

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

**БЮЛЛЕТЕНЬ
ГЛАВНОГО
БОТАНИЧЕСКОГО
САДА**

Выпуск 82



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

1971

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

БЮЛЛЕТЕНЬ
ГЛАВНОГО
БОТАНИЧЕСКОГО
САДА

Выпуск 82



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

МОСКВА

1971

В выпуске публикуются материалы по теории и практике интродукции некоторых растений (хвойных пород на Подольи и в Киргизии, видов рябины в Ташкенте, двух видов гледичии и альпийской сливы в Крыму), о ритме развития кавказских видов лука в Москве и о продуктивности люцерны голубой в Дагестане. Сообщается об открытии нового вида сосюреи и о систематическом составе видов копеечника на Дальнем Востоке. Приводятся данные по морфологии хлоропластов в зимующих листьях пшеницы, о морфогенезе некоторых многолетников на Кавказе, в Нижнем Поволжье и в Крыму, о семенной продуктивности тимьянов, об эмбриологии растений сем. пасленовых и чернушки. Излагаются результаты изучения физиолого-биохимических процессов в растениях, влияния микроэлементов на рост семян. Публикуются данные по защите растений (о вредителях березы и вирусной мозаике георгин). Выпуск рассчитан на работников ботанических садов, ботаников, агрономов, лесоводов, озеленителей и на любителей природы.

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ:

Ответственный редактор академик *Н. В. Цицин*

Члены редколлегии: *А. В. Благоевский, В. Н. Былов, В. Ф. Вервилов, А. И. Воронцов, В. Н. Ворошилов, П. И. Лапин* (зам. отв. редактора), *Ю. Н. Малыгин, Г. С. Оголевец* (отв. секретарь), *А. К. Скворцов*

ИНТРОДУКЦИЯ И АККЛИМАТИЗАЦИЯ



НЕКОТОРЫЕ ГЕНЕТИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ТЕОРИИ ИНТРОДУКЦИИ РАСТЕНИЙ

М. В. Бессчетнова

Исследователи, работающие в области интродукции растений, все чаще стремятся обосновывать связанные с ней процессы генетическими закономерностями. Весьма плодотворным, в частности, оказалось понимание вида как сложной системы рас и форм [1, 2]; свидетельство тому — публикации последних лет [3—10]. В то же время некоторые генетические понятия недостаточно ассимилированы теорией интродукции или трактуются в ней по-иному. Так, в формулировке понятий «интродукция» и «акклиматизация» под адаптацией иногда подразумевается процесс приспособления растения к новым условиям без перестройки его природы, когда организм по существу не изменяется, а формообразование относят к акклиматизации.

В генетике же адаптация рассматривается и как процесс, и как результат процесса возникновения признаков, выгодных для особи (или целой популяции) в конкретных условиях среды. При этом признаются два пути адаптации — генотипический и модификационный. Выделяется, в частности, эволюционная адаптация, выражающаяся в генетической перестройке организма, происходящей в ходе эволюции под действием отбора [11]. Приспособление организмов к новым условиям объясняется фенотипической и генотипической адаптацией [12—14]. Такое смысловое содержание термина «адаптация» вполне приемлемо для теории и практики интродукции, поэтому придавать ему иное значение нецелесообразно.

Поскольку растения адаптируются и к климату, и к эдафическим условиям, и к фитоценозам, то акклиматизацию можно понимать как частный случай адаптации, а именно как приспособление к климату. В связи с этим приходится признать, что акклиматизация так же, как и более общий процесс — адаптация — осуществляется и генотипическим, и модификационным путями.

Адаптация связана с изменением условий существования, которое происходит, например, при переселении организмов в новые районы. Перемещение растений в природе известно как расширение ареала видов, миграция флор и т. д. Процессы же переноса растений в эксперименте относятся к интродукции — область деятельности человека.

В литературе весьма полно отражена история становления терминов «интродукция» и «акклиматизация» и приведены различные смысловые значения, которые придавались им разными авторами [15—20]. Мы же остановимся на трех вопросах, отражающих противоречия в трактовке этих понятий.

1. Целесообразно ли ограничивать понятие «интродукция» случаями введения растений в культуру?

По-видимому, нецелесообразно, так как известны факты включения интродуцированных растений в дикую флору. Е. В. Вульф [21] считал, что вследствие преднамеренного или невольного заноса растения, сопровождающегося дичанием, возникает его искусственный ареал. А. Н. Бекетов [22] приводил пример (по Декандолю) об *Erigeron canadensis* L., завезенном из Америки и натурализовавшемся в Италии, затем в прибалтийских странах и распространившемся до Сибири. Сейчас этот вид встречается по всей территории Советского Союза, кроме севера Сибири [23]. И. И. Шмальгаузен также указывал на многочисленные случаи заноса различных животных и растений в чужие страны, где они размножились и стали вытеснять представителей местной фауны и флоры [13].

2. Следует ли ограничивать интродукцию областью деятельности только с дикорастущими, или только с культурными растениями?

Интродукция дикорастущих и культурных растений одинаково возможна, полезна и осуществляется в действительности. Н. И. Вавилов [1] и Ф. Н. Русанов [20] не вносят такого ограничения в понятие интродукции. Территориальное, а затем и возможное генетическое объединение дикорастущих и культурных растений при интродукции иногда оказывается наиболее эффективным путем ее осуществления. П. М. Жуковский [24] и Н. В. Цицин [25] подчеркивают перспективность применения гибридизации культурных растений с дикими видами.

3. Всегда ли переселение в новые природные условия, отличающиеся от условий естественного ареала, связано с генетическим изменением организмов?

Противоречия по этому вопросу встречаются в литературе по интродукции растений довольно часто, причем они усугубляются различной трактовкой понятий «интродукция», «акклиматизация», «адаптация». Это, на наш взгляд, основное противоречие, так как оно связано с сущностью рассматриваемого процесса. Еще Ч. Дарвин считал, что организмы могут приспосабливаться к изменяющимся условиям и за счет наследственной изменчивости, и за счет присущей им способности переносить изменение условий в определенных границах [26].

Если признать, что в основе приспособления организмов к новым условиям существования в природе и опыте лежат общие закономерности [27, 18], то приходится согласиться с тем, что при искусственном переселении растений происходит их адаптация двумя путями — генотипическим и модификационным, в последнем случае без генетической перестройки организмов. И. И. Шмальгаузен говорил об адаптивных модификациях как о способе индивидуального приспособления [12].

В. П. Малеев считал, что обычно растениям необходимы приспособления к новым условиям существования, заключающиеся в отборе наиболее соответствующих данным условиям индивидуумов и в реакции индивидуума на изменившиеся условия существования, т. е. в мобилизации генотипической и модификационной изменчивости [28].

При интродукции растений учитываются не все обстоятельства, связанные с генотипической адаптацией. Так, в обширной литературе по интродукции растений вполне справедливо отдается предпочтение переносу вида семенами. Молодой организм в состоянии проростка и в ювенильном возрасте реализует наиболее благоприятные в данных условиях возможности, представляемые ему лабильностью проявления генотипа в фенотипе, иначе говоря, возможности модификационной адаптации. Учитывается также приспособительное изменение организмов в ряду поколений. В. П. Малеев обращал внимание на то, что семенами можно перенести рецессивные формы. В принципе же рецессивные формы можно перенести и растениями, тем более, что особи, гомозиготные по рецессив-

ным признакам, часто отличаются от других растений популяции фенотипически и иногда их можно отобрать по морфологическим признакам.

Однако есть еще одно преимущество переноса растений семенами. В генофонде популяции может храниться свойство настолько вредное в обычных условиях существования, что в случае его проявления в фенотипе организм гибнет на ранних этапах развития, иногда в состоянии проростка.

Если такой признак доминантен, то в естественной популяции он обречен на элиминацию естественным отбором; если же он рецессивен, то может сохраниться в генофонде популяции даже в случае его чрезвычайной биологической вредности. Организмы, гомозиготные по такому признаку, будут погибать, а гетерозиготные сохраняются и дадут семена, несущие этот признак в гетерозиготном и гомозиготном состоянии. Эти положения были вскрыты С. С. Четвериковым [29, 30] и вошли как составная часть в популяционную генетику.

Подобный, резко отклонившийся от нормы, вредный в обычных условиях признак может оказаться биологически полезным в иных природных условиях и в целях интродукции желательным, искомым. Растения с таким фенотипом в составе популяции отсутствуют. При сборе же семян с разных особей популяции имеется реальная возможность получить от них растения с данным фенотипом (это гомозиготы по такому признаку).

И еще один пример. Общеизвестно, что семена из интродукционных учреждений не равноценны собранным в естественных популяциях; при этом подчеркивается, что плодоношение растения в новых условиях является известным критерием успеха интродукции в данную зону и открывает путь к дальнейшему продвижению его в сходные зоны. На этом основан метод ступенчатой акклиматизации И. В. Мичурина [31], которому предшествовали идеи А. Гумбольдта [32].

О подборе исходного материала при интродукции древесных пород на основе флорогенетического метода А. М. Кормилицын [33] указывает, что применение исторического метода к подбору исходного материала ни в какой степени не требует получения его обязательно из естественного ареала распространения вида. Наоборот, если есть вторичный очаг интродуцированного вида, т. е. вид уже вошел в культуру за пределами родины, то этот источник семян имеет первостепенное значение для дальнейшего продвижения вида в новые районы культуры, если крайние экологические условия этого очага стоят ближе к таким же условиям в предполагаемом районе интродукции. Эти положения сыграли значительную положительную роль в интродукции растений.

Однако в ботанических садах и других интродукционных учреждениях растения находятся в условиях изоляции от исходной популяции. Обычно здесь произрастает лишь несколько, а иногда только одна особь вида, что приводит к резкому сужению или полному устранению возможности обмена генами с другими особями вида. При этом существенно изменяются наследственные качества семян, создаются благоприятные условия для проявления у потомства рецессивных признаков, скрытых в естественных популяциях доминантными генами. В местах изоляции начинает действовать резерв разнообразия рецессивных признаков, которые в новых условиях существования могут оказаться приспособительными или, наоборот, вредными. Совместное действие изоляции и смены условий среды создает специфику генотипической адаптации в местах интродукции.

Н. П. Дубинян указывает, что в условиях резкого влияния изоляции утрачивается пластичность, имевшаяся у исходной популяции, и теряет значение внутрипопуляционный гетерозис как один из важнейших факторов прогресса и жизнеспособности [34]. Кроме того, при резком ограничении панмиксиса на судьбу группы интродуцированных особей решающее влияние могут оказать даже единичные случайные мутации.

В общем же семена, репродуцированные в интродукционных учреждениях, характеризуются генетической обедненностью. Отсюда видно, что не всегда перенос семян из мест интродукции лучший путь к достижению цели даже в случае большего сходства природных условий по сравнению с условиями естественного ареала.

Привлечение в интродукционные учреждения разных рас одного и того же вида может предотвратить полную, но не устранит частичную изоляцию растений. Предложенный Ф. Н. Русановым [19] метод интродукции филогенетическими комплексами создает условия для спонтанного скрещивания видов, искусственно привлеченных к сообитанию. Это приводит к иной, более благоприятной специфичности семян, репродуцированных в интродукционных учреждениях.

На основе приведенных выше доводов мы пришли к следующему определению: интродукция — это искусственное введение организмов в новые условия местообитания на основе их способности к генотипической и модификационной адаптации.

В этой формулировке мы пытаемся отразить связь интродукции с более общими явлениями и в то же время подойти к методологии. Ставя в основу интродукции способность организмов к генотипической и модификационной адаптации, приходится признать, что совокупность методов и приемов интродукции связана именно с этой особенностью организмов. Постараемся доказать это примерами.

Адаптация организмов связана с их эволюцией в конкретных природных условиях, поэтому к ней небезотносительны эколого-исторический [35] и флорогенетический [28, 36] методы. На выборе растений с широкой адаптацией основан метод интродукции растительных эдификаторов [19].

Физиологическими методами выявляется в основном фенотипическая реакция организмов на комплекс условий существования и возможность мобилизации амплитуды модификационной изменчивости при изменяющихся условиях, иначе говоря модификационной адаптации.

Генетические методы базируются на использовании многообразия генотипов в генофонде существующих популяций и формообразовательном процессе, т. е. на генотипической адаптации. К этой группе можно отнести метод отдаленной гибридизации [25, 37], экспериментального мутагенеза и в определенной степени метод интродукции филогенетическими комплексами [19].

Конечно, каждый метод интродукции может применяться в совокупности с другими или включать в себя их элементы. Такое разделение мы провели исключительно с целью показать, что методологии интродукции основана на генотипической и модификационной адаптации организмов.

ЛИТЕРАТУРА

1. Н. И. Вавилов. 1965. Избранные труды, т. 5. М.—Л., «Наука».
2. В. Л. Комаров. 1940. Учение о виде у растений. М.—Л., Изд-во АН СССР.
3. А. И. Купцов. 1959. Особенности искусственного отбора при интродукции растений.— Труды Бот. ин-та АН СССР, серия 6, вып. 7.
4. E. Bennett. 1965. Plant introduction and genetic conservation: geneecological aspects of an urgent world problem.— Rec. Scott. Plant Breed. Stat., p. 27.
5. П. Г. Жукова. 1967. Кариология некоторых растений, переселенных в Полярно-альпийский ботанический сад.— В кн. «Переселение растений на Полярный Север», ч. 2. Л., «Наука».
6. А. Ф. Климаченко. 1968. Внутривидовая дифференциация и отбор физиологических типов древесных растений для интродукции в Западной Сибири.— В сб. «Советские по вопросам изучения и освоения растительных ресурсов СССР». Новосибирск, «Наука».
7. М. В. Кульгасов. 1968. Теоретические вопросы интродукции растений природной флоры. Там же.
8. М. А. Скрипка. 1968. Разнообразие форм декоративных растений дальневосточной флоры. Там же.
9. Т. Г. Тамберг. 1968. Дикорастущие декоративные растения и использование их в селекции. Там же.

10. М. Л. Лория. 1969. Некоторые вопросы интродукции и акклиматизации растений.— Бот. журн., 54, № 3.
11. Р. Ригер, А. Мизаэлис. 1967. Генетический и цитогенетический словарь. М., «Колос».
12. И. И. Шмальгаузен. 1968. Факторы эволюции. М., «Наука».
13. И. И. Шмальгаузен. 1969. Проблемы дарвинизма. Л., «Наука».
14. У. Уильямс. 1968. Генетические основы и селекция растений. М., «Колос».
15. С. Я. Соколов. 1957. Современное состояние теории акклиматизации и интродукции растений.— Труды Бот. ин-та АН СССР, серия 6, вып. 5.
16. С. Я. Соколов. 1969. К теории интродукции растений.— В сб. «Пути и методы обогащения дендрофлоры Сибири и Дальнего Востока». Новосибирск, «Наука».
17. Н. А. Базилевская. 1964. Теории и методы интродукции растений. М., Изд-во МГУ.
18. Н. А. Аврорин. 1967. Диалектическое единство организма и среды и интродукция растений.— В кн. «Переселение растений на Полярный Север», ч. 2. Л., «Наука».
19. Ф. Н. Русанов. 1950. Новые методы интродукции растений.— Бюлл. Гл. бот. сада, вып. 7.
20. Ф. Н. Русанов. 1967. Еще об основных понятиях в интродукции растений.— Бюлл. Гл. бот. сада, вып. 67.
21. Е. В. Вульф. 1932. Введение в историческую географию растений. М., Сельхозгиз.
22. А. Н. Бекетов. 1896. География растений. СПб.
23. А. П. Гамаюнова. 1965. Род *Erigeron*.— В кн. «Флора Казахстана», т. 8. Алма-Ата, «Наука».
24. П. М. Жуковский. 1959. Великая миссия диких видов растений в гибридизации с культурными.— Труды Бот. ин-та АН СССР, серия 6, вып. 7.
25. Н. В. Цицин. 1966. Видо- и формообразование при отдаленной гибридизации растений.— Генетика, № 9.
26. Ч. Дарвин. 1937. Происхождение видов. М.— Л., Сельхозгиз.
27. Е. П. Коровин. 1956. Основные направления акклиматизации чайного растения в Средней Азии и ориентировочная характеристика мест его возможной культуры.— Труды Гл. бот. сада, 5.
28. В. П. Малеев. 1933. Теоретические основы акклиматизации. Л., Сельхозгиз.
29. С. С. Четвериков. 1928. Экспериментальное решение одной эволюционной проблемы.— Труды III съезда зоологов, анатомов, гистологов. Л.
30. С. С. Четвериков. 1968. О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики. Л., «Наука».
31. И. В. Мичурин. 1948. Сочинения, т. 1, 2, 4. М., Сельхозгиз.
32. А. Гумбольдт. 1936. География растений. М., Огиз — Сельхозгиз.
33. А. М. Кормилицын. 1959. Методы подбора исходного материала в интродукции новых древесных и кустарниковых пород.— Труды Бот. ин-та АН СССР, серия 6, вып. 7.
34. Н. П. Дубинин. 1966. Основы генетики популяций.— В сб. «Актуальные вопросы современной генетики». М., Изд-во МГУ.
35. М. В. Кульгасов. 1953. Эколого-исторический метод в интродукции растений.— Бюлл. Гл. бот. сада, вып. 15.
36. В. П. Малеев. 1929. Методы акклиматизации в применении к фитоклиматическим условиям Южного Крыма.— Зап. Никитск. бот. сада, 10, вып. 4. Ялта.
37. Н. В. Цицин. 1954. Отдаленная гибридизация растений. М., Сельхозгиз.

Центральный ботанический сад
Академии наук КазССР, Алма-Ата

ОСОБЕННОСТИ ПЕРЕЗИМОВКИ ХВОЙНЫХ ЭКЗОТОВ В г. ФРУНЗЕ

Т. Е. Золотарев

Район г. Фрунзе (Чуйская долина) относится к полупустынным степям и характеризуется резко выраженным континентальным климатом. Годовое количество осадков колеблется от 200 до 500 мм. Здесь происходят резкие температурные колебания в течение суток, месяца и года. Лето сухое и жаркое; осень сухая и теплая с ранними заморозками. Зима с непостоянным снеговым покровом и частыми оттепелями; весной бывают

поздние заморозки. Абсолютный максимум температуры 40,5° и абсолютный минимум —38°. Континентальность климата особо сильно выражена в степной части Чуйской долины, прилегающей к реке Чу, и смягчается с повышением местности по направлению к горам. В горной зоне климат мягче, амплитуда колебания температуры меньше.

Характерные для г. Фрунзе средние многолетние показатели температуры (за период 1881—1950 гг. [1]), относительная влажность воздуха, осадки и отклонения этих показателей в 1968/69 г. приведены в таблице.

Среднесуточная температура воздуха, относительная влажность и осадки в г. Фрунзе

Месяц	Температура, °С		Относительная влажность воздуха, %		Осадки, мм	
	средняя	1968/69 г.	средняя	1968/69 г.	средние	1968/69 г.
Сентябрь	17,2	16,5	46	50	15	2
Октябрь	10,1	10,4	55	45	35	18,4
Ноябрь	2,6	3,7	69	78	32	73,3
Декабрь	—2,7	—5,8	72	81	27	5,6
Январь	—5,5	—12,0	71	71	21	60
Февраль	—3,1	+12,6	72	69	23	24,8
Март	—3,6	+3,0	73	80	46	67,8
Апрель	11,4	12,4	63	67	64	95,8

Приведенные в таблице данные характеризуют климатические условия 1968/69 г. в данном районе, но не раскрывают полностью причин гибели растений; важным фактором гибели растений были резкие перепады температуры (в °С) в течение одних — трех суток, наблюдавшиеся в Чуйской долине в зиму 1968/69 г.

	Дневная	Ночная		Дневная	Ночная
13.I	12,6	—13,4	28.I	—15,6	—31,9
14.I	5,2	—8,8	2.II	1,2	—18,3
15.I	7,0	—2,0	3.II	2,0	—17,1
27.I	—19,8	—30,2			

В течение первой декады марта температура ночью опускалась до —10°, а днем поднималась до 13°.

В Ботаническом саду АН Киргизской ССР в течение нескольких лет изучалась зимостойкость хвойных интродуцентов. За растениями систематически велись наблюдения, и весной в начале вегетации отмечалось состояние каждого вида после перезимовки: степень повреждения отдельных ветвей, почек, хвои и древесины ствола.

Степень зимостойкости оценивалась по шестибальной шкале: 1 — вполне зимостойкие растения без повреждений; 2 — у растений повреждаются только листья (хвоя); 3 — обмерзают только невызревшие годичные побеги; 4 — обмерзают невызревшие годичные и многолетние побеги; 5 — растения обмерзают до корневой шейки; 6 — гибель растения (с корнями).

Оценка состояния хвойных растений после нескольких перезимовок (1960—1967 гг. и особенно 1968/69 г.) показала, что большинство наиболее зимостойких видов характеризуется ранним и коротким периодом роста; зимостойки также те растения, у которых период роста заканчивается до наступления заморозков. Менее зимостойки и незимостойки виды с более продолжительным периодом роста.

В результате исследований установлено, что вполне зимостойкими (балл 1) оказались 64 вида и 26 форм хвойных интродуцентов, перспективных в Чуйской долине. Список этих растений приведен ниже. Названия видов даны в соответствии со справочником «Деревья и кустарники СССР» [2].

	Возраст, лет	Географическое происхождение
Сем. Taxaceae		
<i>Taxus canadensis</i> Marsh. *	4	Восток Северной Америки
<i>T. baccata</i> L.	14	Западная Европа
<i>T. cuspidata</i> Siebold et Zucc.	14	Восточная Азия
Сем. Pinaceae		
<i>Abies alba</i> Mill.	14	Европа
<i>A. concolor</i> Lindl. et Gord.	7	Северная Америка
<i>A. fraseri</i> (Pursch) Poir.	14	То же
<i>A. holophylla</i> Maxim.	14	Крайний юг Приморья
<i>A. homolepis</i> Siebold et Zucc.	13	Япония
<i>A. nordmanniana</i> (Stev.) Spach	8	Кавказ
<i>A. semenovii</i> B. Fedtsch.	3	Горы Киргизии
<i>A. sibirica</i> Ledeb.	7	Северная часть СССР
<i>Pseudotsuga taxifolia</i> Britt.	15	Северная Америка
<i>Tsuga canadensis</i> (L.) Carr.	6	Восток Северной Америки
<i>Picea saperata</i> Mast.	5	Китай
<i>P. canadensis</i> Britt. *	16	Северная Америка
<i>P. engelmannii</i> Engelm.	4	Скалистые горы Северной Америки
<i>P. excelsa</i> Link *	15	Европа
<i>P. jezoensis</i> Carr.	13	Горы Приморского края
<i>P. morinda</i> Link	12	Гималаи
<i>P. mariana</i> Britt.	4	Северная Америка
<i>P. koraiensis</i> Nakai	13	Северо-восток Китая, Корея
<i>P. obovata</i> Ledeb.	13	Сибирь
<i>P. orientalis</i> (L.) Link	14	Западная часть Кавказа
<i>P. omorika</i> Purkyně	7	Горы Югославии
<i>P. pungens</i> Engelm.**	16	Скалистые горы Северной Америки
<i>P. schrenkiana</i> Fisch. et Mey.	32	Тянь-Шань
<i>P. sitchensis</i> Carr.	5	Северная Америка
<i>Larix dahurica</i> Turcz.	13	Сибирь, Дальний Восток
<i>L. decidua</i> Mill.	8	Альпы и Карпаты
<i>L. komarovii</i> Kolesn.	8	Сибирь, Дальний Восток
<i>L. leptolepis</i> Gord.	14	Япония, о-в Хондо
<i>L. sibirica</i> Ledeb.	14—22	Сибирь, Урал, Алтай
<i>Pinus banksiana</i> Lamb.	16	Северная Америка
<i>P. cembroides</i> Zucc.	5	Горы Северной Мексики
<i>P. funebris</i> Kom.	21	Дальний Восток, северо-восток Китая, Корея
<i>P. koraiensis</i> Siebold et Zucc.	14	Корея
<i>P. montana</i> Mill.	13	Горы Западной Европы
<i>P. nigra</i> Arnold	15	Средняя и Южная Европа
<i>P. pallasiana</i> Lamb.	5—30	Крым
<i>P. peuce</i> Griseb.	14	Горы Балканского п-ва
<i>P. ponderosa</i> Dougl.	14	Запад Северной Америки
<i>P. rigida</i> Mill.	9	Восток Северной Америки
<i>P. sibirica</i> (Rupr.) Mayr.	14	Северо-восток Европейской части СССР

	Возраст, лет	Географическое происхождение
<i>Pinus silvestris</i> L. *	15—30	Западная Европа и северная часть СССР
<i>P. sinensis</i> Lamb.	5	Центральный и Западный Китай
<i>P. strobus</i> L.	13	Северная Америка
<i>Metasequoia glyptostroboides</i> Hu et Cheng	16	Китай и Япония
Сем. Cupressaceae		
<i>Thuja occidentalis</i> L. *	18—30	Восток Северной Америки
<i>T. standischii</i> Carr.	14	Япония, о-в Хондо
<i>T. plicata</i> D. Don	14	Запад Северной Америки
<i>Biota orientalis</i> Endl. *	33	Горы Северного Китая
<i>Microbiota decussata</i> Kom.	13	Дальний Восток, Ольгинский район
<i>Juniperus communis</i> L. *	15	Северная и Средняя Европа
<i>J. chinensis</i> L. *	14	Северо-восток Китая, Корея
<i>J. dahurica</i> Pall.	13	Дальний Восток, Сибирь, Монголия
<i>J. excelsa</i> M. B.	13	Горный Крым
<i>J. oblonga</i> M. B.	13	Кавказ
<i>J. oxycedrus</i> L.	14	Горный Крым
<i>J. rigida</i> Siebold et Zucc.	8	Дальний Восток, Китай, Япония, Корея
<i>J. sabina</i> L. *	20	Европейская часть СССР
<i>J. semiglobosa</i> Rgl.	32	Горы Средней Азии
<i>J. seravschanica</i> Kom.	6	Средняя Азия
<i>J. sibirica</i> Burgsd.	12	Горы Западной Европы и Средней Азии
<i>J. scopulorum</i> Sarg.	20	Скалистые горы Северной Америки
<i>J. turkestanica</i> Kom.	15	Средняя Азия
<i>J. virginiana</i> L.	34	Восток Северной Америки

Примечание. Виды, отмеченные одной звездочкой, представлены, кроме того, и равновидностями, а двумя звездочками — только разновидностями. Ниже приведены разновидности:

- Picea canadensis* f. *conica* Rehd.;
P. excelsa: f. *aurea* Carr., f. *virgata* (Jacq.) Casp., f. *viminalis* hort.;
Pinus silvestris f. *fominii* Kondr.;
Thuja occidentalis: f. *compacta* Carr., f. *fastigiata* hort., f. *globosa* Gord., f. *hoveyi* hort., f. *pendula* hort., f. *spiralis* hort., f. *sieboldii* Laws., f. *riversii* Beissn., f. *verbaeana* hort.;
Biota orientalis: f. *meldensis* Mast., f. *cupressoides* hort., f. *arthrotaxoides* Carr., f. *rosedalis compacta* Hornior.;
Juniperus communis: f. *compressa* Carr., f. *hibernica* Gord.; *J. chinensis*: f. *philceriana* Spach., f. *sargantii* (Henry) Takeda; *J. sabina* f. *tamariscifolia* Ait.;
Picea pungens Engelm.: f. *coerulea* Beissn., f. *viridis* Rgl.

Кипарис аризонский (*Cupressus arizonica* Greene) выращивался в саду в открытом грунте в течение восьми лет без утепления, в обычные зимы не повреждался, но в зиму 1968/69 г. вымерз. Погибла в том же возрасте и криптомерия японская (*Cryptomeria japonica* Don).

Кедр атласский, гималайский и ливанский (*Cedrus atlantica* Manetti, *C. deodara* Loud. и *C. libani* Laws.) выращивались в открытом грунте с ежегодным утеплением на зиму: сеянцы прикрывали хвойными опилками, а саженцы обматывали жгутами, скрученными из осоки. Но и под укрытием у растений подмерзали невызревшие побеги. В предыдущие пять лет зимостойкость кедров оценивалась в 2—4 балла. В 13-летнем возрасте растения достигли высоты 80—130 см и имели чахлый кустистый вид. В зиму 1968/69 г. они вымерзли. У девятилетней *Pinus aristata* Engelm. обмерзли невызревшие однолетние побеги (балл 3).

В двух-, трехлетнем возрасте вымерзли сеянцы следующих видов сосны: *Pinus halepensis* Mill., *P. excelsa* Wall., *P. radiata* Don, *P. brutia* Ten., *P. pinaster* Sol., *P. pinea* L., *P.*, *eldarica* Medw. Сохранились трехлетние сеянцы *P. densiflora* Siebold et Zucc. и *P. thunbergii* Parl., у которых обмерзли годичные побеги.

Хвойные, вступившие в пору семенения, после зимы 1968/69 г. вели себя различно. Некоторые из них цвели и дали незначительный урожай семян (шишек). Отдельные виды не цвели, так как у них были убиты морозом цветочные почки.

Ель канадская (*Picea canadensis*) в возрасте 16 лет зацвела впервые; на трех деревцах завязались шишки с полнозернистыми семенами. Сосна крымская (*P. pallasiana*) в возрасте 30 лет представлена 14 деревьями; только на одном из них, находящемся внутри группы, т. е. защищенном другими деревьями, завязались шишки с полнозернистыми семенами. Сосна Банкса (*P. banksiana*) и сосна обыкновенная (*P. silvestris*) цвели, но урожай шишек был слабый. У сосны погребальной (*Pinus funebris*) при слабом цветении семян не было. Впервые зацвела сосна черная (*P. nigra*) в возрасте 15 лет, но шишки не завязались. У сосны румелийской (*P. peuce*) в возрасте 14 лет на одном деревце завязалась только одна шишка. Лиственница европейская (*Larix decidua*) цвела, но шишек не дала. Лиственница японская (*L. leptolepis*) в возрасте 14 лет зацвела впервые; на одном дереве завязалось 15 шишек, но они оказались без семян. Можжевельники китайский (*Juniperus chinensis*), скальный (*J. scopulorum*) и обыкновенный (*J. communis*) дали незначительный урожай шишкоягод, а у можжевельника виргинского урожай семян был средний. Все три вида туи дали незначительный урожай семян, а у туи западной пирамидальной (*Thuja occidentalis* f. *pyramidalis*) урожай семян был хороший. У биоты восточной (*Biota orientalis*) почки были повреждены морозом, и она не цвела.

Проведенные наблюдения и анализ полученных данных позволяют считать, что основными причинами, вызывающими различное повреждение хвойных интродуцентов в зимний период, является низкая температура с резкими перепадами в осенне-зимний и ранневесенний периоды и несоответствие физиологических ритмов климатическому в годичном цикле развития растений. Большое значение имеет начало и продолжительность периода роста побегов и формирование ассимиляционного аппарата листьев (хвои). Чем раньше заканчивается рост побегов, тем лучше вызревает древесина, и растения до наступления морозов успевают нормально подготовиться к зиме.

Повреждение зимними морозами наблюдалось у тех видов и форм растений, у которых рост побегов не заканчивается к началу наступления осенних заморозков. У таких видов продолжительность роста побегов адекватна продолжительности вегетационного периода в их естественном ареале, что показывает несоответствие их новым экологическим условиям.

В новых условиях вполне зимостойкими являются те виды и формы хвойных интродуцентов, экологические требования которых соответствуют условиям нового района.

ЛИТЕРАТУРА

1. З. А. Рязанцева. 1965. Климат Киргизской ССР. Фрунзе, «Илим».
2. Деревья и кустарники СССР, т. 1. 1949. М.—Л., Изд-во АН СССР.

ГОЛОСЕМЕННЫЕ КАМЕНЕЦ-ПОДОЛЬСКОГО БОТАНИЧЕСКОГО САДА

К. В. Чернилевский

В зоне Приднестровья Подолии единственным аборигенным представителем голосеменных является хвойник двухколосковый (*Ephedra distachya* L.), который весьма редко встречается здесь на крутых каменистых склонах Днестра. Поэтому для данного района большой интерес представляет интродукция голосеменных, особенно ценных и декоративных в зимний период хвойных вечнозеленых видов.

Интродукция хвойных на Подолии начата в XVIII веке, когда здесь закладывались первые парки возле крупных помещичьих имений [1].

Организация Каменец-Подольского ботанического сада (1 октября 1930 г.), в работе которого проблема интродукции и акклиматизации растений занимает ведущее место, является началом нового этапа интродукции хвойных в этот район. Первые посадки в дендрологической коллекции сада произведены в 1935/36 г. Основное увеличение видового состава хвойных последовало в период 1950—1960 гг. Так, в насаждениях Подолии, включая Каменец-Подольский ботанический сад, в 1937 г. насчитывалось 16 видов хвойных [2], в 1939 и 1952 гг.— 29 видов и 8 садовых форм [3, 4].

По состоянию на 1 октября 1969 г. в открытом грунте Каменец-Подольского ботанического сада имеется 18 родов, 69 видов и 32 хвойных формы, относящихся к 5 семействам. Список видов в систематическом порядке приведен в таблице. Кроме того, в дендрологической коллекции сада имеется четыре 35-летних экземпляра *Ginkgo biloba* L. сем. Ginkgoaceae и *Ephedra viridis* Cov. сем. Ephedraceae.

По географическому происхождению видовой состав коллекции хвойных растений весьма разнообразен и распределяется следующим образом:

	Число видов
Европейская часть СССР (кроме Крыма и Кавказа)	11
Сибирь	2
Средняя Азия	3
Советский Дальний Восток	7
Крым, Кавказ	7
Западная и Южная Европа	3
Средиземноморье	3
Северная Америка	17
Китай, Япония	14
Гималаи	2

Во флоре СССР встречается 30 видов из состава коллекции, 39 видов происходят из других стран. Большинство растений коллекции выращено в интродукционном питомнике Сада из семян с последующей пересадкой в школку и посадкой на постоянное место. Незначительная часть (садовые формы) размножена зеленым черенкованием.

Для характеристики состояния роста растений в местных условиях нами учитывались следующие показатели: высота растений, диаметр их у корневой шейки и на высоте 1,3 м, текущий прирост по высоте, репродуктивная способность, состояние перезимовки (зимостойкость). На основании этих показателей, возраста и общей декоративности определялась возможность хозяйственного использования.

Хвойные растения коллекции Каменец-Подольского ботанического сада

Семейство, род и вид	Число	Возраст, лет	Высота, м **	Зимостойкость ***	Семено- ше- ние ****
Сем. тиссовые Taxaceae					/
<i>Taxus baccata</i> L. *	9	35	5,3	2	III
<i>T. chinensis</i> (Pilger) Rehd.	1	12	0,35	3	—
<i>T. cuspidata</i> Siebold et Zucc.	1	16	1,85	1(2)	M
Сем. головчатотиссовые Cephalotaxaceae					
<i>Cephalotaxus drupacea</i>					
Siebold et Zucc.	1	10	0,53	2	M
<i>C. fortunei</i> Hook.	2	10	0,92	2	M
Сем. сосновые Pinaceae					
<i>Abies cephalonica</i> Loud.					1
	1	34	6,4	2	—
<i>A. nordmanniana</i> (Stev.) Spach					2
	2	35	10,5	1	III
<i>A. alba</i> Mill.					15
	15	17	6,5	1	—
<i>A. concolor</i> Lindl. et Gord.					2
	2	14	3,4	1	—
<i>A. holophylla</i> Maxim.					2
	2	11	1,4	1	—
<i>Pseudotsuga glauca</i> Mayr					7
	7	35	11,3	1	III
<i>Tsuga canadensis</i> (L.) Carr.					1
	1	8	0,58	1	—
<i>Picea excelsa</i> Link					8
	8	30	13	1	III C
<i>P. obovata</i> Ledeb.					1
	1	30	9,1	1	III
<i>P. koraiensis</i> Nakai					2
	2	11	1,6	1	—
<i>P. schrenkiana</i> Fisch. et Mey.					1
	1	15	1,1	1	—
<i>P. pungens</i> Engelm. *					27
	27	18	4,5	1	—
<i>P. canadensis</i> f. <i>conica</i> Rehd.					2
	2	13	0,78	1	—
<i>P. jezoensis</i> Carr.					3
	3	11	0,95	1	—
<i>P. asperata</i> Mast.					3
	3	11	0,52	1	—
<i>Larix sukaczewii</i> Dyl.					1
	1	9	1,68	1	—
<i>L. decidua</i> Mill.					22
	22	35	16	1	III
<i>L. sibirica</i> Ledeb.					9
	9	35	12	1	III
<i>Cedrus atlantica</i> Manetti					6
	6	11	1,6	4(3)	—
<i>C. libani</i> Laws.					5
	5	11	0,72	4(3)	—
<i>C. deodara</i> Loud.					3
	3	9	1,3	4(5)	—
<i>Pinus bungeana</i> Zucc.					2
	2	13	2,3	1	—
<i>P. laricio</i> Poir.					2
	2	9	1,7	1	—
<i>P. nigra</i> Arnold					8
	8	35	8,5	1	III C
<i>P. pallasiana</i> Lamb.					6
	6	20	8	1	III
<i>P. sinensis</i> Lamb.					5
	5	13	1,9	1	III
<i>P. silvestris</i> L.					12
	12	30	13,5	1	III C
<i>P. hamata</i> Sosn.					2
	2	30—32	7,7	1	III
<i>P. montana</i> Mill.					8
	8	9	0,73	1	—
<i>P. montana</i> subsp. <i>mughus</i> Willk.					1
	1	9	0,25	1	—
<i>P. sibirica</i> (Rupr.) Mayr					1
	1	7	0,17	1	—
<i>P. cembra</i> L.					15
	15	7	0,28	1	—
<i>P. koraiensis</i> Siebold et Zucc.					1
	1	12	0,24	1	—
<i>P. flexilis</i> James					6
	6	12	2,45	1	—
<i>P. armandii</i> Franch.					2
	2	10	0,34	1	—
<i>P. excelsa</i> Wall.					9
	9	9	2,78	1	—
<i>P. strobus</i> L.					7
	7	35	13,5	1	III
<i>P. jeffreyi</i> A. Murr.					1
	1	9	0,41	1	—
<i>P. banksiana</i> Lamb.					1
	1	33	7,2	1	III

Семейство, род и вид	Число	Возраст, лет	Высота, м **	Зимостойкость ***	Семеношение ****
Сем. таксодиевые Taxodiaceae					
<i>Metasequoia glyptostroboides</i> Hu et Cheng	3	11	1,61	1	—
<i>Cryptomeria japonica</i> Don	2	10	3	2	III
Сем. кипарисовые Cupressaceae					
<i>Thuja dolabrata</i> Siebold et Zucc.	6	9—16	0,58	2	—
<i>Thuja occidentalis</i> L. *	38	35	9,5	1	III(C)
<i>T. standishii</i> Carr.	4	19	4,7	1	III
<i>T. plicata</i> D. Don	9	35	8,5	1	III
<i>Biota orientalis</i> Endl. *	6	35	5,5	2	III
<i>Microbiota decussata</i> Kom.	1	4	0,17	1	—
<i>Libocedrus decurrens</i> Torr.	2	8	0,27	1	—
<i>Chamaecyparis pisifera</i> Siebold et Zucc. *	2	10	1,05	2	III
<i>Ch. lawsoniana</i> (Andr.) Parl. *	2	12	1,3	1(2)	III
<i>Juniperus communis</i> L. *	17	32	7	1	III C
<i>J. oblonga</i> M. B.	5	10	0,89	1	Ц
<i>J. pygmaea</i> C. Koch	4	8	0,85	1	—
<i>J. sibirica</i> Burgsd.	3	7	0,25	1	—
<i>J. pseudosabina</i> Fisch. et Mey.	1	10	1,8	1	—
<i>J. excelsa</i> M. B.	1	8	0,69	1	—
<i>J. foetidissima</i> Willd.	2	9	1,17	1	—
<i>J. pachyphloea</i> Torr.	8	10	1,8	1	III
<i>J. chinensis</i> L.	2	35	8,1	1(2)	III
<i>J. sargentii</i> (Henry) Takeda	4	35	1,0	1	M
<i>J. sabina</i> L. *	5	35	1,2	1	III
<i>J. semiglobosa</i> Rgl.	2	15	1,9	2	—
<i>J. occidentalis</i> Hook.	1	10	2,95	2(1)	—
<i>J. virginiana</i> L.	29	10—16	3,9	2(1)	III
<i>J. scopulorum</i> Sarg.	1	11	0,74	2	—

* Виды, отмеченные звездочкой, представлены в коллекции также разновидностями: *Taxus baccata*: f. *elegantissima* Beissn., var. *fastigiata* Loud., f. *adpressa* Carr., f. *imperialis* hort. *Picea pungens*: f. *glauca* Beissn., f. *viridis* Rgl.;

Larix decidua f. *pendula* Rgl.;

Thuja occidentalis: f. *globosa* Gord., f. *cristata* Carr., f. *fastigiata* Jaeg., f. *albo-spicata* Beissn., f. *spaehtii* P. Smith, f. *lutescens* Hesse, f. *ellwangeriana aurea* Spaeth, f. *ellwangeriana* hort., f. *ericoides* Hoopes, f. *filicoides* Beissn., f. *bodmeri* Beissn.;

Biota orientalis: f. *pyramidalis* Endl., f. *rosendalis 'compacta'*, f. *rosendalis 'aurea'*;

Chamaecyparis pisifera: f. *squarrosa* Mast., f. *plumosa-aurea* Beissn., f. *plumosa* Mast., f. *filifera* Beissn., *Ch. lawsoniana* f. *allumii* Beissn., f. *pendula* Beissn.;

Juniperus communis f. *hibernica* Gord., *J. sabina* L.: f. *tamariscifolia* Att., f. *variegata* hort.

** Показана высота наиболее крупных экземпляров.

*** 1 — суровые зимы переносит без повреждений; 2 — в обычные зимы не повреждается; в суровые зимы при сильных морозах подмерзают однолетние побеги и повреждаются листья; 3 — обмерзают годовичные побеги, бурет и осыпается хвоя, но почки остаются живыми; 4 — обмерзают годовичные и многолетние побеги; 5 — растения обмерзают до корневой шейки; 6 — полное вымерзание и гибель растений (с корнями).

**** III — шишки; Ц — цветение; М — только мужские колоски, не цветет; С — дает самосев.

Хотя на успех интродукции влияет много факторов, все же решающим в наших условиях следует считать зимостойкость вида. Для ее определения в основу была взята шестибалльная шкала А. В. Гурского [6] с внесением некоторых изменений, учитывающих особенности хвойных, большинство из которых является вечнозелеными растениями. При определении балла, например, учитывалось состояние хвои, гибель (побурение) и преждевременное осыпание которой не только снижает декоративность, но и отражается на общем состоянии растения, приводит его к ослаблению. На зимостойкость растений влияет комплекс неблагоприятных факторов, абсолютные температуры в котором являются завершающим аккордом [6, 7]. В условиях Приднестровья Подолии неблагоприятно влияют на перезимовку резкие перепады (колебания) температуры в зимне-весенний период, когда внезапно наступающие оттепели сменяются резким похолоданием, которое часто сопровождается ветрами и сильным понижением относительной влажности воздуха. У некоторых растений такие воздействия преждевременно нарушают состояние зимнего покоя, а у большинства снижают приобретенную с осени закалку, приводят к дополнительной потере воды (особенно хвоей) и в конечном счете уменьшают устойчивость растения к низким температурам.

Кроме указанных в посевном и школьном отделениях интродукционного питомника испытывались и другие виды. Из них хороший рост и зимостойкость показали *Larix leptolepis* Gord., *L. dahurica* Turcz., *Pseudotsura taxifolia* (Poir.) Britt., *Pinus densiflora* Siebold et Zucc. Саженцы этих видов в четырех- пятилетнем возрасте высаживаются на постоянное место.

Неоднократно испытывали в саду болотный кипарис *Taxodium distichum* (L.) Rich. Саженцы его завозились из других хозяйств, однако в условиях сада они чувствовали себя плохо, хвоя желтела, и растения после двух-трех лет рosta гибли. Основной причиной гибели следует считать избыток в почве кальция. По нашему мнению, этот фактор в условиях Приднестровья Подолии является весьма важным, а иногда и решающим при интродукции отдельных видов. Так, он отрицательно сказывается на росте, декоративности и устойчивости кипарисовика.

Полностью вымерзает (балл 6) и непригодна для этого района сосна итальянская (*Pinus pinea* L.). Не увенчалась успехом попытка акклиматизировать здесь род *Cupressus*.

Все три испытанных вида кипариса (*C. arizonica* Greene, *C. sempervirens* L., *C. torulosa* D. Don) дают при посеве семян дружные всходы, которые хорошо растут и под укрытием листвой или соломой успешно зимуют; без укрытия отдельные экземпляры переносят теплые зимы, однако в обычных условиях гибнут. Балл зимостойкости для этого рода 5—6 [4].

Некоторые результаты по интродукции в этом районе цефалотаксусов были опубликованы [8]. Остается добавить, что в 1969 г. у обоих видов было отмечено первое цветение (наблюдались только мужские колоски). Были опубликованы также некоторые результаты испытания метасеквойи [9] и криптомерии [10]. Следует отметить, что оба экземпляра криптомерии японской в апреле 1968 г. дали первое цветение, а в октябре созрели три шишки. Цветение повторилось в 1969 и 1970 гг.

Данные таблицы позволяют сделать вывод, что из 103 интродуцированных хвойных видов и форм 42 вида и 28 форм могут использоваться в зоне Приднестровья в озеленении — лесном хозяйстве и защитном лесоразведении. 22 вида и 4 формы требуют дальнейшего изучения, а 7 видов по разным причинам оказались непригодными для местных условий. Интродукционная работа Каменец-Подольского ботанического сада позволила обогатить флору Подолии новыми ценными в хозяйственном отношении (особенно для озеленения) видами и формами хвойных и открывает перспективы дальнейшего увеличения числа интродуцентов, имеющих здесь не только хозяйственную ценность, но и большое познавательное значение.

ЛИТЕРАТУРА

1. О. Л. Липа. 1960. Визначні сади і парки України та їх охорона. Київ, Вид-во Київськ. ун-ту.
2. М. М. Круцикевич. 1937. Деревя й кущі м. Кам'янка-Подільського.— Журн. Ін-ту бот. АН УРСР, № 11.
3. О. Л. Липа. 1939. Дендрофлора УРСР, ч. 1. Хвойні породи садів і парків УРСР. Київ, Вид-во АН УРСР.
4. А. Л. Лыпа, И. А. Косаревский, А. К. Салатич. 1952. Озеленение населенных мест. Киев, Изд-во Акад. архитектуры УССР.
5. Деревья и кустарники СССР, т. 1. Голосеменные, 1949. М.—Л., Изд-во АН СССР.
6. А. В. Гурский. 1957. Основные итоги интродукции древесных растений в СССР. М.—Л., Изд-во АН СССР.
7. Э. Л. Вольф. 1915. Декоративные кустарники и деревья для садов и парков. Пгг.
8. К. В. Чернилевский. 1968. Интродукция представителей родины головчатогисовых (Cephalotaxaceae F. Nees) на Поділля.— Укр. бот. журн., 25, № 3.
9. К. В. Чернилевский. 1966. Интродукция метасеквойї (*Metasequoia glyptostroboides* Hu et Cheng) на Поділля.— Укр. бот. журн., 23, № 5.
10. К. В. Чернилевский. 1968. Интродукция криптомерии японской (*Cryptomeria japonica* Don) на Подолли.— Бюлл. Гл. бот. сада, вып. 70.

Каменец-Подольский
ботанический сад

ВИДЫ РОДА *SORBUS* L., ИНТРОДУЦИРОВАННЫЕ В ТАШКЕНТЕ, И ИХ ФЕНОЛОГИЯ

Г. В. Максимова

Обширный род *Sorbus* L. (рябина) насчитывает около 80 видов и делится на подроды *Eu-Sorbus* Kom. с секциями *Cormus* Spach и *Aucuparia* Medic. и *Nannia* Medic. с секциями *Agria* DC. и *Torminaria* DC. К подроду *Eu-Sorbus* относятся рябины с перистыми листьями, а к подроду *Nannia* — с простыми или лопастными [1, 2]. В Ботаническом саду Академии наук УзССР интродуцировано 35 видов рябин (табл. 1).

Таблица 1

Распределение видов рябины по географическим зонам дендропарка Ботанического сада

Географическая зона	Aucuparia		Cormus		Agria		Torminaria	
	всего	цветущих	всего	цветущих	всего	цветущих	всего	цветущих
Восточноазиатская	16	4	—	—	1	—	—	—
Среднеазиатская	1	—	—	—	2	—	—	—
Европейско-сибирско-кавказская	5	2	1	—	6	4	1	1
Североамериканская	2	1	—	—	—	—	—	—
Итого:	24	—	1	—	9	—	1	—

Материал по фенологии рябин различного географического происхождения собран за период с 1962—1969 гг. Эти годы характеризуются относительно теплыми зимами без резких и значительных понижений темпера-

Вид	1963 г.	1967 г.	1968 г.	1969 г.
Восточноазиатские				
Секции <i>Auscuparia</i>				
<i>S. commixta</i> Hedl.	—	23.III	20.III	27.III
<i>S. schneideriana</i> Koehne	1.III	23.III	20.III	27.III
<i>S. discolor</i> Hedl.	8.III	26.III	23.III	—
<i>S. koehneana</i> Schneid.	10.III	28.III	24.III	2.IV
<i>S. pohuashanensis</i> Hedl.	8.III	26.III	20.III	27.III
<i>S. prattii</i> Koehne	10.III	28.III	—	28.III
Секции <i>Aria</i>				
<i>S. alnifolia</i> C. Koch	23.III	2.IV	3.IV	8.IV
Секции <i>Auscuparia</i>				
<i>S. tianschanica</i> Rupr.	8.III	6.IV	30.III	4.IV
Секции <i>Aria</i>				
<i>S. persica</i> Hedl.	28.III	17.IV	5.IV	16.IV
<i>S. turkestanica</i> Hedl.	28.III	17.IV	5.IV	16.IV
Европейско-сибирско-кавказские				
Секции <i>Auscuparia</i>				
<i>S. aucuparia</i> L.	4.III	5.IV	27.III	2.IV
<i>S. sibirica</i> Hedl.	4.III	5.IV	27.III	2.IV
Секции <i>Cormus</i>				
<i>S. domestica</i> L.	4.III	2.IV	3.IV	7.IV
Секции <i>Aria</i>				
<i>S. intermedia</i> Pers.	20.III	15.IV	10.IV	8.IV
<i>S. graeca</i> Hedl.	23.III	15.IV	10.IV	8.IV
<i>S. latifolia</i> Pers.	20.III	15.IV	10.IV	8.IV
Секции <i>Torminaria</i>				
<i>S. torminalis</i> Crantz	25.III	15.IV	5.IV	13.IV
Североамериканские				
Секции <i>Auscuparia</i>				
<i>S. americana</i> Marsh.	9.III	6.IV	30.III	3.IV

туры. Только зима 1968/69 г. была суровой, необычно длительной и снежной с морозами до -26° . Все виды рябины перенесли эту зиму без повреждений, а поздние заморозки повлияли лишь на молодые растения восточноазиатского происхождения из секции *Auscuparia*: *S. commixta* Hedl., *S. koehneana* Schneid., *schneideriana* Koehne.

Распускание почек и начало роста побегов у рябин из секции *Auscuparia* отмечено при среднесуточной температуре $8,6-13,8^{\circ}$, а из секции *Aria* и *Torminaria* — при $13,8-15,0^{\circ}$. В это время почечные чешуи расходятся и появляется зеленый конус листьев. У рябины секции *Auscuparia* распускаются листья в конце марта, сначала у дальневосточных видов, затем у европейских и позднее всех у среднеазиатских и североамериканских. У видов секций *Aria* и *Torminaria* листья начинают распускаться на 13—15 дней позже (табл. 2).

Самое раннее распускание листьев наблюдали в 1963 г. (1—9 марта), а самое позднее в 1969 г. (27 марта — 4 апреля) у видов секции *Auscuparia*. У рябин из секции *Agia* распускание листьев в 1963 г. продолжалось с 20 марта по 28 марта, а в 1969 г. с 8 апреля по 16 апреля.

У видов секции *Auscuparia* период развития листьев составляет от 12 до 40 дней, причем быстрее всего заканчивается у видов советского Дальнего Востока и европейского вида *S. domestica* из секции *Cornus*. Самый длительный период облиствления отмечен у китайских видов. У видов секции *Agia* он составляет обычно 27 дней, а у *S. torminalis* — 17—25 дней. Этот вид занимает как бы промежуточное положение между видами секций *Auscuparia* и *Agia*. Самый длительный период облиствления наблюдался у рябин в 1963 г. и самый короткий в 1969 г. (табл. 3).

Таблица 3

Сроки облиствления рябин в Ташкенте

Происхождение и секция	1963 г.	1967 г.	1968 г.	1969 г.
Советский Дальний Восток				
<i>Auscuparia</i>	1.III—26.III	23.III—10.IV	20.III—6.IV	27.III—9.IV
Китай				
<i>Auscuparia</i>	18.III—17.IV	20.III—28.IV	20.III—28.IV	27.III—18.IV
<i>Agia</i>	23.III—20.IV	4.IV—18.IV	3.IV—23.IV	8.IV—22.IV
Средняя Азия				
<i>Auscuparia</i>	8.III—9.IV	6.IV—26.IV	30.III—25.IV	4.IV—20.IV
<i>Agia</i>	28.III—24.IV	7.IV—28.IV	5.IV—30.IV	8.IV—26.IV
СССР (кроме Дальнего Востока)				
<i>Cornus</i>	4.III—22.III	2.IV—20.IV	3.IV—23.IV	7.IV—2.V
<i>Auscuparia</i>	4.III—2.IV	5.IV—27.IV	27.III—25.IV	2.IV—18.IV
<i>Agia</i>	20.III—15.IV	5.IV—30.IV	10.IV—5.V	8.IV—26.IV
<i>Torminaria</i>	25.III—15.IV	15.IV—6.V	5.IV—30.IV	13.IV—30.IV
Северная Америка				
<i>Auscuparia</i>	9.III—10.IV	6.IV—26.IV	30.III—25.IV	3.IV—20.IV

Одновременно с распусканием почек интенсивно растут побеги, и вскоре появляются бутоны. Цветение наступает при среднесуточной температуре воздуха 13,2—16,7° обычно в апреле — мае. Начало его совпадает с появлением листьев, достигших нормальных размеров.

Раньше всего зацветают виды из секции *Auscuparia*, сначала дальневосточный, затем европейско-сибирские, североамериканские и позже китайские виды. Виды из секции *Agia*, *Torminaria* зацветают почти одновременно, но на 2—15 дней позже китайских видов из секции *Auscuparia* (табл. 4).

Размах зацветания по годам у китайских видов из секции *Auscuparia* составляет 12—14 дней, у европейско-сибирского и американского — 15 и самый большой — 20 дней у европейско-кавказских видов из секции *Agia*, а наименьший размах зацветания — 10—11 дней у китайского вида *S. alnifolia*.

Массовое цветение наступает через 2—3 дня после появления первых раскрытых цветков. Продолжительность цветения у всех видов рябин 12—18 дней (1962—1969 гг.), у *S. auscuparia* в 1969 г. оно продолжалось 24 дня. У видов из секций *Agia* и *Torminaria* число цветков в щитках и побегах, несущих плодовые почки, вдвое больше, чем у рябин из секции *Auscuparia*.

Сроки цветения видов рода рябины по годам

Вид	1963 г.	1967 г.	1968 г.	1969 г.	1963—1966 гг.	
					амплитуда зацветания видов	размах зацветания, дни
<i>Sorbus schneideriana</i>	5.IV	—	—	—	3.IV—5.IV	—
<i>S. discolor</i>	20.IV	20.IV	20.IV	26.IV	14.IV—28.IV **	14
<i>S. prattii</i>	25.IV	22.IV	22.IV	25.IV	20.IV—25.IV	5
<i>S. pohuashanensis</i>	23.IV	20.IV	22.IV	27.IV	20.IV—28.IV	8
<i>S. alnifolia</i>	—	20.IV	24.IV	1.V	20.IV—1.V *	9 *
<i>S. americana</i>	16.IV	22.IV	23.IV	27.IV	9.IV—27.IV	22
<i>S. aucuparia</i>	22.IV	21.IV	22.IV	24.IV	12.IV—28.IV	16
<i>S. sibirica</i>	20.IV	20.IV	22.IV	23.IV	16.IV—23.IV	12
<i>S. intermedia</i>	—	30.IV	1.V	4.V	16.IV—4.V **	18 **
<i>S. latifolia</i>	28.IV	25.IV	25.IV	29.IV	18.IV—29.IV	11
<i>S. torminalis</i>	—	25.IV	30.IV	5.V	15.IV—5.V **	20 **

* 1966—1969 гг. ** 1964—1969 гг.

Срезанные цветущие ветки могут стоять в воде 7—9 дней (секция *Auscuparia*) и 6—11 дней (секции *Agia*, *Torminaria*). Вторичное цветение наблюдалось у двух видов из секции *Auscuparia* и у одного из секции *Agia*. Так, в 1969 г. *S. aucuparia* зацвела вторично через 14 дней после отцветания, а в 1967 г. после вынужденного летнего опадения листьев в июле. В 1969 г. *S. aucuparia* цвела с 24 апреля до 18 мая и со 2 апреля до 30 мая; единичные цветки отмечены 28 июня. Один экземпляр *S. pohuashanensis* цвел с 27 апреля до 8 мая и с 16 мая до 28 мая, а другой экземпляр — со 2 мая по 5 июня. *S. intermedia* (секция *Agia*) цвела со 2 мая по 20 мая, вторично со 2 июля по 15 августа. Цветение в 1969 г. отмечено в течение всего лета у рябин секции *Auscuparia* и *Agia*.

Такое явление можно объяснить тем, что из-за холодной зимы 1968/69 г., поздней и влажной весны, механических повреждений и других причин заложенные цветочные почки полностью не распустились в апреле, поэтому наблюдалось повторное цветение и его растянутость у некоторых видов.

Плоды рябины из секции *Auscuparia* созревают в начале сентября, а из секций *Agia* и *Torminaria* — в конце сентября, начале октября. Размах созревания у североамериканских, европейских и китайских рябин из секции *Auscuparia* — с июля по сентябрь, а у видов секций *Agia* и *Torminaria* — с августа по октябрь (табл. 5).

Наиболее высокий урожай плодов наблюдался у видов из секций *Agia* и *Torminaria*, а самый низкий — у рябин секции *Auscuparia*.

Плоды сохраняются обычно до весны следующего года, но у *S. latifolia* они опадают в конце августа, а у *S. torminalis* поедаются птицами в ноябре.

Сроки изменения окраски листьев и листопада зависят от биологических особенностей вида и погодных условий. Рябины из секции *Auscuparia* сбрасывают листву в конце сентября, из секций *Cormus*, *Agia* и *Torminaria* — в октябре, ноябре.

Фенологические наблюдения показали, что существует определенная зависимость наступления отдельных фаз развития от биологических особенностей видов, географического происхождения и метеорологических условий района интродукции. Отмечено более раннее начало фаз у видов из секции *Auscuparia*, чем у видов *Agia* и *Torminaria*, причем в последнем слу-

Таблица 5

Сроки начала и конца созревания плодов по годам

Название вида по секциям	1963 г.	1967 г.	1968 г.	1969 г.	Размах созревания
Секция Аусурагия					
Североамериканский	16.VII—20.VIII	20.VII—3.IX	20.VII—8.IX	20.VII—8.IX	16.VII—8.IX
<i>Sorbus americana</i>	11.VII—3.IX	13.VII—13.IX	15.VII—3.IX	18.VII—6.IX	11.VII—3.IX
Европейско-сибирские	13.VII—3.IX	15.VII—20.IX	17.VII—10.IX	16.VII—8.IX	13.VII—20.IX
<i>S. ausuraria</i>					
<i>S. sibirica</i>					
Китайские					
<i>S. prattii</i>	20.VII—20.IX	20.VII—10.IX	17.VII—20.IX	20.VII—10.IX	20.VII—20.IX
<i>S. discolor</i>	20.VII—18.IX	18.VII—20.IX	17.VII—20.IX	18.VII—6.IX	17.VII—20.IX
<i>S. pohuashanensis</i>	20.VII—18.IX	20.VII—17.IX	20.VII—17.IX	20.VII—18.IX	20.VII—18.IX
Секция Агия					
Европейско-кавказские					
<i>S. intermedia</i>	—	16.VIII—15.X	30.VII—25.IX	18.VIII—28.IX	16.VIII—28.IX
<i>S. latifolia</i>	15.VIII—27.IX	16.VIII—25.IX	20.VII—1.X	16.VIII—2.X	20.VII—2.X
Китайские					
<i>S. alnifolia</i>	—	24.VII—14.IX	20.VII—23.IX	24.VII—28.IX	20.VII—28.IX
Секция Торминария					
Европейско-кавказские					
<i>S. terminalis</i>	—	10.VIII—25.IX	1.VIII—6.X	12.VIII—8.X	1.VIII—8.X

чае фенофазы часто совпадают. У видов советского Дальнего Востока фенофазы проходят раньше, чем у европейских и китайских видов той же секции.

Данные фенологических наблюдений за период с 1962 по 1969 г. позволили составить представление о требованиях видов *Sorbus* к условиям внешней среды в различные сроки вегетационного периода.

ЛИТЕРАТУРА

1. Флора СССР, т. 9, 1939. М.—Л., Изд-во АН СССР.
2. Деревья и кустарники СССР, т. 3, 1954. М.—Л., Изд-во АН СССР.

Ботанический сад
Академии наук УзССР
Ташкент

ГЛЕДИЧИИ КАСПИЙСКАЯ И ТЕХАССКАЯ НА ЮЖНОМ БЕРЕГУ КРЫМА

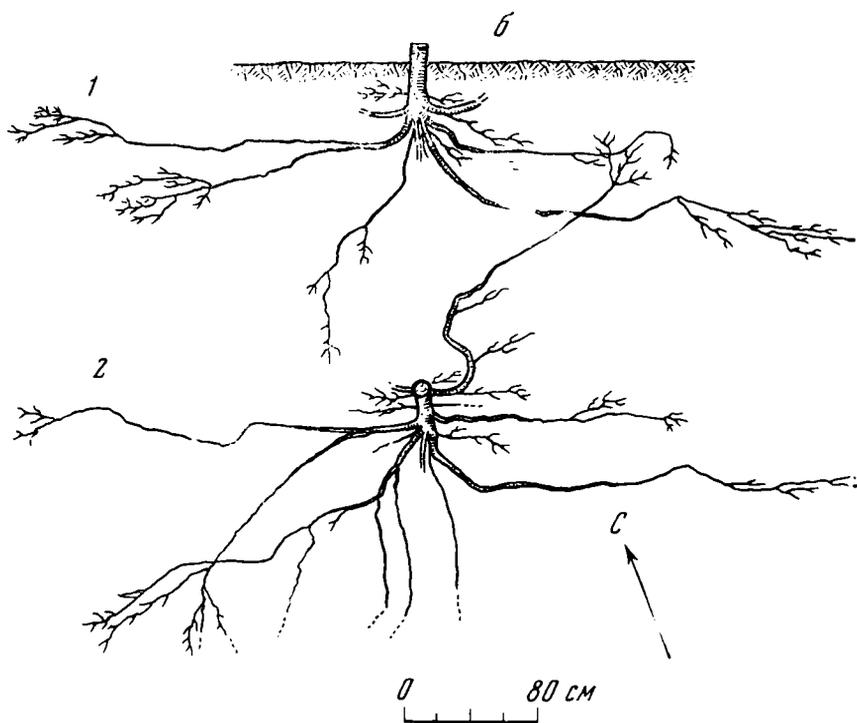
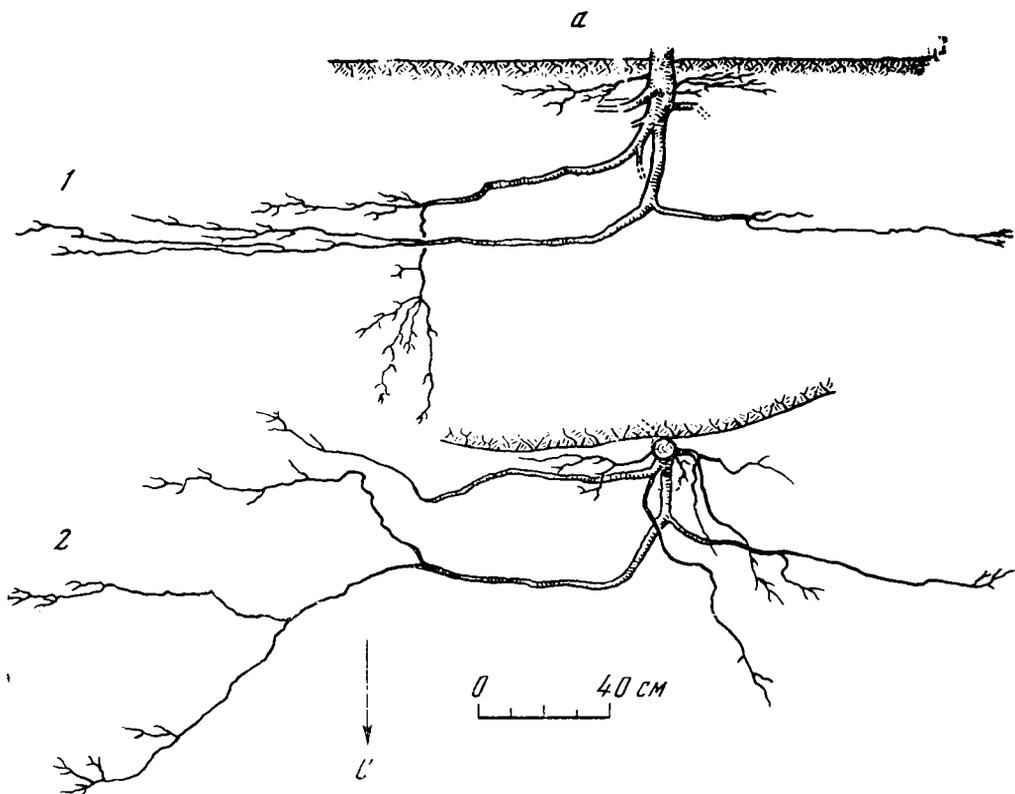
М. А. Бескаравайная, Г. Д. Ярославцев

Виды гледичии успешно используются для озеленения, создания непроезжих живых изгородей, защитных полос, укрепления оврагов и испытываются во многих ботанических учреждениях СССР. В Государственном Никитском ботаническом саду углубленно изучались два вида — гледичия каспийская (*Gleditschia caspica* Desf.) и техасская (*G. texana* Sarg.).

Гледичия каспийская была введена в сад еще в 1818 г. Она хорошо росла и плодоносила [2], но несколько лет тому назад была сломана ураганом. В культуре она встречается редко. Повторно введена в Никитский ботанический сад семенами из Ленкорани, высеянными на интродукционном питомнике 15 апреля 1964 г. В апреле 1966 г. девять сеянцев пересадили на опытный участок с коричневой карбонатной средне-щебнистой легкоглинистой почвой, залегающей на буровато-серых продуктах выветривания известняков и глинистых сланцев. На участке был проведен плантаж. Верхний гумусовый плантажированный слой (0—70 см) — серый, глыбистый, рыхлый щебень известняка, глубже 70 см — буровато-серый, легкоглинистый, комковато-глыбистый, плотный. Верхний 50-сантиметровый слой почвы имеет слабощелочную (рН 7,5—7,9), а глубже среднещелочную (рН 8,0—8,1) реакцию. Растения были высажены на расстоянии 1×1 м, и их поливали не более трех — пяти раз за вегетационный период. Оценку засухоустойчивости проводили не только визуально, но и путем изучения водоотдачи, влажности и завядания листьев [3]. Морозоустойчивость определяли промораживанием в зимний период однолетних побегов в холодильной камере при температуре —10 и —17° [4].

Гледичия техасская является гибридом между *G. aquatica* × *G. triacanthos* [5]. В Никитский ботанический сад введена впервые семенами из Ашхабадского ботанического сада, которые после предварительного ошпаривания были высеяны на интродукционном питомнике в марте 1962 г. В апреле 1966 г. десять сеянцев высажены на участке неподалеку от гледичии каспийской.

В 1969 г. гледичия каспийская достигла высоты 2,2 м при диаметре ствола на уровне почвы 6,5 см и диаметра кроны 2,3×1,9 м. Морозоустойчива. Однолетние побеги не повреждались при специальном промораживании в холодильной камере при температуре —17°. В 1967—1969 гг. почки



Распространение корневой системы гледичии каспийской (а) и гледичии тexasской (б) в глубину (1) и по периферии (2)

ее набухали в середине апреля, начало распускания отмечено в середине апреля — первой декаде мая, крупные сложные листья полностью оформились в течение мая, желтую осеннюю окраску они приобретали, как правило, в течение октября, а листопад длился с последней декады октября до середины ноября. Деревья еще не цвели.

Стержневой корень сеянцев гледичии в Ашхабаде в первый же год проникает в почву на глубину до 60—70 см. На второй год он удлиняется незначительно, но заметно утолщается и образует боковые корни, которые играют главную роль в поглощении воды [6]. Проведенная нами раскопка шестилетнего растения показала, что рост корней происходит аналогично (рисунок). Корни гледичии каспийской средней толщины, серовато-светло-коричневые. Стержневой корень проникает на глубину около 60 см, поворачивает и идет горизонтально в сторону от ствола на расстояние 2,2 м. От него на разной глубине отошло несколько боковых корней, удалившихся от ствола примерно на то же расстояние. Иногда боковые корни дают ответвления, направляющиеся вглубь, однако большая часть корней располагается в верхнем 60-сантиметровом слое. Вблизи корневой шейки имеется несколько мелких боковых корней, которые часто ветвятся, оканчиваясь множеством сосущих корешков. В общем же количество корней и в верхних слоях небольшое, поэтому растения нуждаются в регулярном поливе.

Гледичия техасская растет также успешно. В возрасте восьми лет она достигла 3,2 м высоты при диаметре ствола у корневой шейки 10 см и диаметре кроны 2,3×1,6 м. Она так же, как и гледичия каспийская, не страдала от морозов.

Изучение засухоустойчивости показало, что оба вида гледичии являются типичными ксеромезофитами. При визуальной оценке засухоустойчивости видимых повреждений побегов засухой не обнаружено, однако при отсутствии или недостаточном поливе растения явно проигрывали в декоративном отношении — листочки раньше обычного желтели и опадали, крона деревьев изреживалась. При регулярном поливе растения обоих видов растут значительно лучше.

Почки гледичии техасской набухают в конце марта — первой декаде апреля, листья начинают распускаться в середине апреля, формирование красивых нежно-зеленых листьев с мелкими листочками полностью заканчивается к 8—20 мая; осеннее расцветивание листьев в желтые тона наблюдается в течение октября, а листопад — со второй половины октября до третьей декады ноября.

Холодная затяжная весна 1969 г. задержала вегетацию растений почти на месяц против обычного. В восьмилетнем возрасте гледичия техасская впервые цвела (с 8 по 16 июня); завязавшиеся единичные плоды созрели к первому октября 1969 г.

Корневая система у гледичии техасской поверхностная, состоит из множества серовато-желтоватых боковых корней, отходящих от шейки корня на глубине 50—60 см и идущих в стороны на глубине до 1 м. По ходу корня наблюдаются многочисленные мелкие ответвления с сосущими окончаниями. В зоне корневой шейки имеются не только скелетные, но и более тонкие сосущие корни.

Гледичии каспийская и техасская как высоко декоративные породы перспективны для дальнейшего широкого испытания в озеленении в районах сухих субтропиков СССР при поливе.

ЛИТЕРАТУРА

1. С. Я. Соколов, Н. В. Шипчинский. 1958. Гледичия.— Деревья и кустарники СССР, т. 4. М.—Л., Изд-во АН СССР.
2. Деревья и кустарники. 1948.— Труды Гос. Никитск. бот. сада, 22, вып. 3—4.

3. М. А. Бескаравайная. 1971. Экологические типы деревьев и кустарников в связи с их засухоустойчивостью.— Труды Гос. Никитск. бот. сада, 48.
4. М. А. Бескаравайная, М. В. Банная. 1969. Результаты изучения морозоустойчивости древесных растений методом промораживания побегов.— Бюлл. Гос. Никитск. бот. сада, вып. 1(8).
5. В. И. Ткаченко. 1960. Деревья и кустарники североамериканской флоры в условиях Ботанического сада города Фрунзе. Фрунзе, Изд-во АН КиргССР.
6. Н. Муратгельдыев. 1963. Биология и экология гледичии в Туркменистане. Автореф. канд. дисс. Ашхабад.

Государственный
Никитский ботанический сад
Ялта

АЛЬПИЙСКАЯ СЛИВА (*PRUNUS BRIGANTIACA* VILL.), ВПЕРВЫЕ ИНТРОДУЦИРОВАННАЯ В СССР

К. Ф. Костина

Семена *Prunus brigantiaca* Vill. были получены в 1957 г. из Ботанического сада Кью (Англия). Этот вид распространен во Французских Альпах по краям полей на известковых почвах на высоте 1350 м (с. Шафрей в окрестностях Бриансона) и среди кустарников по каменистым склонам на высоте 1700—1800 м. В литературе он известен под названиями бриансонский абрикос, или альпийская слива. Сравнительное изучение пяти растений, выращенных в Никитском ботаническом саду (Южный берег Крыма), показало их очень близкое сходство между собой и с аутентичными экземплярами этого вида, собранными в природных местообитаниях и находящимися в гербарии Ботанического института Академии наук СССР.

Наши экземпляры — небольшие деревья 2—3 м высоты с широко распростертой кроной средней густоты и растопыренными довольно толстыми скелетными ветвями. Ростовые побеги толстые, голые, зеленые, сверху светлые, буро-коричневые. Плодовые веточки типа «майских букетов» и направленных в стороны шпорцев различной длины, густо покрыты генеративными почками; вегетативные почки в числе от одной верхушечной до двух-трех боковых расположены только в верхней части побегов. Почки узкие, округлоконические, заостренные, черно-коричневые.

Листья 5—6 см длины, 2,5—3,5 см ширины, широкоовальные с внезапно оттянутой в довольно длинный зубец вершиной и клиновидно оттянутым основанием, морщинистые, по краям с грубой неровной дваждыщельчатой зазубренностью; сверху почти голые, снизу коротко опушенные вдоль центральной и боковых жилок и между ними. Черешок короткий (10—15 мм), опушенный, с одной-двумя железками или без них, и с глубоко расчлененными узкими короткими прилистниками у основания.

Цветки 13—15 мм в диаметре, выходят по одному — три (до четырех) из каждой почки; цветоножки 2—5 мм длины, голые. Чашечка колокольчатая, светло-зеленая, с мелкими, овальными, горизонтально отогнутыми, буровато-зелеными чашелистиками. Лепестки мелкие, овальные. Тычинки многочисленные (28—30 и более), различной длины, сильно выступают за пределы венчика и рыльца пестика (рис. 1). Цветки распускаются почти одновременно с листьями или немного раньше.

Плоды средних размеров (от 26×27×28 мм до 33×33), 10—12 г весом, округлые, реже округло-овальные, с округлой притупленной или очень слабо вдавленной вершиной, широким воронковидным углублением плодоножки и широким, довольно глубоким брюшным швом, с боков не сжаты

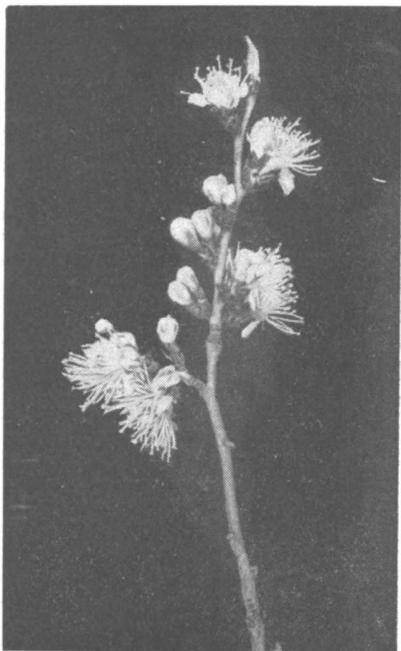


Рис. 1. Цветущая *Prunus brigantia*

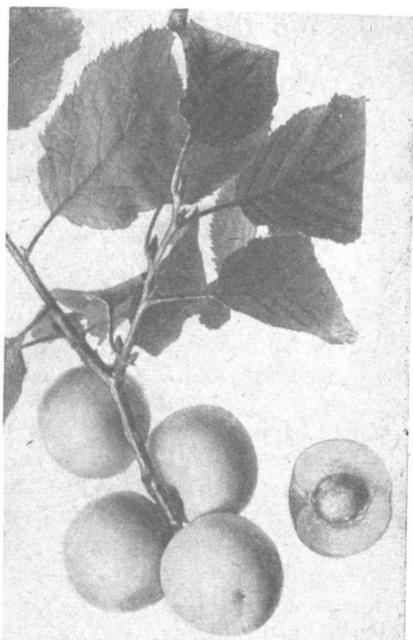


Рис. 2. Ветка с плодами *Prunus brigantia*

(рис. 2). Плодоножки 2—5 мм длины, 2 мм в диаметре, голые. Плоды голые со слабым восковым налетом, зеленовато-кремовые со слабым светло-красным размытым румянцем на солнечной стороне и многочисленными светлыми точками. Кожица тонкая, плотная; мякоть зеленовато-кремовая плотная, средней сочности, кислая, слабосахаристая с небольшой терпкостью, содержит сахаров 2,6%, кислот 3,79%, витамина С 10,0 мг%. Косточка полуотделяющаяся, весом около 0,4 г, округло-яйцевидная с заостренной вершиной и слабо выступающим острым центральным и сглаженными боковыми ребрами брюшного шва, отделенного от боковой поверхности прерывистыми бороздками; поверхность косточки гладкая. Растения ежегодно цветут и обильно плодоносят. Плоды созревают в конце августа и опадают без плодоножки. Они мало пригодны для еды вследствие высокой кислотности. На родине плоды используются для приготовления водки, а семена — для получения так называемого суркового масла.

Автор первого описания этого вида Д. Виллар включил растение в род *Prunus* s. l. [1]. Позже Х. Г. Персун, придерживающийся более дробного деления подсемейства *Prunoideae* на роды, причислил этот вид к роду *Armeniaca* Lam. [2].

А. Редер относит его к секции *Armeniaca* (Lam.) С. Koch подрода *Prunophora* Focke [3]. К. Кох считает *P. brigantia* одичавшей формой обыкновенного абрикоса типа Ранний Александрийский с белыми цветками и голыми плодами [4].

Указанные противоречия в отношении таксономического положения этого вида объясняются тем, что действительно по одним признакам (форма плода, короткая плодоножка, плохо удерживающая плод при созревании) он несколько приближается к абрикосу, но по большинству признаков (узкоконическая форма почек, наличие в почке по два — четыре бутона, всегда голые завязь и кожица плода, позднее цветение и т. д.) приближается к группе слив.

По данным лаборатории цитологии и эмбриологии Никитского ботанического сада, этот вид имеет число хромосом $2n=16$, т. е. такое же, как у абрикоса, алычи, иволжистой сливы, персика и черешни.

В целях выяснения филогенетических связей с другими представителями косточковых пород, кастрированные цветки этого вида мы опыляли пылью абрикоса, персика, сливы и алычи. Во всех этих комбинациях было получено вполне удовлетворительное завязывание плодов, иногда почти не уступающее контролю, которым служили представленные свободному опылению цветки на открытых ветках, или варианту с самоопылением на изолированных марлей ветвях. Однако гибридные растения F_1 , полученные от указанных скрещиваний сильно различались между собой по жизнеспособности. Гибриды с персиком при нормальном развитии растений оказались стерильными [6], а гибриды с абрикосами погибли от черной ножки в первый же год жизни. Гибриды же с алычей были высокоплодовитыми и, по-видимому, даже самоплодными (судя по очень высокому проценту завязавшихся плодов от наличного числа цветков). Согласно данным этих исследований, а также учитывая комплекс морфологических признаков, можно прийти к выводу, что из перечисленных выше видов косточковых наиболее близка к *P. brigantiaca* алыча (*P. cerasifera* Ehrh.). Это дает основание для отнесения данного вида к роду *Prunus* s. str. (слива в узком смысле), или к секции *Euprunus* Koehne подрода *Prunophora* Necker рода *Prunus* L.

Из двух же существующих для него названий — бриансонский абрикос и альпийская слива — следует отдать предпочтение последнему. Растение этого вида обладает ценными биологическими свойствами для использования его в практической селекции, а именно: более позднее цветение, чем у абрикоса, алычи и персика, совпадающее со временем цветения домашней сливы и черешни; высокая самоплодность растений, раннее вступление

в плодоношение и регулярно высокая урожайность; небольшие размеры дерева (2,0—2,5 м высоты), дающие возможность использовать его в качестве подвоя для сильнорослых косточковых плодовых пород.

Полученные нами гибриды *P. brigantiaca* с *P. cerasifera* (рис. 3) наряду с высокой плодовитостью характеризуются значительно более поздним цветением, чем алыча, и приближаются к альпийской сливе; по времени созревания плодов занимают промежуточное положение между исходными формами — алычей (сорт Пурпуровая) и альпийской сливой. По морфологическим признакам эти гибриды также занимают промежуточное положение между родительскими формами: плоды несколько крупнее и менее кислы, чем у альпийской сливы. По светло-желтой окраске плодов два сеянца приближаются к *P. brigantiaca*, один по красной окраске — к алыче Пурпуровой

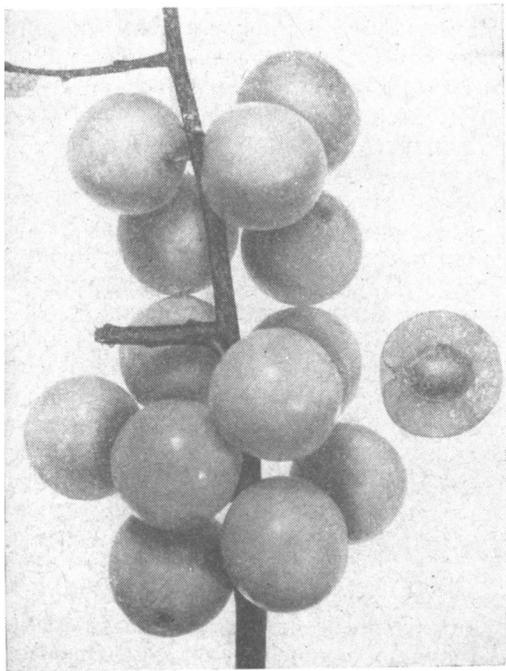


Рис. 3. Гибридные плоды *Prunus brigantiaca* × *P. cerasifera*

и один с красным румянцем на светлом зеленовато-кремовом основном фоне занимает промежуточное положение.

Уже в F_1 гибридов *P. brigantia* с культурной алычей получены значительные сдвиги по времени цветения по сравнению с рано цветущей алычей и по некоторому улучшению качества плодов. Эти гибриды весьма перспективны для дальнейшей селекционной работы по выведению поздно цветущих, устойчивых против заморозков и самоплодных сортов алычи с достаточно высокими товарными качествами плодов. *P. brigantia* представляет большой интерес для селекции и для испытания в качестве слобороного подвоя для косточковых плодовых пород.

ЛИТЕРАТУРА

1. *D. Villars*. 1779. Prospecte de l'histoire des plants de Dauphin, p. 49.
2. *C. H. Persoon*. 1807. Synopsis species plantarum, t. II.
3. *A. Rehder*. 1949. Manual of cultivated trees and shrubs.
4. *K. Koch*. 1869. Dendrologie, t. 1.
5. *G. Negri*. 1923. *Prunus brigantia*.— Ann. Acad. agric., 65.
6. *Е. П. Шоферистов, Е. Г. Шоферистова*. 1970. Опыт отдаленного скрещивания косточковых плодовых культур.— Биол. науки, № 6.

Государственный
Никитский ботанический сад
Ялта

РИТМ РАЗВИТИЯ КАВКАЗСКИХ ВИДОВ ЛУКА В ПОДМОСКОВЬЕ

О. В. Даева

Мы изучали вопрос, изменяется ли ритм развития кавказских видов лука в новых условиях культуры и насколько соответствует их природный ритм современным климатическим условиям Кавказа. Для решения поставленной задачи было взято 27 видов лука из разных экологических условий — от пустыни до альпийских лужаек. Материал был собран в экспедиции, организованной Главным ботаническим садом АН СССР в 1966 г., и получен от А. А. Ахвердова из Ереванского ботанического сада.

Наблюдения проводились по методике, принятой в отделе флоры Главного ботанического сада. Фазы отмечались через пять дней. В состав исследуемых видов включены виды следующих секций рода *Allium* L.:

1) *Anguinum* Don — 1 вид; 2) *Rhiziridium* Don — 2 вида; 3) *Haplostemon* Boiss.—8 видов; 4) *Porrum* Don — 12 видов; 5) *Molium* Don — 4 вида (табл. 1, 2).

В условиях культуры ритм развития видов лука меняется в зависимости от метеорологических условий. Виды лука пустынно-степного пояса из секции *Molium* (*A. materculae*, *A. akaka*, *A. cardiostemon* и др.) развиваются по эфемероидному типу. Во влажное лето они удлиняют вегетацию, но остаются эфемероидами. Виды, растущие в степном поясе гор, имеют короткий летний период покоя, осенью образуют новую генерацию зеленых листьев, с которыми и зимуют (*A. callidictyon*, *A. inaequale*, *A. fuscoviolaceum*, *A. sphaerocephalum*, *A. atrovioleaceum*, *A. jajlae*, *A. rotundum* и др.). Виды лука субальпийского пояса (*A. kunthianum* и *A. vineale*) не имеют летнего периода покоя. Осенняя генерация листьев лука образуется одновременно с отмиранием листьев предшествующей. Они зимуют с

Ритм развития кавказских видов лука в 1967 г.

Секция и вид	Происхождение материала	Начало вегетации	Начало и конец цветения	Зрелые семена	Начало отмирания и окончание вегетации
Секция <i>Molium</i> Don					
<i>A. akaka</i> Smel. ex Roem. et Schult.	Ереван, бот. сад *	15.IV	30.V — 15.VI	10.VII	20.VI — 18.VII
<i>A. materculae</i> Bordz.	Нагорный ксерофит **	5.IV	10.V — 5.VI	10.VII	5.VI — 20.VI
<i>A. cardiostemon</i> Fisch. et Mey.	Фригана, 2300 м над уровнем моря *	10.IV	5.VI — 25.VI	10.VIII	30.V — конец VII
Секция <i>Narlostemon</i> Boiss.					
<i>A. callidictyon</i> C. A. Mey. ex Kunth	Полынно-эфемеровая пустыня **	10.IV	15.VII — 25.VIII	Нет	Вегетирует
<i>A. inaequale</i> Janka	Полынная пустыня **	10.IV	30.VI — 10.VIII	»	То же
<i>A. pseudoflavum</i> Vved.	Формация нагорных ксерофитов **	10.IV	10.VII — 10.VIII	*	5.VI — 15.VIII
<i>A. karsianum</i> Fomin	Ереван, бот. сад	10.IV	10.VII — 10.VIII	30.VIII	20.VI — 10.VIII
<i>A. rupestre</i> Stev.	Тбилиси, бот. сад	10.IV	10.VIII — ?	Нет	5.VI — 20.VIII
<i>A. pulchellum</i> G. Don	Кустарниковая степь ** Остепненный луг, 1800—2000 м над уровнем моря *	10.IV	25.VII — 10.VIII	25.VIII	5.VI — 20.VIII
<i>A. kuthianum</i> Vved.	Формация нагорных ксерофитов **	10.IV	10.VII — 10.VIII	20.VIII	5.VI — 20.VIII
Секция <i>Porrum</i> Don					
<i>A. fuscoviolaceum</i> Fomin	Кустарниково-дерновинная степь, 2100 м над уровнем моря *	10.IV	10.VII — 10.VIII	10.VIII	20.V — 10.VIII
<i>A. sphaercephalum</i> L.	Ереван, бот. сад Гяга, бот. сад	10.IV 10.IV	15.VII — 10.VIII 5.VII — 30.VII	20.VIII 25.VIII	25.VI — 10.VIII 5.VI — 15.VIII

<i>A. leucanthum</i> C. Koch	Ереван, бот. сад *	10.IV	10.VII — 10.VIII	15.IX	5.VI — 10.VIII
<i>A. atroviolaceum</i> Boiss.	Разнотравный луг ** Польная полупустыня, 900—1000 м над уровнем моря *	10.IV	10.VII — 10.VIII	15.IX	5.VI — 10.VIII
<i>A. jajlæ</i> Vved.	Разнотравный луг **	10.IV	5.VII — 10.VIII	Нет	5.VI — 10.VIII
<i>A. rotundum</i> L.	Ереван, бот. сад	10.IV	25.VI — 10.VII	10.VIII	5.VI — 10.VIII
<i>A. affine</i> Ledeb.	Кустарниковая степь **	15.IV	20.VI — 10.VII	Нет	5.VI до 10.VIII
<i>A. vineale</i> L.	Ереван, бот. сад	10.IV	10.VI — 10.VIII	20.VIII	30.V до 10.VIII
Секция <i>Rhizitridium</i> Don	На скалах в буковом лесу **	10.IV	10.VII — 10.VIII	25.VIII	25.V — 25.VII
<i>A. saxatile</i> M. B.	Разнотравно-злаковый луг **	10.IV	20.V — 30.VII (луковички)	30.VII (луковички)	30.V — 10.VIII
<i>A. albidum</i> Fisch. ex Bess.	Польно-типчаковая степь **	10.IV	10.VIII — 25.VIII	Нет	5.VI — вегетирует
Секция <i>Anguinum</i> Don	Кустарниково-разнотравная степь **	3.V	10.VII — 10.VIII	30.VIII	10.VII — »
<i>A. victorialis</i> L.	Формация нагорных ксерофитов **	10.IV	10.VII — 10.VIII	31.VIII	10.VII — »
	Субальпийский луг **	15.IV	Нет цвет	—	25.VI — IX

* Получено от Ереванского ботанического сада.

** Собрано в природе.

Вегетация однолетних семян лука в 1965 г. (семена высеваны осенью 1964 г.)

Вид	Происхождение материала *	Вегетация		Осеннее отращивание и зимовка
		появление всходов	конец	

Репродукция Главного ботанического сада

Степной пояс

<i>Allium fuscoviolaceum</i> Fomin	Горная степь, 2100 м	10.V	5.VIII	IX — зимнезеленый
<i>A. leucanthum</i> C. Koch	Ереван, бот. сад	10.V	5.VIII	То же
<i>A. firmotunicatum</i> Fomin	Горная разнотравная степь	30.IV	30.VII	»
<i>A. atroviolaceum</i> Boiss.	Полынная полупустыня, 900—1000 м	10.V	5.VIII	»
<i>A. decipiens</i> Fisch. ex Roem.	Ереван, бот. сад	10.V	15.VII	Надземных органов нет

Репродукция Ереванского ботанического сада

Пустынный пояс

<i>A. rubellum</i> M. B.	Горная степь, 2000 м	10.V	10.VIII	—
<i>A. dictyoprasum</i> C. A. Mey. ex Kunth	Песчаная полупустыня	10.V	1.VII	IX — зимнезеленый

Степной пояс

<i>A. pseudoampeloprasum</i> Micsz. et Grossh.	Полынная полупустыня, 1000 м	10.V	25.VIII	—
<i>A. fuscoviolaceum</i> Fomin	Горная степь, 2100 м	10.V	25.VIII	IX — зимнезеленый
<i>A. cardiostemon</i> Fisch. et Mey.	Фриана, 2200 м	30.IV	20.VI	Надземных органов нет
<i>A. pulchellum</i> G. Don	Остелненный луг, 1800—2000 м	5.V	5.VIII	IX — зимнезеленый
<i>A. karsianum</i> Fomin	Лорийская степь, 1400 м	10.V	—	Нет периода покоя

Субальпийский пояс

<i>A. vineale</i> L.	Ереван, бот. сад	15.V	25.VIII	IX — зимнезеленый
<i>A. albidum</i> Fisch. ex Bess.	Формация нагорных ксерофитов	20.V	—	Нет периода покоя; зимнезеленый
<i>A. kunthianum</i> Vved.	То же	10.V		То же

* В метрах указана высота над уровнем моря.

зелеными листьями *A. albidum*, растущий в субальпийском поясе, и лесной вид *A. victorialis*, зимующий с отмершими надземными листьями, не имеют летнего периода покоя¹.

¹ Включенные в табл. 1 виды секции *Molium* после окончания вегетации не развивают надземных органов. Виды остальных секций отращивают вскоре после окончания вегетации — в сентябре; более раннее отращивание наблюдается у *A. sphaerocephalum* (до 25 августа), *A. vineale* (20 августа), *A. jajlae* (10 августа) и *A. rotundum* (до 10 августа — после окончания вегетации).

Сопоставляя продолжительность вегетации взрослых растений и однолетних сеянцев в условиях культуры, все исследованные растения можно разделить на три группы.

К первой группе относятся виды с эфемероидным циклом развития из секции *Molium* — *A. materculae*, *A. akaka*, *A. cardiostemon* и другие, распространенные в пустынно-степном поясе.

Ко второй группе относятся виды, сеянцы и взрослые растения которых имеют короткий летний период покоя и зимуют с зелеными листьями. К этой группе принадлежат виды секций *Pogrum* и *Haplostemon*, обитающие в степном поясе — *A. pseudoflavum*, *A. fuscoviolaceum*, *A. leucanthum*, *A. atroviolaceum*, *A. sphaerocephalum*, *A. pulchellum*, *A. karsianum* и др. Характерно, что однолетние сеянцы *A. kunthianum* секции *Haplostemon*, растущие в субальпийском поясе и не имеющие летнего периода покоя, являются длительно вегетирующими, в то время как непрерывность вегетации взрослых растений связана с образованием второй генерации листьев.

Аналогичные примеры приводит Шарфеттер [1]. Он углубляет экологические исследования по ритму развития в области индивидуального развития видов и отмечает, что листопадная лиственница в первые годы жизни вечнозеленая и этим представляет в одном индивидуе связь двух больших экологических групп.

К третьей группе принадлежат виды, однолетние сеянцы и взрослые растения которых развиваются как длительно вегетирующие, например *A. albidum*, обитающий в субальпийском поясе.

А. А. Ахвердов отмечает, что в условиях культуры Ереванского ботанического сада, которые близки к природным, *A. pseudoflavum*, *A. leucanthum*, *A. atroviolaceum*, *A. sphaerocephalum*, *A. dictyoprasum*, *A. fuscoviolaceum*, *A. pseudoampeloprasum* и другие виды, отнесенные автором ко второй группе, начинают вегетировать с осени, зацветают в середине или в конце июня и заканчивают вегетацию в начале августа [2].

Сопоставляя ритм развития видов лука в культуре Главного ботанического сада АН СССР с ритмом развития этих же видов в Ереванском ботаническом саду, можно заметить, что виды лука секций *Haplostemon* и *Pogrum*, растущие в пустынно-степном поясе, в Подмоскowie позднее отрастают и позднее зацветают, но по характеру вегетации сохраняют природный ритм. Они проходят полный цикл развития и только некоторые из них, как, например *A. callidictyon*, *A. inaequale*, *A. dictyoprasum* и другие, из-за ранних осенних заморозков не образуют зрелых семян.

ВЫВОДЫ

Все исследованные виды лука в Подмоскowie и в Ереванском ботаническом саду сохраняют природный ритм развития. Представители секции *Molium* развиваются по эфемероидному типу. Виды секции *Haplostemon* и *Pogrum* отрастают осенью и сохраняют летний период покоя. При сопоставлении взрослых растений с однолетними сеянцами отмечается, что ритм их развития соответствует природным климатическим условиям.

Летний перерыв вегетации видов секции *Pogrum* и *Haplostemon*, обитающих в степном поясе, соответствует средиземноморскому климату с засушливым летом и влажным осенним периодом.

ЛИТЕРАТУРА

1. R. Scharfetter. 1953. Biographien von Pflanzensippen. Wien.
2. А. А. Ахвердов. 1956. Биология некоторых декоративных геофитов флоры Армении. — Бюлл. бот. сада АН АрмССР, № 15.

К ИНТРОДУКЦИИ ЛЮЦЕРНЫ ГОЛУБОЙ

Г. Г. Магомедов

Люцерна голубая — *Medicago coerulea* Less. ex Ledeb. — многолетнее бобовое растение, широко распространенное в плоскостных и предгорных районах Дагестана и хорошо приспособленное к разнообразным экологическим условиям.

На влажных местах (в междурядьях садов у села Стальского Кизильюртовского района, на поливных лугах Хасавюртовского района, на полях колхоза «Красное знамя» Бабаюртовского района, у села Дженгутай Буйнакского района, вдоль оросительного канала им. 25-летия Октября в Дербентском районе, в бассейне р. Самур, по берегам Терека) растения достигают 165 см высоты; в составе луговой растительности среди других бобовых растений, например, в районе сел Верхнее Казанище, Дженгутай, Дуранги, развиваются мощные высокие ветвистые кусты.

В сухих местообитаниях по скалистым, каменистым смытым склонам, на песчаных местах или на каменистых пластах ракушечника плато Тарки-Тау растение принимает стелющуюся форму. Цветки светло-голубые у одних экземпляров и темно-голубые у других.

В ущелье Бауларгол по склонам, на оголенных каменистых пластах известняков, в долина р. Сулак недалеко от селения Миатлы на каменистом пласте с незначительным слоем почвы в смеси с обломочным камнем была обнаружена форма с узкими листочками и темно-фиолетовыми цветками. У некоторых экземпляров отмечены крупные цветки с сиреневыми прожилками.

Хорошо развитые растения встречаются в районе Талгов, по южным сухим смытым склонам в составе полупустынной растительности с преобладанием полыни, а также на сухих склонах близ селения Хучни Табасаранского района и недалеко от селения Бавтугай Кизильюртовского района, по долинам ущелья Бауларгол и Мукомол в Буйнакском районе. Способность произрастать в таких условиях указывает на ксерофитные черты этого мезофитного в своей основе растения.

На высоких барханах в 3,5 км от Сулака по направлению к Лопатину, где пасут скот и косят сено, встречается форма с узкими листочками, длинными ползучими стеблями, мощной кустистостью; другая найденная здесь форма имеет мясистые широкие листочки и крупные шаровидные соцветия с темно-фиолетовыми, светло-фиолетовыми и бледно-сиреневыми цветками.

В Дербентском районе преобладает стелющаяся форма со стеблями длиной 48—50 см и узкими и удлинненными листочками (длиной 12 мм, шириной 3—4 мм).

На солончаках и солонцах в Тарумовском, Бабаюртовском, Кизильюртовском районах, а также близ Рыбзавда № 45 найдена слабоветвящаяся форма высотой 20—45 см с узкими листочками; она встречается также на солонцеватых сероземах, солончаках, на засоленных луговых почвах.

Хорошо растет люцерна голубая на глинистых, щебнистых, каштановых, светло-каштановых и суглинистых почвах. Она выносит высокую температуру и сильное освещение на голых ракушечниковых и известковых склонах.

Растение с такой широкой экологической амплитудой очень перспективно для введения в культуру. Его можно выращивать на засоленных почвах, занимающих большие территории в плоскостном Дагестане; мощная корневая система и приспособленность к условиям песков может быть использована для укрепления сыпучих песков. Отметим также устойчивость этого вида против вытангивания скотом, его долговечность. Все это

подтверждает необходимость испытания голубой люцерны для улучшения природных сенокосов и зимних пастбищ Дагестана.

В природных условиях отрастание начинается очень рано, фаза бутонизации наступает в первой половине мая, цветение проходит в мае, завязывание плодов — в июне, а их созревание — в июле.

Продолжительность фенологических фаз зависит от условий произрастания. Например, в Ленинском районе фаза зацветания длилась около 7 дней, в Магарамкентском — около 15. Растения цвели в первом случае 22 дня, а во втором — 34 дня. И, наконец, для прохождения всех фаз в Магарамкентском районе требовалось 90 дней.

Таблица 1

Участие люцерны голубой в травостое сенокосных угодий

Район, высота над уровнем моря или экспозиция склона	Число укосов	Сухой вес укосной массы отдельных компонентов травостоя, г с 1 м ²				Содержание люцерны голубой в общем весе укосной массы, %
		разнотравье	злаки	люцерна голубая	всего	
Ленинский, 32 м	5	153,8	176,4	127,4	457,6	27,9 ± 4,5
Бабаюртовский, 40 м (полив)	5	152,0	175,6	163,4	491,0	37,9 ± 5,1
Хасавюртовский, 60 м	5	156,6	125,4	154,6	436,6	34,8 ± 4,8
Кизильюртовский, 100 м	8	167,0	154,8	94,5	416,3	22,8 ± 4,2
Магарамкентский, по долине реки Самур, 200 м	8	142,2	136,1	154,0	432,3	39,5 ± 4,9
Бабаюртовский, склон южный	5	123,0	123,0	148,6	394,6	37,6 ± 4,8
западный	5	133,6	141,2	172,6	447,4	39,2 ± 4,9
восточный	5	135,8	156,2	154,6	446,6	34,6 ± 4,8

Для определения участия люцерны голубой в травостое нами взято по пять или восемь укосов на разных участках (табл. 1). Наибольшая надземная масса люцерны составляла (в г с 1 м²): в Ленинском районе — 241, в Хасавюртовском — 270, в Бабаюртовском — 307, в Кизильюртовском — 205, в Магарамкентском — 354. В ущелье Бауларгол Буйнакского района было определено участие люцерны в травостое в зависимости от экспозиции склона. Наибольший урожай сухой массы (в г на 1 м²) составлял: на восточном склоне — 277, на западном — 321. Наилучшие экологические условия создаются на западном склоне, на который попадает основная масса осадков. На этих сенокосных участках 50% травостоя составляют злаки, из остальных растений доминирует люцерна голубая, местами составляющая чистые заросли. Она обладает высокой кормовой ценностью, охотно поедается всеми видами скота. На пастбищах всегда отравлена скотом, на выпасах зачастую животные поедают ее полностью, до корня.

Химическими анализами (выполненными сотрудниками биохимической лаборатории Дагфилиала АН СССР В. Б. Покровской и А. А. Вихровой) установлено следующее содержание питательных веществ в люцерне голубой (в % от сухого вещества):

	Стебли	Листья
Протеин	17,5	22,4—22,5
Жир	4,1	2,6—2,5
Безазотистые экстрактивные вещества	36,4	43,4—39,6

Особенно много протеина в листьях, на долю которых в общей массе растений приходится около 18%. Сухостой люцерны в сентябре содержит (в %): золы — 4,9, протеина — 8,6, белка — 7,0, жира — 1,5, клетчатки — 48,6, т. е. сравнительно мало золы, протеина и очень много клетчатки.

Содержание витамина А изменяется в течение вегетационного периода (табл. 2). В начале вегетации каротина содержится больше, чем в дальнейшем. Колеблется соотношение и других веществ (табл. 3). Материал для анализов собирали в Кизильюртовском районе на пырейно-разнотравном лугу.

Таблица 2

Содержание каротина в зеленой массе и сене люцерны голубой

Дата	Фаза развития	Сырая масса		Сено
		вода, %	каротин, мг %	каротин, мг %
29.V	Вегетация	76,0	10,2	43,8
19.VI	Зацветание	65,5	4,3	12,4
27.IX	Конец вегетации	36,0	0,9	1,4

Таблица 3

Химический состав растений люцерны (в % от сухого вещества) в зависимости от фазы развития

Дата сбора	Фаза развития	Зола	Кальций	Фосфор	Сера
11.VI	Вегетация	8,7	1,300	0,100	0,360
18.VI	Бутонизация	8,7	1,580	0,100	0,320
21.VIII	Цветение	10,0	1,820	0,050	0,200
27.VIII	Отмирание	5,9	1,320	0,060	0,260
27.IX	Сухие	4,6	1,170	0,035	0,240

Если фосфор и сера преобладают в начале вегетации, то максимум кальция содержится в августе во время цветения.

Люцерну голубую изучали не только в природе, но испытывали путем посева в разных районах и на разной высоте.

Растения в условиях культуры хорошо развивались и давали высокий урожай зеленой массы, сена и семян. Наибольшей высоты (на поливе) — 170 см — растения достигали в Бабаюртовском районе в колхозе «Красное знамя». Наибольшее число стеблей на 1 м² (без полива) — 180 — развивалось в Гунибском районе в селении Меgeb. Там же отмечено наибольшее число цветков на 1 м² — 1560 и наивысший вес сена — 263 г на 1 м².

В естественных условиях в Бабаюртовском районе с учетной площадки 1 м² было снято бобов 133 г, чистых семян 12,8 г. В условиях культуры семенная продуктивность значительно выше, чем в природе. Например, в Хасавюртовском районе получено с такой же площади бобов — 350 г, чистых семян — 38 г.

Продолжительность фаз развития в культуре больше, чем в природе. Если в Бабаюртовском районе семена созревали 79 дней, а в Хасавюртовском — 77, то в культуре на это потребовалось 170—180 дней. В горах в условиях культуры вегетация более продолжительна — 204—208 дней. Здесь почти в три раза больше времени потребовалось для полного про-

хождения всех фаз от начала до конца. Растянутое цветение и большое число посещаемых пчелами цветков позволяет использовать люцерновые пастбища в пчеловодстве.

ВЫВОДЫ

Так как люцерна голубая является ценным белковым кормом, охотно поедается всеми видами домашнего скота, обладает широкой экологической амплитудой, жаро-, засухо- и солеустойчива, выносит сильное вытаптывание и чрезмерную пастбищную нагрузку, необходимо внедрять ее в травостой пастбищ и сенокосов.

Опыт выращивания люцерны голубой показал, что благодаря широкой экологической амплитуде она хорошо развивается в разных условиях, достигая крупных размеров, высоких урожаев надземной массы и семян. Следовательно, этот вид люцерны можно рекомендовать как многолетнее бобовое растение для искусственных и естественных чистых или смешанных пастбищ и сенокосов. Люцерну голубую можно использовать комплексно как кормовую траву для скота и как медоносное растение для пчел.

Дагестанский государственный
педагогический институт
Кафедра ботаники
Махачкала

НОВЫЙ ВИД СОССЮРЕИ ИЗ ПРИМОРЬЯ

В. Н. Ворошилов, А. П. Хохряков

В 1968 и 1969 гг. один из авторов этой статьи (В. Н. Ворошилов) побывал на побережье северной части Японского моря (Гроссевичи, Нельма, Амгу, Малая Кема, Терней, Пластун и др.). Подтвердилось крайнее своеобразие флоры этого района. Так, считавшаяся исключительно редкой *Tillaea aquatica* L. образует там во многих местах ковры на приморских лугах. В мелких водоемах близ Нельмы в изобилии растут *Zannichellia palustris* L., *Callitriche autumnalis* L., тоже очень редкие растения. Район этот изобилует, кроме того, эндемичными видами. Ранее¹ мы описали из окрестностей поселка Светлая два новых эндемичных вида, причем один из них, а именно *Saussurea fulcrata* Khokhr. et Worosch., в 1969 г. найден также и в районе поселка Нельмы, что значительно расширяет ареал этого вида. В районе Амгу произрастает в изобилии еще одна соссюрея, которую мы не могли идентифицировать ни с одним из известных видов и описываем ниже в качестве нового. В 1967 г. там же ее собрал Б. П. Колесников. Эти сборы, принятые им за *S. ussuriensis* Maxim., хранятся в гербарии Биолого-почвенного института во Владивостоке в пачке с неопределенными видами. Новый вид мы назвали именем Б. П. Колесникова.

Saussurea kolechnikovii Khokhr. et Worosch. species nova.

Rhizoma rectum vel vix incurvatum, solidum, atro-fuscum, 5—10 mm crassum. Radices numerosae, fulvo ferreo similiter, rigidae, tenues (1 mm crassae), atro-fuscae. Planta anno primo rosulam basalem solum praebens. Caulis solitarius rectus vel vix flexuosus, 30—60 cm altus, basi 4—8 mm crassus, firmus, atro-violaceus, teres vel vix angulatus, leviter sulcatus, simplex, ad inflorescentiam tantum ramosus, in parte inferiore pilis simplicibus albis et glandulosis dense vestitus. Folia crassiuscula, inferiora magna in rosula basali vel in quadrante caulis inferiore congesta, 8—12 cm longa, 4—6 cm lata, late ovalia vel late ovata, basi truncata vel cordata, apice breviter, mucronatis, sub anthesi supra viridia, pilis articulatis raris subflexuosis tecta, subtus glabra, glaucescentia, nervo medio intense violaceo, lateralibus minus conspicuis, a medio sub angulo acuto abeuntibus, parallelibus, 10—15 partibus, petiolata, petiolis 1,5—3 cm longis, atro-violaceis, pilis articulatis flexuosis tectis, folia superiora minora, subsessilia, linearia, 2—3 cm longa. Inflorescentia composita corymbosa paniculata, sat compacta vel in plantis robustioribus laxiuscula. Calathidia pedunculis brevibus ad 1 cm longis vel sessilia obconica, 1 cm longa, in parte superiore 1 cm lata. Involucrum imbr-

¹ См. «Бюлл. Гл. бот. сада», вып. 75, 1970.

catum, phyllis exterioribus triangularibus, mucronatis, interioribus linearibus apice attenuatis, pilis longis flexuosis fasciculatis ornatis, omnibus variegatis dorso viridiusculis, marginibus et apice violaceis, planis vel rarius indistincte carinatis, pilis longis albis praesertim margine et apice vestitis. Receptaculum longe paleaceum, paleis calathidii dimidio longioribus. Corolla ca 1 cm longa. Pappus duplex ca 1 cm longius. Achenia ca 5 mm longa, linearia, pallide brunnea, nitida, glabra, levia.

Typus: prov. Primorskensis, distr. Ternej, pagus Amgu, ad declive herbosum prope mare. 14.9.1969. V. N. Woroschilov, N. V. Trulevicz, V. M. Dvorakovskaja.

Paratypus: prov. Primorskensis, distr. Ternej, Tetjuche. In lapidosis calcareis. 19.9.1968. V. N. Woroschilov. A typo foliis subintegerrimum et pubescentia densiore differt.

Species nostra forma foliorum, pubescentia caulium necnon calathidiorum structura Saussuream controversam DC., splendidam Kom., et S. ussuriensem Maxim. in mentem maxime revocat sed ab omnibus foliis rosulantibus crassiusculis valde differt.

Соссурия Колесникова. Корневище прямое или чуть изогнутое, плотное, темно-бурое, 5—10 мм толщиной. Корни многочисленные, проволочковидные, жесткие, тонкие (1 мм толщиной), темно-бурые. Стебель одиночный прямой или слегка чуть извилистый, 30—60 см высотой, 4—8 мм толщиной в основании, крепкий, темно-фиолетовый, в сечении округлый или слегка гранистый, слабобороздчатый, бескрылый, простой, ветвистый лишь в области соцветия, в нижней части иногда опушенный простыми извилистыми волосками, в области соцветия — густыми белыми простыми и железистыми волосками. Листья толстоватые, нижние крупные, расположены в прикорневой розетке или в нижней четверти стебля. Одногодичные побеги состоят только из одной прикорневой розетки. Пластинки листьев 8—12 см длиной, 4—6 см шириной, широкоовальные или широкояйцевидные, с усеченным или сердцевидным основанием и короткоостроконечными верхушками. Края листьев крупнозубчатые, зубцы прямые или чуть направленные вперед, с твердыми остроконечиями. Во время цветения листья сверху зеленые, опушены редкими и слабоизвилистыми членистыми волосками, снизу голые, сизоватые, с ярко-фиолетовой средней жилкой и менее заметными боковыми, отходящими от средней под острым углом параллельно друг другу в числе 10—15 пар. Черешки 1,5—5 см длиной, темно-фиолетовые, всегда опушенные членистыми извилистыми волосками. В верхней части стебля листья мелкие, почти сидячие, линейные, 2—3 см длины. Сложное соцветие — компактная овальная или продолговатая метелка, у более крупных растений — несколько рыхловатая. Корзинки на коротких оттопыренных ножках не более 1 см длины или сидячие, обратно конические, 1 см длины и 1 см ширины в верхней части. Обертка черепитчатая, наружные ее листочки треугольно-яйцевидные с коротким, но твердым остроконечием, внутренние — линейные, на верхушке вытянутые с пучком длинных извилистых волосков. Все листочки обертки зеленоватые, края их и верхушки фиолетовые, отчего вся корзинка кажется пестрой. Спинка листочков обертки плоская, изредка с плохо выраженным килем. Опушение по спинке редкое, а по краям и близ верхушек — более густое из длинных белых прямых или извилистых волосков. Ложе корзинок покрыто длинными пленками, длина которых превышает половину длины корзинок. Венчик длиной около 1 см. Хохолок двойной около 1 см длины. Семянки около 5 мм длины, линейные, светло-коричневые, блестящие, голые, гладкие.

Тип: Приморский край, Тернейский район, поселок Амгу. Травянистый склон у моря. 14.9. 1969. В. Н. Ворошилов, Н. В. Трулевич и В. М. Двораковская.

Паратипы: Приморский край, Тернейский район, бухта Амгу, мыс Белкина, мелкотравный переувлажненный луг по осыпи приморской скалы, 8.8.1967, Б. П. Колесников.

Приморский край, Тетюхинский район, Тетюхе. Известковые камни. 19.9.1968. В. Н. Ворошилов. Отличается от типа зубцами листьев, состоящими почти лишь из одного остроконечия и более густым опушением. По форме листьев, опушению стеблей и строению норзинок более всего напоминает *Saussurea controversa* DC., *S. splendida* Kom., *S. ussuriensis* Maxim., но резко отличается от них всех расположением большей части листьев внизу стебля и их толстоватостью.

Кроме того, первые два вида в отличие от *S. kolesnikovii* имеют беловолочные снизу листья, а все три — венчики с равновеликими узкой и расширенной частями, в то время как у сосюреи Колесникова расширенная часть венчика много длиннее узкой. По последнему признаку и характеру опушения растения наш вид похож на *S. umbrosa* Kom., но стебель у *S. kolesnikovii* никогда не имеет крыльев, а листья у него плотнее и шире.

Главный ботанический сад
Академии наук СССР

К СИСТЕМАТИКЕ ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ ВИДОВ РОДА HEDYSARUM L.

Н. С. Павлова

В результате критического изучения материалов по копеечникам южной части Дальнего Востока (Приморье, Сахалин, Курильские о-ва), хранящихся в гербариях СССР, а также личных сборов и наблюдений в природе выявлена необходимость внесения некоторых уточнений в систематику копеечников этих территорий. Оказалось, что *Hedysarum sachalinense* В. Fedtsch. в типичной форме произрастает лишь на Сахалине и средних Курилах (Итуруп, Уруп). Это растение приурочено к скалам. Чаще всего встречается по береговым обрывам и скалам в приморской полосе, а также на гольцах в высокогорном поясе. В местах произрастания образует сплошные заросли. Вместе с ним растут *Rhodiola rosea*, *Sedum purpureum*, *Ligusticum hultenii*, *Galium verum*, *Adenophora kurilensis* и др.

На северных и южных Курильских о-вах, а также на о-ве Монероне встречаются популяции, отличающиеся от типичных форм *H. sachalinense* В. Fedtsch.

Копеечник с о-ва Шумшу отличается от *H. sachalinense* В. Fedtsch. очень короткими стеблями, густыми, компактными, почти шаровидными соцветиями, пурпурно-фиолетовыми цветками и голыми плодами. Этой популяции мы даем название *H. sachalinense* subsp. *confertum* N. S. Pavlova subsp. nova. Рассматриваем ее как подвид, так как наряду с преобладанием типичных форм *H. sachalinense* subsp. *confertum* встречаются переходные к типичному *H. sachalinense* subsp. *sachalinense*.

Hedysarum sachalinense subsp. *confertum* также растет по гребням приморских береговых обрывов и на скалистых мысах, встречаясь здесь среди пишкowników вместе с *Geranium erianthum*, *Lathyrus maritimus*, *Angelica gmelinii*, *Ptarmica camtschatica*, *Delphinium brachycentrum*, *Arctous alpina*, карликовой ивой и другими; такие ценозы напоминают тундровые пятна.

Копеечник с о-вов Шикотан и Монерон отличается от типичного *H. sachalinense* В. Fedtsch. более мелкими светло-малиновыми цветками с белым пятном в центре флага и голыми плодами. На отличия этих растений первым обратил внимание В. Н. Ворошилов [1], который отнес шикотанский и монеронский коpeeчник к *H. komarovii* В. Fedtsch. Этот последний был описан Б. Федченко по сборам Максимовича из Японии сначала как *H. alpinum* var. *japonicum* п. [2], а позже был выделен им в особый вид *H. komarovii* В. Fedtsch. [3]. Ознакомившись с описанием и типовым образцом *H. komarovii*, сравнив тип этого вида с южно-курильскими растениями, мы убедились, что японское растение отличается от южно-курильских многими признаками. Самым наглядным и существенным является наличие у *H. komarovii* желтых цветков, а у растений с о-вов Шикотан и Монерон — светло-малиновых.

H. komarovii очень сходен с южно-приморским скальным *H. ussuriense* как по морфологическим признакам, так и по условиям произрастания. Оба вида имеют очень узкую экологическую амплитуду и растут только на известняках.

H. ussuriense встречается на самом юге Приморского края, селится на скалистых обнажениях вблизи морского побережья в зоне кедрово-широколиственных лесов и поднимается не выше 600 м над уровнем моря. Растет вместе с кальцефильными видами, характерными для Приморского края: *Juniperus rigida*, *Dasyphora davurica*, *Arunco parvulus*.

H. komarovii произрастает в субальпийском поясе гор Японии на высоте 2000 м над уровнем моря и выше. Морфологически *H. komarovii* отличается от *H. ussuriense* лишь более густым соцветием, прилистниками и прицветниками, продолжительное время остающимися на растении и встречающимися даже у плодоносящих экземпляров, в то время как у *H. ussuriense* они опадают уже в начале бутонизации, или же прилистники сохраняются у самых нижних листьев близ основания стебля, а прицветники — у самых верхних бутонов. Способность *H. komarovii* сохранять продолжительное время прилистники и прицветники, очевидно, связана с произрастанием этого вида в суровых климатических условиях гор Японии (низкие температуры, высокая инсоляция), где эти органы растения выполняют защитную роль. По всей вероятности, *H. ussuriense* и *H. komarovii* — потомки одного вида, который в прошлом охватывал своим ареалом территорию южного Приморья и часть Японского архипелага. В настоящее время эти виды имеют изолированные ареалы, но морфологически слабо дифференцированы. Возможно, их следовало бы отнести к подвидам одного вида. Из-за отсутствия достаточного материала из Японии мы не можем судить об их таксономическом ранге, поэтому оставляем в рамках вида.

Из изложенного видно, что *H. komarovii* В. Fedtsch. близок к *H. ussuriense* и не похож на южно-курильские растения. Последним мы дали новое название *H. sachalinense* subsp. *austrokurilense* N. S. Pavlova subsp. nova. Переходные формы с опушенными плодами связывают *H. sachalinense* subsp. *austrokurilense* с типичным *H. sachalinense* subsp. *sachalinense*.

Hedysarum sachalinense subsp. *austrokurilense* заселяет отвесные приморские скалы, растет вместе с *Oxytropis retusa*, *Rhodiola rosea*, *Draba kurilensis*, *Stellaria ruscifolia* и др. По распадкам приморских склонов заходит на вершины их и встречается там среди разнотравья.

Вероятно, эти географические расы возникли от одного предка, имевшего обширный ареал, включающий ареалы всех трех подвигов. В результате разобщения островов и долгого пребывания в различных климатических условиях подвиговы выработали отличительные морфологические признаки и утвердились в различных фитоценозах, но еще не обособились окончательно.

Ниже приводим подробное описание новых подвигов.

Hedysarum sachalinense subsp. *confertum* N. S. Pavlova subsp. nov.—*H. hedysaroides* auct. non Schinz et Thell.: Воробьев, 1956, Тр. ДВФ., сер. бот. 3(5), p. p.; Tatew., 1957, Acta Horti Gotob. 21, p. p.—*H. sachalinense* auct., non B. Fedtsch.: Ворон. 1966, Фл. советск. Дальн. Вост.: 279, p. p.

Planta perennis, 10—20 cm alta. Radix simplex, palaris, 40 cm longa, ad 10 mm in diam et crassior, collo residuis siccis caulium anni praecedentis donato. Caules numerosi, 5—15, arcuatum adscendentes (nonnulli erecti), appresse pilosi, 5—15 cm alti, nodis 3—5 approximatis. Stipulae appresse albo-pilosae, foliorum inferiorum totae fere connatae, foliorum mediorum et superiorum ad medium connatae. Folia 2—8 cm longa, petiolis 3—5 mm longis, 5—10-jugia. Foliola ovata vel elliptica, 7—20 mm longa, 5—12 mm lata, supra glabra, subtus omnino pilis mollibus argenteis dense vestita. Pedunculi appresse albo-pilosi, folia non superantes. Inflorescentia conglobata, subcapitata, floribus omnibus deorsum reflexis, pedicellis brevibus dence incano-pilosis, floribus inferioribus 16—18 mm longis. Bracteae fuscae, lineares 6—8 mm longae; bracteolae filiformes 5—6 mm longae. Calyx 9—10 mm, tubulo 3—3,5 mm longo, sparse piloso, dentibus 5,5—6 mm longis, tubulo subduplo longioribus, triangulari-lanceolatis; pilis mollibus sordide albis dense tectis. Corolla purpureo-violacea. Vexillum 16—17 mm longum, apice vix sinuatum. Alae 15—16 mm longae, vexillo aequilongae vel eo vix breviores; carina 16—18 mm longa, vexillo alisque aequilonga vel eis sublongior. Ovarium et legumina glabra, bi-quadrarticulata, articulis oblongis, tenuiter reticulatis, margine alato angusto cinctis. Fl. VI—VII.

Ad dorsum in litoralibus maritimis rupestribus unacum *Empetro nigro* crescit.

Typus: regio Sachalinensis, insula Schumschu, pagus Babuschkino, ad saxa littoralia, in dorso, 31.VII 1968, N. S. Pavlova, YU. A. Pankov.

Affinitas: A *Hedysaro sachalinensi* B. Fedtsch. subsp. *sachalinensi* caulibus abbreviatis, foliis dense pilosis, inflorescentiis subglobosis (nec racemosis), corollis obscurioribus necnon ovariiis glabris differt.

Многолетник 10—20 см высоты. Корень простой, стержневой, 40 см длины, до 10 мм и более в диаметре, у корневой шейки с остатками сухих стеблей предыдущего года. Стебли многочисленные, в числе 5—15, изогнуто приподнимающиеся (некоторые прямостоячие), прижато-волосистые, 5—15 см высоты, с тремя-пятью сближенными узлами. Прилистники, опушенные прижатыми белыми волосками, у нижних листьев сростшие почти до верха, у средних и у верхних — до середины. Листья 2—8 см длины на коротких (3—5 мм длины) черешках с пятью-десятью парами листочков; листочки яйцевидные или эллиптические, 7—20 мм длины, 5—12 мм ширины, сверху голые, снизу по всей поверхности густо опушены мягкими серебристыми волосками. Цветоносы прижатобеловолосистые, выходят из пазух верхних листьев и не превышают их. Соцветие скученное, почти головчатое: все цветки вниз отогнутые на коротких, опушенных густыми серыми волосками цветоножках; цветки, расположенные в нижней части соцветия, 16—18 мм длины. Прицветники бурые, линейные, 6—8 мм длины; прицветнички нитевидные 5—6 мм длины. Чашечка 9—10 мм; трубка чашечки 3—3,5 мм длины, редко опушенная; зубцы чашечки 5,5—6 мм длины, почти вдвое длиннее трубки чашечки, треугольно-ланцетные, густо опушенные грязно-белыми мягкими волосками. Венчик пурпурно-фиолетовый; флаг 16—17 мм длины с небольшой выемкой на верхушке; крылья 15—16 мм длины, равны или немного короче флага; лодочка 16—18 мм длины, равна или чуть длиннее флага и крыльев. Завязь и бобы голые, двух-четырёхчленистые; членики продолговатые, тонко-сетчатые по краю с узко крылатой окантовкой. Цветет VI—VII.

Растет по гребням скалистых морских берегов преимущественно на участках с *Empetrum nigrum*.

Тип: Сахалинская область, о. Шумшу, п. Бабушкино, приморские скалы, по самому гребню, 31.VII 1968 г. Н. С. Павлова, Ю. А. Панков. Хранится во Владивостоке.

Родство. Описываемый подвид отличается от *Hedysarum sachalinense* В. Fedtsch. subsp. *sachalinense* укороченными стеблями; листьями, опушенными густо, а не рассеянно, мягкими серебристо-белыми волосками; почти шаровидными, а не кистевидными соцветиями; более темной окраской венчиков и голыми, а не опушенными, завязями и бобами.

Hedysarum sachalinense subsp. *austrokurilense* N. S. Pavlova subsp. nov. — *H. hedysaroides* auct. non Schinz et Thell.: Воробьев, 1956, Тр. ДВФ. сер. бот. 3(5), р. р.; Tatew, 1957, Acta Horti Gotob. 21, р. р. — *H. komarovii* auct. non В. Fedtsch.: Ворон. 1966. Фл. советск. Дальн. Вост.: 179.

Planta perennis, 20—50 cm alta. Radix simplex, palaris, parce ramosa ad 2 cm in diam., ad 60 cm longa. Caules plurionic (ad 10), erecti, infracti (dichopodiales), angulati, glabri vel subglabri, 15—35 cm longi, internodiis 8—12. Stipulae fuscae, subconnatae, folia 5—10 cm longa; foliola 5—8, saepius 6—7-juga, 10—25 mm longa, 6—15 mm lata, elliptica, ovata vel orbiculari-ovata, apice acuminata, supra opaca, glabra, subtus (in vivo) nitidula, nervis elevatis, glabra vel ad nervo mediano sparse pilosa. Inflorescentia foliis sub-aequilongia sublongiores, fructifere elongate, multiflora sed haud densa. Flores inferiores 15—16 mm longi, pedicellis brevibus 2—3 mm longis, appresse albo-pilosis. Bractee brunneae, membranaceae, anguste lanceolatae, 6 mm longae; bracteolae filiformes, 2—2,5 mm longae, tubulo calycino aequilongae vel eo subbreviores. Calyx 6 mm longus, pilis brevibus albis appressis tectus, tubulo 2,5—3 mm longo, dentibus 2,5—3 mm longis, tubulo aequilongis. Corolla roseopurpurea; vexillum 14—15 mm longum, apice subsinuatum ad medium macula alba notatum; carina 15—16 mm longa, vexillo aequilonga vel eopoulo vix longior; allae 14 mm longae, vexillo et carina breviores. Ovarium glabrum, Legumina 3—4-articulata, articulis oblongo-ovalibus, plus minusve parvis, tenuiter reticulatis, anguste marginatis, glabris vel margine superiore sparse albo-pilosis.

Hal. in rupibus indeclivibus herbosis maritimis.

Typus: Regio Sachalinensis, ins. Schikotan, Krabozavodsk, simis Gorobez, ad saxa maritima, 25.VIII 1968, N. S. Pavlova, Yu. A. Pankov (in Vladivostok).

Affinitas: Subspecies nostra a *Hedysarum sachalinense* В. Fedtsch. subsp. *sachalinense* caulibus gracilioribus intractis angulatis (nec crassis cylindricis), foliis manifeste nervosis subglabris, subtus nitidis, floribus minoribus pallide rubeis, vexillo macula alba notato, ovariis glabris (nec pilosis), leguminibus glabris, articulatis, articulis oblongo-ovalibus, nec subglobosis, nec alatis differt.

Многолетник, 20—50 см высоты. Корень простой, стержневой, маловыстывший, до 2 см диаметре, до 60 см в длину. Стеблей несколько (до десяти), прямостоячие, зигзагообразные (дихоподальные), ребристые, голые или почти голые, 15—35 см длины, с 8—12 междоузлиями. Прилистники бурые, высоко сросшиеся. Листья 5—10 см длины; листочки пяти-восьмичаще шести-семипарные, 10—25 мм длины, 6—15 мм ширины, эллиптические, яйцевидные или округло-яйцевидные, на верхушке остроконечные, сверху матовые, голые, снизу (у живого растения) слегка глянцево-белые, с выдающимися жилками, голые или опушенные редкими волосками в основном по главной жилке. Цветоносы с соцветием равны или немного длиннее листьев, при плодах удлинняются. Соцветие — многоцветковая, но не густая кисть. Нижние цветки 15—16 мм длины на коротких, 2—3 мм длины, цветоножках, опушенных белыми прижатыми волосками. Прицветники коричневые, пленчатые, узколанцетные, 6 мм длины; прицветнички нитевидные, 2—2,5 мм длины, равны или немного короче трубки чашечки. Чашечка 6 мм длины, опушенная белыми короткими прижатыми волоска-

ми; трубка чашечки 2,5—3 мм длины; зубцы чашечки, 2,5—3 мм длины, почти равны трубке чашечки. Венчик светло-малиновый с крупным белым пятном в середине флага; флаг 14—15 мм длины с небольшой выемкой на верхушке; лодочка 15—16 мм длины, равна или немного длиннее флага, крылья 14 мм длины короче флага и лодочки. Завязь не опушенная; бобы трех-четырёхчленистые; членики продолговатоовальные, более или менее мелкие тонкосетчатые с узкой окантовкой, голые или по верхней окраине с редкими белыми волосками.

Растет на скалах по гребням травянистых склонов высоких приморских берегов.

Тип: Сахалинская обл., о. Шикотан, Крабозаводск, бухта Горобец, приморские скалы, 25.VIII 1968 г., Н. С. Павлова, Ю. А. Панков. Хранится во Владивостоке.

Родство. Описываемый подвид отличается от *Hedysarum sachalinense* В. Fedtsch. subsp. *sachalinense* более тонкими, зигзагообразными, а не толстыми, округлоцилиндрическими стеблями; листьями с более резко выраженными жилками, почти голыми и снизу глянцевыми; более мелкими светло-малиновыми с белым пятном на флаге цветками; голыми, а не опушенными, завязями и бобами с продолговато-овальными, а не округлыми и не крылатыми по краю, члениками. От subsp. *confertum* описываемый подвид отличается листьями с хорошо выраженными жилками и почти голыми, а не густо опушенными, с обеих сторон; соцветием кистевидным, а не скученным, почти шаровидным; светло-малиновыми, а не темно-пурпурными, цветками.

Ключ к определению обсуждаемых таксонов.

- | | | |
|---|---|--|
| 1. Цветки фиолетовые, пурпурно-фиолетовые или малиновые | 2 | |
| — Цветки желтые | 4 | |
| 2. Плодики опушенные, почти округлые с широкой краиной | | <i>H. sachalinense</i> В. Fedtsch. |
| — Плодики голые, продолговато-овальные без краины | 3 | |
| 3. Стебли 10—20 см высоты, листья с обеих сторон густо опушенные, соцветия скученные почти шаровидные, цветки пурпурно-фиолетовые | | <i>H. sachalinense</i> subsp. <i>confertum</i> N. S. Pavlova |
| — Стебли до 60 см высоты, листья почти голые снизу глянцевиые, соцветие кистевидное, цветки светло-малиновые | | <i>H. sachalinense</i> subsp. <i>austrokurilense</i> N. S. Pavlova |
| 4. Прицветников и прилистников нет | | <i>H. ussuriense</i> I. Schischk. et Kom. |
| — Прицветники и прилистники есть | | <i>H. komarovii</i> В. Fedtsch. |

ЛИТЕРАТУРА

1. В. П. Ворошилов. 1966. Флора советского Дальнего Востока. М., «Наука».
2. Б. А. Федченко. 1902. Обзор видов рода *Hedysarum*. СПб.
3. Б. А. Федченко. 1939. Заметки по систематике и географии бобовых.— В юбилейном сборнике президенту Академии наук СССР В. Л. Комарову к 70-летию. Л., Изд-во АН СССР.

Институт
биологически активных веществ
ДВФ СО АН СССР
Владивосток

О ПРОИСХОЖДЕНИИ И ВОЗРАСТЕ ТРОПИЧЕСКИХ И ЛАВРОЛИСТНЫХ ФЛОР

С. М. Разумовский

За естественную единицу растительного покрова, по отношению к которой можно говорить о генезисе, мы принимаем здесь «растительную зону» в смысле, близком к ареалу климакс-формации [1, 2], определяя ее как сумму ареалов всех сукцессионных систем, климаксы которых принадлежат к одному классу формаций [3]. При этом мы допускаем, что флористически различные части зоны (провинции) возникли синхронно, хотя и полифилетически: каждая провинция производной зоны порождена соседней провинцией более древней зоны.

Ботанико-географическое деление Земли, основанное на синдинамических критериях, включает всего четыре растительных зоны: 1) темнохвойных лесов; 2) летнезеленых лесов (с криптофильной и термофильной подзонами); 3) субтропических лесов (с жестколистной и лавролистной подзонами); 4) тропических лесов [3]. К подзоне лавролистных лесов относятся не только равнинные лавролистные леса и их производные, но и многочисленные участки лавролистных, дождевых субтропических и туманных лесов, занимающие поясные положения в горах низких широт (рис. 1).

Сравнительно недавнее происхождение темнохвойных, летнезеленых и жестколистных лесов из лавролистных не вызывает сомнений. Относительно же происхождения лавролистных и тропических лесов имеется три гипотезы: 1) лавролистные леса возникли из тропических; 2) те и другие одновременно и независимо возникли из третьего, ныне не существующего типа растительности; 3) тропические леса возникли из лавролистных. На такой точке зрения стоит А. Л. Тахтаджян. Автор также пришел к этому убеждению в результате тщательного ознакомления с литературой и попытается доказать справедливость этого положения путем сопоставления данных флористической географии, палеогеографии и палеоботаники.

Представление о тропических лесах как наиболее древней из формаций часто излагается в качестве несомненной истины. Между тем в пользу этой гипотезы приводится лишь три аргумента.

1. Предполагается, что богатство и систематическое разнообразие тропической флоры свидетельствует о ее спокойном развитии в течение весьма длительного времени [4, стр. 532; 5, стр. 31]. Однако богатство флоры отнюдь не доказывает ни ее древности, ни спокойного развития. Усиленное видообразование происходит как раз в периоды перестроек среды и растительного покрова, когда освобождаются или создаются заново экологические ниши. В спокойные же периоды устоявшаяся ценоотическая среда препятствует превращению новых форм, возникающих в популяциях, в новые ценофильные виды [6, стр. 75; 7, стр. 14—16]. Для возникновения богатой флоры нужно не длительное время, а появление множества свободных ниш при климатических условиях, непригодных для окружающих флор. Кроме того, видовое богатство тропических флор обычно увеличивается приблизительно вдвое, так как при подсчетах не расчленяют собственно тропическую флору и флору лавролистных лесов тропических гор. Например, флора Бразилии содержит кроме тропической еще и чрезвычайно богатую лавролистную флору, занимающую пространства юго-востока страны и восточных гор [3, 8]. Наконец, многие тропические роды в сущности таксономически не обработаны и представляют собой собрание трудно различимых симпатрических форм, описанных в ранге видов по одному-двум гербарным листам.

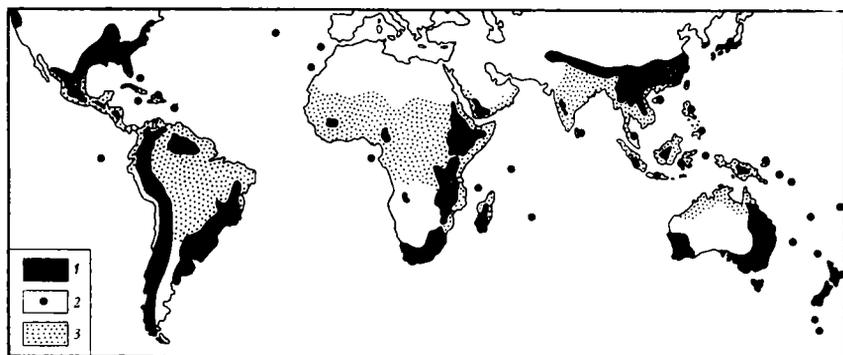


Рис. 1. Современное распространение растительности тропиков и влажных субтропиков

1—2 — подзона лавролистных субтропических лесов; 3 — зона тропических лесов

Не кажется нам убедительной и аргументация древности тропической флоры тем, что многие семейства в тропическом дождевом лесу «таксономически связаны между собой» и «обнаруживают в пределах этой формации свои первоначальные филогенетические связи» [9, стр. 8—9]. Это скорее указывает на филогенетическую молодость тропических семейств. Для древнейших семейств покрытосеменных характерна как раз таксономическая изолированность друг от друга [10—12].

2. Сходство ископаемых и современных тропических флор. Палеоботанические материалы показывают, что третичные флоры низких широт (начиная с эоцена) были чрезвычайно близки к нынешним тропическим флорам, а климат тропиков с третичного периода не претерпел заметных изменений. Из этих двух несомненных обстоятельств делается неправильный вывод о наибольшей древности и первичности тропических флор по отношению к остальным флорам Земли. Так, Е. В. Вульф считал, что поскольку тропические флоры уже в третичном периоде имели современный состав, то «их формирование должно быть отнесено к меловому периоду» [4, стр. 532]. По К. К. Маркову, «в наименее измененном виде леса сохранились в экваториально-тропическом поясе» [13, стр. 235]. Однако те 40—50 млн лет, в течение которых существование тропических флор подтверждается фактами, — величина сравнительно малая. Во всяком случае термофильные летнезеленые леса «тургайской флоры» известны на 15 млн лет раньше (датский век верхнего мела), а лавролистные флоры восходят по крайней мере к началу верхнего мела, имея, таким образом, возраст не менее 80 млн лет.

3. Широкое распространение тропических лесов в прошлом за пределами нынешних тропиков. Г. Вальтер утверждает, что тропический лес еще в третичном периоде покрывал большую часть северного полушария [14, стр. 77]. Со ссылкой на данные палеоботаники П. Ричардс высказывает мнение, что с мела по олигоцен даже столь северные страны, как Англия, были покрыты тропическими лесами почти современного типа [5, стр. 22, 426]. А. П. Шенников [15, стр. 349] считает, что широко распространенные в третичном периоде субтропические роды (бук, орех, секвойя и др.) были преемниками еще более теплолюбивой тропической флоры. К. К. Марков [13, стр. 235] также полагает, что тропические леса в третичном периоде далеко выходили за пределы тропиков. Однако фактические данные палеоботаники говорят обратное: зона тропических лесов никогда не занимала большей площади, чем сейчас, и убедительных доказательств первичности тропической флоры, по-видимому, не существует.

Наиболее убедительным свидетельством возникновения тропических лесов из лавролистных является географическое распространение хвойных и саговников в низших широтах. Обе эти древние группы приурочены к зоне субтропических лесов (главным образом лавролистных) и почти отсутствуют в зоне тропических лесов (за исключением нескольких видов *Zamia* в Америке, двух видов *Euphorbia* в Африке, а также *Cycas circinalis* и некоторых видов *Agathis* в Азии).

Древнейшие семейства покрытосеменных также отсутствуют в тропиках. А. Л. Тахтаджян [12] на основе анализа ареалов считает, что местом возникновения покрытосеменных были горы субтропической зоны северного полушария, а тропики, как и бореальные области Земли, являются лишь вторичными центрами их эволюции.

В лавролистной подзоне встречается много семейств, отсутствующих в тропиках (например, в Африке сем. *Pittosporaceae*, *Proteaceae*, *Berberidaceae*, *Muricaceae*, *Cunoniaceae*, *Myrothamnaceae*, *Santalaceae* и др.). Семейств, эндемичных для тропической зоны, значительно меньше (в Африке лишь относительно молодое сем. *Muristicaceae*). Большинство же тропических семейств имеет своих представителей и в лавролистных лесах (например, *Oleaceae*, *Connarusaceae*, *Anonaceae*). Это также косвенно свидетельствует о большей древности лавролистной флоры.

Подавляющая же часть семейств и их крупных родов в равной мере свойственна обеим зонам. Если такая группа поддается филогенетическому анализу, то оказывается, что ее тропические представители в общем эволюционно моложе, чем субтропические. Приведем несколько примеров из флоры Африки, пользуясь географо-систематическим обзором Энглера [16].

В трибе *Cassieae* (*Leguminosae* — *Caesalpinioideae*) основной эволюционной тенденцией является редукция венчика и андроея. Наиболее примитивный из четырех африканских родов этой трибы космополитный род *Cassia* (пять лепестков, десять тычинок) распространен и в тропиках, и в субтропиках. Целиком приурочены к зоне тропических лесов (Гвинейская провинция) два эндемичных рода *Dismenopanthus* (три лепестка, две тычинки) и *Dupaquetia* (пять лепестков, пять тычинок; венчикообразная четырехлепестная крайне зигоморфная чашечка). Наконец, пантропический род *Dialium* представлен тремя секциями: *Eudialium* (один-два лепестка, две тычинки) в Гвинейской провинции зоны тропических лесов; *Neodialium* (лепестков нет, десять тычинок) в Мозамбикской провинции той же зоны; *Mesodialium* (четыре лепестка, четыре-пять тычинок) в Ангольской провинции подзоны жестколистных лесов. Конечно, не все африканские представители трибы произошли от нескольких видов *Cassia* — *Cathartocarpus*, обитающих в Ньясской лавролистной провинции; на это указывает уже то, что *Dialium* — род пантропический. Важно то, что в лавролистных лесах растут только виды наиболее древнего рода трибы, а более молодые роды сосредоточены в тропиках и сухих субтропиках.

В обширном роде *Brachystegia* (*Leguminosae* — *Caesalpinioideae* — *Amerstieae*), играющем в Африке важную ландшафтную роль, проявилась другая эволюционная тенденция, обычная для бобовых — уменьшение числа листочков перистосложного листа. Виды с редуцированными листьями приурочены к тропикам (1—5 пар листочков) и сухим субтропикам (3—8 пар), а виды с более примитивными многолисточковыми листьями (8—40 пар) — к влажным субтропикам (рис. 2).

Из 11 африканских родов сем. *Connarusaceae*, считающегося типично тропическим, в лавролистных лесах представлено лишь три рода (*Cnestis*, *Agelaea*, *Bursocarpus*). Все они имеют завязь из пяти плодолистиков. Другие три рода (*Jollydora*, *Hemandradenia*, *Connarus*) с гинецеем, редуцированным до одного плодолистика, целиком тропические. У остальных пяти

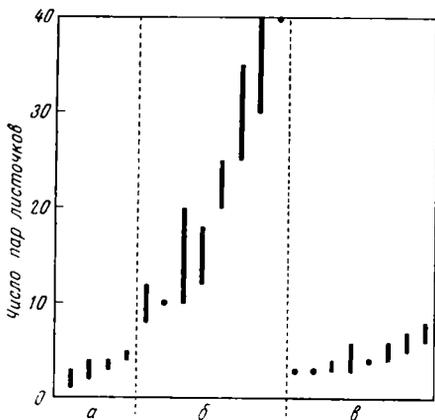


Рис. 2. Распределение видов *Brachystegia* с различной степенью редукции листьев по растительным зонам и подзонам Африки

Каждая вертикальная черта или точка соответствует одному виду.
 а — тропики;
 б — влажные субтропики;
 в — сухие субтропики

чисто тропических родов завязь с пятью плодолистиками, однако они легко выводятся из примитивных родов: *Manotes* близок к *Cnestis*, но имеет андрогинофор, а *Spiropetalum*, *Roureopsis*, *Paxia* и *Santaloides* близки к *Bursera*, отличаясь от него разрастающейся и кувшинообразно вздувающейся при плодах чашечкой. Следовательно, и здесь более примитивные роды связаны с лавролистными лесами, а более эволюционно подвинутые приурочены к тропическим лесам.

Наконец, из сем. *Rosaceae* в тропиках Африки представлено лишь *Chrysobalanoideae* — единственное подсемейство с зигоморфными цветками.

Примеров, подтверждающих большую эволюционную древность лавролистных флор по сравнению с тропическими, можно привести очень много. Однако мы не видим необходимости принимать другую часть гипотезы А. Л. Тахтаджяна, а именно, что покрытосеменные возникли лишь в горной части нынешней территории субтропической зоны, а затем мигрировали отсюда к северу и югу. Большинство высоких горных систем в пределах современных субтропиков относится к альпийской фазе орогенеза, т. е. возникло лишь в третичном периоде. Бореальные и тропическая зоны, по всей вероятности, возникли *in situ* из местного генетического материала лавролистных флор в ходе третичной дифференциации климатов.

Другая группа аргументов против тропогенного происхождения лавролистных лесов относится к их дизъюнкциям. Подзона лавролистных лесов расчленена теперь на множество изолированных участков, многие из которых разделены тысячами километров тропической растительности (см. рис. 1). Эти участки объединяются семействами, родами и даже видами, отсутствующими в зоне тропических лесов. Часто такие разобщенные участки относятся к одной и той же ботанико-географической провинции. Например, верхние пояса гор Камерун (выше 1200 м над уровнем моря), образующие эксклав Ньясской лавроливной провинции, отделены от ее основной части — гор Восточной Африки, расстоянием более 2 тыс. км. Подобные разъединения, как показал Е. В. Вульф [17; 4, стр. 43], не могут быть объяснены миграциями в современных условиях. Дизъюнкцию лавролистных лесов азиатского материка и Зондских о-вов объясняют миграциями по гигантской горной цепи, возникшей, а затем разрушенной в течение третичного периода [1—8]. Однако для дизъюнкции Камерун — Восточная Африка такое объяснение неприемлемо с точки зрения исторической геологии. Нельзя объяснить ее и вертикальными движениями материка (для этого он должен был бы подняться, а затем опуститься на 1000 м). Другие объяснения также требуют маловероятных палеогеографических допущений — перемещения полюсов в третичном периоде на

расстояния 15—20 широтных градусов или передвижения на такое же расстояние материков из низких широт в более высокие.

Можно было бы допустить, что участки лавролистных флор произошли из тропической флоры полифилетически, т. е. независимо на каждой горной системе по мере поднятия ее или по мере общего похолодания климата. Под влиянием холода одни и те же тропические виды, возможно, могли породить в разных местах сходные лавролистные группы. Однако многие эндемики лавролистных лесов принадлежат к древним группам, не представленным в тропиках. Предположение же, что тропические виды, породившие нынешние лавролистные формы, в тропиках повсеместно вымерли, — невероятно. Добавим, что кроме широтных дизъюнкций существует и меридиональная «межполюсная» дизъюнкция (типа *Fagus* — *Nothofagus*), также необъяснимая с позиций гипотезы о первичности тропических лесов. Межполюсные дизъюнкции считаются «наиболее загадочными явлениями географического распространения растений» [19, стр. 202]. Между тем и широтные, и меридиональные дизъюнкции объяснимы, если предположить, что до начала третичного периода климат низких широт был холоднее и территория нынешних тропиков была сплошь занята лавролистыми лесами; при последующем потеплении на низменностях низких широт возникла новая, тропическая растительность, а лавролистная растительность уцелела в более высоких широтах и в горах, разбившись, таким образом, на множество участков.

* * *

Достоверные ископаемые остатки тропических родов неизвестны ранее эоцена ни на современной территории тропической зоны, ни за ее пределами. Это важное обстоятельство замаскировано терминологической путаницей. В палеоботанике термин «тропическая флора» трактуется шире, чем в географии растений, и относится ко всем вечнозеленым древесным растениям. Так, А. Н. Криштофович считал тропическими родами *Drimys*, *Magnolia* и *Quercus* и характеризовал выделенную им третичную «полтавскую» флору как тропическую [10, стр. 56; 58]. К. К. Марков, призывая к осторожности в определении экологии некоторых видов как тропических, считает тропическими роды *Laurus*, *Ficus*, *Magnolia*, *Phoenix*, *Sabal* и все семейство *Palmae* [13, стр. 232, 236, 237]. По мнению В. И. Баранова [20, стр. 170], «верхнемеловые растительные комплексы с точки зрения геоботаника оказываются часто для нас непонятными и даже неприемлемыми», поскольку они включают как «типично тропические» роды (по В. И. Баранову — *Cinnamomum* и *Ficus*), так и роды «теплоумеренного и умеренного пояса». Такое использование термина «тропический» не вызвано особыми взглядами на классификацию современной растительности, и его следует считать просто досадной ошибкой.

Что же в действительности говорят фактические данные палеоботаники о флоре верхнего мела — времени, когда покрытосеменные впервые распространили свое господство на всю территорию тогдашней земной суши? Если исключить так называемые «формальные роды» (т. е. формы, действительная принадлежность которых не может быть установлена из-за плохой сохранности остатков), то список верхнемеловых родов [10, стр. 53—54; 11, стр. 458—460; 13, стр. 231—232] распадается на две группы.

1. Роды, свойственные современным лавролистным флорам, но отсутствующие в тропических: *Magnolia*, *Liriodendron*, *Platanus*, *Sabal*, *Acer*, *Sequoia*, *Liquidambar*, *Betula*, *Taxodium*, *Ginkgo*, *Ulmus*, *Laurus*, *Phoenix*, *Corylus*, *Populus*, *Araucaria*, *Cupressus*, *Picea*, *Pinus*, *Fagus*, *Tsuga*, *Carya*, *Myrica*, *Nerium*, *Viburnum*, *Diospyros*, *Sassafras*.

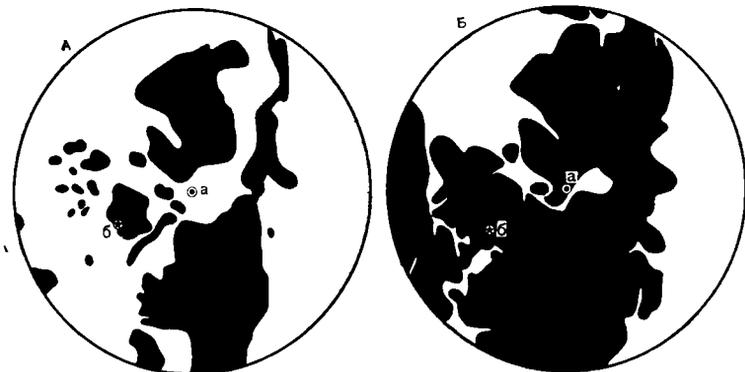


Рис. 3. Распределение суши и моря в северном полушарии в верхнем мелу (А) и в конце плиоцена (Б), по Н. М. Страхову [23]

а — Северный полюс; б — положение Москвы

2. Роды, общие для обеих зон, но имеющие в лавролистных лесах, во-первых, наибольшее видовое разнообразие, а во-вторых, более древние формы: *Eucalyptus*, *Cinnamomum*, *Ficus*, *Quercus*, *Salix*, *Smilax*.

Роды, действительно тропические, из верхнего мела неизвестны, кроме хлебного дерева, приводимого Натгорстом из Гренландии, которое судя по изображению, сходно с современным *Artocarpus incisa*, и прибрежной пальмы *Nira*, известной в мелу из многих мест, а сейчас не выходящей за пределы тропиков. За этими двумя исключениями, верхнемеловая флора имела целиком субтропический характер и была близка к современным флорам подзоны лавролистных лесов. Эта флора, по-видимому, покрывала всю верхнемеловую сушу, расчлененную в то время на множество крупных и мелких островов (рис. 3). Во всяком случае, в верхнемеловых флорах отмечается однообразие [4: стр. 17; 11, стр. 475] и отсутствие явлений зональности [10, стр. 54]. Разумеется, сходство по родовому составу и облику вовсе не исключает существования флористических провинциальных различий на уровне видов.

Однородность флоры в масштабах всей планеты естественно наводит на мысль о столь же однородном климате. Готан и Вейланд утверждают, что климат верхнего мела был сходен во всем мире [11, стр. 494]. Это представление о сравнительной однородности климата мела (разделяемое и палеогеографами) вызвало протест среди ботанико-географов. В. Шафер [19, стр. 207], сформулировав гипотезу о первичности лавролистных лесов и молодости тропических, сам тут же категорически отвергает ее, как «противоречащую учению о вечной солярности климата» и существованию во все времена климатической зональности. Ирмшер [21] пытался объяснить однородность меловой флоры тем, что составлявшие ее таксоны обладали абсолютной эвритермностью, т. е. вообще не реагировали на различия в климате.

Мы не будем подробно останавливаться на гипотезе Ирмшера, так как само противоречие, которое он пытался разрешить — лишь кажущееся. «Однородность» мелового климата вовсе не означает, что термические показатели были одинаковы на всей поверхности планеты. Разумеется, на протяжении всей истории Земли существовал меридиональный термический градиент, обусловленный неравномерным нагреванием поверхности Солнцем. Однако разность температур между полюсом и экватором не была во все времена неизменной. Вопрос состоит лишь в том, могла ли эта разность быть настолько малой, чтобы не выходить за рамки термической амплитуды подзоны лавролистных лесов.

Территория, занимаемая сейчас лавролистными лесами, ограничивается областью средней температуры самого холодного месяца от $+18$ до -2° [3]. Последняя величина относится к океаническому типу климата с годовой амплитудой среднемесячных температур не выше $6,5^{\circ}$; в более континентальном климате лавролистные леса требуют минимальной среднемесячной температуры не ниже 7° . Однако именно океанический тип климата господствовал в верхнем мелу, когда суша была разбита на крупные острова и имела площадь вдвое меньше современной (см. рис. 3). Теперь амплитуда средних температур самого холодного месяца в масштабах всей Земли вдвое больше — от -23° на полюсах до $+26^{\circ}$ на экваторе [22].

Исследования и расчеты палеогеографов и палеоклиматологов (А. И. Воейкова, И. Д. Лукашевича, Брукса и др.) [13] показывают тесную зависимость крутизны термического градиента Земли от соотношения площадей суши и моря.

1. Чем больше поверхность морей, тем существеннее роль морских течений, переносящих тепло из низких широт в высокие. Уменьшение площади морей всего на 10% увеличивает разность температур полюса и экватора на 7° . Поскольку в верхнем мелу площадь суши составляла около 50% современной [23], амплитуда температур должна была быть на 35% меньше. Кроме того, распределение суши в верхнем мелу обеспечивало значительно больший доступ морских течений в полярный бассейн, чем сейчас.

2. Наличие крупных массивов суши в высоких широтах значительно повышает зимнюю температуру за счет образования антициклонов и увеличения континентальности климата.

3. Полярные ледяные шапки способствуют охлаждению высоких широт, отражая практически всю солнечную радиацию, а также расходуя тепло на таяние льда. Ледяная шапка поперечником более 500 км (т. е. подобная гренландской) понижает среднегодовую температуру приполярной области на 10, а зимнюю — на $20-30^{\circ}$.

Увеличение площади суши должно сильнее действовать на климат околополярных пространств, чем приэкваториальных. В первом случае влияют все три причины, а во втором — лишь ослабление выноса тепла меридиональными течениями. И действительно, температура самого холодного месяца на экваторе сейчас превышает нужную для лавролистных лесов величину всего на 8° , а на полюсе она меньше на 39° . Важно еще одно обстоятельство: все эти изменения климата почти не сказываются на широте около 30° , т. е. в полосе, которую сейчас занимают равнинные лавролистные леса.

Как видим, данные палеоклиматологии отнюдь не противоречат палеоботаническим свидетельствам и позволяют утверждать, что земной шар в течение верхнего мела действительно был покрыт целиком лавролистыми лесами, а климат не выходил за пределы их экологической амплитуды. Кстати, верхний мел в этом отношении вовсе не представляет исключения. По современным представлениям [7; 13; 24—26], вся геологическая история Земли складывается из чередования фаз двух типов.

Первая — периоды горообразования и регрессии моря, когда возникновение гор и увеличение площади суши усиливает климатические различия, подобные «революционные», или «геократические», периоды создают условия для возникновения новых растительных зон и вспышек интенсивного видообразования.

Вторая — периоды морских трансгрессий и затухания тектонических явлений; эти «талассократические», или «нормальные», периоды характеризуются сравнительно малыми различиями в климате разных широт, вытеснением всех растительных зон одной и относительным эволюционным затишьем.

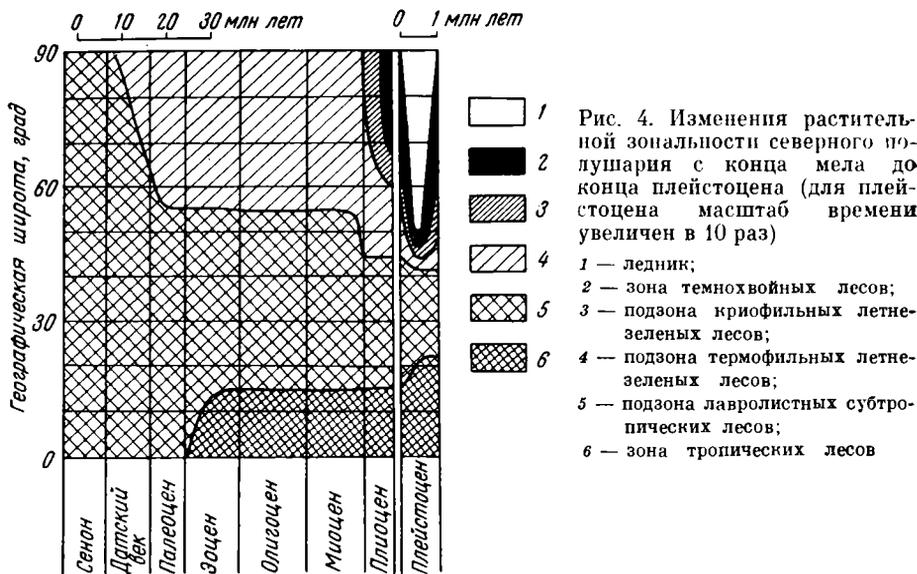


Рис. 4. Изменения растительной зональности северного полушария с конца мела до конца плейстоцена (для плейстоцена масштаб времени увеличен в 10 раз)

- 1 — ледник;
- 2 — зона темнохвойных лесов;
- 3 — подзона криофильных летне-зеленых лесов;
- 4 — подзона термофильных летне-зеленых лесов;
- 5 — подзона лавролистных субтропических лесов;
- 6 — зона тропических лесов

Обе фазы чередуются с периодом около 150 млн лет, приблизительно совпадающим со временем обращения Солнца вокруг центра Галактики. Верхний мел представляет собой пример талассократической фазы, а плейстоцен — геократической. История растительного покрова от верхнего мела до плейстоцена состоит, таким образом, в постепенном превращении мезозональной растительной системы в полизональную по мере того, как увеличивается контраст между климатами на полюсе и экваторе. В общих чертах эта картина (для северного полушария) представляется так [5, 10, 11, 20, 22]. Уже в самом конце верхнего мела (датский век) в высоких широтах Северной Америки и Евразии в результате начавшегося похолодания образовалась листопадная флора, в Евразии обозначаемая как тулеанская, гренландская или тургайская. Образованная ею зона (остатки которой составляют современную подзону термофильных летнезеленых лесов [3]) уже в палеоцене оттеснила лавролистную верхнемеловую флору (геливденскую или полтавскую) до линии Южная Англия — Калининград — Башкирия — Целиноград — Южный Сахалин. В этом положении граница зон находилась в течение палеоцена, эоцена, олигоцена и миоцена. В самом конце миоцена она быстро передвинулась далеко на юг до линии Центральная Франция — Румыния — Северный Кавказ — Северная Корея. В начале плиоцена на территории к северу от 60° северной широты произошло резкое обеднение тургайской флоры, создавшее нынешнюю подзону криофильных летнезеленых лесов. В конце плиоцена, перед самым началом ледникового периода, северная часть этой подзоны превратилась в зону темнохвойных лесов. Сформировавшиеся к началу плейстоцена зоны и подзоны были быстро (в масштабах геологического времени) оттеснены на юг ледником, а затем началось их обратное движение к северу.

Попробуем теперь найти в этой схеме место для тропических лесов. Если в мелу их остатки отсутствуют, то в палеогеновых отложениях было обнаружено множество ископаемых флор, вполне аналогичных современным тропическим флорам. Все места этих находок располагаются на территории, занятой тропической растительностью и ныне (Колумбия, Перу, Боливия, Камерун, Суматра, Ява, Калимантан). Наиболее древние из них датируются эоценом. Вероятно, анализ всего третичного палеоботанического материала позволил бы датировать не только время возникновения тропической зоны, но и стадии ее последующего расширения до современных

границ. Для нас сейчас важны лишь два момента: во-первых, тропические леса неизвестны ранее эоцена; во-вторых, они никогда не занимали более обширную территорию, чем сейчас. Эти два факта, подтверждая гипотезу о вторичности тропической зоны, позволяют приблизительно наметить и ее место в пространственно-временной схеме дифференциации растительных зон, изображенной на рис. 4 (для произвольно выбранного «среднего» меридиана 45° восточной долготы).

Мы полагаем, что приведенные факты и изложенные соображения дают право сделать следующие выводы.

Наиболее древней из ныне существующих растительных единиц является подзона лавролистных субтропических лесов, а остальные единицы представляют собой производное тех или иных (сохранившихся до наших дней, частично видоизменившихся или полностью исчезнувших) лавролистных провинций верхнего мела.

Наряду с двумя основными путями климатогенного флороценогенеза — криогенезом (образованием новых растительных единиц при похолодании климата) и ксерогенезом (при увеличении сухости климата) — следует различать и третий путь — термогенез, т. е. возникновение новых флор и сукцессионных систем при увеличении термических показателей климата.

ЛИТЕРАТУРА

1. F. E. Clements. 1963. Plant succession and indicators. N. Y., London.
2. A. G. Tansley. 1956. Vegetation of British Isles. London.
3. С. М. Разумовский, М. А. Лабунцова. 1969. Географическое распространение.— В кн. «Тропические и субтропические растения». М., «Наука».
4. Е. В. Вульф. 1944. Историческая география растений. М., Сельхозгиз.
5. П. У. Ричардс. 1961. Тропический дождевой лес. М., ИЛ.
6. А. А. Корчагин. 1964. Внутривидовой (популяционный) состав растительных сообществ и методы его изучения.— В кн. «Полевая геоботаника», т. 3. М.—Л., «Наука».
7. P. Dansegeau. 1957. Biogeography, an ecological perspective. N. Y.
8. М. А. Лабунцова. 1969. О ботанико-географическом районировании Южной Америки.— Бюлл. Гл. бот. сада, вып. 72.
9. Ан. А. Федоров. 1961. Предисловие к кн. П. У. Ричардса «Тропический дождевой лес». М., ИЛ.
10. А. Н. Криштофович. 1946. Эволюция растительного покрова в геологическом прошлом и ее основные факторы.— В кн. «Материалы по истории флоры и растительности СССР», вып. 2. М.—Л., Изд-во АН СССР.
11. W. Gothan, H. Weyland. 1954. Lehrbuch der Paläobotanik. Berlin.
12. А. Л. Таггаджян. 1948. Морфологическая эволюция покрытосеменных. М., Изд-во Московск. об-ва испыт. природы.
13. К. К. Марков. 1951. Палеогеография. М., Географгиз.
14. Г. Вальтер. 1968. Растительность земного шара. Эколого-физиологическая характеристика. Тропические и субтропические зоны. М., «Прогресс».
15. А. П. Шенников. 1964. Введение в геоботанику. Изд-во ЛГУ.
16. A. Engler. 1915. Die Pflanzenwelt Afrikas, Bd. 3, H. 1. Leipzig.
17. Е. В. Вульф. 1933. Введение в историческую географию растений. Изд. 2. М.—Л., Сельхозгиз.
18. С. G. van Steenis. 1934, 1935, 1936. On the origin of the Malaysian mountain flora.— Bull. Jardin bot. Buitenz., ser. 3, 13, livr. 2, 3; 14 (цит. по [4]).
19. В. Шафер. 1956. Основы общей географии растений. М., ИЛ.
20. В. И. Баранов. 1959. Этапы развития флоры и растительности в третичном периоде на территории СССР. М., «Высшая школа».
21. E. Irmischer. 1931. Pflanzenverbreitung und Entwicklung der Kontinente, II.— Mitt. Inst. allgem. Bot. Hamburg, 16.
22. М. Шварцбах. 1955. Климаты прошлого. Введение в палеоклиматологию. М., ИЛ.
23. Н. М. Страхов. 1938. Историческая геология. М., Учпедгиз.
24. R. J. Russell. 1941. Climatic change through the ages.— In: Climate and Man. Washington (цит. по [7]).
25. F. E. Zeyher. 1952. Dating the past. An introduction to geochronology. London (цит. по [7]).
26. С. Е. Brooks. 1949. Climate through the ages. N. Y. (цит. по [7]).

МОРФОЛОГИЯ, МОРФОГЕНЕЗ, ЭМБРИОЛОГИЯ



МОРФОЛОГИЯ ХЛОРОПЛАСТОВ И ФОТОСИНТЕЗ ПОД СНЕГОМ

Т. П. Петровская - Баранова

Способность переносить зиму с зелеными листьями широко распространена среди травянистых растений. В средневропейской полосе до 55% луговых растений зимуют зелеными [1]. Даже среди арктической флоры при продолжительности зимы до девяти-десяти месяцев и температуре на поверхности почвы до -30° , встречаются зимнезеленые травянистые растения [2]. Озимые пшеницы по характеру своего развития также могут быть отнесены к этой категории, так как три-четыре месяца, т. е. значительную часть своего жизненного цикла, они находятся под снегом.

Своеобразные условия подснежного обитания накладывают глубокий отпечаток на все проявления жизнедеятельности растений. В настоящей работе мы попытались охарактеризовать условия, в которых вынуждены находиться травянистые растения в течение зимы, и выяснить, насколько возможно в этих условиях осуществление у них фотосинтеза.

Прежде всего остановимся на температурном режиме, складывающемся под снегом на уровне почвы. Снег, как известно, обладает весьма низкой теплопроводностью. Температура как внутри снежного покрова, так и в почве значительно выше, чем в воздухе. При резких колебаниях температуры воздуха изменение температуры внутри снежного покрова происходит постепенно, что оказывает благоприятное влияние на условия зимовки растений [3]. Таким образом, температурный режим как внутри снежного покрова, так и на уровне почвы тесно связан с его мощностью. В Ленинградской обл. максимальная высота снежного покрова составляет 60,7 см и приходится на февраль, в остальные зимние месяцы она равна 20—40 см при средней температуре на поверхности почвы -2° и минимальной $-4,5^{\circ}$ [4, 5].

В средней полосе Европейской части СССР глубина снежного покрова находится в пределах 30—60 см [6]. По данным метеослужбы Выставки достижений народного хозяйства, зимой 1964/65 г. и 1965/66 г. под Москвой (рис. 1, а, б) к концу декабря высота снега составляла 35—37 см, затем увеличивалась и достигала максимума в феврале (в см): в 1965 г.—45, а в 1966 г.—72. Итак, средняя полоса СССР характеризуется мощным снежным покровом, в большой мере определяющим физические условия произрастания находящихся под ним растений.

В Кустанайской обл. температура на поверхности почвы под снегом в среднем равна минус $5-6^{\circ}$ [7], в окрестностях Москвы, как правило, не ниже -4° [8]. Таким образом, температура на поверхности почвы под снегом для средней полосы СССР приблизительно равна минус $2-4^{\circ}$. Од-

нако при сильных и продолжительных морозах она может опускаться и значительно ниже.

Имеется много данных о том, что фотосинтетическая деятельность и накопление органических веществ у растений возможны и при отрицательной температуре. У альпийских растений фотосинтез наблюдается при температуре -16° [9], а у высокогорных лишайников даже при -24° [10]. В побегах ели фотосинтез отмечен при температуре -14° [11]. Накопление крахмала в клетках хвои ели в зимнее время установлено электронмикроскопически [12]. Тисс, пихта и маслина поглощают CO_2 вплоть до температуры -8° , ель, сосна и лавр — до -7° , а лавровишня — до -6° [13]. Перечень подобных указаний мог бы быть продолжен. Злаки тоже, по-видимому, способны ассимилировать CO_2 при температуре ниже 0° .

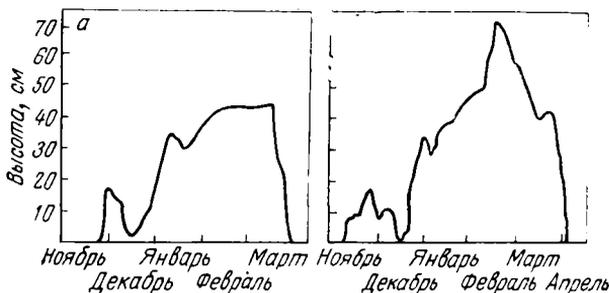


Рис. 1. Высота снежного покрова зимой 1964/65 г. (а) и 1965/66 г. (б)

Так, наблюдения В. А. Благовещенского на Памире показали, что листья ячменя ассимилируют при температуре -2° [14]. Наличие ассимиляции в листьях ячменя и пшеницы было установлено при температуре минус $2-3^{\circ}$ [15]. Имеется также указание, что пределом для фотосинтеза у озимой пшеницы является температура минус $2-4^{\circ}$ [16]. При изучении газообмена у озимых пшениц было сделано заключение, что при температуре минус $4-5^{\circ}$ газообмен находится на уровне компенсационной точки, при температуре же $1,4^{\circ}$ был зафиксирован продуктивный фотосинтез [17].

Таким образом, температура под снеговым покровом в среднем находится в пределах, при которых некоторые растения, в том числе и злаки, еще способны к фотосинтезу. Но для его осуществления, как известно, необходимы еще и другие условия, среди которых основное значение имеет свет.

По имеющимся данным, снег обладает относительно высокой проницаемостью для лучистой энергии, включая и свет [18—20]. Если отбросить отраженную радиацию и принять за 100% радиацию, поглощенную снегом, то через слой снега в 10 см до уровня почвы доходит 20% радиации, при толщине снега 30 см — 1,7%, а при 60 см — всего 0,7%. Следовательно, освещенность под снегом зависит от толщины снежного покрова: при освещенности на поверхности снега в 100 тыс. лк, освещенность на глубине 10 см снижается до 12 тыс. лк, при 20 см — до 340 лк, а при 35 см достигает всего 5 лк¹. Что касается спектрального состава света, проникающего сквозь снежный покров, то, по-видимому, снег наиболее прозрачен для желтого света (Заубер, цит. по Рихтеру [3]). Таков в общих чертах световой режим снежного покрова.

В течение зимы количество световой энергии, падающей на землю, и мощность снежного покрова подвергаются значительным изменениям. Чтобы представить себе, хотя бы грубо, взаимоотношения этих двух факторов в зимние месяцы, мы выразили эти изменения в форме кривых, одна из которых показывает глубину снежного покрова [4], а другая — длину дня [21] (рис. 2).

¹ Для человеческого глаза такая освещенность вполне достаточна для того, чтобы ориентироваться в окружающей обстановке.

Как видим, в первой половине зимы глубина снежного покрова резко возрастает, а длина дня уменьшается. Во второй половине зимы дни начинают прибывать, а глубина снежного покрова резко возрастает, достигая максимума в феврале. В это время сквозь снег проходит ничтожная доля солнечной радиации, составляющая всего доли процента. В марте резко возрастает число безоблачных дней, снег начинает интенсивно таять. Однако освещенность почвы при этих условиях не возрастает, так как физические свойства снега сильно изменяются: он становится плотным и сырым. Такой снег обладает примерно в десять раз худшей светопрозрачностью, чем сухой и рыхлый [3]. Поэтому и в марте поверхности почвы достигает очень мало лучистой энергии.

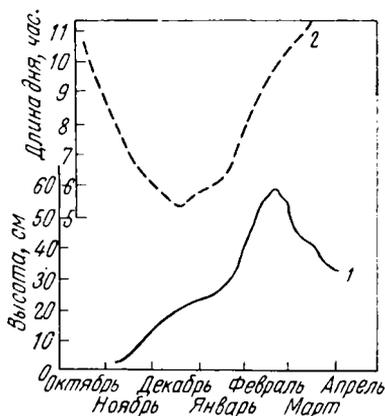


Рис. 2. Высота снежного покрова и продолжительность дня в осенне-зимне-весенний период

- 1 — высота снежного покрова (по Любославскому);
2 — продолжительность дня (по Кожевникову)

Таким образом, в течение всей зимы до поверхности почвы доходит очень небольшое количество лучистой энергии. При освещенности поверхности снежного покрова в 100 тыс. лк, которая наблюдается только в солнечные дни при большой высоте солнца над горизонтом и при ярких облаках [19], под слоем снега в 35 см освещенность составляет, как указывалось выше, всего 5 лк. Однако в это время обычно преобладают пасмурные дни, и даже при незначительном снежном покрове освещенность поверхности почвы ничтожна. Во второй половине зимы, когда много солнечных дней, освещенность поверхности почвы снижается из-за большой мощности снежного покрова.

Газо- и воздухопроницаемость снега изучены недостаточно, не установлено, что рыхлый и пористый снег несомненно обладает довольно значительной воздухопроницаемостью [3]. Кислорода же под снегом на уровне почвы вполне достаточно для дыхания растений [5]. По-видимому, в подснежной атмосфере присутствует и CO_2 . (Газовый режим подо льдом освещен в литературе З. Г. Ракичиной [22, 23].)

Таким образом, под снегом вокруг зимующих растений создается своеобразный микроклимат. Температура на уровне почвы в течение всей зимы значительно выше, чем в воздухе, что предохраняет растения от вымерзания и не может расцениваться как фактор, лимитирующий фотосинтез. Препятствием для осуществления фотосинтеза является очень низкая освещенность. Летом оптимальная для фотосинтеза освещенность у некоторых культурных растений, в частности у картофеля, составляет 30 тыс. лк [24]. Освещенность в 2—3 тыс. лк является для пшениц минимальной и лежит на уровне компенсационной точки. У озимой пшеницы газообмен на уровне компенсационной точки находится при температуре порядка -5° и освещенности в 2250 лк [17]. При ослаблении освещенности до 1120 лк выделяется уже только CO_2 . Приведенные данные говорят о том, что для осуществления фотосинтетического процесса нужна значительно более высокая освещенность, чем та, при которой растения зимуют под

слоем снега. Зимой, особенно в феврале, под глубоким снеговым покровом в хлоропластах резко снижается содержание хлорофиллов и каротиноидов, а также падает способность хлоропластов к осуществлению реакции Хилла [25]. Кроме того, об отсутствии фотосинтетической деятельности в зимнее время говорят данные, указывающие на значительное уменьшение содержания сахаров как в листьях, так и во всех других частях зимующих озимых [5, 8].

Мы обратили внимание на морфологические изменения, возникающие в хлоропластах в период зимовки, так как эти изменения могут в значительной степени снижать фотосинтетическую функцию хлоропластов. Наблюдения проводились под Москвой на экспериментальном участке Главного ботанического сада АН СССР в течение осени, зимы и весны 1964/65 г. и 1965/66 г. Материалом служили листья озимых пшениц Лютеценс 329 и пшенично-пырейного гибрида 48, зимовавшие в полевых условиях. Фрагменты листьев пшениц ежемесячно фиксировали в жидкости Карнуа, охлажденной до температуры, при которой в момент взятия полевых проб находились растения. Морфологическое состояние хлоропластов исследовали на постоянных микротомных препаратах, обработанных раствором Люголя (I+KI) и заключенных в глицерин. Раствор Люголя, как известно, окрашивает крахмал в сине-фиолетовый цвет, а белкам органелл придает желтый оттенок, что облегчает их микроскопическое исследование.

Наши наблюдения за состоянием ассимиляционного аппарата пшениц в зимнее время указывают на то, что помимо недостатка света осуществлению фотосинтеза под снегом могут мешать и те изменения, которым подвергаются в ходе зимовки сами хлоропласты. Чтобы лучше представить себе их состояние в клетках листовой паренхимы пшениц в зимние месяцы, сравним их с хлоропластами листьев тех же пшениц осенью. На рис. 3а изображены клетки мезофилла Лютеценс 329 в начале октября. В это время средняя температура воздуха была около 6° и растения находились в состоянии вегетации. Многочисленные хлоропласты занимают при этих условиях пристенное положение (в центре клетки располагается крупная вакуоль) и имеют правильную овальную форму, причем в них различима хорошо выраженная гранулярность. В январе и феврале листья озимых пшениц находятся под глубоким снегом, а иногда частично вмерзают в ледяную корку. При этом протоплазма листьев со всеми клеточными органеллами, в том числе и хлоропластами, находится в состоянии сильного обезвоживания, и объем всего протопласта значительно уменьшается. Сокращаются и размеры длинной оси хлоропластов, что нам уда-

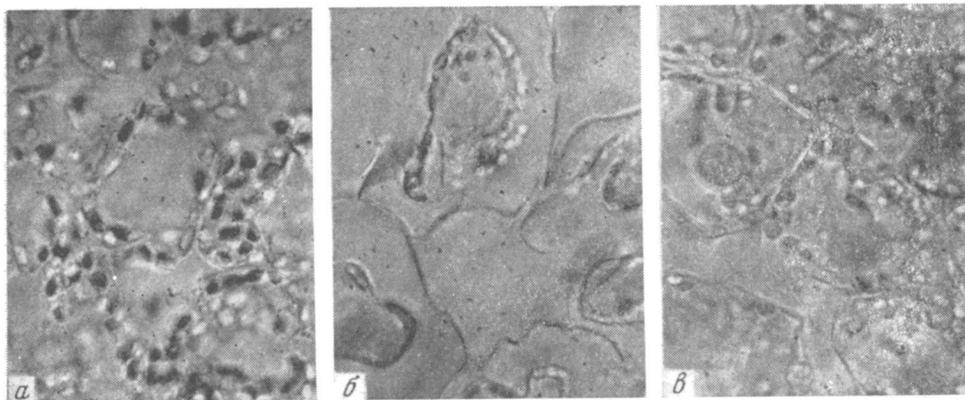


Рис. 3. Клетки листовой паренхимы озимой пшеницы Лютеценс 329
а — октябрь; б — январь; в — март

лось установить путем последовательных их измерений в период зимовки у озимой пшеницы Лютеценс 329:

	Длина оси, мк		Длина оси, мк
Октябрь	4,23	Февраль	3,45
Ноябрь	4,30	Март	3,91
Январь	3,40	Апрель	4,30

Одновременно структура хлоропластов становится гомогенной, а очертания неправильными (рис. 3, б)¹. Столь сильное обезвоживание не может не сказаться отрицательно на фотосинтетической активности хлоропластов, так как обезвоживание листьев, как правило, снижает скорость фотосинтеза [26].

В зимнее время хлоропласты становятся весьма чувствительными к химическим и механическим воздействиям [28]. Эти наблюдения, по-видимому, указывают на то, что зимой субмикроскопическая структура хлоропластов в результате промораживания повреждена. А это в свою очередь также подавляет энергию фотосинтеза. Наши гистохимические исследования говорят о пониженном содержании в зимующих хлоропластах рибонуклеиновой кислоты и нарушении структурной целостности белков [27].

Таким образом, в зимние месяцы хлоропласты в листьях озимых пшениц находятся в состоянии, если не исключающем активную ассимиляцию, то во всяком случае не благоприятствующем ей.

В марте солнечная радиация становится столь интенсивной, что почва под снегом оттаивает и температура на ее поверхности держится на уровне 0°. Облик клеток паренхимы листьев озимых при этом резко меняется: протоплазма с включенными в нее органеллами прижимается к стенкам клеток, размеры хлоропластов увеличиваются, их форма возвращается к правильной овальной. Клетки листьев в марте (рис. 3, в) фактически ничем не отличаются от клеток нормально вегетирующих растений. Состояние фотосинтетического аппарата дает основание предполагать, что в это время хлоропласты, насколько можно судить об этом по их морфологии, могли бы проявлять фотосинтетическую активность. Однако высокий плотный слой снега препятствует проникновению к растениям достаточного количества солнечной энергии, и вследствие этого хлоропласты, по-видимому, в это время еще почти или вообще не фотосинтезируют, на что указывает снижение интенсивности зеленой окраски листьев, наиболее заметной именно в марте.

С помощью гистохимической реакции (I+KI) нам не удалось в зимние месяцы обнаружить в хлоропластах листьев крахмальных зерен. Однако это не является показателем отсутствия фотосинтеза, так как даже в период активной вегетации (весна, начало лета) транзиторный крахмал в листьях озимых пшениц также не выявляется или обнаруживается в виде мельчайших включений, находящихся на границе видимости светового микроскопа. По-видимому, для листьев озимых пшениц вообще не характерно образование значительных скоплений транзиторного крахмала.

Данные об изменениях размеров и формы хлоропластов в период зимовки растений под снегом любопытно сопоставить с имеющимися сведениями о том, что хлоропласты озимых пшениц в подавляющем большинстве клеток не теряют зимой своей морфологической индивидуальности [29—31]. Обычно этот факт, противопоставляемый теории зимней агглютинации хлоропластов, считают аргументом в пользу сохранения зимующими хлоропластами их структурной и функциональной неповрежденно-

¹ На временных (глицериновых) препаратах эта неправильность очертаний хлоропластов сглаживается, но хорошо выявляется на постоянных препаратах, обработанных красителями, окрашивающими эти пластиды в яркие цвета, например зеленым прочным или хемо-ярко-красным.

сти. Однако обособленность зимующих хлоропластов еще не может служить гарантией их полной неповрежденности, так как вызванное обезвоживанием сокращение размеров хлоропластов не исключает таких нарушений структуры, которые могут отрицательно сказываться на фотосинтетических функциях хлоропластов. На очереди стоит исследование вопроса о том, в какой мере и при каком уровне поврежденности возможна репарация перезимовавших хлоропластов и возвращение их к фотосинтетической деятельности.

ЛИТЕРАТУРА

1. И. Г. Серебряков. 1947. О ритме сезонного развития растений подмосковных лесов.— Вестн. Московск. ун-та, № 6.
2. Б. А. Тихомиров. 1956. Некоторые особенности снежного покрова тундры и его влияние на существование растительности.— В кн. «Снег и талые воды, их изучение и использование». М., Изд-во АН СССР.
3. Г. Д. Рихтер. 1945. Снежный покров, его формирование и свойства. М.—Л. Изд-во АН СССР.
4. Г. А. Любославский. 1909. Влияние поверхностного покрова на температуру и обмен тепла в верхних слоях почвы. СПб.
5. И. И. Туманов, И. И. Бородина, Т. В. Олейникова. 1935. Роль снегового покрова при перезимовке озимых посевов.— Труды по прикл. бот., ген. и сел., серия 3, № 6.
6. Б. Я. Сигалов, М. В. Шохин. 1952. Зимовка газонов.— Бюлл. Гл. бот. сада, вып. 12.
7. А. Г. Воронов. 1952. О перезимовывании травянистых растений.— Бот. журн., 37, № 2.
8. И. М. Васильев. 1956. Зимовка растений. М., Изд-во АН СССР.
9. M. Henrici. 1921. Zweigipfige Assimilationskurven.— Verhandl. Naturforsch. Ges. Basel, Bd. 32.
10. O. L. Lange. 1965. Der CO₂-Gaswechsel von Flechten bei tiefen Temperaturen.— *Planta*, 64, Н. 1.
11. Т. Н. Годнев, Р. М. Ротфарб. 1960. К вопросу о фотосинтезе и образовании хлорофилла при отрицательных температурах.— Докл. АН СССР, 134, № 4.
12. И. П. Генерозова. 1965. Ультраструктура хлоропластов. Атлас. М., «Наука».
13. A. Pisek, W. Larcher, R. Unterholzner. 1967. Kardinale Temperaturbereiche der Photosynthese und Grenztemperaturen des Lebens der Blätter verschiedener Spermatophyten. I Temperaturminimum der Nettoassimilation, Gefrier- und Frostschadensbereiche der Blätter.— *Flora*, Abt. B, 157, Н. 2, S. 239—264.
14. W. A. Blagowestschenski. 1935. Über den Verlauf der Photosynthese in Hochgebirge des Pamirs.— *Planta*, 24, Н. 2.
15. O. Zeller. 1951. Über Assimilation und Atmung der Pflanzen im Winter bei tiefen Temperaturen.— *Planta*, 39, N 6.
16. L. Atanasiu. 1965. Despre unele fenomene fiziologice la câteva plante perene sempervirente și cereale de toamnă, în decursul iernii.— *An. Univ. București. Ser. știint. natur. biol.*, 14. [РЖ Физиология растений, 1967. 9 Г 136].
17. Б. А. Дорохов, И. И. Баранина, С. Н. Магаринец. 1966. О зимнем газообмене у озимой пшеницы.— Физиология растений, 13, вып. 1.
18. Н. Н. Калитин. 1938. Спектральное альbedo снежного покрова.— Изв. АН СССР, серия географ., № 2—3.
19. Н. Н. Калитин. 1939. Проникновение света сквозь снег.— Проблемы Арктики, № 3.
20. Н. Н. Калитин. 1940. О методике изучения прозрачности снега для коротковолновой солнечной радиации.— Проблемы Арктики, № 4.
21. А. В. Кожевников. 1950. Весна и осень в жизни растений. М., Изд. Моск. об-ва испыт. природы.
22. З. Г. Ракигина. 1968. Аэрация и перезимовка растений. Конференция по физиологии устойчивости растений (тезисы докладов). Киев, «Наукова думка».
23. З. Г. Ракигина. 1968. О влиянии аэрации на морозоустойчивость побегов древесных растений.— Физиология растений, 15, вып. 2.
24. А. Ф. Клешнин. 1954. Растение и свет. М., Изд-во АН СССР.
25. Т. С. Лебедева, В. Г. Чикаленко. 1968. Особенности фотосинтетического аппарата у различных по морозостойкости сортов озимых пшениц.— Конференция по физиологии устойчивости растений (тезисы докладов). Киев, «Наукова думка».
26. Е. Рабинович. 1959. Фотосинтез, т. 3. М., ИЛ.
27. Т. П. Петровская-Баранова. Гистохимическое исследование хлоропластов озимых пшениц при перезимовке (в печати).
28. Е. И. Барская. 1966. Сезонные изменения хлоропластов в коре деревьев.— Уч. зап. Тартуск. ун-та, вып. 185.

29. А. И. Шаповалов. 1965. Особенности состояния пластид у разных по морозостойкости сортов озимой пшеницы при перезимовке.— В кн. «Рост и устойчивость растений», вып. 1. Киев, «Наукова думка».
30. А. И. Шаповалов. 1966. Состояние покоя растений и изменение пластид и пигментного комплекса озимой пшеницы при действии морозов и засухи. Автореф. канд. дисс. Киев.
31. Т. П. Петровская-Баранова. 1971. Хлоропласты зимующих листьев озимых пшениц.— Бюлл. Гл. бот. сада, вып. 80.

Главный ботанический сад
Академии наук СССР

МОРФОГЕНЕЗ И НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ РИТМА РАЗВИТИЯ *OMPHALODES CAPPADOCICA* (WILLD.) DC.

• Т. В. Заяц

Род *Omphalodes* Moench относится к сем. Boraginaceae Juss. и известен как древний третичный реликт. Для Черноморского побережья Кавказа приводится три вида: *O. cappadocica* (Willd.) DC., *O. kusnetzowii* Kolak., *O. lojkae* Somm. et Levier.

Omphalodes cappadocica (пупочник каппадокийский) — поликарпическое травянистое высокодекоративное растение (рис. 1), но в цветочном оформлении Большого Сочи почти не используется. В литературе имеются сведения о его некоторых биологических особенностях и способах выращивания [1—4]. Морфогенез этого вида до сих пор не изучался.

Растение имеет тонкое (0,5—0,7 см в диаметре), короткое (2—11 см длины), ползучее, ветвящееся корневище, покрытое остатками отмерших черешков листьев и многочисленными тонкими (0,1 см в диаметре) черными придаточными корнями.

Листья трех формаций. 1. Два-три нижних листа развиваются у основания годичного побега, имеют широкое основание, недоразвиты и выполняют функции защиты (листовая пластинка 0,5—1,5 см длины, 0,5—1 см ширины); черешок листа у них остается коротким (1—2 см длины). 2. Прикорневые листья развиваются на вегетативном побеге, крупные (7—10 см длины, 3—6 см ширины), темно-зеленые, жесткие, с черешками 9—17 см длины, в числе шести — десяти, расположены в розетке; пластинка листа яйцевидно-продолговатая, при основании сердцевидная, на вершине заостренная, цельнокрайняя, с пятью — семью дугообразными жилками, опушена с обеих сторон прижатыми короткими тонкими волосками; появляясь весной, эти листья отмирают на следующий год летом. На генеративном побеге весной возникают два — четыре листа длиной 2—3 см с черешком 5—7 см длины; они отмирают после цветения. 3. Верхушечные листья развиваются в области соцветия, сидячие, яйцевидные, небольшие, 2—3,5 см длины, 1—1,5 см ширины, расположены по три — пять в нижней части стебля.

Цветочный стебель тонкий, прямой, слабый, 10—30 см длины. Цветки правильные, расположены на стебле свободно в числе 10—15 на тонких цветоножках (0,5—2 см длины), собраны в завиток. Чашечка крупная, пятираздельная, с обеих сторон густо опушенная шелковистыми прижатыми волосками. Доли чашечки яйцевидно-ланцетные, 0,6 см длины, сохраняются при плодах. Венчик лазурно-голубой 1,5—2 см в диаметре, с короткой трубкой, белой у основания. Доли венчика округлые, с белыми полосками на стыке лепестков и выпуклыми белыми овидиками на отгибе (0,2 см длины), трапециевидно-яйцевидной формы. Четыре тычинки на



Рис. 1. *Omphalodes cappadocica* (Willd.) DC. в дубово-грабовом лесу (Мацеста)

коротких (0,1 см) нитях прикреплены к трубке. Белые пыльники нависают над пестиком, который имеет короткий нитевидный столбик и головчатое рыльце. Завязь верхняя, четырехгнездная.

В естественных условиях цветет с начала апреля до середины мая. Плоды созревают во второй половине мая—июне. Плод светло-коричневый, маленький (0,2 см в диаметре), яйцевидно-округлый орешек, покрыт короткими волосками и прикреплен к гинофору, который имеет утолщенную, шиповато-зубчатую окраину.

Обитает в Западном Закавказье и Малой Азии (Лазистан); встречается группами в лиственных лесах нижнего пояса гор, по долинам рек и на скалистых склонах ущелий под пологом деревьев, среди кустарников и травянистых растений. Предпочитает тенистые влажные места и гумусную лиственную почву.

Опыт введения в культуру показал, что этот вид неприхотлив и хорошо размножается семенами и делением кустов [4]; зацветает на второй год. Взрослое растение представляет собой систему последовательно образующихся поколений корневищ, развитие которых складывается из монокарпических побегов. При изучении морфогенеза монокарпического побега в природных условиях мы пытались проследить процессы органогенеза. Для этого в течение календарного года с января 1955 по декабрь 1956 г. один раз в неделю брали растения, вступившие в генеративную жизненную фазу, и у них препарировали и исследовали почки при 30-кратном увеличении. Все морфологические изменения зарисовывали. При этом мы использовали принципы построения схемы, разработанные В. В. Скрипчинским и Вл. В. Скрипчинским [5] с некоторыми изменениями. В 1965—1966 гг. изучение было продолжено с целью уточнения и детализации. Исследование показало, что дифференциация точки роста и формирование почки возобновления начинается в июле (рис. 2). Обычно это происходит в пазухе молодого листа верхней части побега. Каждый куст имеет большое число листьев и стеблей, в верхней части которых возникает несколько точек роста. Формирование почек возобновления проте-

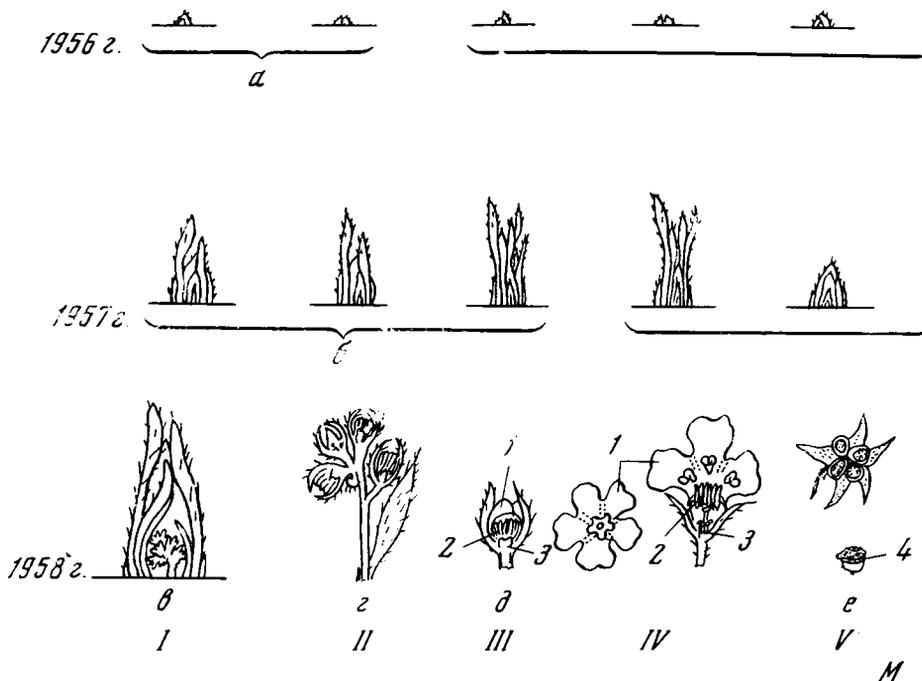
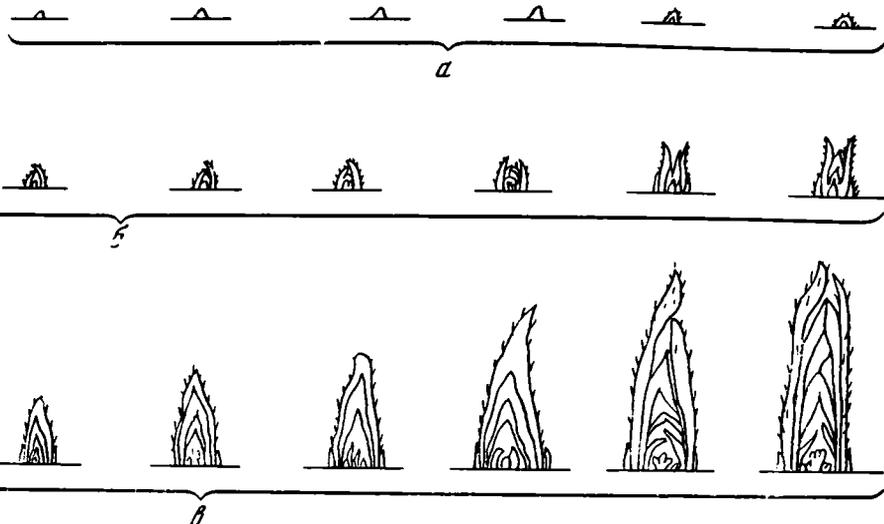


Рис. 2. Цикл развития монокарпического побега

а — начало развития почки возобновления; *б* — развитие вегетативного побега; формирование: *в* — генеративного побега, *г* — соцветия; *д* — развитие цветка: 1 — лепестки, 2 — пыльники, 3 — завязь; *е* — образование плода; 4 — семя

кает около девяти месяцев — с июля по апрель. В течение летнего и осеннего сезонов формируются зачатки листьев. В сентябре почки раскрываются, и в течение зимы образуются листья и короткий побег. В июне старые нижние листья отмирают, а срединные — развиваются до нормальной величины, отмирая к весне следующего календарного года. Весной на междоузлиях молодого побега появляются новые придаточные корни. В пазухах молодых листьев в июле закладываются почки возобновления, которые формируются по типу материнских. Таким образом, развитие вегетативного побега протекает в течение 13 месяцев.

Формирование генеративной почки наступает на второй год в конце апреля — мае и протекает летом сначала замедленно, затем значительно быстрее. В течение июня — сентября формируются два — четыре зачатка листьев (рис. 3). С развитием почек почечные чешуи около 20 сентября начинают раздвигаться, но зачатки листьев остаются плотно сомкнутыми над конусом нарастания. В течение осени терминально закладываются цветоносные побеги. Продольный разрез почек в конце октября показал, что в точке роста происходит дифференциация примордиев первого соцветия. В течение ноября-декабря закладываются зачатки новых соцветий, число которых при благоприятных условиях достигает 8—12. Развитие и рост цветоносного стебля, стеблевых листьев и 14—18 цветков происходит зимой в акропетальном порядке. Чашелистики и лепестки первого цветка



VI VII VIII IX X XI XII
 е с я ц в1

дифференцируются в ноябре-декабре. Пыльники и завязи развиваются в январе-феврале. В холодный период года (январь-февраль) цветочная почка достигает 1 см длины, плотно сомкнута, опушена и прикрыта расширенными основаниями черешков кроющих листьев. Дальнейшее развитие и рост всех частей побега протекает интенсивно в феврале-марте. В это время происходит образование пыльцы в пыльниках и формирование семяпочек (микро-, макроспорогенез). Цветение наступает в начале апреля. Продолжительность цветения одного соцветия, на котором одновременно раскрываются три — восемь цветков, составляет около десяти дней. Цветение заканчивается в середине мая, а плодоношение — в мае-июне. Цветочные почки закладываются ежегодно. Плод созревает на 30—40-й день после опыления. Все части генеративного побега отмирают в июне. Таким образом, генеративный побег развивается 14 месяцев. Летом сохраняются только ассимилирующие листья.

Характер развития растений из семени отличается следующими особенностями.

Первый год жизни. Весной в связи с быстрым потеплением и обилием осадков усиливаются ростовые процессы у растений и начинают появляться всходы. В мае-июне у проростков сначала развивается коричневатый корешок, затем вертикально тонкий светло-зеленый гипокотиль (0,3—0,8 см длины) с двумя супротивно расположенными округлыми семядоля-

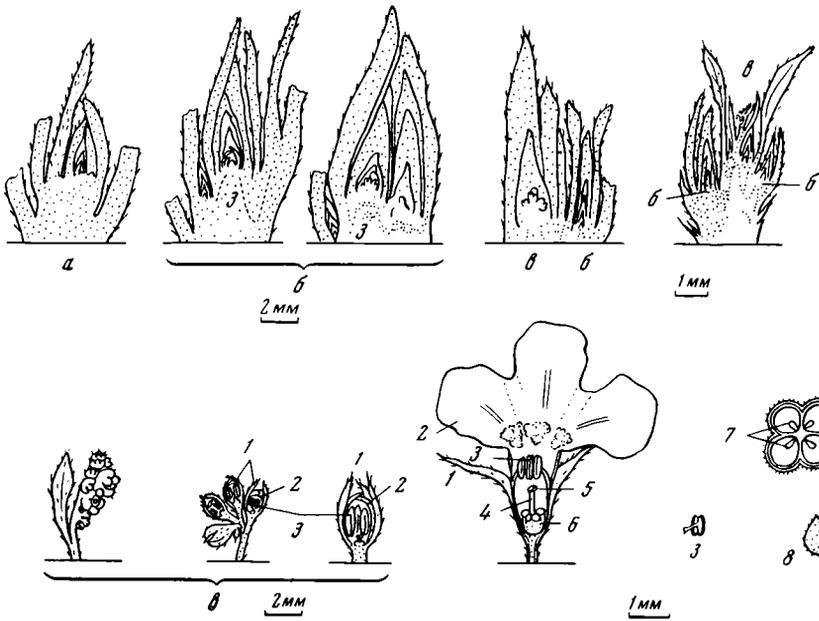


Рис. 3. Формирование генеративного побега

а — начало формирования соцветия; б — формирование листьев; в — развитие соцветия: 1 — чашелистики, 2 — лепестки венчика, 3 — пыльники, 4 — столбик, 5 — рыльце, 6 — завязь, 7 — семечка, 8 — плод

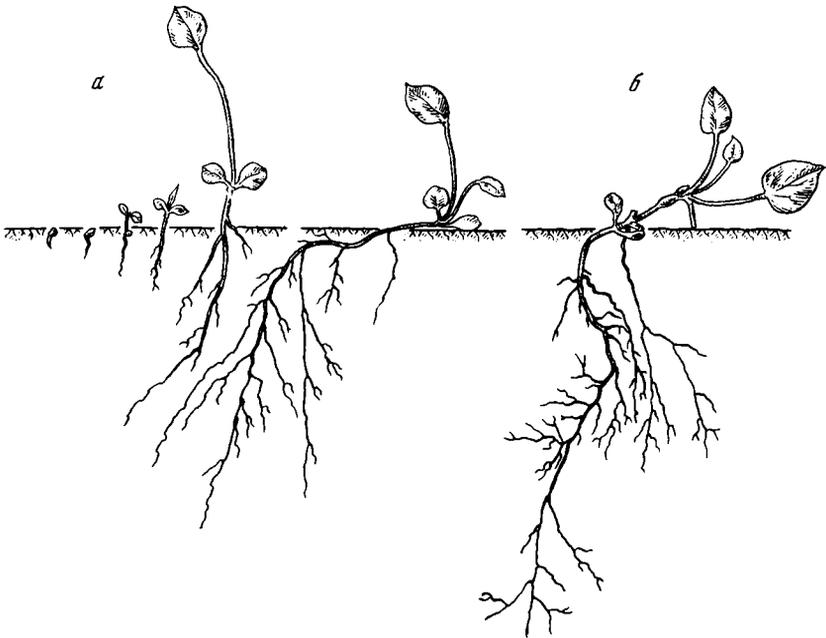


Рис. 4. Развитие сеянцев

а — первый год; б — второй год

ми (0,6 см длины). В конце июня, на 15—20-й день, из семядольного узла выходит первый настоящий лист (рис. 4). В июле он растет, при этом черешок достигает 2—4 см длины, пластинка листа — 1,5 см длины, 1 см ширины, гипокотиль — 1—2 см длины. С появлением второго листа (из пазушной почки) семядоли начинают желтеть и отмирают, не опадая. Листья располагаются на стебле поочередно. Первые два-три листа, сохраняясь зимой, отмирают весной второго года. В первый год первичный корень ветвится и выполняет основную роль в питании растения. С появлением первого листа образуются гипокотильные корни, которые также ветвятся.

Весной второго года в пазухах молодых листьев формируются почки возобновления, а на междоузлиях молодого побега развиваются придаточные корни. На второй год с появлением придаточных корней первичный корень утрачивает ведущее значение в питании растения, но не отмирает.

На третий-четвертый год растения вступают в генеративную фазу и у них развивается одно соцветие. В последующие годы число соцветий увеличивается до 12.

Развитие монокарпического побега протекает по дидицическому типу. Развитию побега предшествует формирование (в течение девяти месяцев) почки возобновления. В первый год после раскрытия почки развивается вегетативный побег (13 месяцев), а на второй год — репродуктивный (14 месяцев). Цикл развития монокарпического побега с момента раскрытия почки до цветения, плодоношения и отмирания продолжается около 27 месяцев и охватывает два вегетационных периода. Иногда из спящих почек образуются удлиненные побеги, которые часто располагаются над старыми корневищами, заменяя их после отмирания. Взрослое растение имеет 5—20 коротких, сравнительно тонких, легко разделяющихся корневищ, несущих от 20 до 50 придаточных корней 20—30 см длины.

ВЫВОДЫ

Omphalodes cappadocica — ценное высокодекоративное растение, пригодное для зимнего и ранневесеннего оформления садов, парков и лесопарков курортной зоны Черноморского побережья Кавказа.

В природных условиях Большого Сочи цикл развития монокарпического побега продолжается 27 месяцев и охватывает два вегетационных периода. Рост происходит в течение всего года, замедляясь летом и усиливаясь с осени до весны. Период покоя у этого вида отсутствует.

Основные процессы формирования почек протекают в летний сезон года в условиях длинного дня, ростовые процессы — в более влажный период — осенью, зимой и весной, т. е. в условиях короткого дня.

Подземные органы взрослых особей состоят из симподиального корневища с многочисленными придаточными корнями. Делить и пересаживать растения следует в июне-июле после плодоношения, до начала формирования побегов и корней.

Основные этапы онтогенеза этого вида имеют следующую продолжительность: развитие проростка — два-три месяца, ювенильный — один-два года, генеративный — десять лет и более. В благоприятных условиях произрастания цветет на четвертый-пятый год, ежегодно с апреля по июнь. На одном растении образуется до 12 цветоносных побегов.

ЛИТЕРАТУРА

1. В. С. Яброва-Колаковская. 1957. Декоративные растения флоры Абхазии.— Труды Сухумск. бот. сада АН ГрузССР, вып. 10.
2. Т. А. Чочуа. 1952. Опыт создания цветочной рбатки продолжительного периода цветения для озеленения курортной зоны Абхазии. Канд. дисс. Сухуми.

3. А. А. Дмитриева. 1959. О внедрении в культуру некоторых зимнезеленых травянистых растений.— Бюлл. Гл. бот. сада, вып. 35.
4. И. И. Андреева. 1961. Ритм сезонного развития растений буково-каштановых лесов Батумского побережья Кавказа.— Бюлл. Гл. бот. сада, вып. 51.
5. В. В. Скрипчинский, В. В. Скрипчинский. 1965. Годичные циклы морфогенеза некоторых видов лилейных Ставрополя и их значение для теории онтогенеза.— Бюлл. Моск. об-ва испыт. природы, отд. биол., 70, № 1.

Институт Гипрокоммунстрой
Сочинский филиал

РАЗВИТИЕ КОНУСОВ НАРАСТАНИЯ У ТРАВЯНИСТЫХ ПОЛИКАРПИКОВ В ПРЕДЗИМНИЙ ПЕРИОД

Ю. А. Д у д а р ь

Детальное исследование предзимнего состояния растений интересно с многих точек зрения: выяснения морфологических приспособлений для перенесения холодного времени года, более глубокого понимания так называемого периода «покоя», прогнозирования характера развития на следующий год и т. д. Оно дает важный материал для понимания онтогенеза и особенностей формирования монокарпических побегов различных жизненных форм.

Начиная со второй половины XIX века получено довольно много сведений, показывающих степень дифференциации конусов нарастания отдельных видов и групп растений перед уходом в зиму. Среди ранних работ с большой степенью детализации выполнено исследование Дальгрена [1]. Изучение предзимнего состояния растений имеет большое значение; опубликовано несколько классификаций, основанных на знании морфогенеза и характеризующих степень сформированности побега будущего года с осени [2—6].

Предзимнее состояние растений богатой флоры Предкавказья изучено весьма недостаточно [7]. По многим видам такие сведения в литературе вообще отсутствуют. Мы изучили в этом отношении около 100 видов травянистых поликарпиков, интродуцированных Ставропольским ботаническим садом главным образом из местной (ставропольской) флоры, и два полукустарничка (камфоросму марсельскую и кохию простертую).

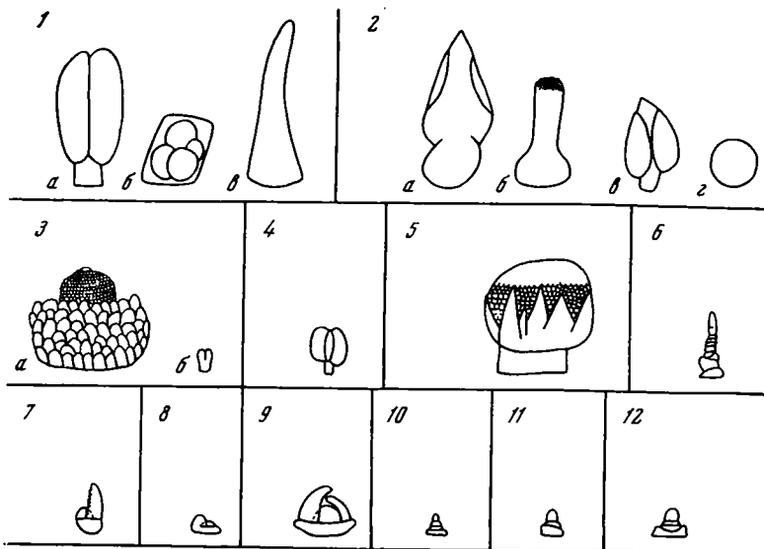
Характеризуя особенности предзимнего состояния, мы опирались на знание морфогенеза монокарпического побега [8—10] и все виды разделили на две группы по продолжительности жизни репродуктивных органов. За начало возникновения репродуктивных органов мы приняли их первичную дифференциацию в почке возобновления, а за конец — созревание семян и полное отмирание цветonoсного стебля.

А. Растения с длительным периодом репродуктивного развития (до 12 месяцев). Заложение зачатков репродуктивных органов происходит в предзимний период, начиная с июля.

1. Виды, у которых к зиме полностью сформированы зачаточные репродуктивные органы; цветок дифференцирован до отдельных частей — чашелистиков, лепестков венчика, пыльников, плодolistиков и т. д.:

а) в течение осени, включая декабрь, в пыльниках образуется пыльца: *Cyclamen coum* Mill., *Helleborus caucasicus* A. Rr., *Tussilago farfara* L., *Viola alba* Bess., *V. odorata* L. (рисунок, 1);

б) микроспорогонез проходит в течение зимы (январь-февраль): *Pachyphragma macrophyllum* (Hoffm.) N. Busch, *Primula amoena* M. B., *P.*



Степень дифференциации конуса нарастания травянистых поликарпиков при уходе в зиму

1 — *Helleborus caucasicus* A. Вг. (1.XII 1963): а — пыльник, б — тетрада пыльников, в — плодолистик; 2 — *Vinca minor* L. (21.I 1965): а — лепесток венчика, б — гинецей, в — пыльник, г — пыльца; 3 — *Anemone silvestris* L. (18.II 1964): а — андроцей и гинецей после удаления лепестков околоцветника, б — пыльник; 4 — *Anemone blanda* Schott et Kotschy (18.II 1964), пыльник; 5 — *Doronicum orientale* Hoffm. (18.IX 1964), зачаточное соцветие; 6 — *Agropyron pectiniforme* Roem. et Schult. (26.XI 1969), конус нарастания в генеративной фазе; конусы нарастания в вегетативной фазе: 7 — *Onobrychis inermis* Stev. (29. XI 1967); 8 — *Lotus caucasicus* Kuprian. (29.XI 1967); 9 — *Filipendula hexapetala* Gilib. (19.XI 1965); 10 — *Festuca pratensis* Huds. (20.XI 1967); 11 — *Bromus inermis* Leys. (20.XI 1967); 12 — *Agropyron elongatum* (Host) Beauv. (20.XI 1967)

macrocalyx Bge., *P. woronowii* Losinsk., *Pulmonaria mollissima* A. Kerner, *Sesleria meufleriana* Schur, *Vinca minor* L. (рисунок, 2);

в) микроспорогенез проходит только весной перед цветением: *Adonis vernalis* L., *Anemone blanda* Schott et Kotschy, *A. silvestris* L., *Alopecurus pratensis* L., *Campanula tridentata* Schreb., *Carex humilis* Leys., *Eremurus spectabilis* M. B., *Erodium stevenii* M. B., *Fragaria viridis* Duch., *Orchis picta* Loisel., *O. tridentata* Scop., *Oxalis acetosella* L., *Paeonia tenuifolia* L., *Pulsatilla albana* (Stev.) Bercht. et Presl, *P. aurea* (N. Busch) Juz., *Trollius patulus* Salisb., *Petasites spurius* (Retz.) Reichb., *Valeriana officinalis* L. (рисунок, 3, 4).

2. Виды, у которых к зиме формируется остов соцветия:

а) цветки дифференцированы очень слабо, не все и не на всей поверхности зачаточного соцветия: *Anthemis marschalliana* Willd., *Agropyron pectiniforme* Roem. et Schult. (ранние экотипы сорта «Краснокутский 4»), *Bromus biebersteinii* Roem. et Schult., *B. riparius* Rehm., *B. variegatus* M. B., *Doronicum orientale* Hoffm., *Festuca sclerophylla* Boiss. et Hohen., *Medicago falcata* L., *Stipa dasyphylla* Czern., *S. pulcherrima* C. Koch, *Valeriana tuberosa* L., *Veronica gentianoides* Vahl (рисунок, 5);

б) сформирована только ось зачаточного соцветия, цветки не дифференцированы: *Agropyron pectiniforme* Roem. et Schult., *A. imbricatum* (M. B.) Roem. et Schult., *A. lavrenkoanum* Prokud., *A. sibiricum* (Willd.) Beauv., *Festuca beckeri* Hack., *F. orientalis* Kerner, *F. ovina* L., *F. sabulosa* Lindb., *F. sulcata* Hack., *Lolium perenne* L., *Phleum phleoides* (L.) Simk., *Poa longifolia* Trin., *P. nemoralis* L., *P. pratensis* L. (рисунок, 6).

Б. Растения с коротким периодом репродуктивного развития (до пяти месяцев). Заложение зачатков репродуктивных органов происходит весной, начиная с марта.

1. В предзимний период почки не содержат репродуктивных органов, соцветия и цветки закладываются и формируются весной или летом перед цветением: *Aconitum orientale* Mill., *Agropyron desertorum* (Fisch.) Schult., *A. elongatum* (Host) Beauv., *A. gracillimum* Nevski, *A. repens* (L.) Beauv., *Alyssum trichostachyum* Rupr., *Astragalus asper* Jacq., *A. galegiformis* L., *A. interpositus* Boriss., *A. onobrychis* L., *A. oreades* C. A. Mey., *A. ponticus* Pall., *Betonica grandiflora* Willd., *Brachypodium pinnatum* (L.) Beauv., *Bromus benekenii* (Lange) Trimen, *B. inermis* Leyss., *Campanula persicifolia* L., *Camphorosma monspeliacum* L., *Centaurea dealbata* Willd., *C. nigrofimbria* (C. Koch) Sosn., *Crambe cordifolia* Stev., *C. juncea* M. B., *C. steveniana* Rupr., *Dactylis glomerata* L., *Delphinium schmalhauseni* Albov, *Dictamnus caucasicus* Fisch. ex Grossh., *Festuca pratensis* Huds., *F. rubra* L., *F. varia* Haenke, *Filipendula hexapetala* Gilib., *Galega orientalis* Lam., *Geranium ruprechtii* Woronow, *G. silvaticum* L., *Grossheimia macrocephala* (Muss.-Puschk.) Sosn. et Takht., *Inula helenium* L., *Kochia prostrata* (L.) Schrad., *Lasiagrostis caragana* Trin. et Rupr., *Lotus caucasicus* Kuprian., *Onobrychis inermis* Stev., *Oxytropis pilosa* (L.) DC., *Poa iberica* Fisch. et Mey., *Salvia canescens* C. A. Mey., *Thalictrum minus* L. (рисунки, 7—12).

ВЫВОДЫ

Травянистым поликарпикам Ставрополя в предзимний период свойственна различная степень дифференциации конусов нарастания — от очень высокой, когда в почке возобновления сформированы все части цветка, а в пыльниках — пыльца, до слабой, когда развитие вегетативного конуса только начинается.

Низкая степень дифференциации в предзимний период более выражена у высокорослых и поздно цветущих видов с многочисленными репродуктивными органами.

Предзимнее состояние отражает определенный этап индивидуального развития растительного организма. Поскольку онтогенез запрограммирован в генетическом коде, степень сформированности побега будущего года с осени является, очевидно, признаком, способным проявляться в более или менее постоянной форме в широком диапазоне внешних условий. Это подтверждает сравнение наших данных с другими работами [1, 2, 5], выполненными на тех же видах в других почвенно-климатических зонах.

ЛИТЕРАТУРА

1. К. В. Оссан-Дальгрэн. 1915. Über die Überwinterungsstadien der Pollensäcke und der Samenanlagen bei einigen Angiospermen.— Svensk bot. tidskr., 9, Н. 1.
2. И. Г. Серебряков. 1947. О ритме сезонного развития растений подмосковных лесов.— Вестн. Моск. ун-та, № 6.
3. Т. Н. Кишковский, З. Т. Артюшенко. 1951. К биологии высокогорных растений Памира.— Бот. журн., 36, № 5.
4. А. А. Азвердов. 1956. Биология отдельных видов геофитов флоры Армении.— Бюлл. Бот. сада АН АрмССР, 15.
5. Т. Г. Тамберг. 1961. Некоторые данные по морфогенезу цветочного побега травянистых многолетников.— В кн. «Морфогенез растений», т. 2. М., Изд-во МГУ.
6. А. П. Стещенко. 1967. Особенности сезонного ритма роста и развития растений предельных высот произрастания на Памире.— В сб. «Растительность и растениеводческое освоение Памира», т. 1. Душанбе, «Дониш».
7. В. В. Скрипчинский, В. В. Скрипчинский. 1965. Годичные циклы морфогенеза некоторых видов лилейных Ставрополя и их значение для теории онтогенеза.— Бюлл. Моск. об-ва испыт. природы, отд. биол., 70, № 1.
8. Ю. А. Дударь. 1968. Годичный ритм развития и особенности морфогенеза у цикламена косского (*Cyclamen coum* Mill.) в условиях культуры.— В сб. научно-исследовательских работ молодых ученых, вып. 1. Ставропольск. книжн. изд-во.
9. Ю. А. Дударь. 1968. Морфогенез монокарпического побега некоторых видов дву-

дольных травянистых поликарпиков.— Рефераты докладов Всесоюзн. межвузовск. конфер. по морфологии растений. Изд-во МГУ.

10. Ю. А. Дударь. 1969. Особенности развития монокарпического побега горичвета весеннего (*Adonis vernalis* L.).— Труды Ставропольск. н.-и. ин-та сельск. хоз-ва, вып 6.

Ставропольский ботанический сад

АНАТОМО-МОРФОЛОГИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ БЕССМЕРТНИКА ИТАЛЬЯНСКОГО [*HELICHRYSUM ITALICUM* (ROTH) GUSS.]

Е. А. Осипова

Род *Helichrysum* Mill. сем. Compositae насчитывает около 500 видов. Три вида — *H. arenerium* (L.) Moench, *H. italicum* G. Don и *H. italicum* Guss.— используются в медицине. Растения этих видов содержат флавоны, хинон «ellerisina» и кофейную кислоту [1—3]. В последнее десятилетие во Франции и Испании эфирное масло бессмертника стало широко применяться в парфюмерии [4]. В СССР один из видов бессмертника *H. italicum* (Roth) Guss., или *H. angustifolium* DC., вводится в культуру на Южном берегу Крыма [5]. По литературным данным [6] и в результате наших исследований соцветий с побегами этого вида, установлено, что в них содержится от 1 до 3,6% конкрета, или 0,15—0,40% гидродистилляционного масла. Этот вид очень полиморфен и по некоторым признакам сходен с *H. italicum* G. Don, *H. stoechas* Moench и *H. undulatum* Ledeb. Долгое время он именовался как *H. angustifolium* DC. [7]. Для выявления особенностей в строении этого вида нами проведено анатомическое исследование надземных частей растения и описание осевых органов, что может представить интерес при интродукции видов бессмертника. Изучали свежесобранные и фиксированные в молочной кислоте листья, стебли, листочки обертки и семянку растений, выращенных на интродукционном питомнике Никитского ботанического сада.

Листья бессмертника сидячие, узколинейные с загнутыми вниз краями, длиной 1,5—2 см и шириной 0,18—0,28 см. Клетки верхнего эпидермиса крупные пяти-, шестигранные, с двухслойными стенками, покрыты кутикулой с кутикулярной прослойкой (рис. 1). Очертания оболочек клеток верхнего эпидермиса прямолинейные, у нижнего эпидермиса кутикула пильчатая, а клетки с извилистыми стенками. Устьица имеются только на нижней стороне и располагаются группами между жилками по краям листовой пластинки; встречаются устьица-близнецы. Замыкающие клетки овальные, 30—33 мк длины и 20—26 мк ширины. Околоустьичные клетки анамоцитного типа и не отличаются от остальных клеток. Сопровождающих клеток три — пять (рис. 2). В поле зрения микроскопа (ув. 200) насчитывается 11—13, а на 1 мм² — 97—100 устьиц.

С обеих сторон листа почти каждая клетка эпидермиса несет волоски, образующие войлочное опушение (рис. 3). На верхней стороне волоски простые, ленточные и очень длинные, до 80 мк. На нижней стороне наряду с простыми волосками встречаются многоклеточные, расширяющиеся у основания в виде булавы, и эфирномасляные железки в виде грибков. Ножка эфирномасляной железки состоит из пяти — восьми ярусов клеток, расположенных в два ряда, а головка — из двух крупных клеток. Все клетки живые и содержат масло, которое скапливается в головке в виде капель под кутикулой. Железки располагаются ближе к центральной жилке и по-

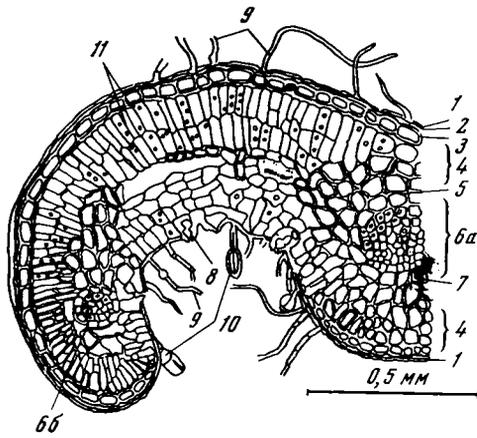


Рис. 1. Поперечный разрез половины листа через жилку. $\times 200$

1 — кутикула; 2 — кутикулярная прослойка; 3 — эпидермис; 4 — столбчатая паренхима; 5 — губчатая паренхима; проводящий пучок: 6a — центральной жилки, 6б — бокового разветвления; 7 — эндодерма; 8 — устьице; 9 — волоски опушения; 10 — эфирномасличные железы; 11 — капли масла в клетках паренхимы

крыты густым волосистым войлочным слоем. Они образуются уже в начальной стадии развития растения и просматриваются в первом настоящем листе сеянца и на зачатках листьев ростовой почки.

Поперечный срез листа имеет изопалисадное строение. Мезофилл толщиной 60—64 мк состоит из восьми-девяти слоев клеток. У верхнего эпидермиса два-три слоя мезофилла образуют столбчатую паренхиму. Палисадные клетки высокие, продолговатые и плотно сомкнутые. К нижнему эпидермису примыкают два слоя почти квадратных клеток паренхимы. Все клетки столбчатой паренхимы хлорофиллоносные и продуцируют эфирное масло, которое хорошо видно в генеративный период в виде капель. Губчатая паренхима без межклетников слагается из крупных пяти-, шестигранных клеток, расположенных в три—пять рядов.

Жилкование листа сетчатое. Центральная жилка сильно выступает на нижней стороне листа и представлена одним коллатеральным пучком. Проводящие пучки в листе окружены слоем крупных бесцветных клеток, иногда называемых эндодермой. Такие клетки в обкладке пучка описаны в литературе [8, 9]; указывается, что они выполняют водозапасающую роль в сухое время года. Хорошо развитая кутикула, изопалисадное строение мезофилла и наличие водозапасающей ткани вокруг проводящего пучка — характерные ксероморфные признаки. Константными признаками вида являются число слоев мезофилла, сомкнутость его клеток, характер расположения устьиц, число сопровождающих клеток.

Побеги у бессмертника неспециализированные: вегетативный побег оканчивается сложным соцветием. Стебель годичного побега имеет восемь-девять неярко выраженных ребер (рис. 4). Выступы ребер заполнены угловой паренхимой, в клетках которой в генеративный период видны капли масла, которое окрашивается суданом-4 в интенсивно оранжевый цвет. Покровная ткань стебля представлена толстостенной кутикулой и одним слоем плотно сомкнутых клеток эпидермиса с наружными утолщенными стенками. Клетки эпидермиса образуют многочисленные ленточные волоски и немного эфирномасличных железок.

Диаметр корзинок 2—4 мм, длина 2,5—3 мм; обертка состоит из четырех-пяти листочков, расположенных черепитчато. Листочки можно разделить на три типа: внешние — обратнойцевидные, выпуклые, длина и

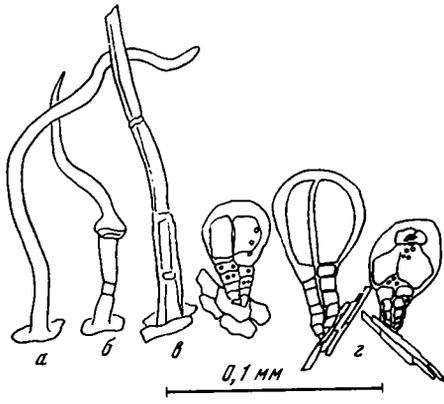


Рис. 2

Рис. 2. Типы волосков

- а — одноклеточные;
 - б, в — булабовидные;
 - г — эфирномасляные железки с каплями масла в клетках.
- × 400

Рис. 3. Строение поверхности листа

- А — верхний эпидермис:
 - а — волоски опушения. × 200;
 - Б — нижний эпидермис:
 - а — волосок,
 - б — устьице,
 - в — устьица-близнецы,
 - г — железки,
 - д — хлоропласты,
 - е — сопровождающие клетки устьица;
 - В — устьичный аппарат с примыкающими к нему клетками.
- × 300

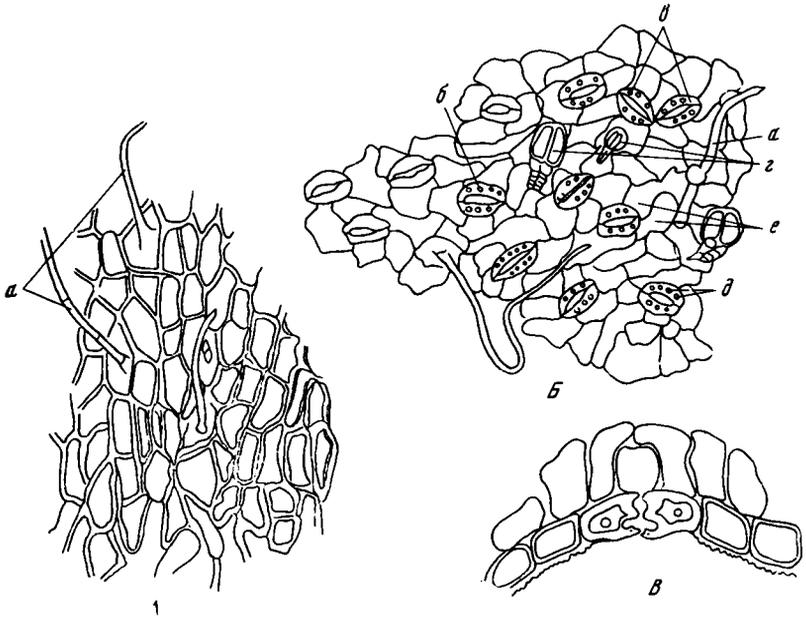


Рис. 3

ширина почти равны; средние — продолговатые, длина в 1,5—2 раза превышает ширину; внутренние — узколинейные, лопатовидные, длина их в три-четыре раза больше ширины. Средние и внутренние листочки в нижней части имеют хлорофиллоносную ткань, на выпуклой стороне которой эпидермальные клетки образуют железистые волоски. Железки схожи с листовыми, но имеют более короткую ножку (четыре-пять ярусов), которая глубоко погружена в ткань. Наружные листочки обертки покрыты густой сетью ленточных волосков и почти не имеют железок (рис. 5). Край листочков зубчатые, как бы обрублены в виде лестницы. Клетки прозрачные, продолговатые, узкие и плотно веерообразно сомкнуты. Просвечивающие сквозь них пыльца и цветки придают коже желтую окраску.

Венчик цветка пятизубчатый; на внешней стороне каждого зубчика имеются эфирномасляные железки, у женских краевых цветков по 15—25, у мужских и обоеполых — по 80—90. Пять тычинок, по длине равных вен-

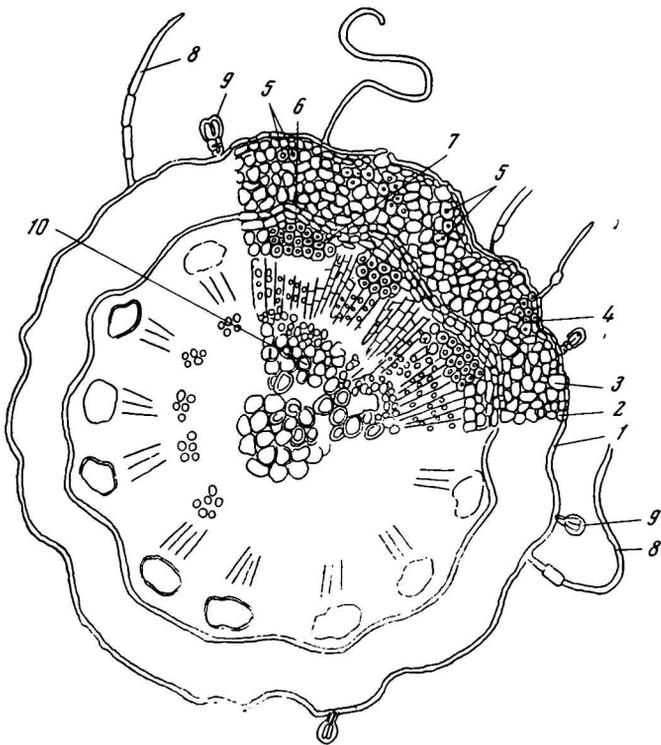


Рис. 4. Схема поперечного среза однолетнего стебля

1 — кутикула; 2 — эпидермис; 3 — устьице; 4 — колленхима; 5 — капли масла в клетках уголкой колленхимы; 6 — эндодерма; 7 — склереиды; 8 — волоски опушения; 9 — эфирномасличные железы; 10 — сердцевина

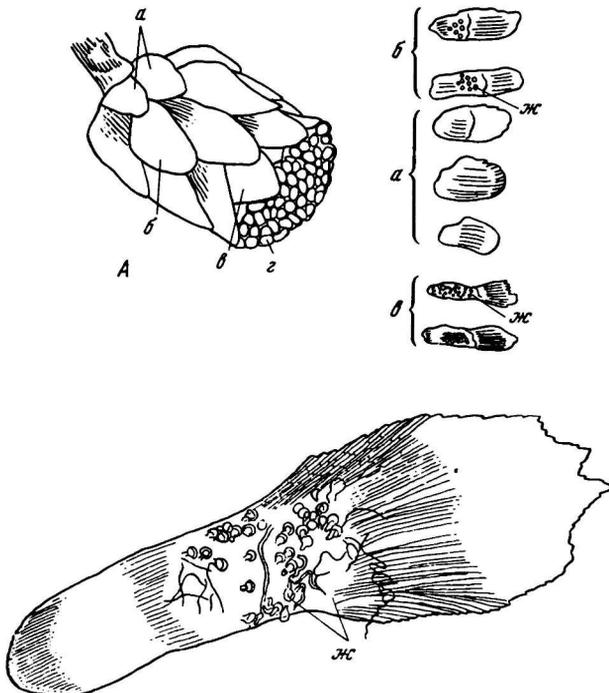


Рис. 5. Соцветия бессмертника итальянского *Helichrysum italicum* (Roth) Guss.

А — корзинка. $\times 17$; а, б, в — листочки обертки; з — цветы; ж — желёзки

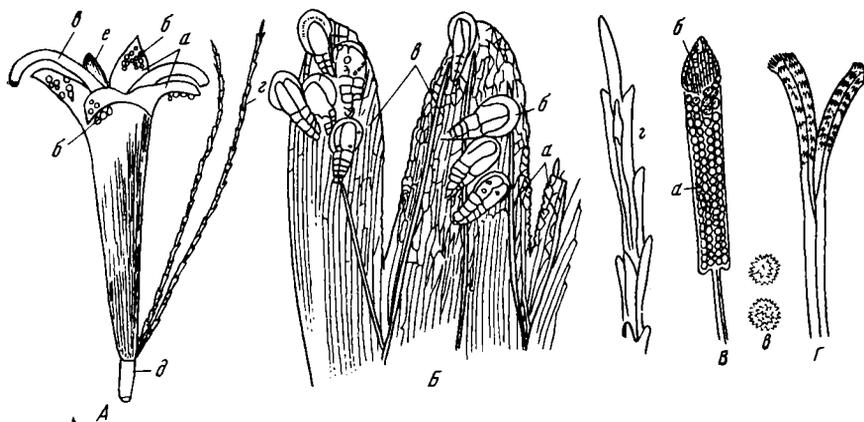


Рис. 6. Строение цветка бессмертника итальянского

А — цветок. $\times 25$: а — зубчики венчика, б — железки, в — лопасть рыльца, г — щетинки пappуса, д — завязь, е — копыце тычинки; Б — зубчики венчика. $\times 56$: а — зубчатая кутикула, б — железки, в — клетки эпидермиса, г — щетинка; В — тычинка. $\times 25$: а — пыльник с пыльцой, б — копыце, в — пыльца. $\times 200$; Г — рыльце. $\times 25$

чику, плотно прилегают к нему; тычинки цилиндрические, верхний придаток копьевидный; по краю копыя в один ряд расположены крупные клетки в виде сосочков; длина пыльника 212,5 мк; длина копыя 59,5 и ширина 34,5 мк (рис. 6); пыльцевые зерна с шиповидной экзиной, диаметр 19,9—23,3 мк. Столбик ленточный, двухлопастной, по краю густо покрыт волосками. Длина столбика 267,7 мк, а ширина до разветвления 42,5 мк. Семянка продолговатая, гладкая без выростов.

Таким образом, основными диагностическими признаками *Helichrysum italicum* (Roth) Guss. являются следующие: 1) устьица расположены только на нижнем эпидермисе листа, по краю листовой пластинки; 2) устьичный аппарат анамоцитного строения с наличием устьиц-близнецов; 3) войлочное опушение листочков обертки и листьев; 4) волоски трех типов — ленточные одноклеточные, многоклеточные булавовидные и железистые грибовидные; 5) пяти-восьмиярусное расположение клеток в железках, приподнимающаяся кутикула в период накопления эфирного масла; 6) железки расположены на нижней стороне листа, на внутренних листочках обертки и на зубчиках венчика цветка; 7) наличие капель эфирного масла в клетках паренхимы и колленхимы стебля; 8) гладкий эпидермис на семянке.

ЛИТЕРАТУРА

1. G. Klein. 1932. Handbuch der Pflanzenanalyse, Bd. 3. Wien.
2. S. Santini. 1949. Rivista ital. essenze e profumi, N 31.
3. А. И. Шрегер, И. Л. Крылова. 1968. Лекарственные растения сегодня.— Природа, № 5.
4. L. Trabaud. 1965. L'immortelle de Provence.— France et see Parfums, 12, N 64.
5. В. И. Машанов. 1969. Основные методы и результаты интродукции и селекции эфирномасличных культур в Никитском саду.— Труды Гос. Никитского бот. сада, 40.
6. E. Guenther. 1952. The essential oils, v. 5. N. Y.
7. М. Э. Кирпичников. 1960. Обзор видов рода *Helichrysum* Mill. corr. Pers., произрастающих в СССР.— Ботанические материалы гербария, 20.
8. В. К. Василевская. 1954. Формирование листа засухоустойчивых растений. Ашхабад, Изд-во АН ТуркмССР.
9. A. Fahn. 1964. Some anatomical adaptations of desert plants.— Phytomorphology, 14, N 1.

Государственный
Никитский ботанический сад
Ялта

ПО ПОВОДУ РАЗЛИЧИЙ В СЕМЕННОЙ ПРОДУКТИВНОСТИ ОБОЕПОЛЫХ И ЖЕНСКИХ ОСОБЕЙ У THYMUS

Е. Е. Гогуна

Многим видам рода *Thymus*, как известно, свойственна женская двудомность (гинодиэция). При этом их женские и обоеполюе формы резко различаются по семенной продуктивности¹. Женские формы примерно в два раза более плодovиты, чем обоеполюе, не отличаясь от них по жизненному состоянию ни в природных условиях, ни в культуре [2, 6].

Разная плодovитость половых форм может быть обусловлена неполной физиологической однодомностью обоеполюх особей [3] или различиями в характере опыления — снижение семенной продуктивности обоеполюх форм может вызываться неблагоприятным влиянием самоопыления, если оно наблюдается. Выяснение этого вопроса представляет интерес для понимания роли гинодиэции у тимьянов.

Проводившиеся нами ранее опыты [6] показали, что у некоторых видов *Thymus* в изолированных женских соцветиях наблюдается завязывание единичных семян, что указывает на возможное существование у них факультативного аномиксиса. Однако, поскольку частота подобных случаев невелика, этим нельзя объяснить столь значительные и постоянные различия в плодovитости разных половых форм, тем более, что отклонения от нормального типа размножения возможны и у обоеполюх экземпляров.

Опыты с изоляцией обоеполюх соцветий *Thymus* показали, что их цветки обладают хорошо выраженной протерандричностью, вследствие чего самоопыления внутри отдельных цветков, как правило, не происходит.

Однако в естественных условиях вследствие продолжительного цветения отдельных экземпляров и соцветий насекомые могут легко перенести пылцу с цветка на цветок в пределах того же экземпляра или соцветия и вероятность такого опыления весьма велика. Цветки тимьянов, согласно литературным данным, посещаются многими видами насекомых; указывается, например, что число насекомых-опылителей тимьянов составляет 72 вида [4]. По нашим наблюдениям, наиболее частыми посетителями цветков *Thymus* оказались пчелы и муравьи. Пчелы обследуют все раскрывшиеся цветки каждого соцветия с большой быстротой и методичностью, успевая за 10—15 сек. посетить семь — десять цветков, и, лишь собрав весь имеющийся нектар, перелетают на другие соцветия. На перелет при этом затрачивается минимальное время. Различий в продолжительности пребывания пчел на обоеполюх и женских цветках не установлено. Препятствием к опылению цветков внутри одного соцветия или одного растения могут служить, таким образом, лишь выраженные в той или иной степени избирательность оплодотворения и самостерильность растения.

Первые опыты по выяснению возможности самоопыления изолированных обоеполюх соцветий *Th. pseudonummularius* Klok. et Shost., проведенные нами в 1967 г., дали отрицательный результат. Однако, поскольку имелись указания на удачное искусственное самоопыление тимьянов [7], в 1969 г. были повторены опыты по самоопылению того же и двух других видов — *Th. serpyllum* L. и *Th. mugodzharcicus* Klok. et Shost. Обоеполюе соцветия в фазе бутонизации были помещены в капроновые изоляторы; по мере распускания отдельных цветков производилось их искусственное опыление. Для этого у цветков со зрелыми пыльниками тонким пинцетом

¹ Морфологически правильнее называть части дробного плода губоцветных «эремами» [1]. Однако, поскольку они выполняют функцию семян, а вопросы семенного размножения имеют свою привычную терминологию, мы называем их здесь условно «семенами».

удаляли тычинки и приводили их в соприкосновение с готовыми к опылению рыльцами других цветков того же соцветия.

Прикосновение к расположенным вдоль щели пыльника чувствительным клеткам вызывает активное выделение слипшейся пыльцы [6], поэтому на рыльце обычно попадало значительное ее количество. Многие цветки опыляли дважды. В общей сложности было опылено 137 цветков *Th. mugodzharcicus*, 56 цветков *Th. serpyllum* и 76 цветков *Th. pseudonummularius*. В фазе зрелых плодов изолированные и контрольные соцветия были срезаны и под бинокулярном в каждом цветке были подсчитаны выполненные и щуплые семена и зачатки, не давшие семян. Часть цветков на контрольных соцветиях, оставленных для овоголодного опыления, могла быть опылена пыльцой того же растения, поэтому в данном случае можно говорить лишь о результатах смешанного, а не перекрестного опыления.

Полученные данные говорят о том, что исследованные виды способны к самооплодотворению. Неудача первых опытов по искусственному самоопылению *Th. pseudonummularius* могла быть обусловлена иной техникой нанесения пыльцы на рыльце — опыление производилось тонкой кисточкой, причем на рыльце попадало значительно меньше пыльцы, чем при непосредственном прикосновении тычинки к рыльцу. Возможно также, что использованная пыльца была нежизнеспособной.

Число семян, завязавшихся у разных видов, существенно различается (таблица).

Семенная продуктивность у разных видов при самоопылении (в %)

Фракция семян	<i>Th. mugodzharcicus</i>		<i>Th. serpyllum</i>		<i>Th. pseudonummularius</i>	
	опыт	контроль	опыт	контроль	опыт	контроль
Выполненные	23,4	55,2	7,6	78,5	27,6	35,7
Щуплые	46,3	41,8	10,3	15,2	20,4	18,2
Зачатки, не давшие семян	30,3	3,0	82,1	6,3	52,0	46,1

У *Th. mugodzharcicus* и *Th. serpyllum* самоопыление вызвало резкое уменьшение числа выполненных семян (более, чем в два раза у *Th. mugodzharcicus* и примерно в десять раз у *Th. serpyllum*) и еще более резкое возрастание количества семяпочек, не давших семян. В меньшей степени различалось число семян в опыте и контроле у *Th. pseudonummularius*. Это, возможно, связано с тем, что последний вид имеет более крупные дружно цветущие соцветия, что увеличивает вероятность самоопыления в контроле.

Приведенные данные показывают, что самоопыление заметно уменьшает семенную продуктивность тимьянов, что, по-видимому, обусловлено их неполной самосовместимостью. Это говорит в пользу предположения о том, что низкая семенная продуктивность обоеполюх особей связана с самоопылением части цветков.

Для понимания влияния самоопыления на семенную продуктивность разных половых форм имеют значение и сравнительные наблюдения в естественных условиях, так как здесь отражаются результаты смешанного и перекрестного опыления.

Для этого летом 1969 г. в Подольском районе Московской обл. в популяции *Th. leucyanus* Oriz были заэтикетированы по 30 особей каждой половой формы, находящихся в фазе цветения. В фазе зрелых плодов их соцветия были собраны.

Созревшие семена тимьянов довольно долго не осыпаются, так как их выпадению препятствует кольцо плотно сомкнутых волосков, расположенное в зеве чашечки. При обычной методике очистки семян, применявшейся нами ранее (перетирание чашечек всего образца вручную), неизбежно упускаются некоторые детали, важные для характеристики плодоношения растений. При таком способе нельзя отличить щуплые семена от недозревших, что имеет важное значение, так как созревание семян у тимьянов довольно сильно растянуто даже в пределах одного соцветия, в особенности у видов с колосовидным соцветием; нельзя также определить, какой процент составляют погибшие на ранних этапах развития и какая часть цветков вообще не завязывает семян. Так как наибольший интерес в данном случае вызывало именно выяснение этих особенностей плодоношения, семенную продуктивность обоеполых и женских форм *Th. loevyanus* определяли более трудоемким путем просмотра чашечек под бинокляром, хотя он и менее точен в смысле установления величины общей плодовитости. Просматривалось по 1000 чашечек каждой половой формы, взятых без выбора от нескольких растений; при этом учитывалось число выполненных и щуплых семян, число неразвившихся семязачек и число семян, погибших на ранних этапах развития.

Выяснилось, что и в природных условиях семенная продуктивность обоеполой формы значительно ниже, что видно из следующих данных (в %):

Семена	Обоеполая форма	Женская форма
Выполненные	43,8	75,2
Щуплые	12,6	11,4
Погибшие в начале развития	6,2	1,6
Не развившиеся зачатки . .	37,4	11,8

Пониженная семенная продуктивность обоеполых форм *Th. loevyanus* объясняется, по-видимому, неблагоприятным влиянием самоопыления, так как практически все цветки в популяции этого вида были опылены. Данные распределения общего числа чашечек обеих форм по числу семян в них, приведенные ниже, подтверждают такой вывод.

Семена в чашечке	Обоеполая форма	Женская форма
Выполненные		
четыре	32	338
три	147	404
два	383	195
одно	413	56
Только щуплые и недоразвитые	24	7
Зачатки, не начавшие развития	1	—

Если бы снижение плодовитости обоеполых особей было обусловлено меньшей посещаемостью насекомыми и часть их оставалась не опыленной, то это привело бы к возрастанию числа цветков, вообще не завязавших семян. Однако у обеих форм цветки, не давшие ни одного семени, практически отсутствуют. Следовательно, все они были опылены.

У обоеполых форм преобладают чашечки, содержащие одно или два выполненных семени, а у женских особей в большинстве случаев из четырех имеющихся в цветке зачатков развиваются три-четыре. Пониженная плодовитость обоеполых форм, очевидно, связана с какими-то нарушениями в процессе оплодотворения, что наиболее вероятно при опылении растений собственной пылью, которое не всегда завершается оплодотворением.

Это объяснение представляется более правильным, чем предположение об общей пониженной способности к оплодотворению яйцеклеток обоюполых особей, которая могла бы служить свидетельством намечающегося разделения полов. Последнему противоречат описанные выше результаты искусственного самоопыления и свободного опыления обоюполых форм. Если бы способность к оплодотворению у этих форм была пониженной, то их семенная продуктивность не изменилась бы столь заметно в зависимости от типа опыления.

Сопоставление полученных данных показывает явную зависимость семенной продуктивности от типа опыления: наименьшее число семян образуется при самоопылении, наибольшее — при перекрестном опылении (женские особи). Смешанное опыление дает средние величины.

Семенная продуктивность свободно опылявшихся соцветий *Th. serpyllum* и *Th. mugodzharcus* оказалась в условиях культуры значительно более высокой, чем у исследовавшихся ранее видов [6]. Это может быть связано с тем, что оба вида имеют небольшие компактные соцветия, что уменьшает вероятность их самоопыления: у *Th. serpyllum* насчитывается в среднем 24 цветка, у *Th. mugodzharcus* — 36; среднее же число цветков в колосовидном соцветии обоюполой формы *Th. marschallianus* составляет 132.

С размером соцветия у тимьянов, возможно, связана и выраженность женской двудомности. Просмотр гербарного материала и наблюдения за живыми растениями показывают, что гинодиэция отчетливее выражена у видов с многоцветковыми и колосовидными соцветиями, т. е. в тех случаях, когда большое число цветущих одновременно цветков создает благоприятные условия для самоопыления.

Как показали наблюдения, различия в количестве семян, образуемых разными половыми формами *Thymus*, не сопровождаются разницей во всхожести. В лабораторных условиях всхожесть семян оказалась практически одинаковой. Семена *Th. loevyanus*, собранные в Подольском районе Московской обл., были высеяны в чашки Петри по 100 семян в трехкратной повторности от каждой половой формы. Всхожесть у семян женской формы была 99,7%, у семян обоюполых растений 99%. Семена обеих форм начинали дружно прорастать на третий, реже на второй день, причем в первые семь — десять дней проросло в среднем 90% семян. Единичные не проросшие семена оставались живыми в течение нескольких месяцев и сохраняли способность к прорастанию.

Семена тимьянов не нуждаются даже в самом кратковременном периоде покоя или дозревания. Не вполне зрелые семена, извлеченные из чашечек еще сохранивших травянистую консистенцию, также обнаружили высокую всхожесть.

Просмотр под биноклем большого числа чашечек для определения семенной продуктивности половых форм *Th. loevyanus* показал значительное варьирование семян по размеру. Величина семян изменяется в зависимости от условий их питания, что связано с положением цветков в полумутовках соцветия и числом развивающихся зачатков. Максимального размера достигают одиночные семена в центральных цветках, наиболее мелкие семена дают боковые цветки полумутовок, в особенности, если в таком цветке развиваются все зачатки. (Размер чашечек также зависит от положения цветка — у центральных цветков они достигают 5—5,2 мм; цветки на осях третьего-четвертого порядка полумутовки имеют наиболее мелкие чашечки — 2,5—3 мм.)

Величина семян, собранных с одного растения, по нашим определениям, может колебаться от $1,02 \times 0,96$ мм до $0,58 \times 0,48$ мм. Несмотря на то, что эти различия не связаны с полом растений, семена женских особей оказываются более однородными. Это объясняется более постоянным числом семян, завязывающихся в цветках.

Полученные данные показывают, что перекрестное опыление сочетается у тимьянов с частичным самоопылением, что вместе с вероятными случаями факультативного апомиксиса создает весьма сложную картину передачи наследственных свойств, отражающуюся в морфологическом разнообразии потомства.

Широкое развитие гибридизационных процессов в роде *Thymus* определяет генетическую гетерогенность многих природных популяций. Частичное самоопыление в таких популяциях способствует увеличению полиморфизма, создавая возможность проявления рецессивных генов у гомозиготных особей.

ЛИТЕРАТУРА

1. Н. Н. Каден, Т. П. Закалюкина. 1965. Морфология гинецея и плода бурчанниковых и губоцветных.— Вестн. МГУ, № 3.
2. Ч. Дарвин. 1948. Различные формы цветков у растений одного и того же вида. Собр. соч., т. 7. М.—Л., Изд-во АН СССР.
3. А. Schulz. 1888. Beiträge zur Kenntniss der Bestäubungseinrichtungen und Geschlechtsvertheilung bei den Pflanzen. Bibliotheca Botanica. Abhandlungen aus dem Gesamtgebiete der Botanik, H. 10. Cassel.
4. P. Knuth. 1899. Handbuch der Blütenbiologie, Bd. 2. Leipzig.
5. Л. М. Злобина. 1967. Цветение и плодоношение тимьяна (*Thymus marschallianus* Willd.).— В сб. бот. работ Белорусск. отд. ВБО, вып. 9. Минск, «Наука и техника».
6. Е. Е. Гогина. 1970. О некоторых особенностях цветения тимьянов.— Бюлл. Гл. бот. сада, вып. 77.
7. C. D. Pigott. 1954. Species delimitation and racial divergences in British *Thymus*. *New Phytologist*, 53, N 3.

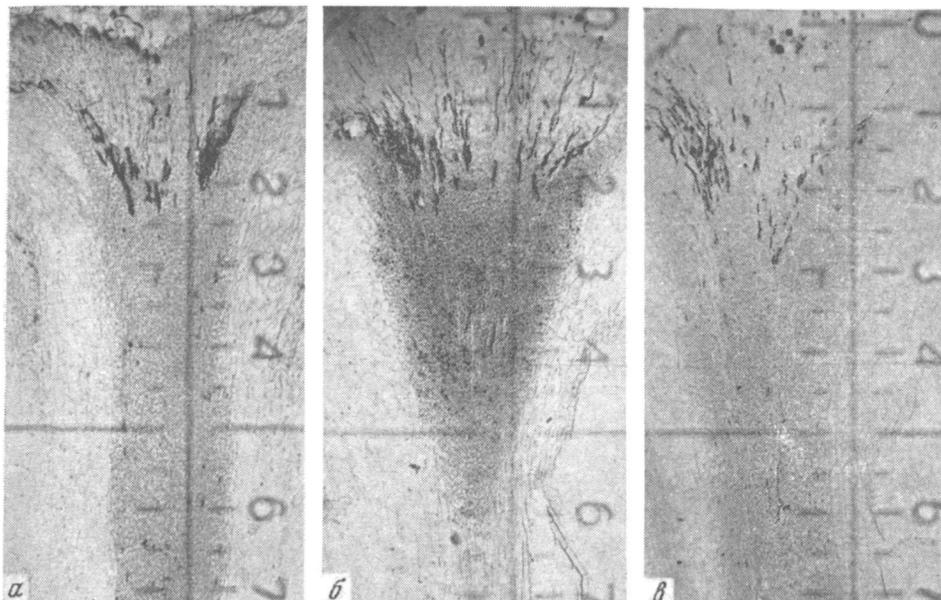
Главный ботанический сад
Академии наук СССР

РОСТ ПЫЛЬЦЕВЫХ ТРУБОК ПРИ СКРЕЩИВАНИИ *PETUNIA HYBRIDA* HORT. × × *NICOTIANA GLAUCA* GRAH.

М. М. Ахмедова

Нескрещиваемость видов весьма часто обуславливается замедленным ростом пыльцевых трубок в тканях чужеродного пестика. Кроме того, пыльцевые трубки могут прекратить свое развитие в различных частях пестика: в тканях рыльца, столбика, завязи или, проникнув а семязпочку, не оплодотворить ее [1—4]. При остановке роста на кончиках пыльцевых трубок в некоторых случаях образуются вздутия и трубки лопаются [5, 6]; несколько рядов пыльцевых трубок могут слиться, образуя «синтетические вздутия» больших размеров [7]; после внедрения в ткани столбика пыльцевые трубки иногда растут не в сторону завязи, а в сторону рыльца [8].

При опытах межродового скрещивания травянистого растения *Petunia hybrida* hort. ($2n=14$) с древесным табаком сизым *Nicotiana glauca* Grah. ($2n=24$) не было получено положительных результатов. Для выяснения причины нескрещиваемости наряду с чужеродным опылением рылец *P. hybrida* было проведено их самоопыление. В обоих случаях пестики фиксировали по Карнуа через 3, 6, 24, 36, 48 час. после опыления. Дальнейшая обработка материала выполнена по общепринятой методике. Были сделаны поперечные срезы рылец вместе со столбиками и отдельно семязпочек толщиной в 14 мк. Препараты окрашивали гематоксилином по Гайденгайну.



Рост пыльцевых трубок *N. glauca* в тканях пестика *P. hybrida*

а — скрещивание корнесобственных *P. hybrida* и *N. glauca*; *б* — скрещивание *P. hybrida* и *N. glauca* в год их предварительного вегетативного сближения; *в* — скрещивание *P. hybrida* и *N. glauca* в год их повторных прививок

При самоопылении *P. hybrida* пыльца на рыльце прорастала через 3 часа после опыления, через 24 часа пыльцевые трубки достигали завязи, а через 36 час. в большинстве зародышевых мешков мы наблюдали пыльцевые трубки, проникшие через микропиле.

При чужеродном опылении рылец *P. hybrida* пыльца *N. glauca* прорастала на рыльце через три часа после опыления и пыльцевые трубки росли в рыльце. Однако рост скоро прекратился, так как на их концах образовались небольшие вздутия, а в некоторых случаях пыльцевые трубки слились (рисунок, *а*). При этом длина пыльцевых трубок *N. glauca* в тканях пестика *P. hybrida* в среднем достигала 390—487 мк. Через 6, 24, 36, 48 час. после опыления длина пыльцевых трубок оставалась без изменений. Таким образом, нескрещиваемость *P. hybrida* × *N. glauca* объясняется остановкой роста пыльцевых трубок до достижения ими семязпочек.

Для изучения влияния предварительного вегетативного сближения на рост пыльцевых трубок *P. hybrida* была привита на *N. glauca*. Прививки хорошо срастались, привой зацвёл через 45—55 дней после прививки. Опыление свыше 600 цветков привоя *P. hybrida* пыльцой подвоя *N. glauca* не принесло успеха ни в год прививки, ни в год повторных прививок.

Эмбриологические исследования продольных срезов пестиков *P. hybrida*, опыленных пыльцой *N. glauca*, показали, что если при скрещивании непривитых растений пыльцевые трубки прекращали развитие, достигнув 390—487 мк, то у привитых длина отдельных пыльцевых трубок достигала 780 мк (рисунок, *б*, *в*). На концах пыльцевых трубок *N. glauca*, достигших максимальной длины в тканях пестика *P. hybrida*, не образовалось вздутий.

Метод предварительного вегетативного сближения основан на уменьшении физиологической несовместимости скрещиваемых видов. Если вопросы биохимии и физиологии прививок во многом уже изучены, то эмбриологические процессы при скрещивании предварительно вегетативно сближенных растений остаются малоисследованными. В этом направлении известна работа И. А. Самсоновой [9]. Она установила, что при скрещива-

нии вегетативно сближенных *Solanum nigrum* L. × *Lycopersicum esculentum* L. пыльцевые трубки проникали в завязь в большем количестве, чем при скрещивании без вегетативного сближения видов, при повторных прививках (в течение пяти-шести лет) количество пыльцевых трубок, проникших в завязь, увеличилось в два-три раза по сравнению со скрещиванием корнесобственных *S. nigrum* и *L. esculentum*.

В наших опытах предварительное вегетативное сближение вызвало уменьшение физиологической несовместимости *P. hybrida* и *N. glauca*, которое сказалось в ускорении роста пыльцевых трубок.

ЛИТЕРАТУРА

1. S. Niizeki. 1959. Cross experiments in Liliium. I. Pollen tube behaviours in the crosses of Liliium henryi with some species of Liliium.—Natur. Sci. Ochanomizu Univ., 10, N 2.
2. G. Müller. 1960. Untersuchungen über das Pollenschlauchwachstum bei verschiedenem Trifolium-Artkreuzungen.—Züchter, 30, N. 1.
3. Г. В. Камалова. 1962. О прорастании чужеродной пыльцы в пестике хлопчатника.—Узб. биол. журн., № 1.
4. В. А. Поддубная-Арнольди. 1964. Общая эмбриология покрытосеменных растений. М., «Наука».
5. Л. Н. Тугова. 1964. К исследованию роста пыльцевых трубок при отдаленной гибридизации.—Труды Кубанск. с.-х. ин-та, вып. 9 (37).
6. С. С. Зуч. 1965. Incompatibility in crosses of red, black and purple raspberries.—Proc. Amer. Hortic. Sci., 86.
7. Т. Б. Багыгина, О. А. Долгова, С. Н. Коробова. 1961. Поведение пыльцевых трубок при внутри- и межвидовой гибридизации.—Докл. АН СССР, 136, № 6.
8. И. Н. Львова. 1960. Изменения физико-химических свойств клеток рыльца во время роста пыльцевых трубок.—Сообщ. Моск. отд. Всес. бот. об-ва, вып. 1. М., Изд-во АН СССР.
9. И. А. Самсонова. 1962. Влияние предварительного вегетативного сближения на рост пыльцевых трубок при скрещивании томата с черным пасленом.—Труды Ин-та генетики АН СССР, № 26.

Ташкентский
сельскохозяйственный институт

МИКРОСПОРОГЕНЕЗ У ДИПЛОИДНОЙ И ТЕТРАПЛОИДНОЙ ЧЕРНУШКИ ДАМАССКОЙ (*NIGELLA DAMASCENA* L.)

Х. Х. Джалилова, Фан Фай

Нами было проведено сравнительно-цитологическое исследование хода мейоза в процессе микроспорогенеза у чернушки дамасской (*Nigella damascena* L.), однолетнего растения сем. лютиковых ($2n=12$). Аутотетраплоидная форма ($2n=24$) была получена В. С. Андреевым в 1956 г. [1].

Семена диплоида и тетраплоида *N. damascena* были высеяны в мае. Бутоны были зафиксированы в конце июля для последующего исследования микроспорогенеза; фиксацию проводили периодически по мере развития бутонов. Предварительно устанавливали прохождение мейоза с помощью временных препаратов, окрашенных пропион-кармином.

Препараты готовили по следующей методике: фиксация в смеси абсолютного спирта с ледяной уксусной кислотой (3:1); перевод материала в 70%-ный спирт; после хранения в холодильнике при 3–4°, перевод материала перед окраской на сутки в пропионовую кислоту, насыщенную железом, а затем в 4%-ный раствор кармина и кипячение на водяной бане

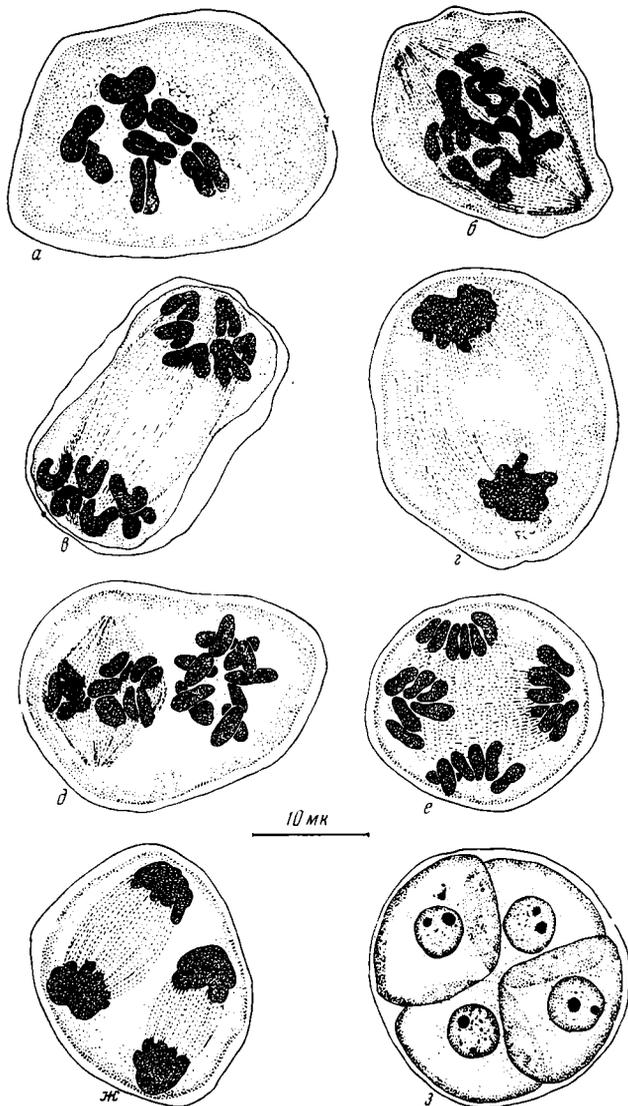


Рис. 1. Мейоз у диплоидной *Nigella damascena* L.

а — метафаза I; б — ранняя анафаза I; в — анафаза I; г — телофаза I; д — метафаза II; е — анафаза II; ж — телофаза II; з — тетрада микроспор

в течение 5 мин.; для удаления лишней краски и просветления цитоплазмы цветочные почки помещали на 3 мин. в 45%-ную уксусную кислоту, затем на 3 мин. в раствор хлоралгидрата.

Для постоянных препаратов одну часть бутонов фиксировали в жидкости Навашина (хром-ацет-формол) и в смеси: спирт — уксусная кислота (3:1). Другую часть бутонов перед фиксацией обрабатывали насыщенным раствором ортооксихинолина в течение 3 час. После такой обработки бутоны переносили в хром-ацет-формол. Далее материал обрабатывали по общепринятой цитологической методике.

Пыльца диплоидной и тетраплоидной *N. damascena* была проанализирована на стерильность в пропион-кармине.

Рисунки выполнены с помощью рисовальной камеры РА-4 при иммерсионном объективе $\times 90$ с числовой апертурой 1,25 и при сухом ахромати-

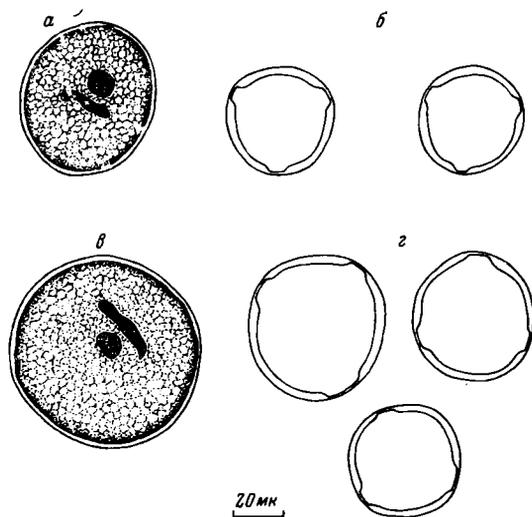


Рис. 2. Пыльцевые зерна

Диплоид:
 а — нормально сформированное,
 б — стерильные;
 тетраплоид:
 в — нормально сформированное;
 г — стерильные

ческом объективе $\times 40$ с апертурой 0,65 и окулярах разного увеличения ($\times 20$, $\times 10$, $\times 4$). Они снабжены масштабными линейками, дающими представление об истинных размерах изображаемых структур.

Тычинки у *N. damascena* развиваются в центростремительном направлении, поэтому в бутоне можно было проследить развитие микроспор на разных стадиях. У диплоидной *N. damascena* так же, как и у тетраплоидной, материнские клетки микроспор располагаются в гнездах пыльника в виде многослойной ткани.

Мейоз у диплоида *N. damascena* проходит нормально. В прометафазе I исчезает ядрышко и оболочка ядра, хромосомы представляют собой шесть

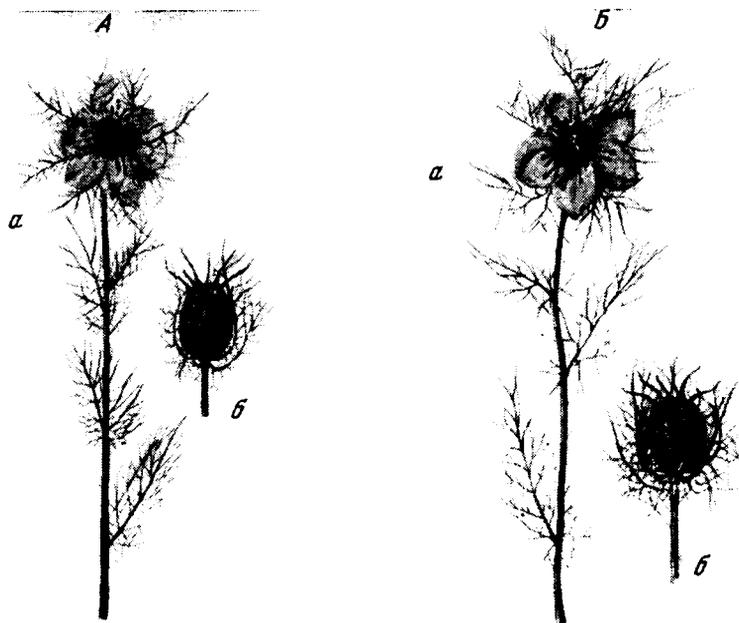


Рис. 3. Внешний вид цветка (а) и плода (б)

А — диплоид; Б — тетраплоид

хорошо различимых бивалентов (рис. 1, а). В анафазе I гомологичные хромосомы расходятся к противоположным полюсам (рис. 1, в). Затем наступает телофаза I (рис. 1, з).

После первого деления клеточных перегородок не образуется. За профазой II следует метафаза II. Хромосомы выстраиваются в плоскости экватора (рис. 1, д), и происходит расхождение хроматид к полюсам (рис. 1, е, ж). Наступает телофаза, и возникают четыре клетки. Тетрады микроспор формируются по симультанному типу. Веретена во II делении расположены крестообразно (рис. 1, е) или параллельно друг к другу (рис. 1, ж), поэтому расположение микроспор в тетрадах может быть тетраэдрическое (рис. 1, з) и изобилатеральное. Пыльцевые зерна шаровидной формы с хорошо заметной экзиной, с генеративной и вегетативной клетками (рис. 2, а).

Нами был высчитан средний объем нормально сформированных хорошо окрашенных пыльцевых зерен, который составлял $V_{\text{ср}} = 42225 \text{ мк}^3$; объем пустых зерен — $V_{\text{ср}} = 15906 \text{ мк}^3$. Ниже приведена сравнительная характеристика пыльцевых зерен *N. damascena* L.

Пыльцевые зерна	Диплоид	Тетраплоид
число просмотренных	4782	4463
нормальных	4464	3092
с одним ядром	—	50
пустых	318	1321
Средний диаметр одного зерна, мк		
нормального	38,4	51,6
с одним ядром	26,7	43,4
пустого	20,8	38,7
Средний объем одного зерна, мк ³		
нормального	42 225	71 957
пустого	15 907	30 357

Из общего числа 4464 (93,35% ± 1,13) зерна были нормально сформированными, а 318 (6,65% ± 0,34) — мелкими и пустыми (рис. 2, б). Следовательно, фертильность пыльцы диплоидной *N. damascena* L. была сравнительно нормальной.

Тетраплоидная чернушка имеет более толстый и устойчивый стебель. Цветки крупнее диплоидных, лепестки круглые с заостренным кончиком, более плотные и интенсивнее окрашены в голубой цвет (рис. 3, а). Плод у диплоидной *N. damascena* L. — продолговатая коробочка, у тетраплоидной коробочка почти округлая (рис. 3, б) и после созревания из-за большого содержания антоциана принимает темно-фиолетовую окраску.

Интерфазные ядра материнских клеток микроспор тетраплоида содержат два — пять ядрышек. В то время как мейоз диплоидных растений характеризуется нормальной конъюгацией хромосом с образованием шести бивалентов в метафазе первого деления, конъюгация хромосом тетраплоидной *N. damascena* обнаруживает ряд отклонений. В метафазе I не всегда отмечалась парная конъюгация хромосом с образованием только бивалентов. Нами были обнаружены клетки, содержащие мультиваленты (рис. 4, а, б). Чаще всего встречались тетраваленты в числе от одного до трех, которые имели различную форму: в виде цепи, в виде буквы Z, в виде кольца (рис. 4, в, IV). Реже встречались в метафазе I триваленты в виде цепочки (рис. 4, в, III) и униваленты (рис. 4, в, I). Биваленты имели форму кольца и V-образную форму (рис. 4, в, II) или были расположены цепочкой. Нами были подсчитаны мультиваленты, приходящиеся на одну клетку в стадии метафазы первого деления.

Всего было просмотрено 178 клеток, причем число унивалентов (I) составляло 20, бивалентов (II) — 1067, тривалентов (III) — 38, тетравален-

тов (IV) — 234. В среднем на одну клетку приходилось: унивалентов 0,16, мультивалентов 5,99 II, 0,21 III и 1,31 IV.

В анафазе первого деления хромосомы расходятся к противоположным полюсам. На этой стадии также имелись отклонения. Нам удалось наблюдать отставания одного унивалента в 157 случаях, двух — в 148 и трех — в 27 случаях в конце анафазы — начале телофазы (рис. 4, *г—е*), в 46 случаях были опережения одного унивалента. Отстающие хромосомы либо подтягивались к полюсам, либо оставались у экватора. Всего было проанализировано 611 клеток, причем отклонения были отмечены в 378 клетках.

Во втором делении веретена чаще всего расположены под углом друг к другу (рис. 5, *а*). В анафазе II также наблюдались отставания хромосом (рис. 5, *б*). За анафазой II следует телофаза II (рис. 5, *в*). В результате неправильностей в мейозе были обнаружены помимо тетрад (рис. 5, *г*) пентады (рис. 5, *д*).

Измерение диаметра и вычисление объема нормально сформированных и лишенного содержимого пыльцевых зерен показали, что у зрелой пыльцы тетраплоидной *N. damascena* можно было отметить три группы пыльцевых зерен: 1) нормально сформированные с генеративной и вегетативной клетками (рис. 2, *в*); 2) зерна, содержащие лишь одно ядро микроспоры; 3) зерна без содержимого и представленные только оболочками (рис. 2, *г*).

Пыльцевые зерна первой группы имеют наибольший объем: в два-три раза крупнее пустых и в полтора раза — окрашенных с одним ядром.

Было подсчитано 4463 пыльцевых зерна. Из них 3092 (69,28% ± 0,94) нормально сформированные, 50 (1,13% ± 0,15) с одним ядром и 1321 (29,59% ± 0,67) пустые. Эти данные говорят о значительной стерильности пыльцы тетраплоида и свидетельствуют о большом числе отклонений в ходе мейоза (см. стр. 81).

Изучению мейоза у тетраплоидных форм различных видов посвящено много исследований. У тетраплоидной *Datura* было обнаружено 12 тетравалентов и наблюдалось неправильное расхождение хромосом в мейозе более чем на 25% материнских клеток микроспор [2]. У тетраплоидных томатов было установлено наличие одного-двух тетравалентов перед первой метафазой и образование мультивалентов в первом делении [3—4]. Дарлингтон описывает у тетраплоидов десять возможных конфигураций соединения в тетраваленты [5]. Нам у тетраплоидной *N. damascena* в метафазе I удалось наблюдать в основном только две конфигурации тетравалентов — в виде цепочки и кольца.

Описан микроспорогенез у аутотетраплоидной гречихи; были отмечены нарушения в ходе мейоза и обнаружены тетраваленты, реже триваленты и униваленты; в анафазе I и телофазе I многократно наблюдалось отставание хромосом, в результате чего впоследствии образовывались мелкие ядра (микронуклеусы) [6].

У тетраплоидной ржи частота мультивалентов (тетравалентов и тривалентов) колеблется от нуля до семи, причем чаще встречались тетраваленты, число которых колебалось от 3,80 до 4,05. В клетках с тривалентами имелось соответствующее число унивалентов, но в некоторых случаях унивалентов было больше, чем тривалентов вследствие замещения одного бивалента двумя унивалентами [7].

В работе с тетраплоидной формой *Taraxacum kok-sagyz* наряду с бивалентами наблюдалось образование тетравалентов и унивалентов, неодновременное и неравномерное расхождение хромосом к полюсам; наряду с тетрадами отмечались и полиады [8].

В метафазе I у тетраплоидного льна были обнаружены тетраваленты в числе от 5—6 до 11, чаще встречалось 8—11 тетравалентов. В связи с неравномерным распределением хромосом в конце второго деления наблюдалось образование пентад, гексад и октад [9].

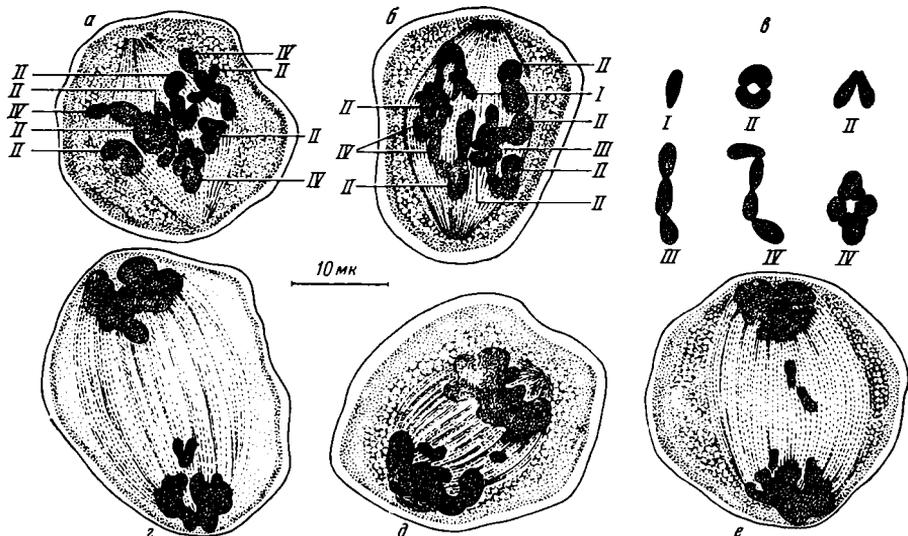


Рис. 4. Мейоз у тетраплоида (I деление)

a, б — метафаза I с унивалентами (I), бивалентами (II), тривалентами (III), тетравалентами (IV)
в — внешний вид мультивалентов: I — унивалент, II — бивалент, III — тривалент, IV — тетравалент; анафаза с отставанием бивалента: *з* — одного, *д* — двух, *е* — трех

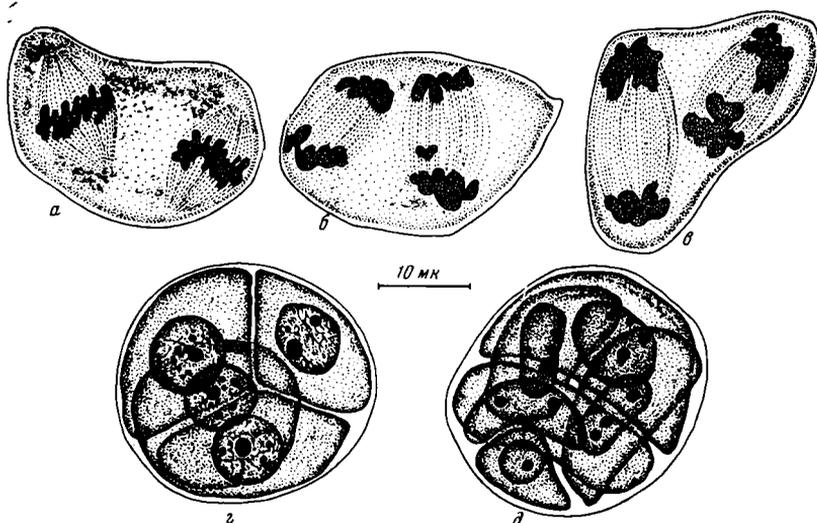


Рис. 5. Мейоз у тетраплоида (II деление)

a — метафаза II; *б* — анафаза II с отставанием одного бивалента; *в* — телофаза II; *г* — тетрада микроспор; *д* — пентада микроспор

В метафазе I у тетраплоидного огурца было отмечено наличие тетравалентов, тривалентов и унивалентов. Хромосомы распределялись по группам: 1) 2—IV, 1—III, 1—II, 1—I; 2) 1—IV, 3—II, 1—I; 3) 1—IV, 1—III, 2—II, 3—I. Было обнаружено также опережение унивалентов или же отставание хромосом. Метафаза II и анафаза II тоже проходили с нарушениями. Наряду с тетрадами были отмечены пентады, гексады и октады [10].

Обнаруженное нами увеличение числа унивалентов в анафазе I по сравнению с метафазой I в мейозе у тетраплоидной *N. damascena* можно объяснить, по-видимому, образованием «ложных» унивалентов.

«Ложные» униваленты возникают при расхождении тетравалентов или тривалентов при «линейной» или «индифферентной» ориентации центромер. «Ложные» униваленты либо остаются на экваторе, либо их центромеры делятся и хроматиды расходятся к полюсам, но часто не доходят до дочерних ядер [11].

Значительную стерильность пыльцы у тетраплоидной *N. damascena* можно объяснить наличием большого числа мультивалентов в клетке, что отмечено в опубликованных исследованиях [12—14]. Показано, что аутотетраплоиды, характеризующиеся значительной стерильностью пыльцы, имели большое число тетравалентов и тривалентов. При проведении селекции фертильность растения увеличивается, в то же время число унивалентов падает.

Полученные нами результаты совпадают с данными большинства опубликованных исследований. Нами отмечено неправильное прохождение мейоза у тетраплоидной *N. damascena*. В метафазе были обнаружены тетраваленты в числе от нуля до трех; реже встречались триваленты и униваленты. В анафазе I наблюдались отставания унивалентов, и в сравнительно редких случаях были опережения. В анафазе II деления мы также наблюдали отставание хромосом. В результате неправильностей в мейозе нами обнаружено наряду с образованием тетрад наличие пентад, что говорит о неправильном расхождении и неравномерном распределении хромосом у полюсов.

ВЫВОДЫ

Мейоз у диплоидной *N. damascena* протекает нормально, без отклонений.

У тетраплоидной формы обнаружено образование унивалентов, тривалентов и тетравалентов в метафазе первого деления. Тетраваленты имели форму зигзагообразной цепи и кольца, триваленты — форму цепи. Отмечены отставания одного—трех унивалентов в анафазе I и телофазе I; в редких случаях отмечены опережения. Наблюдалось образование пентад.

Число нормально сформированных пыльцевых зерен у тетраплоидной формы меньше, чем у диплоидной, на 21,7%. У тетраплоидной формы отмечены значительно большие размеры цветка, корбочки, пыльцевых зерен.

ЛИТЕРАТУРА

1. В. С. Андреев. 1962. Экспериментально полученная аутотетраплоидная форма чернушки дамасской (*Nigella damascena* L.) — В сб. «Полиплоидия у растений». М., Изд-во АН СССР.
2. J. Belling, A. F. Blakeslee. 1923. The reduction division in haploid, diploid, triploid and tetraploid Daturas.— Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A., N 9.
3. L. M. Humphrey. 1934. The meiotic divisions of haploid, diploid, triploid and tetraploid tomatoes with special reference to the prophase.— Cytologia, 5, N 3.
4. M. Upcott. 1935. The cytology of triploid and tetraploid *Lycopersicum esculentum*.— J. Genetics, 31, N 1.
5. C. D. Darlington. 1931. Meiosis in diploid and tetraploid *Primula sinensis*.— J. Genetics, 24, N 1.
6. С. Л. Фролова, В. В. Сахаров. 1946. Микроспорогенез у аутотетраплоидной гречи (*Fagopyrum esculentum* Mnch.) и ее плодовитость.— Булл. Моск. об-ва испыт. природы, отд. биол., 51, вып. 4—5.
7. A. Müntzing. 1951. Cyto-genetic properties and practical value of tetraploid rye.— Hereditas, 37, N 1—2.
8. В. А. Поддубная-Арнольди. 1962. Эмбриология некоторых полиплоидов, полученных экспериментально.— В сб. «Полиплоидия у растений». М., Изд-во АН СССР.
9. А. Н. Лукков. 1966. Цитологическое изучение тетраплоидных льнов и их плодовитость.— В кн. «Экспериментальная полиплоидия в селекции растений». Новосибирск, «Наука».

10. Г. М. Расу-Заде. 1967. Микроспорогенез у тетраплоидных форм огурца.— Труды Ин-та ген. и сел. (МСХ АзербССР), 5.
11. C. W. P. Dawson. 1962. An introduction to the cytogenetics of polyploids. Oxford, Blackwell Scient. Publ.
12. C. D. Darlington. 1964. Chromosome botany and the origins of cultivated plants. 2-nd ed. London.
13. M. S. Swaminathan, K. Sulbha. 1959. Multivalent frequency and seed fertility in raw and evolved tetraploids of *Brassica campestris* var. *toria*.— Z. Vererbungslehre, 90, N 3.
14. C. P. Malik, I. S. Grover. 1968. Cytological relationship in the *Convolvulus pluricaulis* complex.— Genetica, 39, N 2.

Главный ботанический сад
Академии наук СССР

Лаборатория
отдаленной гибридизации
Институт биологии развития
Академии наук СССР

НАКОПЛЕНИЕ ФЛАВОНОЛОВ У ВОЛОДУШКИ ЗОЛОТИСТОЙ ПРИ ЕЕ ИНТРОДУКЦИИ

А. В. Киселева, В. Г. Минаева,
Г. Н. Горбалева

Виды рода володушки *Vipulegium* L. из сем. зонтичных Umbelliferae известны в медицине как желчегонные [1, 2], сокогонные [3, 4] и капилляроукрепляющие [5, 6] средства. Их основными действующими веществами считают флавонолы [5, 7].

Литературные данные о флавоновых веществах растений при переносе в культуру недостаточны. Установлено, что состав флавонолов в лепестках и семенах дикорастущего картофеля богаче, чем у его культивируемых форм [8]. Опубликованы некоторые данные об увеличении содержания флавоновых веществ у володушки золотистой *Vipulegium aureum* Fisch. в условиях культуры [9].

В этой работе сообщаются результаты изучения сезонной динамики накопления флавонолов у культивируемой *V. aureum* в условиях различных вегетационных периодов и в связи со способами возделывания. Интерес к володушке золотистой обусловлен не только ее лекарственной ценностью [3—5], но и большим содержанием в ней флавонолов [10], в составе которых найдены пять компонентов: кверцетин, изорамнетин и их гликозиды — рутин, изокверцитрин и изорамнетин-3-рутинозид [11].

Пробы дикорастущих растений брали в разреженном сосновом бору в окрестностях Новосибирска, а культивируемых растений — с участков Центрального Сибирского ботанического сада в Новосибирске. Высеивались семена из окрестностей Новосибирска и с Юго-Восточного Алтая. Семена, собранные с растений в окрестностях Новосибирска в соседнем с участком лесу, высеивали сразу же после сбора при норме высева 6 кг/га и глубине заделки 0,5—1 см [9]. На Алтае семена собирали в районе Курайского хребта и высеивали немедленно после доставки. Растения для пересадки брали в фазе розетки в соседнем лесу; пересаженные растения весной подкармливали азотными удобрениями из расчета 30 кг/га, а осенью — фосфором и калием из расчета 45 кг/га действующего начала. В остальном уход за посадками был одинаков с уходом за посевами.

Количество флавонолов в 1964 и 1965 гг. определяли методом Вильсона в дополнении А. Р. Гусевой и М. Н. Нестюк [12]. При изучении качественного состава и количества флавоноловых соединений в 1966—1968 гг. использовали метод хроматографии на бумаге [13].

В 1964 г. было проведено изучение накопления флавонолов в дикорастущих, посеянных семенами и пересаженных растениях. Хроматографи-

ческий анализ качественного состава флавонолов не обнаружил каких-либо отличий в исследованных растениях. Определение количества флавоноловых соединений выявило, что у дикорастущих растений их накапливается меньше (таблица).

При посеве семенами растения оказались богаче флавонолами, чем при пересадке, и в последующие годы пересадочная культура не изучалась.

Количество флавонолов (в мг/г) у растений володушки (1964 г.)

Материал	Дикорастущие	Культивируемые	
		пересаженные	из семян
Листья в фазе			
розетки	19,6	29,1	35,0
бутонизации	13,4	17,0	40,0
Бутоны	14,0	13,4	—

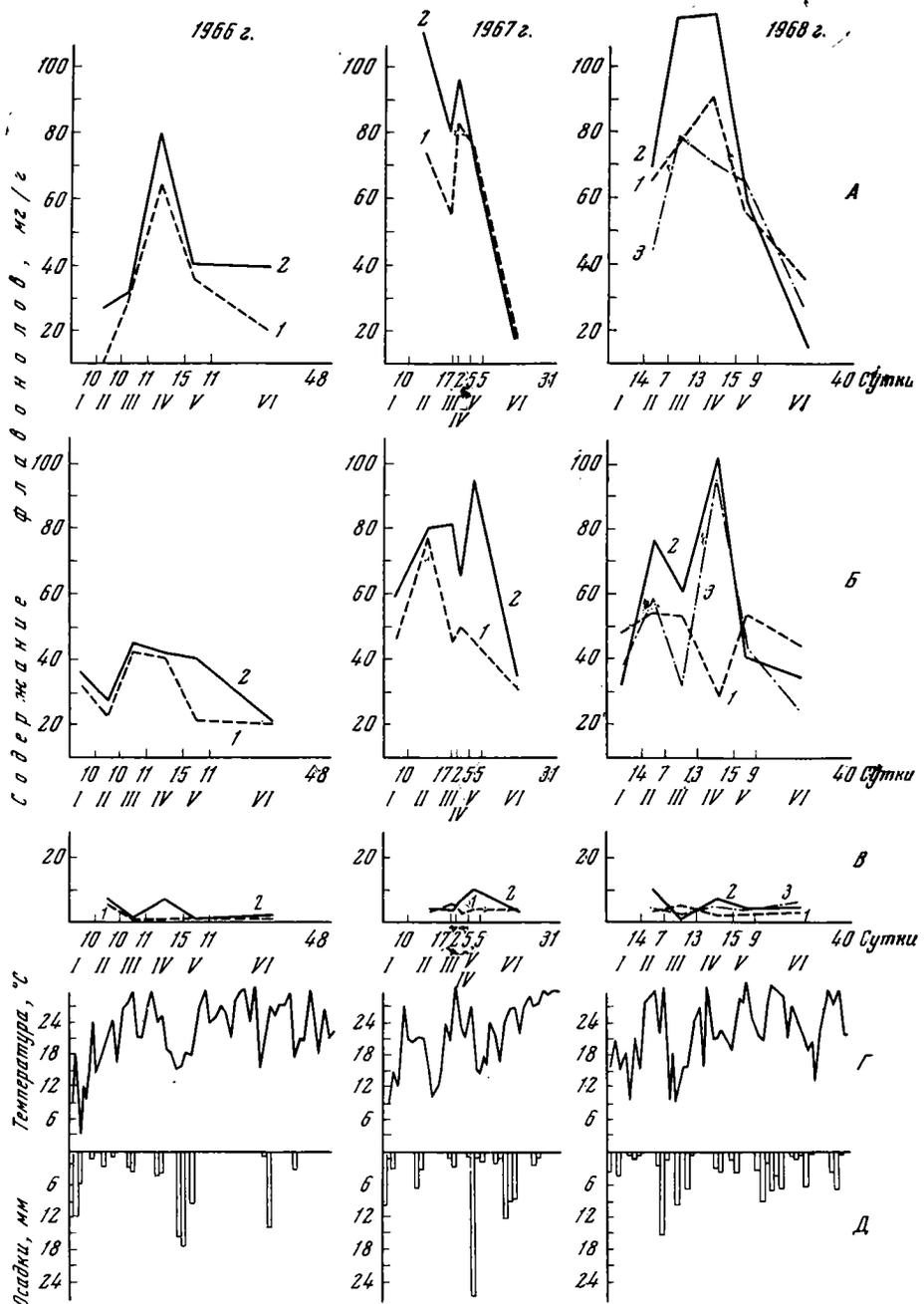
Качественная хроматография флавонолового состава дикорастущих и культивируемых (семенами) растений в 1965 г., как и в предыдущем, показала сходство изучаемых образцов. Содержание же флавонолов, определяемое в фазы розетки, бутонизации и начала цветения, существенно отличалось: у интродуцируемых растений оно было в два-три раза (в зависимости от органа) выше, чем у дикорастущих (в мг/г):

	Дикорастущая	Культивируемая
Розетка		
Листья	7,2	30,3
Бутоны	25,0	92,3
Бутонизация		
Листья	19,8	47,8
Стебли	2,5	4,8
Начало цветения		
Цветки	58,7	72,1
Листья	20,0	58,4
Стебли	2,6	5,5

В вегетационные периоды 1966—1968 гг. накопление флавонолов изучали в фазы розетки, бутонизации, начала, массового и конца плодообразования. В течение 1966—1968 гг. брали пробы растений, выращенных из местных семян, а в 1968 г. и растений, выращенных из семян, полученных с Алтая.

Качественный хроматографический анализ исследуемых образцов володушки указал на тождественность флавонолового состава дикорастущих и культивируемых растений в течение вегетационного периода. В цветках, стеблях и листьях изучаемых растений неизменно обнаруживали пять собственных виду компонентов.

Сравнение динамики накопления флавонолов у дикорастущих и перенесенных в культуру растений указывает на сходство исследуемых образцов, но содержание флавоноловых соединений у культивируемых растений выше, чем у дикорастущих (рисунок). Отличают дикорастущие и культивируемые растения также некоторые особенности в ходе накопления этих веществ в течение вегетационного периода.



Накопление флавонолов у володушки золотистой

А — цветки; Б — листья; В — стебли; Г — среднесуточная температура; Д — осадки; растения: 1 — дикорастущие (близ Новосибирска), 2 — выращенные из семян, собранных близ Новосибирска, 3 — выращенные из семян, собранных на Алтае; I — фаза розетки; II — бутонизация; III — начало цветения; IV — массовое цветение; V — конец цветения; VI — плодообразование

В стеблях культивируемых растений содержание флавонолов падало от бутонизации к началу цветения (минимум) и достигало максимума в период массового (1966, 1968 гг.) или конца (1967 г.) цветения, снова снижаясь к периоду плодообразования. В стеблях дикорастущих растений наибольшее содержание флавонолов наблюдали в периоды бутонизации (1966 г.) или в начале цветения (1967, 1968 гг.). Кроме того, амплитуда колебаний количества флавонолов в период вегетации была меньше, чем в интродуцируемых растениях.

Листья и репродуктивные органы володушки гораздо богаче флавонолами (иногда свыше 100 мг/г), и содержание их сильно колеблется по фазам: минимальное количество отличалось от максимального в несколько раз (в цветках в 1968 г. более, чем в 20 раз). В листьях, репродуктивных органах и стеблях, амплитуда колебаний в период вегетации была у культивируемых растений выше.

Наибольшее количество флавонолов в листьях отмечено в фазы бутонизации или начала цветения, затем содержание их снижается. У культивируемых растений после резкого спада количества флавонолов в начале цветения (1968 г.) или в период массового цветения (1967 г.) наблюдался второй подъем в конце цветения (1967 г.) или в период массового цветения (1968 г.). У дикорастущих растений второй подъем был выражен очень слабо (1967 г.) или наблюдалось снижение содержания флавонолов до минимума (1968 г.). В 1966 г. динамика накопления флавонолов у дикорастущих и интродуцируемых растений была схожа, но в листьях дикорастущих растений содержание флавонолов в конце цветения падало более резко, чем у культивируемых. В фазе плодообразования листья дикорастущих растений иногда содержат больше флавонолов, чем культивируемые (1968 г.).

Репродуктивные органы характеризовались наибольшим содержанием флавонолов и наивысшей амплитудой сезонных изменений [10, 14]. В 1966 г. содержание флавонолов быстро возрастало к периоду массового цветения, резко падало к его концу и продолжало уменьшаться в период плодообразования. В 1967 г. максимальное содержание было отмечено в фазу бутонизации; к началу цветения наблюдалось значительное уменьшение, к фазе массового цветения — заметное повышение и в период конца цветения и плодообразования — резкое падение. При этом накопление флавонолов у культивируемых и дикорастущих растений шло почти параллельно, а в последние фазы иногда совпадало (1967 г.).

В 1968 г. динамика накопления флавонолов в репродуктивных органах у дикорастущих и интродуцируемых растений несколько различалась. У растений, выращенных из новосибирских семян, количество флавонолов возрастало почти до максимума в период от бутонизации до начала цветения, несколько увеличивалось во время массового цветения, а затем резко падало до конца вегетационного периода. У растений, выращенных из алтайских семян, в течение всего вегетационного периода репродуктивные органы содержали значительно меньше флавонолов, а максимум их накопления приходился на фазу начала цветения. В репродуктивных органах дикорастущих растений было меньше флавонолов, чем у культивируемых, и максимум их накопления наблюдался в фазу массового цветения. В конце вегетации разница между дикорастущими и культивируемыми растениями стиралась, а затем в плодах дикорастущих растений было больше флавонолов, чем у культивируемых.

Несмотря на различия в динамике накопления, в период цветения всегда наблюдалось высокое содержание этих соединений, а в период плодообразования — минимальное.

Полученные данные показывают, что условия культуры положительно влияют на содержание флавонолов в надземных органах володушки золотистой.

Резкие различия в накоплении флавонолов у дикорастущих и культивируемых растений проявлялись, как правило, в период максимального накопления этих веществ. В конце вегетационного периода различия сглаживались и иногда переходили в обратные. Это можно объяснить, если рассматривать флавонолы как активные растительные метаболиты и в особенности как вещества, необходимые для осуществления репродуктивного процесса, предположение о чем высказывалось нами ранее [15, 16]. При выращивании растений в лучших условиях усиливается биосинтез наиболее важных для их жизнедеятельности соединений. Максимальное количество флавонолов накапливается в период цветения, когда их присутствие необходимо для нормального хода репродуктивных процессов.

На накопление флавонолов у культивируемых растений влияет происхождение семян. В растениях, выращенных из местных семян, почти на протяжении всего вегетационного периода содержание этих веществ выше, чем у растений из семян, собранных на Алтае.

Динамика накопления флавонолов в листьях, и репродуктивных органах изучаемых образцов различается по годам. Можно полагать, что, по-видимому, эти отличия связаны с неодинаковыми метеорологическими условиями. В 1966 г., при более или менее равномерном распределении температурных пиков в начале и второй половине вегетации, во время цветения растений наблюдалось некоторое понижение температуры и неравномерное выпадение осадков, причем их большая часть приходилась на период цветения. Последний составлял 37 дней, а массовое цветение продолжалось 15 дней. Количество флавонолов в этом году было наименьшим.

В 1967 г. период цветения характеризовался высокими температурами и обилием влаги в конце цветения. Его продолжительность составляла лишь 12 дней, а массовое цветение прошло за 5 дней. Количество флавонолов в листьях и репродуктивных органах в 1967 г. было выше, чем в 1966 г. Больше всего флавонолов накопилось в 1968 г. Этот год характеризовался более равномерным распределением и температурных пиков, и выпадением осадков, чем предыдущий. Продолжительность периода цветения составляла так же, как и в 1966 г., 37 дней, а массовое цветение — 15 дней. Наивысшее содержание флавонолов в этом году совпадало с достаточным и равномерным увлажнением и сравнительно невысокими температурами.

ВЫВОДЫ

Качественный состав флавонолов в дикорастущих и культивируемых растениях володушки золотистой одинаков, но в условиях интродукции количество этих веществ повышается. Оптимальным сроком заготовки и уборки володушки является период цветения, когда в надземной части растения содержится наибольшее количество флавонолов.

ЛИТЕРАТУРА

1. В. Г. Вогралик, Э. Э. Кристер, С. В. Виленчик. 1946. Володушка как новое железное растение.— В сб. «Новые лекарственные растения Сибири и их лечебные препараты», вып. 2. Томск.
2. М. И. Соловьева. 1961. Действие экстрактов володушки, пижмы и бессмертника на желчевыделение.— В сб. «Материалы II совещания по исследованию лекарственных растений Сибири и Дальнего Востока». Изд-во Томск. ун-та.
3. Т. И. Мирецкая. 1946. Влияние володушки золотистой на секреторную и эвакуаторную функции желудка.— В сб. «Новые лекарственные растения Сибири и их лечебные препараты», вып. 2. Томск.
4. Т. И. Шустова. 1965. Влияние пижмы обыкновенной и володушки золотистой на желудочную секрецию собак.— В сб. «Материалы теоретической и клинической медицины», вып. 5. Томск.
5. А. С. Лапик. 1965. Сравнительная биологическая активность препаратов флавоновых веществ из некоторых растений сибирской флоры.— В кн. «Растительные ресурсы Сибири, Урала и Дальнего Востока». Новосибирск, «Наука».

6. В. Г. Минаева, А. С. Лапик. 1961. К вопросу о Р-витаминной активности володушки многожилчатой.— Труды Центральн. республ. бот. сада СО АН СССР, вып. 5. Новосибирск.
7. Л. Н. Дьяконова, А. С. Лапик. 1959. Химико-фармакологическое исследование володушки золотистой.— В сб. «Новые лекарственные растения Сибири, их лечебные препараты и применение», вып. 5. Изд-во Томского ун-та.
8. J. B. Harborne. 1962. Plant polyphenols.— Biochem. Jourн. 84, N 1.
9. К. А. Соболевская, В. Г. Минаева, А. И. Якубова, Г. Н. Горбалева, А. В. Киселева. 1967. К интродукции сибирских видов володушки.— В сб. «Полезные растения природной флоры Сибири». Новосибирск, «Наука».
10. А. Г. Валуцкая. 1969. Закономерности накопления флавонолов у некоторых видов рода *Vupleurum* L. в юго-восточном Алтае. Автореф. канд. дисс. Томск.
11. В. Г. Минаева, Т. А. Волгонская, А. Г. Валуцкая. 1965. Сравнительное изучение флавоноидного состава некоторых сибирских видов володушки.— Раст. ресурсы, 1, вып. 2.
12. А. Р. Гусева, М. Н. Нестюк. 1953. К методике определения флавоновых веществ в растениях.— Биохимия, 18, вып. 4.
13. В. Г. Минаева, Т. А. Волгонская, А. Г. Валуцкая, А. В. Киселева. 1967. О количественном определении флавоновых веществ в растениях.— В сб. «Полезные растения природной флоры Сибири». Новосибирск, «Наука».
14. В. Г. Минаева. 1965. Сравнительное изучение накопления флавоновых веществ в володушке золотистой и володушке многожилчатой.— В сб. «Растительные ресурсы Сибири, Урала и Дальнего Востока». Новосибирск, «Наука».
15. В. Г. Минаева, Т. А. Волгонская. 1964. Флавоноиды володушки многожилчатой (*Vupleurum multinerve* DC.).— Докл. АН СССР, 154, № 4.
16. В. Г. Минаева, Г. Н. Горбалева. 1967. О влиянии флавоноидов на прорастание пыльцы и рост пыльцевых трубок.— В сб. «Полезные растения природной флоры Сибири». Новосибирск, «Наука».

Центральный
Сибирский ботанический сад
Новосибирск

ВЛИЯНИЕ ГИББЕРЕЛЛИНА И КИНЕТИНА НА ГОРМОНАЛЬНЫЙ ОБМЕН В ПРОРОСТКАХ КУКУРУЗЫ

Г. П. П у ш к и н а

Считается, что рост растений регулируется системой фитогормонов: ауксины, гиббереллины, кинины и ингибиторы. Несмотря на то, что растительный организм синтезирует гормоны самостоятельно, во многих случаях добавление их извне оказывает положительное действие. Для изучения механизма действия как естественных, так и внесенных фитогормонов важно выяснить вопрос об их содержании в растении.

В литературе указывается, что экзогенные регуляторы роста оказывают влияние на гормональный обмен растительного организма [1] и что обработка растений гиббереллином (ГБ) увеличивает содержание гиббереллиноподобных веществ (ГПВ) [2]. По влиянию кинетина (КН) имеются наблюдения, что он значительно снижает содержание ГПВ у фасоли и яровой пшеницы на 12-м и 36-ом ясу прорастания [3]; снижение содержания ГПВ наблюдалось также в верхушечных почках мари красной [4]. Неоднократно отмечалось, что содержание ауксинов в растении увеличивалось при обработке ГБ [5, 6]. В имеющихся единичных работах указывается, что обработка КН не влияет на содержание эндогенных ауксинов.

Мы проводили сравнительное изучение влияния ГБ и КН на содержание ауксинов и ГПВ в проростках кукурузы. В качестве объектов исследования были взяты 12-дневные зеленые проростки кукурузы сорта Немчиновская, выращенные на водопроводной воде. Растения опрыскивали водными растворами ГБ (100 мг/л) и КН (20 мг/л). Определения проводили на третий день после опрыскивания. Содержание свободных ауксинов определяли хроматографическим методом [7]. Ауксины экстрагирова-

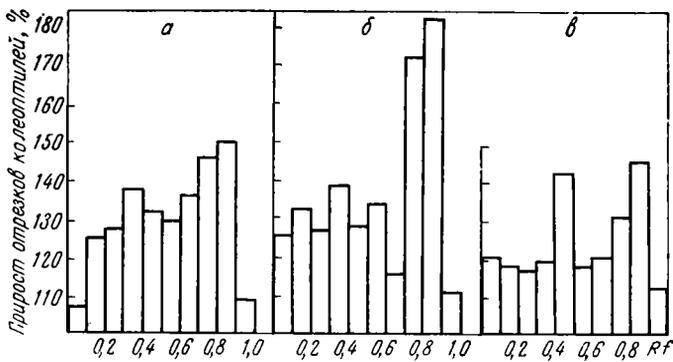


Рис. 1. Гистограммы гиббереллинов спиртовых вытяжек из проростков кукурузы

а — контроль; б — гиббереллин; в — кинетин

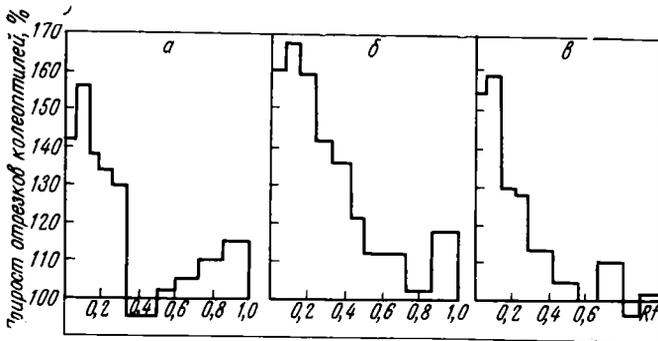


Рис. 2. Гистограммы ауксинов эфирных вытяжек из проростков кукурузы

а — контроль; б — гиббереллин; в — кинетин

ли подкисленным серным эфиром. В качестве растворителя применяли смесь: *n*-бутанол : аммиак : вода в соотношении 10 : 1 : 1. Хроматограмму просматривали в УФ в парах аммиака и без них. Светящиеся зоны вырезали, элюировали 2%-ным раствором сахарозы и проверяли на биологическую активность. Содержание гиббереллиноподобных веществ определяли по методу, описанному у М. Х. Чайлахяна и В. Н. Ложниковой [8]. Для количественного определения ГПВ экстрагировали этиловым спиртом. Спиртовые экстракты наносили на хроматограмму и разгоняли в смеси растворителей — изопропиловый спирт : вода (5 : 2). Хроматограмму разрезали на десять зон и каждую зону исследовали на биологическую активность. Интенсивность фотофосфорилирования определяли по методике, описанной в работе Р. М. Бекиной, Н. М. Сисакяна [9]. Реакционная смесь содержала: суспензию хлоропластов — 0,5 мл; АДФ — 5 Ммол; ФМС — 0,003 Ммол; K_2HPO_4 — 5 Ммол; $MgCl_2$ — 3,6 Ммол. Источником света служили лампы накаливания. Интенсивность освещения 15 тыс. лк. Время инкубации 15 мин. Реакцию останавливали добавлением 2 мл 4%-ной $HClO_4$. Об интенсивности фотофосфорилирования судили по убыли неорганического фосфора в освещенных пробах по сравнению с темновым контролем. Фосфор определяли по методике, описанной в работе Я. Х. Таракулова [10]. Хлорофилл определяли спектрофотометрически в ацетоновой вытяжке. Расчет вели по формуле Маккини [11].

Результаты опытов по влиянию ГБ и КН на содержание ГПВ и ауксинов в 12-дневных проростках кукурузы представлены на гистограммах (рис. 1, 2). Гистограммы строились следующим образом: на горизонтальной оси откладывалось значение Rf, т. е. положение зоны на хроматограмме, а на вертикальной — прирост биотеста, выращенного на сахарозе (в случае ауксинов) и дистиллированной воде (в случае ГПВ). Для удобства оперирования с данными определялась суммарная активность ауксинов и ГПВ. Активность вычисляли суммированием приростов соответствующего биотеста в процентах на элюатах всех зон хроматограммы.

Анализ природных регуляторов показал, что в проростках кукурузы гиббереллиновая активность сосредотачивается в зонах с Rf 0,7 и 0,8. Из рис. 1 видно, что обработка растений гиббереллином приводит, как и следовало ожидать, к увеличению ГПВ. Так, суммарная активность эндогенных гиббереллинов под влиянием ГБ достигает 360%, в то время как в контроле эта величина равна 290%. Кинетин же не только не повышает, но даже незначительно снижает суммарную активность ГПВ.

Растения, обработанные ГБ, отличаются и более высоким содержанием ауксинов. Вместе с тем при обработке КН содержание ауксинов снижается. Обработка растений КН и ГБ сказывается не только на количественном, но и на качественном составе ауксинов. Приведенные на рис. 2 гистограммы показывают, что под влиянием ГБ возрастает содержание ауксинов в зоне ИУК (Rf 0,22). Одновременно имеется и ауксиновая активность и при Rf 0,34, которая отсутствует в контроле. При Rf 0,7 ауксиновая активность незначительно снижается. Обработка кинетином приводит к понижению ауксиновой активности почти по всем зонам хроматограммы; кроме того, при Rf 0,4; 0,5; 0,6; 1,0 наблюдается отсутствие ауксиновой активности. Таким образом, экзогенно введенные ГБ и КН влияют на уровень содержания эндогенных ауксинов, но это влияние неодинаково.

Некоторые исследователи придерживаются того мнения, что темпы роста растений определяются соотношением между отдельными гормонами [12]. Опыт показал, что наибольшим соотношением ауксины/ГПВ характеризуются растения, обработанные ГБ. Эти же растения кукурузы отличаются и более высокими темпами роста. Растения, опрыснутые КН, по росту не отличаются от контрольных, и соотношение ауксины/ГПВ в этом варианте находится на уровне контроля. Это видно из данных, приведенных в таблице.

Влияние различных гормонов на прирост биотестов

Вариант	Ауксины, %	ГПВ, %	$\frac{\text{АУКСИНЫ}}{\text{ГПВ}}$	Прирост в высоту, см
Контроль	233	290	0,80	13,01
ГБ	322	360	0,90	15,04
КН	205	255	0,81	13,10

Вопрос о месте синтеза первичных ГПВ еще не решен. Имеются указания на то, что они синтезируются в листовой пластинке [13], а также, что во фракции хлоропластов содержится в три раза больше ГПВ, чем в цитоплазме [15]. В связи с этим представляло интерес определить, как меняется содержание эндогенных ГПВ и ауксинов под воздействием ГБ и КН в выделанных хлоропластах. Результаты определения количества ГПВ в выделенных хлоропластах представлены на рис. 3.

Из приведенных данных видно, что ГБ вызывает увеличение ГПВ непосредственно в изолированных хлоропластах. Что касается растений, обработанных КН, то в этом случае содержание ГПВ в хлоропластах так-

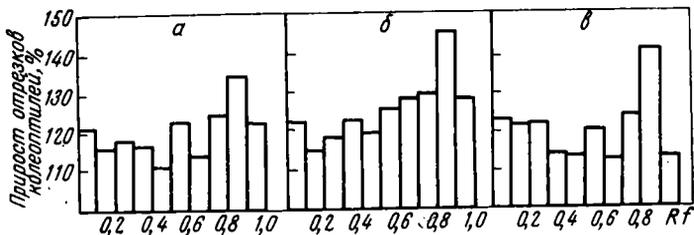


Рис. 3. Гистограммы гиббереллинов спиртовых вытяжек из хлоропластов листьев кукурузы

а — контроль; б — гиббереллин; в — кинетин

же растет, однако незначительно. Так, суммарная их активность при обработке ГБ составляет 256%, в то время как в контроле 198%. Суммарная активность в случае обработки КН равна 210%. При сопоставлении рис. 1 и 3 мы видим, что в основном ГПВ сосредоточены в хлоропластах. По всем вариантам опыта ГПВ в хлоропластах составляют около 70—75% всех ГПВ целого проростка. Одновременно мы определили суммарную активность ауксинов в изолированных хлоропластах. Оказалось, что количество ауксинов в них незначительно. Разница по содержанию ауксинов между вариантами находится в пределах ошибки.

Таким образом, проведенные исследования позволяют присоединиться к тому мнению, что ГПВ локализованы в хлоропластах. Эти данные хорошо согласуются с мнением, что в основе влияния гиббереллина на рост растений на свету лежит процесс фотофосфорилирования [14]. Опыты показали, что фотофосфорилирование усиливается при обработке как ГБ, так и КН. В контроле фотофосфорилирование изолированных хлоропластов составило 7,85 мкМ Р/мг хлорофилла в час. При обработке КН интенсивность этого процесса возросла до 13,10 мкМ Р/мг хлорофилла в час, а при обработке ГБ даже до 15,75. Это хорошо согласуется с данными по содержанию ГПВ в изолированных хлоропластах. При обработке ГБ и КН суммарная активность ГПВ в изолированных хлоропластах выше, чем в контроле. Вместе с тем действие ГБ как на процесс содержания ГПВ, так и на фотофосфорилирование проявляется резче.

ВЫВОДЫ

Обработка гиббереллином и кинетином изменяет гормональный обмен у проростков кукурузы. Под влиянием гиббереллина содержание ГПВ и ауксинов возрастает, а под влиянием кинетина несколько уменьшается.

Гиббереллиноподобные вещества в основном концентрируются в хлоропластах. Обработка как гиббереллином, так и кинетином повышает содержание ГПВ в хлоропластах, увеличивает интенсивность фотофосфорилирования. Однако действие гиббереллина проявляется более резко по сравнению с кинетином.

ЛИТЕРАТУРА

1. Н. И. Якушкина, Н. Г. Чугунова. 1967. Физиологическое действие света и вопрос о регулировании роста растений с помощью гиббереллинов.— Уч. зап. Московск. обл. пед. ин-та, вып. 3.
2. К. З. Гамбург. 1964. Взаимосвязь действия гиббереллина с ауксином. Автореф. канд. дисс. М.
3. М. Michniewicz, A. Kamienska. 1967. Effect of kinetin on the content of endogenous gibberellins in germinating seeds of some plant species.— Naturwissenschaften, 54, N 14.

4. *L. Teltšerová*. 1968. Changes in the level of endogenous gibberellins and auxins in apical buds of *Chenopodium rubrum* L. after application of growth substances reversing the effect of (2-chlorethyl)-trimethylammonium chloride (CCC) on flowering.— *Biol. plant. Acad. scient. bohemosl.*, 10, N 4.
5. *М. М. Кукова, В. В. Фаустов*. 1962. Гиббереллин и ауксиновый обмен в растениях.— *Изв. ТСХА*, № 2.
6. *Н. А. Родионова, Л. В. Рункова*. 1963. Действие гиббереллиновой кислоты на содержание естественных ауксинов и на некоторые физиологические процессы в растениях.— В сб. «Гиббереллины и их действие на растения». М., Изд-во АН СССР.
7. *В. И. Кефели, Р. Х. Турецкая*. 1963. К методу определения свободных ауксинов и ингибиторов в тканях древесных растений.— *Физиология растений*, 10, вып. 4.
8. *М. Х. Чайлахян, В. Н. Ложникова*. 1964. Фотопериодизм и динамика гиббереллинов в растениях.— *Физиология растений*, 11, вып. 6.
9. *Р. М. Бекина, Н. М. Сисакян*. 1963. Об активности фотосинтетического фосфорилирования.— *Докл. АН СССР*, 152, № 2.
10. *Я. Х. Туракулов, Л. И. Кургульцева, А. И. Гагельганц*. 1967. Метод определения неорганического фосфора в биологических объектах.— *Биохимия*, 32, вып. 1.
11. *С. С. Баславская, О. М. Трубецкова*. 1964. Практикум по физиологии растений. М., Изд-во МГУ.
12. *А. Л. Курсанов, О. Н. Кулаева, Т. П. Микулович*. 1969. Взаимодействие фитогормонов в их влиянии на рост изолированных семядолей тыквы.— *Физиология растений*, 16, вып. 4.
13. *Г. А. Евтушенко*. 1961. Локализация реакции растений на гиббереллин.— *Физиология растений*, 8, вып. 3.
14. *Н. И. Якушкина, Г. С. Эрдели, Н. Г. Чугунова*. 1967. Влияние гиббереллина на процесс фотосинтетического фосфорилирования изолированных хлоропластов.— *Докл. АН СССР*, 176, № 1.
15. *I. L. Stoddart*. 1968. The association of gibberellin-like activity with the chloroplast fraction of leaf homogenates.— *Planta*, 81, N 1.

Московский областной
педагогический институт им. Н. К. Крупской
Кафедра ботаники

ИЗМЕНЕНИЕ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ПРОЦЕССОВ В СЕМЕНАХ ЯЧМЕНЯ И ПШЕНИЦЫ ПОД ВЛИЯНИЕМ ГИББЕРЕЛЛИНА

Е. С. Стребко

Опубликованы многочисленные работы о действии гиббереллина на семена. Однако результаты этих исследований неоднозначны. В некоторых опытах гиббереллин оказывает на прорастание семян сильное стимулирующее действие [1, 2]. Вместе с тем имеются данные об отсутствии такого влияния [3, 4]. Семена разных растений, даже близких по систематическому положению, различно отзываются на обработку гиббереллином. Установлено, например, что под влиянием гиббереллина заметно ускоряется прорастание семян ячменя [5—7]. В то же время указывается [8], что гиббереллин не оказал стимулирующего действия на семена пшеницы. Высказывается предположение, что отмеченные различия объясняются особенностями прохождения семенами состояния покоя. Как известно, семена злаков характеризуются неглубоким покоем. Покой семян пытаются связать с действием ингибиторов прорастания. В зернах ячменя обнаружены ингибиторы двух типов [9], в семенах пшеницы — четырех [10].

Имеются указания, что ускоренное прорастание семян ячменя, обработанных гиббереллином, сопровождается усилением активности гидролитических ферментов — мальтазы, протеиназы, инвертазы, амилазы [11, 12]. Выдвинута гипотеза, согласно которой гибберелловая кислота явля-

ется депрессором участков ДНК, ответственных за синтез ряда ферментов, в том числе и α -амилазы [13].

Ниже опубликованы результаты изучения физиологических изменений, происходящих под влиянием гиббереллина в прорастающих семенах ячменя и пшеницы, относящихся к одному семейству и различно отзывавшихся на обработку гиббереллином. Основное внимание уделяли изучению влияния гиббереллина на активность гидролитических ферментов, содержание фитогормонов и рост проростков.

Объектами исследования служили ячмень (*Hordeum vulgare*) сорт Московский 121 и яровая пшеница (*Triticum aestivum*) сорт Краснозерная. Опыты проводили в четырехкратной повторности и в двух вариантах: семена замачивали в течение 12 час. в воде (контроль) и в растворе гиббереллина (ГК). Применяли гиббереллин производства Курганского завода медпрепаратов в концентрации 25 мг/л. Замоченные семена высевали на делянках площадью 6 м².

Энергию, способность прорастания и силу роста определяли по методике ГОСТ 5055-56 [14]: активность амилазы, инвертазы, фосфорилазы по опубликованным методикам [15—17]. Суммарную активность протеаз учитывали по увеличению количества аминного азота моноаминомонокарбоновых кислот [18].

Ауксины определяли хроматографическим методом [19]. Экстрагировали их подкисленным серным эфиром. В качестве растворителя применяли смесь: *n*-бутанол — аммиак — вода в соотношении 10 : 1 : 1. Хроматограммы просматривали в УФ-свете и повторно на УФ-свете в парах аммиака. Светящиеся пятна элюировали 2%-ным раствором сахарозы и исследовали на биологическую активность. Биотестом служили колеоптилы пшеницы сорта Ульяновка. Химическую природу пятен не идентифицировали.

Гиббереллиноподобные вещества (ГПВ) определяли по описанной методике [20]. Для проведения анализа ГПВ экстрагировали из фиксированных растений этиловым спиртом. Экстракты разделяли хроматографически в смеси: изопропиловый спирт — вода (5 : 2). Для определения биологической активности хроматограммы разрезали на десять частей. Биологическую активность каждой зоны определяли на проростках карликового гороха сорта Сквирский; прирост гороха измеряли на пятые сутки. Биологический контроль, т. е. рост проростков гороха на дистиллированной воде принимался за 100%.

Как показали исследования, гиббереллин не оказал заметного влияния на энергию и способность прорастания семян ячменя и пшеницы (табл. 1). Одновременно определяли силу роста по двум показателям: числу всходов из возможных 100, вышедших на поверхность на десятые сутки, и по весу проростков в пересчете на 100.

Как показывают данные табл. 1, проростки, выросшие из обработанных гиббереллином семян, по весу значительно превышали контрольные: у ячменя прибавка в весе составила 53,1%, а у пшеницы 20,4%.

Замачивание семян в растворе гиббереллина оказало заметное влияние и на последующий рост проростков ячменя. В первый срок измерения растения в опыте превышали по высоте контрольные почти в два раза. Разница по высоте между растениями контрольных и опытных делянок сохранялась. На всходы пшеницы гиббереллин практически не оказал влияния.

Сходные результаты были получены и при определении сырого и сухого веса растений ячменя и пшеницы. Усиление роста под действием гиббереллина сопровождалось у ячменя более интенсивным увеличением веса, а вес растений пшеницы оставался на уровне контроля.

Для выяснения причин различного влияния предпосевной обработки гиббереллином семян в них было определено содержание естественных ауксинов и ГПВ (рис. 1, 2). Определение проводилось в сухих семенах,

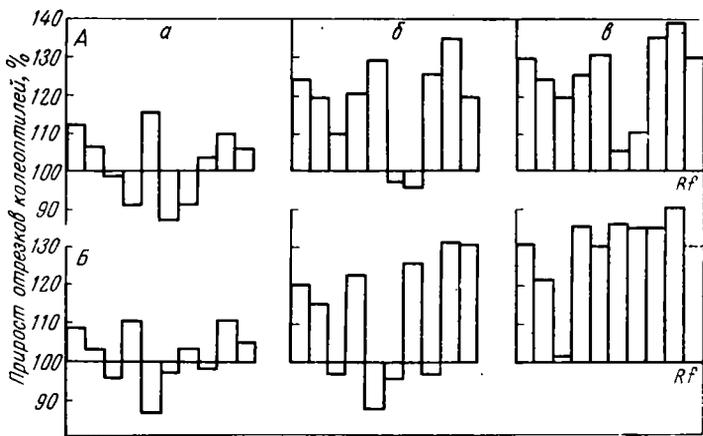


Рис. 1. Содержание гиббереллиноподобных веществ в семенах

А — пшеница; Б — ячмень; а — сухие семена; семена, замоченные: б — в воде, в — в растворе гиббереллина

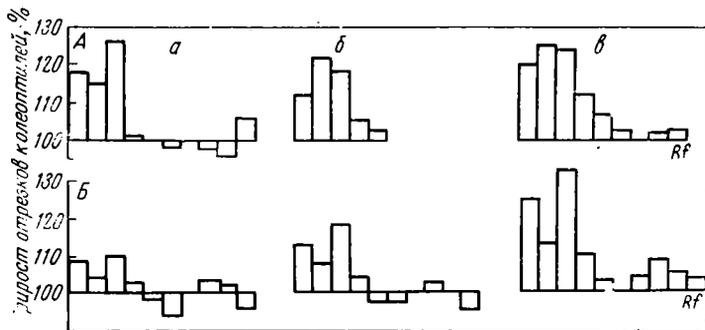


Рис. 2. Содержание свободных ауксинов в семенах

А — пшеница; Б — ячмень; а — сухие семена; семена, замоченные: б — в воде, в — в растворе гиббереллина

замоченных в воде и в растворе гиббереллина. Результаты определений представлены на гистограммах, где по горизонтали отложены величины R_f , а по вертикали прирост биотеста (колеоптилей пшеницы или проростков гороха) в процентах по отношению к приросту их на воде или на растворе сахарозы. Прирост биотеста на воде или на растворе сахарозы принят за 100%. Рассмотрение гистограмм позволяет отметить изменения в содержании ауксинов и ГПВ, происходящие при прорастании семян и под влиянием введенного извне гиббереллина.

Сухие семена ячменя отличаются заметно меньшим запасом естественных ауксинов и ГПВ, чем семена пшеницы. При намачивании семян в воде суммарная активность гормональных веществ возрастает. Однако и в набухших семенах пшеницы содержание ауксинов и ГПВ остается более высоким, чем в ячмене. Под влиянием же намачивания в растворе гиббереллина содержание ГПВ увеличивается, причем это сильнее проявляется на ячмене. Так, при обработке его семян гиббереллином активность ГПВ возросла в два раза по сравнению с контролем, в семенах же пшеницы лишь в полтора раза.

Определения показали, что наибольшая активность ауксинов сосредоточена в зонах с R_f 0,1—0,3. Гиббереллиноподобная активность сосредото-

Влияние гиббереллина на активность ферментов

Сроки определения	Контроль		ГК		Контроль		ГК	
	абс. ед.	%	абс. ед.	%	абс. ед.	%	абс. ед.	%
Активность α -амилазы, мг гидролизованного крахмала								
19.V	20,2±0,9	100	29,8±0,3	147,5	17,6±0,4	100	22,8±0,6	129,5
23.V	21,0±0,2	100	27,3±0,7	130,0	18,3±0,8	100	21,2±0,3	115,8
Активность инвертазы, мг инвертного сахара								
18.V	92,4±0,3	100	131,3±0,9	142,1	97,2±1,1	100	114,4±2,1	117,7
24.V	95,6±0,8	100	119,4±0,2	124,9	93,0±0,3	100	93,2±0,2	100,2
Активность фосфоорилазы, мг связанного фосфора								
18.V	0,85±0,1	100	1,24±0,1	145,9	0,76±0	100	0,96±0,1	126,3
24.V	0,80±0	100	1,03±0	128,8	0,69±0	100	0,81±0,1	117,4
Суммарная активность протезаз, мг аминного азота								
18.V	0,22±0,2	100	0,30±0,1	136,4	0,25±0,3	100	0,31±0,1	124,0
24.V	0,21±0,1	100	0,26±0	123,8	0,20±0,1	100	0,22±0,1	110,0

чена в зонах с Rf 0,4—0,9. При намачивании семян как в воде, так и в растворе гиббереллина относительная активность разных зон хроматограмм меняется мало. Активность же веществ, ингибирующих рост, значительно уменьшается.

Из сопоставления полученных данных можно видеть, что семена ячменя, имеющие меньший запас ауксинов и ГПВ, чем семена пшеницы, отличаются и более сильной ростовой реакцией на экзогенный гиббереллин.

С целью сравнительного определения изменений в активности ферментов в растениях ячменя и пшеницы под влиянием гиббереллина была определена суммарная активность протеаз и ферментов углеводного обмена — амилазы, инвертазы и фосфорилазы (табл. 2).

Из данных табл. 2 видно, что замачивание семян в растворе гиббереллина четко сказалось на активности ферментов. Действительно, активность α -амилазы в растениях ячменя на третьи сутки после появления всходов возросла почти в полтора раза. В дальнейшем растения, выросшие из семян, обработанных гиббереллином, отличались повышенной активностью этого фермента.

Обращает на себя внимание тот факт, что влияние гиббереллина на ростовые процессы у ячменя затухает быстрее, чем его влияние на активность α -амилазы. У пшеницы гиббереллин также повысил активность α -амилазы, но в значительно меньшей степени.

Под влиянием гиббереллина изменяется также активность инвертазы. Так, в первый срок определения активность инвертазы у проростков ячменя, выросших из семян, обработанных гиббереллином, повысилась до 142,1% по отношению к контролю. У пшеницы и эта реакция также проявляется заметно слабее.

Обработка семян гиббереллином повысила активность фосфорилазы и суммарную активность протеаз. В обоих случаях наблюдалось более значительное увеличение активности ферментов у растений ячменя, прием действие гиббереллина оказалось и более продолжительным.

ВЫВОДЫ

Обработка семян ячменя и пшеницы гиббереллином вызывает усиление темпов роста проростков и приводит к увеличению в растениях активности гидролитических ферментов — α -амилазы, инвертазы, фосфорилазы, протеаз.

Семена ячменя характеризуются значительно меньшим исходным содержанием естественных гормонов (ауксинов и гиббереллиноподобных веществ), чем семена пшеницы.

Гиббереллин, внесепный извне, увеличивает содержание ауксинов и ГПВ, причем это влияние проявляется в большей степени на ячмене. Влияние гиббереллина на темпы роста и на активность ферментов значительно сильнее сказалось на ячмене, чем на пшенице.

ЛИТЕРАТУРА

1. P. B. Spicer, L. A. Dionne. 1961. Use of gibberellin to hasten germination of solanum seed.— Nature, 189, N 4761.
2. П. Г. Косикова. 1960. Прорастание семян некоторых видов сорных и рудеральных растений при обработке их растворами гибберелловой кислоты различной концентрации.— Докл. АН СССР, 130, № 4.
3. В. И. Володин. 1960. Влияние гиббереллина на прорастание семян некоторых сельскохозяйственных растений.— Бот. журн., 45, № 12.
4. М. Г. Николаева, В. Г. Юдин, Т. В. Далецкая. 1965. Изучение роли ростовых веществ в прорастании покоящихся семян.— Уч. зап. Ульяновск. пед. ин-та, 20, вып. 6.

5. *С. П. Сташко, Г. Ф. Ипагова.* 1963. Использование гиббереллина при солодоращении ячменя.— В кн. «Гиббереллины и их действие на растения». М., Изд-во АН СССР.
6. *Ч. Н. Пельтек.* 1967. Процессы окисления и фосфорилирования в прорастающих семенах ячменя под влиянием гиббереллина. Автореф. канд. дисс. Киев.
7. *J. E. Warner.* 1964. Gibberellis acid controled synthesis of α -amylase in barley endosperm.— *Plant Physiol.*, 39, N 3.
8. *М. Г. Николаева.* 1962. Роль гиббереллина в нарушении покоя семян.— *Бот. журн.*, 47, № 12.
9. *G. Jansson.* 1959. Chemically induced watersensitivity in barley seed.— *Arkiv kemi*, N 14.
10. *T. Miyamoto, N. E. Tolbert, E. H. Everson.* 1961. Germination inhibitors related to dormancy in wheat seeds.— *Plant Physiol.*, 36, N 6.
11. *E. Sandegren, H. Beling.* 1958. Versuche Gibberellinsäure bei der Malzherstellung.— *Wiss. Beilage «Brauerei»*, N 12.
12. *E. Sandegren.* 1959. Die Gibberellinsäure beim Malzen und Brauen.— *Brauwelt*, N 44.
13. *Дж. Боннер.* 1967. Молекулярная биология развития. М., «Мир».
14. Полевые культуры, ч. 2. 1964. ГОСТ. 5055—56. М., Изд-во Гос. ком-та стандартов, мер и измерит. приб. СССР.
15. *L. Shuster, R. H. Gifford.* 1962. Changes in 3'-nucleotidase during the germination of wheat embryos.— *Arch. Biochem. and Biophys.*, 96, N 3.
16. *Б. П. Плешков.* 1968. Практикум по биохимии растений. М., «Колос».
17. *А. И. Ермаков, В. В. Арасимович, М. И. Смирнова-Иконникова, И. К. Мурри.* 1952. Методы биохимического исследования растений. М.—Л., Сельхозгиз.
18. *К. П. Петров.* 1965. Практикум по биохимии пищевого растительного сырья. М., «Пищевая промышленность».
19. *В. И. Кефели, Р. Х. Турецкая.* 1966. Метод определения свободных ауксинов и ингибиторов в растительном материале.— В сб. «Методы определения регуляторов роста и гербицидов». М., «Наука».
20. *М. Х. Чаймалян, В. Н. Ложникова.* 1964. Фотопериодизм и динамика гиббереллинов в растениях.— *Физиология растений*, 11, вып. 6.

Московский областной
педагогический институт им. Н. К. Крупской
Кафедра ботаники

ВЛИЯНИЕ МИКРОЭЛЕМЕНТОВ НА РОСТ СЕЯНЦЕВ ЯСЕНЯ ЗЕЛЕНОГО

Р. А. Пудова, А. И. Левчук

Исследования по влиянию микроэлементов на рост сеянцев ясеня зеленого первого и третьего года проводились в 1968 г. Сеянцы выращивались из семян местного происхождения на делянках площадью 3 м² в условиях полива напуском один-два раза в месяц. Опыт был поставлен на высоком агрофоне в следующих вариантах: 1) контроль, 2) борная кислота, 3) сернокислая медь, 4) сернокислый цинк. Микроэлементы вносили методом внекорневой подкормки один раз в месяц в концентрации растворов 0,1%. В каждом варианте измеряли 20 растений через каждые пять — десять дней. Учитывали динамику роста, характер нарастания побега, длину междоузлий, число листьев и диаметр годичного побега.

Общая закономерность изменения длины междоузлий в пределах годичного побега выражается по типу одновершинной кривой. У основания годичного побега междоузлия короткие, потом они сменяются более длинными и в верхней части снова образуются короткие. Длина междоузлий на побеге отражает интенсивность его роста.

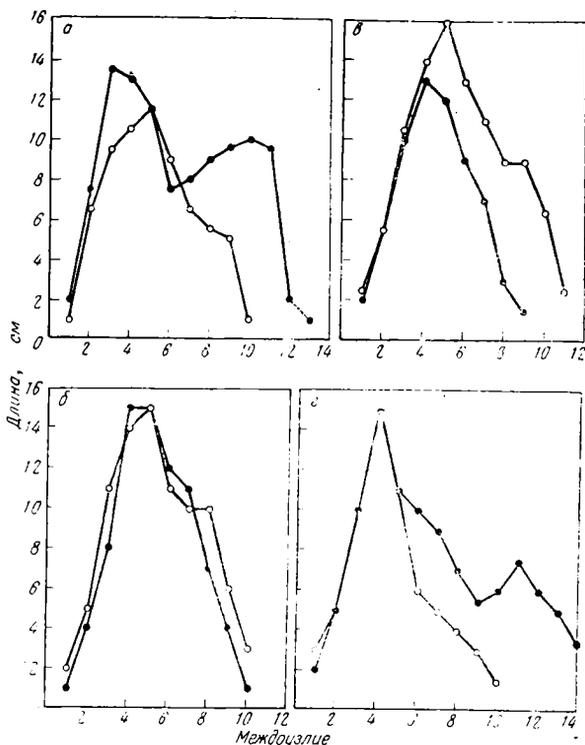
В наших исследованиях длина междоузлий у большинства сеянцев третьего года изменяется по типу одновершинной кривой и только у сеянцев с двумя периодами роста — по типу двухвершинной; второй максимум удлиненных междоузлий, вызванный вторым максимумом прироста побега, образуется после некоторого ростового покоя (рис. 1). Разница в изменении длины междоузлий по вариантам заключается в том, что у сеянцев в варианте с борной кислотой развивается несколько меньшее число междоузлий, но они длиннее, тогда как в варианте с сернокислым цинком увеличение в росте наблюдается за счет большего количества более коротких междоузлий.

У сеянцев первого года различий в числе междоузлий по вариантам не наблюдается. Изменение длины междоузлий в годичном побеге выражается у одних растений по типу двухвершинной кривой, у других первый максимум удлиненных междоузлий плохо выражен, и поэтому кривая изменения длины междоузлий почти одновершинная (рис. 2).

По числу листьев на годичном побеге варианты мало отличаются друг от друга. Меньше листьев в варианте с сернокислой медью и борной кислотой (от шести до девяти пар), тогда как в варианте с сернокислым цинком — от восьми до десяти пар. Несколько большее различие наблюдается в размерах листовой пластинки. В варианте с борной кислотой листочки сложного листа очень широкие, в варианте с сернокислым цинком листочки уже и длиннее. Площадь одного листа (среднее из десяти) в контроле

Рис. 1. Изменение длины междоузлий годичного побега семянцев ясеня зеленого (третьего года)

а — контроль; в варианте:
 б — с борной кислотой,
 в — с сернокислой медью,
 г — с сернокислым цинком



153 см², в варианте с сернокислым цинком 158 см². Самая большая площадь одного листа в варианте с борной кислотой 196,6 см², наименьшая в варианте с сернокислой медью — 128 см².

Важное значение имеет изучение продолжительности роста у древесных растений, так как она показывает степень приспособления растений к условиям существования и является результатом длительного воздействия среды [1—3].

Трехлетние сеянцы растут в течение двух месяцев (май, июнь). У однолетних сеянцев продолжительность роста три месяца. Различия в про-

Рост сеянцев ясеня зеленого (1968 г.)

Показатели роста	Трехлетние сеянцы				Однолетние сеянцы			
	контроль	бор	медь	цинк	контроль	бор	медь	цинк
Начало роста	1.V	1.V	1.V	1.V	10.V	7.V	8.V	10.V
Конец роста	8.VII	3.VII	3.VII	8.VII	22.VIII	9.VIII	9.VIII	9.VIII
Длительность роста, дни								
минимальная	44	44	44	58	92	83	83	53
максимальная	85	69	69	85	102	94	93	91
Длина побегов, см								
максимальная	110	88	99	106	27	27	24	23
средняя	65	77	70	83	23,0	22,7	23,3	23
Прирост побегов по месяцам, %								
май	66,2	65,0	68,6	61,5	19,0	14,0	17,0	26,0
июнь	27,7	32,4	27,2	31,2	30,0	17,0	28,0	33,0
июль	6,1	2,6	4,2	7,3	41,0	52,0	48,0	32,0
август	—	—	—	—	10,0	7,0	7,0	9,0

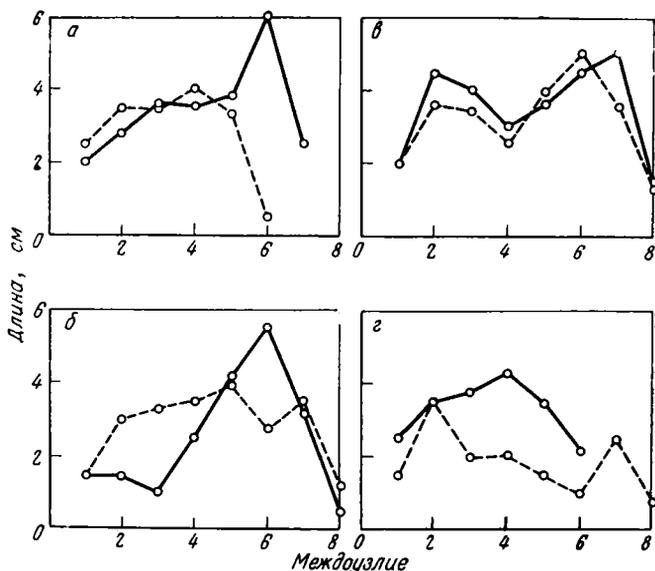


Рис. 2. Изменение длины междоузлий годичного побега сеянцев ясеня зеленого (первого года)

а — контроль; в варианте: б — с борной кислотой, в — с сернистой медью, г — с сернистым цинком

должительности роста по вариантам незначительны. В опыте с сернистой медью и борной кислотой рост заканчивается на одну пятидневку раньше, чем в контроле. Продолжительность роста у трехлетних сеянцев в опыте с сернистым цинком одинакова с контролем (таблица).

Характер нарастания побегов показывает, что наибольший прирост у сеянцев третьего года наблюдается в мае (61—69% годового), а у сеянцев первого года — в июле. Максимальный прирост годичного побега (среднее из 20) отмечен у трехлетних сеянцев ясеня в варианте с сернистым цинком, минимальный — в контроле.

У однолетних сеянцев внесение микроэлементов не сказалось на увеличении длины побегов, а в варианте с медью и цинком она была даже ниже, чем в контроле. Многочисленными исследованиями [4, 5] подтверждается закономерность роста годичных побегов, отмеченная впервые Ю. Саксом в 1873 г. и названная большим периодом роста; рост сначала идет медленно, затем ускоряется и, достигнув максимума, снова затухает. В результате прирост годичного побега можно выразить параболической кривой. Вместе с тем установлена периодичность роста, выраженная двумя циклами [6, см. также 1—3, 5].

В наших исследованиях кривая нарастания побегов сеянцев ясеня зеленого также имеет вид параболы (рис. 3). Большинство побегов сеянцев имеет один период роста. Рост заканчивается образованием терминальной почки возобновления, но у единичных побегов в контроле и в варианте с сернистым цинком наблюдается небольшой вторичный прирост в конце июля — начале августа.

Возможно, что для ускорения выращивания сеянцев выгодно иметь растения с двойным периодом роста, так как по величине годового прироста они заметно отличаются (их величина — 106, 110 см, средних побегов 65—83 см).

В то же время они закончили рост в начале августа, а это очень важно для морозостойкости, так как растения подготовились к зиме заблаговре-

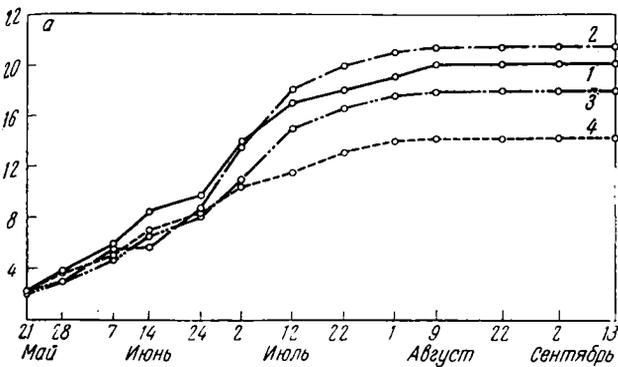
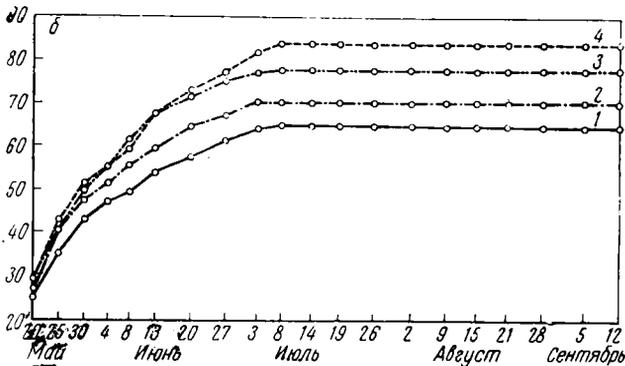


Рис. 3. Динамика роста сеянцев ясеня зеленого

а — первый год;
 б — третий год;
 1 — контроль; в варианте:
 2 — с борной кислотой,
 3 — с сернокислой медью,
 4 — с сернокислым цинком



менно и хорошо перезимовали. А. В. Гурский [2] отмечает, что крайне важно заставить древесные растения использовать для роста возможно большую часть вегетационного периода и процесс повторного роста.

ВЫВОДЫ

В первый год жизни медь и цинк в концентрации 0,1% влияют на рост сеянцев ясеня зеленого несколько отрицательно. На второй и особенно на третий год контрольные растения отстают в росте. Продолжительность роста у сеянцев сокращается с возрастом: на третий год максимальная интенсивность роста смещается на весенние месяцы. Медь и бор сократили продолжительность роста на одну пятидневку по сравнению с контролем.

ЛИТЕРАТУРА

1. И. Г. Серебряков. 1952. Морфология вегетативных органов высших растений. М., «Советская наука».
2. А. В. Гурский. 1957. Основные итоги интродукции древесных растений в СССР. М.—Л., Изд-во АН СССР.
3. И. Н. Коновалов. 1963. Физиология интродуцируемых растений. Комаровские чтения, 16. М.—Л., Изд-во АН СССР.
4. И. Н. Коновалов, Р. И. Лерман, Е. Н. Михалева, Н. В. Шилова. 1960. Особенности изменения физиологических процессов растений в связи с их приспособлением к новым условиям существования.— Труды Бот. ин-та АН СССР, серия 4. (Эксперимент. бот.), вып. 14.
5. Д. А. Сабинин. 1963. Физиология развития растений. М., Изд-во АН СССР.
6. А. П. Щербаков. 1959. О ритмичности роста и накопления элементов золы и азота у сеянцев древесных пород.— В кн. «Рост растений». Изд-во Львовск. ун-та.

Карагандинский государственный педагогический институт

ВЫРАЩИВАНИЕ ДЕКОРАТИВНЫХ РАСТЕНИЙ В ТЕПЛИЦАХ НА КРАЙНЕМ СЕВЕРЕ

А. П. Семко

В последние годы в нашей стране большое распространение в овощеводстве и цветоводстве получили весенне-летние теплицы с пленочными покрытиями. В отличие от теплиц из стекла они легки и дешевы. Одним из наиболее перспективных материалов для покрытия теплиц является полиэтиленовая пленка [1].

В 1968 и 1969 гг. в Полярно-альпийском ботаническом саду Кольского филиала АН СССР (г. Кировск Мурманской обл.) проводилось изучение роста и развития астры китайской, львиного зева и гладиолуса в двух экспериментальных летних теплицах на солнечном обогреве. Одна из теплиц была покрыта стабилизированной полиэтиленовой пленкой толщиной 100 мк, другая — оконным силикатным стеклом толщиной 2,5 мм. Площадь каждой теплицы равнялась 20 м² (длина — 7,8 м, ширина — 2,6 м, высота в коньке — 2,7 м). В теплице под стеклом рамы были обычные стандартные. Теплица под пленкой была сборно-разборная. Рамы боковых стенок имели размеры 150×130 см, крыши — 170×130 см. Для лучшего термического сопротивления рамы обтягивали двумя слоями пленки с воздушным промежутком между ними в 4 см. Теплицы были расположены коньком с севера на юг, так как при таком расположении они лучше прогреваются солнцем [2].

В третьей декаде июня в теплицы была высажена трехмесячная рассада астры китайской (группы Пеоновидные и Страусово перо) и львиного зева (сорта Пламя и Черный принц) и двухмесячная рассада гладиолусов (сорт Активистка). В 1969 г., в том же возрасте и в тот же срок высадили в открытый грунт рассаду астры китайской (группа Страусово перо) и львиного зева (сорт Черный принц).

Почва в опыте и контроле была супесчаная. Перед высадкой рассады в почву вносили по 10 кг навоза-сырца, 30 г аммиачной селитры, 50 г суперфосфата и 15 г хлористого калия на 1 м².

В течение вегетационного периода за растениями через день проводились фенологические наблюдения. Высота растений (кроме гладиолусов) измерялась через каждые семь дней. Астры китайской и львиного зева было высажено по 50 растений, а гладиолусов — по 15.

Кроме наблюдений за ростом и развитием растений в 1968—1969 гг. в теплицах и в открытом грунте изучался микроклимат по следующим показателям: 1) освещенность — люксметром Ю-16; 2) температура и влажность воздуха — аспирационным психрометром (МВ-4М); 3) температура почвы на поверхности определялась срочным термометром (ТМ-3), а на глубине 10 см — термометрами Савинова (ТМ-5) (таблица). Температуру и влажность воздуха измеряли на высоте 30 см от поверхности почвы в 9, 12, 15 и 17 час.

Суммарная освещенность составляла в теплице под пленкой 50, а в теплице под стеклом 47% по сравнению с открытым грунтом.

Средняя месячная дневная температура воздуха в течение июля — сентября в теплице под пленкой была несколько выше, чем в теплице под стеклом. Средняя месячная дневная относительная влажность воздуха также была выше в теплице под пленкой.

Как видно из данных таблицы, разница температуры воздуха и почвы в теплице под пленкой по сравнению с теплицей под стеклом, была небольшой. Значительно выше в теплице под пленкой была относительная влажность воздуха. Показатели температуры и относительной влажности воздуха, а также температуры почвы в открытом грунте были на много ниже, чем в теплицах обоих типов. Это заметно сказалось на растениях.

Характеристика микроклимата в теплицах и открытом грунте
(средние данные по месяцам)

Климатический показатель	Теплица				Открытый грунт	
	под пленкой		под стеклом		1968 г.	1969 г.
	1968 г.	1969 г.	1968 г.	1969 г.		
Температура воздуха, °С						
июль	17,2	18,7	16,3	18,3	10,4	13,6
август	16,5	16,2	15,9	15,8	11,4	12,3
сентябрь	8,3	7,7	8,0	7,6	4,7	5,6
Относительная влажность воздуха, %						
июль	87	78	68	66	66	62
август	92	87	78	78	72	71
сентябрь	89	94	74	85	73	80
Температура на поверхности почвы, °С						
июль	20,8	21,4	20,1	20,9	15,8	17,0
август	18,7	19,2	17,8	18,0	14,4	15,2
сентябрь	10,4	9,3	9,7	9,0	6,2	5,9
Температура почвы на глубине 10 см, °С						
июль	14,5	15,6	14,2	14,3	11,0	11,6
август	13,2	13,9	13,1	13,3	10,5	10,4
сентябрь	7,3	7,2	7,0	7,1	4,5	4,9

Средняя высота растений в фазе массового цветения в группе пеоновидных астр в теплице под пленкой равнялась 33 см, а в теплице под стеклом 32 см. В группе Страусово перо в теплице под пленкой средняя высота растений была 50 см, а в теплице под стеклом — 47 см. Средняя высота растений львиного зева в фазе массового цветения у сорта Пламя под пленкой составляла 48, а под стеклом 42 см; у сорта Черный принц соответственно 57 и 80 см. В открытом грунте астра и львиный зев значительно отставали в росте (средняя высота растений в фазе массового цветения была меньше, чем в теплице под пленкой у астры на 18—21, а у львиного зева — на 8—15 см).

Бутонизация и цветение у астры, львиного зева и гладиолусов в теплицах под пленкой и стеклом протекали одинаково. Фазы массовой бутонизации и массового цветения у этих растений наступали в теплицах в одни и те же сроки. В открытом грунте массовая бутонизация астр наступила на 7 дней, а массовое цветение на 25 дней позднее, чем в теплицах. У львиного зева массовая бутонизация и массовое цветение наступили соответственно на 11 и 28 дней позже. Ниже приведены сроки бутонизации и цветения астры и львиного зева.

	Теплица	Открытый грунт
Астра (Страусово перо)		
Бутонизация	22.VII	29.VII
Цветение	15.VIII	9.IX
Львиный зев (Черный принц)		
Бутонизация	11.VII	22.VIII
Цветение	29.VII	26.VIII

Боковые побеги у астры и львиного зева в открытом грунте не цвели совсем, а в теплицах было по пять соцветий астр и по три цветка у львиного зева. Соцветия центральных побегов астры в теплицах были на 3 см крупнее, чем в открытом грунте. Средний диаметр соцветий у астр в теплицах составил 10, а в открытом грунте — 7 см.

ВЫВОДЫ

Рост астры китайской и львиного зева в теплице под пленкой протекает интенсивнее, чем в теплице под стеклом. В открытом грунте эти растения значительно отстают в росте. Бутонизация и цветение астры, львиного зева и гладиолуса в теплицах под пленкой и стеклом протекает одинаково. В открытом грунте у астры и львиного зева фаза массовой бутонизации задерживается на неделю-полторы, а фаза массового цветения — до четырех недель.

ЛИТЕРАТУРА

1. В. А. Коляева, Т. Е. Пащенко, О. Д. Рожанская. 1966. Микроклимат культивационных сооружений с пленочными покрытиями. Л., Гидрометеиздат.
2. Н. Ф. Розов. 1964. Улучшение микроклимата под пленочными укрытиями на солнечном обогреве.— В сб. «Применение полимерных пленок в овощеводстве». М., «Колос».

Полярно-альпийский
ботанический сад-институт
Кольского филиала Академии наук СССР
Кировск Мурманской обл.

ПОБЕГООБРАЗОВАНИЕ У РАЙГРАСА ПАСТБИЩНОГО И ОВСЯНИЦЫ КРАСНОЙ В ГАЗОНЕ

В. Я. Сигалов, Т. К. Рогачева

При устройстве газонов высевают очень большое количество семян (зерновок) на единицу площади, значительно превышающее нормы высева злаков на луго-сенокосах, пастбищах и при выращивании на семена.

Плотность, или густота, травостоя имеет важное биологическое значение. При загущении посевов уже в первый год создаются неблагоприятные условия для роста отдельных растений. Смыкание травостоя отрицательно влияет на листообразование, тормозит появление вегетативных побегов и сокращает число их на единицу площади. Загущение посевов отрицательно сказывается на формировании и росте плагитропных побегов; в этих условиях развитие корней угнетается в более сильной степени, чем надземных побегов [1].

В результате частого низкого скашивания, которое необходимо для постоянного поддержания «ковровости» газона, удаляются зеленые синтезирующие органы растений, сильно затормаживается углубление корней, уменьшается мощность и масса корневых систем, которые располагаются в поверхностном горизонте (0—10 см). Еще более чувствительны к скашиванию корневища [2]. В то же время в густом травостое улучшается освещенность и удлиняется ювенильный период растений. Задержка пере-

хода в генеративную фазу при благоприятных условиях может способствовать повышению долголетия злаковых трав.

Дерновой покров формируется сложной системой сменяющих друг друга побегов, и его долголетие зависит от продуктивности трав и их потенциальной способности к вегетативному возобновлению. В течение вегетационного периода идут процессы образования и отмирания побегов. С. П. Смелов рекомендует характеризовать вегетативное возобновление многолетних злаков появлением новых и отмиранием старых побегов, так как в каждый данный момент число побегов сределяется ходом этих противоположных процессов.

Продуктивность газонных злаков в первые годы жизни выражается числом побегов данного вида на единицу площади, а также сезонной динамикой их образования и отмирания. При исследовании побегообразования газонных трав мы использовали специально разработанную для этого методику [3].

Объектами изучения были улучшенные и репродуцированные в наших условиях райграс пастбищный (*Lolium perenne*) образец № 199 и овсяница красная (*Festuca rubra* ssp. *genuina*) образец № 116. Опыты были поставлены на высоко агрофоне в трехкратной повторности. Стандартными металлическими рамками размером 20×20 см зафиксировали постоянные учетные площадки, на которых высевали по 160, 200 и 266 зерновок райграса и по 200, 400 и 533 зерновки овсяницы красной. Указанные варианты в тексте названы низкой, средней и высокой плотностью посева.

Растения на делянках по мере разрастания не прореживали, сорняки выпалывали, в засушливые периоды поливали. Каждый всход и боковой побег, появившийся в результате кущения, отмечали алюминиевыми колечками, маркированными датой учета.

В течение вегетационного периода было желательно фиксировать появление главного побега и боковых побегов. Морфологически можно отличить главный побег (первого порядка) от боковых, разделение которых по порядкам появления (боковые второго, третьего и других порядков) требовало выкопки куста, недоступной на учетных площадках. Каждая новая серия побегов, особенно в загущенном травостое, формируется при определенном сочетании внешних условий и под влиянием всех ранее образовавшихся побегов. В связи с этим для учета были приняты следующие условные группы: а — побег главной оси; б, в, г и т. д. — серии календарно однообразных боковых побегов кущения, которые появлялись в промежутки между срезываниями травостоя.

Семена райграса были высеваны 15 мая 1961 г. Массовые всходы отмечены на 12—14-й день, а единичные всходы продолжали появляться вплоть до 11 июля. Полевая всхожесть составила (в %): при низкой плотности — 34,5; средней — 38,1 и высокой — 52.

В первый год вегетации учтены все всходы на 29 мая. Травостой срезали в 1961 г. — 20 июня, 26 июля, 21 августа и 21 сентября; в 1962 г. — 28 мая, 28 июня, 6 августа и 12 сентября. Соответственно этим датам суммировано число живых и отмерших побегов. В первом году вегетации число побегов, образовавшихся из семян, нарастало соответственно плотности посева. Боковые побеги кущения интенсивнее разветвлялись в первый месяц вегетации, и по числу побегов на единицу площади растения были наиболее продуктивными; достигнутое число живых побегов сохранилось с небольшими отклонениями в течение всей вегетации. До конца вегетации новых побегов кущения появлялось больше, чем отмирало, в некоторые периоды такое превышение было незначительным. С увеличением плотности посева энергия кущения растений понижалась, но больше всего побегов отмечено все же при наиболее высокой плотности.

На второй год вегетации максимальное число боковых побегов кущения образовалось тоже в первый месяц и к осени их число несколько по-

Формирование травостоя райграса пастбищного календарно
однообразными побегами

Дата учета	Главная ось а	Побег кущения								Всего побегов
		б	в	г	д	е	ж	з	и	
1961 г.										
29.V	139	—	—	—	—	—	—	—	—	139
20.VI	134	391	—	—	—	—	—	—	—	525
26.VII	118	305	60	—	—	—	—	—	—	483
21.VIII	112	279	55	74	—	—	—	—	—	520
21.IX	105	259	51	61	64	—	—	—	—	540
1962 г.										
28.V	44	133	27	35	38	500	—	—	—	777
28.VI	43	120	24	31	34	391	58	—	—	701
6.VIII	30	68	24	15	18	295	49	149	—	648
12.IX	23	52	10	12	13	240	43	123	89	605

низилось за счет отмирания, хотя было большим, чем в первом году (табл. 1).

Со временем энергия кущения трав выравнивается по вариантам густоты посева, но преимущество высокой густоты сохраняется.

Приводимые данные свидетельствуют о значительном количественном преобладании боковых побегов кущения наиболее раннего календарного возраста как в первом (условная группа б), так и во втором (условная группа е) годах вегетации.

Посев овсяницы красной произвели 29 апреля 1964 г.; единичные всходы появились 14, а массовые — 18 мая. Полевая всхожесть семян составила (в %): при низкой густоте посева — 58, средней — 62,7 и высокой — 74,8. Травостой срезали в 1964 г. 29 июня, 10 августа и 18 сентября; в 1965 г. — 19 июня, 25 августа и 1 октября. Данные учета побегов обработаны так же, как и у райграса пастбищного. Количество сформировавшихся побегов главной оси (первый учет), как и у райграса пастбищного, возросло соответственно густоте посева.

Овсяница красная растет медленно, и поэтому в первый год вегетации травостой был срезан только через полтора месяца после появления всходов, но за это время развилось максимальное за два года число боковых побегов кущения. Очевидно, вегетативное развитие проходит весьма интенсивно, начиная с первого месяца жизни. Уже через 50 дней вегетации было зафиксировано образование более 1000 побегов на учетную площадку. Разница между низкой, средней и высокой густотой посева была незначительной. Для сравнения отметим, что через 56 дней вегетации у райграса самым большим было 483 побега на учетную площадку, подсчитанные при высокой густоте посева.

«Самозагущение» овсяницы красной объясняют незначительной вегетативной подвижностью и интенсивным кущением вышедших на поверхность корневищных побегов, которые плотнее и в значительно большем количестве размещаются на единице площади [4]. Надо полагать, что в этом отношении большое значение имеют также шиловидные сложные вдоль листовые пластинки овсяницы. Кроме того, отобранный для испытаний образец № 116 выделяется многочисленными короткими и разветвленными корневищами, что также содействовало равномерному распределению на поверхности почвы большого количества побегов кущения.

Корневища у овсяницы образуются из самых нижних почек зоны кушения. Они развиваются дольше и дают побеги позднее, чем расположенные выше почки, прорастающие в ортотропные побеги.

Одна из главных причин большей долговечности корневищных злаков по сравнению с рыхлокустовыми заключается в том, что нижние почки у первых наиболее молоды. Плагитропный рост обычно продолжается недолго, и корневища переходят к ортотропному росту. В том месте, где они выходят на дневную поверхность, закладывается будущая зона кушения. Кроме того, в пазухе каждого чешуевидного листа корневища формируются почки, из которых развиваются корневища второго порядка, менее длинные и с меньшим числом междоузлий [5]. Таким образом, короткокорневищные злаки отличаются от рыхлокустовых не только большей долговечностью, но и повышенной потенциальной способностью формировать почки. Существенно то, что плагитропные побеги распространяются радикально, центробежно по отношению к главному побегу и равномерно пронизывают почву. Образующие ортотропными побегами розетки заполняют все свободные места в травостое, формируя равномерно сомкнутый, плотный зеленый ковер. Биологические свойства корневищно-рыхлокустовых злаков делают их более пригодными для долголетних дерновых покрытий.

К концу вегетации число побегов составило: при низкой густоте посева — 1663, средней — 1963 и высокой — 1714. Следовательно, сумма живых побегов овсяницы красной продолжала нарастать, но по вариантам густоты посева она в значительной мере выровнилась.

С весны второго года вегетации не наблюдалось обычного подъема в формировании новых побегов — он отодвинулся на август. К концу вегетационного периода число побегов на единицу площади оставалось высоким, но по сравнению с первым годом несколько снизилось: при низкой густоте посева — до 1399, средней — до 1264, высокой — до 1599 побегов. Вероятно, это произошло в результате «самогаущения» при формировании дернового покрова в первый год вегетации, когда число побегов на единицу площади оказалось очень высоким.

Многолетние злаки обычно наиболее интенсивно образуют новые побеги весной, это четко проявилось у райграса пастбищного первого и второго года, а у овсяницы красной — в первый год. Побеги, образовавшиеся весной, по существу определяют качество дернового покрытия в течение всего вегетационного периода. Они восполняют травостой, изреженный в результате отмирания побегов после перезимовки. Весенние побеги обладают более высокой жизнеспособностью, так как развиваются из наиболее молодых почек, образовавшихся в побегах низших порядков.

Характер отмирания побегов у райграса пастбищного и овсяницы красной различен. Из данных табл. 2 видно, что более интенсивно отмирали побеги у райграса пастбищного: в первый год вегетации выпало от 26,5 до 36,6% образовавшихся побегов, а на второй — более половины главным образом после зимовки (в опытах был образец повышенной зимостойкости). На второй год вновь образовавшихся побегов было лишь немногим больше, чем отмерших. Так, при низкой густоте посева образовалось 849 побегов кушения, а отмерло — 768; соответственно при средней густоте посева — 705 и 703, при высокой — 796 и 738.

У овсяницы красной, несмотря на засушливое лето, в первый год вегетации отмерло только 5,1—7,4% побегов. Но весьма значительным было отмирание побегов после зимовки. Во второй год вегетации отмерло от 38,1 до 48,4% побегов от числа образовавшихся. Выпад всходов у овсяницы красной был незначительным (5,2—7,1%), а у райграса пастбищного составил от 24,4 до 49,1%.

Загущение посевов обычно действует подавляюще на растения с ненарушенным ритмом развития (не подвергавшихся срезанию) и это проявляется, в частности, в возрастании числа отмерших побегов. Но в расмат-

Отмирание побегов в связи с густотой травостоя
(в среднем на площадку 20×20 см)

Побеги и всходы	Густота посева					
	низкая	средняя	высокая	низкая	средняя	высокая
	Райграс пастбищный			Овсяница красная		
Первый год						
Побеги, живые	663	559	708	1778	1829	1808
отмершие						
число	243	150	188	115	136	94
процент	36,6	27,0	26,5	6,5	7,4	5,1
В числе побегов всходы						
живые	61	69	139	116	251	399
отмершие						
число	30	18	34	7	18	21
процент	49,1	26,0	24,4	6,0	7,1	5,2
Второй год						
Побеги						
живые	1269	1114	1343	2516	2450	2610
отмершие						
число	768	703	738	1117	1186	1011
процент	60,5	63,1	54,9	44,3	48,4	38,1

риваемых условиях с повышением густоты посева процент отмерших побегов снижался (см. табл. 2). Очевидно, здесь сказалось влияние скашивания. Для низкорослых растений, остающихся в ювенильном состоянии под влиянием периодических скашиваний, в загущенном травостое (разумеется, в определенных пределах) складываются достаточно благоприятные условия, и в результате доля отмирающих побегов снижается.

При выращивании трав на газоне необходим тщательный уход. Полученные данные позволяют точнее подойти к способам воздействия, к приемам и к срокам их проведения.

Загущенный травостой газонов состоит из растений, у которых преобладающее значение имеют побеги ранних порядков. Чем раньше образовался побег, тем больше он имеет узлов в зоне кущения и соответственно больше почек возобновления. Поэтому важно, чтобы с самой ранней весны создавались возможно более благоприятные условия для формирования побегов ранних порядков.

ЛИТЕРАТУРА

1. П. В. Лебедев. 1968. Особенности проявления морфогенеза луговых злаков в зависимости от факторов внешней среды.— В кн. «Морфогенез луговых злаков и условия внешней среды». Уч. зап. Уральск. гос. ун-та им. А. М. Горького, № 73, серия биол., вып. 4. Свердловск.
2. С. П. Селов. 1966. Теоретические основы луговодства. М., «Колос».
3. Б. Я. Сигалов. 1964. О методике изучения побегообразования у многолетних злаков в густом травостое.— Бюлл. Гл. бот. сада, вып. 56.
4. Н. Г. Рыгова. 1969. Морфогенез вегетативных органов и семенная продуктивность овсяницы красной *Festuca rubra* L. Канд. дисс. Л.
5. В. Г. Барышников. 1951. О природе побегов у злаков корневищного и рыхлокустового типа.— В кн. «Сборник статей по вопросам кормопроизводства». М., Сельхозгиз.

ВРЕДИТЕЛИ ГЕНЕРАТИВНЫХ ОРГАНОВ У РАСТЕНИЙ СЕМЕЙСТВА БЕРЕЗОВЫХ

Р. И. Земкова

Для выявления фауны вредителей соцветий, завязей и плодов интродуцированных и местных видов, принадлежащих к сем. Betulaceae, нами было детально обследовано свыше 5000 мужских и женских сережек 20 видов березы, более 960 соцветий 7 видов ольхи, около 320 сережек 2 видов лещины и около 1000 семян граба обыкновенного.

Стационарные исследования проводились в 1967—1969 гг. в условиях Центрального республиканского ботанического сада АН УССР в Киеве [1]. Семена собирали ежегодно с одних и тех же модельных деревьев, произрастающих в равноценных экологических условиях.

Наблюдения за развитием вредителей проводились еженедельно путем кошения сачком в кронах деревьев, стряхиванием насекомых с крон на пологи, взрезыванием и тщательным анализом в лабораторных условиях мужских соцветий, завязей и плодов деревьев, выведением имаго вредителей и их паразитов в энтомологических садках.

В определении систематической принадлежности выявленных насекомых принимали участие доктора биологических наук Н. П. Дядечко и В. Г. Пучков, кандидаты биологических наук З. С. Гершензон, Н. Д. Глобова, М. Д. Зерова, Ю. А. Костюк и В. А. Мамонтова.

Обильное цветение деревьев нередко заканчивается весьма посредственным плодоношением. Причиной этого, наряду с другими факторами, являются многочисленные вредители, уничтожающие пыльцу, вызывающие деформацию мужских соцветий и их опадение, поражающие семена, питающиеся и развивающиеся одновременно за счет мужских и женских соцветий (табл. 1).

Насекомые этой группы вредителей относятся к отрядам равнокрылых, бахромчатокрылых, полужесткокрылых, двукрылых, жесткокрылых и чешуекрылых. Для большинства из них характерна широкая трофическая амплитуда: одни и те же вредители могут повреждать семена различных видов деревьев не только в пределах одного рода, но и внутри других родов сем. Betulaceae. Так, сережковые клопы *Elastmucha betulae* и *Kleidocerys resedae* повреждают мужские и женские соцветия большинства интродуцированных видов берез и некоторых видов ольхи. Помимо этих пород *K. resedae* трофически связан еще и с лещиной обыкновенной [3]. Моли рода *Argyresthia* также отмечены в мужских сережках берез и ольхи. Более того, отдельные виды карпофагов способны развиваться в семенах древесных пород, принадлежащих к различным семействам. Например, *Cur-*

Вредитель	Вредитель встречается в соцветиях						
	муж.	жен.	муж.	жен.	муж.	жен.	жен.
	р. <i>Betula</i> L.		р. <i>Corylus</i> L.		р. <i>Ainus</i> Mill.		р. <i>Carpinus</i> L.
<i>Thrips betulicola</i> Reut.	++	—	—	—	—	—	—
<i>Haplothrips subtilissimus</i> Hal.	—	++	—	+	—	+	—
<i>Callipterinella tuberculata</i> Heyd.	++	++	—	—	—	—	—
<i>Palomena prasina</i> L.	+	+	—	—	+	+	—
<i>Elasmucha betulae</i> Deg.	++	++	—	—	—	+	—
<i>Kleidocerys resedae</i> Panz.	++	+++	—	—	++	++	—
<i>Apion apricans</i> Hbst.	+	—	—	—	—	—	—
<i>A. holosericeum</i> Gyll. **	—	—	—	—	—	—	++
<i>Derytomus tortrix</i> L. **	—	—	—	—	+	—	—
<i>Sciaphobus squalidus</i> Gyll.	++	++	++	—	+	+	—
<i>Phyllobius pyri</i> L.	++	++	++	—	+	+	—
<i>P. argentatus</i> L.	++	++	—	—	+	+	—
<i>Curculio rubidus</i> Gyll.	+++	—	—	—	—	—	—
<i>C. glandium</i> Marsch.	—	—	—	+	—	—	—
<i>G. venosus</i> Grav.	—	+	—	—	—	—	—
<i>C. nucum</i> L.	—	—	—	++	—	—	—
<i>Semudobia betulae</i> Winn.	—	++	—	—	—	—	—
<i>Contarinia corylina</i> F. Loew	—	—	++	—	—	—	—
<i>Carpocapsa amplana</i> Hb.	—	—	—	+	—	—	—
<i>Epinothia bilunana</i> Hw.	+	—	—	—	—	—	—
<i>E. immundana</i> F. v. R.	—	—	—	—	++	—	—
<i>E. demarniana</i> F. R.	—	+	—	—	—	+	—
<i>Argyresthia brockeella</i> Hb.	+	—	—	—	+	—	—
<i>A. goedartella</i> L.	+	—	—	—	+	—	—
<i>Stathmopoda pedella</i> Z.	—	—	—	—	—	+	—

* + вредитель распространен единично, ++ значительно, +++ в массе.

** По данным Г. В. Дмитриева [2].

culia nucum, *C. venosus*, *C. glandium* развиваются не только в семенах видов сем. Betulaceae, но и сем. Fagaceae (дуб и бук), и сем. Juglandaceae (грецкий орех) [2, 4].

Однако, наряду с названными олиго- и полифагами, среди вредителей этой группы имеются и монофаги. К ним следует отнести березовую галлицу *Semolobia betulae* и лещинную сержковую галлицу *Contarinia corylina*.

Изучая характер повреждений, наносимых насекомыми генеративным органам деревьев, мы убедились, что часть отмеченных видов вредит эпизодически в период дополнительного питания. Сюда следует отнести долгоносиков *Phyllobius pyri*, *P. argentatus*, *Sciaphobus squalidus*, *Apion apricans*, дальнейшее развитие которых проходит в других частях древесных и травянистых растений. Вместе с тем вред, причиняемый этими долгоносиками мужским сережкам берез и ольхи, достаточно заметен для того, чтобы считаться с ними. В этой роли они зарегистрированы впервые.

Почковый слоник *Sciaphobus squalidus* и грушевый листовой слоник *Phyllobius pyri* — весьма многоядны. На протяжении апреля-мая они наносят серьезные повреждения не только почкам и листьям большинства лиственных и хвойных пород, но и мужским соцветиям многих видов березы, ольхи и лещины. Нередко эти вредители деформируют от 10 до 50% мужских и женских сережек берез, что снижает запас пыльцы и семян в



Рис. 1. Женские сережки берез, поврежденные почковым слоником (справа здоровая сережка)

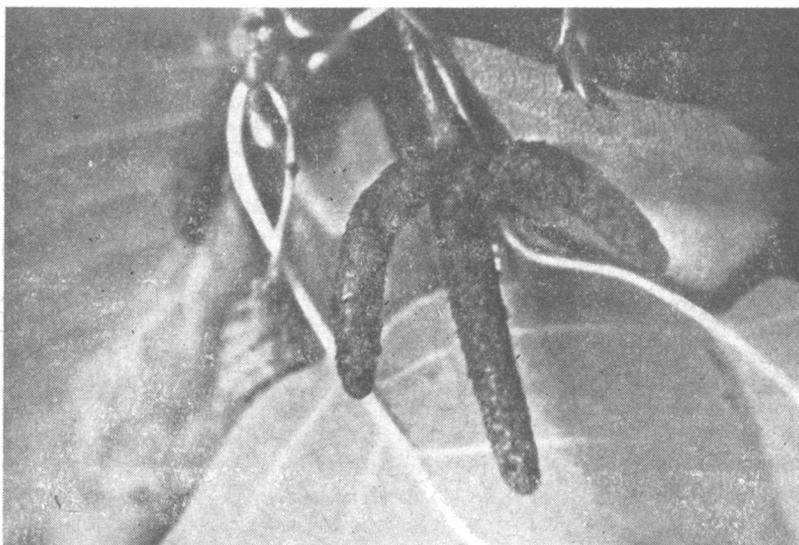


Рис. 2. Нераскрывшиеся поврежденные долгоносиком сережки березы

них (рис. 1). Вместе с тем известно, что анемофильные породы, процесс оплодотворения которых в значительной степени зависит от метеорологических условий, требуют большого количества пыльцы.

Заметное сокращение пыльцы берез, ольхи, лещины обыкновенной в природе происходит не только в результате эпизодических повреждений мужских соцветий листовыми и почковыми долгоносиками, но и из-за группы насекомых-стенобионтов, весь цикл развития которых проходит только на мужских соцветиях.

Наиболее серьезным вредителем мужских сережек берез является *Curculio rubidus*, впервые зарегистрированный нами в этой роли. Судя по литературным данным, жуки *C. rubidus* проходят дополнительное питание только на листьях ив и берез, а личинки развиваются в косточках терна и других плодовых [5].

Нами был прослежен весь цикл развития этого вредителя и установлено, что жуки появляются в кронах берез со второй половины июля, проходят дополнительное питание не только на листьях, но и на мужских соцветиях большинства видов. Во время дополнительного питания жуки хоботком проделывают в сережках отверстия (максимум до 30 отверстий

на одну сережку). В результате поверхность кроющих чешуй и пыльцевых камер буреет, а сережка теряет свою эластичность, становится хрупкой.

В первой декаде августа самки откладывают в мужские сережки яйца, а в третьей — появляются личинки, которые приступают к питанию пыльцевыми зернами. В процессе развития личинки *C. rubidus* линяют три раза. В первом возрасте у личинок ширина головной капсулы — 0,1, во втором — 0,2, в третьем — 0,4 мм. В этом возрасте личинки зимуют прямо в сережке. Весной питаются вновь, линяют еще раз и при ширине головной капсулы 0,6 мм личинки окукливаются, для чего покидают сережку.

В отличие от гусениц молей и листовертки личинки *C. rubidus* всегда делают восходящие ходы, идущие параллельно стержню сережки и забытые очень мелкими экскрементами. На своем пути личинки разрушают стенки пыльцевых камер и съедают их содержимое — пыльцу. Кроме того, они наносят еще и косвенный вред: в период цветения повреждаемая часть сережки так и не раскрывается, а в случае значительного повреждении вся сережка становится как бы зацементированной и в цветении совершенно не участвует (рис. 2). Таких нераскрывшихся сережек в кронах некоторых видов березы иногда наблюдалось до 90% (табл. 2).

Таблица 2

Зараженность (в %) насекомыми мужских сережек видов
Betula (1967, 1968 гг.)

Вид	Всего просмотрено сережек		Зараженных сережек, %			
			личинками долгоносика		гусеницами молей и листовертки	
	1967 г.	1968 г.	1967 г.	1968 г.	1967 г.	1968 г.
<i>B. ulmifolia</i>	149	177	54,3	15,8	2,7	1,7
<i>B. papyrifera</i>	120	182	43,3	59,3	0,8	3,8
<i>B. fontinalis</i>	150	160	57,3	51,2	4,6	4,4
<i>B. litwinowii</i>	158	166	56,3	65,1	3,8	7,8
<i>B. corylifolia</i>	161	154	37,2	72,8	4,3	19,4
<i>B. lutea</i>	100	168	51,0	78,0	—	3,6
<i>B. platyphylla</i>	95	188	72,6	90,9	2,1	5,8

Несколько меньший вред мужским сережкам наносят гусеницы горностаевых молей — *Argyresthia brockeella* и *A. goedartella* и гусеницы листовертки рода *Epinothia*, встречающиеся на 11 из 20 исследованных видов берез и на четырех видах ольхи.

Летают бабочки *A. brockeella* и *A. goedartella* во второй декаде июля, появление гусениц в мужских сережках отмечено в первой половине августа. Гусеницы первого возраста имели ширину головной капсулы 0,1 мм, а в конце сентября уже 0,6—0,8 мм. Зимуют гусеницы частично в сережках, частично под корой деревьев.

Бабочки листовертки *Epinothia bilunana* откладывают яйца на мужские сережки берез в конце июля — начале августа; в конце августа отрождаются светло-серые гусеницы с шириной головной капсулы 0,1 мм. В конце сентября преобладали гусеницы, размер головной капсулы которых составлял 0,3—0,4 мм; в этом возрасте гусеницы зимовали. В отличие от красноватых гусениц молей, серые гусеницы листовертки оставались в сережках до мая, иногда их можно было встретить в уже распустившейся цветущей мужской сережке.

Позднее, в процессе формирования завязи и в период молочной спелости семян, особенно опасна вредная деятельность группы сосущих насекомых: трипсов — *Thrips betulicola*, *Haplothrips subtilissimus*, тлей — *Callipterinella tuberculata* Heyd. и клопов — *Elasmucha betulae* Deg., *Kleido-*

cerys resedae Panz., *Palomena prasina* L. Эти насекомые не оставляют на семенах видимых следов повреждений. Характер питания сосущих насекомых в принципе однотипен и заключается в том, что, проколов хоботком ткань растения, насекомое вводит туда свою слюну, обладающую ферментативным и раздражающим действием. Под влиянием ферментов крахмал в семенах расщепляется и переходит в моносахара. Раздражающее действие слюны интенсифицирует приток моносахаров к месту укола, и они легко усваиваются насекомыми [6].

На качество семян большое влияние оказывает время наносимых насекомыми повреждений. Семена, поврежденные сосущими насекомыми в период молочной спелости, нередко становятся пустыми. Повреждения в период восковой спелости приводят к значительному снижению всхожести и энергии прорастания [7]. Для большинства клопов питание семенами древесных и кустарниковых пород обязательно. Н. И. Коровина указывает 40 видов клопов, дополнительно питающихся на семенах берез. Нам не удалось наблюдать такого многообразия видов полужесткокрылых на семенах берез, однако большой (*Elastrucha betulae*) и малый (*Kleidocerys resedae*) сережковые клопы в искусственных насаждениях наносят чрезвычайно большой вред: у большинства интродуцированных видов берез к концу вегетационного периода оставалось не более 5—20% здоровых семян.

Большой сережковый клоп появляется в кронах берез в конце апреля и тогда же приступает к питанию на мужских соцветиях и листьях берез и к откладке яиц. Яйца (до 56) он откладывает на нижнюю (редко верхнюю) сторону листьев. Отложенные яйца самка непременно прикрывает своим телом и даже позднее, когда появятся личинки, инстинкт не позволяет ей оставлять потомство до тех пор, пока личинки не достигнут третьего возраста. Отродившиеся личинки держатся кучно и питаются на поверхности того листа, где отродились. Достигнув третьего возраста, личинки более активно передвигаются и переходят к питанию сережками берез. Но и в этом возрасте они действуют сообща — при передвижении идут вплотную одна за другой. Облюбовав сережку, впереди идущие личинки приступают к питанию и тотчас все остальные устраиваются рядом, плотно облепив сережку со всех сторон. Это же свойство характерно и для молодых клопов, хотя и выражено несколько слабее. Подобный «эффект группы» способствует сохранению численности личинок на ранних этапах их развития и усугубляет вред, наносимый сережкам. Поврежденная клопами сережка становится рыхлой, как бы «взъерошенной», а цвет кроющих чешуй переходит в ржаво-бурый. В конце июля — начале августа появляются в массе имаго клопов, которые питаются на сережках и листьях берез, а в конце августа — начале сентября основная масса их уходит на зимовку.

На протяжении трех лет нам приходилось наблюдать самок, откладывающих яйца в начале июля, когда большинство клопов этого вида находилось еще в стадии личинок третьего-четвертого возраста. Число таких самок невелико. Можно предположить, что часть популяции *E. betulae* может иметь двукратную генерацию. Основная же масса клопов развивается по одногодичному циклу.

Малый сережковый клоп по размерам вдвое меньше большого, а по численности популяции и по степени вреда значительно превосходит его. Клопы появляются ранней весной, но до откладки яиц дополнительно питаются не только на мужских и женских сережках берез, но и на генеративных органах ольхи зеленой и серой. Массовое спаривание жуков наблюдалось в конце мая, тогда же под чешуйками сережек стали встречаться продолговатые молочно-белые яйца. В период эмбрионального развития цвет их меняется: из белого становится желтым, а перед отрождением личинок — красноватым. В одной березовой сережке изредка встречалось до

12 яиц клопа, чаще же 1—3. Только что отродившаяся личинка некоторое время красная, а через три часа после отрождения голова и переднегрудь с чуть заметными зачатками крыльев становятся коричневатыми, а брюшко остается красным. Однако яркая окраска характерна лишь для личинок первого возраста, а затем переходит в темно-коричневую. Личинки малого березового клопа очень активны и уже в первые часы после отрождения начинают быстро передвигаться в поисках пищи. Питаются личинки соком кроющих чешуй и содержимым семян, отдавая предпочтение тем сережкам, которые весной были деформированы почковым слоником. Поврежденная клопом сережка желтеет, а чешуи отстают от стержня (рис. 3). В конце июля появляются молодые клопы, которые продолжают интенсивно питаться на сережках берез и ольхи зеленой. Однако в сентябре на зимовку уходят не только молодые клопы, но и личинки всех возрастов.

Из группы сосущих насекомых, питающихся семенами берез, следует указать березовую семенную галлицу — *Semudobia betulae* Deg., в отличие от предыдущих видов повреждения ее внешне заметны: семена вздуваются, а на поверхности оболочки образуется светлое «окошечко», затянутое пленкой, через которое впоследствии выходит взрослая особь. Количество таких «окошечек» в семени соответствует числу личинок галлицы в нем. Чаще всего наблюдается одна личинка. Более трех личинок нам не встречалось. В Киеве имаго галлицы появляются со второй половины апреля и сохраняются в течение месяца, в то время как продолжительность жизни одной пары измеряется несколькими днями, необходимыми им для расселения и размножения. Самки откладывают яйца либо в основание кроющих чешуй, либо в семена берез. Растительные ткани в этот период еще достаточно мягки и податливы. Личинки, развиваясь в чешуйке, образуют в ее основании утолщения — галлы, в результате чего чешуйка прочно срастается со стержнем сережки. К половине июня личинка уже выедает содержимое семени, но не переходит в другое, а остается внутри орешка до весны следующего года в состоянии диапаузы.

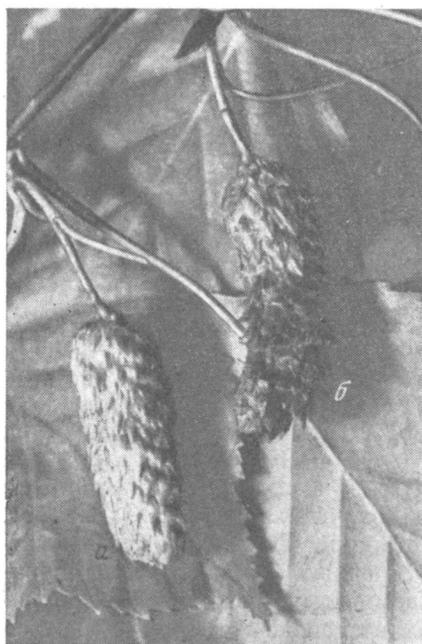


Рис. 3. Здоровая (а) и поврежденная клопами *Kleidocorys resedae* (б) сережки березы

Столь продолжительная диапауза личинок березовой галлицы возникла как приспособление организма к условиям существования: имея колюще-сосущий ротовой аппарат, личинка, уничтожив содержимое одного семени, не может перейти в другое и уже с июня остается без пищи. Появление имаго галлицы в летний период привело бы к гибели вида, так как плотность оболочки семян к этому времени значительно возрастает и становится малодоступной для откладки в себя яиц.

Таким образом, сроки прекращения диапаузы и вылета имаго синхронны со сроками развития растения, на котором он кормится, и определяются одним и тем же комплексом условий. Для моноциклических видов диапауза обязательна, но возникает она у разных видов на определенных стадиях развития в силу «внутренних, генетически закрепленных корреляций» [8].

Кроме того, диапаузирующая в семени личинка легче переживает неблагоприятные погодные условия зи-

мы, что обеспечивает более высокую выживаемость вида. Так, даже в случае, если сережки не рассыпаются, а остаются в кроне дерева на зиму, то личинки галлиц хорошо переносят температуру до минус 27—30°. Окукливаются личинки в апреле, фаза куколки длится всего неделю. Зараженность галлицей семян различных видов берез неодинакова и колеблется от 0,5 до 1,0% всего запаса семян.

Несмотря на разнообразный видовой состав вредителей, поражающих семена древесных растений сем. Betulaceae, численность их паразитов и хищников незначительна. Так, нам удалось вывести из семян берез, зараженных березовой галлицей, семь видов паразитов-хальцид: *Lioterphus moelleri* Thoms., *L. pallidicornis* (Boh), *Pilonotus adamas* Wlk., *Ps. achaeus* Wlk., *Tetrastichus* sp., *Eupelmus* sp., *Pachyneuron* sp. Зараженность ими галлицы составляла 15—30% в семенах различных видов берез. Таким образом, рассчитывать на помощь энтомофагов в борьбе с вредителями семян в условиях искусственно созданных биоценозов не приходится, в необходимых случаях следует маточные деревья обрабатывать биологическими препаратами (энтобактерин, боверин, дендробациллин и др.) в смеси с сублетальными дозами инсектицидов.

ВЫВОДЫ

В результате трехлетних работ выявлено 25 видов насекомых, повреждающих мужские соцветия, завязь и семена интродуцированных и местных видов древесных пород сем. Betulaceae. Из них восемь видов отмечены в роли карпофагов впервые. Это *Curculio rubidus*, *Argyresthia brockeella*, *Sciaphobus squalidus*, *Phyllobius pyri*, *P. argentatus*, *Apion apricans*, *Curculio salicivorus*, *Epinothia immundana*.

Среди приведенных вредителей одни виды повреждают только мужские соцветия, другие — только женские, третьи — и мужские и женские, четвертые — на генеративных органах встречаются эпизодически, повреждая их лишь в период дополнительного питания.

Большинству карпофагов присуща довольно широкая трофическая пластичность, т. е. одни и те же виды могут повреждать семена деревьев, принадлежащих не только одному или нескольким родам сем. Betulaceae, но и представителям других семейств: Fagaceae, Juglandaceae. Естественно, что наиболее опасные виды вредителей находятся в числе таких поли- и олигофагов. К ним относятся *Elasmucha betulae*, *Kleidocerys resedae*, *Curculia rubidus*, *C. nucum*, *C. glandium* и др.

ЛИТЕРАТУРА

1. Л. М. Шиман. 1958. Краткий физико-географический очерк территории Ботанического сада АН УССР.— В кн. «Акклиматизация растений».— Труды Бот. сада АН УССР, т. 5. Киев, Изд-во АН УССР.
2. Г. В. Дмитриев. 1969. Основы защиты зеленых насаждений от вредных членистоногих. Киев, «Урожай».
3. В. Г. Пучков. 1969. Фауна Украины, т. 21, вып. 3, Лигейди. Київ, «Наукова думка».
4. В. И. Гусев, М. Н. Римский-Корсаков. 1951. Определитель повреждений лесных и декоративных деревьев и кустарников Европейской части СССР. М.—Л., Главлесбумиздат.
5. Вредители леса. Справочник, т. I и II. 1955. М.—Л., Изд-во АН СССР.
6. В. Г. Пучков. 1956. Основные трофические группы растительноядных полужесткокрылых насекомых и изменение характера их питания в процессе развития.— Зоол. журн., 35, вып. 1.
7. Н. И. Коровина. 1957. Важнейшие полужесткокрылые, вредящие древесным и кустарниковым растениям окрестностей г. Воронежа. Автореф. канд. дисс. Воронеж.
8. Б. М. Мамаев. 1968. Эволюция галлообразующих насекомых — галлиц. Л., «Наука».

Центральный
республиканский ботанический сад
Академии наук УССР
Киев

О ДИНАМИКЕ СИМПТОМОВ ВИРУСНОЙ МОЗАИКИ У ГЕОРГИН

И. Т. Корнеева

Болезни георгины, особенно вирусные, получили довольно широкое распространение [1—3]. В частности, георгины поражаются следующими вирусами: огуречной мозаики [4, 5], бронзовости томатов [5, 6] и мозаики георгины [7—9]. Для борьбы с вирусными заболеваниями большое значение имеет правильная диагностика болезни [10]. При наличии внешних симптомов определить характер заболевания относительно легко, но при латентной форме болезни [11, 12] это представляет большие трудности. У георгины отмечается и та, и другая формы болезни, поэтому изучение симптомов заболевания очень важно. При разработке методов борьбы с вирусными болезнями георгины большое значение имеет решение вопроса о динамике проявления таких симптомов вирусной мозаики, как посветление жилок, морщинистость листьев, некротизация листьев и карликовость растений.

Для опытов было отобрано шесть сортов, у которых тот или иной симптом мозаики является наиболее характерным для данного сорта. Например: для сорта 'Тонни' типична очень яркая мозаика на листьях; для сорта 'Квик' — карликовость и посветление жилок листьев; для 'Медного всадника' — некротизация и посветление тканей жилок листа; для 'Северного сияния' — карликовость.

Опыты ставили в трехкратной повторности методом прививки двух видов: на побеги здоровых георгины прививали черенки с симптомами мозаики и черенки здоровых георгины прививали на побеги больных. Наблюдения вели в течение трех сезонов.

Для первого варианта опытов черенки для прививки брали от больных сортов с характерными симптомами мозаики: 'Тонни', 'Квик', 'Медный всадник', 'Ермолова', 'Эльф', 'Северное сияние' и прививали на здоровые растения того же сорта. Контролем служили здоровые черенки, привитые на здоровые георгины. Во втором варианте черенки от здоровых растений тех же сортов прививали на побеги больных растений.

Для каждой повторности опыта брали по три здоровых или больных черенка и по десять больных или здоровых растений указанных сортов в зависимости от варианта опыта. За появлением и развитием характерных симптомов заболевания проводили наблюдения на привое и на подвое (табл. 1).

Таблица 1

*Передача вируса мозаики георгины методом прививки **

Сорт	Число растений		Число черенков	
	больных	здоровых	больных	здоровых
'Тонни'	16	14	48	42
'Квик'	15	15	43	47
'Медный всадник'	12	18	22	68
'Ермолова'	13	17	39	51
'Эльф'	16	14	47	43
'Северное сияние'	11	19	16	74

* Все контрольные растения (30) и черенки (90) остались здоровыми.

Первый вариант опыта показал, что характерные симптомы мозаики появляются только в следующем году. Так, после прививок, сделанных в июле 1966 г., первые признаки мозаики были отмечены только в конце июня 1967 г. после высадки растений в грунт. Причем симптомы болезни появились не на всех побегах. У 'Тонни' из четырех-пяти побегов с симптомами мозаики было три, у сорта 'Ермолова' — в среднем два из пяти и т. д. Во втором варианте прививки были сделаны в июле 1966 г., а в конце августа, т. е. через пять — семь недель на привитых черенках были отмечены характерные симптомы болезни. Наиболее легко вирус мозаики георгин передается независимо от способа прививки у сортов 'Тонни', 'Квит', 'Эльф', труднее у 'Северного сияния' (см. табл. 1). Однако у последнего заражается большее число побегов.

Наблюдается некоторая последовательность появления симптомов мозаики. Во втором варианте опыта в год прививки и в начале вегетационного периода второго года (первый вариант) на листьях появляется легкая мозаика и деформируется листовая пластинка у молодых листьев на верхушке побега. Во втором сезоне уже хорошо заметны яркие окаймления жилок листьев, морщинистость, в редких случаях некротизация ткани жилок и некоторое отставание в росте. На третий год отчетливо видны все основные симптомы мозаики, характерные для данного сорта: яркая мозаика на молодых листьях верхушек побегов, деформация листовых пластинок молодых листьев в виде вздутий и пузырей, некротизация тканей вдоль пораженных жилок, укорочение цветоносов и резкое отставание в росте. Вид симптома мозаики не зависит от способа прививки. А тот или иной наиболее характерный для сорта симптом заболевания наиболее ярко проявляется на третий год выращивания зараженного растения (табл. 2).

Таблица 2

Проявление симптомов мозаики у сортов георгин по годам

Название сорта	1966 г.	1967 г.	1968 г.
'Тонни'	Слабое посветление жилок	Сильное посветление жилок	Сильная мозаика
'Квик'	Посветление жилок	Посветление жилок; слабое отставание роста	Карликовость; посветление жилок
'Медный всадник'	Слабое посветление жилок	Слабая некротизация и отставание роста	Некротизация, карликовость
'Ермолова'	Слабое посветление жилок	Слабая морщинистость листьев; посветление жилок	Морщинистость; сильное посветление жилок
'Эльф'	Слабая морщинистость, мозаика	Слабое отставание роста, морщинистость	Карликовость; сильная морщинистость
'Северное сияние'	Слабое посветление жилок	Слабое отставание роста, посветление жилок	Карликовость; сильная мозаика

Используя метод прививки, можно определить скорость проникновения вируса мозаики георгин в здоровое растение. В 1966—1968 гг. были поставлены опыты прививки здоровых черенков георгин на больные мозаичной растением. Больные растения сорта 'Тонни' в числе 56 были разделены на восемь групп. К каждому из пяти растений в группе прививали по три здоровых черенка. Контролем в каждом варианте служили по два привитых здоровых растения. Прививки были сделаны во всех группах одновре-

менно. В первой группе черенки были отделены через 24 час., во второй — через 48 час., в третьей — через 72 час. и т. д. Последние черенки были отделены через 168 и 192 час., т. е. через семь-восемь дней.

Черенки укореняли, высаживали в отдельные горшки и наблюдали в течение трех сезонов. Было выяснено, что на здоровых черенках первых четырех групп, привитых на больные растения и отделенных после прививки последовательно через 24, 47, 72 и 98 час., при дальнейшем выращивании почти не наблюдалось симптомов заболевания мозаикой. У черенков пятой — седьмой групп, отделенных через шесть — восемь суток после прививки, появились симптомы заболевания. Так, в пятой группе через 120 час. у 10 черенков из 15 в процессе дальнейшего выращивания появились симптомы мозаики.

Первые признаки заболевания в виде окаймления жилок наблюдали в августе этого же года. В следующем году мозаика была хорошо заметна. Из полученных данных можно сделать вывод, что для искусственного заражения вирусом мозаики необходим контакт больного растения со здоровым не менее семи-восьми дней.

Метод прививок дал возможность установить длину инкубационного периода для вирусной мозаики георгин в зависимости от того, в какой период вегетативного развития георгин произошло заражение растения. Работу проводили с указанными выше сортами георгин, зараженными вирусом мозаики. Опытные растения были разделены на шесть групп по десять экземпляров. К каждому из них прививали по три здоровых черенка соответствующего сорта. Опыт продолжался в течение 1966—1968 гг. В 1966 г. прививки проводили 15—20 июня, т. е. в самом начале вегетации растений, вскоре после высадки растений в грунт. В 1967 г. время прививок передвинули на 15—20 июля. В 1968 г. серию прививок приурочили к концу вегетации растений, т. е. за несколько дней до их выкопки — 15—20 августа. В 1966 г. у всех перечисленных сортов признаки заболевания у привитых черенков в среднем появились через три-четыре недели с максимальным интервалом в пять-шесть недель. Данные за 1967 г. показали, что во время бутонизации и цветения продолжительность инкубационного периода для вирусной мозаики составляет в среднем пять-шесть недель, но число черенков с симптомами мозаики в среднем было выше, чем в 1966 г. В 1968 г. при проведении поздних прививок число заразившихся черенков резко уменьшилось, и максимум заражений передвинулся к интервалу в восемь-девять недель между прививкой и появлением симптомов. Следовательно, длина инкубационного периода вируса зависит от развития растения и составляет в большинстве случаев пять-шесть недель; реже симптомы появляются через девять-десять недель. Таким образом, существует зависимость между временем заражения растений и их физиологическим состоянием: чем позже были сделаны прививки, тем дольше продолжительность инкубационного периода болезни, и наоборот. Так, при августовских прививках 1968 г. максимальное число черенков с симптомами мозаики появилось через восемь-девять недель после прививки, а не через пять-шесть, как при июньских и июльских прививках 1966 и 1967 гг.

ВЫВОДЫ

При искусственном заражении георгин вирусом мозаики методом прививок симптомы заболевания растений не сразу становятся характерными. Наблюдается последовательность развития типичной картины болезни, не зависящая от способа прививки, но непосредственно связанная с сортом георгин. Окончательная картина симптомов болезни вырисовывается только на третий год.

Для заражения здоровых растений вирусом мозаики георгин путем прививок необходим контакт с больным растением не менее семи-восьми дней.

Симптомы заболевания на привитых здоровых черенках могут появиться через три недели. Через пять-шесть недель после прививки здоровых черенков на больные мозаикой растения появляется максимальное количество черенков с симптомами заболевания.

Наблюдается зависимость между сроками прививок и временем появления симптомов: чем ближе к концу вегетационного периода георгин сделана прививка, тем длиннее инкубационный период болезни.

ЛИТЕРАТУРА

1. I. L. Forsberg. 1960. Dahlia diseases.— Illinois St. Flor. Assoc. Bull., 209.
2. H. A. Uschdraweit. 1961. Probleme der praktischen Virusforschung erläutert an Arbeiten mit Dahlien.— In: K. Stott. Die Schwedische Schütte. Halle — Wittenberg.
3. H. A. Uschdraweit. 1962. Dahleinsortiment und Viruskrankheiten — Phytopathol. Z., 44, N 3.
4. R. H. Lawson. 1966. Oakleaf chlorosis symptomatic of cucumber mosaic virus infection in dahlia.— Phytopathology, 56, N 3.
5. G. Roland. 1948. Les virus des taches bronzées de la tomate (*Lycopersicum virus 3 Brittlebank*) et de la mosaïque du concombre (*Cucumis virus 1 Doolittle*) sur Dahlia.— Parasitica, 4, N 2.
6. A. A. Brunt. 1959. Leaf — enations in *Dahlia variabilis* Desf. induced by tomato spotted wilt virus.— Nature, 183, N 4664.
7. H. L. Harvey. 1956. Dahlia virus diseases.— J. Dept Agric. W. Austral., 5, N 3.
8. Ю. Шелудько. 1964. Мозаичные болезни георгин.— Цветоводство, № 4.
9. И. Т. Корнеева. 1964. Вирусные болезни декоративных растений. М., Стройиздат.
10. S. M. Robb. 1963. A method for the detection of dahlia mosaic virus in Dahlia.— Ann. Appl. Biol., 52, N 1.
11. W. Gottschling. 1955. Das Problem der Dahlien-Virosen.— Dtsch. Gartenbau, 2, H. 4.
12. H. A. Uschdraweit. 1955. Viruskrankheiten der Dahlien.— Gartenwelt, 55, N 17. S. 272.

Главный ботанический сад
Академии Наук СССР

СОДЕРЖАНИЕ

Интродукция и акклиматизация

М. В. Бессчетнова. Некоторые генетические аспекты теории интродукции растений	3
Т. Е. Золотарев. Особенности перезимовки хвойных экзотов в г. Фрунзе	7
К. В. Чернилевский. Голосеменные Каменец-Подольского ботанического сада	12
Г. В. Максимова. Виды рода <i>Sorbus</i> L., интродуцированные в Ташкенте, и их фенология	16
М. А. Бескаравайная, Г. Д. Ярославцев. Гледичии каспийская и техасская на Южном берегу Крыма	21
К. Ф. Костина. Альпийская слива (<i>Prunus brigantia</i> Vill.), впервые интродуцированная в СССР	24
О. В. Даева. Ритм развития кавказских видов лука в Подмосковье	27
Г. Г. Магомедов. К интродукции люцерны голубой	32

Систематика растений и флористика

В. Н. Ворошилов, А. П. Хохряков. Новый вид сосны из Приморья	36
Н. С. Павлова. К систематике дальневосточных видов рода <i>Hedysarum</i> L.	38
С. М. Разумовский. О происхождении и возрасте тропических и лавровых флор	43

Морфология, морфогенез, эмбриология

Т. П. Петровская-Баранова. Морфология хлоропластов и фотосинтез под снегом	52
Т. В. Заяц. Морфогенез и некоторые особенности ритма развития <i>Omphalodes sarradocisa</i> (Willd.) DC.	58
Ю. А. Дударь. Развитие конусов нарастания у травянистых поликарпиков в предзимний период	64
Е. А. Осипова. Анатомо-морфологическое строение бессмертника итальянского [<i>Helichrysum italicum</i> (Roth) Guss.]	67
Е. Е. Гогина. По поводу различий в семенной продуктивности обоеполых и женских особей у <i>Thymus</i>	72
М. М. Азмедова. Рост пыльцевых трубок при скрепчивании <i>Petunia hybrida</i> hort. × <i>Nicotiana glauca</i> Grah.	76
Х. Х. Джалилова, Фан Фай. Микроспорогенез у диплоидной и тетраплоидной чернушки дамасской (<i>Nigella damascena</i> L.)	78

Физиология и биология

А. В. Киселева, В. Г. Минаева, Г. Н. Горбалева. Накопление флавонолов у водолушки золотистой при ее интродукции	86
Г. П. Пушкина. Влияние гиббереллина и кинетина на гормональный обмен в проростках кукурузы	91
Е. С. Стребко. Изменение физиологических процессов в семенах ячменя и пшеницы под влиянием гиббереллина	95

Зеленое строительство

Р. А. Пудова, А. И. Левчук. Влияние микроэлементов на рост семян ясеня зеленого	102
А. П. Семко. Выращивание декоративных растений в теплицах на Крайнем Севере	106
Б. Я. Сигалов, Т. К. Рогачева. Побегообразование у райграса пастбищного и овсяницы красной в газоне	108

Защита растений

Р. И. Земкова. Вредители генеративных органов у растений семейства беразовых	113
И. Т. Корнеева. О динамике симптомов вирусной мозаики у георгина	120

Некоторые генетические аспекты теории интродукции растений. М. В. Бессчетнов в а. «Бюллетень Главного ботанического сада», 1971 г., вып. 81, стр. 3—7.

Рассмотрены особенности генотипической и модификационной изменчивости, обеспечивающие адаптацию интродуцированных растений к условиям нового климата. В акклиматизации растений различаются модификационные изменения индивидуумов и генотипической изменчивость организмов в ряде поколений. Для понимания генетической стороны акклиматизации целесообразен анализ проявления доминантных и рецессивных признаков при изоляции интродуцентов в популяциях.

Библ. 37 назв

Особенности перезимовки хвойных экзотов в г. Фрунзе. Т. Е. Золотарев. «Бюллетень Главного ботанического сада», 1971 г., вып. 82, стр. 7—11.

Изложены результаты перезимовки хвойных интродуцентов в Ботаническом саду АН Киргизской ССР в течение десяти лет. Степень зимостойкости оценивалась по шести-балльной шкале. Проведен анализ полученных данных. Вполне зимостойкими оказались 64 вида и 26 форм.

Табл. 1, библ. 2 назв.

Голосеменные Каменец-Подольского ботанического сада. К. В. Чернилевский. «Бюллетень Главного ботанического сада», 1971 г., вып. 82, стр. 12—16.

Приведен список голосеменных, интродуцированных в Каменец-Подольске (71 вид и 32 формы), их высота, диаметр, текущий прирост, зимостойкость, репродуктивная способность и возможность хозяйственного использования. Из 103 испытанных видов и форм в условиях Приднестровья Подолки 70 могут быть использованы в народном хозяйстве, 26 требуют дальнейшего изучения, а 7 оказались непригодными.

Табл. 1, библ. 10 назв.

Виды рода *Sorbus* L., интродуцированные в Ташкенте, и их фенология. Г. В. Максимов в а. «Бюллетень Главного ботанического сада», 1971 г., вып. 82, стр. 16—21.

На основании фенологических наблюдений установлена определенная зависимость между наступлением сроков отдельных фенологических фаз и биологическими особенностями и географическим происхождением видов. Ботаническим садом Академии наук Узбекской ССР интродуцировано 35 видов, относящихся к четырем секциям рода *Sorbus*.

Табл. 5, библ. 2 назв.

Гледичии каспийская и техасская на Южном берегу Крыма. М. А. Бескаравайная, Г. Д. Ярославцев. «Бюллетень Главного ботанического сада», 1971 г., вып. 82, стр. 21—24.

Приведены сведения об интродукции и росте *Gleditschia caspica* Desf. и *G. texana* Sarg. в Никитском ботаническом саду (Крым, Ялта). Обе породы рекомендуются как перспективные для дальнейшего испытания в сухих субтропиках СССР при поливе.

Илл. 1, библ. 6 назв.

Альпийская слива (*Prunus brigantia* Vill.), впервые интродуцированная в СССР. К. Ф. Костина. «Бюллетень Главного ботанического сада», 1971 г., вып. 82, стр. 24—27.

На основе морфологического и гибридологического анализа уточнено систематическое положение этого растения. Выявлены биологические и хозяйственные свойства, и показана целесообразность использования вида в селекции с целью выведения самоплодных сортов алычи.

Илл. 3, библ. 6 назв.

Ритм развития кавказских видов лука в Подмосковье. О. В. Давева. «Бюллетень Главного ботанического сада», 1971 г., вып. 82, стр. 27—31.

Изучено 27 видов лука, собранных из разных местобитаний. Исследовалась длительность вегетации одногодичных семян и взрослых растений. Установлено, что под Москвой и в Ереване они сохраняют природный ритм, оставаясь эфемероидами или сохраняя летний период покоя, который соответствует средиземноморскому климату.

Табл. 2, библ. 2 назв.

К интродукции люцерны голубой. Г. Г. Магомедов. «Бюллетень Главного ботанического сада», 1971 г., вып. 82, стр. 32—35.

Изучена экология люцерны голубой, участие ее в травостое дагестанских сенокосных угодий, химический состав, проведен опыт культуры в Москве и Дагестане. Результаты наблюдений дают основание рекомендовать это ценное кормовое растение для испытания на искусственных и естественных чистых и смешанных пастбищах и сенокосах.

Табл. 3.

Новый вид соссурея из Приморья. В. Н. Ворошилов, А. П. Хохлаков. «Бюллетень Главного ботанического сада», 1971 г., вып. 82, стр. 36—38.

Описан новый для науки *Saussurea koleshnikovii* Khokhr. et Worosch. (соссурея Колесникова) из Тернейского района Приморского края, поселок Амгу.

К систематике дальневосточных видов рода *Hedysarum* L. Н. С. Павлова. «Бюллетень Главного ботанического сада», 1971 г., вып. 82, стр. 38—42.

На Курильских о-вах (на севере о-ва Шумшу, на юге о-ва Шикотан) и на о-ве Монероне распространены географические расы копеечника, описанные автором как новые для науки подвиды: *Hedysarum sachalinense* subsp. *confertum* N. S. Pavlova subsp. nov. и *sachalinense* subsp. *austrokurilense* N. S. Pavlova subsp. nov. Даны диагнозы новых подвидов на русском и латинском языках. *H. komarovii* В. Fedtsch. с Курильских о-вов и о-ва Монерона относится к *H. sachalinense* subsp. *austrokurilense*, а *H. komarovii* В. Fedtsch., описанный из Японии, морфологически сходен с *H. ussuriense* Schischk. et Kom. и на советском Дальнем Востоке не обнаружен.

Библ. 3 назв.

УДК 581.9

О происхождении и возрасте тропических и лавролистных флор. С. М. Раузомовск и Й. «Бюллетень Главного ботанического сада», 1971 г., вып. 82, стр. 43—51.

На основе сопоставления данных флористической географии, палеоботаники и палеографии сделан вывод, что подзона лавролистных субтропических лесов представляет собой остатки растительного покрова верхнего мела; тропические флоры возникли в эоцене в результате потепления климата низких широт. Трансформация лавролистных флор в тропические происходила путем дифференциации климата на фоне однородного верхнемелового растительного покрова.

Илл. 4, библ. 26 назв.

УДК 581.174

Морфология хлоропластов и фотосинтез под снегом. Т. П. Петровская-Баранова. «Бюллетень Главного ботанического сада», 1971 г., вып. 82, стр. 52—58.

Основным препятствием для осуществления фотосинтеза под снеговым покровом является отсутствие достаточной освещенности. Кроме того, зимой хлоропласты клеток листовой паренхимы пшеницы в значительной степени повреждаются и сильно обезвоживаются. Такие нарушения структуры хлоропластов, по-видимому, отрицательно сказываются на их фотосинтетической деятельности.

Илл. 3, библ. 31 назв.

УДК 581.543

Морфогенез и некоторые особенности ритма развития *Omphalodes cappadocica* (Willd.) DC. Т. В. Зайца. «Бюллетень Главного ботанического сада», 1971 г., вып. 82, стр. 58—64.

Установлен дициклический тип развития монокарпического побега *Omphalodes cappadocica* (Willd.) DC., которое продолжается 27 месяцев. Ежегодно закладываются назушные почки возобновления и последовательно развиваются побеги двух типов — вегетативные и генеративные. Результат исследований позволяет разработать приемы разведения этого растения применительно к фазам развития.

Илл. 4, библ. 5 назв.

УДК 581.145

Развитие вонусов нарастания у травянистых поликарпиков в предзимний период Ю. А. Дударь. «Бюллетень Главного ботанического сада», 1971 г., вып. 82, стр. 64—67.

Виды ставропольской флоры разделены на две группы по морфогенезу репродуктивных органов — с длительным (до 12 месяцев) и с коротким (до 5 месяцев) периодом развития. Конусам нарастания травянистых поликарпических растений свойственна различная степень дифференциации в предзимний период: низкая степень дифференциации более выражена у высокорослых и поздно цветущих видов.

Илл. 1, библ. 106 назв.

УДК 581.84

Анатомо-морфологическое строение бессмертника итальянского [*Helioschysum italicum* (Roth) Guss.]. Е. А. Осипова. «Бюллетень Главного ботанического сада», 1971 г., вып. 82, стр. 67—71.

Установлено, что лист бессмертника имеет ксероморфное строение. Эфирное масло продуцируется в тканях листа и стебля. Приведены восемь анатомических диагностических признаков вида.

Илл. 6, библ. 9 назв.

УДК 581.145

По поводу различий в семенной продуктивности обоеполюх и женских особей у *Thymus*. Е. Е. Гогина. «Бюллетень Главного ботанического сада», 1971 г., вып. 82, стр. 72—76.

Проведены опыты, показавшие, что обоеполые особи тимьянов способны завязывать семена при искусственном самоопылении. При этом, однако, образуется пониженное количество семян. В природных популяциях тимьянов обоеполые растения дают значительно меньше семян, чем женские, хотя, как показали наблюдения за *Thymus loevyanus* Oriz, практически все их цветки оказываются опыленными. Пониженная семенная продуктивность обоеполюх форм становится в связь с неблагоприятным влиянием частичного самоопыления, которое происходит в результате деятельности насекомых. Установлено значительное варьирование семян *Th. loevyanus* по размеру.

Табл. 1, библ. 7 назв.

УДК 581.145

Рост пыльцевых трубок при скрещивании *Petunia hybrida* hort. × *Nicotiana glauca* Grah. М. М. Ахмедова. «Бюллетень Главного ботанического сада», 1971 г., вып. 82, стр. 76—78.

Для выяснения причин нескрещиваемости отдельных видов сем. Solanaceae изучен рост пыльцевых трубок при самоопылении и опылении чужой пылью у отдельных растущих растений и при вегетативном сближении.

Илл. 1, библ. 9 назв.

Микроспорогенез у диплоидной и тетраплоидной чернушки дамасской (*Nigella damascena* L.). Х. Х. Джалилова, Фан Фай. «Бюллетень Главного ботанического сада», 1971 г., вып. 82, стр. 78—86.

У диплоидной формы *Nigella damascena* L. ($2n = 12$) мейоз проходит нормально; пыльца фертильная. У тетраплоидной ($2n = 24$) в ходе мейоза наряду с образованием бивалентов были обнаружены униваленты, триваленты, тетраваленты, отставание и опережение унивалентов; наблюдалось образование пентад. Фертильность пыльцы значительно ниже, чем у диплоидной формы.

Илл. 5, библи. 14 назв.

УДК 581.192+631.525

Накопление флавонолов у володушки золотистой при ее интродукции. А. В. Киселева, В. Г. Минаева, Г. Н. Горбалева. «Бюллетень Главного ботанического сада», 1971 г., вып. 82, стр. 86—91.

Изучена динамика накопления флавонолов в период вегетации в надземных органах дикорастущих и культивируемых растений. Установлено, что флавоноловых соединений у культивируемых растений значительно больше. Выявлена зависимость количества флавонолов от места сбора исходного семенного материала. Наиболее высокое содержание флавоновых веществ отмечено в период цветения.

Табл. 1, илл. 1, библи. 16 назв.

УДК 631.547

Влияние гиббереллина и кинетина на гормональный обмен в проростках кукурузы. Г. П. Пшкнина. «Бюллетень Главного ботанического сада», 1971 г., вып. 82, стр. 91—95.

Установлено, что под влиянием гиббереллина (ГБ) содержание гиббереллиноподобных веществ (ГПВ) и ауксинов возрастает, а при обработке кинетином (КН) уменьшается. Показано, что ГПВ в основном концентрируются в хлоропластах и их количество возрастает под влиянием ГБ сильнее, чем под влиянием КН. Гиббереллин оказывает более сильное влияние на процесс фотофосфорилирования, чем кинетин. Можно предположить, что в зависимости от содержания ГПВ в изолированных хлоропластах меняется и процесс фотофосфорилирования.

Табл. 1, илл. 3, библи. 15 назв.

УДК 631.547

Изменение физиологических процессов в семенах ячменя и пшеницы под влиянием гиббереллина. Е. С. Стребко. «Бюллетень Главного ботанического сада», 1971 г., вып. 82, стр. 95—101.

Изучалось влияние обработки гиббереллином семян ячменя и пшеницы на темпы роста, активность ферментов и содержание естественных ауксинов и гиббереллиноподобных веществ. Установлено, что семена ячменя характеризуются меньшим исходным содержанием естественных гормонов и более четко выраженной ростовой реакцией на введение гиббереллина извне, чем семена пшеницы. Под влиянием гиббереллина в растениях ячменя наблюдается также более сильное увеличение активности ферментов (амилазы, инвертазы, фосфофорилазы, протеаз) по сравнению с пшеницей.

Табл. 2, илл. 2, библи. 20 назв.

УДК 631.82

Влияние микроэлементов на рост сеянцев ясеня зеленого. Р. А. Пудова, А. И. Левичук. «Бюллетень Главного ботанического сада», 1971 г., вып. 82, стр. 102—105.

Изучено влияние внескорневой подкормки растворами борной кислоты, серноокислой меди и серноокислого цинка в концентрации 0,1% на рост одногодичных и трехгодичных сеянцев зеленого. Установлено, что первый год жизни медь и цинк влияли на рост только отрицательно. На третий год внескорневая подкормка микроэлементами сокращает продолжительность роста на пятидневку при усилении длины побегов.

Табл. 1, илл. 3, библи. 6 назв.

УДК 635.9

Выращивание декоративных растений в теплицах на Крайнем Севере. А. П. Семко. «Бюллетень Главного ботанического сада», 1971 г., вып. 82, стр. 106—108.

Установлено, что астры и львиный зев лучше растут в теплице под пленкой. В открытом грунте растения значительно отстают. При выращивании гладиолусов в закрытом грунте лучшие результаты были получены под пленкой, чем под стеклом.

Табл. 1, библи. 2 назв.

УДК 635.964

Побегообразование у райграса пастбищного и овсяницы красной в газоне. Б. Я. Сигалов, Т. К. Роговачева. «Бюллетень Главного ботанического сада», 1971 г., вып. 82, стр. 108—112.

Изучено побегообразование райграса пастбищного (*Lolium perenne*) и овсяницы красной (*Festuca rubra*) при равной норме высева (густоте посева) и трех-, четырехкратном срезывании травостоя. Установлена вегетативная продуктивность в первые годы жизни, динамика побегообразования и характер отмирания всходов и побегов; наиболее ценными являются побеги, образовавшиеся весной и определяющие качество дернового покрытия.

Табл. 2, библи. 5 назв.

УДК 632.7

Вредители генеративных органов у растений семейства березовых. Р. И. Земкова. «Бюллетень Главного ботанического сада», 1971 г., вып. 82, стр. 113—119.

Изучены семена 20 видов березы, 7 видов ольхи, 2 видов лещины и граба обыкновенного на зараженность энтомоветителями. Выявлено 25 видов насекомых (8 из них приводятся впервые), повреждающих мужские и женские соцветия этих пород. Установлено,

что зараженность вредителей паразитами явно недостаточна для того, чтобы сдерживать численность вредителя.

Табл. 2, илл. 3, библи. 8 назв.

УДК 632.38

О динамике симптомов вирусной мозаики у георгии. И. Т. Корнеева. «Бюллетень Главного ботанического сада», 1971 г., вып. 82, стр. 120—123.

Экспериментально изучена динамика вирусной мозаики георгии за три года. Выявлены симптомы болезни на шести сортах георгии. Предложены профилактические мероприятия борьбы с этим заболеванием.

Табл. 2, библи. 12 назв.

Бюллетень Главного ботанического сада Выпуск 82

Утверждено к печати Главным ботаническим садом Академии наук СССР

Редактор *Л. К. Соколова*

Технический редактор *Р. М. Денисова*

Сдано в набор 20/VIII 1971 г. Подписано к печати 23/XI 1971 г.
Формат 70×108^{1/8}. Бумага № 1. Уч.-изд. л. 10,5. Усл. печ. л. 11,20.
Т-19519. Тираж 1350 экз. Тип. зак. 2812. Цена 96 коп.

Издательство «Наука». Москва К-62, Подсосенский пер., 21

2-я типография издательства «Наука». Москва Г-99, Шубинский пер., 10