартыненко и Груздев 2005, Опр. сос. раст.

окр. Сыктывкара, 101. Шмидт 2005, Фл. Арх. обл., 105. Мартыненко и Груздев 2008, Сос. раст. РК, 80. – *Leptasea hirculus* (L.) Small 1905, in Britton N. Amer. Fl., 22 (2): 152. – *Hirculus punctatus* Raf. 1837, Fl. Tellur., 2: 69. – *H. ranunculoides* Haw. 1821, Saxifrag. Enum, 1: 40. – *Kingstonia guttata* Gray 1821, Nat. Arr. Brit. Pl., 2: 531. – *Leptasea alaskana* Small 1905, in Britton N. Amer. Fl., 22 (2): 152. – *Saxifraga autumnalis* L. 1754, Fl. Angl., 15, non L. 1753, Sp. Pl., 1: 402. – *S. aizoides* var. *autumnalis* (L.) Engl. & Irmsch. 1916, in Engl. Pflanzenr., 67 (IV, 117): 110. – *S. flava* Lam. 1779, Fl. Franç., 3: 529. – *S. lanuginosa* Jacquem. ex Decne. 1841, Voy. Inde, 4: 67. – *S. lutea* Gilib. 1782, Fl. Lit. Inch., 2: 179. – *S. montana* f. *oblongipetala* T.C. Ku 1989, Bull. Bot. Res., Harbin, 9 (4): 13. – *S. nutans* Adams 1834, Nouv. Mém. Soc. Imp. Naturalistes Moscou, 3: 242. – *S. palustris* Salisb. 1796, Prodr. Stirp. Chap. Allerton, 306. – *S. propinqua* R. Br. 1819, Voy. Explor. Baffin's Bay, CXLII (142). – *Hirculus propinquus* (R. Br.) Haw. 1821, Saxifrag. Enum., 41. – *Saxifraga prorepens* Fisch. ex Sternb. 1810, Rev. Saxifrag., 59. – *Hirculus prorepens* (Fisch. ex Sternb.) Á. Löve & D. Löve 1982, Taxon, 31 (2): 344. – *Saxifraga reflexa* St.-Lag. 1880, Ann. Soc. Bot. Lyon, 7: 134. – **Камнеломка болотная.**

Вид широко распространён в Северном полушарии: он растёт в северной части Западной и Восточной Европы, горах Центральной Европы, на Кавказе и в Закавказье, в Сибири и горной части Центральной Азии до Гималаев, на Дальнем Востоке, в северной части Северной Америки (а также изолировано в центральной её части), в Гренландии (Лозина-Лозинская, 1939; Толмачёв, Мартыненко, 1976; Ребристая, 1984; Hedberg, 1992; Кудряшова, 2001). Такое широкое распространение ведёт к значительной изменчивости таксона, что, в свою очередь, приводит или к выделению из него отдельных видов (см. номенклатуру вида выше), или к созданию внутривидовых категорий.

Современные взгляды на внутреннюю структуру *Saxifraga hirculus* приведены в работе Hedberg'a (1992). Согласно ему вид включает четыре достаточно хорошо генетически и географически очерченных подвида. Два из них узко локализованы: subsp. *coloradoensis* O. Hedb. 1992, Bot. J. Lin. Soc., 109: 389 произрастает изолировано в Колорадо, а subsp. *propinqua* (R. Br.) Á. Löve & D. Löve 1951, Svensk Bot. Tidskr., 45 (2): 379 – в субарктической части п-ова Лабрадор и в Арктике от северо-запада Гренландии до Аляски. От других подвигов они также отличаются меньшим диплоидным набором, составляющим у первого подвида 16 хромосом, у второго 16 и 24; два оставшихся подвида имеют диплоидный набор в 32 хромосомы (при этом интересно, что Г.Л. Кудряшова (2001) приводит также число 28 для вида в целом). Типовой подвид subsp. *hirculus* распространён циркумбореально, а subsp. *compacta* O. Hedb. 1992, Bot. J. Lin. Soc., 109: 388 почти циркумполярно – в Восточной Гренландии,

на о-вах Северной Атлантики (включая Исландию и Шпицберген), по всей арктической Евразии и на Аляске, а также изолировано – в горах Центральной Азии.

На европейском Северо-Востоке России *Saxifraga hirculus* встречается по всей территории от берегов Ледовитого океана, включая о-ва Колгуев и Вайгач, а также арх. Новая Земля, до юга Печорской низменности и Мезенско-Вычегодской равнины; при этом, будучи обычен на севере и северо-востоке, к югу и юго-западу встречается реже (Бекетов, 1884; Перфильев, 1936; Лозина-Лозинская, 1939; Определитель..., 1962; Толмачёв, Мартыненко, 1976; Ребристая, 1984; Кудряшова, 2001; Шмидт, 2005; Мартыненко, Груздев, 2008). Принимая мнение Hedberg'a (1992), мы считаем, что в районе нашего исследования на большей части территории произрастает subsp. *hirculus*, на севере постепенно сменяющийся на subsp. *compacta*. Границей распространения подвидов в Печорской низменности следует, по-видимому, считать линию от севера Приполярного Урала к Косминскому камню Тиманского кряжа и п-ову Канин; при этом граница широкая и в подзонах лесотундры и южной тундры оба подвида присутствуют на одной территории, но в разных экотопах. На Мезенско-Вычегодской равнине subsp. *compacta* отсутствует.

Обширный ареал вида хорошо коррелирует с широкой зоной экологической толерантности этого растения. *Saxifraga hirculus* растёт (Цыганов, 1983; Жукова и др., 2010) в пределах от арктического (с приходом солнечной радиации в 0–10 ккал / см<sup>2</sup> в год) до неморального (40–50 ккал / см<sup>2</sup> в год) климата с температурой самого холодного месяца в году от ниже -32°C до 0°C и уровнем его континентальности от океанической до ультраконтинентальной (при этом Е. Landolt (1977) отмечает, что растение избегает областей с выраженной континентальностью климата). Кроме того, Landolt (1977) указывает, что вид в Центральной Европе преимущественно произрастает в лесном поясе гор, часто при этом встречаясь также в субальпийском поясе и в предгорьях.

Влажность почвы (Цыганов, 1983; Жукова и др., 2010) может быть от уровня сухо-лесолуговой до болотной (по шкале Landolt'a (1977) – вид обычен на влажных и очень влажных почвах, встречается на мокрых, но избегает сухих, при этом уровень влажности почвы по сезонам может существенно отличаться), реакция её солевой вытяжки 3,5–6,5 (по Landolt'у (1977) – до 5,5); она должна быть незасолённой, может быть, как лишённой азота и бедной минеральными солями, так и довольно обеспеченной и тем, и тем (при этом Landolt (1977) считает её индикатором бедных азотом почв, обычно не встречающимся на богатых или не способных в этих условиях к конкуренции с другими видами). Помимо этого, Landolt (1977) указывает растение как

индикатор торфяных почв, избегающее почв минеральных (в том числе песчаных, галечных или каменистых) и встречающееся исключительно на богатых гумусом почвах; эти почвы или плохо вентилируемые, или вообще водонепроницаемые, бедные кислородом.

Освещённость места произрастания может варьировать от открытых пространств до уровня светлых лесов (Цыганов, 1983; Жукова и др., 2010), что примерно соответствует и мнению Landolt'a (1977), который указывает, что вид предпочитает полутень (с количеством света не менее 10% от освещённости открытого пространства), реже встречаясь на открытых местах.

Распространение *Saxifraga hirculus* лимитирует (Жукова и др., 2010) её отношение к солевому богатству почвы и засоленности (к данному фактору она стеновалентна), а также влажность почвы и освещённость местообитания (к ним она гемистеновалентна). Мезовалентен вид по отношению к реакции почвенного раствора и общей температуре климата (количеству приходящей солнечной радиации), гемизэвивалентен к богатству почвы азотом и температуре самого холодного месяца года, эвивалентен – к степени континентальности климата. Относительно всего комплекса условий вид можно считать мезобионтным, микроклимата – гемистенобионтным, почвенных условий – мезобионтным; только к макроклимату в целом растение эврибионтно.

Оптимальными условиями макроклимата для *Saxifraga hirculus* будет бореальный материковый климат с уровнем солнечной радиации 20–30 ккал / см<sup>2</sup> в год и зимним периодом со средней температурой самого холодного месяца -16...-24°C. Почва – с рН 4,5, незасоленная, бедная азотом и небогатая минеральными солями с увлажнением типа сыро-лесолугового; освещённость полуоткрытых пространств.

Описание экологических требований совпадает с данными по рассматриваемой территории (Перфильев, 1936; Лозина-Лозинская, 1939; Определитель..., 1962; Толмачёв, Мартыненко, 1976; Ребристая, 1984; Кудряшова, 2001; Мартыненко, Груздев, 2005; Шмидт, 2005), где подвид *subsp. compacta* в тундровой зоне растёт на открытых участках с субстратом, рыхлым и влажным в начале вегетации, а к её концу – существенно более плотным и сухим. Часто в сборах для экотопа указывается щебнистый характер почвы. В таёжной зоне представители типового подвида *subsp. hirculus* приурочены большей частью к экотопам с постоянным увлажнением (например, низинные болота и влажные места у обрывов), обычно избегая как тенистых лесов или олиготрофных торфяных болот, так и открытых лугов. В целом, *subsp. compacta* встречается в более холодном (в том числе с более суровой зимой) климате с менее выраженной континентальностью, чаще встречается в горах и в более высоких поясах; почвы предпочитает более щебнистые, что

расходится с данными Landolt'a (1977), с резкими колебаниями влажности по сезонам.

По классификации эколого-ценотических групп О.В. Смирновой и др. (2004) вид относится к водно-болотной группе, объединяющей прибрежно-водные и внутриводные виды, виды свежего аллювия, верховых и низинных болот. В целом, фитоценотически в тундровой зоне *Saxifraga hirculus* subsp. *compacta* приурочена к местообитаниям со слабой дерниной или без неё (сырые и заболоченные кустарниковые тундры; реже – горные лужайки, береговые скалы горных рек и галечные бечевники). Типовой подвид в таёжной зоне встречается по болотам (ключевым и переходным, сохраняясь иногда и после их сушения) и переувлажнённым экотопам пойм (сырым и заболоченным светло- и темнохвойным, хвойно-мелколиственным и мелколиственным лесам, заболоченным кустарникам, заболоченным и сырым лугам, заболоченным откосам и склонам, заболоченным берегам лесных рек и ручьёв), а также обочинам и колеям лесных дорог.

Характер освоенных видом экотопов неизбежно отражается на его морфологической структуре. Наименьшей структурной единицей побеговой системы взрослых особей *Saxifraga hirculus* является элементарный побег. Такие побеги представлены тремя вариантами: почвенно-воздушным вегетативным побегом, почвенно-воздушным вегетативно-генеративным и воздушным генеративным. Последний (и иногда первый) тип в структуре растения текущего года может отсутствовать; второй есть всегда. В исключительных случаях в составе особи присутствуют побеги, которые можно трактовать как почвенные вегетативные.

Почвенно-воздушный вегетативный побег развивается из пазушной почки листа срединной формации материнского побега обычно после зацветания последнего. Инициальная почка обычно находится на поверхности субстрата, но не в нём; однако мы сохраняем за ним термин «почвенно-воздушный», хотя и понимаем, что, может быть, более адекватной была бы дефиниция «напочвенно-воздушный». Он олиственный, нарастает вверх, однако, поскольку обычно растение обитает во влажных или даже сырых экотопах, первые его метамеры обычно тонкие и слабые, поэтому сам побег полегает основанием. Таким образом, в более сухих (в том числе сухих и холодных) местах он ортотропный или клиноапогеотропный, во влажных условиях – пассивно анизотропный, полегающий основанием. Междоузлия метамеров на влажных субстратах удлинённые, что позволяет такими же считать и сами побеги; в сухих или сухих и холодных местах они часто укорочены, то есть эти побеги розеточные (причём в ряде случаев они лишены базального изгиба и нарастают вертикально вверх).

Иногда на быстро растущих вверх субстратах растение образует

особый вариант элементарного побега – почвенный вегетативный. В этом случае трогающаяся в рост почка находится внутри субстрата, а развивающийся побег лишён хлорофилла и листьев срединной формации (при этом имеющиеся боковые структуры следует скорее считать паракатафиллами, чем катафиллами). Все его междоузлия удлинённые, нарастание, по-видимому, изотропное клиноапогеотропное или плагиотропное анизотропное (в какой-то момент направление роста меняется, и верхушка выходит на поверхность). Как и удлинённые почвенно-воздушные побеги эти побеги хрупкие; как показывает просмотр сборов, они вряд ли сохраняют морфологическую целостность хотя бы до весны следующего года, что позволяет считать их столонами.

Почвенно-воздушный вегетативно-генеративный побег обычно развивается из перезимовавшей терминальной почки почвенного или почвенно-воздушного побега, реже – из пазушной почки почвенно-воздушного вегетативно-генеративного побега. В целом он олиственный, Достаточно часто (в сухих и сухих холодных экотопах) в основании он имеет небольшую розеточную часть, не менее часто (во влажных экотопах) он её лишён; весь побег, таким образом, будет нижнерозеточным или удлинённым соответственно. Нарастает вертикально вверх; иногда – полегает основанием. На верхушке располагается генеративная часть, по мере движения к которой по стеблю листья срединной формации через переходные образования меняются на брактей. Соцветие – открытая равносторонняя малоцветковая (обычно 2–3 цветка; реже – 1) брактеозная кисть, иногда с одноцветковыми паракладиями (в этом случае всё соцветие фрондулёзно-брактеозное). Зацветание всей синфлоресценции базипетальное; верхушечного соцветия – акропетальное.

Воздушный генеративный побег формируется редко в генеративной части растения и представляет собой паракладий; в зависимости от своего положения в сложном соцветии, он имеет один или два метамера, почки которых не тронулись в рост и псевдотерминальный цветок. Развивается из пазушной почки материнского почвенно-воздушного вегетативно-генеративного побега после зацветания последнего и является побегом обогащения. В состав многолетней побеговой системы не входит, отмирая нацело; поскольку мы не видели у таких структур больше одного цветка, порядок её зацветания здесь не обсуждается.

Следующий морфологический уровень занимает монокарпический дициклический вегетативно-генеративный анизотропный (реже – изотропный) удлинённый (реже – ниже- или среднерозеточный) почвенно-воздушный побег. Он представляет собой сочетание двух вариантов из описанных выше элементарных побегов:



почвенного или почвенно-воздушного вегетативного и почвенно-воздушного вегетативно-генеративного. На его основе возникает система из одного дициклического побега и нескольких дочерних элементарных; в ряде случаев побеги ветвления не образуются, но причины этого – задача будущих исследований. После цветения такой побег отмирает с дистального конца до зоны возобновления, а оставшаяся часть входит в многолетнюю побеговую систему.

Основу многолетней побеговой системы *Saxifraga hirculus* составляет симподиальная ось, представляющая собой совокупность из монокарпического побега текущего года и резидов дициклических побегов прошлых лет. Последовательная линия таких резидов представляет собой корневище в понимании Е.Л. Нухимовского (1997). Новый элемент в состав корневища входит в конце вегетационного периода после отмирания большей части побега текущего года с дистального конца до зоны возобновления; само корневище постепенно отмирает с проксимальной части. При этом отмирание идёт тем быстрее, чем экотоп более обводнённый и тёплый; в любом случае обычно не удаётся достоверно увидеть остатки более 4–5 дициклических побегов. На наиболее сухих субстратах (и обычно в более холодных условиях) многолетняя побеговая система представляет собой разветвлённое корневище; при этом порядок ветвления редко превышает два.

Исходя из морфологического описания, видно, что жизненная форма *Saxifraga hirculus* в большинстве случаев – дерновое многолетнее поликарпическое травянистое растение с ассимилирующими побегами несуккулентного типа. При этом биоморфа *Saxifraga hirculus* subsp. *compacta* обычно представлена рыхлокустовым дерновым растением, а типового подвида – корневищным дерновым. У последнего при произрастании на быстро растущих вверх субстратах может формироваться столонная биоморфа, а у первого – крайне редко – возникает плотнокустовая форма.

Таким образом, можно заметить, что типичные экземпляры разных подвигов *Saxifraga hirculus* хорошо отличаются друг от друга морфологически, хотя их частные жизненные формы сформированы на единой основе. При этом в постоянно влажных условиях у subsp. *compacta* может возникать экобиоморфа, соответствующая основной жизненной форме subsp. *hirculus*, но у последнего в сухих условиях экологического варианта, соответствующего базиобиоморфе первого, не формируется. Вероятно, особенно учитывая, что в начале вегетации грунты в тундровой зоне всегда переувлажнены, компактная форма оказалась поддержана отбором как реакция на более холодные условия региона – рыхлокустовое растение в большей степени, чем длиннокорневищное способно к формированию собственного

микроклимата.

**Заключение.** На северо-востоке Европейской России *Saxifraga hirculus* произрастает по всей территории, встречаясь, однако, не повсеместно; при этом на юге региона растёт типовой подвид *subsp. hirculus*, на севере – *subsp. compacta*. Границей ареалов этих подвидов является условная линия с крайнего севера Приполярного Урала на Косминский камень Тиманского кряжа и далее на п-ов Канин, но сама граница не резкая – в широкой полосе лесотундры и южной тундры встречаются оба подвида, различаясь освоенными экотопами.

В целом, *subsp. compacta*, тяготеющий к более холодному и менее континентальному климату и экотопам с выраженным контрастным увлажнением и более водопроницаемыми почвами, растёт в разных типах тундр (как равнинных, так и горных), на горных луговинах и по берегам горных рек, в то время как типовой подвид встречается преимущественно на различных болотах и в иных заболоченных фитоценозах.

Приуроченность к разным экотопам приводит к структурным изменениям особей, наиболее ярко проявляющимся на уровне жизненной формы. Базовой жизненной формой *subsp. hirculus* является дерновое корневищное многолетнее поликарпическое травянистое растение, а *subsp. compacta* – дерновое рыхлокустовое. При этом в относительно сухих условиях северный подвид формирует дерновую плотнокустовую экобиморфу, а в постоянно влажных – корневищную дерновую. В свою очередь типовой подвид в сверхвлажных условиях с быстро растущим вверх субстратом образует столонную экобиморфу.

*Авторы признательны З.Г. Улле (SYKO), В.А. Бубыревой (LECB), А.В. Леострину (LE), А.Б. Чхобадзе (ВоГУ) за помощь в работе с коллекциями.*

### Список литературы

- Бекетов А.Н. 1884. Об Архангельской флоре // Труды Санкт-Петербургского общества естествоиспытателей. Т. 15, вып. 2. С. 523-616.
- Жукова Л.А. 2004. Оценка экологической валентности видов основных эколого-ценотических групп // Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность. В 2 кн. Кн. 1. М. С. 256-270.
- Жукова Л.А., Дорогова Ю.А., Турмухаметова Н.В., Гаврилова М.Н., Полянская Т.А. 2010. Экологические шкалы и методы анализа экологического разнообразия растений. Йошкар-Ола. 368 с.
- Кудряшова Г.Л. 2001. Сем. 87. *Saxifragaceae* Juss. – Камнеломковые // Флора Восточной Европы. Т. X. СПб. С. 285-301.
- Лозина-Лозинская А.С. 1939. Подсем. 1. *Saxifragoideae* A. Br. // Флора СССР. В 30 т. Т. 9. М.; Л. С. 135-219.
- Мартыненко В.А., Груздев Б.И. 2005. Определитель сосудистых растений окрестностей Сыктывкара. Екатеринбург. 260 с.

- Мартыненко В.А., Груздев Б.И.* 2008. Сосудистые растения Республики Коми. Сыктывкар. 136 с.
- Нухимовский Е.Л.* 1997. Основы биоморфологии семенных растений: В 2 т. Т. 1. Теория организации биоморф. М. 630 с.
- Определитель высших растений Коми АССР.* 1962. М.; Л. 355 с.
- Перфильев И.А.* 1936. Флора Северного края. В 3 ч. Ч. 2, 3. Двудольные. Архангельск. 397 с.
- Ребристая О.В.* 1984. Сем. XXXV. *Saxifragaceae* – Камнеломковые. // Арктическая флора СССР. Вып. IX. Семейства *Droseraceae* – *Leguminosae*. В 2 ч. Ч. 1. Семейства *Droseraceae* – *Rosaceae*. Л. С. 24-96.
- Серебряков И.Г.* 1952. Морфология вегетативных органов высших растений. М. 391 с.
- Серебряков И.Г.* 1962. Экологическая морфология растений: Жизненные формы покрытосеменных и хвойных. М. 378 с.
- Серебряков И.Г.* 1964. Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника. В 5 т. Т. 3. М.; Л. С. 146-205.
- Смирнова О.В., Ханина Л.Г., Смирнов В.Э.* 2004. Эколого-ценотические группы в растительном покрове лесного пояса Восточной Европы // Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность. В 2 кн. Кн. 1. М. С. 165-175.
- Толмачёв А.И., Мартыненко В.А.* 1976. Сем. 47. *Saxifragaceae* Juss. – Камнеломковые // Флора северо-востока европейской части СССР. В 4 т. Т. III. Семейства *Nymphaeaceae* – *Hippuridaceae*. Л. С. 90-100.
- Цыганов Д.Н.* 1983. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М. 197 с.
- Шмидт В.М.* 2005. Флора Архангельской области. СПб. 346 с.
- Hedberg K.O.* 1992. Taxonomic differentiation in *Saxifraga hirculus* L. (*Saxifragaceae*) – a circumpolar Arctic-Boreal species of Central Asiatic origin // Botanical Journal of the Linnean Society. Vol. 109. P. 377-393.
- Landolt E.* 1977. Ökologische Zeigerwerte zur Schweizer Flora // Veroff. Geobot. Inst. ETH. Zurich. H. 64. S. 1-208.

## **ECOLOGICAL MORPHOLOGY OF *SAXIFRAGA HIRCULUS* L. IN THE NORTH-EAST OF EUROPEAN RUSSIA**

**Yu.A. Bobroff<sup>1</sup>, D.A. Philippov<sup>2</sup>, I.S. Bulysheva<sup>1</sup>, L.M. Pozdeeva<sup>1</sup>**

<sup>1</sup>Pitirim Sorokin Syktyvkar State University, Syktavkar

<sup>2</sup>Papanin Institute for Biology of Inland Waters RAS, Borok  
(Yaroslavl Region)

We studied the geographical and ecological identity of the distribution of representatives of the two subspecies of *Saxifraga hirculus* in northeastern European Russia. They showed that plants of subsp. *compacta* grow in cold climates on alternately wet substrates of different types of tundras; plants of subsp. *hirculus* grow under conditions warmer conditions with constant strong humidification. Growth in different conditions led to significant differences in

biomorphs of both subspecies. The basic biomorph of the northern subspecies is loose turfy polycarpic perennial herbaceous plants, while that of the typical one is the rhizomatous turfy plant.

**Keywords:** *yellow marsh saxifrage, Saxifraga hirculus, subspecies, European North-East of Russia, ecology, phytocenology, ecological morphology, growth forms.*

*Об авторах:*

БОБРОВ Юрий Александрович – кандидат биологических наук, доцент, доцент кафедры экологии института естественных наук, ФГБОУ ВО «Сыктывкарский государственный университет им. Питирима Сорокина», 167001, Республика Коми, Сыктывкар, Октябрьский пр., 55, e-mail: mail@dokkalfar.ru

ФИЛИППОВ Дмитрий Андреевич – кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник лаборатории высшей водной растительности ФГБУН Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, 152742, Ярославская обл., Некоузский р-н, п. Борок, 109, e-mail: philiprov\_d@mail.ru

БУЛЬШЕВА Илона Станиславовна – бакалавр экологии, магистр кафедры экологии института естественных наук, ФГБОУ ВО «Сыктывкарский государственный университет им. Питирима Сорокина», 167001, Республика Коми, Сыктывкар, Октябрьский пр., 55, e-mail: bulysheva96@mail.ru

ПОЗДЕЕВА Любовь Михайловна – бакалавр кафедры экологии института естественных наук ФГБОУ ВО «Сыктывкарский государственный университет им. Питирима Сорокина», 167001, Республика Коми, Сыктывкар, Октябрьский пр., 55, pozdeevaliubovm@yandex.ru.

Бобров Ю.А. Экологическая морфология *Saxifraga hirculus* L. на северо-востоке Европейской России / Ю.А. Бобров, Д.А. Филиппов, И.С. Бульшева, Л.М. Поздеева // Вестн. ТвГУ. Сер.: Биология и экология. 2020. № 2(58). С. 64-74.

УДК 638.132.1

## **ПРОФИЛАКТИКА ЛЕСНЫХ ЭНТОМОВРЕДИТЕЛЕЙ С ПОМОЩЬЮ НЕКТАРОПРОДУЦЕНТОВ**

**А.М. Шарьгин<sup>1</sup>, А.В. Кривцова<sup>2</sup>**

<sup>1</sup>ООО «ЗДОРОВЫЙ ЛЕС», Москва

<sup>2</sup>ООО «Эко Регион Лаб», Брянск

Изучены возможности создания системы биотехнической профилактики лесных энтомовредителей с помощью растений, обладающих высокой нектарной ценностью. Проведен сравнительный анализ эффективности