

Marsteller R. Synsystematische Übersicht über die Moosgesellschaften Zentraleuropas // Herzogia. 1993. 9 Bd. S. 513—541.

Mönkemeyer W. Bryales // Die Süßwasser-Flora Deutschlands, Österreichs und der Schweiz. Hf. 14. Bryophyta. Jena, 1914. S. 39—168.

Muotka T., Virtanen R. The stream as habitat template for bryophytes: species' distributions along gradients in disturbance and substratum heterogeneity // Freshwat. Biol. 1995. Vol. 33. N 2. P. 141—160.

Tansley A.G. The Cumbrian Lakes // The British Islands and their vegetation. Vol. II. Cambridge, 1949. P. 597—621.

Институт биологии внутренних вод
им. И.Д. Папанина РАН
152742, Ярославская обл., пос. Борок

Поступила в редакцию
06.06.01

ON THE BIOLOGY AND ECOLOGY
OF *FONTINALIS ANTIPIRETIKA* L. EX HEDW. (*FONTINALIACEAE* SCHIMP.)
IN THE YAROSLAVL VOLGA REGION

E.V. Chemeris, A.A. Bobrov

Summary

Literature and original data on biology, ecology and phytocenology of the water moss, *Fontinalis antipyretica* L. ex Hedw. (*Fontinaliaceae* Schimp.), a species widespread in the Yaroslavl Volga Region (Yaroslavl Province and adjacent territories of the Vologda, Kostroma and Tver regions), were summarized. It was shown that this species preferred cool, moderately hard, neutral running waters and stony bottoms, therefore it was especially abundant on riffles of small and medium rivers, where it is often represented by var. *gracilis* (Lindb.) Schimp. Seasonal development of the moss under river conditions was considered. The growth of *F. antipyretica* continues all year round, but it is limited by water temperature above 20°C, drying in a low water period, mechanical damage during drifting of ice and floods, and also by a strong development of aquatic vascular plants and filamentous algae.

УДК 582.693

ЗАВИСИМОСТЬ МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ХАРАКТЕРИСТИК
ОТ УСПЕХА ЛОВЛИ НАСЕКОМЫХ И УСЛОВИЙ ОБИТАНИЯ
U DROSERA ROTUNDIFOLIA L., *D. ANGLICA* HUDS.,
D. × OBOVATA MERT. ET KOCH (*DROSERACEAE*)
И *PINGUICULA VULGARIS* L. (*LENTIBULARIACEAE*)

П.А. Волкова, Е.М. Кумскова, А.Б. Шипунов

Род *Drosera* L. насчитывает более 90 видов и распространен космополитно. Центр разнообразия этого рода находится в Австралии и Новой Зеландии (Juniper, 1989).

Представители рода *Drosera* — многолетние, как правило, болотные травянистые растения с коротким ползучим или клубневидным корневищем и прикорневой розеткой черешковых листьев (Денисова, 1981; Баландин, Баландина, 1993). Листья росянок имеют короткие железистые ловчие волоски в центре листовой пластинки и более длинные волоски по ее краям. Головку волоска окружает капля густой липкой слизи. Для

выделения слизи и ферментов и для всасывания питательных веществ служит один и тот же тип железок. Мелкие членистоногие (двукрылые, перепончатокрылые, ногохвостки, пауки, клещи и др.) садятся или вползают на лист и прилипают к нему. Все волоски листа изгибаются навстречу добыче, обволакивая ее слизью, в которой содержатся вещества, оказывающие на насекомых парализующее действие, и пищеварительные ферменты. Край листа медленно загибается и закрывает добычу, которая вскоре начинает перевариваться. Когда переваривание закончится, лист раскрывается, волоски выпрямляются, головки их оказывают

ся непокрытыми каплями выделений и неперсваренный наружный скелет насекомого удаляется с листа ветром (Дарвин, 1908; Пельших, 1917).

Установлено, что железистые волоски листа приводятся в движение в тех случаях, когда вслед за механическим раздражением листа следует его химическое раздражение, вызываемое веществами, диффундирующими из тела пойманного насекомого (Холодный, 1948).

Три изучаемых нами вида *Drosera* отличаются друг от друга в основном формой, размером и положением листовой пластинки. У *D. rotundifolia* L. листья прижаты к субстрату, при этом черешок резко переходит в листовую пластинку, длина которой несколько меньше ширины. У *D. anglica* Huds. черешок, расположенный почти перпендикулярно субстрату, постепенно переходит в листовую пластинку, длина которой превышает ширину в 5—10 раз. *D. × obovata* Mert. et Koch является гибридом *D. anglica* и *D. rotundifolia* (Wood, 1955). У этого гибрида черешок плавно переходит в листовую пластинку, которая несколько приподнята над субстратом. Наибольшая ширина листовой пластинки немного уступает ее длине и расположена в верхней части листа.

Жирянка *Pinguicula vulgaris* L. — циркумполярный вид. Это многолетнее травянистое растение с прикорневой розеткой листьев и слабо развитой корневой системой встречается на влажных лугах и болотах. Растение несет в среднем 6—10 довольно толстых, продолговатых, светло-зеленых листьев, почти не имеющих черешка. Молодые листья глубоко вогнуты и торчат вверх, более старые, наружные, плоские или выпуклые и лежат на земле (Дарвин, 1908; Juniper, 1989). Слизевые железки располагаются на верхней стороне листьев, на лепестках, чашелистиках, а также на цветоносе. На 1 мм² в среднем приходится 6—8 железок. Функции привлечения добычи и ее переваривания разделены между железками двух разных типов. Слизевые волосковидные железки секретируют ловчую слизь и откладывают ее на ловчие головки. Блестящие капли слизи приманивают насекомых, в то же время (обладая клеящими свойствами) они удерживают пойманную добычу на листовой пластинке, а сидячие пищеварительные железки наиболее активны в пищеварении и всасывании веществ (Муравник, 1988).

Было неоднократно установлено, что число пойманных насекомых влияет на вегетативный рост и на вероятность цветения, а также на другие характеристики видов *Drosera* (Chandler, Anderson, 1976; Small et al., 1977; Krafft, Handel, 1991; Redbo-Torstensson, 1994; Brewer, 1998). При этом эффект от пойманных насекомых проявляется слабее на более богатой минеральными веществами почве. Надо отметить, что число пойманных насекомых зависит от погодных условий. Если насекомых мало,

то различия в успехе ловли насекомых разными растениями становятся заметнее (De Ridder, Dhondt, 1992). Влияние насекомых на жизнедеятельность зависит и от размера растения. У крупных экземпляров при достаточном числе насекомых вероятность цветения выше, чем у мелких (De Ridder, Dhondt, 1992; Worley, Harder, 1999). У *P. vulgaris* число листьев на годичном побеге определяется на ранних стадиях развития и не зависит от числа пойманных насекомых (Karlsson, 1986; Worley, Harder, 1999). Сравнительный анализ влияния успешности ловли насекомых на морфофизиологические характеристики разных видов насекомоядных растений в литературе отсутствует.

О прочих факторах, влияющих на интенсивность вегетативного роста и размножения у насекомоядных растений, единого мнения не существует. Г. De Ridder и А.А. Dhondt (1992) полагают, что на вегетативный рост *D. intermedia* могут влиять условия окружающей среды. По мнению Р. Redbo-Torstensson (1994), число листьев и цветков у *D. rotundifolia* не зависит от внешних условий. Успех плодоношения и интенсивность вегетативного роста *P. vulgaris* коррелируют с плодородностью почвы, по данным А.С. Worley и L.D. Harder (1999). По другим данным (Aldenius et al., 1983; Molau, 1993), биомасса и интенсивность размножения этого вида зависят и от других характеристик местообитания. При этом важнейшим лимитирующим фактором является доступность воды, так как листья, покрытые секреторными железками, обладают высоким уровнем транспирации (Karlsson, 1986). Большинство цитируемых работ основано на исследованиях насекомоядных растений в лабораторных условиях, что значительно сужает область применения сделанных там выводов.

Цель нашего исследования — выявление связи между интенсивностью вегетативного роста и размножения и успехом ловли насекомых, а также условиями обитания у различных видов насекомоядных растений. Мы анализировали результаты синхронных ежедневных наблюдений над популяциями насекомоядных растений в полевых условиях.

С 25 по 29 июля 1999 г. и с 12 июля по 5 августа 2000 г. велись ежедневные наблюдения за насекомоядными растениями, принадлежащими к родам *Drosera* и *Pinguicula* в Лоухском р-не Республики Карелия в окрестностях губы Чупа Белого моря (62°30' с.ш., 32°35' в.д.).

В 1999 г. поместили 23 растения из популяции *Drosera rotundifolia*, расположенной на мысе Иванов Наволок. Данная популяция находилась на олиготрофном болотце, располагавшемся на сложенной базальтовыми породами возвышенности. Вероятность того, что метки влияли на успех ловли насекомых, мала, так как метки были очень легкими и прикреплялись на цветоносе. В течение пяти дней вели наблюдение за поведением всех меченых растений *Drosera*. При этом для каждого растения один раз измерили ширину наибольшего листа, а также расстояние от растения до границы распространения данной группы особей (так называемой границы попу-

Таблица 1

Возрастные типы листьев

Тип листьев	Характеристика состояния листьев
1 Развивающиеся	еще не развернувшиеся листья, не способны ловить насекомых
2 Активные	зрелые листья, способны ловить насекомых
3 Отмершие	старые листья с нефункционирующими слизевыми железками, не способны ловить насекомых

лянии), а также не реже одного раза в сутки подсчитывали общее число листьев, число листьев с находящимися на них насекомыми. По указанным выше параметрам провели также разовый обмер 25 растений из других групп особей. В ходе обработки данных наблюдений вычислили "коэффициент улавливаемости" $K = n/N$, где n — число листьев с прилипшими к ним насекомыми, N — общее число листьев на растении. Эта величина может принимать значения от 0 до 1 и является показателем ловчей активности каждого растения.

В 2000 г. из популяций *D. anglica*, *D. rotundifolia* и *D. × obovata*, расположенных на каменистом берегу оз. Верхнее Пулонгское, поместили по 15 растений. Кроме того, вели контрольные наблюдения за 5 лишенными меток растениями из популяции *D. rotundifolia*. Из популяции *D. rotundifolia*, расположенной на сплавине у берега оз. Левое (в 3 км к северу от деревни Н. Пулонга), также поместили 15 растений. Из всех 4 популяций было выделено по одному модельному растению. Ежедневно для каждого листа модельного растения отмечали количество насекомых, состояние пластинки, ее длину и ширину, длину черешка, а также возрастной тип листа (табл. 1). Наблюдения за растениями из этих популяций вели в течение 10 дней. Кроме того, поместили 10 растений вида *D. rotundifolia* из пятой популяции, расположенной на о. Иваньков (губа Кив), за которыми наблюдали в течение 7 дней.

Один раз в сутки подсчитывали число насекомых, находящихся на каждом активном листе каждого растения, и об-

щее число листьев на растении. Кроме того, один раз измерили длину и ширину самого крупного листа, длину его черешка, диаметр листовой розетки и расстояние от растения до границы популяции, которой оно принадлежит.

В течение 12 дней ежедневные наблюдения проводились также за 15 растениями из популяции *P. vulgaris*, расположенной на каменистом берегу оз. Нижнее Пулонгское. За 15 растениями из второй популяции этого вида, расположенной среди мха на каменистом субстрате рядом с тропинкой на мысе Иванов Наволок, наблюдали в течение 6 дней. Один раз в сутки отмечали число отмерших, активных и развивающихся листьев, число насекомых на каждом активном листе, а также измеряли длину и ширину наибольшего листа, состояние его листовой пластинки, а при наличии цветка — длину цветоноса.

Отмечали все виды растений, произрастающих вблизи каждой из исследуемых популяций, и их обилие. По этим данным с помощью экологических шкал А.Г. Раменского с соавторами (1956) вычислили степень увлажненности и активное богатство почвы для каждой популяции — ее обеспеченность питательными веществами в подвижной и усвояемой растениями форме (растворимыми солями, легко минерализуемыми соединениями азота и т.п.) (Раменский и др., 1956). Для каждой из исследуемых популяций по трехбалльной шкале визуально отмечали степень защищенности популяции от ветра (табл. 2).

Число насекомых на листе зависело не только от интенсивности ловли и переваривания, но также и от других факторов: мы наблюдали случаи клептопаразитизма, когда муравьи уносили прилипших к листьям мертвых, но еще не переваренных насекомых.

Полученные в ходе наблюдений данные обработали с помощью пакета STATISTICA for Windows (StatSoft, Inc., 1995). Для всех данных наблюдений вычислили коэффициенты корреляции. Анализировали параметрические коэффициенты корреляции, так как распределение данных было близким к нормальному. Для каждой изучаемой в 1999 и 2000 г. популяции построили графики зависимости среднего числа насекомых на растении (среднего арифметического числа насекомых на всех исследуемых растениях за одно наблюдение) и среднего числа активных листьев на растении (среднего арифметического чис-

Таблица 2

Успешность ловли насекомых, число активных листьев у изученных насекомоядных растений и условия их обитания по данным 1999 и 2000 гг.

Популяция	Увлажненность (Раменский и др., 1956)	Степень защищенности от ветра	Активное богатство почвы (Раменский и др., 1956)	Среднее число насекомых на растении*	Среднее число активных листьев на растении*
<i>Drosera rotundifolia</i> на мысе Иванов Наволок (1999 г.)	сыролуговое (77—88 баллов)	высокая	особо бедная (1—3 балла)	2,4 ± 0,2	8,0 ± 0,2
<i>D. anglica</i> на берегу оз. Верхнее Пулонгское (2000 г.)	влажнолуговое (64—76 баллов)	низкая	бедная (4—6 баллов)	12,9 ± 2,7	7,2 ± 0,3
<i>D. × obovata</i> на берегу оз. Верхнее Пулонгское (2000 г.)	влажнолуговое (64—76 баллов)	низкая	бедная (4—6 баллов)	5,3 ± 1,0	6,4 ± 0,2
<i>D. rotundifolia</i> на берегу оз. Верхнее Пулонгское (2000 г.)	влажнолуговое (64—76 баллов)	низкая	бедная (4—6 баллов)	4,5 ± 1,0	6,9 ± 0,4
<i>D. rotundifolia</i> на берегу оз. Левое (2000 г.)	сыролуговое (77—88 баллов)	средняя	особо бедная (1—3 балла)	1,5 ± 0,4	3,7 ± 0,1
<i>D. rotundifolia</i> на о. Иваньков (2000 г.)	сыролуговое (77—88 баллов)	низкая	особо бедная (1—3 балла)	2,7 ± 0,3	4,5 ± 0,1
<i>Pinguicula vulgaris</i> на берегу оз. Нижнее Пулонгское (2000 г.)	сыролуговое (77—88 баллов)	средняя	бедная (4—6 баллов)*	1,1 ± 0,2	4,5 ± 0,2
<i>P. vulgaris</i> на мысе Иванов Наволок (2000 г.)	влажнолуговое (64—76 баллов)	средняя	бедная (4—6 баллов)	8,5 ± 1,3	2,8 ± 0,5

* — ± стандартная ошибка среднего.

ла активных листьев на всех исследуемых растениях за одно наблюдение) от времени наблюдения (рис. 1 и 2)

В период наблюдений в 1999 и 2000 гг. ветер был переменным, а средняя дневная температура воздуха и количество осадков существенно различались. В 1999 г. средняя дневная температура воздуха составляла около +20°, было пасмурно (средняя облачность около 80%), часто шел дождь. В 2000 г. средняя дневная температура воздуха составляла около +25°, небо было ясное (средняя облачность около 0%), дождя не было.

Морфологические характеристики

Корреляционный анализ данных, полученных в 2000 г. при разовом обмере растений, выявил небольшую положительную корреляцию между длиной и шириной листа у всех исследованных видов ($r = 0,5-0,7$; $p < 0,05$). У всех росянок обнаружили также положительную корреляцию между длиной черешка наибольшего листа и диаметром листовой розетки ($r = 0,8-1,0$; $p < 0,05$), тогда как для *P. vulgaris* эти показатели не анализировали вследствие незначительной длины черешка листа.

При анализе коэффициентов корреляции данных, полученных при ежедневных наблюдениях за *P. vulgaris* на берегу оз. Нижнее Пулонгское, видно, что число активных листьев у *P. vulgaris* коррелирует с числом развивающихся листьев ($r = 0,7$; $p < 0,05$). Таким образом, при увеличении общего числа листьев соотношение между количеством листьев разных типов у *P. vulgaris* остается прежним.

По результатам корреляционного анализа данных, полученных в ходе ежедневных наблюдений за *D. rotundifolia* и за *P. vulgaris*, вероятность наличия соцветия или цветка, а в случае их наличия и длина цветоноса положительно коррелируют с длиной и шириной листьев ($r = 0,6$; $p < 0,05$). Отсюда можно сделать предположение, что у *D. rotundifolia* и *P. vulgaris* успеш-

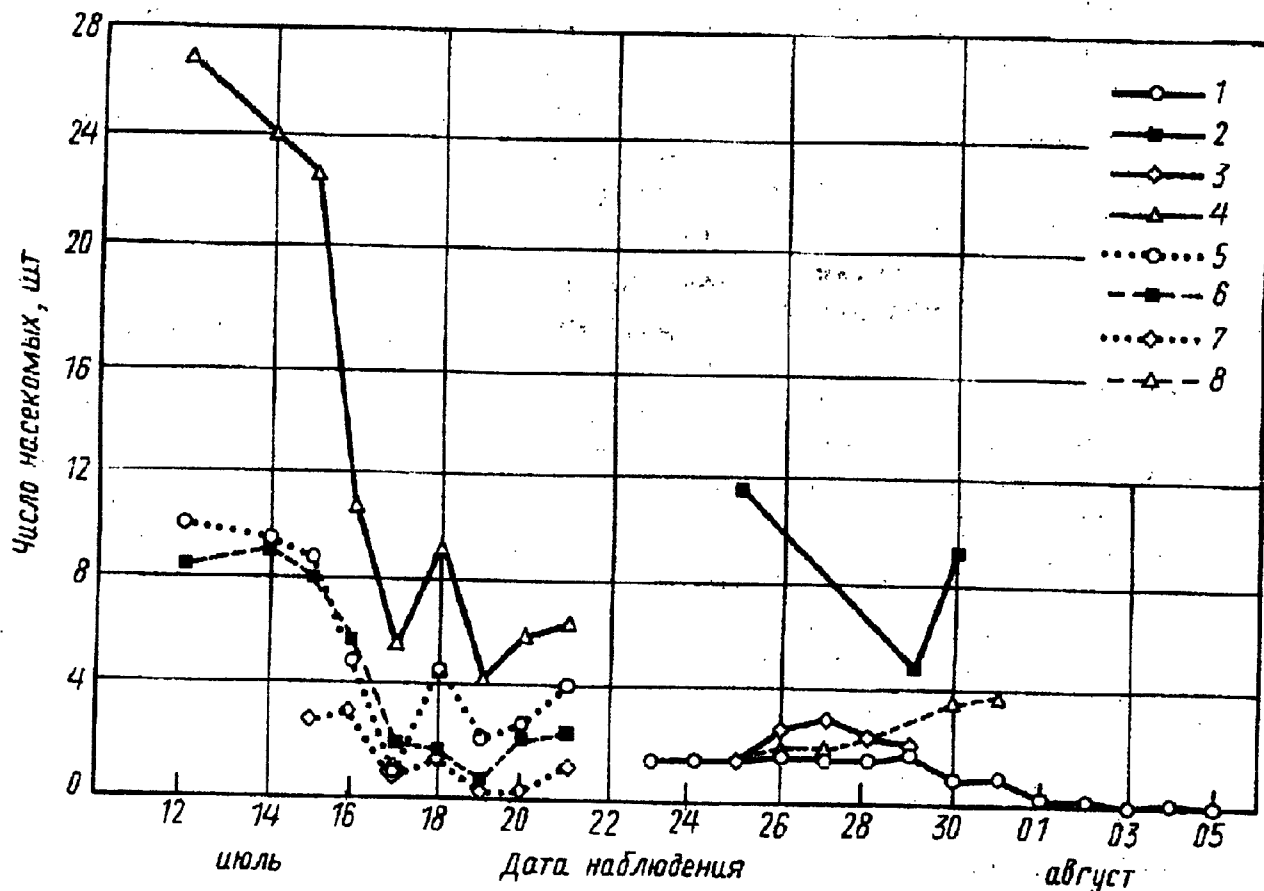


Рис. 1. Среднее число насекомых на исследуемых насекомоядных растениях по данным 1999 и 2000 гг.

P. vulgaris: 1 — на берегу оз. Нижнее Пулонгское (2000 г.); 2 — на мысе Иванов Наволок (2000 г.); *D. rotundifolia*: 3 — на мысе Иванов Наволок (1999 г.); 6 — на берегу оз. Верхнее Пулонгское (2000 г.); 7 — на берегу оз. Левое (2000 г.); 8 — на о. Ивановов (2000 г.); 4 — *D. anglica* на берегу оз. Верхнее Пулонгское (2000 г.); 5 — *D. obovata* на берегу оз. Верхнее Пулонгское (2000 г.)

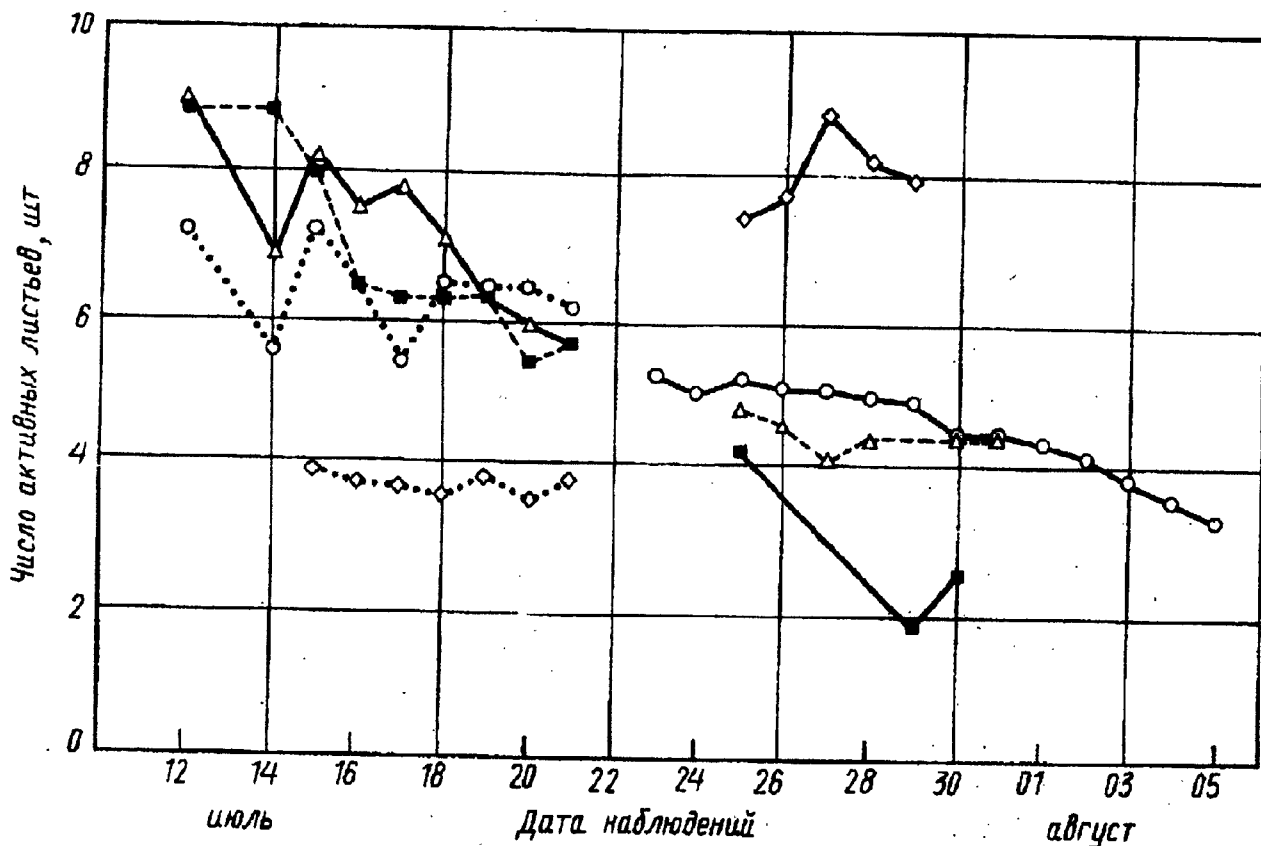


Рис. 2. Среднее число активных листьев на исследуемых насекомоядных растениях по данным 1999 и 2000 гг.

Условные обозначения см. на рис. 1

ность цветения повышается с увеличением размеров растения. Этот факт подтверждает данные, полученные в других странах для *P. vulgaris* (Worley, Harder, 1999, Канада) и для *D. intermedia* (De Ridder, Dhondt, 1992, Бельгия) в полевых условиях.

Характеристики ловли насекомых

По данным разового обмера популяции *D. rotundifolia* на оз. Верхнее Пулонгское, растения с метками не отличаются по успешности ловли (т.е. по общему числу пойманных насекомых; среднему числу насекомых на лист; числу листьев с насекомыми и их отношению к общему числу листьев) от растений, лишенных меток. Отсюда можно сделать вывод, что метки не оказывают существенного влияния на жизнедеятельность растений.

В ходе ежедневных наблюдений отмечали изменение числа пойманных растениями насекомых и числа разных типов листьев на растении с течением времени (рис. 1 и 2). По данным P. Redbo-Torstensson (1994), в Швеции у *D. rotundifolia* число отмерших листьев составляло в среднем 1,3—2,5 на растение, а общее число листьев на растении варьировало от 1 до 10 и составляло в среднем 4,5 листа на растение. Эти показатели не отличаются достоверно от полученных нами.

В 1999 г. успешность ловли и число активных листьев у *D. rotundifolia* в период наблюдений увеличивались. В 2000 г. у растений из всех исследуемых популяций *Drosera* на берегу оз. Верхнее Пулонгское и у *P. vulgaris* на берегу оз. Нижнее Пулонгское успешность ловли и число активных листьев, наоборот, уменьшались. У растений из популяции *D. rotundifolia* на берегу оз. Левое эффективность ловли насекомых также снижалась, при этом число активных листьев в период наблюдений оставалось постоянным. У *D. rotundifolia* на о. Иваньков эффективность ловли в период наблюдений возрастала, а число активных листьев уменьшалось (рис. 1 и 2). Ловля насекомых у *P. vulgaris* на мысе Иванов Наволок происходила значительно успешнее, чем на берегу оз. Нижнее Пулонгское. При этом растения *P. vulgaris* на мысе Иванов Наволок имели в среднем больше активных листьев, чем растения из другой популяции (табл. 2).

Как видно из этого описания, успешность ловли растениями насекомых и число активных листьев на растениях изменялись со временем. Мы предполагаем, что успешность ловли насекомых у *P. vulgaris* и всех исследованных видов *Drosera* зависит от погодных условий (в том числе от направления ветра). Зависимость числа активных листьев от времени у *D. rotundifolia* в 1999 и 2000 гг. различна, а в пределах одного года у всех изученных видов *Drosera* и *P. vulgaris* варьирует в зависимости от местообитания. Можно предположить, что число активных листьев на растении у *P. vulgaris* и всех исследованных видов *Drosera* зависит как от погодных условий (в основном от количества осадков), так и от условий обитания. При этом прослеживается четкая положительная зависимость числа активных листьев у *D. rotundifolia* от активного богатства почвы, что противоречит данным Redbo-Torstensson

(1994), тогда как изменение открытости для ветра и увлажненности местообитания в пределах одного года не влияет существенно на количество активных листьев и успешность ловли.

Сделанный нами вывод о зависимости числа листьев от условий окружающей среды для исследованных видов *Drosera* подтверждает полученные для *D. intermedia* данные De Ridder и Dhondt (1992), а для *P. vulgaris* уточняет данные многих авторов (Aldenius et al., 1983; Karlsson, 1986; Molau, 1993; Worley, Harder, 1999). Корреляционный анализ данных, полученных в ходе разового обмера росянок, показал, что при уменьшении расстояния от растения до центра популяции у *D. rotundifolia* возрастает длина черешка ($r = -0,8-0,6$; $p < 0,05$), при этом для двух других изучаемых видов *Drosera* влияния близости растения к центру популяции на размер растения не наблюдали. У *D. anglica* и *D. × obovata* при приближении растения к центру популяции существует тенденция к уменьшению количества насекомых на листьях ($r = 0,6$ и $r = 0,4$ соответственно; $p < 0,05$), тогда как у *D. rotundifolia* такой тенденции не обнаружили. Полученные данные позволяют говорить о наличии у всех изученных видов *Drosera* внутривидовой конкуренции. У *D. rotundifolia* при горизонтальном расположении листьев удаленность от границы популяции компенсируется увеличением ловчей поверхности и не влияет на успех ловли, а приподнятые от земли листья *Drosera anglica* и *D. × obovata* "фильтруют" воздушный поток и осаждают насекомых по мере их продвижения к центру популяции, поэтому у этих последних видов внутривидовая конкуренция выражена особенно ярко. Сравнение интенсивности внутривидовой конкуренции для исследованных нами видов насекомоядных растений не приводится в доступной авторам литературе.

Взаимосвязь различных характеристик и сравнение видов

Корреляционный анализ данных, полученных в ходе наблюдений за модельными растениями и разового обмера *Drosera*, выявил взаимосвязь между числом пойманных насекомых и показателями размера растения, т.е. числом листьев, их шириной, длиной, длиной черешка и диаметром листовой розетки ($r = 0,5-0,8$; $p < 0,05$). Подобная связь была выявлена в ходе лабораторных исследований других видов *Drosera* (Chandler, Anderson, 1976; Small et al., 1977; Krafft, Handel, 1991; Brewer, 1998), а также в ходе полевых исследований *D. rotundifolia* в Швеции (Redbo-Torstensson, 1994). В свою очередь число пойманных насекомых должно зависеть от площади ловчей поверхности. Для *P. vulgaris* не было отмечено связи между числом пойманных растений насекомых с размерными характеристиками растения. Этот факт согласуется с данными, полу-

ченными в других странах как в полевых (Worley, Harder, 1999, Канада), так и в лабораторных условиях (Karlsson, 1986, Швеция).

Для всех изученных видов выявлена также следующая зависимость: чем больше растение имеет листьев и чем они крупнее, тем менее равномерно пойманные насекомые распределены по листьям ($r = 0,7$; $p < 0,05$). Этот результат объясняется, на наш взгляд, тем, что при увеличении числа и размера листьев верхние в розетке листья начинают перекрывать нижние. В результате большинство насекомых попадает на верхние листья, а площадь ловчей поверхности нижних листьев резко сокращается.

Сравнение успешности ловли насекомых у трех исследованных видов *Drosera* дало следующие результаты. Наиболее успешно ловит насекомых *D. anglica* — она имеет наибольшие значения числа насекомых на растение (табл. 2), насекомых на лист, листьев с насекомыми и отношения количества листьев с насекомыми к общему количеству листьев, при этом площадь ловчей поверхности (длина и ширина листа, длина черешка, диаметр розетки) *D. anglica* заметно больше, чем у *D. rotundifolia* и *D. × obovata*. Последние два вида практически по всем параметрам ловли насекомых сходны друг с другом. Сравнение успешности ловли насекомых у исследованных видов *Drosera* отсутствует в известной нам литературе.

При анализе данных, полученных в ходе ежедневных наблюдений за модельными растениями, видно, что при сгибании листа у *D. × obovata* уменьшается длина листа ($r = -1,0$; $p < 0,05$), у *D. anglica* — длина и ширина листа, а также длина черешка ($r = -1,0$ — $-0,5$; $p < 0,05$), у *D. rotun-*

difolia — ширина листа и длина черешка ($r = -1,0$; $p < 0,05$). Это значит, что при поимке насекомого у *D. × obovata* лист сгибается в основном поперек, у *D. anglica* — вдоль и поперек, а у *D. rotundifolia* — в основном вдоль, причем у *D. anglica* и *D. rotundifolia* при сгибании листа изгибается также и черешок.

Таким образом, на основании полученных результатов мы можем сделать следующие выводы.

1. Интенсивность цветения у всех изученных видов насекомоядных растений положительно зависит от их размера.

2. Число листьев у всех изученных видов насекомоядных растений в первую очередь зависит от количества выпавших осадков и от активного богатства почвы.

3. У *D. anglica* и *D. × obovata* внутривидовая конкуренция за насекомых выражена сильнее, чем у *D. rotundifolia*.

4. Обнаружена положительная связь между размером растения и числом пойманных им насекомых для всех изученных видов *Drosera*.

5. Для *P. vulgaris* не выявлено связи между числом пойманных растением насекомых с его характеристиками.

6. Из всех изученных видов росянок *D. anglica* ловит насекомых наиболее успешно.

Работа проводилась в рамках Беломорской экспедиции Московской Гимназии на Юго-Западе. В полевых наблюдениях принимали активное участие ученики и преподаватели гимназии, которым мы выражаем искреннюю благодарность.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Баландин С.А., Баландина Т.П. Росянка круглолистная // Биол. флора Московской области. Вып. 9. Ч. 2. М., 1993. С. 31—38.

Дарвин Ч. Насекомоядные растения // Собр. соч. Чарльза Дарвина. Т. 4. Ч. 2. М., 1908. С. 145—154.

Денисова Г.А. Росянковые // Жизнь растений. Т. 5. Ч. 2. М., 1981. С. 171—175.

Пельцх Л. К биологии росянки // Природа. 1917. Вып. 11—12. С. 1152—1154.

Муравник Л.Е. Ультраструктура слизистых железок *Pinguicula vulgaris* (Lentibulariaceae) в ходе их развития и функционирования // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 11. С. 1523—1535.

Раменский Л.Г., Цаценкин И.А., Чижиков О.Н., Антипин Н.А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М., 1956.

Холодный Н.Г. Чарльз Дарвин и современные знания о насекомоядных растениях // Ч. Дарвин. Сочинения. Т. 7. М.; Л., 1948. С. 255—304.

Aldenius J., Carlsson B., Karlsson S. Effects of insect trapping on growth and nutrient content of *Pinguicula vulgaris* L. in relation to the nutrient content of the substrate // New Phytologist. 1983. Vol. 93. P. 53—59.

Brewer J.S. Effects of competition and litter on a carnivorous plant, *Drosera capillaris* (Droseraceae) // Amer. Journ. of Bot. 1998. Vol. 85. N 11. P. 1592—1596.

Chandler G.E., Anderson J.W. Studies on the nutrition and growth of *Drosera* species with reference to the carnivorous habit // New Phytologist. 1976. Vol. 76. P. 129—141.

De Ridder F., Dhondt A.A. A positive correlation between naturally captured prey, growth and flowering in *Drosera intermedia* in two contrasting habitats // Belg. Journ. Bot. 1992. Vol. 125. N 1. P. 33—40.

Juniper B.E. Carnivorous plants. L., 1989. 353 p.

Karlsson P.S. Seasonal pattern of biomass allocation in flowering and nonflowering specimens of three *Pinguicula* species // Can. J. Bot. 1986. Vol. 64. P. 2872—2877.

Karlsson P.S., Carlsson B. Why does *Pinguicula vulgaris* L. trap insects? // New Phytologist. 1984. Vol. 97. P. 25—30.

Krafft C.C., Handel S.N. The role of carnivory in the growth and reproduction of *Drosera filiformis* and *D. rotundifolia* // Bull. of the Torrey Bot. Club. 1991. Vol. 118. N 1. P. 12—19.

Masing V. Huulheum — Darvin Lemmikmalm // Eesti loodus. 1959. N 6.

Molau U. Reproductive ecology of the three Nordic *Pinguicula* species (*Lentibulariaceae*) // Nord. J. Bot. 1993. Vol. 13. P. 149—157.

Redbo-Torstensson P. The demographic consequences of nitrogen fertilization of a population of sundew, *Drosera rotundifolia* // Acta Bot. Neerl. 1994. Vol. 43. N 2. P. 175—188.

Small J.G.C., Onraet A., Grierson D.S., Reynolds G. Studies on insect-free growth, development and nitrate-assimi-

lating enzymes of *Drosera aliciae* hamet // New Phytologist 1977. Vol. 79. P. 127—133.

Wood C.E. Evidence for the hybrid origin of *Drosera anglica* // Rhodora. 1955. Vol. 57. P. 105—130.

Worley A.C., Harder L.D. Consequences of preformation for dynamic resource allocation by a carnivorous *Pinguicula vulgaris* (*Lentibulariaceae*) // Amer. Journ. Bot. 1999. Vol. 86. N 8. P. 1136—1145.

Биологический ф-т МГУ,
кафедра высших растений
119992, Москва, Ленинские горы
Московская Гимназия на Юго-Западе (№ 1543)

Поступила в редакцию
05.10.01

THE DEPENDENCE OF THE MORPHOPHYSIOLOGICAL CHARACTERISTICS
ON THE SUCCESS OF INSECT CATCHING AND INHABITATION CONDITIONS
FOR *DROSERA ROTUNDIFOLIA* L., *D. ANGLICA* HUDS.,
D. × OBOVATA MERT. ET KOCH (*DROSERACEAE*)
AND *PINGUICULA VULGARIS* L. (*LENTIBULARIACEAE*)

Volkova P.A., Kumskova E.M., Shipunov A.B.

Summary

The main objective of our investigations was to examine how the intensity of vegetative growth and reproduction is connected with the success of insect catching and inhabitation conditions for different carnivorous plants species in natural habitats. We made diary observations in July of 1999 and in July and August of 2000. *Drosera rotundifolia*, *D. × obovata*, *D. anglica* and *Pinguicula vulgaris* were studied in the Louchskiy region of the Karelia Republic on the shore of the White Sea.

The intensity of flowering of all the studied carnivorous plant species directly depends on their size.

The number of leaves of carnivorous plants first of all depends on the precipitation and the nutrient concentrations in the soil.

The positive relation between plant size and the number of caught insects for all studied *Drosera* species was found.

The number of caught insects does not influence the characteristics of *P. vulgaris*.

УДК [581.46+576.12]:582.66

ОСОБЕННОСТИ МОРФОЛОГИИ И ВАСКУЛЯРНОЙ АНАТОМИИ
ЦВЕТКА *LAMPRANTUS HAWORTHII* (DON.)
N.E.BR. (*RUSCHIOIDEAE*, *AIZOACEAE*)

М.С. Вовк

Семейство *Aizoaceae* принадлежит к числу сложных в таксономическом отношении таксонов центросеменных и до сих пор остается малоизученным. Последней наиболее приемлемой системой *Aizoaceae* стала система Хартмани (Hartmann, 1993), по которой семейство делится на пять подсемейств: *Aizooideae*, *Sesuvioideae*, *Tetragonioideae*, *Mesembryanthemoideae* и *Ruschioideae*. Эти подсемейства в свою

очередь условно объединяют в две группы (Hartmann, 1993). Одной принадлежат виды первых трех подсемейств, имеющих простой околоцветник и основное хромосомное число $x = 8$ (Bittrich, Hartmann, 1988). К другой группе относятся виды подсемейств *Ruschioideae* и *Mesembryanthemoideae*, имеющие кроме чашечки многочисленные лепестки стаминодиальной природы и основное хромосомное