

МАТЕРИАЛЫ ПО ИСТОРИИ ФЛОРЫ И РАСТИТЕЛЬНОСТИ.

1. СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ, ЭКОЛОГИЯ И ГЕНЕЗИС АРЕАЛА
DAPHNE JULIA K.-POL. (= *D. CNEORUM* L.)

Г. Э. Гроссет

MATERIALS FOR THE HISTORY OF FLORA AND VEGETATION.

1. TAXONOMIC POSITION, ECOLOGY AND GENESIS OF AREA BY
DAPHNE JULIA K.-POL. (= *D. CNEORUM* L.)

H. E. Grosset

Daphne julia K.-Pol. принадлежит к числу наиболее замечательных реликтов Среднерусской возвышенности. Курская дафна, как и *D. sneorum*, которая культивируется с 1739 г. (Loddiges, 1831), пользуются известностью как лучшие из вечнозеленых декоративных волчеягодников (Rheder, 1949). В нашей литературе неоднократно указывалось на возможность их использования для зеленого строительства (Флора УРСР, 1955; Преснякова, 1962) и эта тема разрабатывается в Ботаническом саду Воронежского университета (Голицын и Медведев, 1958; Преснякова, 1963).

Хотя *D. julia* посвящена обширная литература, ее систематическое положение остается неясным. Одни считают ее тождественной *D. sneorum* (Клеопов, 1928; Гроссет, 1935; Gajewski, 1937) большинство других признают за самостоятельный вид. Значительные разногласия имеются и по вопросу о возрасте и истории возникновения ее реликтовых местонахождений. По мнению ряда ботаников дафна является третичным реликтом на территории курского (Вульф, 1944; Камышев, 1934; Комаров, 1951; Клоков, 1963) и подольско-волинского (Szafer, 1923, 1959; Когнаш, 1948; Чопик, 1963) фрагментов ее ареала. Другие, вслед за Б. М. Козо-Полянским (1921, 1927а, б, 1931), считают курскую дафну одним из наиболее характерных видов сниженных альпийских ассоциаций, спустившихся с гор и тянувшихся на равнине по закраине днепровского ледника (Клеопов, 1930, 1932; Келлер, 1938; Лавренко, 1938, 1956; Машкин и Голицын, 1952; Голицын и Медведев, 1954; Камышев, 1961; Мешков, 1953; Машкин, 1959; Барабаш и Голицын, 1962). Гаевский (Gajewski, 1937) относил время миграции *D. sneorum* до Среднерусской возвышенности к краковскому оледенению, а изоляцию курской дафны языками надвинувшегося ледника, как и Эмонен (Aunton, 1959а), — к рисскому оледенению.

По Н. П. Виноградову и С. В. Голицыну (1963) ареал *D. sneorum—julia* сформировался на европейской территории СССР в два приема. Исходя из представления о видовой самостоятельности *D. julia* и

о крайней стеноитопности этого вида, они считают, что она является измененным потомком *D. sneorum*, мигрировавшим на Среднерусскую возвышенность во время днепровского оледенения. Киевская песчано-боровая дафна кажется им результатом второй волны восточных миграций *D. sneorum* уже в вюрмское оледенение. По Н. Ф. Комарову (1951), разрыв в ареале *D. sneorum*—*julia* произошел из-за истребления ее человеком. Таким образом, одни авторы связывают миграции *D. sneorum* на восток и последующее обособление «эндемичного вида» с эпохой оледенения, другие считают *D. julia* третичным реликтом и даже используют мнение о существовании этого «эндемичного вида» для доказательства отсутствия четвертичных оледенений (Клоков, 1963). Обильный материал, собранный мной в природе, просмотр коллекций и литературы позволяет отрицать самостоятельность *D. julia* и иначе решать вопрос о возрасте курского фрагмента ареала *D. sneorum*, о чем я писал в одной из ранних работ (Гроссет, 1935).

По Б. М. Козо-Полянскому (1921), *D. julia* отличается от *D. sneorum* следующими признаками:

<i>Daphne sneorum</i> L.	<i>Daphne julia</i> K.—Pol.
Рост 30—40 см	Рост 5—15 см
Вечнозеленое	Листья хотя поздно, но опадают на зиму
Листья, рассеянные по ветвям	Листья, собранные к верхушкам ветвей наподобие розеток
Цветков 5—8	Цветков 15—20
Соцветие сидячее (на прошлогодней ветви)	Соцветие на длинной ножке, развивающейся весной до цветения и несущей ряд отстоящих друг от друга листьев
окутанное оберткой из прицветников	Цветки вишнево-красные
Цветки розовые	Завязь на ножке
Завязь сидячая	Плоды не приносит
Плоды приносит	Мои экземпляры 200-летнего возраста
Достигает 20—30 лет	На склонах степного характера
Вне горных стран в борах	Цветет во второй половине марта и апреле
Цветет в мае и июне	

Те же признаки приводятся во Флоре СССР (1949) и в сводке «Деревья и кустарники СССР» (1958). Приведенный выше диагноз *D. sneorum* не отражает всего диапазона изменчивости этого вида. Дафна с признаками, считающимися характерными для *D. julia*, встречается на Украине (Клеопов, 1928), в Польше (Motyka, 1947; Szafer i Pawlowski, 1959) и как увидим далее, до западных границ ареала *D. sneorum*.

Дадим обзор признаков, якобы отличающих эти два вида. В окрестностях Баркаловки отдельные кусты *D. julia* достигают 35—40 см, а в Ботаническом саду Воронежского университета 45—50 см (Машкин и Голицын, 1952; Преснякова, 1963). По многим флорам высота *D. sneorum* равна 5—30 см. В исключительно благоприятных условиях (на юго-западе Франции) она может достигать 80—100 см (Aymonin, 1959c). Хотя в первоначальном диагнозе указывается, что *D. julia* имеет 15—20 цветков в соцветии, но на фотографиях, помещенных в работах Б. М. Козо-Полянского (1927b, 1928), удается подсчитать только от 7 до 15 цветков в соцветии. Произведенные подсчеты количества цветков в соцветии (см. таблицу) показали, что курская дафна не отличается по этому признаку ни от украинской, на что указывал уже Клеопов (1928), ни от зарубежной *D. sneorum*. По данным ряда флор *D. sneorum* имеет 5—15 цветков в соцветии (Hegi, 1925; Szafer i Pawlowski, 1959; Fl. Rep. Pop. Romine, 1956; Mitrushii, 1955; Correvon, 1894). Имеются прекрасные изображения *D. sneorum* с 12—15 (Curtis, 1795; Guimpel, 1810; Berge u. Riecke, 1855; Chaumeton, 1820; Reichenbach, 1849; Bailey, 1904;

Correvon et Robert, 1908; Pitschmann u. Reisigl, 1959; Fiori e Paoletti, 1895—1899; Favarger, 1958; Kornaś, 1948; Veselý, 1954; Roques, 1821; Schrank, 1816; Esser, 1910; Javorska és Csapody, 1934; Trattinick, 1813; Gorczyńska, 1957) с 17 (Schröter, 1956; Wooster, 1874) и даже с 19 (Loddiges, 1831) цветками в соцветии.

При подсчете количества цветков в 149 соцветиях курской дафны выяснилось, что на долю соцветий, имеющих 20—25 цветков, приходится всего 5%. Не существует различий и в окраске цветков. По моим наблюдениям в окрестностях Черкасс и Ольшаницы, как и в Курской области, решительно преобладают растения, имеющие розовую окраску цветков, и значительно реже встречаются растения с красными цветками. Если в диагнозе *D. julia* указывается что она имеет вишнево-красные, а *D. sneorum* розовые цветки, то в первой работе Б. М. Козо-Полянский (1911) отмечал, что окраска цветков колеблется от малиновой (как у Reichenbach'a и Curtis) до розовой (как у Verlot). То же самое им подтверждается в последних работах (1927б, 1931). На Украине также встречается *D. sneorum*, имеющая ярко-пурпуровые и малиново-красные цветки (Клепов, 1928). В зарубежной Европе окраска цветков варьирует от светло-розовой до красной. Так, по данным ряда флор цветки у *D. sneorum* красные (Jacquin, 1778; Host, 1827; Mouillefert, 1892—1898; Aubert, 1934; Coste, 1937; Hegi, 1925).

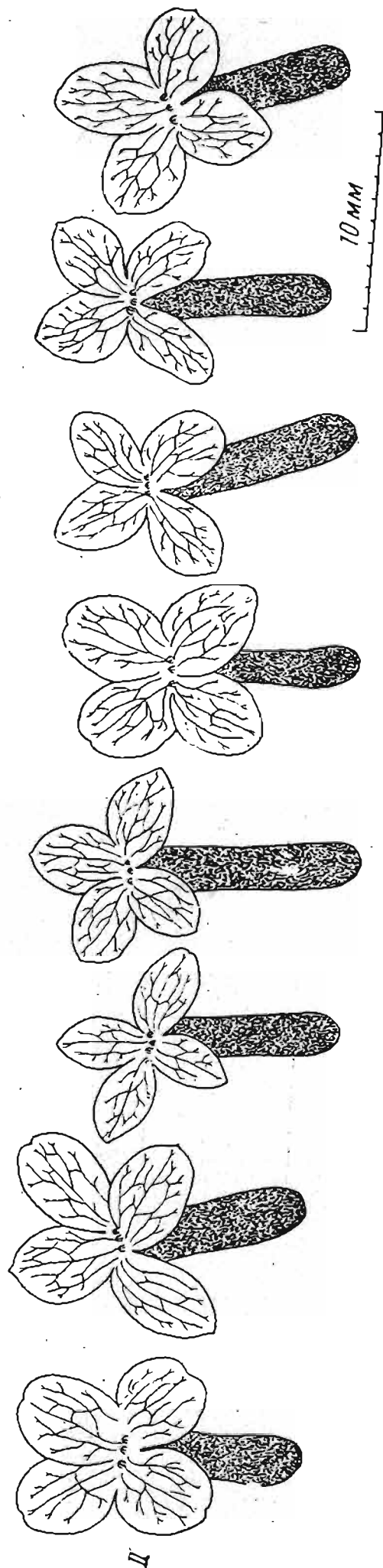
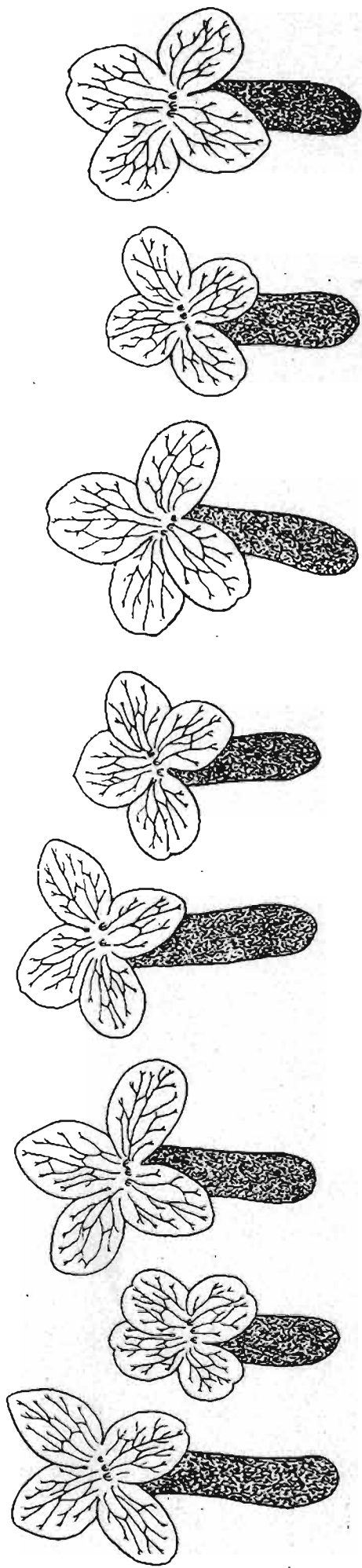
Не отличается курская дафна от *D. sneorum* и по длине ножки завязи, что видно на рис. 1. На имеющихся в литературе изображениях деталей цветка *D. sneorum* также видно, что завязь сидит на ножке (Guimpel, 1810; Schneider, 1912; Kornaś, 1948; Schröter, 1956; Aymonin, 1959с; Javorka és Csapody, 1934; Guimpel, Willdenow, 1815). Указывалось (Козо-Полянский, 1921, 1927), что *D. julia* отличается от *D. sneorum* большими размерами цветков (трубка околоцветника около 9 мм). Измерения показали, что курская дафна не отличается и по этому признаку (см. табл. и рис. 1). Судя по литературе, длина трубки околоцветника у *D. sneorum* варьирует в широких пределах: от 5—7 (Keissler, 1898; Szafer i Pawlowski, 1959; Hegi, 1925; Fl. Rep. Pop. Romine, 1956) до 6—10 мм (Beck Mannagetta, 1892; Grenier et Godron, 1856; Kornaś, 1948; Bonnier, 1927). По Эмонен (1959с) длина цветков *D. sneorum* изменяется между 5—7 и 8—20 мм.

Измерения показали, что «ножка соцветия» (весенний побег) длиннее у украинской, чем у курской дафны. Этот признак не имеет таксономического значения и зависит от экологических условий. Так, у дафны, пересаженной из Вита Литовская в Ботанический сад АН УССР (Киев) на открытый юго-восточный склон, средняя длина ножки соцветия уменьшилась до 9 мм (в природе 30 мм). Вместе с этим увеличилась и густота расположения листьев под соцветием. По Эмонен (1959а), густота расположения листьев у *D. sneorum* и скученность их на вершине побегов или равномерное распределение по их длине зависит от условий произрастания. Неправильно и мнение, что у курской дафны отсутствуют листочки обертки. Она имеет в среднем 4,6 (среднее из 110 подсчетов), а дафна из Черкасс и Ольшанцы 4, 3 (среднее из 89 подсчетов) листочка обертки.

Первоначально предполагалось, что дафна как вымирающее растение утратила способность к плодоношению. После нахождения плодов, которые оказались желтовато-белыми (Гроссет, 1927), к числу признаков, отличающих *D. julia* от *D. sneorum*, прибавилась иная окраска плодов (Козо-Полянский, 1928). Однако плоды *D. sneorum*, по данным флор, имеют различную окраску: красно-бурую, розово-бурую, коричневую, желто-бурую, красно-желтую, желтовато-оранжевую. Имеются и указания,

Таблица

Пункты наблюдения и условия произрастания	Ножка соцветия		Цветки в соцветии		Трубка около цветка				Размеры и форма листьев		
	Ножка соцветия		Цветки в соцветии		в сухом состоянии		по спиртовому материалу		длина, мм	ширина, мм	расстояние между соседними наибольшей ширины листа и его верхушкой, мм
					длина, мм	колич. измещений	длина, мм	колич. измещений			
Баркаловка и хут. Зайчий; степные склоны	9,0 (2—27)	244	13 (4—24)	149	6,9 (5,0—8,0)	101	7,5 (6,5—9,5)	40	14,5 (9—20)	3,8 (3,0—5,0)	4,6
Черкасы и Ольшаница; сосновый и редкий дубовый лес	29 (7—47)	113	15 (4—25)	88	7,0 (5,0—9,0)	133	8,0 (6,5—10,0)	29	17,4 (12—27)	4,1 (3,0—5,5)	4,9
Ботанический сад АН УССР (Киев); пересажена из Вита Литовская Киевской обл. в 1953 г.	9 (2—12)	38	—	—	—	—	—	—	15,2 (11—17)	3,6 (2,8—4,6)	4,4
Курский лафна в Ботаническом саду АН СССР (Москва)	26 (10—70)	16	—	—	—	—	—	—	16,7 (13—25)	4,4 (3,0—7,0)	5,0
<i>D. sphegum</i> L. f. <i>dilatata</i> Turcz. и <i>f. oblonga</i> Turcz. из зарубежной Европы (по гербариям БИН АН СССР и Московского университета)	19 (5—45)	22	12 (4—16)	45	—	—	8,4 (6,0—10,5)	10	16,2 (12—24)	3,9 (2,5—6,0)	5,3



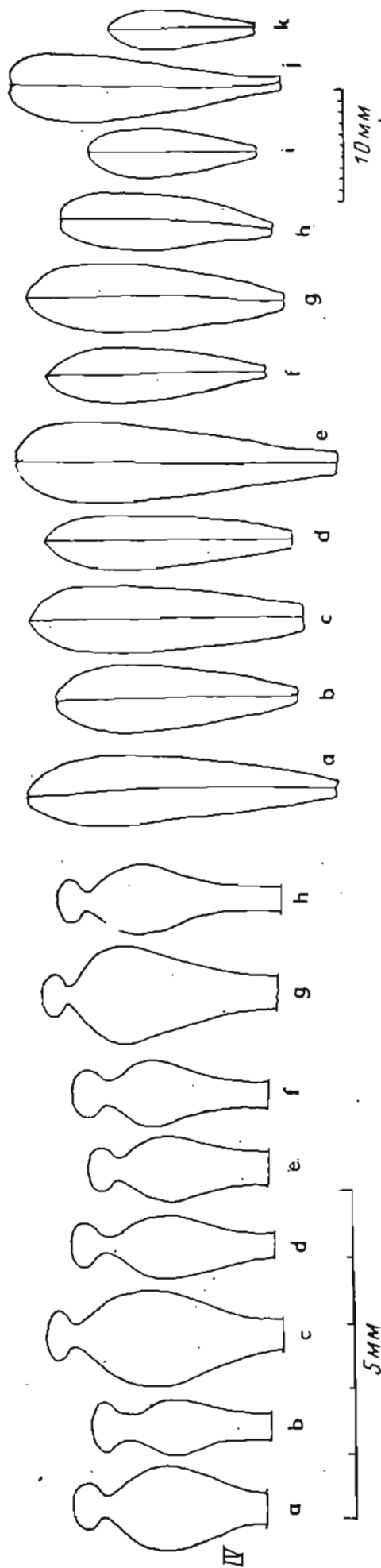
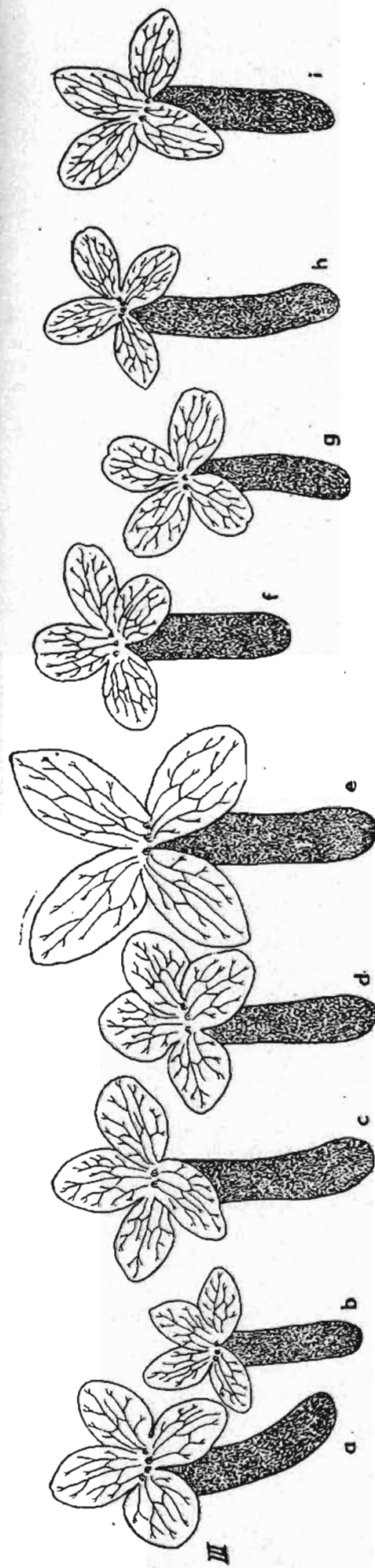


Рис. 1. Размеры и форма цветков и листьев *Darhne sneogium* L.
I — курская дафна из Баркаловки и хут. Заячьего; II — дафна из окрестностей Черкасс и Ольшаницы; III — дафна из зарубежной Европы; a, e — *Flora exsicc. Austro-Hungarica* № 2282. *Austria superior*, prope Reichraming; b — Freyer. *Herb. carniolicum. Zhaup* L.; c — Сенонер., общ. системат. герб. *Geissberg bei Wien* Kerner; d — Сенонер., общ. системат. герб. *In Montibus Bergamensis*; f — *Flora Hungarica exsicc.* № 59. Comit. Pest. ad pag. Pilissaba. Filarszky; g — *Herb. Schrader. Bohmen*, m. Sieber; h — *Helvetia. In Jura bei Oeningen*. Jaggi; i — *Herb. Polytechn. helvet. Isar Auen bei München*. Brugger; IV — завязи: a, b — курская дафна; c, d — Черкасс и Ольшаница; e — *Flora exsicc. Austro-Hungarica* № 2282. Reichraming; f — *Isar Auen bei München*; g — *Fl. Hung. exsicc.* № 59; h — *Helvetia. Jura*. Форма и размеры листьев: a, b, c — Баркаловка и хут. Заячий; d, e — Черкасс и Ольшаница; f — *Isar Auen bei München*; g — *Flora Moravica. Jundrev* u. Brno. J. Suza; h — *Helvetia. Jura*; i — *D. sneogium, exsicc.* № 59; j — *D. sneogium, exsicc.* № 59; k — *D. sneogium L. f. dilatata* Tuzs. (no Tuzson, 1911)

что они желтоватые (Host, 1827; Fournier, 1946; Aubert, 1934; Schlosser, Vukotinovič, 1869), беловатые (Jacquin, 1778) и даже белые (Nagtig, 1892; Wooster, 1874). *D. sneorum* плодоносит очень редко, плоды держатся на ветвях слабо и опадают, не всегда достигнув полной зрелости (Neilreich, 1859; Čelakovsky, 1867—1875), отчего, видимо, и зависят разногласия относительно окраски плодов. Из-за слабого плодоношения и быстрого опадения плодов возникло даже мнение, что и *D. sneorum* не плодоносит (Aubert, 1934). Следует отметить, что и плоды курской дафны по одним данным желтовато-белые, желтоватые или кремово-желтые (Гроссет, 1927; Голицын и Медведев, 1954; Машкин и Голицын, 1952; Преснякова, 1963), по другим желтовато-коричневые или бурые (Попов, 1949). Не существует различий и во времени цветения. Я посетил Баркаловку 13 и Черкассы 16 мая 1963 г. и в обоих местах дафна была в разгаре цветения. В 1927 г. она цвела в Баркаловке еще 30 мая. В Ботаническом саду Воронежского университета она цветет в I—III декаде мая (Преснякова, 1963). Непонятно, откуда появилась дата цветения вторая половина марта и апрель, так как в первоначальной работе Б. М. Козо-Полянского (1911) указывалось, что цветение, начинаясь с конца апреля, продолжается до второй половины мая. Если перевести эти даты на новый стиль, то различий во времени цветения с последующими наблюдениями не окажется.

По форме и размерам листьев наша раса соответствует типичной *D. sneorum* (Aumonin, 1959c). По Тужону (Tuzson, 1911) это будут *f. dilatata* Tuzs. и *f. oblonga* Tuzs. Курская дафна на открытых степных склонах образует рыхлые, ложноподушковидные кустики из многочисленных, лежащих на поверхности почвы, неукореняющихся побегов. *D. sneorum*, растущая в сосновых и сосново-широколиственных лесах Черкасской и Киевской областей, отличается от курской по форме роста. У нее от главного корня, сохраняющегося в течение всей жизни кустарничка, отходят лишь 1—5 длинных, лежащих под подстилкой, слабоукореняющихся побегов. Однако в Киеве, в Ботаническом саду АН УРСР, где *D. sneorum* растет на открытом юго-восточном склоне, она по форме роста ничем не отличается от курской дафны.

Установив принадлежность курской дафны к *D. sneorum*, вернемся к вопросу о генезисе ее ареала. Ни экология, ни география этого вида не дают оснований считать его ледниковым реликтом в изолированных нахождении на Русской равнине. *D. sneorum* произрастает в горном и нижнем субальпийском поясах (Keissler, 1898; Rauh, 1958; Schröter, 1926; Favarger, 1958; Hegi, 1925), откуда она спускается на равнину (в юго-зап. Франции до 10 м над ур. моря) (Aumonin, 1959a, c) и лишь изредка заходит в нижнюю часть альпийского пояса (Pitschmann и. Reissigl, 1959). Наиболее высоко, до 2600 м, *D. sneorum* поднимается в Центральных Пиренеях (Aumonin, 1959a; Favarger, 1958), где и верхний предел субальпийского пояса располагается на высоте 2600 м. По наиболее защищенным местоположениям древовидная форма сосны (*P. uncinata*) поднимается здесь выше 2700 м (Gaussen, 1949; Hermes, 1955). Мнение, что *D. sneorum* в Боснии произрастает исключительно в альпийском поясе (Hegi, 1925; Козо-Полянский, 1927б), не соответствует действительности. Согласно Беку (1927); она произрастает на солнечных, каменистых пастбищах до альпийского пояса. На Круг Планине она растет между 1400 и 1900 м, на Цинцере поднимается до 2006 м, т. е. не выходит за пределы пояса криволесья и стлаников (Matvejev, 1961; Horvat, 1960). Обнаружено еще одно нахождение *D. sneorum* на Цигеле, где она растет в лесу из черной сосны, на высоте между 550 и 800 м над ур. моря, в непосредственном соседстве с такими термо-

фильными видами, как *Fraxinus ornus*, *Ostria corpinifolia*, *Cotinus coggygria* (Riter-Studnička, 1957). Еще южнее (в Албании) дафна произрастает по каменистым пастбищам субальпийского пояса (Mitrushi, 1955).

У южной границы балканского ареала дафна обитает на высоте от 950 до 2400 м над ур. моря (Ахтаров, 1955), т. е. в горнолесном и субальпийском поясе, так как верхняя граница последнего располагается на высоте 2400—2500 м (Стоянов, 1956). Наиболее южные, сильно изолированные находения на Апеннинском полуострове находятся в провинции Тоскана (Alta Valle Tiberina, Anghiari) на высоте 628 м, где она растет на доломитах в сообществе с *Juniperus rufescens*, *Erica scoparia* (Pichi Sermolli, 1939). В Альпах и их предгорьях *D. sneorum* характерна для реликтовых сосновых лесов на теплых, сухих местоположениях (Schmid, 1936; Scharfetter, 1938). Так, например, в долине Дюранса она растет на карбонатных почвах по скалистым склонам, в сосняке, наводненном горно-средиземноморскими и такими термофильными видами, как: *Quercus pubescens*, *Berberis vulgaris*, *Viburnum lantana*, *Ligustrum vulgare* и др. (Braun-Blanquet, 1961). Описывая реликтовые сосновые леса, сохранившиеся в буково-пихтовом поясе Южных Альп от начала послеледникового периода, Pitschmann и Reisigl (1959) указывают, что для них характерно присутствие свето- и теплолюбивых карликовых кустарничков, среди которых упоминается и *D. sneorum*. В Австрийских Предальпах она является характерным видом лесов из черной сосны, занимающих солнечные, сухие местоположения на доломитах (Wendelberger, 1962). Даже на равнине *D. sneorum* предпочитает теплые местоположения южной экспозиции. В Чехословакии, ГДР, ФРГ и Польше она характерна для луговостепных сообществ, богатых термофильными южными и юго-восточными видами, и для остепненных сосновых лесов (Hegi, 1925; Weinmeister, 1956; Kornaś, 1948; Oberdorfer, 1949, 1957). Основываясь на экологии этого вида, его нередко причисляют к ксеротермическим реликтам (Hegi, 1905; Troll, 1926). Во всяком случае, оптимальные условия для роста *D. sneorum* находятся не в высокогорьях, а в низких поясах гор и на равнине. Средний ежегодный прирост в длину в Пиренеях, Альпах и Высокой Юре составляет 2—7 см, а на низменностях и в предгорьях Франции 12—15 см (Аупонин, 1959в).

Неоднократно указывалось, что для флоры известняков и доломитов, которые из-за их сухости, бедности или присутствия вредных веществ исключают возможность развития более требовательных видов, характерна пестрая смесь видов различного происхождения, в основном представляющих реликты арктического, субарктического и бореального периодов. В большинстве своем эти виды являются эвритопными и лишь конкуренция со стороны позднее появившейся растительности ограничивает их распространение этими крайними условиями обитания (Gams, 1927; Schmid, 1936). Шуштлер (Schuštler, 1923) отмечал, что при анализе флоры известняков необходимо различать по крайней мере две категории видов: 1) группу термофильных видов, центр развития которых находится в теплых предгорьях, проникающих по теплым и сухим известнякам до субальпийского и даже альпийского пояса, к которой он относит *D. sneorum*; 2) группу видов, характерных для альпийского пояса. Только представители последней группы в их изолированных находениях на низких высотных уровнях могут рассматриваться в качестве ледниковых реликтов альпийского происхождения. Вслед за Доминым (Domin, 1922), Шуштлер, Торн (Thorn, 1957) и др. называют эти находения сниженноальпийскими (dealpines). К группе термофиль-

ных видов, характерных для низких уровней, но поднимающихся в Пиренеях в субальпийский пояс, относили дафну и другие авторы (Magchand et Bouget, 1909).

Наблюдения не дают оснований причислять *D. sneorum* к ледниковым реликтам Среднерусской возвышенности, так как даже и современный климат Курской обл. по его континентальности и суровости зимнего периода не вполне соответствует ее биологическим особенностям. Листья у курской дафны настолько часто отмирают в течение осенне-зимне-весеннего периода, что первоначально сложилось представление, что она является особым листопадным видом (Козо-Полянский, 1921). По наблюдению Б. М. Козо-Полянского (1927б), весной 1925 г., во время цветения дафны, кроме молодой листвы сохранилось лишь небольшое количество полусохших прошлогодних листьев, которые отпадали от первого толчка или порыва ветра. Почти полное опадение листьев к моменту цветения (30 мая 1927 г.) наблюдал и я в Баркаловке у многих кустов. Обращало внимание обилие совершенно отмерших почек и верхних частей ветвей. Развитие многих почек сильно задержалось и не произошло вытягивания весеннего побега («ножки соцветия»), так что соцветия сидели на прошлогоднем летнем побеге. В последующих работах Б. М. Козо-Полянский писал (1927б, 1931), что листья иногда зимуют и что *D. julia* находится на пути утраты вечнозелености и перехода к обычному ритму листопада. Однако выяснилось, что в более мягкие зимы и в защищенных местоположениях листья всегда зимуют (Преснякова, 1963). И на Украине на оголенных от леса дюнах *D. sneorum* теряет листья в суровые, сухие и бесснежные зимы (Клеопов, 1928). Даже во Франции, во время исключительно холодной, малоснежной и сухой зимы 1955/56 г., когда относительная влажность воздуха падала до 30%, *D. sneorum* почти полностью потеряла все листья и почки были сильно повреждены на побегах, не прикрытых снегом. Если развитие новых листьев начинается здесь (Pays Basque) в январе, а цветение в марте, то в этом году новые листья отсутствовали и в феврале, а цветение началось только в мае (Aumonier, 1956, 1959с). В культуре под Ленинградом она также повреждается морозом (Деревья и кустарники СССР, 1958).

В пользу принадлежности *D. julia* к свите ледниковых реликтов отмечалась ее приуроченность к северным склонам (Барабаш и Голицын, 1962). Б. М. Козо-Полянский (1927б, 1931) считал, что особенно суровые условия, по всей вероятности, свойственны северным склонам — обычному местожительству дафны, с их комплексом условий, которые несколько напоминают высокогорный строй. Эти факты находят иное объяснение. *D. sneorum*, как и большинство вечнозеленых кустарников, требует защиты снежным покровом для успешной перезимовки и тяготеет к местоположениям, на которых не так резко проявляются крайности континентального климата. Такими местоположениями являются склоны северной и западной экспозиции. По моим наблюдениям в окрестностях Баркаловки и хутора Заячьего 14 мая 1963 г. высота кустов и степень их повреждения во время зимне-весеннего периода зависит в основном от распределения снежного покрова. Наибольшие размеры кусты имеют при основании склонов и в зарослях высоких трав и деревьев, где снежный покров достигает большей мощности. Здесь отмерли верхинки только самых высоких кустов, достигающих 25—35 см. Выше по склонам и особенно по вершинам бугров, где снег сдувается, кустики имеют меньшую высоту и отмерших вершинок значительно больше. Наименьшей высоты кустики достигают в верхней части южных и юго-восточных склонов, где наиболее многочисленны и кустики с отмершими

вершинками. Отмирание побегов, судя по тому, что они заканчиваются хорошо сформировавшимися цветочными почками и несут хорошо сохранившиеся отмершие листья, произошло зимой или в начале весеннего периода, когда почва была еще промерзшей, а вершинки кустиков выдавались над снегом, подвергаясь резким колебаниям температуры и интенсивно теряя влагу. Видимо, не последнюю роль играла и снеговая коррозия, повреждавшая покровные ткани и тем способствовавшая высыханию и отмиранию верхушек побегов.

В подтверждение этих наблюдений можно привести данные по распределению снежного покрова. В лесостепных и степных районах европейской территории СССР при снегопадах и метелях преобладают южные, юго-западные и юго-восточные ветры. С наветренных склонов снег сдувается и мощность его здесь раза в два меньше, чем на водоразделах. На северных же и западных склонах, куда снег наносится, мощность снежного покрова может быть раза в $1\frac{1}{2}$ —2 больше, чем на водоразделах. Из-за меньшей мощности снежного покрова на склонах южных экспозиций почва глубже промерзает, и они освобождаются от снега дней на 15 раньше, когда почва еще замерзшая. Оттаивание почвы здесь происходит с поверхности лишь после схода снега. На снегозаносимых склонах почва промерзает менее глубоко, и она часто оттаивает снизу до схода снежного покрова (Козменко и Ивановский, 1952; Агроклиматический справочник, 1958; Глебова, 1960; Романова, 1963). Таким образом, условия для перезимовывания наиболее благоприятны на северных и западных склонах и наименее благоприятны на южных и восточных. Эти склоны являются и наиболее морозоопасными: восточные из-за резких температурных скачков, южные из-за того, что растения здесь теряют морозоустойчивость до окончания периода, когда еще возможны сильные морозы.

Вечнозеленые деревья и кустарники характерны для южных и западных районов Европы, имеющих теплые, мягкие зимы. По направлению к востоку они постепенно выпадают из состава флоры вместе с нарастанием континентальности климата, падением зимних температур, уменьшением количества зимних осадков и облачности и увеличением часов солнечного сияния, глубины промерзания почв и морозоопасности в начале и конце вегетационного периода (Лебедев, 1959; Щербакова, 1949; Шульгин, 1963). Изучение экологии вечнозеленых кустарников показало, что предел их распространения на восток определяется низкими температурами зимы (Walter, 1960). В зависимости от их морфобиологических особенностей одни из них страдают в большей степени от вымерзания, другие — от зимнего иссушения.

Как показывает обзор климатических условий зимнего периода на территории современного ареала *D. sneorum*, они наиболее суровы в районе ее реликтового обитания на Среднерусской возвышенности. Даже в субальпийском и альпийском поясах гор зарубежной Европы, куда еще заходит *D. sneorum*, зимние температуры не опускаются так низко. Но главное, что она здесь надежно защищена и от вымерзания, и от зимнего высыхания мощным снеговым покровом, который ложится на талую почву и устанавливается задолго до перехода среднесуточных температур через 0° и до наступления сильных морозов. Точно так же и весной сход снега запаздывает по сравнению с переходом температур не только через 0° , но и через 5° . Температура поверхности почвы под снежным покровом держится на 0° , редко опускаясь до -2° (Hastengath, 1959; Favarger, 1958; Aulitzky, 1962; Станев, 1960). Так, например, в районе Пик-дю-Миди, где дафна поднимается наиболее высоко в горы (до 2600 м), мощность снегового покрова превышает 3 м (Marchand,

1908). На Планине Пирин, где она поднимается наиболее высоко (до 2400 м) в пределах ее балканского ареала, средняя мощность снегового покрова достигает 1,5—1,8 м (Събев, Станев, 1963). В районе курского ареала дафны снег почти, как правило, выпадает на мерзлую почву, так как среднесуточная температура воздуха переходит через 0° в среднем 17 ноября, а устойчивый снежный покров образуется в среднем 12, а иногда только 30 декабря, когда возможны уже сильные морозы и почва промерзает до глубины 50—60 и изредка даже 100 см. Средняя высота снегового покрова в конце декабря не превышает 5 см, а к первой декаде февраля 11 см и лишь позднее достигает 20—25 см. При малом снеговом покрове температура почвы падает на глубине 3 см до —20, —22°. Снег зачастую сходит задолго до перехода среднесуточной температуры через 0°, когда температура почвы еще значительно ниже нуля. Для зимнезеленого кустарника создаются очень тяжелые условия водоснабжения. Особенно неблагоприятная обстановка складывается в ранневесенний период, так как здесь обычны весны радиационного типа, для которых характерны солнечная погода, отрицательная температура воздуха и его низкая относительная влажность, когда преобладают процессы испарения с поверхности снега (Иверонова, 1961) и особенно с сильно нагреваемых частей растений, выдающихся над его поверхностью. Хотя и не было зарегистрировано вымерзания *D. sneorum* в суровые зимы у восточной границы ее ареала, однако частые повреждения всего листового аппарата и отмирание верхушек побегов и почек с заложенными в них зачатками цветков значительно снижают конкурентоспособность этого вида.

Если *D. sneorum* и поднимается в зарубежной Европе высоко в горы, то на этом основании нельзя считать, что климат эпох оледенения благоприятствовал ее миграции до Курской области. В горах формируются горные разновидности климата тех областей, в которых расположены горы, почему в горах зарубежной Европы зимний климат менее суров, чем на равнине в районе курского ареала дафны. Там бук, вымерзающий в центральной и восточной частях нашей европейской лесостепи, в ряде районов поднимается до верхней границы леса. Даже и у альпийских видов зарубежной Европы, как отмечал А. И. Толмачев (1948), приспособления к противостоянию вредному влиянию зимней стужи развиты слабо, так как при раннем установлении и непрерывном в течение зимы существовании мощного снегового покрова их жизненное значение невелико. Тем более это относится к зимнезеленым кустарникам. Так, например, *Rhododendron ferrugineum*, с которым часто сравнивают дафне, поднимающийся в Альпах до 2840 и даже до 3200 м, т. е. значительно выше, чем *D. sneorum*, очень чувствителен к морозу (Hegi, 1925; Rikli, 1946; Godefroy, 1948). Зимой в закаленном состоянии он вымерзает уже при —24°. Транспирационные потери его также велики, так как устьица открываются уже при повышении температуры до +1—2° (Pisek и. Schiessl, 1947; Pisek, 1956). Этот высокогорный вид может культивироваться лишь в западных районах европейской части СССР, так как восточнее климат для него слишком суров (Гурский, 1957; Колесников, 1960).

Существующие в настоящее время контрасты между климатом западных и восточных частей Европы были в вюрме еще резче выражены. Большая часть Европы, особенно восточной, имела резко континентальный климат. Помимо общего уменьшения осадков происходило и более резкое убывание их от Атлантического океана к востоку, чем в настоящее время (Charlesworth, 1957). Низкие температуры зимы при незначительном снеговом покрове вызвали широкое распространение

вечной мерзлоты, южная граница которой проходила значительно южнее современных островных находений дафне (Попов, 1960; Frenzel, 1959).

Как видно на карте, ареал *D. sneorum* сильно фрагментирован и его разрывы не могут быть сопоставлены с границами прошлых оледенений. Приднепровский, также значительно изолированный, фрагмент

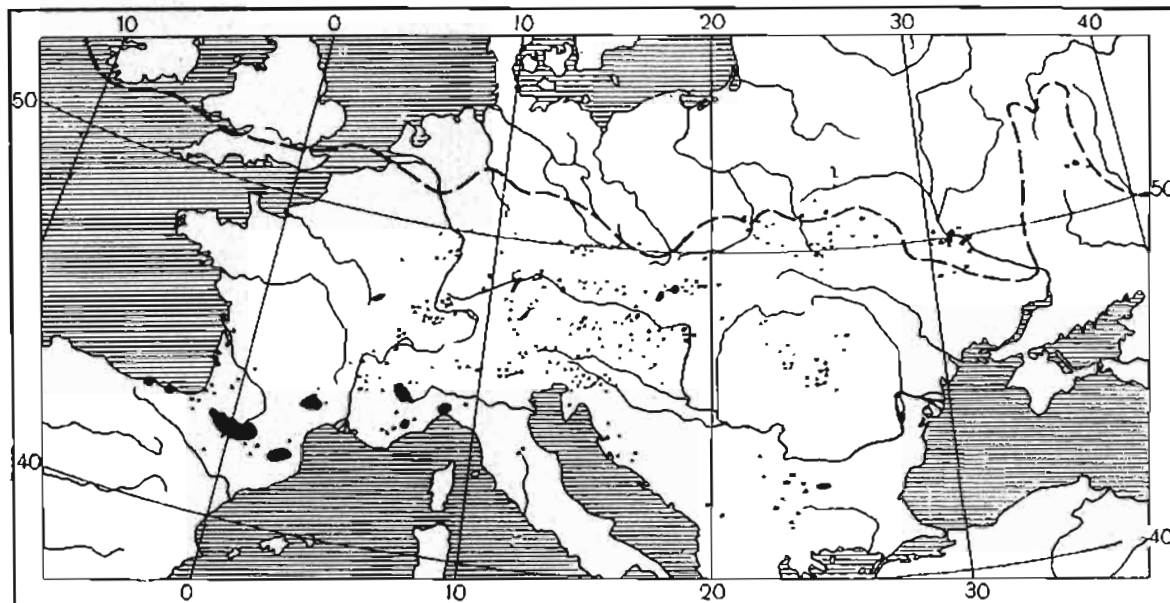


Рис. 2. Ареал *Daphne sneorum* L.

Основные источники: Keissler, 1898; Tuzson, 1911; Hegi, 1925; Aymonin, 1959a, c; Futak, 1961; Szafer, 1923; Pitschmann u. Reisigl, 1959; Флора УССР, т. 7, 1955; Beck Managetta, 1927; Mitrushi, 1955; Javorka, Soo, 1951; Hayek, 1908—1911; Fl. Rep. Pop. Romine, 1956; Beck Managetta, 1892; Ахтаров, 1955; Riter-Studnička, 1957; Hermann, 1956; Янев, 1962; Szafer i Pawlowski, 1959; Pampanini, 1903; Pichi Sermolli, 1939; Degen, 1936

ареала расположен почти целиком в пределах максимального оледенения. Сильно изолированные находения имеются и на территории Чехословакии, ФРГ, Франции, где между этими находениями и основным ареалом не было никаких языков ледников. Учитывая экологию дафны, нет оснований допускать возможность ее сохранения здесь с третичной эпохи и тем более связывать ее миграции на восток с эпохами оледенений.

D. sneorum является характерным видом реликтовых сосновых лесов. Сосна обладает по сравнению с другими древесными породами наиболее широкой экологической амплитудой и способна произрастать на самых разнообразных почвах по физико-химическому составу, влажности, содержанию гумуса и пр. При культивировании она лучше растет на более плодородных и средних по условиям увлажнения почвах, с которыми совпадает ее физиологический (аутоэкологический, по Работнову, 1959) оптимум. Однако из-за крайнего светолюбия и низкой конкурентоспособности сосна вытеснена на тощие и сухие известковые и меловые склоны, на бедные песчаные почвы, на торфяные болота, т. е. туда, где не могут произрастать конкурирующие с ней древесные породы (Сукачев, 1938; Firbas, 1949). Таким образом, сосна имеет по отношению к ряду факторов среды два сильно удаленных фитоценологических (синэкологических) оптимума, совпадающих с ее физиологическими минимумом и максимумом (Шенников, 1942; Ellenberg, 1956; Работнов, 1959; Лопатин, 1963).

Хотя экологическая амплитуда дафны уже, но она также может произрастать на самых разнообразных почвах в отношении содержания влаги, гумуса и их физико-химического состава. Так же как и у сосны, физиологический оптимум для роста дафны не совпадает с теми крайними условиями среды, в которых она произрастает в природе. Эмонен (1959с) отмечает весьма широкую экологическую амплитуду дафны, как по отношению к физическим факторам среды, так и в отношении фитоценотической обстановки. Так, например, содержание CaCO_3 в почвах, на которых произрастает *D. sneorum* в зарубежной Европе, колеблется от 0 до 45%, а pH—от 4,0 до 8,5. Материнскими породами этих почв могут быть силикатные пески, песчаники, сланцы, граниты, известняки (Аупопп, 1958, 1959с). При культивировании она совершенно индифферентно относится к присутствию или отсутствию извести в почве (Амслер, 1953). Влажность почвы может колебаться от нескольких до 80%. *D. sneorum* произрастает в лугово-степных сообществах, в сухих и влажных пустошах, в светлых сосновых, сосново-березовых и лиственных лесах и в светлых буковых рощах. В условиях, особенно благоприятного для нее, мягкого климата Западной Европы она может произрастать даже в подушках сфагнома вместе с росянкой и жирянкой. Совершенно отсутствует она в тенистых широколиственных лесах и в пустошах с высоким травяно-кустарничковым покровом (Аупопп, 1958, 1959с). Вместе с передвижением к востоку сужается диапазон условий, в которых она может противостоять конкуренции. Однако и здесь она произрастает как на силикатных, так и на карбонатных грунтах.

Опыты культуры курской дафны, приуроченной в природе к выходам мела, подтверждают, что она не является стеночным видом, как считают некоторые авторы (Виноградов и Голицын, 1960). М. А. Преснякова (1963) отмечает привязанность ее к плодородным почвам и к увлажнению. Она прекрасно растет и ежегодно плодоносит на выщелоченном черноземе (в Воронежском ботаническом саду), где прирост ее в 2—3 раза больше, чем в природных условиях. В природе она плодоносит исключительно редко. В Главном ботаническом саду в Москве участок, на котором произрастает дафна, заложен на кислой дерново-сильнопodzolistой почве с pH 4,0—5,4. При освоении участка в 1954 г. был внесен торфяной компост и известь из расчета 5 т на 1 га. Дафна посеяна осенью 1959 г. и взошла весной 1960 г. Кусты ее прекрасно растут и цветут, несмотря на кислую реакцию почвы, которая при проверке в сентябре 1961 г. оказалась равной pH 5,5—6,0 (Вадковская, 1955; Мартемьянов, 1955)¹.

Отмечая приуроченность дафн к сосновым лесам, Гамс (Gams, 1930) считает даже, что выяснение палеонтологической истории сосен (*Sect. Pinaster*) одновременно может дать отправные точки и для уяснения истории дафн (*D. sneorum*, *D. julia*, *D. striata* и др.). Однако с большим основанием можно полагать, что динамика ареала сосны в ледниковое и послеледниковое время поможет объяснить и особенности современного ареала *D. sneorum*. Как указывалось, дафна, как и сосна, успешно развиваются на местоположениях со слабо развитыми почвами, где из-за особенностей субстрата ослаблена конкуренция. Подобные ценозы имели широкое распространение в начале голоцена. Из-за распространения вечной мерзлоты и связанных с ней процессов солифлюкции и последующего отложения лёсса были широ-

¹ За сообщение pH почвы в сентябре 1961 г. выражаю благодарность П. Б. Мартемьянову.

ко представлены пространства, на которых почвенный покров был незначительной мощности или только начал формироваться (Москвитин, 1957; Iversen, 1958). Последующее увеличение количества осадков, оживление деятельности гидрографической сети, а вместе с этим и эрозии, также стало причиной широкого распространения неразвитых, малогумусных почв.

Коренное улучшение климата наступило около 11 000 лет назад (Вгоекер а. оth., 1960) и уже в пребореальное время температурные условия были близки к современным, как считает Иверсен (Iversen, 1960), основываясь на нахождении в Дании некоторых быстро распространяющихся термофильных растений в отложениях этого периода. Опустошение, произведенное во флоре суровым климатом последнего оледенения, сильно ограничило набор более мощных, но медленнее распространяющихся конкурентов. В это время имелись широкие возможности для развития таких светолюбивых видов, как сосна, береза, а также и *D. sneogum*, которая при отсутствии конкуренции плодоносит уже на второй год после посева. Светлые сосновые и сосново-березовые леса были широко распространены в зарубежной Европе и на территории современной лесостепи Русской равнины; в том числе и на лёссах и лёссовидных почвах, в тех районах, на которые приходятся разрывы ареала *D. sneogum*. Только в среднем голоцене — в конце первой половины атлантического периода их площадь сильно сократилась из-за распространения дубово-широколиственных лесов (Schmid, 1936; Firbas, 1949; Зеров, 1950; Нейштадт, 1957; Пьявченко, 1958). Второй причиной сокращения площади сосновых лесов, видимо, следует считать развитие почв — нарастание гумусового горизонта, вместе с чем формировалась мощная степная дернина, препятствовавшая возобновлению сосны.

Те же причины вызвали и разрывы в ареале *D. sneogum*. Из-за крайнего светолюбия этот вид не может произрастать под тенью широколиственных лесов. Точно также исчезла дафна и на тех территориях, между ее современными островными обитаниями, где сосновые леса уступили место степи. Как показали наблюдения (Преснякова, 1963), дафна совершенно перестает плодоносить на сильно задернованных участках. В результате указанных изменений фитоценоотические (синэкологические) оптимумы для развития сосны и дафны оказались сдвинутыми, по отношению к ряду физико-химических факторов среды, в область их физиологических минимумов и максимумов, где снята или ослаблена конкуренция со стороны эдификаторов-виолентов. Не должна смущать и величина территориальных разрывов в ареале дафны (до 400 км), так как многие виды сократили свои ареалы во второй половине голоцена на еще более значительные величины (Гроссет, 1962). Так, например, та же сосна, судя по нахождению ее макроостатков в торфянике бассейна нижнего течения р. Оленека, отступила к югу по крайней мере на 700—800 км (Пуминов и Федорова, 1961).

Реликтовые находения дафны в различных частях ее сильно фрагментированного ареала имеют различный возраст. Зарубежные авторы считают, что она иммигрировала к северу от Альп из Средиземноморской области в послеледниковое время (Schmid, 1936; Scharfetter, 1938). По мнению Эмонен (1959а), на территории, занятые четвертичными отложениями, она распространилась в новейшее время. Карпаты были отправной точкой ее миграций на территорию Польши и Румынии, а Западные Пиренеи и Северная Испания — для юго-западной Франции. Зольоми (1950), отмечая, что *D. sneogum* может произрастать в субальпийских ценозах *Pinus montana*, допускает возможность сохранения ее в горах Буды в качестве третичного или межледникового ре-

ликта. Тот же взгляд высказывает Гушулеак (Guşuleac, 1933) по отношению к изолированным находениям в Восточных Карпатах. Вероятнее, однако, что они, как и курское, и украинские находения, имеют голоценовый возраст.

Лишь в южных частях ее ареала дафна обитает, видимо, с третичного периода, поднимаясь в горы в межледниковья и опускаясь на равнины во время оледенений. Отмечая принадлежность *D. sneorum* к сообществам сосновых лесов, авторы (Pichi Sermolli, 1939; Kužan, 1961) считают, что ее наиболее южные, сильно изолированные находения на территории Апеннинского и Балканского полуостровов являются реликтами сосновой стадии развития, соответствующей по времени оледенениям и началу послеледниковья. Как свидетельствуют палеоботанические данные, сосновые леса спускались здесь в вьюме до уровня моря. В это время устанавливалась связь между ее современными реликтовыми островками. В настоящее время сосна и дафна сохранились здесь в немногих местах на крутых каменистых склонах, преимущественно в верхних поясах гор и на выходах доломитов.

Следует отметить, это пересмотр возраста реликтовых находений дафны ни в какой степени не снижает ценности этих замечательных памятников прошедших этапов развития растительности.

Summary

D. julia K.-Pol. is considered an endemic form of the Middlerussian upland. According to some scientists this species is a tertiary relic, whereas others regard it as a relic of the epoch of maximum glaciation. Observations in nature and the available literature and collections prove the complete identity of *D. julia* K.-Pol. and *D. sneorum* L. The ecology of this comparatively thermophyle species makes it possible to completely deny the possibility of its preservation on the Middlerussian upland since the tertiary epoch. Under the winter conditions even the contemporary climate does not fully correspond to the biological peculiarities of the species and it is therefore impossible to ascribe the migrations of this species as far as the Kursk region to the periods of glaciation, when a more severe climatic regime was developping, followed by the inauguration of the period of permafrost. *D. sneorum* L. is a relic of the pine-stage of the postglacial succession of forests. Disintegration of the area occurred as a result of the gradual advent of shadowy broad-leaved woods. *Daphne* perished also in those localities where instead of the ex pine woods there developped steppes, since it entirely ceases to bear fruit under the conditions of closed vegetation and sod.

ЛИТЕРАТУРА

- Агроклиматический справочник по Курской области. 1958. М.—Ахтаров Б. 1955. «Изв. Бот. ин-та Бълг. АН», кн. 4.—Барабаш Г. И. и Голицын С. В. 1962. «Бот. журн.», № 12.—Вадковская О. А. 1955. «Тр. Почв. ин-та АН СССР», т. 46.—Виноградов Н. П. и Голицын С. В. 1960. «Охрана природы и заповедное дело в СССР», № 5.—Виноградов Н. П. и Голицын С. В. 1963. В кн.: «Материалы по истории флоры и растительности СССР», вып. 4. М.—Вульф Е. В. 1944. Историческая география растений. М.—Л.—Глебова М. Я. 1958. «Тр. Гл. геофиз. обсерв.», вып. 85.—Глебова М. Я. 1960. «Тр. Гл. геофиз. обсерв.», вып. 91.—Голицын С. В. и Медведев Н. П. 1954. «Бюл. Главн. бот. сада», вып. 17.—Голицын С. В. и Медведев Н. П. 1958. «Бот. журн.», № 12.—Гроссет Г. Э. 1927. «Тр. н.-и. ин-та Воронежск. ун-та», № 1.—Гроссет Г. Э. 1935. «Землеведение», т. 37, вып. 3.—Гроссет Г. Э. 1962. «Бюл. МОИП», отд. биол., т. LXVII, вып. 3.—Гурский А. В. 1957. Основные итоги интродукции растений в СССР. М.—Л.—Деревья и кустарники СССР, 1958, т. 4, М.—Л.—

Зеров Д. К. 1950. «Тр. конф. по спорово-пыльцевому анализу 1948 г.». М.—Зольеми Б. 1950. *Acta biol. Acad. Sc. Hung.*, t. 1, fasc. 1—4.—Иверонова М. И. 1961. В кн.: «Роль снежного покрова в природных процессах». М.—Камышев Н. С. 1934. В кн.: «Энциклопедический словарь ЦЧО», т. I.—Камышев Н. С. 1961. Основы географии растений. Воронеж.—Келлер Б. А. 1938. В кн.: «Растительность СССР», т. I. М.—Л.—Клеопов Ю. Д. 1928. «Изв. Киевск. бот. сада», вып. 7—8.—Клеопов Ю. Д. 1930. «Четвертинный период», вып. 1—2. Киев.—Клоков М. В. 1963. «Мат-лы по истории флоры и растительности СССР», вып. 4. М.—Козменко А. С. и Ивановский А. Д. 1952. «Гидротехника и мелиорация», № 12.—Козо-Полянский Б. М. 1911. «Тр. Бот. сада Юрьевск. ун-та», т. 12, вып. 1.—Козо-Полянский Б. М. 1921. Бот. мат-лы гербария Бот. ин-та АН СССР, т. 2, вып. 36.—Козо-Полянский Б. М. 1927а. «Тр. н.-и. ин-та Воронежск. ун-та», № 1.—Козо-Полянский Б. М. 1927б. Черноземный рододендрон. Воронеж.—Козо-Полянский Б. М. 1931. В стране живых ископаемых. М.—Колесников А. И. 1960. Декоративная дендрология. М.—Комаров Н. Ф. 1951. Этапы и факторы эволюции растительного покрова черноземных степей. М.—Лавренко Е. М. 1938. В кн.: «Растительность СССР», т. I. М.—Л.—Лавренко Е. М. 1956. В кн.: «Растительный покров СССР», т. 2. М.—Л.—Лебедев А. Н. 1958. В кн.: «Климат СССР», вып. 1. Л.—Лопатин В. Д. 1963. ДАН СССР, т. 148, № 4.—Мартемьянов П. Б. 1955. «Бюл. Главн. бот. сада», вып. 21.—Машкин С. И. 1959. «Охрана природы», сб. 2. Воронеж.—Машкин С. И. и Голицын С. В. 1952. Дикорастущие и разводимые деревья и кустарники Воронежской области. Воронеж.—Мешков А. П. 1953. «Изв. Воронежск. пед. ин-та», т. 13, вып. 1.—Москвитин А. И. 1957. «Тр. Ин-та геол. АН УССР», сер. геоморфол., вып. 1.—Нейштадт М. И. 1957. История лесов и палеогеография голоцена. М.—Попов А. И. 1960. В кн.: «Периглациальные явления на территории СССР». М.—Попов Т. И. 1949. «Зап. Воронежск. с.-х. ин-та», т. 22, вып. 1.—Преснякова М. А. 1962. «Цветоводство», № 2.—Преснякова М. А. 1963. «Тр. бот. сада им. Б. М. Козо-Полянского», т. 2.—Пуминов А. П. и Федорова Р. В. 1961. «Тр. н.-и. ин-та геол. Арктики», т. 123, вып. 16.—Пьявченко Н. И. 1958. Торфяники русской лесостепи. М.—Работнов Т. А. 1959. «Бот. журн.», № 5.—Романова Е. Н. 1963. «Тр. Гл. геофиз. обсерв.», вып. 147.—Станев Св. 1960. «Тр. Ин-та гидрол. и метеорол.», т. 6.—Стойанов Н. А. 1956. «Бот. журн.», № 8.—Сукачев В. Н. 1938. Дендрология с основами лесной геоботаники. Л.—Събев Л., Станев Св. 1963. Климатичните райони на България и Техният климат. София.—Толмачев А. И. 1948. «Бот. журн.», № 2.—Флора СССР. 1949, т. 15. М.—Л.—Флора УССР, 1955, т. 7. Киев.—Чопик В. И. 1963. Рідкісні рослини УРСР. Київ.—Шенников А. П. 1942. «Журн. общ. биол.», т. 3, вып. 5.—Шульгин А. М. 1963. Агрометеорологическое обоснование мер по обеспечению перезимовки озимых культур. М.—Щербакова Е. Я. 1949. «Тр. III Всес. гидрол. съезда», т. 3. Л.—Янев Ас. 1962. Годишник Софийск. ун-та, биол.-геогр.-геол. фак., т. 54—55. Amsterdam A. M. 1953. «J. Roy. Hortic. Soc.», vol. 78, part. 1.—Aubert S. 1934. «Bull. Soc. Vaudoise Sci. nat.», vol. 58, No. 235.—Aulitzky H. 1962. «Arch. Meteorol., Geophys. u. Bioklimatol.», B., Bd. 11, H. 3.—Aymonin G. 1956. «Bull. Centre Etud. et Rech. Sci. Biarritz», t. 1, fasc. 1.—Aymonin G. 1958. «Bull. C. E. R. S.» Biarritz, t. 2, fasc. 1.—Aymonin G. 1959a. «Compt. rend. Soc. biogeogr.», n° 308—310.—Aymonin G. 1959b. «Plantes de montagne», t. 2, n° 29.—Aymonin G. 1959c. «Rev. gen. bot.», t. 66, n° 784.—Bailey L. H. 1904. *Cyclopedia of American Horticulture*, vol. 1. N. Y.—Beck Mannagetta G. 1892. *Flora von Nieder-Österreich*, Bd. 2.—Beck Mannagetta G. 1927. *Flora Bosnae, Hercegovinae et regionis Novipazar*, vol. 3.—Berge F. u. Riecke V. 1855. *Giftpflanzenbuch*.—Bonnier G. 1927. *Flora de la France, Suisse et Belgique*, t. 9.—Braun-Blanquet J. 1961. *Die inneralpine Trockenvegetation*. Stuttgart.—Broecker W. S. and oth. 1960. «Amer. J. Sci.», vol. 258, No. 6.—Čelakovský L. 1867—1875. *Prodromus der Flora von Böhmen*, Teil. 1. Prag.—Charlesworth I. K. 1957. *The Quaternary era*, vol. 2. London.—Chaumeton Fr. 1820. *Flora medicale*, t. 7. Paris.—Correvon H. 1894. *Flore colorée de la Suisse*. Paris.—Correvon H. et Robert Ph. 1908. *Flore Alpine*. Geneve.—Coste H. 1937. *Flora de la France*, t. 3. Paris.—Curtis W. 1795. «Bot. Mag.», vol. 9, No. 313.—Degen A. 1936. *Flora Velebitica*, Bd. 2.—Domin K. 1922. «Acta bot. Bohemica», vol. 1.—Ellenberg H. 1956. In Walter H. Einführung in die Phytologie, Bd. 4, Teil 1.—Esser P. 1910. *Die Giftpflanzen Deutschlands*. Braunschweig.—Favarger Cl. 1958. *Flore et vegetation des Alpes*, t. 1—2. Neuchatel—Paris.—Fiori A. et Paoletti G. 1895—1899. *Iconographia Florae Italianae*, pt. 1. Padova.—Firbas F. 1949. *Spät- und nacheiszeitliche Waldgeschichte Mitteleuropas nordlich der Alpen*, Bd. 1. Jena.—Flora Rep. Pop. Romine. 1956, t. 4.—Fournier P. 1946. *Les quatre flores de la France*. Paris.—Frenzel B. 1959. «Abhandl. Akad. Wiss. Mainz. Math.—naturwiss. Kl.», Nr. 13.—Futak I. 1961. «Biologia», t. 16, N 6.—Gajewski W. 1937. *Planta Polonica*, vol. 5.—Gams H. 1927. «Bull. Murithienne», t. 44.—Gams H. 1930. «Veröff. Geob. Inst. Rübel», H. 6.—Gaussen H. 1949.

«Bull. Soc. bot. France», t. 96, n° 10.—Godefroy R. 1948. La nature alpine. Paris.—Górczyńska J. 1957. «Roczn. Sekc. dendr. Polsk. Towarz. bot.», t. 12.—Grenier M. et Godron M. 1856. Flore de France, t. 3, Paris.—Guimpel Fr. 1810. Abbildungen der deutschen Holzarten. Berlin.—Guimpel Fr., Willdenow C. 1815. Abbildungen der deutschen Holzarten, Bd. 1. Berlin.—Guşuleac M. 1933. «Bull. Fac. şti. Cernauti», vol. 6, fasc. 1—2.—Hartig I. 1892. Illustriertes Geholzbuch. Berlin.—Hastenrath S. 1959. «Ber. Dtsch. Wetterdienstes», Bd. 8, Nr. 54.—Hayek A. 1908—1911. Flora von Steiermark, Bd. 1.—Hegi G. 1925. Illustrierte Flora von Mitteleuropa, Bd. 5, Teil 2—3.—Hegi G. 1905. «Verhandl. Bot. Ver. Prov. Brandenburg», Bd. 46.—Hermann F. 1956. Flora von Nord- und Mittel-Europa.—Hermes K. 1955. «Kölner Geogr. Arb.», H. 5.—Horvat I. 1960. «Acta Mus. Maced. Sc. Nat.», t. 6, N 8 (60).—Host N. Th. 1827. Flora Austriaca, vol. 1. Viennae.—Iversen J. 1958. «Uppsala univ. årsskr.», Nr. 6.—Iversen J. 1960. «Danmarks Geol. Undersogelse», 4 Raekke, Bd. 4, Nr. 3.—Jacquin N. J. 1778. Florae Austriae Icones, vol. 5.—Javorka S. és Csapody V. 1934. Iconographia florum Hungaricae.—Javorka S., Soó R. 1951. A Magyar Növényvilág kézikönyve, t. 1.—Keissler K. 1898. «Englers bot. Jahrb.», Bd. 25, H. 1—2.—Kornás J. 1948. «Chronmy przyrode ojczysta», R. 4, N 11—12.—Kozo-Poljanski B. M. 1928. Vegetationsbilder, 19 Reihe, H. 1—2.—Kuzan F. 1961. «Biološki glasnik», t. 14. Zagreb.—Loddiges C. 1831. «The bot. cabinet», vol. 43, tab. № 1800.—Marchand M. 1908. «Bull. Soc. Ramond», t. 43, n° 1.—Marchand E. et Bouget I. 1909. «Compt. rend. Assoc. franc. avancem. sci.», 37 sess.—Matvejev S. 1961. Biogeografia Jugoslavije. Beograd.—Mitrushi I. 1955. Drurët e shkurret e Shqipërisë. Tiranë.—Motyka J. 1947. «Ann. Univ. M. Curie—Skłodowska», sec. C, suppl. 1.—Mouillefert P. 1892—1898. Traite des Arbres et arbrisseaux, pt. 2.—Neilreich A. 1859. Flora von Nieder-Oesterreich.—Oberdorfer E. 1949. Pflanzensoziologische Exkursions flora für Südwestdeutschland.—Oberdorfer E. 1957. «Pflanzensoziologie», Bd. 10.—Pampanini R. 1903. Essai sur la géographie botanique des Alpes. Fribourg.—Pichi Sermolli R. 1939. «Nuovo giorn. bot. ital. N. S.», t. 46, n. 4.—Pisek A. 1956. «Handb. Pflanzenphysiologie», Bd. 3.—Pisek A. u. Schiessl R. 1947. «Ber. Naturwiss.-med. Ver. Innsbruck», Bd. 47.—Pitschmann H. u. Reissigl H. 1959. Bilder-Flora des Südalpen.—Rauh W. 1958. Alpenpflanzen, Bd. 1.—Reichenbach L. 1849. Icones Florae Germanicae et Helveticae, vol. 11.—Rheider A. 1949. Manuel of cultivated trees and shrubs hardy in North America, N. Y.—Rikli M. 1946. Das Pflanzenkleid der Mittelmeerländer, Bd. 2.—Riter-Studnička H. 1957. «God. Biol. Inst. Sarajevu», god. 10, fasc. 1—2.—Roques J. 1821. Phytographie medicale, t. 1.—Scharfetter R. 1938. Das Pflanzenleben der Ostalpen.—Schlosser J. et Vukotinović Lj. 1869. Flora Croatica.—Schmid E. 1936. «Beitr. geobot. Landesaufn. Schweiz», H. 21.—Schneider C. K. 1912. Illustriertes Handbuch der Laubholzkunde, Bd. 2.—Schränk Fr. 1816. Flora Monacensis, vol. 3.—Schröter C. 1926. Das Pflanzenleben der Alpen.—Schröter C. 1956. Flora des Südens.—Schustler Fr. 1923. Vešt. I. Sjezdu Českoslov. Botaniku. Praha.—Szafer W. 1923. «Acta Soc. bot. Polon.», vol. 1, Nr. 2.—Szafer W. 1959. In: Szata roślinna Polski, t. 2.—Szafer W. i Pawłowski B. 1959. Flora Polska, t. 8.—Thorn K. 1957. «Mitt. Florist.-soziol. Arbeitsgemeinschaft», N. F., H. 6—7.—Trattinick L. 1813. «Archiv der Gewächskunde», Bd. 1.—Troll W. 1926. «Mitt. geogr. Ges. München», Bd. 19, H. 1.—Tuzson J. A. 1911. «Bot. kozl.», t. 10, N 5—6.—Vesely J. 1954. Chránené rostliny. Praha.—Walter H. 1960. Einführung in die Phytologie, Bd. 3, Teil 1.—Weinmeister B. 1956. «Angew. Pflanzensoziol.», H. 16.—Wendelberger G. 1962. «Ber. Dtsch. bot. Ges.», Bd. 75, H. 9.—Wooster D. 1874. Alpine plants.