

ЭКОЛОГО-БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ, ПУТИ ОХРАНЫ И ВОССТАНОВЛЕНИЯ ЕСТЕСТВЕННОГО АРЕАЛА *NARCISSUS* *ANGUSTIFOLIUS* CURT. В БАССЕЙНЕ РЕКИ ТИСЫ

В. В. Кричфалуший, В. И. Комендар

Ужгородский государственный университет, кафедра ботаники
(Поступила 12 сентября 1984 года)

Аннотация

Изложены результаты комплексного биосистематического исследования *Narcissus angustifolius* CURT. в Закарпатье. Приведены сведения об экологической и фитоценотической приуроченности вида, возрастной структуре его ценопопуляций, большом и малом жизненных циклах, внутри- и межпопуляционной изменчивости вегетативных и репродуктивных признаков. Освещены наиболее важные аспекты репродуктивной биологии вида, его таксономическая и популяционная структура, экологическая и кариотипическая дифференциация. Рассмотрены некоторые вопросы происхождения и дальнейшей эволюции *N. angustifolius*. На основании результатов исследований предложены пути охраны и восстановления естественного ареала вида в данном регионе.

Введение

Изучение эколого-биологических особенностей растений в природных условиях обитания, познание таксономической и популяционной структуры видов, их морфолого-географической, экологической и генетической дифференциации, а также фитоценотической роли имеют большое значение для решения многих вопросов систематики и микроэволюции. До настоящего времени примеров комплексного исследования отдельных таксонов очень мало. Совершенно очевидно, что в первую очередь всестороннему изучению должны подвергаться редкие и исчезающие виды растений. Это является главным условием разработки и успешного осуществления мероприятий, направленных на их охрану и воссоздание.

Исходя из этих предпосылок, нами предпринят комплексный биосистематический подход к изучению нарцисса узколистного (*Narcissus angustifolius* CURT) — одного из наиболее редких видов растений природной флоры, представляющего большой научный и практический интерес. На территории СССР вид встречается только в Закарпатье, где имеет крайнюю северо-восточную границу ареала. В настоящее время под мощным давлением антропогенного фактора происходит его интенсивное сокращение. *N. angustifolius* находится на грани исчезновения не только в пределах Украинских Карпат, но и в других регионах. В связи с этим вид включен в Красные книги СССР и Украины (Красная книга. Дикорастущие..., 1975; Красная книга СССР..., 1978; Червона книга Української РСР, 1980; Редкие и исчезающие..., 1982), взят под охрану в Венгрии (CSARODU 1982) и других европейских странах.

Материал и методика

Наблюдения и сбор материала проводились в период с 1982 по 1984 гг. в шести модельных популяциях *N. angustifolius*., расположенных в равнинно-предгорной (120—250 м над ур. м.) и высокогорной (1350—1500 м над ур. м.) зонах Украинских Карпат. В процессе выполнения работы применялись стационарные, полустационарные, маршрутные и лабораторные методы исследования.

Физико-химический состав почв из наиболее типичных местопроизрастаний вида исследовался по общепринятой методике (Практикум по почвоведению, 1980). Геоботанические обследования проводились в соответствии с принципами советской геоботанической школы (Сукачев 1957, Шенников 1961 и др.).

Для изучения биоморфологических особенностей, а также внутри- и межпопуляционной изменчивости вида из каждой популяции по принципу рендомизации отбиралось 50 генеративных особей, которые исследовались по 12 морфологическим признакам.

Для определения числа хромосом и изучения их морфологии применялся метод давленных препаратов (BATTAGLIA 1957). Эмбриологические исследования были проведены по общей цитологической методике (Паушева 1980 и др.). Рисунки выполнялись рисовальным аппаратом РА—4, микросъемка — с помощью микроскопа *Ergaval-Zeiss* с микрофотографическим устройством *mf-matic*, а также стереоскопического микроскопа МБС—9.

В основу исследования семенной продуктивности положены методики Т. А. Работнова (1950 б) и И. В. Вайнагия (1974). Изучение большого жизненного цикла, определение возрастной структуры и численности ценопопуляций проводились на трансектах, которые закладывались рендомным методом (Ценопопуляции растений. ., 1976). Выделение возрастных состояний особей, а также классификация ценопопуляций проведены по Работнову (1950 а).

Полученные цифровые данные обрабатывались вариационно-статистическими методами (WEBER 1961, Плохинский 1970, Зайцев, 1973 и др.). Определялись основные статистические показатели, проводились корреляционный, регрессионный, однофакторный и двухфакторный дисперсионный анализы. Расчеты проведены на ЭВМ ЕС—1020, программа составлена на алгоритмическом языке FORTRAN — IV.

Результаты и обсуждение

До настоящего времени *N. angustifolius* изучен недостаточно. Известно лишь несколько работ, в которых рассматриваются некоторые эколого-фитоценологические особенности, распространение и отдельные черты биологии вида (Артюшенко, Харкевич 1956, Харкевич 1960, Комендар 1964, Артюшенко 1970, Комендар, Пердук, Машанова 1977 и др.).

Относительно систематического положения *N. angustifolius* в литературе нет единого мнения. Ранее нами уже отмечалось (Комендар, Кричфалушій 1984), что большинство исследователей считает его вполне самостоятельным видом, хотя некоторая часть из них рассматривает *N. angustifolius* в качестве подвида *N. poeticus* L. Имеются также определенные неясности в синонимике и внутривидовой номенклатуре, обусловленные, главным образом, большой полиморфностью вида и возникшей в связи с этим таксономической путаницей.

Общий ареал *N. angustifolius* охватывает горные системы Южной и Средней Европы от Французских Альп до Восточных Карпат включительно (Негн

1939, Фомін, Бордзіловський 1954, ZAHARIADI 1966, WEBB 1980 и др.). Отдельные местопроизрастания вида указываются и для Венгрии (BOROS 1924, JÁVORKA 1925, GÁYER 1927, HORVÁTH SZINETÁR 1965, ISÉPY PRISZTER 1972, SOB 1973).

На Закарпатье *N. angustifolius* встречается в бассейне верхнего и среднего течения р. Тисы. Первые упоминания о нем находим в работах St. FEDOROWICZ (1910), W. SZAFER (1919), A. Маргитая (1923), K. DOMIN, PODPERA (1928), MARGITTA I (1938), M. DEYL (1940) и В. PAWLOWSKY (1947). В дальнейшем распространение вида в этом регионе изучалось С. С. Фодором (1956) и В.И. Комендаром (1964). Согласно нашим исследованиям, основная часть ареала (26 местопроизрастаний) находится в субальпийском поясе горных хребтов Свидовец, Мармарошские Альпы и отчасти Горганы, на высотах 1400—1600 м над ур. м. На низменности и в предгорье (120—250 м над ур. м.) вид имеет островное распространение и на сегодня сохранился лишь в 4 местообитаниях из 13, отмеченных несколько десятков лет назад. Эти местопроизрастания следует считать наиболее низкорасположенными и удаленными от основного ареала горного по своему происхождению *N. angustifolius*. В связи с этим некоторые исследователи (Чопик 1976, 1978) полагают, что они имеют вторичное происхождение.

В субальпийском поясе Украинских Карпат *N. angustifolius* встречается на высокогорных лугах, а также среди криволеся из *Duschekia viridis* (СНАИХ) ОРІЗ и *Juniperus sibirica* BURGD. (рис. 1). Нарциссовые луга в горах приурочены к горно-луговым буроземным и горно-луговым торфянистым почвам с разной степенью гумусированности и щебнистости. В сложении растительных сообществ *N. angustifolius* является временным содоминантом с обилием 15—25% (балл 2 по шкале Браун—Бланке). Описано 8 ассоциаций с флористическим ядром из 10 видов сосудистых растений. Всего здесь встречается 37 видов, из



Рис. 1. Природные заросли *Narcissus angustifolius* на г. Подпула (Свидовецкий хребет)



Рис. 2. Луговые сообщества *Narcissus angustifolius* в заповеднике «Долина нарциссов» (в окрестностях г. Хуста)

которых к злакам относятся 7, к разнотравью — 22, к осокам и ситникам — 2; группа зеленых мхов насчитывает 6 видов (Комендар, Кричфалуший 1985).

В равнинно-предгорной зоне *N. angustifolius* встречается в луговых и лесных сообществах в основном на дерново-буроземных глеевых и бурых лесных оподзоленных глееватых почвах (рис. 2). Здесь играет более заметную роль, являясь доминантом или содоминантом с обилием 15—35% (балл 2—3). Выделено 7 ассоциаций, флористическое ядро которых составляют 12 видов сосудистых растений. Всего отмечено 118 видов, из них к злакам относятся 16, к разнотравью — 76, а к осокам и ситникам — 22 (Комендар, Кричфалуший 1985). Как видно, *N. angustifolius* — вид с широкой экологической амплитудой. Он встречается в разных высотных поясах, в нескольких типах фитоценозов, на почвах, отличающихся как по физико-химическим свойствам, так и по режиму увлажнения. Основными экологическими факторами, лимитирующими распространение вида, являются чрезмерное затенение под пологом лесов, почвы с нейтральной и щелочной реакцией (оптимум: рН=3, 4—4, 9), сильно каменистые и скалистые субстраты.

В результате проведенных исследований установлено, что подобное различие условий произрастания *N. angustifolius* приводит к биоморфологическим отличиям между группами равнинно-предгорных и высокогорных популяций. Степень различий между популяциями из одного пояса варьирует от полного отсутствия до уровня, который значительно ниже межгрупповых различий.

Так, сравнительно-кариологическое исследование показало (Кричфалуший, Свешникова 1985), что все популяции имеют сходный стандартный кариотип ($K=2n=14=2 \cdot 4SA+2SM+SM^{st}$) (рис. 3), т. е. относятся к одному виду. На базе основного числа хромосом обнаружено три вариации кариотипа, отличающиеся между собой по колочеству дополнительных хромосом ($2n=14+0-4B$). Генетическая дифференциация предгорных и высоко-

горных популяций проявляется в различии между ними по количеству спутничных хромосом, а также по характеру распределения дополнительных хромосом. В предгорных популяциях спутничной является УП пара субметацентрических хромосом, а число растений с В-хромосомами варьирует от 36 до 52%. В высокогорных местообитаниях вида обнаружено две спутничные хромосомы — УI и УII, а количество особей с дополнительными хромосомами составляет 4—12% от общего числа исследованных экземпляров.

Наблюдения за сезонным ритмом роста и развития *N. angustifolius* показали, что неблагоприятные условия высокогорья влияют на смещение фенофаз и ускоряют прохождение растениями отдельных этапов малого жизненного цикла. На низменности и в предгорье надземный годичный цикл развития продолжается в течение 4 месяцев (апрель-июль), а в высокогорном поясе — 2,5—3 месяцев (вторая половина мая — начало августа) и в более поздние календарные сроки.

В ходе большого жизненного цикла особи *N. angustifolius* проходят через ряд последовательных возрастных состояний. На основании комплекса качественных и количественных признаков, исследованных у 25—30 экземпляров каждого возрастного состояния, выделены 5 возрастных групп и 8 подгрупп особей. Основные этапы большого жизненного цикла растений в разных высотных поясах совпадают, однако в высокогорье наблюдается его биологическое сокращение в связи с выпадением средневозрастного состояния генеративного периода.

Исследование возрастной структуры и численности ценопопуляций *N. angustifolius* в 13 наиболее типичных сообществах позволило определить экологический и фитоценотический оптимумы вида. На низменности и в предгорье экологический оптимум, т. е. условия наиболее благоприятные для роста и развития растений (Работнов 1950 б), реализуется в широколиственных лесах. Здесь структура возрастных спектров очень благоприятна для вида и характеризуется преобладанием средне- и мощноразвитых особей генеративного периода (46,9%), быстрыми темпами их развития, максимальной семенной продуктивностью и оптимальной плотностью ценопопуляций (75—85 особей на 1 м²). Фитоценотический оптимум, т. е. условия, при которых ценопопуляция достигает максимальной интенсивности воздействия на среду (Работнов, 1950 б), наблюдается на высокотравных лугах. В этих ценопопуляциях численность особей наибольшая (308,2—319,3 экземпляра на 1 м²), однако структура возрастных спектров неблагоприятна для вида, преобладают слабо- и средне-развитые особи генеративного периода (21,5—35%), возрастает участие фракции прегенеративных растений вследствие ухудшения условий существования. Как видно, экологический и фитоценотический оптимумы *N. angustifolius* в этой зоне не совпадают. В целом эколого-фитоценотические условия наиболее близки к оптимальным на разнотравно-элаковых лугах.

В высокогорном поясе экологический и фитоценотический оптимумы совпадают на субальпийских высокотравных лугах. Здесь численность особей наивысшая из всех высокогорных ценопопуляций (76 экземпляров на 1 м²), группа генеративных растений наиболее многочисленна (57,9%), однако доля мощноразвитых экземпляров несколько ниже, чем в лесах. Анализ возрастной структуры ценопопуляций *N. angustifolius* позволяет выделить базовые спектры, характерные для сообществ, находящихся в дефинитивном состоянии (рис. 4). Структура базовых спектров коррелирует в общих чертах со способами размножения и поддержания численности ценопопуляций. В зависимости от сте-

пени антропогенного влияния и эколого-ценотических условий выявлены несколько сильноотличающихся вариаций возрастных спектров, а также регрессивный тип ценопопуляции, соответствующий одной из последних степеней пастбищной дегрессии.

В природных местообитаниях у *N. angustifolius* наблюдаются три формы вегетативного размножения. Энергия вегетативного размножения зависит от условий местообитания и коррелирует с интенсивностью семенного размножения. В широколиственных лесах низменности и предгорья полностью преобладает семенное возобновление ценопопуляций, в высокогорном поясе — вегетативное. В луговых сообществах предгорья самоподдержание ценопопуляций осуществляется как семенным, так и вегетативным способом, при доминировании семенного размножения.

Исследовались все основные эмбриональные процессы у *N. angustifolius*: микроспорогенез и развитие мужского гаметофита, мегаспорогенез и развитие женского гаметофита, оплодотворение, развитие эндосперма и зародыша (Кричфалуши 1984). Установлено, что высокогорные популяции вида характеризуются наличием некоторых эмбриологических особенностей (отклонения в процессе мейоза и формирования микроспор, более низкая фертильность пыльцы, в среднем на 33,9% по сравнению с предгорными популяциями, гибель семян на ранних стадиях развития, смещение сроков и ускоренные темпы прохождения отдельных этапов эмбриогенеза), обусловленных воздействием суровых климатических условий на микроспорогенез, опыление и оплодотворение.

Интенсивность семенного размножения *N. angustifolius* зависит от условий местообитания и коррелирует, как уже отмечалось, с энергией вегетативного размножения. Средние значения элементов семенной продуктивности популяций из разных поясов достоверно различаются между собой по всем уровням значимости. Процент обсеменения предгорных популяций в течение трех лет исследований варьировал от 16,9 до 29,2%, высокогорных — от 3,6 до 16,8%. Двухфакторным дисперсионным анализом установлено, что неблагоприятные климатические условия высокогорья существенно снижают как потенциальную, так и фактическую семенную продуктивность. Количество развитых семян на побег в высокогорных популяциях в среднем на 20,62% ниже, чем в предгорных, а семян — на 66,98%. Корреляция между количеством семян и семян во всех исследованных популяциях отсутствует. В целом способность вида к семенному размножению довольно низкая, в особенности высокогорных популяций.

По способу диссеминации *N. angustifolius* относится к барохорам, отчасти баллистам (по классификации Р. Е. Левиной 1957). Прорастание семян в природе подземное осеннее. Полевая всхожесть семян зависит от эколого-фитоценотических условий местообитания и в среднем равна 62%. Лабораторная всхожесть семян из предгорных популяций варьирует от 71 до 97% и в среднем составляет 84,8%, из высокогорных — от 36 до 87%, средняя — 54,35%. Всхожесть семян сохраняется в течение 3—4 лет, но процент всхожести уменьшается от года к году.

Для исследования морфолого-географической дифференциации популяций *N. angustifolius* применен анализ внутри- и межпопуляционной изменчивости вегетативных и репродуктивных признаков (Майр 1974). Установлено, что большинство признаков подвержены географической изменчивости и проявляют среднюю степень варьирования ($V=11-20\%$). Высокая степень поли-

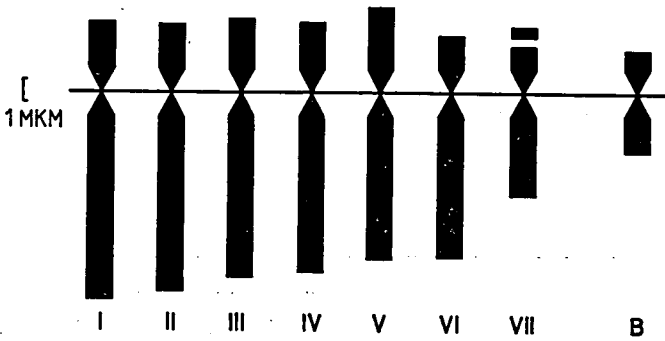


Рис. 3. Идиограмма *Narcissus angustifolius*

морфизма подземных органов ($V=25-40\%$) определяется, главным образом, экологическими условиями местообитания. Признаки с низкой и средней степенью изменчивости использовались в качестве критерия морфолого-географической дифференциации популяций, так как они довольно стабильны и менее зависимы от влияния экологических факторов. Характер варьирования признаков в пределах одного пояса в общих чертах совпадает. Кривые величин коэффициентов вариации из разных поясов имеют свои особенности, вследствие чего они менее сопоставимы. Географическая изменчивость *N. angustifolius* проявляется в значительном преобладании признаков предгорных популяций над соответствующими параметрами высокогорных. Изученные популяции достоверно различаются между собой по 9 признакам из 12 исследованных нами (таблица). Поскольку в характере географической изменчивости наблюдается отсутствие трансгрессии вариационных интервалов вид следует считать политическим.

В предгорных и высокогорных популяциях существует взаимосвязь между 18 признаками, из них 9 являются общими для обоих поясов. Установленные зависимости выражаются аналитически в виде линейных функций и соответствующих уравнений регрессии. Сравнением средних значений признаков при помощи критерия Стьюдента, а также корреляционным анализом доказано, что по характеру большинства взаимосвязей все популяции относятся к некогда единой первичной популяции вида, которая затем распалась, в силу ряда причин, территориально на локальные. Степень расхождения между популяциями из одного пояса существенно ниже, чем между популяциями из разных поясов.

На основании морфологических отличий по числу листьев между популяциями из предгорного и высокогорного поясов В. И. Комендар (1969) описал трехлистную и четырехлистную формы данного вида. В результате проведенных нами биоконплексных исследований *N. angustifolius* установлено, что между этими группами популяций имеются существенные морфофизиологические, биологические, эколого-фитоценотические и кариотипические различия. Таким образом, есть все основания считать, что в Закарпатье *N. angustifolius* представлен двумя климатическими (географическими) экотипами. На низменности и в предгорье произрастает *N. angustifolius* оес. *praemontanus* КОМЕНДАР et KRICSFALUSHI. В высокогорном поясе встречается *N. angustifolius* оес. *alimontanus* КОМЕНДАР et KRICSFALUSHI (Комендар, Кричфалушій 1984). Вы-

Географическая изменчивость признаков шести популяций
Narcissus angustifolius в разных высотных
поясах Украинских Карпат

Таблица.

Признак	Предгорный пояс			Высокогорный пояс		
	Популяция					
	Дубровы	Кирешы	Била Млака	Апецка	Подпула	Сток
Луковица						
Длина, см	4,09	3,75	3,77	2,78	2,80	3,36
Ширина, см	2,29	1,94	1,80	1,68	1,59	2,03
Вес, г	6,76	5,92	5,17	3,89	3,49	6,02
Листья						
Число, шт	3,59	3,56	3,56	2,68	2,78	2,86
Длина, см	25,65	39,29	38,12	26,59	25,59	26,26
Ширина, см	0,76	0,76	0,73	0,68	0,63	0,69
Цветонос						
Высота, см	55,49	49,88	48,60	35,11	35,19	41,55
Цветок						
Диаметр, см	7,11	6,44	6,38	6,12	6,29	6,70
Длина трубки, см	2,78	2,76	2,69	2,98	2,91	2,96
Длина пыльников, см	0,53	0,52	0,51	0,51	0,53	0,50
Плод						
Длина, см	1,82	1,70	1,71	1,41	1,48	1,52
Ширина, см	1,15	1,16	1,15	1,18	1,14	1,19

ПРИМЕЧАНИЕ: обведены и соединены средние значения признаков, между которыми отсутствует достоверная разница.

деленные экотипы являются, по существу, аллопатрическими рассами данного вида, между которыми возникли наблюдаемые различия вследствие их приспособления к сильно отличающимся условиям среды и длительной географической изоляции. В систематическом отношении разница между выделенными экотипами соответствует таксономическому рангу подвидов. Следовательно, предгорный экотип является новым для науки таксоном — *N. angustifolius* subsp. *transcarpathicus* KRCSFALUSZII, comb. nov. (Кричфалуший 1984).

Анализ популяционной структуры *N. angustifolius* позволил выделить

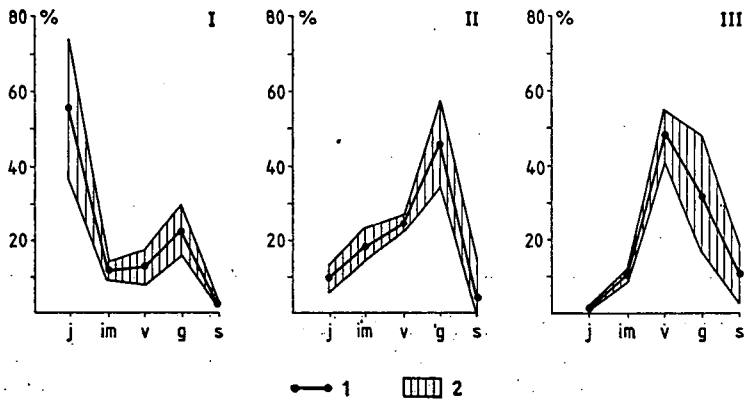


Рис. 4. Базовые спектры ценопопуляций *Narcissus angustifolius*
 I — широколиственные леса (низменность и предгорный пояс);
 II — луговые сообщества (предгорный пояс);
 III — кустарниковое криволесье и высокогорные луга (субальпийский пояс);
 1 — базовый спектр; 2 — зона базового спектра ($\bar{x} \pm 3 \sim$)
 (Рис. 4 оставив из первого варианта стари!)

внутри предгорного климатозекотипа два ценоэкотипа: луговой и лесной. Первый экотип объединяет популяции, приуроченные к луговым ценозам на бедных дерново-буроземных глеевых почвах. Второй включает популяции, местообитания которых связаны с широколиственными лесами и богатыми гумусом бурыми лесными оподзоленными глееватыми почвами. Морфологические параметры этих популяций существенно превышают соответствующие характеристики луговых популяций по 6 признакам, а длина листьев у растений лесных сообществ заметно короче, чем у луговых (таблица). Были обнаружены и другие особенности лесных популяций, проявляющиеся в запаздывании фенофаз развития, пространственной и возрастной структуре, способах возобновления и повышенной концентрации дополнительных хромосом. По-видимому, в систематическом отношении описанные выше ценоэкотипы можно рассматривать как луговую (*N. angustifolius* f. *pratensis* KRICSFALUSNI) и лесную (*N. angustifolius* f. *sylvatica* KRICSFALUSNI) формы данного вида.

Высокогорные популяции также распределяются на две группы. К первой группе относятся сообщества, местообитания которых связаны с кустарниковым криволесьем и высокогорными низкотравными лугами на горно-луговых щепнистых почвах. Ко второй — популяции, приуроченные к субальпийским высокотравным лугам на горно-луговых буроземных почвах с мощным гумусным горизонтом. Они превышают популяции первой группы по 5 морфологическим признакам (таблица), а также отличаются по характеру возрастной структуры. Однако здесь ведущими факторами, воздействующими на дифференциацию популяций, являются, главным образом, эдафические условия, поэтому форма растений наследственно не закреплена, что установлено экспериментальным путем. Таким образом, фенотип этих популяций является следствием модификационной изменчивости и они могут быть выделены лишь в качестве экад.

Установленная нами внутривидовая дифференциация *N. angustifolius*, его широкая экологическая пластичность и современный дизъюнктивный ареал

являются следствием влияния на процесс возникновения и дальнейшую эволюцию вида резкоизменявшихся условий физико-географической среды (орогенез, оледенения и др.). Существование на Закарпатье равнинно-предгорной группы популяций можно объяснить миграцией вида в плейстоцене из высокогорных районов Украинских Карпат на Средне-Дунайскую низменность, где он сохранился на сегодня в рефугиумах ледникового периода. Свидетельством в пользу этой гипотезы являются многие палеоботанические и палеонтологические находки, а также результаты проведенных нами исследований. Исходя из вышесказанного, наши взгляды на вопрос происхождения равнинного участка ареала *N. angustifolius* расходятся с мнением Чопика (1976, 1978) о его вторичном характере.

Детальная биологическая информация о *N. angustifolius*, которой мы располагаем в результате проведенных исследований, а также изучение влияния антропогенных факторов на ареал и биоморфологические особенности вида позволяют разработать научные основы его охраны. Основной путь заключается в сохранении всего генофонда вида и воссоздании его локальных популяций в природных условиях обитания. Наиболее действенными являются охрана популяций в естественных местопроизрастаниях на существующих заповедных территориях («Долина нарциссов»), а также организация новых памятников природы. Предполагается воссоздание на ценогенетической основе моделированных экосистем в первичных местообитаниях вида. Определенная роль отводится и такой охранной мере, как культивирование *N. angustifolius* в ботсадах.

Литература

- Артюшенко З. Т. (1970): Амариллисовые (*Amaryllidaceae* JAUME St.—HILAIRE) СССР. — Л.: Наука. Ленингр. отд. — 180 с.
- Артюшенко З. Т., Харкевич С. С. (1956): Ранневесенние декоративные растения природной флоры Советских Карпат. — Ботан. журн., т. 41, 1604—1616.
- Вайнагий И. В. (1974): О методике изучения семенной продуктивности растений. — Ботан. журн., 53, 826—831.
- Зайцев Г. Н. (1973): Методика биометрических расчетов. — М.: Наука.
- Комендар В. И. (1964): Распространение нарцисса узколистного в Закарпатье. — Ботан. журн., 49, 1024—1032.
- Комендар В. И. (1969): О морфологических особенностях нарцисса узколистного (*Narcissus angustifolius* CURT.) в Закарпатье. — В кн.: Вопросы охраны природы Карпат. Ужгород: Карпаты, 36—38.
- Комендар В. И., Кричфалуший В. В. (1984): Поширення *Narcissus angustifolius* CURT. в Закарпатті та місце виду в системі роду *Narcissus* L. — Укр. воган. журн., 41, 86—94.
- Комендар В. И., Кричфалуший В. В. (1985): Эколого-ценотические особенности и вопросы охраны *Narcissus angustifolius* CURT. в Украинских Карпатах. — Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. биол., 90, 67—74.
- Комендар В. И., Пердук З. А., Машанова Н. С. (1977). Распространение и эколого-биологические особенности *Narcissus angustifolius* CURT. в Закарпатье. — Раст. ресурсы, 13, 614—622.
- Красная книга. Дикорастущие виды флоры СССР, нуждающиеся в охране (Под ред. А.Л. Тахтаджяна. (1957).-Л.: Наука. Ленингр. отд.
- Красная книга СССР. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений. (1978). — М.: Лесн. пром-сть.
- Кричфалуший В. В. (1984): Эколого-биологические особенности и научные основы охраны *Narcissus angustifolius* CURT. в Закарпатье: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — К.
- Кричфалуший В. В., Свешникова Л. И. (1985): Сравнительно-кариологическое исследование природных популяций *Narcissus angustifolius* (*Amaryllidaceae*) Украинских Карпат. — Ботан. журн. т. 70 (в печати).
- Левина Р. Е. (1957): Способы распространения плодов и семян. — М.: Изд-во Моск. ун-та

- Майр Э. (1974): Популяции, виды и эволюция. — М.: Мир. —
- Маргитай А. (1923): Взносы к флоре Подкарпатской Руси. — В кн.: Квартальник IV секции. Мукачево, 1, 8—99.
- Паушева З. П. (1980): Практикум по цитологии растений. — М.: Колос.
- Плохинский Н. А. (1970): Биометрия. — М.: Изд-во Моск. ун-та. — 367 с. Практикум по почвоведению (Под ред. И. С. Кауричева. (1980). — М.: Колос.
- Работнов Т. А. (1950 а): Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии. — В кн.: Проблемы ботаники. М.; Л.: Изд-во АН СССР, вып. 1, 465—483.
- Работнов Т. А. (1950 б): Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах. — Тр. Бот. ин-та АН СССР. Сер. 3. Геобот., 6, 7—204.
- Редкие и исчезающие виды флоры СССР, нуждающиеся в охране (Под ред. А. Л. Тахтаджяна. (1981): — 2-е изд., доп. — Л.: Наука. Ленингр.
- Сукачев В. Н. (1957): Некоторые общие теоретические вопросы фитоценологии. — В кн.: Вопросы ботаники. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1, 290—309.
- Фодор С. С. (1956): Растительный покров Закарпатской области. — Науч. зап. (Ужгород, ун-т, 17, 116—171.
- Фомін О. В., Бордзіловський Е. І. (1950). Рід Нарцис — *Narcissus* L. — В кн.: Флора УРСР. К.: Вид-во АН УРСР, 3, 272—276.
- Харкевич С. С. (1960): Нарцис узколистный в Закарпатье. — Бюл. Гл. Ботан. сада АН СССР, 37, 67—73.
- Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). (1976): — М.: Наука.
- Червона книга Української РСР. (1980): — К.: Наук. думка. — 504 с.
- Чопик В. І. (1976): Високогірна флора Українських Карпат. — К.: Наук. думка.
- Чопик В. І. (1978): Редкие и исчезающие растения Украины. — К.: Наук. думка.
- Шеннико А. П. (1964): Введение в геоботанику. — Л.: Изд-во Ленингр. ун-та.
- BATTAGLIA E. (1957): A new "5 minutes-fixation" in chromosome analysis. — *Caryologia* 9, 368—370.
- BOROS Á. (1924): A dráva-balparti síkság flórájának alapvonásai — *M. Bot. Lapok* 23, 1—56.
- CSAPODY I. (1982): Védett növényeink. — Budapest.
- DOMIN K., PODPĚRA J. (1928): Klíč k úplně květeně Republiky československé. — Olomouc: Premlberger.
- FEDOROWICZ ST. (1910): Z wycieczki botanicznej na świdowiec. — *Kosmos* 35, 800—80q1.
- GÁYER GY. (1927): Új adatok Vasvármegye flórájához. — *Vasvárm. Múz. Évk.* 2, 204—206 (1926—1927).
- HEGI G. (1939): Illustrierte Flora von Mitteleuropa. — München.
- HORVÁTH E., SZINETÁR M. (1965): Újabb előfordulási adatok Vas megye flórájához. — *Savaria Múz. Közlem.* 34, 101—104.
- ISÉPY I., PRISZTER SZ. (1972): Chorologische und phänologische Untersuchungen Geophyten. I. NARCISSUS. — *Ann. Univ. Sci. Budapest, Sec. Biol.* 14, 105—117.
- JÁVORKA S. (1925): Magyar Flóra. — Budapest.
- MARGITTAI A. (1938): Az Északkeleti-Kárpátok néhány érdekes növényei — *Bot. Közlem.* 35, 58—62.
- PAWLOWSKI, B. (1947): Ogólna charakterystyka geobotaniczna gór Czerwoczyńskich. — *Bull. Int. l'Acad. Pol. Sci. Lett. Cl. Mat.* — *Nat. Sér. B*, (1946) 71—108.
- Soó R. (1973): A magyar flóra és vegetáció rendszertani-növényföldrajzi kézikönyve. — Budapest.
- SZAFER, W. (1919): Flora Polska. — Kraków.
- WEBB, D. (1980): *Narcissus* L. — In: Flora Europaea. — Cambridge.
- WEBER E. (1961): Grundriss der biologischen Statistik für Naturwissenschaftler, Landwirte und Mediziner. Jena.
- ZAHARIADI C. (1966): *Narcissus* L. — In: Flora Republicii Socialiste România. — Bucuresti.

A *Narcissus angustifolius* Curt. ökológia-biológiai sajátosságai, a faj útjainak védelme és természeti kiterjedésének visszaállítása a Tisza folyó medencéjében

V. V. KRICSPALUSI, és V. I. KOMENDAR

Uzsgorodi Állami Egyetem, Botanikai Tanszéke, Szovjetunió

Kivonat

A *Narcissus angustifolius* CURT. bioszisztematikai kísérleteknek eredményeit közlik a Kárpátaljáról. Adatokat közölnek a fajok ökológiai és fitocönológiai alkalmazkodásairól, a nagy és kis életciklusról, a belső- és populációközi vegetatív és reproductív jellemvonásainak változásairól. Adatokat közölnek a reproductív biológia fő aspektusairól, a faj taxonómiájáról, ökológiai, fenotipikus és káriotipikus differenciációjáról. Nyomon követték a *N. angustifolius* származását és további evolúcióját. A kísérletek eredményei alapján ajánlják a faj megvédésének útjait védelmére és visszatelepítését a természetvédelmi régióba.

Ecological and biological features, ways of protection and regeneration of the natural area of *Narcissus angustifolius* Curt. In the basin of the Tisza river

V. V. KRICHFALUSHIY V. I. KOMENDAR

The Uzhgorod State University, chair of botany

Results of complex biosystematic study of *Narcissus angustifolius* Curt. in Transcarpathia are reported. Information on ecological and phytocenotypic environment of the species, age structure of its cenopopulations, great and small life cycles, variability of vegetative and reproductive features within the population is given. The most important aspects of the reproductive biology of the species, its taxonomic and population structure, ecological and karyotypic differentiation are elucidated. (In the paper). Some problems of the origin and further evolution of *N. angustifolius* are considered. Some ways and methods of protection and regeneration of the natural area of the species in this region are suggested.

Ekološko-biolóško osobenosti *Narcissus angustifolius* CURT.j mogu nosti za tite vrste i uspostavljanja njenog prirodnog areala u dolini reke Bise

V. V. KRIČFALUŠIJ i V. I. KOMENDAR

Katedra za botaniku, Državni univerzitet, Užgorod

Abstrakt

U radu se prikazuju rezultati biosistematskih ispitivanja *Narcissus angustifolius* CURT. sa podnožja Karpata. Iznose se podaci o ekološko-fitocenološkoj adaptaciji vrste, o dijapazonu životnih ciklusa, o unutrašnjim i međupopulacijskim vegetativnim i reproductivnim karakteristikama. Daju se podaci o osnovnim aspektima reproductivne biologije, o taksonomskom statusu vrste, o ekološkoj, fenotipskoj i kariotipskoj diferencijaciji. Prikazano je poreklo i evolucija vrste. Na osnovu rezultata istraživanja daje se predlog za zaštitu i uspostavljanje vrste u regionu njenog prirodnog areala rasprostranjenja.